

ЭКОЛОГИЯ

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СОЦВЕТИЙ *CAMPANULACEAE*

Н.П. Балобанова

Московский педагогический государственный университет
ул. Кибальчича, 5, Москва, Россия

Сравнительный морфологический анализ соцветий *Campanulaceae* показывают большую вариабельность в строении флоральной системы как внутри типового рода, так и некоторых родов семейства.

Сем. *Campanulaceae* Adans. — одна из сложных в таксономическом отношении групп растений насчитывает более 40 родов и около 600 видов [8]. На территории бывшего СССР произрастает около 300 родов *Campanulaceae* [18]. Однако нет единого мнения об объеме семейства и ранге отдельных таксонов. В последнее время многие из видов, особенно типового рода, понимаются широко, часть из них сведены в синонимы, некоторые рассматриваются в ранге подвигов [8; 12; 4].

Представители семейства распространены, главным образом, в умеренных областях, в горах Европы, в Средиземноморской области, на Кавказе, Юго-Западной и Восточной Азии, лишь немногие представители проникают в холодные зоны и в тропики [18; 17]. Самые богатые по числу родов — Средиземноморская и Среднеевропейская области [19].

Колокольчиковые встречаются в самых различных местообитаниях (субальпийские и альпийские пояса гор, леса, луга, отчасти степи и пустыни). Толерантность семейства, особенно типового рода, чрезвычайно высока, что определяет многообразие их жизненных форм. Однако отдельные монотипные и олиготипные рода (*Azorina* Feer., *Gadellia* Schulk., *Musschia* Dumort, *Ostrowskia* Rgl., *Astrocodon* Fed. и др.) имеют небольшой ареал и узкую экологическую амплитуду. Так, олиготипный род *Astrocodon* Fed. распространен на Дальнем Востоке, монотипный род *Azorina* Feer. является эндемичным для Азорских о-вов.

Колокольчиковые — многолетние поли-, плейо- или монокарпические, редко однолетние травянистые растения, полукустарники, кустарники. В пределах семейства можно встретить разные типы побегов: удлиненные, полурозеточные

и розеточные, развивающиеся по моно-, ди- или полициклическому типу и возобновляющиеся моно- и симподиально [19; 2; 3]. Например, канделябровидное розеточное дерево *Azorina vidalii* (Wats.) Feer. с удлиненными побегами, развивающимися как не полностью специализированные монокарпические побеги; *Musschia wollastonii* Lowe — карликовое канделябровидное дерево, в отличие от *Azorina*, является монокарпиком, поликарпик *Musschia aurea* Dum. является многоствольным кустарником (Шулькина, 1986). Род *Asyneuma* Griseb. et Schenk. представлен поли- или монокарпическими травами (Расулова, 1988). Наибольшее разнообразие жизненных форм присуще роду *Campanula*. В роде встречаются как наземные травянистые растения (травянистые поликарпики и монокарпические травы), так и полукустарники и полукустарнички. Так, к монокарпикам можно отнести *C. mirabilis* Albov., *C. dihatoma* L. У некоторых видов группы *C. sibirica* L. проявляется изменчивость по длительности генеративного периода; встречаются как монокарпики, так и плейокарпики.

Многие колокольчиковые весьма декоративны и используются в цветоводстве. Это связано не только с формой и размерами цветков, но и со строением всего соцветия. Структура соцветий *Campanulaceae* привлекала внимание многих исследователей [23; 26; 22; 15; 13; 16; 19; 4]. Однако они нередко расходятся во мнении об особенностях их строения. Так, W. Philipson [26] и А.Л. Тахтаджян [17] указывали, что для *Campanulaceae* характерны рацемозные соцветия, в то время как R. Carolin [22] считал, что они цимозные. Т.В. Кузнецова [10] отмечала, что правы обе стороны, так как Philipson и Тахтаджян имели ввиду главную ось соцветия, которая у *Campanulaceae* часто бывает открытой, а Carolin — дихазальные боковые разветвления. А. Имс [7] и В.П. Виктор [4] относили соцветия *Campanula* к переходному типу между рацемозными и цимозными.

Материал для исследования собирался в природных условиях (Кавказ, Крым, Московская обл., Поволжье), в питомниках Москвы и Подмоскovie. Также исследовался гербарный материал, хранящийся в ведущих гербарных хранилищах (LE, MW, MWG, MOSP, МНА, RV, RWBG). Изучали соцветия у растений разных возрастных состояний на различных фазах цветения. В ряде случаев соцветия фиксировали в 70% спирте. Для уточнения структуры соцветий делали серии срезов через соцветие для временных и постоянных препаратов по общепринятой методике.

Полученные результаты показывают большую вариабельность в строении флоральной системы как внутри типового рода, так и некоторых родов семейства. Так, *Campanula lasiocarpa* Cham., *C. uniflora* L., *C. aucheri* A.DC., *C. stevenii* M.B., *Cylindrocarpa sewerzowii* Rgl., *Adenophora himalayana* Feer., *Astrocodon expansus* (Rud) Fed., *Edraianthus pumilio* (Schultes) A.DC., некоторые виды рода *Peracarpa* Hook. f. et. Thoms, *Cylindrocarpa* Regel, *Platicodon* A.DC., *Canarina* L. и др. имеют побеги с одиночными цветками. Большинство видов *Campanulaceae* характеризуются формированием простых кистевидных или сложных метельчатых фронтдулезных соцветий. В средневозрастном генеративном состоянии простые кистевидные соцветия имеют *Campanula rotundifolia* L., *C. alpina* Jacq., *C. hissarica* R. Kam., *C. repens* L., *Codonopsis canescens* Nannf., *Platicodon grandi-*

florus (Jacq.) A.DC., *Michauxia* Fed., *Ostrowskia magnifica* Rgl.; сложные кистевидные соцветия формируются у *Adenophora pereskifolia* (Fisch.) G. Don., *Asyneuma baldshuanicum* (O. Fedtsch) Fed., *Campanula komarovii* Maleev., *C. glomerata* L., *C. sibirica*, *C. cervicaria* L., *Edraianthus graminifolius* (L.) D.C. Колосовидные соцветия у *Sphenoclea zeylanica* Gaertn., *Phyteuma spicatum*, *Michauxia laevigata* Vent. и др.; головчатые соцветия характерны для *Asyneuma baldshuanicum*, *Campanula glomerata*, *Phyteuma orbiculare*, *Jasione montana* L. и др. Большинство видов рода *Campanula* имеют закрытые, монотелические [29] соцветия. Однако, как указывалось ранее [4; 6], у некоторых видов (*C. persicifolia* L., *C. rapunculoides* L., *C. altaica* Ldb.) этот признак может быть изменчивым. У других видов (*C. bellidifolia* AD., *C. patula* L., *C. trachelium* L.) они стабильны.

Степень ветвления соцветий и количество цветков зависит как от вида, так и от эколого-фитоценологических условий, в которых произрастают особи. Виды, с широкой экологической амплитудой могут иметь и простые, и сложные соцветия. При хорошей освещенности и на достаточно богатых почвах, в том числе при выращивании в питомнике, *Campanula trachelium*, *C. persicifolia* М.В., *C. latifolia* L., *Adenophora pereskifolia* и др. формируют сложные соцветия. Порядок ветвления осей может достигать до 4—5. Особи тех же видов, произрастающие на бедных почвах, в условиях более низкой освещенности имеют меньший порядок ветвления (не больше 2—3) и, соответственно, меньше цветков.

У большинства изученных видов особи цветущие первый год могут иметь только один единственный цветок, который, как правило, является верхушечным. В средневозрастном генеративном состоянии растения формируют максимально развитые соцветия. Увеличивается число цветков (от 5—7 до 10—14) и порядок ветвления (от 1—2 до 4—5). Это говорит о том, что на количество цветков в соцветии и на порядок ветвления существенное влияние оказывает возрастное состояние особи. Это подтверждает, что для некоторых родов семейства *Campanulaceae* характерно проявление возрастной изменчивости структуры соцветий.

Нередко после повреждения (обрывы на букеты верхней части соцветия, откусывание травоядными животными) могут формироваться пазушные соцветия с небольшим количеством цветков. Это можно считать проявлением посттравматической изменчивости. Иногда изменение структуры соцветий у некоторых видов (*C. rapunculoides*) может происходить при повреждении цветков галловыми клещами. Такое поражение приводит к резкому увеличению завязи, изменению формы и размеров отдельных цветков. Массовое заражение цветков приводит к «израстанию» верхушки, а иногда и всего соцветия.

Для видов с клейстогамными цветками (*C. canescens*, *C. incanescens* Boiss.) характерна половая изменчивость. Она связана с изменениями в структуре целых побегов и является приспособлением к особым экологическим условиям. Такие «клеистогамные» цветки образуются на особых, очень тонких, иногда ветвящихся побегах с редуцированными листьями, отходящих от корневища и надземного побега [9].

Проявление экологической, онтогенетической и других форм изменчивости нередко приводит к описанию новых таксонов, в том числе в ранге видов.

Некоторые виды из группы *Campanula glomerata* (*C. subcapitata* M. Pop., *C. trautvetteri* Grossh.) имеют только верхушечное соцветие. Однако этот признак характерен для всех видов данного родства в определенные стадии онтогенеза (молодые и старые генеративные особи) или связан с определенными условиями произрастания (бедная почва, слабая освещенность и др.).

Существенным признаком, влияющим на форму и структуру соцветия, является не только длина цветоножек, но и длина осей системы побега в области соцветия. При хорошо развитых цветоножках формируются кистевидные или метельчатые соцветия. Редукция цветоножек приводит к формированию колосовидных соцветий (*Campanula thyrsoides* L., *C. pyramidalis* L., *Michauxia campanuloides* Her., *M. laevigata* Vent., *Phyteuma ovatum* Honckeny). При редукции осей разных порядков формируются головчатые соцветия (*Campanula glomerata*, *C. cervicaria*, *C. foliosa* Ten., *Cryptocodon monocephalus* (Trautv.) Fed., *Jasione montana*, *Edrajanthus graminifolius* (L.) A.DC.). Для некоторых таксонов характерны очень длинные цветоножки (*C. alpina*, *Muschia waldstonii*), что влияет не только на форму соцветия, но и на общий габитус растения.

Представители рода имеют неодинаковый порядок раскрытия цветков. В простых соцветиях *C. trachelium*, *C. mirabilis* и др. первым раскрывается всегда терминальный цветок, вторым — базальный или цветок, расположенный в нижней трети соцветия; дальнейшее направление раскрытия акропетальное (если соцветие малоцветковое) или дивергентное. У некоторых видов (*C. latifolia*, *C. ossetica* M.B. и др.) в простых соцветиях первым раскрывается базальный цветок или цветок, расположенный в нижней трети соцветия, и в дальнейшем в зависимости от количества цветков наблюдается акропетальный или дивергентный порядок их распускания. Терминальный цветок обычно несколько опережает в цветении 2—4 нижерасположенных цветков.

Общие закономерности раскрытия цветков в сложных соцветиях сохраняются для всех видов. В элементарных соцветиях первым распускается верхушечный цветок, вторым — базальный, и далее процесс идет в акропетальной последовательности. Если элементарные соцветия состоят из 2 цветков, создается впечатление монохазия. Нередко можно наблюдать элементарные соцветия из 3 цветков с редуцированным междоузлем между 2 базальными цветками, таким образом создается впечатление дихазия. Однако наличие элементарных соцветий с большим количеством цветков не позволяет отнести их к цимозному типу, кроме того, никогда не происходит перевершинивания осей.

Таким образом, ни главные оси соцветия, ни элементарные соцветия у изученных видов нельзя отнести ни к цимозному, ни к рацемозному типу. Для них характерен переходный тип. Наше мнение согласуется с мнением Р. Каролин [22] и А. Имса [7], которые также считают, что граница цимозно-рацемозных различий в соцветиях сем. *Campanulaceae* не очень ясна и неотчетлива.

Для уточнения морфологической структуры соцветия *Campanula glomerata* был использован анатомический метод исследования. Анализ срезов позволяет сделать вывод, что структура головчатого соцветия в целом напоминает строение метельчатых соцветий. Следовательно, элементарные соцветия нельзя от-

нести к цимозному типу, т.е. использование для соцветия *C. glomerata* термина «тирс» не соответствует действительности.

Происхождение соцветий переходного типа объясняет концепция псевдоциклов, предложенная Н. Maresquell и Y. Sell [24; 25; 27; 28; 10]. В ходе эволюции происходит преобразование соцветий в направлении от цимозных к рацемозным. Первая стадия — гомогенизация характеризуется уменьшением степени разветвления паракладиев в верхушечной области вплоть до того, что на них сохраняется одна лишь ФЕ (флоральная единица). Порядок зацветания этих паракладиев меняется с базипетального на акропетальный (рацемизация) [1]. Эти процессы взаимосвязаны. Следовательно, соцветия (синфлоресценции), в которых на вершине главной оси и на более разветвленных нижних боковых осях имеются группы «коротких паракладиев» [10] в виде закрытых кистей или тирсов, распускающихся акропетально, встречаются и не так уж редки.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Беэр А.С. Сравнительное биоморфологическое исследование восточноевропейских представителей рода *Artemisia* L. (Asteraceae Dumort.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2005.
- [2] Викторов В.П. Морфологическая изменчивость трех видов рода *Campanula* L. в Московской области // Конференция по морфологии растений памяти И.П. Бородина. — Л., 1997.
- [3] Викторов В.П. К биосистематике рода *Campanula* (Campanulaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского ботанического общества. — 1998. — Т. 2. — С. 156.
- [4] Викторов В.П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (Campanulaceae) // Бот. журн. — 2000. — Т. 85. — № 40. — С. 80—90.
- [5] Викторов В.П. Таксономический конспект рода *Campanula* L. (Campanulaceae) России и сопредельных государств // Новости систематики высших растений. — СПб., 2002. — Т. 34. — С. 197—234.
- [6] Викторов В.П. Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере видов рода *Campanula* L.). — М., 2005.
- [7] Имс А. Морфология цветковых растений. — М., 1964.
- [8] Колаковский А.А. Семейство Campanulaceae. — М., 1995.
- [9] Коржинский С.И. О клейстогамии видов *Campanula* // Изв. Импер. Акад. Наук. — 1898. — Т. 9. — № 5. — С. 425—433.
- [10] Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Тролля // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1985. — Т. 90. — Вып. 3. — С. 62—72.
- [11] Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Ботаника. — М., 1991. — Т. 12. — С. 51—174.
- [12] Оганесян М.Э. Семейство Campanulaceae Juss. на Кавказе: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. — Ереван, 1996.
- [13] Писковацкова Н.П. Колокольчик скученный // Биологическая флора Московской области. — 1980. — С. 157—169.
- [14] Сердюкова Л.Б. К изучению строения соцветий в роде *Campanula* L. и *Symphandra* A.DC. // Зам. сист. геогр. раст. — Тбилиси, 1976. — Вып. 33. — С. 13—29.

- [15] *Сердюкова Л.Б.* Заметки о некоторых колокольчиках секции *Latilimbus* (Fed.) Char. (*Campanulaceae*) флоры Грузии // *Зам. сист. геогр. раст.* — Тбилиси, 1986. — Вып. 41. — С. 58—61.
- [16] *Судакова Е.А.* Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // *Известия Тимир. сельск. акад.* — 1983. — Вып. 3. — С. 48—51.
- [17] *Тухтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М., Л.: Наука, 1966.
- [18] *Федоров Ан. А.* Сем. *Campanulaceae* Juss. // *Флора СССР.* — М.-Л.: АН СССР, 1957. — Т. 24. — С. 126—450.
- [19] *Шулькина Т.В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss. и их географическое распространение и связь с таксономией // *Бот. журн.* — 1978. — Т. 63. — № 2. — С. 153—169.
- [20] *Шулькина Т.В.* Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. — Л., 1983.
- [21] *Шулькина Т.В.* О значении биоморфологических признаков в систематике растений // *Бот. журн.* — 1986. — Т. 71. — № 5. — С. 569—579.
- [22] *Carolin R.* The concept of the inflorescence in the order *Campanulaceae* // *Proc. Linn. Soc. Wales.* — 1967. — Vol. 92. — № 5. — P. 7—26.
- [23] *Goebel K.* *Organographie der Pflanzen.* 3-te umgearb. Aufl. — Jena, 1928. — Bd. 1—3. — P. 2078.
- [24] *Maresquelle H.J.* Le theme evolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude a susciter des problemes nouveaux // *Bull. Soc. Bot. Fr.* — 1970. — V. 117. — N. 1—2. — P. 1—4.
- [25] *Maresquelle H.J.* Evolutionstendenzen bei Komplexen Infloreszenzsystemen // *Ber. Disch. Bot. Ges.* — 1971. — Bd. 84. — Hf. 3—4. — P. 187—188.
- [26] *Philipson W.* The relationships of the Compositae particularly as illustrated by the morphology of the inflorescences of the Rubiaceae and the Campanulaceae // *Phytomorphology.* — 1953. — N 3. — P. 111—120.
- [27] *Sell Y.* Tendances evolutives parmi les complexes inflorescentiels // *Rev. gen. bot.* — 1976. — V. 83. — P. 247—267.
- [28] *Sell Y.* Physiological and phylogenetical significance of the direction of flowering in inflorescence complexes // *Ibid.* — 1980. — Bd. 169. — P. 280—284.
- [29] *Troll W.* *Die Infloreszenzen.* Bd. 1. — Jena, 1964.

STRUCTURE OF INFLORESCENCES IN *CAMPANULACEAE*

N.P. Balobanova

Moscow pedagogical State University
Kibalchicha str., 5, Moscow, Russia

Comparative morphological analysis of inflorescences in *Campanulaceae* family revealed different patterns of their structure. There is the intraspecific variability in some characteristics of the species. Main changes tendencies are shown.