

ГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.9, 581.5

РАССЕЛЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА LILIACEAE В СВЯЗИ СО СТРОЕНИЕМ ИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ

П.С. Иовлев¹, А.В. Бобров², М.С. Романов³, Н.С. Здравчев⁴, А.С. Тимченко⁵,
М.В. Кандидов⁶, Н.Д. Васеха⁷, А.А. Михайлова⁸, М.Б. Стеванович⁹,
К.В. Купцов¹⁰, А.Н. Сорокин¹¹

^{1, 3–5, 7–11} Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, лаборатория тропических растений
^{2, 6, 9, 10} Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет,
кафедра биогеографии

¹ Науч. сотр.; e-mail: iovlev.petr@gmail.com

² Проф., д-р биол. наук; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

³ Зав. лабораторией, вед. науч. сотр., канд. биол. наук; e-mail: romanovmikhail@hotmail.com

⁴ Науч. сотр.; e-mail: zdravchevnikita@yandex.ru

⁵ Мл. науч. сотр.; e-mail: ant.timchenko@yandex.ru

⁶ Аспирант; e-mail: mvkandidov@mail.ru

⁷ Садовый рабочий; e-mail: natashavasekha@yandex.ru

⁸ Мл. науч. сотр.; e-mail: ana.mikhaylova@list.ru

⁹ Стажер, магистрант; e-mail: stevanovich.mila@mail.ru

¹⁰ Стажер, студент бакалавриата; kirkkk88@bk.ru

¹¹ Ст. науч. сотр.; e-mail: a_n_sorokin@mail.ru

Семейство Liliaceae состоит из 15 родов, включающих более 700 видов, и занимает терминальное положение в порядке Liliales sensu [APG IV, 2016]. Ареал семейства включает большую часть Северного полушария, простирается на несколько природных зон – от лесотундр (виды *Gagea*) до тропических лесов (*Tricyrtis imeldae* Guthnick) – и охватывает три материка (Евразию, Северную Америку и Африку). Большинство родов представлено как в Евразии, так и в Северной Америке. Представители Liliaceae имеют сочные невоскрывающиеся ягоды или сухие воскрывающиеся коробочки. В большинстве случаев многосеменные ягоды являются диаспорой, тогда как в случае коробочек диаспорой в норме являются семена. При этом коробочки играют важнейшую роль в распространении семян. Структурные адаптации плодов позволили представителям Liliaceae расселиться на территории, составляющей современный ареал семейства.

Работа посвящена определению основных паттернов развития плодов представителей Liliaceae с различными типами диссеминации на основании изучения морфолого-анатомического строения плодов, а также его соотношения с географией, экологией и биологией диссеминации представителей родов семейства.

В результате исследования было выявлено, что наиболее типичным и распространенным агентом диссеминации у исследованных представителей Liliaceae является ветер, при этом наиболее специализированные к анемохории коробочки характерны для представителей подсемейства Lilioideae, обеспечивающие автоанемохорное, в том числе (преимущественно у представителей травяного яруса листопадных лесов умеренной и субтропической климатических зон Голарктического царства) и анемохионохорное, распространение семян; предполагается, что в отличие от коробочек, обеспечивающих анемохорию и активно участвующих в диссеминации, важнейшей задачей коробочек баромирмекохорных представителей является продуцирование семян, а не их распространение, что подтверждается особенностями их анатомического строения – большое количество межклетников и почти полное отсутствие лигнификации перикарпия; эндозоохорное распространение плодов Liliaceae эффективно для расселения дальним транспортом, в первую очередь птицами, но препятствует расселению среди большого количества экосистем, что отражается на ареалах родов *Clintonia*, *Prosartes* и *Streptopus*, являющихся представителями травяных ярусов хвойных и широколиственных лесов Голарктического царства.

Ключевые слова: анатомия плодов, анемохория, диссеминация, карпоэкология, мирмекохория, эндозоохория

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Liliaceae состоит из 15 родов, включающих более 700 видов, и занимает терминальное положение в порядке Liliales *sensu* APG IV [2016]. Ареал семейства включает большую часть Северного полушария, простирается на несколько природных зон – от лесотундр (виды *Gagea*) до тропических лесов (*Tricyrtis imeldae* Guthnick) – и охватывает три материка – Евразию, Северную Америку и Африку (на севере последней семейство представлено средиземноморскими видами, не являющимися эндемиками этого континента) [Dahlgren et al., 1985]. Большинство родов представлено как во флоре Евразии, так и Северной Америки [Dahlgren et al., 1985]. Представители Liliaceae формируют ценокарпные сочные невскрывающиеся ягоды или сухие вскрывающиеся плоды – коробочки, которые играют важнейшую роль в распространении диаспор. Структурные адаптации плодов позволили представителям Liliaceae расселиться на территории, составляющей современный ареал семейства. С целью определения основных паттернов развития плодов представителей Liliaceae с различными типами диссеминации были изучены морфология и анатомия плодов, строение которых затем было соотнесено с данными географии, экологии и биологии представителей родов семейства.

Для диаспор Liliaceae характерны различные способы распространения. Диаспорой представителей Liliaceae может являться как плод (например, *Prosartes*, *Streptopus*, *Clintonia*), так и семя (например, виды Lilioideae, *Calochortus*, *Tricyrtis*). Редко, в случае представителей *Clintonia*, для которых характерно позднее растрескивание и высвобождение семян из перезревших ягод, диаспорой является как плод (в случае его эндозоохорного распространения) так и семя, в случае его высвобождения (выпадения) из ягоды (барохория), если плоды не были распространены животными. Семена лилейных могут быть бескрылыми уплощенными, иметь пленчатое крыло, обеспечивающее анемохорию (*Lilium*, *Notholirion*, *Tulipa* spp., *Fritillaria*, *Cardiocrinum*, *Calochortus* spp.) или жирозапасающие выросты – элайсомы, являющиеся аттрактантом для муравьев и синдромом мирмекохории (*Erythronium* spp., *Gagea* spp., *Amana edulis* (Miq.) Honda), или могут не иметь специализированных структур и распространяться барохорно (*Calochortus* spp., *Clintonia*, *Erythronium* spp., *Gagea* spp., *Tricyrtis*). Отметим, что плоды представителей Liliaceae, диаспорой которых являются семена, играют важную роль в распространении семян и регулируют их распространение.

Для разных типов сообществ характерна различная представленность типов распространения

диаспор растений [Ridley, 1930]. Так, в лесных сообществах наиболее эффективны биотические агенты распространения. Наиболее представленными типами распространения диаспор в лесах являются эпи- и эндозоохория, в частности орнитохория и мирмекохория [Левина, 1957]. Также для лесных видов лилейных, произрастающих в травяных ярусах, характерно автохорное распространение диаспор, при котором плоды выбрасывают семена с большой скоростью на большие расстояния [Левина, 1987; Ridley, 1930]. Этот вариант автохории достигается благодаря напряжению, создаваемому механическими тканями плода, которое позволяет створкам иссыхающего плода открываться с большой скоростью, разбрасывая семена на значительные расстояния (*Impatiens* spp., *Geranium* spp.) [Roth, 1977]. На открытых участках, в луговых и степных сообществах большую роль в распространении играет ветер, и диаспоры растений чаще всего имеют приспособления к анемохории [Левина, 1957]. Эти закономерности в целом отражаются и в эколого-географической дифференциации представителей семейства Liliaceae, при этом имеются некоторые исключения из общих паттернов распределения растений с разными типами распространения. Так, например, представители *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Nomocharis*, *Fritillaria*, произрастающие в листопадных лесах умеренного и субтропического пояса, имеют специализированные автоанемохорные коробочки, выбрасывающие семена в результате раскачивания оси соплодия под действием ветра и уплощенные семена с развитым крылом, приспособленные к анемохории, что в целом не согласуется с общепринятой трактовкой автоанемохории как типа распространения диаспор, характерного для открытых сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования были собраны плоды представителей Liliaceae. Плоды отдельных видов, для уточнения особенностей гистогенеза перикарпия были изучены в развитии (табл.). Образцы фиксировались в 70%-ном этаноле [Прокина, 1960]. Изготовление анатомических препаратов производилось на салазочном микротоме МС-2 с подключенным замораживающим столиком ОМТ-2802Е. Толщина срезов – 20–40 мкм. Для выявления лигнина препараты обрабатывались флороглюцином и соляной кислотой или (для обеспечения более контрастного отображения) сафранином и альциановым синим [Прокина, 1960; O'Brien, McCully, 1981]. Исследование препаратов производилось при помощи светового микроскопа Olympus CX 41.

Для описания анатомии плодов в статье использована терминология из [Bobrov, Romanov, 2019].

Изученный материал

№ п/п	Вид	Стадия развития	Место сбора	№ образца
1	<i>Amana edulis</i> (Miq.) Honda	Незрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3225
2	<i>Calochortus venustus</i> Douglas ex Benth	Зрелый плод	Ботанический сад, Бонн	1171
3	<i>Cardiocrinum glehnii</i> (F. Schmidt) Makino	Незрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3506
4	<i>Cardiocrinum glehnii</i> (F. Schmidt) Makino	Зрелый плод	о. Кунашир	408
5	<i>Clintonia udensis</i> Trautv. & C. A. Mey	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3240
6	<i>Erythronium caucasicum</i> Woronow	Завязь	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3685
7	<i>Erythronium caucasicum</i> Woronow	Незрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3738
8	<i>Erythronium caucasicum</i> Woronow	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3822
9	<i>Erythronium revolutum</i> Sm.	Зрелый плод	Королевский ботанический сад, Эдинбург	3900
10	<i>Fritillaria meleagris</i> L.	Завязь	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3226
11	<i>Fritillaria meleagris</i> L.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3909
12	<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	Завязь	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3688
13	<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	Незрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3221
14	<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3856
15	<i>Lilium martagon</i> L.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	4061
16	<i>Prosartes hookeri</i> Torr.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3937
17	<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3869
18	<i>Tricyrtis latifolia</i> Maxim.	Почти зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	4059
19	<i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>australis</i> (Link) Pamp.	Завязь	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3222
20	<i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>australis</i> (Link) Pamp.	Почти зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3865
21	<i>Tulipa bifloriformis</i> Vved.	Зрелый плод	Ботанический сад Дворца пионеров, Москва	3236

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эндозоохорная диссеминация представителей Liliaceae. Представители родов *Prosartes*, *Streptopus* (Tricyrtidoideae – Streptopeae) и *Clintonia* (Medeoloideae) – лесные и опушечные геофиты, формирующие сочные плоды (рис. 1, Б, В) – верхние фрагмокарпные эндозоохорные ягоды.

Prosartes hookeri Torr. распространен от Западной Канады до Калифорнии и в горах Дикобраза (штат Мичиган) (рис. 2). *P. hookeri* – корневищный геофит, основными биотопами для которого являются умеренно-влажные хвойные (с преобладанием *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. или *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) и хвойно-широколиственные (с доминирующими *Tsuga canadensis* (L.) Carrière, *Acer saccharum* Marshall) леса. Вид является мезофитом, сциофитом, эвтрофом. *P. hookeri* характеризуется продолжительным периодом цветения (с марта по июнь) [Utech et al., 1995].

Streptopus amplexifolius (L.) DC имеет обширный ареал с дизъюнкцией на три фрагмента: Центральную и Южную Европу и Кавказ, Восточную Азию, а также умеренные широты Северной Америки (см. рис. 2). *S. amplexifolius* – корневищный мезофит, типичный вид лесного травяного яруса, встречающийся как в мелколиственных (образованных *Prunus padus* L.), так и в широколиственных лесах (в которых доминируют *Carpinus betulus* L. или *Acer pseudoplatanus* L.). Основным лимитирующим фактором распространения этого вида является увлажненность [Wilczek et al., 2016].

Clintonia udensis Trautv. & C.A. Mey – многолетний травянистый корневищный весенне-летний эфемероид, произрастающий в основном в травяном ярусе лиственных лесов Восточной Азии, Гималаев и Дальнего Востока (см. рис. 2). Этот вид обычно встречается в разреженных или тенистых альпийских лесах на высотах от 1600 до 4000 м [Li et al., 1996; Wang et al., 2010]. Для представителей

рода *Clintonia* характерно расселение на обширные участки биотопов из-за формирования развитой сети подземных корневищ [Li et al., 1996].

Плоды *P. hookeri* – верхние фрагмокарпные ягоды слегка продолговатой формы, до 1,2 см в длину, от оранжевого до красного цвета, с редким опушением.

Плоды *S. amplexifolius* – верхние фрагмокарпные ягоды шаровидной формы 1–1,5 см в диаметре, красного цвета, гладкие.

Плоды *C. udensis* – верхние трехгнездные фрагмокарпные ягоды почти шаровидной формы, 1–1,5 см в диаметре, с тремя бороздками, идущими от апекса

плода к его основанию в проксимальной его части. Ягоды *C. udensis* синей окраски, не имеют запаха.

Ягоды изученных видов *Prosartes* и *Streptopus* имеют общие особенности анатомического строения. Перикарпий *Prosartes* и *Streptopus* сложен 10–15 слоями паренхимных клеток. При созревании плода в клетках экзокарпия накапливаются красные пигменты, обеспечивающие яркую окраску и привлекательность плодов для диссеminatивов. Клетки мезокарпия, вероятно, содержат большое количество питательных веществ. Единственными одревесневающими клетками перикарпия являются клетки ксилемы проводящих пучков.

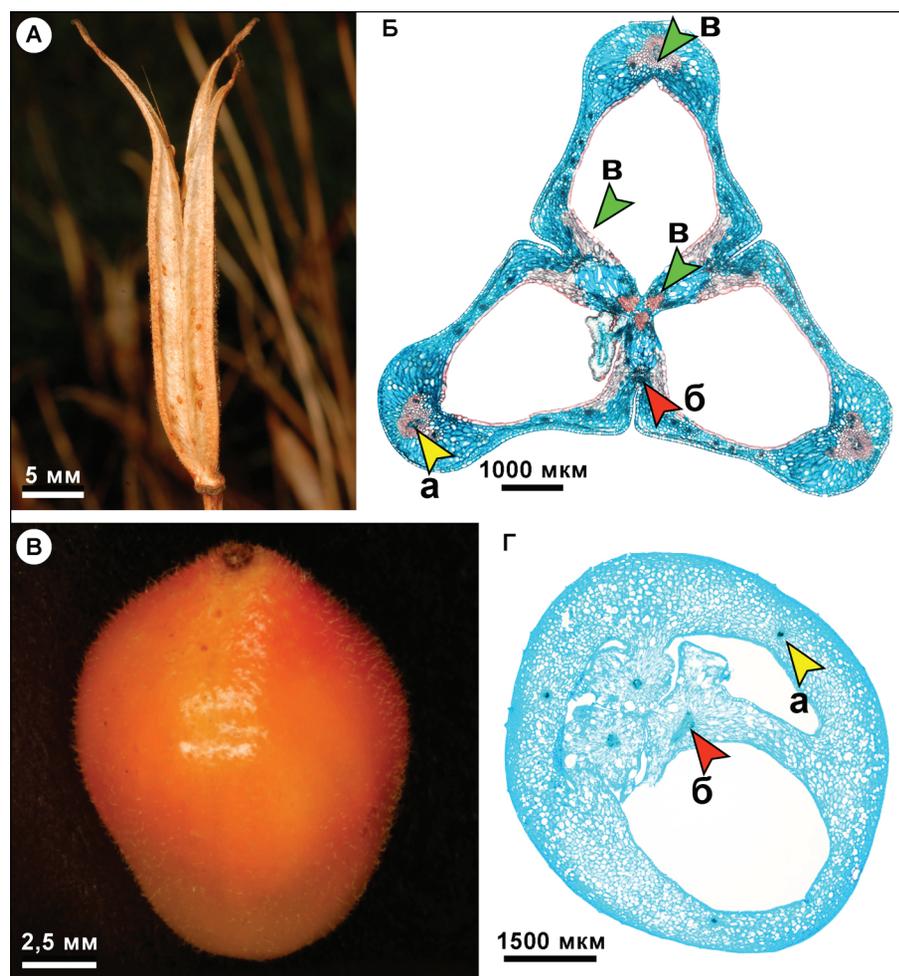


Рис. 1. Зрелые плоды *Calochortus venustus* (А – внешний вид; Б – поперечный срез) и *Prosartes hookeri* (В – внешний вид; Г – поперечный срез). Стрелки: а – дорзальные проводящие пучки; б – вентральные проводящие пучки; в – элементы механического каркаса плода

Fig. 1. Mature fruit of *Calochortus venustus* (A – appearance; Б – cross section) and *Prosartes hookeri* (В – appearance; Г – cross section). Arrows a – dorsal vascular bundles; arrows б – ventral vascular bundles; arrows в – elements of “fruit mechanical frame”

Яркая оранжевая или красная окраска плодов и отсутствие у них запаха являются характерными чертами синдрома орнитохории [Бобров и др., 2016;

Pijl, 1982; Ridley, 1930]. Поскольку в перикарпии изученных видов отсутствуют зоны непрерывного одревеснения, которые могли бы образовывать

косточку, защиту семян от поедания у *Prosartes* и *Streptopus* выполняет одревесневающая экзотеста семян (ориг. данные).

Строение перикарпия *C. udensis* схоже с таковым у *Prosartes* и *Streptopus*, он сложен 8–9 слоями паренхимных клеток, вероятно запасующих питательные вещества. В экзокарпии к моменту созревания накапливаются пигменты, обуславливающие яркую окраску плода. В перикарпии отсутствуют зоны непрерывного одревеснения, и функцию защиты семян выполняет экзотеста (ориг. данные). Основным отличием перикарпия *Clintonia* от перикарпия остальных эндозоохорных Liliaceae является наличие истончения перикарпия у дорзальных пучков в проксимальной части плода, которое возникает благодаря прекращению роста клеток мезокарпия на стадии завязи. Это истончение является рудиментом механизма вскрывания и может указывать на морфогенетический паттерн перехода от сухих вскрывающихся плодов к сочным невскрывающимся

ся и параллельно – на изменение типа диссеминации от барохории к эндозоохории.

Цвет плода и сочная структура перикарпия указывают на эндозоохорию [Левина, 1957], но диаспорой *Clintonia* могут также являться и семена: в случае, когда плоды *Clintonia* длительное время остаются на материнском растении, ягоды могут растрескиваться по дорзальным швам, в следствие чего происходит высыпание семян. Эффективность барохории несоизмеримо ниже, так как распространение семян вблизи материнского растения почти полностью исключает возможность расселения на большие расстояния [Левина, 1987]. Плоды *Clintonia* являются примером превращения ягоды в коробочку, зрелый невскрывшийся плод, содержащий зрелые семена, рассматривается как ягода, а перезревший и трескающийся / вскрывающийся по дорзальному шву плод может рассматриваться как сочная коробочка Galanthus-типа [Bobrov, Romanov, 2019].



Рис. 2. Ареалы изученных эндозоохорных видов Liliaceae [ориг. по: Si-Feng, Zhao-Yang, 1996; Utech, 2003]

Fig. 2. Geographical range of studied endozoochorous Liliaceae species [orig. by: Si-Feng, Zhao-Yang, 1996; Utech, 2003]

Таким образом, у исследованных представителей лилейных с эндозоохорной диссеминацией, произрастающих в умеренно-влажных хвойных, смешанных и широколиственных лесах Северной Америки и Восточной Азии, выявлены следующие структурные адаптации плодов к эффективно-

му распространению семян: яркая окраска плодов (*Prosartes* и *Streptopus*), привлекательная в первую очередь для птиц; отсутствие зон непрерывного одревеснения в перикарпии; *Clintonia* имеет адаптации как к эндозоохории, так и к барохории и имеет два типа диаспор (плоды и семена), что, подобно

автоанемохорным коробочкам Liliaceae, позволяет разносить во времени распространение диаспор, разделяя его на несколько этапов.

Баромирмекохорная диссеминация представителей Liliaceae. Распространение диаспор муравьями характерно для большинства экосистем, мирмекохоры отсутствуют лишь в тундровых и болотных сообществах [Левина, 1987; Левина, 1957; Pijl, 1982]. В лесных сообществах к мирмекохории приспособлены преимущественно травянистые растения с плодоношением в течение первого или второго года жизни, так как мирмекохория способствует массовому распространению на небольшие расстояния (десятки и первые сотни метров). Растениям древесного яруса выгоднее использование ветра в качестве агента распространения, так как его скорость на уровне крон значительно выше, чем на приземном уровне, и дальность распространения анемохорных диаспоркратно превышает таковую у мирмекохоров [Левина, 1987; Левина, 1957; Ridley, 1930].

Для ряда представителей трибы Tulipeae (Lilioideae) характерны семена с жирозапасающими выростами – элайосомами, которые привлекают муравьев. Элайосомы характерны для семян *Gagea*, некоторых видов *Erythronium* [Комар, 1985], вероятнее всего для видов *Amana* [Zhang et al., 2023]. Предполагается, что, в отличие от коробочек, обеспечивающих анемохорию и активно участвующих в диссеминации, важнейшей задачей коробочек баромирмекохорных представителей является продуцирование семян, а не их распространение, что подтверждается особенностями их анатомического строения. Так, характерными чертами анатомического строения коробочек *Gagea*, мирмекохорных видов *Erythronium* и *Amana edulis* является наличие в перикарпии большого количества межклетников, образующих обширные полости, отсутствие механической ткани (обычно одревесневают только стенки клеток элементов ксилемы проводящих пучков), однако в перикарпии *G. lutea* (L.) Ker Gawl. лигнифицируется эндокарпий, причем степень одревеснения и толщина стенок уменьшаются акропетально. Развитие механизма вскрывания, сформированного недифференцированными клетками (в зоне дорзального пучка клетки перикарпия практически не увеличиваются в размерах со стадии гинезея и не одревесневают). Плоды мирмекохорных *Gagea* и *Erythronium* spp. сохраняют понижающую ориентацию, так как их плодоножки не имеют вторичного одревеснения, в отличие от остальных Liliaceae со вскрывающимися плодами [Tamura, 1998]. В связи с этим их семена распространяются в первую очередь посредством высыпания из плодов (барохорно), и впоследствии растаскиваются муравьями (мирмекохорно). Эта особенность диссеминации обуславливает также специфику фор-

мирования популяций. Так, виды *Gagea* часто произрастают группами из разновозрастных растений с большим количеством растений первого года жизни с еще несформировавшимися луковицами. Расстояния между отдельными группами представителей одного вида обычно составляет от 5 до 10 м [Tamura, 1998]. Такие особенности формирования популяций обуславливаются небольшими дистанциями разноса семян муравьями и достаточно частыми случаями исключительно барохории, при которой семена остаются и прорастают вблизи материнского растения.

Изученные виды мирмекохорных Liliaceae – лесные или опушечные растения умеренного или субтропического климатических поясов.

G. lutea имеет дизъюнктивный ареал, состоящий из трех фрагментов (рис. 3). Самая обширная часть ареала включает Европу и Кавказ. Вторым фрагментом ареала является Памирская популяция вида. Третья часть ареала включает в себя Корейский полуостров и Японские острова. *G. lutea* – ранневесенние травянистые эфемероидные луковичные геофиты. В течение большей части года растения находятся в состоянии покоя и вегетируют в течение 2–4 месяцев. *G. lutea* – типичный мезофит. Основными типами местообитания этого вида являются опушки широколиственных, смешанных и бореальных лесов, образованных широким спектром пород.

Виды *Erythronium* разделяются на две систематические группы; данные морфологии и молекулярной филогении указывают на обособленность западно-североамериканских видов и родство восточно-североамериканских и евроазиатских видов [Allen et al., 2003; Clennett et al., 2012; Mathew, 1992]. Это разделение выражается и в карпоэкологических различиях между этими группами видов. Западно-североамериканские виды являются автоанемохорами, в то время как строение плодов и семян восточно-североамериканских и евроазиатских видов указывает на баро- и мирмекохорию. Нами было изучено анатомическое строение западно-североамериканского вида *E. Revolutum* Sm., имеющего адаптации к автоанемохории и баромирмекохорного кавказско-иранского *E. caucasicum* Woronow.

E. caucasicum имеет ареал, охватывающий горные системы Кавказа и Эльбурса (см. рис. 3). Этот вид имеет широкий экологический диапазон. Он произрастает на каменистых склонах с кустарниковой растительностью, в луговых сообществах и в широколиственных, преимущественно буковых (*Fagus orientalis* Lipsky) лесах.

A. edulis – ранневесенний эфемероид, произрастающий в мелколиственных и смешанных лесах умеренного пояса Восточной Азии (см. рис. 3) [Christenhusz et al., 2013; Li et al., 2017].

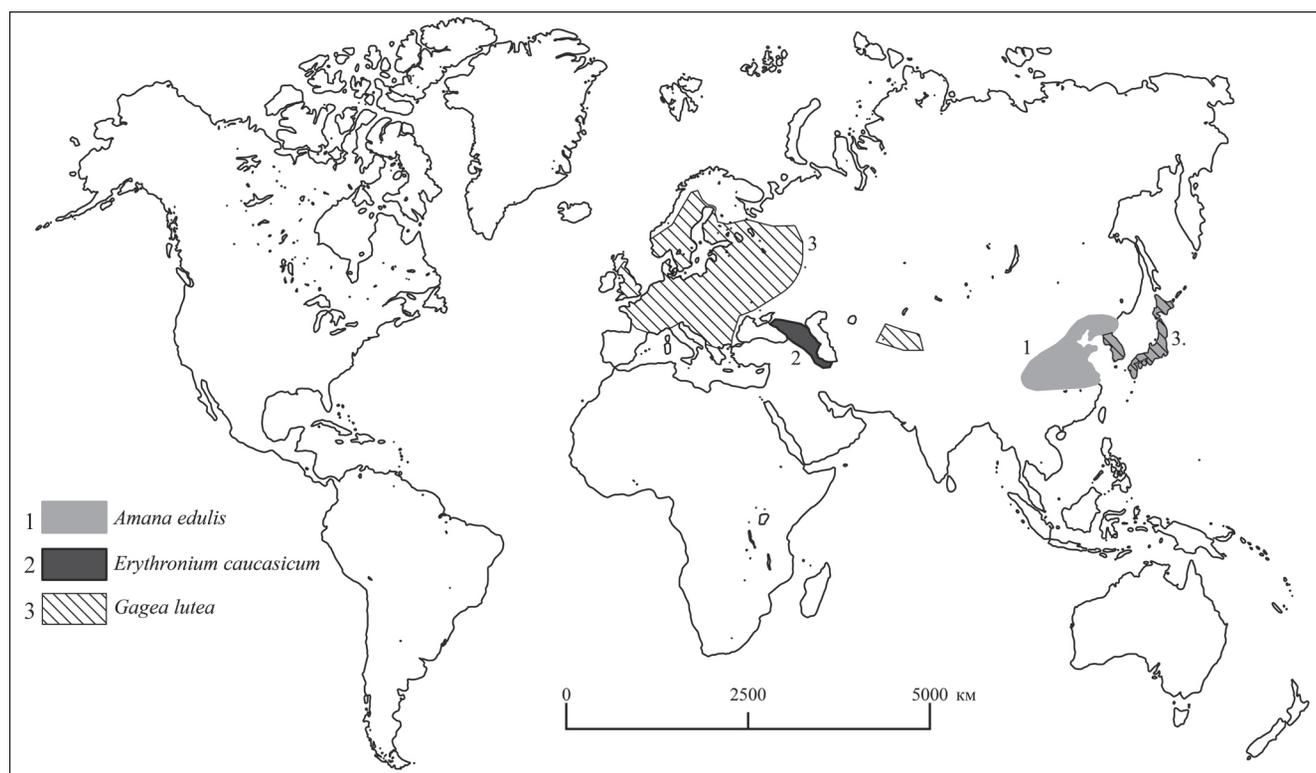


Рис. 3. Ареалы изученных баро-мирмекохорных видов Liliaceae [ориг. по: Комаров, 1935, Wang et al., 2023]

Fig. 3. Geographical range of studied baro-myrmecochorous Liliaceae species [orig. by: Komarov, 1935, Wang et al., 2023]

Плод *Gagea lutea* – верхняя ложнотрехгнездная локулицидная коробочка с базипетальным вскрыванием обратно-грушевидной формы, треугольная на поперечном срезе, длиной до 0,8 см.

Плод *E. caucasicum* – ложно-трехгнездная (редко – четырехгнездная) локулицидная коробочка грушевидной формы, 3–3,5 см в длину.

Плод *A. edulis* – ложнотрехгнездная фрагмокарпная локулицидная коробочка длиной до 2 см.

Перикарпий *G. lutea* сложен 5–6 слоями клеток. В мезокарпии присутствуют межклетники. Характерной чертой коробочек является их высыхание в процессе созревания, вследствие чего паренхимные клетки перикарпия теряют тургор и сжимаются. При этом структуру коробочек позволяет сохранить механический каркас, роль которого у *G. lutea* выполняет одревесневающий эндокарпий. Для видов *Gagea*, в отличие от большинства Liliaceae, характерно сохранение поникающего положения зрелого плода из-за отсутствия одревеснения плодоножки [Тамуга, 1998]. При базипетальном вскрывании коробочки ориентированы раскрывшимися створками к земле, вследствие чего высыпание семян из коробочек происходит исключительно под действием силы тяжести. Механизм вскрывания коробочек *Gagea* формируется благодаря отсутствию утолщения перикарпия у дорзального проводящего пучка в процессе развития плода вследствие прекращения роста клеток,

располагающихся внутри и снаружи от дорзального пучка. Вскривание происходит в дистальной части иссохшей коробочки по зоне утоньшения перикарпия, возникающего в зоне механизма вскрывания в результате отсутствия роста клеток со стадии гинецея.

E. caucasicum, как и большинство евроазиатских и восточно-североамериканских видов, имеет семена с элайосомами. Для перикарпия *E. caucasicum* характерно формирование большого количества межклетников, размер которых часто сопоставим или превышает размер клеток перикарпия. Межклетники в перикарпии сливаются, формируя обширные полости. Подобная анатомическая организация перикарпия характерна и для мирмекохорного рода *Gagea* и, вероятнее всего, мирмекохорного, *Amana*.

Роль механического каркаса плода у *E. caucasicum* выполняют клетки перикарпия, имеющие большое количество пор, что указывает на начальную стадию лигнификации клеточных стенок. В первую очередь это клетки эндокарпия и мезокарпия. Стенки клеток экзокарпия у *E. caucasicum* утолщаются лишь на финальной стадии созревания плода.

Коробочки *E. caucasicum* вскрываются локулицидно базипетально. Механизм вскрывания плодов формируется благодаря прекращению роста клеток перикарпия у дорзального пучка и, как следствие – отсутствию утолщения перикарпия в процессе развития в зоне дорзального пучка.

Перикарпий *A. edulis* имеет сходные с таковыми у мирмекохорных *Gagea* и *Erythronium* особенности анатомического строения. В перикарпии уже на незрелой стадии присутствует большое количество межклетников, образующих обширные полости. Механизм вскрывания формируется благодаря прекращению роста клеток у дорзальных пучков на стадии завязи. В перикарпии отсутствуют зоны лигнификации. Семена *A. edulis* имеют выросты, вероятнее всего, являющиеся элайосомами [Zhang et al., 2023]. Исследований анатомического строения семян видов *Amana* не проводилось, поэтому с уверенностью говорить о мирмекохорном синдроме семян *A. edulis* нельзя, при этом структура перикарпия этого вида соотносится с таковой у изученных мирмекохорных видов *Gagea* и *Erythronium*.

Можно подытожить, что у исследованных представителей лилейных с баромирмекохорной диссеминацией, произрастающих в листопадных широколиственных лесах умеренной зоны Евразии, выявлены следующие структурные адаптации плодов к эффективному распространению семян: 1 – образование механизма вскрывания, сформированного не дифференцированными клетками; 2 – вскрывание коробочек по всей их высоте, позволяющее единомоментно высвободить из плода все семена; 3 – понижающее положение плодов (*Gagea*, *Erythronium* spp.); 4 – редуцирование механического каркаса плода из-за частичного (*Gagea*) или почти полного (*Amana*, *Erythronium* spp.) отсутствия одревеснения в перикарпии.

Также отличительной особенностью коробочек баромирмекохорных Liliaceae является наличие в перикарпии большого количества межклетников, образующих полости.

Автоанемохорная диссеминация представителей Liliaceae. Плоды *Tricyrtis* (Tricyrtidoideae – Tricyrtidoideae), *Calochortus* (Calochortoideae) и большинства представителей Lilioideae (*Cardiocrinum*, *Erythronium* spp., *Fritillaria*, *Lilium*, *Tulipa*) – коробочки, адаптированные к автоанемохории (см. рис. 1, А, Б). В роде *Erythronium* только группа западно-североамериканских видов имеет адаптации к автоанемохории, в то время как все остальные виды этого рода являются мирмекохорными (см. выше). Несмотря на то что большинство представителей этих родов имеют уплощенные семена с пленчатым крылом, заметную роль в их расселении играют плоды. Высвобождение семян из плодов у этих родов происходит благодаря раскачиванию вскрывшихся коробочек на прямостоячих стеблях под действием ветра. Коробочки большинства автоанемохорных Liliaceae имеют специализированные структуры, которые удерживают семена в плоде, тем самым предотвращая их одновременное

барохорное высыпание, и обеспечивают продолжительное высевания семян в течение нескольких месяцев. Коробочки с гомологичными структурами, обеспечивающими длительную диссеминацию, являются универсальным признаком семейства, в то время как крылатые выросты семян являются дополнительной специализацией и отмечены только у части автоанемохорных видов Liliaceae.

Автоанемохорные виды Liliaceae могут иметь как преимущественно степное распространение (*Tulipa* spp.), так и исключительно лесное (*Cardiocrinum*). Несмотря на то что вскрывание автоанемохорных коробочек происходит в конце лета – начале осени, семена могут долгое время оставаться в плодах и распространяться зимой. При высевании плодов на снежный покров эффективность распространения крылатых семян – анемохория – значительно возрастает, по сравнению с попаданием их на почву. Исследования распространения семян *Picea* и *Pinus* показывают возможность разлета их семян по насту на расстояние до 50 км [Ильинский, 1945; Кожевников, 1950]. Вероятнее всего, наибольшая активность диссеминации автоанемохорных Liliaceae из листопадных лесов приходится на позднеосенний – зимний период, когда скорость ветра в лесных сообществах повышается после опадания листьев.

В ходе исследования нами было изучено анатомическое строение автоанемохорных коробочек *Tricyrtis*, *Calochortus*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Cardiocrinum*, *Fritillaria*, *Lilium* из различных экосистем.

Tricyrtis latifolia Maxim. распространен в широколиственных лесах Восточной Азии в Китайских провинциях Хэбэй, Хэнань, Хубэй, Шеньси, Сычуань и на Японских островах (рис. 4), он является мезогигрофитом, эвтрофом, кальцефилом [Ohwi, 1965; Wu, Raven, 2000].

Calochortus venustus Douglas ex Benth. – эндемик штата Калифорния (см. рис. 4), произрастает на кислых песчаных почвах, образованных гранитными породами. Вид широко представлен как в луговых сообществах, так и в предгорных хвойно-широколиственных лесах Сьерра-Невады (с преобладанием *Pinus sabiniana* Douglas и *Quercus douglasii* Hook. & Arn.) и в хвойных лесах, образованных *Pinus jeffreyi* Balf. и *Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson. *C. venustus* является луковичным геофитом с поздневесенним – летним цветением [Utech, 2003].

Изученные представители *Tulipa* – гелиофиты, ксерофиты, геофиты степей юга Восточной Европы и Центральной Азии. *Tulipa sylvestris* subsp. *australis* (Link) Pamp. произрастает в Украине, на Южном Кавказе и в Центральной Азии. *Tulipa bifloriformis*

Vved. – типичный представитель сухих степей Центральной Азии (см. рис. 4) [Комаров, 1935].

Ареал *Erythronium revolutum* протянулся полой шириной примерно в 100 км вдоль западного побережья Северной Америки по Береговому хребту на высотах 0–600 (до 1000) м на территориях Британской Колумбии, Калифорнии, Орегона и Вашингтона (см. рис. 4) [Utech, 2003]. *E. revolutum* – мезогигрофит, произрастающий в травяном ярусе прибрежных лесов из *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. и характеризующийся ранневесенним (март – апрель) цветением. Этот вид предпочитает наиболее увлажненные участки.

Cardiocrinum glehnii – мезофит, распространен в широколиственных листопадных, в том числе магнолиевых (*Magnolia obovata* Thunb.), лесах юга Сахалина, Кунашира, Хоккайдо и Хонсю (см. рис. 4) [Ohwi, 1965; Wu, Raven, 2000].

Fritillaria meleagris – гидрофит, основными местообитаниями для которого являются пойменные и долинные луга на высотах до 800 м. Ареал этого вида охватывает всю Европу кроме самых северных районов (см. рис. 4).

Lilium martagon L. – мезофит, геофит, кальцефил, самый северный вид рода, который является наиболее распространенным среди всех видов *Lilium* в Европе [Woodcock, Stearn, 1950]. *L. martagon* – типичный представитель лесных лугов, разреженных хвойных и смешанных лесов, произрастает также в березовых (*Betula pendula* Roth, *Betula alba* L.) рощах и на каменистых склонах на субальпийских лугах [Комаров, 1935]. Центр наибольшего разнообразия и происхождения вида – Южная и Восточная Европа, Кавказ [Persson et al., 1998]. Представители этого вида также встречаются на севере Малой Азии и в Западной Сибири (см. рис. 4) [Persson et al., 1998].

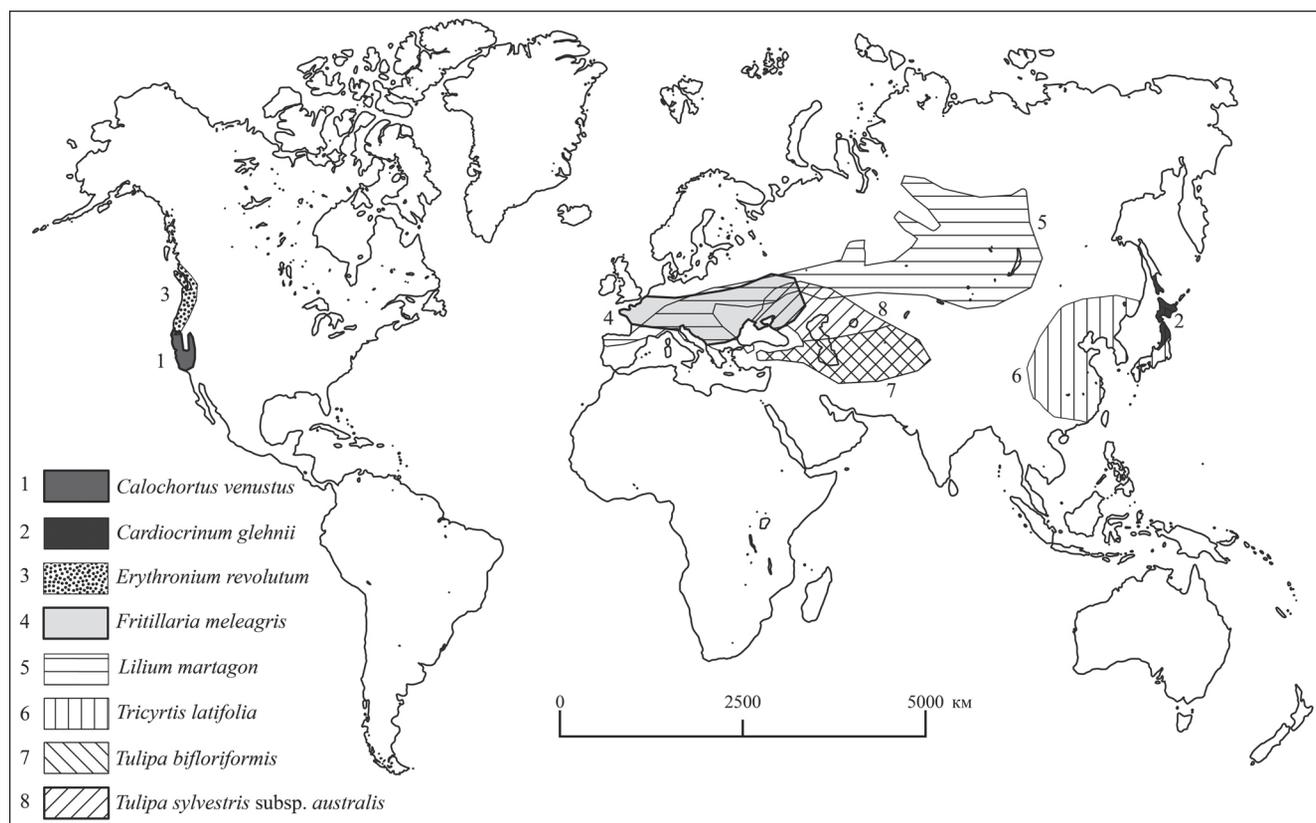


Рис. 4. Ареалы изученных автоанемохорных видов Liliaceae [ориг. по: Баранова, 1990; Комаров, 1935; Bolt, 2016; Takahashi, 1987; Utech, 2003]

Fig. 4. Geographical range of studied auto-anemochorous Liliaceae species [orig. by: Baranova, 1990; Komarov, 1935; Bolt, 2016; Takahashi, 1987; Utech, 2003]

Плоды *Tricyrtis* и *Calochortus* – верхние ложнотрехгнездные фрагмокарпные септицидные коробочки с базипетальным вскрыванием, содержащие большое количество мелких уплощенных бескрылых семян. Плоды изученных видов

Tulipa, *Erythronium*, *Cardiocrinum*, *Fritillaria* и *Lilium* – локулицидные коробочки, которые в отличие от коробочек *Tricyrtis* и *Calochortus*, имеют структуру, препятствующую одновременному высыпанию семян.

Плоды *T. latifolia* и *C. venustus* имеют развитый механический каркас, выполняющий функцию сохранения формы высохшей, готовой к вскрыванию коробочки, и позволяющий выполнять диссеминацию после его иссыхания. Этот механический каркас сформирован лигнифицированными зонами перикарпия: одревесневающим эндокарпием и составляющей с ним единую непрерывную зону лигнификации механической обкладкой вентральных проводящих пучков и тяжами склереид в ложных септах в центре плода.

Септицидное вскрывание коробочек обеспечивается благодаря формированию в перикарпии механизма вскрывания в зоне вентральных проводящих пучков в дистальной части плода. Механизм вскрывания *T. latifolia* сформирован путем уменьшения количества клеток мезокарпия у вентральных проводящих пучков. Экзокарпий в этой зоне загибается внутрь плода и примыкает к лигнифицированным клеткам механической обкладки вентральных пучков, благодаря формированию отделительного слоя мелких паренхимных клеток, примыкающих с внутренней стороны к механической обкладке вентрального пучка. При вскрывании плода его створки расходятся вследствие растрескивания волокон механической обкладки вентральных пучков, располагающихся в основании ложных септ, в самой тонкой части лигнифицированной зоны, в краевых ее частях. Створки плода при вскрывании также отделяются от ложных септ, которые сохраняются в виде колонки в центре вскрывшейся коробочки. Подобный принцип формирования механизма вскрывания характерен и для изученных плодов *C. venustus*.

Перикарпий изученных видов Lilioideae в латеральной части в основном сложен небольшим числом слоев клеток (от 5 до 10), но у *Cardiocrinum glehnii* толщина перикарпия в латеральных частях может достигать 30–35 слоев клеток.

Характерной особенностью коробочек изученных видов Lilioideae является их высыхание при созревании. При этом в зонах перикарпия, располагающихся между дорзальными и вентральными пучками, клетки мезокарпия сжимаются, и их границы становятся неразличимыми. Иссыхая, мезокарпий, клетки которого теряют тургор, перестает выполнять механическую функцию. Сохранение формы и целостности створок плода, необходимых для выполнения одной из его функций – эффективного распространения семян, достигается благодаря наличию механического каркаса, роль которого выполняют лигнифицированные зоны перикарпия. У коробочек *Tulipa*, *Lilium*, *Cardiocrinum* слабо выражено одревеснение эндокарпия и роль механического каркаса, в первую очередь, выполняют

механическая обкладка проводящих пучков и присутствующие в ложных септах (в месте их срастания в центре плода) мощные продольные склеренхимные зоны.

У западно-североамериканского *E. revolutum* функцию механического каркаса выполняют склеренхимные тяжи в ложных септах в месте их срастания в центре плода. Эти тяжи вместе с одревесневающим эндокарпием и механическими обкладками пучков образуют единую склерифицированную зону в средней и проксимальной частях плода.

Базипетальное локулицидное вскрывание коробочек Lilioideae достигается благодаря утолщению перикарпия у дорзального пучка и формированию, еще на стадии завязи, клетками мезофилла 2–4 радиальных параллельных рядов клеток – зоны вскрывания плода. Для коробочек Lilioideae характерно разделение центральной части гинецея по зоне срастания неодревесневающих слоев внутренней эпидермы ложных септ, разделяющих три продольных склеренхимных тяжа.

Коробочки изученных автоанемохорных Lilioideae (кроме *E. revolutum*) имеют специализированные структуры, формирующиеся у механизма вскрывания на всей высоте плода. Эти структуры позволяют удерживать семена во вскрывшихся плодах, предотвращая их одновременное высыпание. Несмотря на морфологическое сходство и общую экологическую роль, эти структуры имеют различное строение. У коробочек *Tulipa* на каждой створке вскрывшегося плода сформированы ряды одревесневших волосков из 2–3 клеток, которые являются выростами эндокарпия. У коробочек *Fritillaria* и *Cardiocrinum* подобные волоски сформированы клетками мезо- и эндокарпия. У коробочек *Lilium* функцию удержания семян выполняет механическая обкладка дорзальных проводящих пучков, формирующая сеть, частично перекрывающая швы вскрывшихся коробочек. После вскрывания плода его створки расходятся, а щели остаются закрытыми сетью механической обкладки пучков. Описанные структуры представляют собой замечательный пример параллельной эволюции, решения одной функциональной задачи (в данном случае, регуляции высевания семян из вскрывшегося плода) различными морфолого-анатомическими приспособлениями.

Суммируя, можно заключить, что у исследованных представителей лилейных с автоанемохорной диссеминацией, произрастающих в широком спектре лесных и степных сообществ Евразии и Северной Америки, выявлены следующие структурные адаптации плодов к эффективному распространению семян: формирование специализированного механизма вскрывания плодов в зоне дорзального

(*Cardiocrinum*, *Erythronium* spp., *Fritillaria*, *Lilium*, *Tulipa*) или вентральных (*Calochortus*, *Tricyrtis*) проводящих пучков. Механизм вскрывания позволяет организовывать и регулировать процессы диссеминации; формирование механического каркаса плода одревесневающими клетками в перикарпии; формирование структур, частично закрывающих щели вскрывания коробочек, для регуляции высева семян из плодов (*Cardiocrinum*, *Fritillaria*, *Lilium*, *Tulipa*).

ВЫВОДЫ

У исследованных представителей Liliaceae выявлены морфолого-анатомические адаптации в структуре плодов, которые обеспечивают следующие типы диссеминации: автоанемохория, анемохория, баромирмекохория, эндозоохория.

Наиболее типичным и распространенным агентом диссеминации у исследованных представителей Liliaceae является ветер, при этом наиболее специализированные к анемохории коробочки характерны для представителей подсемейства Lilioideae, обеспечивающие автоанемохорное распространение семян.

У изученных автоанемохорных представителей *Cardiocrinum*, *Fritillaria*, *Lilium* и *Tulipa* в плодах имеется специализированный механический каркас и специфические выросты эндокарпия (*Tulipa*), перикарпия в целом (*Cardiocrinum*, *Fritillaria*) или обособляющаяся механическая обкладка дорзальных проводящих пучков (*Lilium*), частично перекрывающие щели вскрывания. Таксоны, обладающие подобными адаптациями, распространены в хвойных, смешанных и широколиственных лесах, степях, на альпийских лугах Евразии и Северной Америки.

Базипетальное вскрывание преимущественно вертикально ориентированных коробочек представителей Liliaceae травяного яруса листопадных лесов и наличие специализированных структур, способных удерживать семена в уже вскрывшихся коробочках, обеспечивают продолжительное («растянутое» во времени) сохранение семян на материнском растении до наступления наиболее благоприятных для распространения погодных условий. При наступлении

оптимальных условий (отсутствие осадков, сильные порывы ветра, установление устойчивого снегового покрова) обеспечивается «порционное» высвобождение семян через щели в дистальной части плода, и таким образом повышается эффективность распространения (в том числе по снегу – анемохионохорно) при усиливающейся силе ветра в приземном слое после листопада. Описанный выше процесс представляется наиболее эффективным модусом распространения диаспор на дальние расстояния.

Плоды баромирмекохорных представителей Liliaceae (*Gagea*, *Erythronium* spp., *Amana*) имеют менее развитый, по сравнению с коробочками автоанемохорных видов, механический каркас, большое количество межклетников, образующих обширные полости в перикарпии, и не дифференцированный механизм вскрывания. Одной из главных функций плодов баромирмекохорных представителей является продуцирование семян, а не их распространение. Таксоны, обладающие подобными адаптациями, распространены в листопадных широколиственных, смешанных и хвойных лесах умеренного пояса Евразии и Северной Америки.

Цвет плодов и запасание питательных веществ в перикарпии сочных невскрывающихся плодов *Clintonia*, *Prosartes* и *Streptopus* указывает на эндозоохорию. Диаспорами *Clintonia* могут также являться и семена, способные высыпаться из оставшейся на родительском растении и растрескивающейся ягоды; эффективность такого барохорного распространения несоизмеримо ниже эндозоохории.

Эндозоохорное распространение плодов Liliaceae эффективно для расселения дальним транспортом, в первую очередь птицами, но препятствует расселению среди большого количества экосистем, что отражается на ареалах родов *Clintonia*, *Prosartes* и *Streptopus*, являющихся представителями травяных ярусов хвойных и широколиственных лесов Голарктического царства. При этом *Streptopus* имеет дизъюнктивный ареал и распространен в пределах всего Северного полушария, *Clintonia* имеет восточноазиатско-западносевероамериканский ареал, а *Prosartes* распространен исключительно в умеренных широтах Северной Америки.

Благодарности. За ценные и необходимые замечания к работе авторы выражают благодарность Н.Б. Леоновой, доценту кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова и А.И. Константиновой, доценту кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. За помощь в сборе материала авторы благодарят куратора Ботанического сада Дворца пионеров (Москва) П.В. Лодыгина.

Исследование выполнено при поддержке Программы развития МГУ (П. 1220) и в рамках ГЗ Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН № 122042700002–6 (ПСИ, МСР, НСЗ, АСТ, НДВ, ААМ, МБС, КВК, АНС), ГЗ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» (АВБ, МВК, МБС, КВК) и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» (АВБ, МВК, МБС, КВК) на УНУ «Фондовая оранжерея».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова М.В. Лилии. Л.: Агропромиздат, 1990. 384 с.
- Бобров А.В., Юрманов А.А., Романов М.С. Реконструкция формирования ареала растений семейства Монимиевые: молекулярно-генетический и морфологический анализ // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр. 2016. № 5. С. 47–53.
- Ильинский А.П. Расселение растений (основные понятия и термины) // Природа. 1945. № 5. С. 45–55.
- Кожневиков А.В. Весна и осень в жизни растений. М.: Изд-во МОИП, 1950. 239 с.
- Комар Г.А. Liliaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 1 / под ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1985. С. 71–77.
- Комаров В.Л. Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. 760 с.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. 361 с.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.
- Allen G.A., Soltis D.E., Soltis P.S. Phylogeny and biogeography of *Erythronium* (Liliaceae) inferred from chloroplast matK and Nuclear rDNA ITS sequences, *Systematic Botany*, 2003, vol. 28, p. 512–523.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 181, p. 1–20.
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms, *Botany letters*, 2019, vol. 166, p. 366–399.
- Bolt Ph. The genus *Cardiocrinum*: its identification and cultivation, 2016. 73 p.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C. et al. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013, vol. 172, p. 280–328.
- Clennett J.C.B., Chase M.W., Forest F. et al. Phylogenetic systematics of *Erythronium* (Liliaceae): morphological and molecular analyses, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2012, vol. 170, p. 504–528.
- Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. Order Liliales, *The families of the Monocotyledons*, Berlin, New York, Tokio, Springer, 1985, p. 220–374.
- Li P., Lu R.S., Xu W.Q. et al. Comparative genomics and phylogenomics of east Asian Tulips (*Amana*, Liliaceae), *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 8, p. 451.
- Li S.F., Chang Z.Y., Yuan Y.M. The origin and dispersal of the genus *Clintonia* Raf. (Liliaceae): evidence from its cytogeography and morphology, *Caryologia*, 1996, vol. 49, p. 125–135.
- Mathew B. A taxonomic and horticultural review of *Erythronium* L. (Liliaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1992, vol. 109, p. 453–471.
- O'Brien T.P., McCully M.E. *The study of plant structure principles and selected methods*, Melbourne, Termarcarphi Pty. Ltd., 1981, 358 p.
- Ohwi J. *Flora of Japan* (in English). Washington, Smithsonian Institution, 1965, 1067 p.
- Persson H.A., Lundquist K., Nybom H. RAPD analysis of genetic variation within and among populations of Turk's-cap lily (*Lilium martagon* L.), *Hereditas*, 1998, vol. 128, p. 213–220.
- Pijl L. *Principles of dispersal in higher plants*, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 1982, 161 p.
- Ridley H.N. *The Dispersal of Plants throughout the World*. Ashford, Kent, L. Reeve & Company, 1930, 744 p.
- Roth I. *Fruits of Angiosperms*, Berlin, Stuttgart, Gebrüder Borntraeger, 1977, 675 p.
- Si-Feng L., Zhao-Yang Ch. A cytogeographical study on *Clintonia udensis* (Liliaceae), *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1996, vol. 34, p. 33–37.
- Takahashi H. Distribution of *Tricyrtis* and its phytogeographical problems, *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1987, vol. 38, p. 123–132.
- Tamura M.N. Liliaceae, *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 3, Liliaceae (except Orchidaceae), Monocotyledons, K. Kubitzki (ed.), Berlin, Springer, 1998, p. 343–353.
- Utech F.H. Liliaceae Jussieu, *Flora of North America*, vol. 26, Magnoliophyta, Liliidae, Liliales and Orchidales, OUP USA, 2003, p. 11–21.
- Utech F.H., Shinwari Z.K., Kawano S. Biosystematic studies in *Disporum* (Liliaceae-Asparagoideae-Polygonateae) (VI): recognition of the North American section *Pro-sartes* as an autonomous genus, *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of biology, New series*, 1995, vol. 16, p. 1–41.
- Wang M., Fan X., Zhang Y. et al. Phylogenomics and integrative taxonomy reveal two new species of *Amana* (Liliaceae), *Plant Diversity*, 2023, vol. 45, p. 54–68.
- Wang Y., Li X., Guo J. et al. Chloroplast DNA phylogeography of *Clintonia udensis* Trautv. & Mey. (Liliaceae) in East Asia, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, vol. 55, p. 721–732.
- Wilczek Z., Zarzycki W., Pasko I. Distribution and phytoecological characteristics of *Streptopus amplexifolius* (L.) DC (Liliaceae) natural habitats in the Żywiec Basin (Western Carpathians), *Acta Geographica Silesiana*, 2016, vol. 22, p. 83–94.
- Woodcock H.B.D., Stearn W.T. *Lilies of the World. Their Cultivation and Classification*, London, Country Life Limited, 1950, 431 p.
- Wu Z.Y., Raven P.H. Liliaceae, *Flora of China*, vol. 24 (Flagellariaceae through Marantaceae). Beijing, Science Press, 2000, p. 73–264.
- Zhang W., Zhao J., Xue L. et al. Seed morphology and germination of native *Tulipa* species, *Agriculture*, 2023, vol. 13, no. 2, p. 466, DOI: 10.3390/agriculture13020466.

Поступила в редакцию 26.09.2023

После доработки 15.11.2023

Принята к публикации 14.02.2024

DISPERAL OF THE LILIACEAE REPRESENTATIVES IN RELATION TO THE STRUCTURE OF THEIR REPRODUCTIVE ORGANS

P.S. Iovlev¹, A.V. Bobrov², M.S. Romanov³, N.S. Zdravchev⁴, A.S. Timchenko⁵, M.V. Kandidov⁶, N.D. Vasekha⁷, A.A. Mikhaylova⁸, M.B. Stevanovich⁹, K.V. Kuptsov¹⁰, A.N. Sorokin¹¹

^{1, 3-5, 7-11} Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Laboratory of Tropical plants

^{2, 6, 9, 10} Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography

¹ Scientific Researcher; e-mail: iovlev.petr@gmail.com

² Professor, D.Sc. in Biology; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

³ Head of the Laboratory, Leading Scientific Researcher, Ph.D. in Biology; e-mail: romanovmikhail@hotmail.com

⁴ Scientific Researcher; e-mail: zdravchevnikita@yandex.ru

⁵ Junior Scientific Researcher; e-mail: ant.timchenko@yandex.ru

⁶ Post-graduate student; e-mail: mvkandidov@mail.ru

⁷ Gardener; e-mail: natashavasekha@yandex.ru

⁸ Junior Scientific Researcher; e-mail: ana.mikhaylova@list.ru

⁹ Intern, Master student; e-mail: stevanovich.mila@mail.ru

¹⁰ Intern, Bachelor Student; e-mail: kirkkk88@bk.ru

¹¹ Senior Scientific Researcher; e-mail: a_n_sorokin@mail.ru

The Liliaceae family is a terminal one in the order Liliales *sensu* APG IV (2016) and consists of 15 genera with more than 700 species. The family's geographical range covers most of the Northern hemisphere and extends through several natural zones, from forest tundra (*Gagea* species) to tropical forests (*Tricyrtis imeldae* Guthnick), within three continents, i. e. Eurasia, North America and Africa. Most Liliaceous genera occur both in Eurasia and North America. Representatives of Liliaceae develop coenocarpous fleshy indehiscent berries or dry dehiscent capsules. In most cases, multi-seeded berries themselves are a diaspore, whereas in the case of capsules, the seeds are normally a diaspora. The capsules play a vital role in seed dispersal. Structural adaptations of fruits allowed representatives of Liliaceae to spread into the territories that make up the modern range of the family.

The aim of the study is to determine the principal patterns of fruit development for the representatives of Liliaceae with different types of dissemination. The study is based on the investigation of morphological and anatomical structure of fruits which is related to geography, ecology and biology of the Liliaceae taxa dissemination.

The study has revealed that the wind is the most typical and widespread agent of dissemination for the investigated representatives of Liliaceae. The specialized capsules responsible for anemochory, i.e. auto-anemochory and anemochionochory (mainly in representatives of the ground cover of deciduous forests in temperate and subtropical climatic zones of the Holarctic Kingdom), are characteristic of representatives of the Lilioideae subfamily. Unlike the capsules supporting the anemochory, which actively participate in dissemination, the primary function of capsules of baro-myrmecochorous representatives of Liliaceae is seed production rather than their dispersal, which is reflected in the anatomical structure of the capsules, with numerous intercellular spaces in the pericarp and almost complete lack of its lignification. The endozoochory of fleshy berries of Liliaceae is effective for dispersal by long-distance transport, primarily by birds. Supposedly, the ornitochory prevents dispersal among a large number of ecosystems, which is echoed in the ranges of *Clintonia*, *Prosartes* and *Streptopus* genera, representatives of the ground cover of coniferous and broad-leaf forests of the Holarctic Kingdom.

Keywords: fruit anatomy, anemochory, dissemination, carpocology, myrmecochory, endozoochory

Acknowledgments. The authors would like to thank N.B. Leonova, Associate Professor of the Department of Biogeography, Lomonosov MSU Faculty of Geography, and A.I. Konstantinova, Associate Professor of the Department of Higher Plants, Lomonosov MSU Faculty of Biology, for their valuable and necessary comments, and also P.V. Lodygin, Curator of the Botanical Garden of Moscow Palace of Pioneers, for his assistance in material collection.

The work was supported by the MSU Program of Development (P.1220) and carried out at the Unique Scientific Facility Reserve Plant Collection in accordance with the Tsitsin Main Botanical Garden research project no. 122042700002-6 (PSI, MSR, NSZ, AST, NDV, AAM, MBS, KVK, ANS) and in accordance with research project no. 121051100137-4 the M.V. Lomonosov Moscow State University theme "The geographical legitimacy of origin of the biodiversity" (AVB, MVK, MBS, KVK) and the MSU Development Program of the Interdisciplinary Scientific and Educational School "Future Planet and Global Environmental Change" (AVB, MVK, MBS, KVK).

REFERENCES

- Allen G.A., Soltis D.E., Soltis P.S. Phylogeny and biogeography of *Erythronium* (Liliaceae) inferred from chloroplast matK and Nuclear rDNA ITS sequences, *Systematic Botany*, 2003, vol. 28, p. 512–523.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 181, p. 1–20.
- Baranova M.V. *Lilii* [Lilias], Leningrad, Agropromizdat Publ., 1990, 384 p. (In Russian)
- Bobrov A.V., Yurmanov A.A., Romanov M.S. Reconstruction of the formation of the Monimiaceae family range: molecular-genetic and morphological analysis, *Vestn. Mosk. Un-ta, Ser. 5, Geogr.*, 2016, no. 5, p. 47–53. (In Russian)
- Bobrov A.V., Romanov M.S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms, *Botany letters*, 2019, vol. 166, p. 366–399.
- Bolt Ph. *The genus Cardiocrinum: its identification and cultivation*, Philip Bolt, 2016, 73 p.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C. et al. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of Tulipa (Liliaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013, vol. 172, p. 280–328.
- Clennett J.C.B., Chase M.W., Forest F. et al. Phylogenetic systematics of *Erythronium* (Liliaceae): morphological and molecular analyses, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2012, vol. 170, p. 504–528.
- Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. Order *Liliales*, *The families of the Monocotyledons*, R.M.T. Dahlgren (ed.), Berlin, New York, Tokyo, Springer, 1985, p. 220–374.
- Il'inskii A.P. Rasselenie rastenii (osnovnye ponyatiya i terminy) [Plant dispersal (the main notions and terms)], *Priroda*, 1945, no. 5, p. 45–55. (In Russian)
- Komar G.A. [Liliaceae], *Anatomia Seminum Comparativa*, A. Takhtajan (ed.), Tomus 1, Leningrad, Nauka Publ., 1985, p. 71–77. (In Russian)
- Komarov V.L. *Flora SSSR* [Flora of the USSR], vol. 4, Leningrad, Editio Academiae Scientiarum URSS Publ., 1935, 760 p.
- Kozhevnikov A.V. *Vesna i osen' v zhizni rastenii* [Spring and autumn in plants' life], Moscow, Izdatel'stvo MOIP Publ., 1950, 239 p. (In Russian)
- Levina R.E. *Morfologiya i ekologiya plodov* [Fruit morphology and ecology], Leningrad, Nauka Publ., 1987, 160 p. (In Russian)
- Levina R.E. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* [Fruit and seeds dispersal mechanisms], Moscow, Izd-vo Mosk. Un-ta Publ., 1957, 361 p. (In Russian)
- Li P., Lu R.S., Xu W.Q. et al. Comparative genomics and phylogenomics of east Asian Tulips (*Amana*, Liliaceae), *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 8, p. 451.
- Li S.F., Chang Z.Y., Yuan Y.M. The origin and dispersal of the genus *Clintonia* Raf. (Liliaceae): evidence from its cytogeography and morphology, *Caryologia*, 1996, vol. 49, p. 125–135.
- Mathew B. A taxonomic and horticultural review of *Erythronium* L. (Liliaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1992, vol. 109, p. 453–471.
- O'Brien T.P., McCully M.E. *The study of plant structure principles and selected methods*, Melbourne, Termarcarphi Pty. Ltd., 1981, 358 p.
- Ohwi J. *Flora of Japan (in English)*, Washington, Smithsonian Institution, 1965, 1067 p.
- Persson H.A., Lundquist K., Nybom H. RAPD analysis of genetic variation within and among populations of Turk's-cap lily (*Lilium martagon* L.), *Hereditas*, 1998, vol. 128, p. 213–220.
- Pijl L. *Principles of dispersal in higher plants*, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 1982, 161 p.
- Prozina M.N. *Botanicheskaya mikrotekhnika* [Botanical microtechnique], Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1960, 207 p. (In Russian)
- Ridley H.N. *The Dispersal of Plants throughout the World*, Ashford, Kent, L. Reeve & Company, 1930, 744 p.
- Roth I. *Fruits of Angiosperms*, Berlin, Stuttgart, Gebrüder Borntraeger, 1977, 675 p.
- Si-Feng L., Zhao-Yang Ch. A cytogeographical study on *Clintonia udensis* (Liliaceae), *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1996, vol. 34, p. 33–37.
- Takahashi H. Distribution of Tricyrtis and its phytogeographical problems, *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1987, vol. 38, p. 123–132.
- Tamura M.N. Liliaceae, *The Families and Genera of Vascular Plants*, K. Kubitzki (ed.), vol. 3, Liliales (except Orchidaceae), Monocotyledons, Berlin etc., Springer, 1998, p. 343–353.
- Utech F.H. Liliaceae Jussieu, *Flora of North America*, vol. 26, Magnoliophyta, Liliidae, Liliales and Orchidales, OUP, USA, 2003, p. 11–21.
- Utech F.H., Shinwari Z.K., Kawano S. Biosystematic studies in *Disporum* (Liliaceae-Asparagoideae-Polygonateae) (VI): recognition of the North American section *Prosartes* as an autonomous genus, *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of biology. New series*, 1995, vol. 16, p. 1–41.
- Wang M., Fan X., Zhang Y. et al. Phylogenomics and integrative taxonomy reveal two new species of *Amana* (Liliaceae), *Plant Diversity*, 2023, vol. 45, p. 54–68.
- Wang Y., Li X., Guo J. et al. Chloroplast DNA phylogeography of *Clintonia udensis* Trautv. & Mey. (Liliaceae) in East Asia, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, vol. 55, p. 721–732.
- Wilczek Z., Zarzycki W., Pasko I. Distribution and phytoecological characteristics of *Streptopus amplexifolius* (L.) DC (Liliaceae) natural habitats in the Żywiec Basin (Western Carpathians), *Acta Geographica Silesiana*, 2016, vol. 22, p. 83–94.
- Woodcock H.B.D., Stearn W.T. *Lilies of the World. Their Cultivation and Classification*, London, Country Life Limited, 1950, 431 p.
- Wu Z.Y., Raven P.H. *Flora of China*, vol. 24 (Flagellariaceae through Marantaceae), Beijing, Science Press, 2000, p. 73–264.
- Zhang W., Zhao J., Xue L. et al. Seed morphology and germination of native *Tulipa* species, *Agriculture*, 2023, vol. 13, no. 2. P. 466.

Received 26.09.2023

Revised 15.11.2023

Accepted 14.02.2024