

В. Е. АВЕТИСЯН, В. А. МАНАКЯН

К КАРПОБИОЛОГИИ *DIPTYCHOCARPUS STRICTUS* (FISCH.)
TRAUTV. В СВЯЗИ С ГЕТЕРОКАРПИЕЙ

Одной из увлекательных областей биологии растений является карпобиология, т. е. биология плодов. Совершенно неоспоримо значение изучения способов распространения плодов и семян, приспособлений для надежного и рационального воспроизводства потомства и т. д. Однако, как это еще в 1938 г. отметила С. Г. Тамамшян [2], «насколько велики наши познания в систематике отечественной флоры, настолько ничтожны они в вопросах карпобиологии этих же самых флористических элементов». Поэтому каждое новое исследование в этой области является вкладом в науку о плодах.

Объектом наших исследований является интереснейший представитель семейства крестоцветных (Cruciferae)—монотипный род *Diptychocarpus*, с единственным представителем *D. strictus* (Fisch.) Trautv. Характерной особенностью данного рода является гетерокарпия или разноплодность: на одном и том же растении верхние стручки плоские, раскрывающиеся двумя широкими тонкими створками, нижние—нераскрывающиеся, цилиндрические, с сильно губчато-утолщенными створками и перегородкой. Кроме того, раскрывающиеся стручки в свою очередь неоднородны: не всегда, но часто встречаются стручки как бы переходные к нераскрывающимся, у которых створки более уплотненные и слегка выпуклые, с менее заметной срединной жилкой. Эти стручки расположены обычно между легко раскрывающимися и нераскрывающимися и раскрываются гораздо позже первых.

До сих пор принято было считать, что у *Diptychocarpus* гетерокарпия основной диагностический признак. Однако, как показали массовые сборы в природе, а также наблюдения в культуре, в популяциях нередко встречаются растения лишь с каким-либо одним типом стручков—или только с раскрывающимися, или, реже только с нераскрывающимися. Это-то и привлекло наше внимание к данному роду. Надо отметить, что подобные экземпляры (со всеми одинаковыми стручками) почти не поддаются определению, что часто приводило к ошибкам, как это видно и из синонимии данного вида.

Первые сведения об этом растении мы черпаем у Bleberstein'a [10], который свое краткое описание основывал на экземплярах, отнесенных Ф. Фишером в гербарии Горенкова к роду *Raphanus*, как *R. strictus*. Bleberstein приводит *R. strictus* Fisch. в примечании к *R. tenellus* Pall. (= *Chorispora tenella* (Pall.) DC.), как вид близкий к последнему. Судя по родству и по описанию стручков („бугорчатые, прямо-

стоячие с длинным шиловидным носиком"), в распоряжении Фишера были растения только с нераскрывающимися стручками. De Candolle [15], сохраняя видовой эпитет, относит экземпляры Фишера к роду *Chorispora*—*Ch. stricta* (Fisch.) DC. Экземпляры преимущественно с раскрывающимися стручками Bernhard [9] описывает как *Matthiola fischeri* Bernh. Ledebour [26], приводя *Matthiola fischeri* Bernh., характеризует стручки так: „прямостоячие, отклоненные, очень плоские, голые или опушенные, с 1 нервом, с длинноватым, остроконечным столбиком“, а в примечании отмечает, что растения с нижними членистыми стручками, по-видимому, уроды, так как такие стручки у других экземпляров никогда не встречаются. Лишь Trautvetter [35], в сборах А. Шренка из Джунгарии, обратил внимание на характерную двойственность плодов и на основании этого признака выделил самостоятельный род *Diptychocarpus*.

Строением раскрывающихся стручков род *Diptychocarpus* сближается с родом *Matthiola*, резко отличаясь однако наличием клювообразного столбика и очень короткими лопастями рыльца; нераскрывающимися—напоминает род *Chorispora*, а также и род *Clausia*, ряд среднеазнатских видов которого были отнесены Регелем и Шмальгаузенем к роду *Diptychocarpus* (Флора СССР, т. VIII). Prantl [33] присоединяет последний к роду *Chorispora* в качестве секции.

Diptychocarpus strictus происходит из Средней Азии, где он наиболее богато представлен. На Кавказ он проник, по-видимому, через северо-западный Иран и известен пока лишь из Нах.АССР. Нами изучались растения из окрестностей солерудника близ Нахичевани. *D. strictus* произрастает там примерно в 1 км к с.—з. от солерудника, на высоте 700—800 м над ур. м., на гипсоносных глинистых почвах, на площади около 100 м², вытянутой по ю.-з. склону. Сплошного покрова не образует, растет небольшими группами по 2—4 экземпляра. Совместно с *Diptychocarpus* из крестоцветных здесь произрастают *Aethionema carneum* (Soland.) B. Fedtsch., *Cymatocarpus grossheimii* N. Busch., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Sameraria glastifolia* (Fisch. et C. A. Mey.) Boiss., *Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) Bieb. На обследованном участке *D. strictus* сопутствуют также *Leontice minor* Boiss., *Heliotropium szovitsii* (Stev.) Bunge, *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey., *Paronichia kurdica* Boiss., *Halanthium rariflorum* C. Koch, *Noaea mucronata* (Forsk.) Asch. et Schweinf., *Salsola cana* C. Koch, *S. nodulosa* (Moq.) Iljin, *Amberboa sosnowskyi* Iljin, *Amblyopogon xanthocephala* (Fisch. et C. A. Mey.) Sosn., *Anthemis candidissima* Willd., *Cousinia microcephala* C. A. Mey., *Eremopappus pulchellus* (Ledeb.) Takht., *Helichrysum plinthocalyx* (C. Koch) Sosn., *Pyrethrum myriophyllum* (Willd.) C. A. Mey., *Tomanthea aucheri* DC., *Scabiosa olivieri* Coult., *Ephedra distachya* L., *Biebersteinia multifida* DC., *Erodium oxyrrhynchum* Bieb., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Bromus danthoniae* Trin., *Bromus* sp., *Stipa* ps., *Iris elegantissima* Sosn., *Salvia dracocephaloides* Boiss., *Stachys grossheimii* O. Kapeller, *Teucrium polium* L.,

Astragalus hajastanus Grossh., *Allium dictioprassum* C. A. Mey., *Allium rubellum* Bieb., *Asparagus persicus* Bak., *Glaucium elegans* Fisch. et C. A. Mey., *Papaver macrostomum* Boiss. et Huet., *Roemeria hybrida* (L.) DC., *Acantholimon karelinii* (Stschegl.) Bunge, *Androsace maxima* L., *Delphinium* sp., *Callipeltis cucullaris* (L.) DC., *Crucianella exasperata*, Fisch. et C. A. Mey., *Gailonia szovitsii* DC., *Thesium szovitsii* DC., *Reaumuria hypericoides* Willd., *Aphanopleura trachysperma* Boiss., *Ferula orientalis* L., *Szovitsia callicarpa* Fisch. et C. A. Mey.

Из указанного местонахождения сборы были произведены трижды: 31.V.1960 г. А. Тахтаджяном, В. Манакяном и Э. Габриэлян; 16.VII 1963 г. В. Манакяном и Я. Мулкиджаняном; 17.VII.1964 г. В. Аветисян и В. Манакяном. В 1960 г. весна была сухой, а лето ранним и к 31 мая вся растительность была почти выгоревшей, *D. strictus* уже закончил плодоношение и семена у многих стручков уже осыпались. В 1963 г. наоборот, весна была дождливой и продолжительной, лето наступило с большим запозданием, растительность повсюду была непривычно пышной и ко времени сбора, 16 июля, *Diptychocarpus* был еще в стадии полного плодоношения и раскрывающиеся стручки только начинали раскрываться. В третий раз несмотря на необычно суровую зиму 1963—64 г. и довольно затянувшуюся весну к 17 июля уцелел остов лишь одного растения *D. strictus*.

В 1960 г. многие экземпляры были только с раскрывающимися стручками. С попыткой выяснения столь необычной специфики, *D. strictus* нами был высеян в различных вариантах на экспериментальном участке сектора систематики БИН АН АрмССР, на территории Ботанического сада. Последний расположен на высоте 1200 м н. у. м., в зоне каменистой полынной полупустыни. Почвенно-климатические условия (суглинистые, слабо структурные почвы и резко континентальный климат с ранней короткой весной, продолжительным жарким летом и обычно суровой зимой) довольно близки естественным условиям произрастания *D. strictus*. Поэтому, для максимального приближения к естественным условиям нами не было проведено никаких агротехнических мероприятий. Только периодически удалялись сорняки.

Первый посев был произведен 28.II.1961 г. семенами сборов 1960 г. из Нахичевани. Семена предварительно были посеяны в ящики, затем весной всходы были пересажены в грунт, поэтому вегетационный цикл растений этого посева, по сравнению с последующими, сдвинут почти на месяц. Второй посев, уже прямо в грунт был сделан 19.X.1961 г., причем были посеяны семена из урожая предыдущего посева, а также заново семена из нахичеванских сборов 1960 г.

Интересен механизм осыпания семян. Первыми созревают раскрывающиеся стручки. Их обильные крылатые семена рассеиваются ветром. Нераскрывающиеся стручки опадают целиком. Если же их на растении много, то часть их, вместе с трудно раскрывающимися стручками, долго остается на растении, пока стебель совершенно высыхает, от основания подламывается и полегает. Семена нераскрывающихся стручков прора-

стают в дождливые годы, когда от обильного увлажнения их «футляр», как известно, сгнивает. В таких условиях незащищенные семена раскрывающихся стручков в основном погибают. В засушливые же годы, наоборот, прорастают только семена раскрывающихся стручков. Это хорошо видно и из наших посевов (табл. 1). Поскольку и в 1961 и в 1962 гг. весна была засушливой, семена нераскрывающихся стручков, не очищенные от плотного «футляра» из перегородки и створок, совершенно не прорастают. Очищенные семена проросли (II_3 , III_3), но, однако, не все. По-видимому, при очистке часть их была повреждена. Семена трудно раскрывающихся стручков проявили очень низкую всхожесть (I_2 , II_2 , III_2) и, наконец, семена легко раскрывающихся стручков дали массовое прорастание (I_1 , II_1 , III_1).

Карпологический анализ той же таблицы показывает, что среди растений из семян легко раскрывающихся стручков (варианты I_1 , II_1 , III_1) доминируют экземпляры только с раскрывающимися стручками, гораздо меньшая часть имеет гетероморфные стручки, и, наконец, (варианты I_1 и II_1) растений только с нераскрывающимися стручками почти нет лишь в III_1 они составляют всего 13%. Среди растений из семян нераскрывающихся и трудно раскрывающихся стручков совершенно отсутствуют особи только с раскрывающимися стручками. У растений из этих семян обычно бывают и раскрывающиеся (трудно или легко), и нераскрывающиеся стручки или же только последние. Таким образом, если популяция возникла, в основном, из семян раскрывающихся стручков, (как это особенно хорошо видно из варианта III_1), в ней, при сильном доминировании экземпляров только с раскрывающимися стручками, представлены также все возможные комбинации типов стручков. Если же популяция происходит из семян нераскрывающихся или трудно раскрывающихся стручков, то доминируют в основном растения с гетероморфными стручками.

После экспериментальных посевов, когда выявилась зависимость карпологического характера популяции от типа стручков, семена которых проросли, стало понятно, почему при сборах *D. strictus* из окрестностей Нахичевани в засушливом 1960 г. преобладали растения только с раскрывающимися стручками, а в необычно дождливом 1963 г. почти все растения были гетерокарпными, т. е. имели и раскрывающиеся и нераскрывающиеся стручки.

Таким образом, для рода *Diptychosagrus* гетерокарпия не всегда является диагностическим признаком, так как проявление ее находится в зависимости от тех или иных условий среды. Поэтому видовой диагноз *D. strictus* необходимо расширить, с учетом экземпляров с гомоморфными плодами. Отличать же его от близких родов следует формой рыльца, наличием носика на плодах и формой самих плодов.

В связи с гетерокарпией у *D. strictus* большой интерес представляют наблюдения итальянца Borsi [12] над биологией *Matthiola incana*. По наблюдениям этого автора стручки у *M. incana* внешне хоть и не отличаются друг от друга, но раскрываются неодновременно: одни стручки

[illegible]

раскрываются и осыпают семена в начале лета, другие же долго остаются на стебле в нераскрытом виде и осыпают семена лишь в конце зимы. Семена ранораскрывающихся стручков часто прорастают осенью и, если зима бывает холодной, то проростки погибают. В такие годы потомство воспроизводится в основном семенами поздне-раскрывающихся стручков, которые прорастают ранней весной. Здесь можно провести прямую аналогию с *D. strictus*, где это приспособление более усовершенствовано и доведено до гетероморфной гетерокарпии.

Из крестоцветных к гетерокарпным относятся также *Aethionema heterosagra* и *A. carneum*. У первой верхние плоды в соцветии нераскрывающиеся, одногнездные, односемянные, остальные же раскрывающиеся, двугнездные, у *A. carneum* же, наоборот, верхние стручочки раскрывающиеся, а нижние нераскрывающиеся. *A. heterosagra* передне-азиатское растение, у нас не встречается; *A. carneum* в Армении хорошо представлена и, кстати, растет совместно с *D. strictus* в Нахичевани. Специальных наблюдений над этими растениями не проводилось, но, надо полагать, что и здесь, гетерокарпию можно рассматривать как приспособление к специфике среды. К гетерокарпным принадлежат также *Ceratocarpus arenarius*, *Atriplex hortensis* и др. Очень распространено это явление у сложноцветных, где часто краевые семянки в корзинке отличаются от внутренних как формой самой семянки, так и строением паппуса (*Calendula*, *Dimorphotheca*, *Geron-topogon*, *Helmintha*, *Heterotheca* и многие другие). К сожалению, гетерокарпия и причины ее вызывающие плохо изучены. Следует отметить, что вся скудная литература по этому вопросу датируется в основном концом прошлого и началом этого столетия [13, 14, 21, 29, 30]. Одни авторы связывают это явление со способом распространения семян; другие [4, 18] с различными условиями питания в разных частях соцветия (но тогда необъяснимо, почему не у всех растений наблюдается гетерокарпия, а у видов *Aethionema* в одном случае нижние плоды нераскрывающиеся, в другом—верхние). Гетерокарпия присуща в основном травянистым однолетникам, приуроченным к сухим ксерическим местообитаниям, и является приспособлением для обеспечения потомства в контрастных условиях среды; с другой стороны (например, у сложноцветных), по-видимому, связана с функцией распространения семян.

Говоря о гетерокарпии, уместно остановиться также на другом проявлении разноплодности—амфикарпии, когда часть плодов на растении надземные, часть же подземные. Одним из классических примеров амфикарпичного растения является бразильское крестоцветное *Cardamine chenopodifolia*. Это растение изучали Saint-Hilaire [34], Grisebach [19], Ludvig [28], Lindmann [27]. Его надземная часть имеет обычный облик *Cardamine*, но, в отличие от других видов, *Cardamine chenopodifolia* образует многочисленные подземные плоды в виде одногнездных односемянных нераскрывающихся орешков на длинных тонких цветоножках, отходящих от основания стебля. Когда у надземного соцветия

только начинается цветение, подземные плоды имеют уже зрелые семена. Lindmann не встречал растений этого вида без подземных плодов, но надземные соцветия часто оказывались стерильными. Это явление особенно часто встречается у растений очень засушливых областей и является приспособлением к аридным условиям [5, 11]. Ulbrich [36] считает, что засушливость и интенсивная инсоляция способствуют быстрому отцветанию и высыханию воздушных цветков, не успевающих до наступления сильной жары завязывать плоды. Те же части растения, которые засыпаются почвой, могут противостоять высыханию, и кроме того, не подвержены поеданию животными. Muirbeck [31] проводил наблюдения над некоторыми амфикарпичными растениями Северной Африки—*Emex spinosa* (Umbelliferae), *Scrophularia arguta*, *Catalanche lutea* (Compositae). Он правильно считает, что вряд ли амфикарпия это средство защиты от поедания животными, так как многие из таких растений сухие, колючие, одревесневшие, и связывает это явление с климатическими условиями: в одних случаях продолжительные дожди (с января по апрель), в других—рано наступающая жара, приводят к редукции надземных частей и растение обеспечивает потомство защищенными подземными плодами. Чисто механическое объяснение амфикарпии дает Engler [17] при наблюдениях над *Fleurya podocarpa* (Urticaceae). По его мнению, когда у растения уже развиты нижние листья, то оно имеет нужные вещества для цветения, если в пазухах этих листьев развиваются боковые побеги. Наблюдения над амфикарпией есть также и у Zohary [37]. Экспериментально изучали это явление палестинские ботаники Koller и Roth [25] на карликовом сложноцветном *Gymnorrhena arguta*. Они считают, что два типа плодов исполняют две различные функции в жизни растения: воздушные плоды приспособлены к функции увеличения распространенности вида в подобных условиях среды, тогда как подземные плоды обеспечивают вероятность выживания вида.

Наконец, следующим проявлением разноплодности является гетеромерикарпия—когда отдельные полуплодики или членики плодов имеют различное строение, как, например, у многих Umbelliferae и Valerianaceae [3, 7, 20, 21, 32]. В тех случаях, когда членики плода неотделяющиеся, гетеромерикарпия в основном является приспособлением к распространению семян—анемохории, зоохории, гидрохории. В тех же случаях, когда членики семеносны и отделяются друг от друга, их функции различны. В этом отношении чрезвычайно интересную гетеромерикарпную группу представляет собой триба Brassicaceae семейства Cruciferae, у родов которой столбик превращен в семеносный орган «клювик», часто отделяющийся от части створок (*Hirschfeldia*, *Cakile*, *Rapistrum* и др.). Подробная характеристика способа распространения плодов таких растений дана у Huth [23] и Delpino [16], которые считают это лишь приспособлением для распространения семян на дальние расстояния и вокруг материнского растения. Популярным примером гетеромерикарпного крестоцветного является *Cakile maritima*. Одни авторы [1, 8, 16] считают, что верхний нераскрывающийся членик плода («клювик»), внутри

губчатый, снаружи покрытый плотной кожистой тканью, предназначен для распространения семян морским путем. Другие же [6] предполагают, что рано созревающий и опадающий «клювик» обеспечивает потомство вокруг материнского растения, раскрывающаяся же, створчатая часть плода, созревающая ко времени, когда растение отрывается от субстрата, принимая форму «перекати-поле», способствует расселению вида на большие пространства. По-видимому, нельзя связывать гетеромерикарпию только со способом распространения семян. В тех случаях, когда полуплодики отделяющиеся, нужно искать связь также с экологическими условиями, как и при гетерокарпии и амфикарпии. В частности, у крестоватных нераскрывающиеся полуплодики, имея плотный околоплодник, так же как и нераскрывающиеся стручки или стручочки, лучше защищены от климатических невзгод.

Таким образом, все три рассмотренных проявления разноплодности гетерокарпия, амфикарпия и гетеромерикарпия, являются приспособлениями для обеспечения жизненности вида в неблагоприятных условиях среды и, кроме того, способствуют рациональному распространению семян вокруг родительского экземпляра и на дальние расстояния.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 17.I 1964 г.

Վ. Ե. ԱՎԵՏԻՍՅԱՆ ԵՎ Վ. Ա. ՄԱՆԱԿՅԱՆ

DIPTYCHOCARPUS STRICTUS-Ի ԲԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ ՀԵՏԵՐՈԿԱՐՊԻԱՅԻ ԿԱՊԱԿՑՈՒԹՅԱՄԲ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

D. strictus-ին հատուկ է հետերոկարպիայի երևույթը, այսինքն միևնույն բույսի վրա երկու տիպի պտուղների առկայությունը՝ վերին բացվող և ստորին չբացվող: Սակայն այս բույսը հավաքելիս մենք հայտնաբերեցինք այնպիսի առանձնյաքներ, որոնք կրում էին միայն մի տիպի պտուղներ: Այս, բայց գրականության, արտասովոր երևույթը պարզաբանելու համար հեղինակները կատարել են փորձնական ցանքեր:

Պարզվել է, որ *Diptychocarpus* ցեղի պատիճների երկակի բնույթը կախված է միջավայրի պայմաններից. չորային տարիներին հիմնականում ծլում են բացվող պատիճների սերմերը և այդ դեպքում պոպուլյացիայի մեջ գերիշխում են միայն բացվող պատիճներ ունեցող բույսերը: Անձրևային տարիներին բացվող պատիճների սերմերը խոնավությունից ոչնչանում են և հիմնականում ծլում են չբացվող պատիճների պահպանված սերմերը: Այդպիսի տարիներին պոպուլյացիաներում գերիշխում են երկտիպ պատիճներ ունեցող, այսինքն՝ հետերոկարպ բույսերը:

Հողվածում քննարկված են նաև ամֆիկարպիայի և հետերոմերիկարպիայի երևույթները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Победимова Е. Г. Бот. журн., т. 48, 12, 1963.
2. Тамамшян С. Г. Сб. пам. ак. А. В. Фомина, изд. АН УССР, 1938.
3. Тамамшян С. Г. Сов. бот., 4, 1947.
4. Тахтаджян А. Л. Сов. бот., 4, 1934.
5. Battcandier A. Bull. de la Soc. Bot. de France, t. XXX: 243, 1883.
6. Bauch R. Zeitschr. f. Botanic, bd. 37, h. 5, 1941.
7. Baumann-Bodenheim Ber. d. Schw. Bot. Ges., 66, 1956.
8. Beguinot A. Bull. Soc. Bot. Ital, 23. 1908.
9. Bernhard Sel. Sem. Hort. Erfurt., 1835.
10. Bieberstein M. Flora Taurico-caucasica, t. III, 1819.
11. Bolle von C. Verhandlungen d. rool.-botsn. Gesellsch. in Wien, bd. XI, 1861.
12. Borzi A. Bull. Soc. Bot. Ital.: 106, 1908.
13. Braun A. Abh. der Kgl. Akademie der Wissensch. z. Berlin.: 82, 1853.
14. Correns. Ber. d. deutsch. bot. Geselsch., XXIV: 167, 1845.
15. De Candolle A., Syst., t. II, 1821.
16. Delpino F. Mem. Ac. Sc. Ins. Bologna, ser. V, 4, 1894.
17. Engler A. Sitzungsber. d. K. Preuss. Ak. Wiss. z. Berlin, V, 1895.
18. Goebel K. Naturw. Wochenschr., 52, bd. X, 1911.
19. Grisebach A. Bot. Zeit., 723, 1878.
20. Gusuleac M. Buletinul Facul. de Stiinte din Cer., v. XII, 1939.
21. Hildebrand F. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, 1873.
22. Hutchinson. The Botanist in Soutern Africa, 1946.
23. Huth E. Abhandlungen d. Naturwiss. Vereins d. Regierungsber. Francfurt, bd. VIII, 1890.
24. Huth E. Heteromericarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung, Berlin, 1895.
25. Koller D. and Roth N. Amer. Journ. of Bot., v. 51, 1, 1964.
26. Ledebour C. Flora Rossica, t. 1, 1842.
27. Lindmann C. Öfvers. Sv. Vet.-Ak Förhandl., bd. 57, 8, 1900.
28. Ludwig F. Lehrbuch der Biologie der Pflanzten, 1895.
29. Lundström. Pflanzenbiologische Studien, 11, 1887.
30. Manganaro A. Physis, 2, 1915.
31. Murbeck S. Öfvers. Sv. Vet.-Ak. Förhandl., bd. 58, 7, 1901.
32. Nicotra. Nuovo Giorn. Bot. Ital., XVII, 1910.
33. Prantl K. in Engler A. und Prantl K. Natur. Pflanzenfam., III, 2, 1891.
34. Saint-Hilaire A. Flora Brasiliae meridionalis, 11:121.
35. Trautvetter F. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc., t. 33, 1, 1860.
36. Ulbrich. Biologische Studienbücher, Berlin, 1928.
37. Zohary M. Beih. Bot. Zentralbl., 56. 1937.