

УДК 582.669.2+581.48

**М.А.Тайсумов, М.У.Умаров, М.А.-М.Астамирова,
А.С.Абдурзакова, С.А.Исраилова, Ф.С.Омархаджиева**

**M.A. Taisumov, M.U. Umarov, M.A.-M. Astamirova,
A.S. Abdurzakova, S.A. Israilov, F.S. Omarhadzhieva**

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕМЯН СЕМЕЙСТВА CARYOPHYLLACEAE JUSS.

SOME QUESTIONS ON THE GENESIS OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEEDS OF CARYOPHYLLACEAE JUSS. FAMILY

В статье приводятся сведения о морфологических признаках семян сем. Гвоздичных (Caryophyllaceae Juss.), а также о генетических связях между конкретными таксонами, в том числе в пределах семейств.

Эволюционно-морфологическое исследование отдельных таксонов является важным направлением в изучении биологического разнообразия. Семейство Caryophyllaceae Juss. – одно из крупнейших семейств, включает около 80 родов и 2000 видов, распространенных в Евразии, Африке и Америке (Девятов, Тайсумов, 1999; Тайсумов, 1997). Широкий ареал и многообразие условий обитания способствовали становлению у многих видов своеобразных вегетативных и репродуктивных структур. Однако до сих пор нет представления о морфологической эволюции семян гвоздичных в целом и специальные исследования по морфологии большинства представителей семейства не проводились.

В систематике растений морфологические признаки семян как внешнего, так и внутреннего строения, до настоящего времени почти не используются. До сих пор число видов растений, имеющих более или менее полное описание семян очень невелико. В большинстве своем оно приводится лишь для растений, в той или иной мере имеющих отношение к сельскому хозяйству: семена культурных растений хлебных злаков, лекарственных, эфиромасличных, сорных и других групп растений (Доброхотов, 1961; Ленков, 1928; Чижов, 1942) или декоративных (Пидотти, 1952). Однако основная масса растений не имеет каких-либо характеристик семян, или имеющиеся сведения настолько скудны, что по существующим описаниям невозможно представить себе внешний облик семян тех растений, о которых идет речь («Флора СССР», «Флора Кавказа» и мн. др.). В связи с этим и возникла необходимость исследования морфологии семян не только сорных, но и дикорастущих представителей семейства гвоздичных, встречающихся на территории Российского Кавказа. Эта группа растений представляет интерес не только в систематическом и прикладном отношении, но и с точки зрения палеоботаники, т. к. семена представителей Caryophyllaceae и других семейств, входящих в порядок Centrospermae, начинают появляться в отложениях, относящихся к миоцену, а в плиоцене и четвертичном периоде уже достигают почти современного разнообразия.

Цель исследований – выявление генетических связей между конкретными таксонами, в том числе в пределах семейств. Достижение ее особенно важно для крупных полиморфных семейств, в числе которых и семейство гвоздичных (Caryophyllaceae).

Исследуя взаимоотношения различных морфологических признаков семян семейства гвоздичных, нам удалось наметить вероятные морфогенетические связи между его различными родами. Для выяснения родового разнообразия морфологических признаков были изучены семена представителей всех родов этого семейства.

Морфологические признаки семян семейства, такие как скульптура, форма семян и зародыша и ряд других, весьма разнообразны. Для семян большинства представителей семейства характерным элементом скульптуры является бугорок, расположенный либо на звездчатом, либо на простом основании; лишь у немногих видов поверхность семян мелкоморщинистая или совершенно лишенная скульптуры.

Отсутствие скульптуры, по-видимому, следует рассматривать, как явление вторичное, так как для большинства семян представителей других семейств, входящих в порядок Centrospermae, характерны семена с бугорками различных типов. В связи с тем, что разнообразие типов скульптуры хорошо заметно уже при первом знакомстве с семенами различных представителей сем. Caryophyllaceae Juss., считаем целесообразным начать рассмотрение морфологических признаков с разнообразия скульптуры семян, характерного для данного семейства.

Наиболее примитивным типом скульптуры в пределах семейства, по-видимому, следует считать продолговатые бугорки типа *Stellaria graminea* L., расположенные на звездчатом основании и образовавшиеся, вероятно, при распаде концентрических валиков, характерных, например, для семян *Aizoon hispanicum* L. (сем. Aizoaceae Rudolphi) Этот тип скульптуры характерен и для семян других видов рода *Stellaria* L., а также для некоторых представителей родов *Cerastium* L. и *Myosoton* Moench. От этого типа эволюция, видимо, шла в двух направлениях:

1. Резкое уменьшение высоты продолговатых бугорков, ведущее сначала к образованию струйчатой скульптуры, встречающейся у *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. и некоторых других видов этого рода, а также у рода *Wilhelmsia*, *Merckia*. В дальнейшем происходит полное исчезновение скульптуры – роды *Stellaria*, *Queria*, *Minuartia*, *Honkenya*, *Thylacospermum*, *Spergularia*, *Paronychia*, *Herniaria*, *Pteranthus*, *Cucubalus* и *Acanthophyllum*.

2. Сокращение длины продолговатых бугорков семян и образование конических бугорков со звездчатым основанием – «тип *Cerastium holosteam* Fisch. ex Hornem», роды *Stellaria*, *Cerastium*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Viscaria*, *Lychnis* L. и *Steris* = *Viccaria*. От семян со скульптурой подобного типа эволюция могла пойти в четырех направлениях (табл. 1).

Не подлежит сомнению, что огромную роль в формировании различных типов скульптуры играли условия обитания видов. При этом, однако, существенное значение имеют не только внешние воздействия на наземные части растений, но и питание растений в течение вегетационного периода. Как показали исследования Е.И. Salisbery (1958), соотношение семян с бесцветным окаймлением и лишенных его (у *Spergularia*

Таблица 1

Направления эволюции скульптуры семян

1	2	3	4
Расширение основания бугорков и некоторое уменьшение их числа – «тип <i>Cerastium schmalhauseni</i> Pacz», роды <i>Stellaria</i> , <i>Cerastium</i> и <i>Polycarpon</i> .	Между бугорками расширение основания бугорков, до почти полного их сливания между собой, причем лучи сильно редуцируются, но сохраняются. У семян «типа <i>Silene dichotoma</i> Ehrh.»», обладающих, с нашей точки зрения, мало подвинутой скульптурой, еще хорошо выражена коническая верхушка бугорка (<i>Lepyrodiclis</i> , <i>Bufonia</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Spergula</i> , <i>Spergularia</i> = <i>Alsine</i> , <i>Agrostema</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Silene</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Petrocoma</i> и <i>Gypsophila</i> . В дальнейшем происходит еще большее уплощение бугорков с образованием скульптуры «типа <i>Silene bupleroides</i> L. = <i>S. longiflora</i> Ehrh.»», роды <i>Sagina</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Moehringia</i> , <i>Silene</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Gypsophila</i> , <i>Petrocharia</i> = <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> , <i>Saponaria</i> и <i>Velezia</i> .	Значительное удлинение бугорков, с образованием внутри каждого из них воздушной полости, а также скульптура «типа <i>Stellaria holostea</i> L.» встречаются у родов <i>Stellaria</i> , <i>Pseudostellaria</i> Pax., <i>Minuartia</i> и <i>Silene</i> . В дальнейшем происходит удлинение бугорков, расположенных на спинке семян, – «тип <i>Minuartia rhodocalyx</i> (Albov) Woronow», роды <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> и <i>Ixoca</i> = <i>Heliosperma</i> . Конечным этапом этой линии эволюции, по-видимому, можно считать образование на спинке семени кольца из слившихся между собой бугорков. Возникает «тип <i>Spergula morisonii</i> Boreau = <i>S. vernalis</i> », характерный как для других видов этого рода, так и для некоторых видов рода <i>Spergularia</i> . Образование скульптуры подобного типа, по-видимому, связано с необходимостью увеличения парусности семян, облегчающей их распространение. Следует отметить, что скульптура семян этой линии эволюции характерна либо для обитателей морских побережий, открытых участков тундры или склонов гор, либо для сорных растений (некоторые виды <i>Spergula</i>). При этом у семян сорных растений намечается тенденция к уменьшению парусности за счет сокращения ширины окаймления и увеличения общих размеров семян.	Увеличивается число бугорков, и исчезает звездчатое основание – «тип <i>Telephium orientale</i> ».

salina J. et C. Presl.) изменяется в течение вегетационного периода: семена с бесцветным окаймлением образуются в большем количестве в период, наиболее благоприятный для роста растений, к концу же вегетационного периода число таких семян уменьшается и, соответственно, возрастает количество семян без окрыления. E.J. Salisbury объясняет, подобное явление ухудшением питания растений в конце вегетационного периода.

Из приведенной схемы можно видеть, что скульптура семян сем. Caryophyllaceae весьма многообразна. Кроме выделенных, существует большое количество переходных форм. Обращает на себя внимание то, что, наряду с весьма полиморфными по этому признаку родами, как например, *Stellaria*, *Cerastium*, *Silene*, имеются роды *Dianthus*, *Acanthophyllum*, *Tunica* и другие с весьма с однообразной поверхностью семян.

Исследуя основные направления эволюции формы семян, по нашему мнению, наиболее примитивными в этом отношении, вероятно, следует считать сферические семена. Примером, по-видимому, вторично упрощенных семян такого типа являются семена родов *Spergula* и *Vaccaria*. От них эволюция могла пойти в трех направлениях (табл. 2).

Таблица 2

Направления эволюции формы семян

1	2	3
Уплотнение семян, приведшее к образованию ладьевидных и щитовидных семян – «тип <i>Dianthus deltoides</i> L.», встречающийся у родов <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> и <i>Velesia</i> .	Образование почковидных семян с выпуклой спинкой – «тип <i>Stellaria holostea</i> », роды <i>Stellaria</i> , <i>Pseudostellaria</i> , <i>Myosoton</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Moehringia</i> , <i>Telephium</i> , <i>Silene</i> = <i>Viscaria</i> , <i>Ихоса</i> = <i>Heliosperma</i> , <i>Silene</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Petrocoma</i> , <i>Cucubalus</i> и <i>Saponaria</i> . От семян такого типа возможно развитие в двух направлениях.	Постепенное образование асимметричных семян: семена с намечающейся асимметрией – «тип <i>Minuartia caucasica</i> » у <i>Buffonia</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Merckia</i> , <i>Hemiaria</i> , <i>Agrostemma</i> , <i>Gypsophila</i> и <i>Acanthophyllum</i> ; дальнейшее увеличение асимметрии – «тип <i>Minuartia arctica</i> », встречающийся у родов <i>Lepyrodicilis</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Thylacosperum</i> и <i>Gypsophila</i> ; асимметричные семена с клювовидным выростом (или) либо отстоящим – «тип <i>Spergularia campestris</i> », встречающийся у родов <i>Spergularia</i> , <i>Alsine</i> , <i>Polycarpon</i> , либо прижатым – «тип <i>Paronychia cephaloides</i> », встречающийся у родов <i>Paronychia</i> и <i>Queria</i> .

Постепенное образование глубокой щелевидной борозды: сначала на спинке семени образуется неглубокая борозда с округлыми краями – «тип *Stellaria media*», встречающийся у родов *Stellaria*, *Holosteum*, *Silene* и *Melandrium*; затем борозда углубляется и образуются семена «типа *Silene nana*», встречающегося у родов *Silene* и *Melandrium* (секция *Gastrolychnis*).

У родов *Stellaria*, *Cerastium*, *Honkenya* и *Pteranthus* наблюдается образование овальных и обратно-яйцевидных семян с переходами от форм, не имеющих выраженных граней, – «тип *Stellaria humifusa*», к формам с более или менее резко выраженными гранями – «тип *Cerastium holosteoides*», встречающийся у родов *Cerastium*, *Sagina* и *Honkenya*.

Из нашей схемы видно, что наряду с родами, имеющими полиморфные семена – *Stellaria*, *Silene*, *Melandrium*, имеется ряд родов (*Sagina*, *Tunica*, *Dianthus* и другие) с весьма однообразной формой семян.

Соотношение различных типов зародыша. Наиболее примитивным, с нашей точки зрения, следует считать кольцевой, периферический зародыш «типа *Stellaria holostea*», встречающийся у семян родов *Stellaria*, *Pseudostellaria*, *Myosoton*, *Cerastium*, *Sagina*, *Bufonia*, *Minuartia*, *Honkenya*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Merckia*, *Thylacospermum* Fenz., *Telephium* L., *Paronychia* Hill., *Agrostemma*, *Vicaria*, *Heliosperma*, *Silene*, *Lychnis*, *Coronaria*, *Melandrium*, *Petrocoma*, *Cucubalus*, *Gypsophila* и *Acanthophyllum*. От этого типа зародыша эволюция, по-видимому, пошла в трех направлениях (табл. 3).

Таблица 3

Направления эволюции зародыша семян

1	2	3
Постепенное удлинение зародыша, приводящее сначала к образованию «типа <i>Lepyrodiclis holosteoides</i> », встречающегося у родов <i>Lepyrodiclis</i> , <i>Queria</i> , <i>Vaccaria</i> и <i>Saponaria</i> , а затем – к спирально-закрученному зародышу «типа <i>Spergula vulgaris</i> », характерного только для видов этого рода.	Постепенное одностороннее сокращение длины зародыша, в результате из кольцевого он превращается в подкововидный – «тип <i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl., <i>S. campestris</i> », (роды <i>Spergularia</i> , <i>Alsine</i> , <i>Polycarpon</i> , и <i>Herniaria</i>), а затем полностью распрямляется, (единственным представителем с таким типом зародыша является <i>Pteranthus dichotomus</i> Forssk.).	Распрямление зародыша, происходившее параллельно с его двусторонним сокращением и приведшее к расположению его почти в одной плоскости, – «тип <i>Dianthus deltoids</i> », встречающийся у родов <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> и <i>Velesia</i> .

Наиболее примитивным типом перисперма, по всей вероятности, следует считать матовый, бесцветный и стекловидный, характерный для семян родов *Stellaria*, *Cerastium*, *Myosoton*, *Holosteum*, *Sagina*, *Lepyrodiclis*, *Queria*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Spergularia*, *Spergula*, *Alsine*, *Thylacospermum*, *Telephium*, *Polycarpon*, *Herniaria*, *Pteranthus*, *Heliosperma*, *Silene*, *Coronaria*, *Melandrium* и *Vaccaria*. От такого типа эволюция, по нашему мнению, могла пойти в двух направлениях (табл. 4).

Таблица 4

Направления эволюции типа перисперма семян

1	2
Увеличение плотности, в конечном итоге приводящее к образованию прозрачного, стекловидного перисперма (роды <i>Bufonia</i> , <i>Moeryngia</i> , <i>Petrocoma</i> , <i>Gypsophila</i> , <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> , <i>Saponaria</i> и <i>Velesia</i>).	Уменьшение плотности, приводящее сначала к еще относительно плотному белому перисперму (роды <i>Paronychia</i> , <i>Merckia</i> , <i>Agrostemma</i> , <i>Viscaria</i> , <i>Silene</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Cucubalus</i> и <i>Acanthophyllum</i>), а в дальнейшем – к большому его разрыхлению с образованием мучнистого, белого перисперма, характерного для рода <i>Honkenya</i> .

Проанализируем теперь вероятные пути развития плодов в пределах сем. Гвоздичных.

Основными направлениями, по которым шла эволюция плодов в семействе Гвоздичных, являются: 1) переход от гемелизикарпных плодов к типичным лизикарпным; 2) переход от плодов, вскрывавшихся створками по швам срастания плодолистиков (и, следовательно, с числом створок, равным числу плодолистиков), к плодам, вскрывающимся по швам срастания плодолистиков и по их средним жилкам створками, число которых вдвое больше числа плодолистиков; 3) от плодов, вскрывающихся зубчиками по швам срастания плодолистиков, к плодам, вскрывающимся как по швам, так и по средним жилкам зубчиками в числе, вдвое большем числа плодолистиков; 4) образование невскрывающихся и неправильно вскрывающихся плодов из различных их групп, вскрывающихся створками или зубчиками; 5) переход от плодов с оболочкой к плодам с покрывалом в результате срастания чашечки.

С учетом этих вероятных направлений эволюции плодов нами составлена схема генетических связей. Наиболее примитивным типом плода в пределах сем. Сагуофиллацеае является гемелизикарпная коробочка, развивавшаяся из пяти плодолистиков. Примером такого плода с покрывалом может служить род *Vaccaria*. Далее эволюция, по-видимому, пошла в двух направлениях (табл. 5).

От пятичленной коробочки мог произойти переход к коробочке из четырех плодолистиков, вскрывающейся створками. Примером плодов с оболочкой такого типа являются плоды *Sagina* и *Spergularia*, вскрывающиеся четырьмя створками.

Трехчленные плоды, вскрывающиеся тремя створками, характерны для родов *Lepyrodiclis*, *Queria*, *Honkenya*, *Merckia*, *Spergularia*, *Alsine*, *Telephium*, *Polycarpon* (плоды с оболочкой). Вскрывание плодов шестью створками наблюдается у родов *Stellaria* и *Pseudostellaria* (плоды с оболочкой); вскрывание тремя зубчиками встречается у рода *Minuartia* (плод с оболочкой); вскрывание шестью зубчиками характерно для родов *Holosteum*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Thylacospermum* (плоды с оболочкой) и *Melandrium* (плод с покрывалом). Ягодообразный плод (невскрывающаяся коробочка) с покрывалом встречается у *Cucubalus*.

Из трехчленных плодов в процессе эволюции образовались плоды, состоящие из двух плодолистиков. Вскрывание двумя створками наблюдается у *Bufonia* и *Lepyrodiclis* (плоды с оболочкой). От вскрыва-

Направления эволюции типа плодов

1	2
Уменьшение числа плодолистиков, составляющих гемелизикарпную коробочку. Гемелизикарпная коробочка из трех плодолистиков характерна для родов <i>Heliosperma</i> и <i>Silene</i> , а из двух – для рода <i>Vaccaria</i> .	Образование из гемелизикарпной коробочки типично лизикарпной, состоящей из пяти плодолистиков. В пределах этого типа от коробочек <i>Sagina</i> и <i>Spergula</i> , вскрывающихся створками, эволюция, по-видимому, шла в направлении вскрывания плодов зубчиками, равными по числу плодолистикам <i>Agrostemma</i> и <i>Lychnis</i> , и <i>Coronaria</i> – плоды с покрывалом. Далее осуществлялся переход к коробочке с зубчиками в числе, вдвое большем, чем число плодолистиков (<i>Myosoton</i> и <i>Cerastium</i> – плоды с оболочкой, <i>Melandrium</i> – плод с покрывалом). Примером невскрывающихся плодов могут служить некоторые виды рода <i>Spergula</i> .

ния плодов створками произошел переход к вскрыванию зубчиками. Двумя зубчиками вскрываются плоды *Acanthophyllum* (плод с покрывалом); четырьмя зубчиками – *Gypsophila*, *Tunica*, *Kohlrauschia*, *Dianthus*, *Saponaria* и *Velesia* (плоды с покрывалом). Невскрывающиеся или неправильно вскрывающиеся плоды характерны для *Paronychia*, *Herniaria* и *Pteranthus* (плоды с оболочкой) и *Acanthophyllum* (плод с покрывалом). Приведенные выше схемы морфогенетических связей различных типов скульптуры семян, их формы, расположения зародыша, перисперма и различных типов плодов представляются, с нашей точки зрения, наиболее вероятными и, как нам кажется, отражают ход эволюции этих признаков в пределах семейства Caryophyllaceae. Эти схемы, как уже отмечалось, охватывают все роды, входящие в сем. Гвоздичных, встречающиеся в России и сопредельных государствах за исключением рода *Scleranthus*. Для видов этого рода характерен невскрывающийся плод с хорошо заметным поперечным валиком.

Можно предполагать, что до появления гипантиеподобного образования плод *Scleranthus* был многосемянным и вскрывался крышечкой. Существующее в настоящее время у этого плода опушение, покрывающее его верхнюю часть, вероятно, существовало и тогда, когда происходило вскрывание плодов. Семена *Scleranthus* бескульптурные, на спинке имеют две продольные широкие борозды. Эти признаки, редко отделяющие *Scleranthus* от других родов Гвоздичных, пока не позволяют указать вероятное местоположение этого рода в приводимой ниже схеме генетических связей в пределах семейства и, может быть, указывают на целесообразность выделения этого рода в особое семейство. Разумеется, решение этого вопроса невозможно без всестороннего изучения всей совокупности признаков рода *Scleranthus*.

Рассматривая схемы вероятных направлений морфогенеза поверхности семян, их формы, внутреннего строения, а также типов плодов в пределах сем. Caryophyllaceae, можно заметить, что общие направления эволюции родов во всех разобранных выше схемах в главных чертах совпадают. Такие в целом примитивные роды, как, например, *Stellaria*, *Myosoton*, *Cerastium*, попадают в нижние части приведенных выше схем. Роды *Moeryngia*, *Saponaria* и другие, являясь более продвинутыми, занимают промежуточное положение. В верхних частях схем находятся роды *Silene*, *Cucubalus*, *Dianthus* и др. В связи с этим становится возможным на основании разобранных выше схем составить сводную схему, чтобы наметить наиболее вероятные морфогенетические связи родов уже на основе всего комплекса разобранных выше признаков. Следует отметить, что существует, по всей вероятности, не менее шести направлений морфогенеза плодов и семян в пределах сем. Caryophyllaceae.

Наиболее обособленной, с нашей точки зрения, является линия, ведущая к единственному роду *Honckenya*. Этот род характеризуется крупными, лишенными скульптуры, семенами с мучнистым, рыхлым периспермом, окружающим зародыш, и этим резко отличается от всех остальных рассматриваемых родов. F. C. Martin (1946) отмечает, что наличие перисперма между зародышем и семенной кожурой сближает этот род с представителями семейства Caryophyllaceae. Виды этого рода, являясь обитателями морских побережий, в экологическом отношении также довольно сильно обособлены от других представителей сем. Гвоздичных.

Вторая линия морфогенетических связей объединяет роды *Myosoton*, *Cerastium*, *Thylacosperum*, *Pseudostellaria*, *Lepyrodiclis*, *Holosteum*, *Stellaria* и, возможно, *Herniaria*. Для этих родов характерно наличие на поверхности семян ширококонических бугорков с округлой или почти плоской верхушкой (изредка бугорки приостренные или семена бескульптурные). Плоды вскрываются створками, число которых равно или вдвое больше числа плодолистиков, либо зубчиками в числе, вдвое большем числа плодолистиков

(редко плоды невскрывающиеся). Здесь же следует отметить, что вопрос о положении рода *Herniaria* нельзя считать окончательно решенным.

Третья линия эволюции объединяет роды *Paronychia* и *Acanthopyllum*. Для них характерны односемянные, вскрывающиеся зубчиками (в числе, равном числу плодолистиков) или неправильно вскрывающиеся плоды и бескульптурные семена, несущие на спинке широкую, неглубокую борозду с волнистыми краями.

Четвертая линия морфогенетических связей включает роды *Spergula*, *Telephium*, *Sagina*, *Polycarpon*, *Spergularia*, *Alsine*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Minuartia*, *Merckia*, *Queria*, *Bufonia* и *Pteranthus*. Для представителей этой группы характерен плод с оболочкой, вскрывающейся у большинства представителей створками в числе, равном числу плодолистиков. Только у представителей некоторых родов плоды вскрываются зубчиками, число которых равно числу плодолистиков (*Minuartia*), либо превышает его (*Arenaria*, *Moehringia*), и лишь у *Pteranthus* плод – неправильно вскрывающаяся коробочка. Семена имеют либо остроконечные, либо сглаженные бугорки, и лишь у некоторых представителей они бескульптурные.

Пятая линия развития объединяет роды *Viscaria*, *Agrostemma*, *Heliosperma*, *Silene*, *Lychnis*, *Petrocoma*, *Cucubalus*, *Coronaria* и *Melandrium*. Для них характерна гемилизикарпная или лизикарпная коробочка, вскрывающаяся зубчиками, число которых равно числу плодолистиков (роды *Viscaria*, *Agrostemma*, *Lychnis* и *Coronaria*) или вдвое больше числа плодолистиков (*Heliosperma*, *Silene*, *Petrocoma*, *Melandrium*). Только у рода *Cucubalus* плод – невскрывающаяся ягодообразная коробочка. У большинства представителей семена имеют остроконечные бугорки со звездчатым основанием.

Шестая линия морфогенетических связей включает роды *Vaccaria*, *Saponaria*, *Gypsophila*, *Dianthus*, *Tunica*, *Kohlrashia* и *Velezia*. Для этих родов характерен плод с покрывалом, состоящий из двух плодолистиков и вскрывающийся четырьмя зубчиками. Поверхность семян покрыта продолговатыми или округлыми, а у некоторых представителей уплощенными бугорками.

Расположение родов в рассмотренных схемах не дает основания объединять их в три группы, соответствующие подсемействам Alsinoideae, Paronychioideae и Silenoideae, признаваемым большинством авторов (Голенкин, 1936; Тахтаджян, 1966; Bentham, Hooker 1862; Engler, 1964; Hutchinson, 1964; Pax, Hoffmann, 1934). Роды, входящие в подсем. Alsinoideae, на основе общности морфогенеза семян и плодов распадаются на три группы, причем в две из них входят также представители подсем. Paronychioideae. Роды подсем. Silenoideae разделяются на три группы, в одну из которых входит род *Paronychia*.

Существующее в настоящее время разделение сем. Caryophyllaceae на подсемейства, главным образом на основе строения цветка, расходится с результатами наших исследований. Дальнейшее более детальное исследование генезиса семян и плодов, вероятно, облегчит выяснение главнейших направлений эволюции в пределах данного семейства. Вопрос же о подразделении сем. Гвоздичных на подчиненные систематические группы должен быть решен окончательно на основе изучения всего комплекса признаков его представителей.

Заключение

Изучение морфологии семян представителей семейства Caryophyllaceae показало, что им свойственна значительная изменчивость морфологических признаков, таких как величина, форма, окраска, скульптура и ряд других. Тем не менее, несмотря на довольно значительную, в некоторых случаях, изменчивость, удалось установить, что необходимой минимальной выборкой для характеристики отдельной популяции и вида в целом могут служить 5–10 семян.

Анализ изменчивости морфологических признаков семян позволило, наряду с внутривидовой, выявить и географическую изменчивость, при анализе которой удалось установить определенные закономерности изменения морфологических признаков, позволяющие говорить об их возможной связи с основными направлениями расселения того или иного вида.

Проведенное исследование позволило также, выяснить значение морфологических признаков семян для систематики.

Результаты анализа морфологических признаков семян могут быть использованы также при выяснении взаимоотношений, как отдельных родов, так и различных внутривидовых категорий.

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин М.И. Филогения растений // Большая Советская энциклопедия. – М., 1936. – Т. 62. – С. 401.

Деятов А.Г., Тайсумов М.А. Разнообразие ультраструктуры поверхности плодов коробочек подсемейства *Silenoideae* сем. *Caryophyllaceae* // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 73–75.

Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. – М., 1961. – 464 с.

Леньков П.В. Семена полевых сорных растений европейской части СССР. – М.-Л., 1932. – 167 с.

Пидотти О.А. Атлас определитель семян и плодов однолетних декоративных растений. – М.-Л., 1952. – 99 с.

Тайсумов М.А. Эколого-географический анализ рода *Silene* s. l. Терского Кавказа и Дагестана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 1997. – 27 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.

Чижев С.Г. Семена овощных культур. – М., 1942. – С. 66–84.

Betham G., Hooker J.D. Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita. – London, 1862. – Vol. 1. – 409 p.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Aufl. Berlin. (Herausgegeben von H. Melchior). – Berlin, 1964. – Bd. 2. – S. 621.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. I. Dicotyledons. – London: Oxford, 1964. – 147 p.

Martin F.C. The comparative internal morphology of seed // Amer. Midl. Nat., 1946. – Vol. 363 – P. 513–660.

Pax F., Hoffman K. *Caryophylleae* // A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1934. – Bd 16c. – S. 275–364.

Salisbury E.J. *Spergularia salina* and *Spergularia marginata* and their heteromorphic seeds // Kew bull., 1958. – Vol. 1. – P. 45–51.

SUMMARY

The article gives the information about the morphological characteristics of seeds, as well as information on the genetic relationships between specific taxa, including in family *Caryophyllaceae* Juss.