

**Особенности структурной организации цветоносного побега некоторых
видов зонтичных**

**Structural peculiarities of the flower-bearing shoot of some Apiaceae Lindl.
species**

Хамраева Д. Т.

Khamraeva D. T.

Ташкентский государственный педагогический университет, г. Ташкент, Узбекистан. E-mail: hamraeva.dilovar@mail.ru
Tashkent State Pedagogical University, Tashkent, Uzbekistan

Реферат. В статье рассмотрено строение синфлоресценции у пяти малоизученных и эндемичных представителей зонтичных (Apiaceae Lindl.) Средней Азии. Среди исследованных таксонов особой организацией соцветия отличается *Komarovia anisosperma*, у которого оно представлено по типу ярусной кисти из открытых двойных зонтиков, собранных по 2–6 в мутовки. Остальным видам характерен один тип соцветия – это метелка из закрытых двойных зонтиков. Относящиеся к одной трибе *Komarovieae* J. Zhou et S. R. Downie, виды *Komarovia anisosperma* и *Sphaerosciadium denaense*, имеют некоторые сходные признаки в строении синфлоресценции. Так у первого вида 5 боковых осей I порядка вокруг главной оси собраны в мутовки, тогда как у второго они расположены мутовкой под центральным зонтиком, кроме того, у обоих видов отсутствуют обертки и оберточки. Выявленные особенности ветвления соцветия и цветорасположения, признаки оберток и оберточек, длина лучей зонтиков и цветоножек, а также характеристика формирования различных типов цветков в зонтике и синфлоресценции могут быть использованы в ключах и диагнозах, а также для сохранения редких и эндемичных видов, для сбора выполненных семян из растений в природных условиях с дальнейшей интродукцией в ботанических садах или на особо охраняемых территориях.

Ключевые слова. Луч зонтика, паракладий, синфлоресценция, тип цветка, Apiaceae.

Summary. The article considers the synflorescence structure of five little-studied and endemic representatives of Umbelliferae (Apiaceae Lindl.) from Central Asia. Among the taxa studied, *Komarovia anisosperma* is distinguished by a special organization of the inflorescence, and which is represented by the type of storey raceme from open double umbels collected 2–6 in whorls. The remaining species are characterized by one type of inflorescence – this is a panicle of closed double umbels. Belonging to the same tribe *Komarovieae* J. Zhou et S. R. Downie, species *Komarovia anisosperma* and *Sphaerosciadium denaense*, have some similar features in the structure of the synflorescence. So, the first species has 5 lateral axes of the I order around the main axis assembled in whorls, while in the second species they are located with a whorl under the central umbel, in addition, both species do not have involucre and involucel. The revealed features of branching of the inflorescence and flower arrangement, signs of involucre and involucel, the length of the rays of the umbels and pedicels, as well as the characteristic of the formation of various types of flowers in the umbel and synflorescence can be used in keys and diagnoses, and also for the conservation of rare and endemic species, for the collection of made seeds from plants in natural conditions with further introduction to the botanical gardens or on the protected areas.

Key words. Apiaceae, paracladium, synflorescence, type of flower, umbel's ray.

Для видов семейства Apiaceae, по мнению некоторых авторов (Сафина, Пименов, 1984), в совокупности отротропный побег можно рассматривать как соцветие. Для представителей разных родов семейства Apiaceae, таких как *Angelica altissima* Grande, *Peucedanum altissimum* Desf., *P. welwitschii* (Engl.) M. Hiroe, *P. venetum* W.D.J. Koch и *Komarovia anisosperma* (Кузнецова, Тимонин, 2017) при изучении строения соцветия установлено, что синфлоресценция представлена терминальным двойным зонти-

ком в той или иной степени редуцированным, а флоральная единица состоит из открытых зонтиков или (чаще) открытой ярусной кисти (или тирса) с двойными зонтиками.

Изученные 5 видов – *Komarovia anisosperma* Korovin, *Sphaeroscadium denaense* (Schischk.) Pimenov et Kljuykov, *Kamelinia tianschanica* F. O. Khass. et I. I. Malzev, *Korshinskya olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky и *Autumnalia innopinata* Pimenov, являются эндемичными представителями Средней Азии, кроме вида *Korshinskya olgae* остальные занесены в Красную книгу Республики Узбекистан (Мальцев, 2019; Пименов, 2019; Тожибаев, Бешко, 2019; Хамраева, 2019).

Материал собран во время экспедиционных выездов в 2012–2014 гг., 2018–2019 гг. из естественных мест произрастания. При описании синфлоресценции учитывались средневозрастные генеративные растения и придерживались терминологии Т. В. Кузнецовой и др. (Кузнецова и др., 1992; Кузнецова, Тимонин, 2017).

У всех исследованных видов цветки собраны в зонтики, составляющие, в свою очередь, сложные зонтики, которые в итоге образуют сложное соцветие. Соцветие состоит из обоеполых, переходных (функционально мужских) и мужских цветков.

У вида *Komarovia anisosperma* в отличие от остальных видов соцветие представлено по типу ярусной кисти из открытых двойных зонтиков, собранных по 2–6 в мутовки. В нижней части соцветия 1 или 2 боковых осей I порядка расположены поочередно, раскидистые, из-за удлиненности междуузлия, первая ось выходят из пазух стеблевого листа первого междуузлия, а вторая ось из ланцетного стеблеобъемлющего влагалища. Иногда обе боковые оси развиваются из влагалищ, поскольку стеблевые листья бывают редуцированными. В верхней части соцветия 5 боковых осей I порядка собраны в мутовки вокруг главной оси, напоминают по форме полусферу. На главной оси и боковых осях I порядка формируются 4–6 ярусов, а на боковых осях II порядка 2–4, на которых зонтики расположены супротивно или по 3–6 в мутовки. Боковые оси II порядка также собраны в мутовки на нижнем ярусе боковых осей I порядка, с 4-мя двойными зонтиками, а у некоторых осей еще с 1–2-я простыми зонтиками. Кроме того, редко на нижнем ярусе главной оси может формироваться еще одна боковая ось I порядка со схожей конструкцией, как у подобных.

В структуре соцветия отмечены следующие иногда встречающиеся отклонения:

- «сбежавшие» лучи (термин по Петровой, 2016), где один или более лучей зонтика немного отстоят от остальной группы из-за удлинения междуузлий;
- у некоторых особей в мутовки расположенные простые зонтики на главной оси имеют лучи либо сильно укороченные, либо они срastaются с главной осью.

Лучи зонтика голые, в числе 2–7, 1,5–8 см длиной, лучи зонтика голые, 0,2–1 см длиной, 10–30 цветковые, обертки и оберточки отсутствуют, зонтики шаровидные.

При описании синфлоресценции у видов *Sphaeroscadium denaense*, *Kamelinia tianschanica*, *Korshinskya olgae* и *Autumnalia innopinata* нами обнаружено сходство с представителями зонтичных Средней России (Петрова, 2016), которая составлена по типу метелки из закрытых двойных зонтиков.

У *Sphaeroscadium denaense* в числе 4–6 боковых осей I порядка находятся в очередном порядке на главной оси, а в верхней части 5 паракладиев I порядка образуют мутовку под центральным (терминальным) зонтиком. Паракладии II порядка строго формируются выше средней части боковых осей I порядка, которые расположены супротивно или по 3 в мутовки. Но иногда на базальной части нижних боковых осей I порядка образуются дополнительные одна или две супротивно расположенные боковые оси II порядка.

Боковые оси у *Kamelinia tianschanica*, *Korshinskya olgae* и *Autumnalia innopinata* I и II порядка сложного соцветия на главной оси расположены поочередно, у *Kamelinia tianschanica* и *Korshinskya olgae* иногда верхние боковые оси II порядка супротивно.

В отличие от *Komarovia anisosperma* у других 4-х видов первая боковая ось появляется из пазух листьев второго междуузлия стебля. В зонтиках I и II порядка нижних боковых осей в основном формируются мужские и/или функционально мужские цветки, а на вышележащих зонтиках паракладиев I порядка обоеполые, функционально мужские, а также мужские, что согласно классификации, данные растения относятся к андромоноэцичным (Пономарев, 1960; Эмбриология цветковых растений, 2000). Только у вида *Autumnalia innopinata* в зонтиках верхних паракладиев I порядка больше образуются переходных и мужских цветков.

В зонтичках боковых осей I порядка по краю расположены обоеполые, по центру – мужские, а между ними – функционально мужские цветки. У всех видов в зонтиках боковых осей II порядка преимущественно формируются мужские цветки и/или функционально мужские, реже обоеполые цветки.

Наши данные согласуются с результатами М. Х. Богдасаровой (1990). При исследовании биологии пустынных и горных видов некоторых *Ferula* L. ею выявлено, что у горных видов *Ferula tenuisecta* Korovin и *Ferula kuhistanica* Korovin на боковых осях II порядка находятся мужские цветки и иногда единичные обоеполые. Такие же результаты были получены при исследовании андромоноэции у *Aegopodium podagraria* L. из семейства зонтичных (Годин и др., 2019).

У *Kamelinia tianschanica* и *Korshinskya olgae* в центральном зонтике почти все зонтички несут обоеполые цветки, у *Sphaerosciadium denaense* и *Autumnalia innopinata* обоеполые, функционально мужские и мужские цветки. У видов *Sphaerosciadium denaense*, *Kamelinia tianschanica*, *Korshinskya olgae* и *Autumnalia innopinata* центральный зонтик более крупный и многолучевой, чем боковые зонтики. Кроме *Komarovia anisosperma*, у остальных видов все зонтики многолучевые и на них формируется неодинаковое количество лучей, различающихся по длине. У *Kamelinia tianschanica* и *Korshinskya olgae* в центральном зонтике, боковых зонтиках I и II порядка по периферии зонтички имеют более длинные лучи и многоцветковые, чем внутренние зонтички. У *Sphaerosciadium denaense* зонтики и зонтички шаровидные, в центральном зонтике и боковых зонтиках I порядка внутренние лучи зонтичков длиннее и многоцветковые, чем периферические, а в боковых зонтиках II порядка лучи почти равные или внутренние несколько удлинённые. У *Autumnalia innopinata* зонтички шаровидные, в центральном зонтике внутренние лучи зонтичков короче и малоцветковые, чем периферические, а в боковых зонтиках I и II порядка внутренние зонтички более длинными лучами и многоцветковые по сравнению с периферическими. На некоторых особях видов *Sphaerosciadium denaense*, *Kamelinia tianschanica*, *Korshinskya olgae* в средней и верхней части соцветия формируются боковые зонтики III порядка, которые несут только мужские цветки с сильно укороченными лучами.

У *Sphaerosciadium denaense* лучи зонтика голые, от 3 до 18 см длины, цветоножки голые, 0,8–2 см длиной; у *Kamelinia tianschanica* лучи зонтика, голые, от 0,7 до 14 см длины, цветоножки голые, 0,2–2 см длиной; у *Korshinskya olgae* лучи зонтика голые, 0,5–14 см длиной, цветоножки голые 0,2–2 см длиной; у *Autumnalia innopinata* лучи зонтика голые, 1,5–6 см длиной, цветоножки голые, 0,2–0,6 см длиной.

В соцветии, кроме *Sphaerosciadium denaense* и *Komarovia anisosperma*, имеются обертки и оберточки.

У *Kamelinia tianschanica* обертки зонтика листовидные, цельные, голые, заостренные, желобовидные, с пленчатыми краями, неравные по величине, узкие 4–5 мм длины, 2–2,5 мм ширины, широкие 6–9 мм длины, 2–5 мм ширины, часто в числе 4–6, иногда 2–3, редко 7–8. Оберточки имеются только у краевых зонтичков соцветия, которые мелкие, килевидные, цельные, 3–5 мм длины, 1,2–1,8 мм ширины, в числе 1–2, редко 3.

У *Korshinskya olgae* обертки зонтика листовидные, цельные, голые, заостренные, плоские, с пленчатыми краями, ланцетные, неравные по величине, узкие 5 мм длины, 2–3 мм ширины, широкие 20–25 мм длины, 5 мм ширины, часто в числе 2–4; под центральным зонтиком 5, 10–40 мм длины и 5 мм ширины. Оберточки имеются только у краевых зонтичков соцветия, они мелкие, узколанцетные, цельные, неравные по величине, под боковыми осями 2–3 (4), 5–10 мм длины, 1–2 мм ширины.

У *Autumnalia innopinata* обертки зонтиков из 4-х листовидных, цельных, ланцетных, заостренных, неравных, закрученных листочков, а оберточки зонтичков рано опадающие, узко-треугольные.

Цветение и плодоношение у *Sphaerosciadium denaense*, *Kamelinia tianschanica* и *Korshinskya olgae* проходят в разное время года, но при этом в процессе цветения выявлены общие закономерности. Цветение в пределах соцветия начинается в центральном зонтике, а затем переходит в верхние, средние боковые зонтики и заканчивается нижними зонтиками. У всех видов в строгом порядке цветут сначала зонтики I порядка, затем II и далее III порядка. В пределах зонтика и зонтика цветение идет центростремительно.

У *Komarovia anisosperma* цветение начинается в мутовчатых зонтиках главной оси в акропетальном порядке, почти в это же время переходят к боковым осям первого порядка, где цветение одновременно (синхронно) проходит во всех мутовчатых зонтиках. Последним приступают к цветению боковые оси второго порядка. В зонтичках цветение идет в центростремительном направлении.

У изученных видов для обоеполых цветков характерна резко выраженная протерандрия, которая наблюдается и в отдельном зонтике и зонтичке, что способствуют ксеногамии. Полноценные плоды в основном образуются у обоеполых цветков, чем у переходных цветков с разной степенью редукции гинецея. Пыльца переходных и мужских цветков является дополнительным материалом для опыления цветков, расположенных на разных уровнях соцветия и приуроченных к ксеногамному типу опыления. Во время цветения нами было отмечено обильное посещение цветков насекомыми, соглас-

но чему, подтверждаются данные об энтомофильной природе опыления у видов семейства зонтичных, что ранее было определено другими исследователями (Пономарев, 1960; Богдасарова, 1990; Демьянова, 2014).

По классификации псевдоциклической эволюции у представителей обширной, полиморфной и таксономически гетерогенной группы *Apioideae* синфлоресценция относится к третьему псевдоциклу, (Кузнецова, Тимонин, 2017), представляет собой различного рода усложнения в организации флоральной единицы. Таким образом, синфлоресценция у *Komarovia anisosperma* демонстрирует оригинальность и специфичность строения, состоит из открытой ярусной кисти из двойных зонтиков. Характер синфлоресценции у остальных видов однотипен и представлен метелкой из двойных зонтиков с закрытыми зонтичками. Можно отметить, у видов *Komarovia anisosperma* и *Sphaerosciadium denaense*, относящихся к одной трибе, некую сходную природу в строении соцветия, так как у обоих видов в верхней части 5 боковых осей I порядка сближаются в мутовки, только у первого вида вокруг главной оси, а у второго – под центральным зонтиком. В структуре соцветия отмечены различия в количестве и длине лучей разных порядков зонтиков, количестве цветков от периферии к центру разных порядков зонтиков (помимо *Komarovia anisosperma*), а также закономерности расположения разнополюх форм цветков, форме и размерах обертков и оберточков (за исключением *Komarovia anisosperma* и *Sphaerosciadium denaense*). Определенные места расположений цветков обоеполого типа в пределах соцветия для редких видов имеют важное адаптивное значение, поскольку для сохранения того или иного вида нужны полноценные семена, которые будут использоваться при создании коллекционных питомников в искусственных резерватах.

ЛИТЕРАТУРА

- Богдасарова М. Х.** Биология цветения и цитозембриология некоторых видов рода *Ferula* L. Узбекистана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ташкент. 1990. – 24 с.
- Годин В. Н., Дозорова С. В., Архипова Т. В.** Андромоноэзия у *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae) в Московской области // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2019. – № 45. – С. 47–68.
- Демьянова Е. И.** О системах скрещивания охраняемых цветковых растений Пермского края // Вестник Пермского Университета, 2014. – Вып. 3. – С. 4–18.
- Кузнецова Т. В., Тимонин А. К.** Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 183 с.
- Кузнецова Т. В., Прякина Н. И., Яковлев Г. П.** Соцветия. Морфологическая классификация. – СПб, 1992. – 127 с.
- Мальцев И. И.** Камелиния тьяншанская – *Kamelinia tianschanica* F. O. Khass. et I. I. Malzev // Красная Книга Республики Узбекистан. Растения. В 2-х т. – Ташкент, 2019. – Т. 1. – С. 86.
- Пименов М. Г., Ключков Е. В.** Комаровия неровносемянная – *Komarovia anisosperma* Korovin // Красная Книга Республики Узбекистан. Растения. В 2-х т. – Ташкент, 2019. – Т. 1. – С. 99.
- Петрова С. Е.** Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоморфологический анализ. – М.: МАКС Пресс, 2016. – 280 с.
- Пономарев А. Н.** О протерандии у зонтичных // Доклады АН СССР, 1960. – Т. 135. – № 3. – С. 750–752.
- Сафина Л. К., Пименов М. Г.** Ферулы Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1984. – 160 с.
- Тожибаев К. Ш., Бешко Н. Ю.** Осенница неожиданная – *Autumnalia innopinata* Pimenov // Красная книга Республики Узбекистан. Растения. В 2-х т. – Ташкент: Chinor ENK, 2019. – Т. 1. – С. 105.
- Хамраева Д. Т.** Шарозонтичник денауский – *Sphaerosciadium denaense* (Schischk.) Pimenov et Kljuikov // Красная книга Республики Узбекистан. Растения. В 2-х т. – Ташкент: Chinor ENK, 2019. – Т. 1. – С. 84.
- Эмбриология цветковых растений:** Терминология и концепции В 3-х т. Под ред. Т. Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – 640 с.