

ПРЕДИСЛОВИЕ

Знакомство с антропоэкологией и карпологией проходит у студентов, специализирующихся на кафедре высших растений, на старших курсах. Антропоэкология входит в состав обязательного специального курса «Репродуктивная биология растений», карпология преподается в виде отдельного блока в составе обязательного специального курса «Эволюционная и экспериментальная ботаника».

Настоящее пособие составлено на основе многолетнего опыта преподавания вопросов репродуктивной экологии сотрудниками кафедры высших растений Московского университета.

Появление карпологии как научного направления в Московском университете связано с именем Георга-Франца Гофмана (1761–1826), первого заведующего кафедрой ботаники, созданной в 1804 г. В своей классической работе по зонтичным "*Genera plantarum umbelliferarum...*", вышедшей двумя изданиями в 1814 и 1816 гг., он показал важность карпологических признаков в систематике этого семейства.

Михаил Александрович Максимович (1804–1873), ученик Г.-Ф. Гофмана, в первой части опубликованной им работы «Основания ботаники» излагает «Органологию — образование и устройство частей растений» (Максимович, 1828). Весьма подробно рассмотрены «Органы оплодотворения»: дано определение цветка и плода, описывается строение «плода семенного» и «семенника истинного (*regisagrimum*)», виды плодов, строение и типы семян и др.

В конце 30-х годов прошлого столетия под руководством заведующего кафедрой высших растений Константина Игнатьевича Мейера (1881–1965), одного из последних «горожанкинских» учеников, начинается широкомасштабные карпологические исследования Николай Николаевич Каден (1914–1976) (см.: Девятов, Калининченко, 2018). С этого времени карпология становится постоянной в научной тематике кафедры.

Растущая дифференциация научных ботанических знаний привела к специализации

обучения и дифференциации преподавания ботанических дисциплин. В спецкурсах кафедры 60-х и первой половины 70-х годов, в частности, освещались закономерности и эволюция морфологических структур генеративных органов растений. Например, в курсе «Морфогения высших растений» рассматривались дифференциация растительного тела, происхождение семязачатков, эволюция цветка, гинецея и плода. В лекциях «Эволюционная морфология покрытосеменных» в разделе «Генеративные органы» Н.Н. Каден излагал представления об эволюции цветка, гинецея, плацентации и плода, морфологической классификации и терминологии карпологии.

В 1970–1975 гг., когда кафедрой заведовал Н.Н. Каден, отдельного курса репродуктивной биологии или карпологии не было, однако вопросам строения и функционирования плодов уделялось большое внимание в курсах морфологии и систематики растений, читавшихся как на 1–2-м годах обучения, так и во время специализации на кафедре. Николай Николаевич проводил факультативные занятия со студентами, а также готовил отдельный курс, посвященный плодам и семенам. В архиве кафедры сохранились иллюстрации к этому курсу, выполненные его рукой. При работе над пособием использовались материалы основанной Н.Н. Каденом обширной коллекции плодов и семян.

На 1-м и 2-м курсах в курсе морфологии и анатомии растений вопросам карпологии уделялось значительное внимание. Так, морфологии плодов традиционно посвящалась одна из последних лекций курса и последнее занятие малого практикума. В курсах ботаники, читаемых сейчас сотрудниками нашей кафедры на факультетах биотехнологии, фундаментальной медицины, биоинженерии и биоинформатики МГУ, эта традиция сохранилась.

В середине 70-х годов МГУ начал заниматься по новым учебным планам. Постоянный рост числа новых специальных курсов выдвинул идею целесообразности специали-

зации студентов на кафедре по двум-трем направлениям.

Как отдельная учебная дисциплина, морфология репродуктивных органов оформилась во время специализации студентов кафедры по двум направлениям: морфология растений и систематика. Такой курс читался студентам-систематикам 4-го курса. После объединения двух потоков (1978 г.) курс стал общим для всех студентов кафедры. В 1977 г. на кафедру пришел известный карполог Александр Павлович Меликян (1935–2008), которому поручили чтение этого курса. В дальнейшем учебный план был пересмотрен, и появилась возможность уделять больше времени морфологии и функциям репродуктивных органов. Для студентов 5-го года обучения был образован курс репродуктивной биологии, который также стал читать А.П. В курсе морфологии репродуктивных органов основное внимание уделялось структурной морфологии цветков, плодов и семян, в то время как в курсе репродуктивной биологии — вопросам экологии опыления и распространения плодов и семян.

В 2008 г. содержание курса морфологии репродуктивных органов было пересмотрено. Вопросам морфологии цветка стали больше уделять внимание в курсах систематики и репродуктивной биологии, а вопросы строения, функционирования плодов и распространения растений стали освещаться в 24-часовом курсе карпологии.

После введения двухуровневого обучения (2011/2012 уч. год) курсы репродуктивной биологии и карпологии сохранили свой объем и стали читаться бакалаврам 4-го курса и магистрантам 2-го курса обучения соответственно.

В первой части пособия рассмотрены системы опыления: алло- и автогамия, «половой» полиморфизм цветков; адаптации к абиотическому опылению при гидрофилии и анемофилии; адаптации к биотическому опылению, в том числе системы аттракции при опылении разными группами беспозвоночных и позвоночных животных.

Во второй части пособия рассмотрены вопросы морфологической и анатомической структуры, а также функционирования плодов цветковых растений. При обзоре морфогенеза плодов мы будем придерживаться традиционной схемы изложения, принятой на кафедре, и дадим обзор морфологии,

анатомии и морфогенеза плодов, возникших из разных типов гинецея: апокарпного, синкарпного, паракарпного и лизикарпного, а также соплодий. Поскольку в учебном пособии невозможно перечислить плоды всех семейств, мы будем следовать следующей схеме: проиллюстрируем основные черты морфологии, анатомии и морфогенеза каждого типа плодов на примере одного из крупных семейств, где преобладает данный тип гинецея, дадим обзор важных во флористическом либо хозяйственном отношении семейств, а также рассмотрим особые случаи строения и морфогенеза.

При обзоре морфогенеза плодов мы будем придерживаться традиционной схемы изложения, принятой на кафедре, и дадим обзор морфологии, анатомии и морфогенеза плодов, возникших из разных типов гинецея: апокарпного, синкарпного, паракарпного и лизикарпного, а также соплодий. Здесь мы рассмотрим отдел морфогенеза, касающийся исторического развития органов и структур (в нашем случае карпологических) в процессе волюции. Поскольку в учебном пособии невозможно перечислить плоды всех семейств, мы будем следовать следующей схеме: проиллюстрируем основные черты морфологии, анатомии и морфогенеза каждого типа плодов на примере одного из крупных семейств, где преобладает данный тип гинецея, дадим обзор важных во флористическом либо хозяйственном отношении семейств, а также рассмотрим особые случаи строения и морфогенеза.

Пособие проиллюстрировано многочисленными оригинальными фотографиями, отражающими морфологию и анатомию описываемых объектов.

Раздел «Антэкология» написан А.С. Зерновым, «Карпология» — А.Г. Девятовым.

Авторы выражают благодарность сотруднице дендрария Горно-таежной станции ДВО РАН С.В. Гороховой, кураторам коллекций Ботанического сада ВИЛАР Е.Ю. Бабаевой, Н.Ю. Гудковой, Ю.М. Миняевой, А.Н. Цицилину за предоставленный материал; редакторам издания Д.Д. Соколову и А.П. Сухорукову, а также рецензенту М.В. Казаковой, за советы и замечания.

Работа выполнена по теме госбюджетного НИОКР кафедры высших растений биологического факультета МГУ № 121032500084–6.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
РАЗДЕЛ I. АНТКОЛОГИЯ	5
I.1. СИСТЕМЫ ОПЫЛЕНИЯ	5
I.1.1. Основные типы опыления	5
I.1.1.1. Аллогамия	6
I.1.1.1.1. Ксеногамия	6
I.1.1.1.2. Гейтоногамия	7
I.1.1.2. Автогамия	7
I.1.1.2.1. Автогамия при хазмогамии	8
I.1.1.2.2. Клейстогамия	9
I.1.2. «Половой» полиморфизм цветков	11
I.1.2.1. Варьирование функции в «обоеполом» цветке	11
I.1.2.1.1. Дихогамия	11
I.1.2.1.2. Геркогамия	13
I.1.2.2. «Раздельнополые» цветки	14
I.1.2.2.1. Моноикты (однодомные растения)	14
I.1.2.2.2. Диоикты (двудомные растения)	15
I.2. АБИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ	16
I.2.1. Анемофилия	16
I.2.2. Гидрофилия	20
I.2.2.1. Эпигидрофилия (эпгидрофилия)	20
I.2.2.2. Гипогидрофилия (гипгидрофилия)	22
I.3. БИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ	23
I.3.1. Единицы опыления	24
I.3.2. Аттрактанты	27
I.3.2.1. Первичные	28
I.3.2.1.1. Пыльца	28
I.3.2.1.2. Нектар	31
I.3.2.1.3. Масла	34
I.3.2.1.4. Смолы	37
I.3.2.1.5. Ароматические вещества («парфюмерия»)	38
I.3.2.1.6. Убежище и место выведения потомства	39
I.3.2.2. Вторичные	42
I.3.2.2.1. Визуальные сигналы	42
I.3.2.2.2. Запах	44
I.3.2.3. Обманки (имитация первичного аттрактанта)	47
I.3.2.3.1. Имитация кормовых цветков	47
I.3.2.3.2. Псевдополовая аттракция	47
I.3.2.3.3. Имитация места выведения потомства	49
I.3.3. Энтомофилия (опыление насекомыми)	51
I.3.3.1. Кантарофилия	51
I.3.3.2. Миофилия	54
I.3.3.3. Хименофилия	58
I.3.3.3.1. Сфекофилия (опыление осами)	58
I.3.3.3.2. Мирмекофилия (опылением муравьями)	59
I.3.3.3.3. Мелиттофилия (опыление пчелами и шмелями)	61
I.3.3.4. Фаленофилия (опыление «ночными» бабочками)	63

I.3.3.5. Психофилия (опыление «дневными» бабочками)	65
I.3.3.6. Трипсофилия, или тизаноптерофилия (опыление трипсами)	66
I.3.4. ОПЫЛЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ	66
I.3.4.1. Заурофилия (опыление рептилиями)	67
I.3.4.2. Териофилия (опыление млекопитающими)	67
I.3.4.2.1. Опыление нелетающими млекопитающими	67
I.3.4.2.2. Хироптерофилия (опыление рукокрылыми).....	70
I.3.4.3. Орнитофилия (опыление птицами).....	73
Литература.....	75
РАЗДЕЛ II. КАРПОЛОГИЯ	81
II.1. ИСТОРИЯ КАРПОЛОГИИ	81
II.1.1. ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ И АНАТОМИИ ПЛОДОВ	81
II.1.2. РАЗВИТИЕ КАРПОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ.....	81
II.1.3. КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА ПЛОДОВ.....	82
II.1.3.1. Типология плодов.....	82
II.1.3.2. Номенклатура плодов	87
II.1.4. ТЕРМИНЫ КАРПОЭКОЛОГИИ.....	88
II.2. РАЗНООБРАЗИЕ И МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДОВ	89
II.2.1. АПОКАРПНЫЕ ПЛОДЫ	90
II.2.1.1. Морфогенез апокарпных плодов базальных цветковых растений.....	90
II.2.1.1.1. Морфогенез апокарпных плодов в порядке Magnoliales	90
II.2.1.1.1.1. Degeneriaceae.....	90
II.2.1.1.1.2. Magnoliaceae.....	90
II.2.1.1.1.3. Myristicaceae.....	91
II.2.1.1.1.4. Annonaceae.....	92
II.2.1.1.2. Морфогенез апокарпных плодов в порядке Laurales	93
II.2.1.1.2.1. Lauraceae.....	93
II.2.1.1.2.2. Monimiaceae	94
II.2.1.1.2.3. Hernandiaceae.....	95
II.2.1.2. Основные направления морфогенеза апокарпных плодов высших двудольных (Eudicots). Порядок Ranunculales	95
II.2.1.2.1. Ranunculaceae.....	95
II.2.1.3. Морфогенез апокарпных плодов двудольных. Порядок Rosales.....	97
II.2.1.3.1. Основные направления морфогенеза апокарпных плодов двудольных. Семейство Rosaceae	97
II.2.1.3.2. Особые случаи морфогенеза апокарпных плодов двудольных. Семейство Elaeagnaceae	100
II.2.1.4. Морфогенез апокарпных плодов двудольных. Порядок Fabales.....	100
II.2.1.4.1. Fabaceae = Leguminosae.....	100
II.2.1.5. Особые случаи морфогенеза апокарпных плодов двудольных. Порядок Proteales.....	105
II.2.1.5.1. Proteaceae.....	105
II.2.1.5.2. Nelumbonaceae.....	105
II.2.1.6. Морфогенез апокарпных плодов однодольных	106
II.2.1.6.1. Порядок Alismatales.....	106
II.2.1.6.2. Апокарпные плоды Palmae (Arecaceae)	107
II.2.2. СИНКАРПНЫЕ ПЛОДЫ	107
II.2.2.1. Плоды Magnoliales и Nymphaeales	107
II.2.2.2. Гемисинкарпные и синкарпные плоды базальных однодольных (порядок Alismatales)	108
II.2.2.3. Группы двудольных с синкарпным (гемисинкарпным) гинеецем, в которых реализуется апокарпный тип вскрывания.....	109
II.2.2.3.1. Семейство Arosynaceae	109
II.2.2.3.2. Семейство Malvaceae	110
II.2.2.4. Вскрывание синкарпных плодов	111
II.2.2.4.1. Морфологические типы вскрывания синкарпных плодов	111
II.2.2.4.2. Анатомические механизмы вскрывания синкарпных плодов.....	112

II.2.2.5. Морфогенез верхних синкарпных плодов двудольных. Порядок Solanales.	113
II.2.2.6. Особые случаи морфогенеза синкарпных плодов, возникших из верхней завязи. Распадающиеся плоды	114
II.2.2.6.1. Распадающиеся плоды Euphorbiaceae	115
II.2.2.6.2. Распадающиеся плоды Geraniales	115
II.2.2.6.3. Распадающиеся плоды Malvaceae	116
II.2.2.6.4. Распадающиеся плоды бумажниковых и губоцветных.....	117
II.2.2.6.4.1. Плоды семейства Labiatae	117
II.2.2.6.4.2. Плоды семейства Boraginaceae.....	119
II.2.2.7. Морфогенез нижних синкарпных плодов двудольных. Порядок Dipsacales.....	119
II.2.2.8. Особые случаи морфогенеза синкарпных плодов двудольных, образованных полунижней и нижней завязью.....	121
II.2.2.8.1. Гигрохазические коробочки Aizoaceae	121
II.2.2.8.2. Яблоки	121
II.2.2.8.3. Распадающиеся плоды Umbelliferae (Apiaceae)	122
II.2.2.9. Синкарпные плоды однодольных	124
II.2.2.9.1. Синкарпные плоды Palmae (Arecaceae).....	124
II.2.3. Плоды, образованные паракарпным гинецеем.....	125
II.2.3.1. Основные закономерности морфогенеза паракарпных плодов. Семейство Salicaceae	125
II.2.3.2. Морфогенез верхних паракарпных плодов. Семейство Papaveraceae	126
II.2.3.3. Морфогенез верхних паракарпных плодов. Семейство Cruciferae	128
II.2.3.4. Морфогенез нижних паракарпных плодов двудольных. Семейство Cucurbitaceae.....	130
II.2.3.5. Морфогенез нижних паракарпных плодов двудольных. Семейство Compositae (Asteraceae).....	132
II.2.3.5.1. Морфогенез семянков в подсемействе Carduoideae.....	133
II.2.3.5.1.1. Подтриба Oporordinae	134
II.2.3.5.1.2. Подтриба Carduinae	135
II.2.3.5.1.3. Подтриба Arctiinae	135
II.2.3.5.1.4. Подтриба Centaurinae.....	135
II.2.3.5.2. Строение семянков с паппусом. Подсемейство Cichorioideae	136
II.2.3.5.3. Строение семянков с паппусом. Триба Astereae.....	138
II.2.3.5.4. Морфогенез семянков, лишенных паппуса. Триба Anthemieae	138
II.2.3.5.5. Особые случаи морфогенеза семянков сложноцветных. Триба Calenduleae.....	141
II.2.3.5.6. Особые случаи морфогенеза семянков сложноцветных. Триба Coreopsideae.....	141
II.2.3.5.7. Особые случаи морфогенеза семянков сложноцветных. Триба Heliantheae, подтриба Ambrosiinae	141
II.2.3.6. Паракарпные плоды однодольных. Семейство Orchidaceae.	142
II.2.3.7. Паракарпные плоды однодольных. Семейство Arecaceae (Palmae)	142
II.2.3.8. Паракарпные плоды однодольных. Порядок Poales	142
II.2.3.8.1. Семейство Juncaceae	143
II.2.3.8.2. Семейство Cyperaceae.....	143
II.2.3.8.3. Семейство Gramineae.....	144
II.2.3.8.3.1. Развитие покровов голой зерновки. <i>Triticum</i>	145
II.2.3.8.3.2. Развитие покровов зерновки, заключенной в колосковые чешуи. <i>Oryza</i>	145
II.2.3.8.3.3. Структура зерновок базальных групп злаков. Подсемейства Anomochloideae и Pharoideae	145
II.2.3.8.3.4. Морфогенез зерновок злаков. Подсемейство Bambusoideae.....	145
II.2.3.8.3.5. Морфогенез зерновок злаков. Подсемейство Pooideae.....	146
II.2.4. Морфогенез плодов, образованных лизикарпным гинецеем.....	147

II.2.4.1. Основные закономерности морфогенеза лизикарпных плодов. Семейство Caryophyllaceae.....	147
II.2.4.2. Основные закономерности морфогенеза лизикарпных плодов. Семейство Polygonaceae	148
II.2.4.3. Особые случаи морфогенеза лизикарпных плодов. Порядок Santalales	149
II.3. СОПЛОДИЯ.....	149
II.3.1. Соплодия с преобладанием перикарпия. Род <i>CORNUS</i>	150
II.3.2. Соплодия с преобладанием перикарпия и прицветников. Род <i>LONICERA</i>	150
II.3.3. Соплодия с преобладанием флоральных и осевых структур. Семейства MORACEAE и URTICACEAE.....	151
ЛИТЕРАТУРА.....	151