

МОРФОЛОГИЯ СОЦВЕТИЙ РОДА *CAMPANULA* (CAMPANULACEAE)

Н.П. БАЛОБАНОВА; В.П. ВИКТОРОВ, д. б. н.

(Кафедра ботаники)\*

Проанализировано разнообразие соцветий некоторых видов рода *Campanula*. Соцветия внутри рода отличаются большой вариабельностью в строении. Большинство видов *Campanula* имеют фрондулёзные, закрытые, монотелические соцветия. Выявлены различные формы изменчивости (возрастная, посттравматическая, половая и др.). Прослежен порядок раскрывания цветков в простых и сложных соцветиях. Проведено анатомическое исследование *Campanula glomerata* в области соцветия.

Род *Campanula* — одна из сложных в таксономическом отношении группа растений, насчитывающая более 300 видов [11]. Представители рода 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 [10, 11]. Колокольчики встречаются в различных местообитаниях (субальпийские и альпийские пояса гор, леса, луга, отчасти степи и пустыни). Толерантность рода чрезвычайно высока, что определяет многообразие их жизненных форм. Колокольчики многолетние поли-, плейоили монокарпические, редко однолетние травянистые растения. Представители рода колокольчиковых — очень красивые растения, и часть из них уже давно вошла в золотой фонд декоративного садоводства и с успехом культивируются в ботанических садах.

Структура соцветий *Campanulaceae* привлекала внимание многих исследователей [2, 7-9, 15, 16]. Однако они нередко расходятся во мнении об особенностях их строения. Так, W. Philipson [16] и А.Л. Тахтаджян [10] указывали, что для *Campanulaceae* характерны рацемозные соцветия, в то время как R. Carolin [14] считал, что они ци-

мозные. Т.В. Кузнецова [6] отмечала, что правы обе стороны, так как W. Philipson и А.Л. Тахтаджян имели в виду главную ось соцветия, которая у *Campanulaceae* часто бывает открытой, а R. Carolin — дихазальные боковые разветвления. А. Имс [4] и В.П. Викторов [3] относили соцветия *Campanula* к переходному типу между рацемозными и цимозными.

Материал для исследования собирали в природных условиях (Северный Кавказ, Крым, Московская обл., Поволжье), в питомниках Москвы и Подмосковья. Также исследовали гербарный материал, хранящийся в ведущих гербарных хранилищах (LE, MW, MWG, MOSP, MHA). Анализ особенностей строения соцветий проводили у растений различных возрастных состояний на разных фазах цветения. В ряде случаев соцветия фиксировали в 70 % спирте.

Полученные результаты показывают большую вариабельность в строении соцветий внутри рода. Большинство видов *Campanula* имеют фрондулёзные, закрытые, монотелические [по 17] соцветия. Однако, как указывалось ранее [3], у некоторых видов (*C. persicifolia*, *C. rapunculoides*, *C. altaica*), этот признак может быть изменчивым. Большинство видов харак-

\* Московский педагогический государственный университет.

теризуются формированием простых кистевидных или сложных кистевидных соцветий. Для некоторых таксонов характерны очень длинные цветоножки (*C. alpina*), что влияет не только на форму соцветия, но и на общий габитус растения. Редукция цветоножек приводит к формированию колосовидных соцветий (*C. thyrsoides*, *C. pyramidalis*). При редукции осей разных порядков формируются головчатые соцветия (*C. glomerate*, *C. cervicaria* и др.). Только одиночные цветки формируют *C. aucheri*, *C. bellidifolia*, *C. uniflora* и др.

Число цветков и порядок ветвления часто зависит от эколого-фитоценологических условий. При хорошей освещенности и богатой почве многие виды (*C. trachelium*, *C. persicifolia*, *C. latifolia*) формируют сложные соцветия с множеством цветков. А в условиях с более низкой освещенностью и на бедных почвах те же виды образуют простые соцветия (*C. alpina*, *C. altaica*, *C. alliariifolia*, *C. collina*, *C. rotundifolia*, *C. sarmatica*).

Для видов рода *Campanula*, как и для ряда других родов, характерно проявление возрастной изменчивости структуры соцветий. В первый год цветения большинство особей имеют обычно только один верхушечный цветок. В средневозрастном генеративном состоянии особи формируют максимально развитые соцветия. У стареющих растений постепенно происходит уменьшение числа цветков и порядка ветвления.

Проявлением посттравматической изменчивости можно считать формирование боковых побегов с небольшим количеством цветков после повреждения (обрывы на букеты верхней части соцветия, откусывание травоядными животными). Кроме того, 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*) характерно наличие половой изменчивости. Клейстогамные цветки образуются на особых очень тонких, иногда ветвящихся побегах с редуцированными листьями, отходящих от корневища и нижней части надземного побега [5].

Проявление экологической, онтогенетической, возрастной и других форм изменчивости нередко приводит к описанию новых таксонов, в т. ч. в ранге видов. Например, некоторые виды из группы *Campanula glomerata* (*C. subcapitata*, *C. trautvetteri*) 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, высокая поясность и др.).

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* 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 всегда несколько опережает в цветении 2—4 нижерасположенных цветков.

В сложных соцветиях для всех видов общие закономерности раскрытия цветков сохраняются. В элементар-

ных 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 междуузлем 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 переворачивание осей.

В связи со сложностью морфологического изучения структуры головчатого соцветия *C. glomerata* был проведен анализ серии анатомических срезов, сделанных в разных участках соцветия. Его результаты показали, что структура головчатого соцветия в целом напоминает строение метельчатых соцветий с редуцированными осями разных порядков. Элементарные соцветия нельзя отнести к цимозному типу, т.е. использование для соцветия *C. glomerata* термина «тирс» не соответствует действительности.

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, что согласуется с представлениями авторов [4, 14], которые отмечали, что граница цимозно-рацемозных различий в соцветиях сем. *Campanulaceae* неотчетлива.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Викторов В.П.* Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (*Campanulaceae*) // Бот. журн., 2000. Т. 85. № 40. С. 80-90. — 2. *Викторов В.П.* Таксономический конспект рода *Campanula* L. (*Campanulaceae*) России и сопредельных государств // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 197-234. — 3. *Викторов В.П.* Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере видов рода *Campanula* L.). М., 2005. — 4. *Имс А.* Морфология цветковых растений. М., 1964. — 5. *Коржинский С.И.* О клейстогамии видов *Campanula* // Изв. Импер. Акад. Наук, 1898. Т. 9. № 5. С. 425-433. — 6. *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Тролля // Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 62-72. — 7. *Писковацкова Н.П.* Колокольчик скученный // Биологическая флора Московской области. 1980. С. 157-169. — 8. *Сердюкова Л.Б.* К изучению строения соцветий в роде *Campanula* L. и *Symphyantha* A.DC. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976. Вып. 33. С. 13-29. — 9. *Судакова Е.А.* Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // Изв. ТСХА, 1983. Вып. 3. С. 48-51. — 10. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. — 11. *Федоров А.А.* Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.-Л.: АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126-450. — 12. *Шулькина Т.В.* Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. докт. дисс. Л., 1983. — 13. *Шулькина Т.В.* О значении биоморфологических признаков в систематике растений // Бот. журн., 1986. Т. 71. № 5. С. 569-579. — 14. *Carolin R.* // Proc. Linn. Soc. Wales, 1967. Vol. 92. № 5. P. 7-26. — 15. *Goebel K.* 3-te umgearb. Aufl. Jena, 1928. Bd 1-3. — 16. *Philipson W.* // Phytomorphology, 1953. N 3. P. 111-120. — 17. *Troll W.* Die infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964.

Рецензент — к. б. н. А.В. Чичев

## SUMMARY

Inflorescences withing *Campanula* family are characterized by great variability in structure. The majority of *Campanula* species have frondulezic, closed, monotelic inflorescences. Various forms of variability-age-specific, post-traumatic, sexual etc have been found. The order of flower opening both in simple and complex inflorescences has been observed. Anatomical investigation of *Companula glomerata* inflorescence area was carried out.