

КАРПОЛОГИЯ В МОСКОВСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ. ВТОРАЯ ПОЛОВИНА XX ВЕКА–НАЧАЛО XXI ВЕКА

© 2021 г. А. Г. Девятков^{1,*}, И. М. Калиниченко^{1,**}

¹ *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия*

**e-mail: adeviatov@yandex.ru*

***e-mail: kaliniche@mail.ru*

Поступила в редакцию 02.03.2020 г.

После доработки 23.04.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Описано развитие карпологии и репродуктивной биологии в Московском университете во второй половине XX и начале XXI века. Показана роль ученых Московского университета в изучении морфологии, анатомии и микроморфологии плодов и семян с использованием световой и электронной микроскопии. Рассмотрено применение карпологических методов исследования в систематике и филогении растений.

Ключевые слова: ботаника, карпология, репродуктивная биология, история ботаники, Московский университет

DOI: 10.31857/S0006813621080020

Во второй половине XX века карпологические исследования в Московском университете продолжил и развил, придав им новую, систематическую направленность, В.Н. Тихомиров, (1932–1998), ученик К.И. Мейера и Н.Н. Кадена. Его дипломная работа по плодам и семенам сорных зонтичных СССР (1954) и кандидатская диссертация “Сравнительная морфология гинееца и плода зонтичных СССР” (Tikhomirov, 1958) явились началом долгого и кропотливого исследования морфологии и систематики зонтичных, которое он продолжал всю свою жизнь. Дальнейшее изучение и ревизия самых различных таксонов этого семейства, включая и экзотические группы из Южного полушария, в которых решающую роль играло сравнительно-карпологическое исследование, показаны в ряде публикаций В.Н. Тихомирова и его коллег.

Все многообразие работ В.Н. Тихомирова нашло отражение в его докторской диссертации “Происхождение, эволюция и систематика зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.)” (Tikhomirov, 1977). В работе с разной степенью полноты изложены результаты изучения плодов более 600 видов, разработаны схема детального морфолого-анатомического описания плодов зонтичных и их морфогенетическая классификация, уточнена органографическая терминология, проведен анализ значения карпологических признаков для систематики зонтичных.

Значительное внимание Тихомиров уделял теоретическим и методологическим проблемам ботаники. В статье “Карпология как научная дисциплина”, опубликованной в материалах всесоюзной конференции по теоретической и прикладной карпологии в Кишиневе (Tikhomirov, 1989a), он рассуждает о смысле, объеме и определении карпологии как науки и особенно в связи с широко вошедшими в обиход, но неоднозначно трактуемыми понятиями “биология размножения” и “репродуктивная биология”. Налицо тенденция к широкому пониманию задач карпологии, когда при таком подходе в ее сферу попадают не только плоды, но и семена, цветок и даже соцветия. По его убеждению, нет необходимости в расширительном толковании смысла и значения карпологии. Испокон веков ученые понимали, что строение любой ткани, органа или системы органов нельзя понять в отрыве от их функций. Но, анализируя функциональное значение структуры плодов и семян, исследователь остается морфологом, а обращаясь, например, к классификации способов распространения диаспор, особенно в конкретных сообществах или природных зонах, переходит из области карпологии в сферу экологии, фитогеографии. По мнению Тихомирова, давно очевидна необходимость изучения формирования структуры плода в развитии. Однако это не означает, что изучение плодов надо начинать с цветка и во всех случаях включать се-

мена. Следуя по тому пути, легко прийти к признанию, что изучение развития цветка, как и его морфологии — это задачи карпологии. В контексте обсуждаемого вопроса он кратко затрагивает тему гинецея и плода. Карпология опирается и широко использует данные сравнительной анатомии, эмбриологии с применением не только световой, но и электронной микроскопии (особенно в отношении диагностических признаков). И в то же время, карпология, возникшая как отрасль специальной морфологии растений, таковой и остается. Однако Тихомиров подчеркивал, что при разработке проблем, требующих комплексного подхода, провести четкие демаркационные линии между научными дисциплинами бывает трудно. Они тесно переплетены, и каждая из них с помощью собственных методов вносит свой вклад в общую “копилку”. В принципе, чем богаче методический инструментарий, тем более ценны и обоснованы выводы.

В своем творчестве Тихомиров рассматривал ряд теоретических проблем морфологии плодов и карпологической терминологии. Особое место здесь занимает его статья “О плодах и соплодиях” (Tikhomirov, 1989б). В ней уточняется понятие “орган” в морфологии растений, классифицируются различные определения плода и предлагается определять эту структуру как производное пестика, предостерегая от чрезмерной его детализации. По его определению, цветок с апокарпным гинецеем может дать несколько плодов (в современной отечественной литературе их принято именовать плодиками). Для обозначения совокупности функционально и морфологически связанных плодов, возникшей из пестика одного цветка, он предлагает использовать термин “антокарпий”, а для такой же совокупности, сформированной пестиками нескольких цветков, — “соплодие”.

Под руководством и при непосредственном участии Тихомирова на кафедре высших растений проводились и сейчас продолжаются исследования морфологии, таксономии и филогении других групп, например, таксонов, традиционно включавшихся в порядок Saxifragales, группы Centrospermae, семейства Leguminosae, в которых в той или иной степени используются карпологические методы. Около 40 публикаций Тихомирова, в том числе совместных с учениками и коллегами, посвящено анализу плодов разных групп зонтичных, использованию карпологических признаков в систематике других таксонов, а также общим вопросам карпологии. Большинство этих работ оцифровано и размещено на сайте кафедры: <https://msu-botany.ru>.

Научные интересы Л.И. Лотовой (1929–2017) в области карпологии, особенно в последний период ее научной деятельности, лежали в выяснении

связи анатомической структуры перикарпия и спермодермы (семенной кожуры), со спецификой их функционирования. (Термин “спермодерма” часто используют в отечественной литературе, в иностранной в основном принято писать “семенная кожура” — “seed coat”). Изучая плоды ряда бобовых (Loseva, Lotova, 1996) и крестоцветных (Lotova, Rud’ko, 1999), она описала особенности строения их перикарпия, связанные с механизмами вскрывания плода, показала высокую инерционность в эволюционных перестройках анатомии перикарпия в ходе изменения способа диссеминации. В совместной работе Н.А. Гревцовой и Л.И. Лотовой отмечено, что орнаментацию поверхности семенной кожуры люпина можно рассматривать как таксономический признак (Grevtsova, Lotova, 1989). Сравнительно-анатомические исследования плодов представителей подсемейства Maloideae (Rosaceae) также выполнены в таксономическом контексте (Gromenko, Lotova, 2014). Все основные работы Л.И. Лотовой доступны на сайте кафедры высших растений.

Тематика научных исследований А.К. Тимонина включает его неизменный интерес к комплексному изучению центросеменных. Совместно с Т.Д. Веселовой и Х.Х. Джалиловой изучены эмбриологические и карпологические признаки двух видов *Talinum* (Veselova et al., 2011, 2012). Выявлены различия между видами в строении семенной кожуры, ариллуса и фуникулуса, которые авторы связывают с особенностями вскрывания плодов и распространения семян. Эти работы весьма актуальны в таксономическом плане и подробно рассмотрены в обстоятельной статье, посвященной юбилею А.К. Тимонина (Remizowa et al., 2018). Также детально в 2016–2018 гг. были изучены и некоторые другие центросеменные, имеющие спорное таксономическое положение. Для уточнения строения семенной кожуры в роде *Amaranthus* эти же авторы исследовали ее развитие в семенах. Наглядно показан процесс дифференциации на разных стадиях (Veselova et al., 2014). В контексте исследования структуры в связи с ее функциями (характерная черта научного подхода А.К. Тимонина) коллективом тех же авторов выполнена работа по изучению роли гипостазно-халазального комплекса у некоторых представителей Caryophyllales в проведении метаболитов в семени (Veselova et al., 2019). Несомненный интерес представляют их публикации о развитии сталактитов в семенной кожуре как необычный путь лизиса клеточной стенки у *Amaranthus retroflexus* L. (Dzhalilova et al., 2015) и временном резервировании веществ в семенах *Polycnemum arvense* L. (Veselova et al., 2018).

В 70-е годы XX века В.Н. Тихомиров сумел объединить творческий научный потенциал кафедры высших растений и Ботанического сада МГУ для изучения таксономии зонтичных раз-

личными методами. С 1973 г. сектор географии и систематики растений возглавляет М.Г. Пименов. В настоящее время коллектив, руководимый им, является одним из ведущих мировых центров изучения зонтичных. В многочисленных публикациях М.Г. Пименова, Т.А. Остроумовой, Е.В. Ключикова, Е.А. Захаровой, У.А. Украинской изложены результаты изучения строения плодов, микроморфологии отдельных структур, сравнения молекулярных и морфологических данных по отдельным таксонам. Несмотря на использование в систематике зонтичных новых методов исследования, карпологический подход остается принципиально важным в решении вопросов таксономии и филогении. Все таксономические ревизии зонтичных сопровождались анализом анатомической структуры плодов. В этих описаниях учтены особенности поверхности и опушения плодов на основе данных электронной микроскопии, строения карпофора, подстолбий и стилодиев, структур перикарпия, семенной кожуры и эндосперма (Botanicheskiy sad..., 2006; Pimenov, 2010a). Много внимания М.Г. Пименов и его коллеги уделяли и уделяют вопросам унификации терминологии для таксономически важных морфологических характеристик в семействе зонтичных (Kljuykov et al., 2004).

В 2009–2010 гг. коллектив сектора систематики и географии растений работал над проектом по сравнительной карпологии родов зонтичных Евразии и Африки совместно с исследовательской группой из Йоханесбурга (ЮАР). В рамках этого проекта, поддержанного грантом Роснауки, были изучены плоды примерно 300 родов флоры Азии, Европы и Северной Африки, которые описывались по стандартному набору признаков морфологии, микроморфологии и анатомии. Для многих родов (в первую очередь типовых видов) карпологические описания на современном уровне были выполнены впервые, а в остальных случаях существенно исправлены и дополнены. Исследования поверхности плодов с помощью сканирующего электронного микроскопа для большинства родов Евразии и Северной Африки также были проведены впервые. Южноафриканская группа параллельно изучала плоды зонтичных, распространенных в Африке южнее Сахары, по такому же набору диагностических признаков. В процессе работы существенно корректировалась и дополнялась терминология (Ostroumova, Pimenov, 1997; Ostroumova et al., 2010; Pimenov, 2010b; Botanicheskiy sad..., 2012).

Совместно с Научно-исследовательским вычислительным центром МГУ коллективом авторов (М.Г. Пименов, Т.А. Остроумова, П.А. Брызгалов и В.В. Воеводин) создана база данных по карпологии зонтичных. В ней хранятся сведения по морфологии и анатомии плодов более 300 родов зонтичных Евразии и Африки, выполненные

по единому плану, рисунки и микрофотографии к этим описаниям (Botanicheskiy sad..., 2012).

Опубликован “Атлас плодов зонтичных Европейской части России” (Kljuykov et al., 2018), содержащий описания плодов 160 видов из 80 родов. Для каждого вида дано описание морфологии, анатомии и микроскульптуры поверхности, цветная фотография плода, схема поперечного среза мерикарпия. Для 20 видов приведены электронные микрофотографии поверхности плода. Дополнительные иллюстрации можно найти на сайте Ботанического сада МГУ: botsad.msu.ru/atlas. Ближайшая задача коллектива сектора – выполнение проекта “Создание атласа-определителя зонтичных России по плодам”, в том числе и в электронном варианте (Kljuykov et al., 2017).

Следует отметить две важные работы по зонтичным Киргизии и России, в которых приведены оригинальные ключи для определения родов и видов с использованием карпологических признаков. В монографии “Зонтичные Киргизии” (Pimenov, Kljuykov, 2002) представлены сведения о 193 видах из 63 родов. Для многих видов приведены схемы анатомического строения мерикарпиев. В фундаментальной сводке “Зонтичные (Umbelliferae) России” (Pimenov, Ostroumova, 2012) составлены традиционные дихотомические ключи для определения 108 родов и 288 видов, а в приложении на CD помещен многоходовый компьютерный ключ для определения видов. Для каждого вида по единому набору признаков приведены подробные описания, в том числе анатомия плода. Представлены схемы поперечных срезов мерикарпиев с условными обозначениями элементов для 126 видов.

В обобщающей статье М.Г. Пименова и Т.А. Остроумовой “Карпологические признаки в систематике зонтичных” (Pimenov, Ostroumova, 2014) показано, что признаки плодов в силу своего разнообразия, постоянства внутри видов и корреляции с другими признаками растения имеют большое значение для решения таксономических вопросов, но для выявления естественных групп видов и отношений между ними необходимо принимать во внимание всю доступную информацию. Авторы подчеркивают важность проводимой ими работы по унификации терминологии для морфологических описаний плодов, их анатомической структуры и микроскульптуры. Новые оригинальные материалы о значении анатомических признаков плодов в таксономии и филогении зонтичных и о связи некоторых карпологических признаков с молекулярно-генетическими данными были представлены сотрудниками на международном симпозиуме, посвященном 90-летию проф. Л.И. Лотовой (Plant anatomy..., 2019).

В настоящее время основные направления карпологических исследований коллектива, сформулированные М.Г. Пименовым, – это детальное сравнительное изучение анатомического строения плодов зонтичных и исследование их поверхности с помощью сканирующего электронного микроскопа. Кроме того, плоды используются в некоторых случаях для выделения ДНК с последующим секвенированием нуклеотидных последовательностей, а также для определения чисел хромосом в корешках проростков. Выявлено много ранее неизвестных деталей анатомии и морфологии мерикарпиев. Карпологические исследования рассматриваются как обязательный и важный компонент современной интегральной систематики зонтичных.

В.Н. Тихомиров, став заведующим кафедрой высших растений, расширил направления исследований репродуктивной биологии растений, обращая особое внимание на изучение строения цветков и соцветий, тесно связанных между собой. Тем самым он стимулировал работы в этом направлении своих учеников и коллег. В настоящее время на кафедре продолжается изучение строения, морфогенеза, проводящей системы цветка и соцветий для выявления направлений эволюционных преобразований их структур.

А.И. Константинова продолжает карпологические исследования порядка *Apiales*, начатые еще под руководством В.Н. Тихомирова. В более чем 50 публикациях с 1995 г. в отечественных и зарубежных журналах и сборниках широко используются данные сравнительной карпологии для уточнения положения таксонов разного ранга в системе покрытосеменных растений. В ее ранних работах проведено изучение макро- и микроморфологии плодов представителей подсемейства *Hydrocotyloideae* (*Umbelliferae*) в целях выяснения их таксономической значимости. Результаты карпологических исследований 92 видов из 29 родов этого подсемейства обобщены в ее кандидатской диссертации (Konstantinova, 1998). С использованием сканирующего электронного микроскопа впервые были показаны особенности ультраструктуры и ультраструктуры перикарпия всех исследованных видов. В совместной статье А.И. Константиновой и М.В. Ниловой приведен карпологический обзор основных таксонов новой системы порядка *Apiales*, причем акцент сделан на традиционно важные признаки анатомии перикарпия: тип секреторной системы, характер механических элементов, особенности эндокарпия. Наглядно представлены основные варианты строения перикарпия таксонов этого порядка (Konstantinova, Nilova, 2014). Построена система уровней карпологической организации в рамках порядка *Apiales*, которая позволяет, по мнению автора, приблизиться к пониманию и решению сложных проблем эволюции в пределах этого по-

рядка и реконструкции филогенеза (Konstantinova, 2011).

Т.Е. Крамина исследовала ультраструктуру и ультраструктуру семенной кожуры с использованием сканирующего электронного микроскопа у 39 видов рода *Lotus* и по одному виду из родов *Kebirita* и *Antopetitia* трибы *Loteae* (*Leguminosae*) в целях выяснения связи между строением семенной кожуры и таксономическим, филогенетическим положением видов и их эколого-географическими особенностями (Kramina, 2014). Приведены сведения о происхождении и таксономической принадлежности образцов, ультраструктуре поверхности семени и ультраструктуре области рубчика, причем для 24 видов – впервые.

Т.А. Федорова в совместных публикациях с В.Н. Тихомировым (Tikhomirov, Fedorova, 1996, 1997) сообщает об изучении морфологии плодов и семян 19 видов рода *Amaranthus* (*Amaranthaceae*). Показано, что характер вскрывания плодов является диагностическим признаком секций и подсекций, тогда как морфологические признаки рыльца, завязи, эпидермы клеток перикарпия характеризуют видовую принадлежность. Перспективными для диагностики видов являются признаки микроморфологии клеток семенной кожуры, ультраструктуры, вторичной и третичной скульптуры поверхности семени. Анатомическое изучение семенной кожуры выявило наличие у амарантов топографической гетероспермии. Были рассмотрены возможные направления специализации семян, их морфологии, скульптуры, ультраструктуры и анатомии семенной кожуры.

В XXI веке на кафедре высших растений продолжают углубленные исследования строения плодов и семян с использованием классических и новейших методов для решения вопросов систематики и филогении таксонов разного ранга.

В процессе таксономических исследований сем. *Polygonaceae* О.В. Юрцева широко использует карпологические признаки. Изучены гетерокарпия, морфология и анатомия плодов и ультраструктура их поверхности у 40 видов рода *Polygonum* (Yurtseva, 2001). В целях уточнения таксономического положения у 28 видов рода *Atraphaxis* исследована морфология и ультраструктура поверхности плодов (Yurtseva, 2017) и совместно с А.Г. Девятовым – анатомическая структура перикарпия у 19 видов (Deviatov, Yurtseva, 2019).

С.В. Полева (Polevova, 2019) провела сравнительно-карпологическое исследование семян рода *Psephellus* s.l. и близких к нему родов васильков. Приведены средние значения морфометрических признаков плодов 19 видов и показана их таксономическая значимость. По мнению автора, изучение ультраструктуры по-

верхности семян и клеток эпидермы перикарпия с помощью сканирующего электронного микроскопа, проведенное на 65 видах из 6 родов, является весьма перспективным, особенно для внутрисекционной систематики.

Д.Д. Соколов и его коллеги (М.В. Ремизова, М.С. Нуралиев, И.Э. Локк, К.И. Фомичев), занимаясь преимущественно сравнительной морфологией цветка, уделяют внимание и строению плодов некоторых растений. Уточнены данные о морфологии плодов различных видов трибы Loteae семейства Leguminosae и составлена оригинальная их классификация (Sokoloff, 2003). Выделено 12 типов ориентации волокон в пергаментном слое перикарпия. Показано, что при разграничении родов трибы следует учитывать, наряду с другими признаками, тип плода в соответствии с характером диссеминации, наличие и структуру пергаментного слоя перикарпия, а при выделении подродов и секций — особенности морфологии плода и число семян в нем. Изучение карпологических признаков стало основой таксономической ревизии преимущественно австралийского семейства Hydatellaceae (Sokoloff et al., 2008, 2013).

А.П. Сухоруков занимается сравнительной карпологией порядка Caryophyllales. В своей монографии (Sukhorukov, 2014), а затем и в докторской диссертации (Sukhorukov, 2015) он показал, что диверсификация признаков перикарпия и семенной кожуры затронула все крупные группы этого порядка. Созданная им творческая группа (М.В. Нилова, М.А. Кушунина, М.А. Заика) на большом фактическом материале успешно решает сложные задачи, связанные с эволюционной карпологией порядков Caryophyllales (семейства Chenopodiaceae—Amaranthaceae, Molluginaceae, Aizoaceae, Microteaceae, Lophiocarpaceae, Nyctaginaceae) и Asterales (главным образом, Asteraceae). Основной акцент в этих исследованиях делается на значимости признаков плода и семени для систематики таксонов этих порядков и дальнейшего наложения полученных результатов на возможные направления эволюции репродуктивных признаков с использованием молекулярно-филогенетических реконструкций. Пожалуй, впервые в мире реконструирована эволюционная история ряда анатомических признаков плода и семени на примере порядке Caryophyllales (Sukhorukov et al., 2015), показана значимость тонких особенностей строения семян для изучения скрытого разнообразия в таких семействах, как Molluginaceae, Lophiocarpaceae, Chenopodiaceae—Amaranthaceae и Asteraceae. Следует отметить большой опыт полевых исследований А.П. Сухорукова в разных регионах мира и регулярное проведение таксономических ревизий во многих гербариях Европы и Азии, при этом особое внимание уделялось изучению признаков строения плода и семени. Групп

па имеет обширные научные связи с учёными из разных стран (Германия, США, Великобритания, ЮАР, Мексика, Бразилия, Бельгия, Чехия, КНР и др.). Коллективом опубликовано более 60 монографий и статей, в основном в ведущих мировых журналах.

А.Г. Девятов занимается карпологией с момента защиты кандидатской диссертации по систематике трибы Sileneae сем. Caryophyllaceae (Deviatov, 1992). Им опубликовано 15 статей по сравнительной карпологии этого семейства. За период 2011–2019 гг. в соавторстве с коллегами были выполнены карпологические работы по семействам Polygonaceae, Labiatae, Umbelliferae, Compositae, Chenopodiaceae. Некоторые его публикации в 2018–2019 гг. связаны с изучением плодов и семян лекарственных растений в свете перспективности их практического использования. А.Г. Девятов курирует карпологическую коллекцию кафедры высших растений, занимается ее инвентаризацией и систематизацией, а также участвует в проекте МГУ “Ноев ковчег” в карпологической его части (см.: Deviatov, Kalinichenko, 2020). Ряд его публикаций посвящен изучению сохранности карпологических признаков в процессе хранения. Он читает для студентов спецкурс “Карпология”. На зональной практике студентов 2 курса Биологического факультета МГУ ведет раздел репродуктивной экологии цветковых растений, по которому подготовил и опубликовал учебное пособие (Deviatov, 2014). В пособии значительное место отведено вопросам экологии распространения плодов и семян.

А.С. Зернов и С.Г. Зайченко (Zaychenko, Zernov, 2017) изучили морфологию семян и анатомическое строение семенной кожуры 18 кавказских видов рода *Minuartia* (Caryophyllaceae) с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии. Установлено, что характер строения семенной кожуры является видоспецифичным признаком и существует корреляция между молекулярно-генетическими признаками и особенностями строения семенной кожуры.

Д.Ф. Лысков, ученик М.Г. Пименова, проанализировал результаты молекулярных и структурных (морфология, анатомия и микроморфология плодов) исследований представителей родов *Polylophium* и *Laserpitium* (Umbelliferae) в целях уточнения их таксономического положения (Lyskov et al., 2012). В его кандидатской диссертации (Lyskov, 2015), посвященной систематике рода *Prangos* (Umbelliferae, Apiioideae) на основе сопоставления молекулярных и морфолого-анатомических данных, впервые детально описаны форма плодов, наличие ребер и межреберных выростов, микроскульптура поверхности плодов с помощью сканирующей электронной микроскопии и рентгеновской микротомографии у 48 видов. По-

казано, что молекулярные данные хорошо согласуются с морфологическими на родовом уровне. На видовом уровне молекулярные признаки лучше согласуются с географическим распространением, а морфологические (наличие ребер и форма мерикарпиев) — с экологической приуроченностью видов.

С приходом на кафедру высших растений А.П. Меликяна (1935–2008) значительно увеличился объем карпологических исследований. Круг научных интересов Меликяна был достаточно широк, в том числе, морфология репродуктивных органов, карпология, репродуктивная биология цветковых, вопросы эволюции и специализации плодов и семян. Будучи известным специалистом в области исследования структуры семян, он вместе со своими учениками активно занимался изучением анатомии, ультраструктуры и ультраскульптуры семян различных таксономических групп покрытосеменных в связи с их систематикой и филогенией. Широкое использование в этих работах электронной микроскопии позволило получить оригинальные материалы для теоретических обобщений и решения практических задач.

Ботаники Московского университета активно участвовали в подготовке коллективной многотомной монографии-сводки “Сравнительная анатомия семян” (*Sravnitel'naya anatomiya...*, 1985–2013), издаваемой Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова РАН. Над этим изданием работали А.П. Меликян, В.Н. Тихомиров, Г.М. Ильина, Н.Н. Капранова, А.И. Константинова, Н.А. Бондарь, А.Б. Бублик (Доуэлд), Е.Ю. Ембатунова. По единому плану были описаны семена более 50 семейств.

Занимаясь карпологией, А.П. Меликян уделял большое внимание карпологической терминологии. В 2001 г. в соавторстве с А.Г. Девятовым был подготовлен и опубликован “Словарь карпологических терминов” (Melikian, Deviatov, 2001). Словарь содержит 254 термина и постоянно используется в научной работе и учебном процессе.

С 1991 г. Меликян совместно со своими учениками начал развивать новое направление — изучение строения семян и женских фруктификаций голосеменных растений. Исследования морфологии, ультраструктуры и ультраскульптуры семян различных групп голосеменных позволили А.П. Меликяну и А.В. Боброву описать два новых для науки рода: *Margbensonia* и *Titanodendron*, а также предложить новую систему голосеменных растений (Melikian, Bobrov, 1998; Melikian, 2004; Bobrov, Melikian, 2006).

Результаты оригинальных карпологических исследований Меликяна и его учеников были обобщены в монографии “Морфогенез плодов Magnoliophyta” (Bobrov et al., 2009). В ней рас-

смотрены основные направления морфогенетических преобразований плодов цветковых растений, методы сравнительно-карпологического исследования, современная карпологическая терминология. Книга иллюстрирована оригинальными фотографиями морфологии и анатомии плодов, рисунками и схемами. В списке литературы 459 источников информации, из которых 170 отечественных, включая публикации сотрудников, аспирантов кафедры и дипломные работы студентов. Работы А.П. Меликяна, его коллег и учеников, представляют большой научный и исторический интерес. Часть из них оцифрована и размещена на сайте кафедры высших растений МГУ.

А.В. Бобров, ученик А.П. Меликяна, продолжает заниматься карпологией на кафедре биогеографии Географического факультета МГУ. Творческое сотрудничество с М.С. Романовым (Главный ботанический сад РАН), Е.С. Романовой (Зайцевой) (Ботанический сад МГУ) способствует развитию карпологических исследований, начатых еще на кафедре высших растений. Предложенная авторами реконструкция морфогенетического развития плодов Magnoliophyta (Bobrov et al., 2009) по мере накопления новых оригинальных материалов продолжает дополняться и детализироваться (Bobrov et al., 2011b; Romanov, Bobrov, 2011). Изучена структура плодов представителей семейств Schizandraceae, Eupomatiaceae и Calycanthaceae и показана значимость их признаков для таксономии и филогении. Описано строение плодов ряда не изученных ранее представителей сем. Agnesaceae (Bobrov et al., 2011a). В публикации 2019 г. А.В. Бобров совместно с М.С. Романовым изложили свои взгляды на морфогенез и типы плодов покрытосеменных (Bobrov, Romanov, 2019).

Е.С. Романова (Зайцева) в Ботаническом саду МГУ продолжает карпологические исследования, начатые еще на кафедре высших растений под руководством А.П. Меликяна. Опубликованы, в том числе и в соавторстве, карпологические данные к систематике ряда семейств: Araliaceae, Valerianaceae и Carrifoliaceae. Показана структура и морфолого-анатомические особенности плодов, позволяющие говорить об особенностях их морфогенеза. В ее кандидатской диссертации “Сравнительная карпология порядка Dipsacales в связи с вопросами его систематики” (Zaytseva, 2006) изучены морфология плодов, анатомия перикарпия и ультраскульптура поверхности плодов 60 представителей 5 семейств порядка. На основании карпологических материалов намечены эволюционные связи семейств порядка.

Т.В. Лаврова начала заниматься карпологией зонтичных еще на кафедре высших растений под руководством В.Н. Тихомирова, а сейчас продол-

жает эти исследования в Ботаническом саду МГУ. Она описала 7 новых для науки родов и 3 вида из этого семейства (Botanicheskiy sad..., 2012). Таксономические ревизии зонтичных сопровождались описанием карпологических, морфологических и анатомических признаков (Ostroumova et al., 2019).

С.В. Ефимов, куратор коллекции пионов Ботанического сада МГУ, и Е.С. Романова провели сравнительное изучение макро- и микроморфологии семян у 11 видов и 15 сортов пионов (*Paeoniaceae*) в целях возможного использования результатов для идентификации и классификации сортов, имеющих в большинстве сложное гибридное происхождение (Efimov, Romanova, 2011). По мнению авторов, особенности строения ультраструктуры поверхности семян в совокупности с макроморфологическими признаками у представителей рода *Paeonia* L. могут быть использованы для идентификации и классификации сортов.

В начале 90-х годов XX века В.Н. Тихомиров и А.П. Меликян вместе с коллегами, аспирантами и студентами начали работать над уникальным проектом “Сравнительная карпология цветковых растений”, целью которого было создание обобщающей сводки по строению плодов всех семейств покрытосеменных растений. В этом проекте, помимо организаторов, участвовали Л.И. Лотова, А.Г. Девятов, Х.Х. Джалилова, А.В. Бобров, А.И. Константинова, Т.А. Федорова, С.В. Полева, О.В. Юрцева, А.Б. Бублик (Доуэльд), А.П. Сухоруков, Е.С. Романова (Зайцева), М.Р. Леонтьева, Е.Ю. Ембатулова, Н.А. Бондарь, М.С. Романов, А. Пальмарола Бехерано, А.А. Воробьев и др. К 2004 г. были исследованы морфология, анатомия, ультраструктура и ультраструктура плодов и семян представителей 221 семейства двудольных растений, описано несколько новых для науки типов плодов, установлен комплекс важных диагностических признаков в анатомическом строении плодов и их ультраструктуре, выявлены архаические и эволюционно продвинутые признаки в строении плодов, внесены важные коррективы в систематику исследованных семейств на основании данных карпологии (Melikian, 2004). Важную роль в реализации этого проекта сыграла Л.И. Лотова. Она не только исследовала анатомию плодов ряда таксонов, но и унифицировала описания этой работы перед подготовкой к публикации (Timonin, 2019). К сожалению, кончина В.Н. Тихомирова, а затем и А.П. Меликяна не позволили завершить этот проект и опубликовать все результаты. Однако значительная часть материала опубликована авторами-участниками проекта.

Карпологией бобовых занималась Н.А. Базилевская (1902–1997), директор Ботанического са-

да МГУ в 1952–1964 гг., а затем профессор кафедры высших растений. Ею опубликовано, в том числе совместно с В.В. Ворончихиным (1948–2012) несколько статей по определению родов сорных растений семейства по карпологическим признакам и приведены оригинальные ключи. В одной из публикаций (Bazilevskaya, Voronchichin, 1974) сообщается о рукописи “Определитель сорных видов бобовых СССР по плодам и семенам”, проиллюстрированной В.В. Ворончихиным. Рукопись не была опубликована, и судьба ее неизвестна.

Весьма большой массив карпологической информации содержится в курсовых, дипломных, выпускных квалификационных работах студентов кафедры высших растений. За обозримый период под руководством В.Н. Тихомирова, А.П. Меликяна, М.Г. Пименова, Л.И. Лотовой, В.Н. Вехова, А.Г. Девятова, А.В. Боброва, А.П. Сухорукова, А.С. Зернова было защищено более 60 работ карпологической тематики или с использованием карпологических методов исследования, которые хранятся на кафедре и периодически вводятся в научный оборот.

Объем статьи не позволяет включить в “Список литературы” все упомянутые работы. В тексте для некоторых указаны только даты их публикации. Но все приведенные работы отражены в информационно-аналитической системе “ИСТИНА МГУ” (<https://istina.msu.ru>) в изданиях кафедры высших растений (Timonin et al., 2004) и Ботанического сада МГУ (Botanicheskiy sad..., 1981, 2006, 2012). Полные тексты многих работ оцифрованы и размещены на сайте кафедры высших растений (<https://msu-botany.ru>).

В трех своих публикациях “Карпология в Московском университете” (Deviatov, Kalinichenko, 2018, 2020 и настоящая) мы попытались кратко изложить становление и развитие карпологии как науки в Московском университете. Мы допускаем, что невольно могли пропустить какие-то значимые публикации или не совсем удачно интерпретировать включенные, поэтому заранее приносим коллегам свои извинения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность Д.Д. Соколову за прочтение рукописи и ценные замечания, М.Г. Пименову, А.П. Сухорукову, Т.А. Федоровой, О.В. Юрцевой за предоставленную информацию и всем коллегам за помощь в работе.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bazilevskaya, Voronchikhin] Базилевская Н.А., Ворончихин В.В. 1974. Определение по плодам видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et Mey. флоры СССР. — В кн.: Составление определителей растений по плодам и семенам: Метод. разработки. Киев. С. 10–28.
- Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P. 2006. A new class of coniferophytes and its system based on the structure of the female reproductive organs. — *Komarovia*. 4: 47–115.
- [Bobrov et al.] Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М. 398 с.
- [Bobrov et al.] Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. 2011а. Опыт реконструкции морфогенеза плодов в семействе Anacardiaceae. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 116 (4): 40–47.
- [Bobrov et al.] Бобров А.В., Романов М.С., Пальмарола Бехерано А. 2011б. Новые морфогенетические типы плодов и их взаимоотношения. — В кн.: Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна (18–19 окт. 2011 г., Москва). М. С. 56–62.
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. — *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- [Botanicheskiy sad...] Ботанический сад Московского университета. 1706–1981 (Библиография). 1981. М. 180 с.
- [Botanicheskiy sad...] Ботанический сад Московского университета. 1706–2006. Первое научное ботаническое учреждение России. 2006. М. 279 с.
- [Botanicheskiy sad...] Ботанический сад Биологического факультета Московского университета. 1706–2011: первому научному ботаническому учреждению России 305 лет. 2012. М. 351 с.
- [Deviatov] Девяттов А.Г. 1992. Морфолого-анатомические признаки генеративной сферы в систематике трибы Lychnideae Fenzl: Caryophyllaceae-Silenoideae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Deviatov] Девяттов А.Г. 2014. Репродуктивная экология семенных растений: Учебное пособие к летней практике по ботанике. М. 108 с.
- [Deviatov, Kalinichenko] Девяттов А.Г., Калинин И.М. 2018. Карпология в Московском университете. От Г.-Ф. Гофмана до Н.Н. Кадена. — *Бот. журн.* 103 (12): 1634–1642.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120116>
- [Deviatov, Kalinichenko] Девяттов А.Г., Калинин И.М. 2020. Карпология в Московском университете. Коллекции. — *Бот. журн.* 105 (1): 87–92.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620010056>
- Deviatov A.G., Yurtseva O.V. 2019. Fruit anatomy in the genus *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae). — In: *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials Intern. Symp. dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova*, September 16–22, 2019. М. Pt. 1. P. 53–57.
- Dzhalilova Kh.Kh., Timonin A.C., Veselova T.D. 2015. Stalactite development in the exotesta cell walls of *Amaranthus retroflexus* L. (Amaranthaceae): an unusual way of cell wall lysis. — *Wulfenia*. 22: 113–125.
- [Efimov, Romanova] Ефимов С.В., Романова Е.С. 2011. Сравнительная макро- и микроморфология семян видов и гибридных форм *Paеonia* L. (Paeoniaceae) как возможный источник информации для идентификации и классификации сортов пиона. — В кн.: Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна (18–19 окт. 2011 г., Москва). М. С. 109–114.
- [Grevtsova, Lotova] Гревцова Н.А., Лотова Л.И. 1989. Структура семенной кожуры некоторых американских видов люпина. — В кн.: Теоретическая и прикладная карпология: Тезисы докладов Всесоюз. конф. (30 окт. — 1 нояб. 1989 г.). Кишинев. С. 48.
- [Gromenko, Lotova] Громенко И.С., Лотова Л.И. 2014. Сравнительно-анатомическое исследование плодов представителей семейства Maloideae (Rosaceae). — В кн.: Мемориальный каденский сборник. М. С. 85–116.
- Kljuykov E.V., Liu M., Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Tilney P.M., van Wyk B.E. 2004. Towards a standardised terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae. — *S. Afr. J. Bot.* 70: 488–496.
- [Kljuykov et al.] Ключиков Е.В., Остроумова Т.А., Украинская У.А., Захарова Е.А. 2017. Работа над электронным атласом-определителем плодов зонтичных в Ботаническом саду МГУ. — В кн.: Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: Сб. материалов III Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Астрахан. гос. ун-та. (21–26 авг. 2017 г., Астрахань). Астрахань. С. 98–102.
- [Kljuykov et al.] Ключиков Е.В., Остроумова Т.А., Захарова Е.А., Украинская У.А., Петрова С.Е. 2018. Атлас плодов зонтичных европейской части России. М. 208 с.
- [Konstantinova] Константинова А.И. 1998. Сравнительное морфолого-анатомическое исследование плодов представителей Umbelliferae–Hydrocotyloideae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- [Konstantinova] Константинова А.И. 2011. Уровни организации плода и базальные формы в рамках порядка Apiales. — В кн.: Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна (18–19 окт. 2011 г., Москва). М. С. 119–121.
- [Konstantinova, Nilova] Константинова А.И., Нилова М.В. 2014. Карпологический обзор основных таксонов порядка Apiales. — В кн.: Мемориальный каденский сборник. М. С. 117–128.
- [Kramina] Крамина Т.Е. 2014. Ультраскульптура и ультраструктура спермодермы представителей родов *Lotus*, *Kiberita* и *Antopetitia* (Leguminosae – Loteae) в систематическом и эколого-географическом контексте. — В кн.: Мемориальный каденский сборник. М. С. 129–157.
- [Loseva, Lotova] Лосева С.И., Лотова Л.И. 1996. Анатомические особенности перикарпия и спермо-

- дермы бобовых с разными способами диссеминации. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 101 (2): 86–94.
- [Lotova, Rud'ko] Лотова Л.И., Рудько А.И. 1992. Анатомические особенности плодов разных морфологических типов в семействе крестоцветных. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 104 (6): 49–57.
- [Lyskov et al.] Лысков Д.Ф., Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Пименов М. Г. 2012. *Polylophium* Boiss. как часть рода *Laserpitium* L. (Umbelliferae): молекулярные и морфологические свидетельства. — Бот. журн. 97 (5): 613–625.
- [Lyskov] Лысков Д.Ф. 2015. Систематика рода *Prangos* (Umbelliferae, Apioidae) и сближаемых таксонов: сопоставление морфолого-анатомических и молекулярных данных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- [Melikian] Меликян А.П. 2004. Исследования в области репродуктивной биологии растений на кафедре высших растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 109 (6): 37–39.
- [Melikian, Bobrov] Меликян А.П., Бобров А.В. 1998. Специфические признаки строения семенной кожуры и возможности их использования в систематике семейства Podocarpaceae Endl. 1847. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 103 (1): 56–62.
- [Melikian, Deviatov] Меликян А.П., Девятков А.Г. 2001. Основные карпологические термины. Справочник. М. 47 с.
- Ostroumova T.A., Kljukov E.V., Lavrova T.V., Ukrainskaya U.A. 2019. Delimitation of the genera *Katapsuxis*, *Cnidocarpa* and *Selinum* (Umbelliferae) and the taxonomica synopsis. — Turczaninowia. 22 (2): 43–57. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.2.2>
- Ostroumova T.A., Pimenov M.G. 1997. Carpological diversity of African *Peucedanum* s.l. I. The species of Southern Africa. II. Tropical African species. — Feddes Report. 108 (5–6): 299–318; 108 (7–8): 533–547.
- [Ostroumova et al.] Остроумова Т.А., Пименов М.Г., Украинская У.А. 2010. Разнообразие микроморфологии волосков и эмергенцев на плодах зонтичных (Umbelliferae) и его таксономическое значение. — Бот. журн. 95 (9): 1219–1231.
- Pimenov M.G. 2010a. The Umbelliferae studies at Moscow University: From Hoffmann to the present days. — Plant Div. Evol. 128 (1–2): 5–21.
- [Pimenov] Пименов М.Г. 2010b. Систематика зонтичных в преддверии 200-летия “Genera Plantarum Umbelliferarum”. — В кн.: XII Московское совещание по филологии растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2–7 февр. 2010 г.). М. С. 25–28.
- [Pimenov, Kljukov] Пименов М.Г., Ключков Е.В. 2002. Зонтичные (Umbelliferae) Киргизии. М. 288 с.
- [Pimenov, Ostroumova] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 477 с.
- [Pimenov, Ostroumova] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2014. Карпологические признаки в систематике зонтичных. — В кн.: Мемориальный каденский сборник. М. С. 158–172.
- Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials Intern. Symp. dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, September 16–22, Moscow: In 2 pt. 2019. М. Pt. 1. 304 p.; Pt. 2. 319 p. <https://doi.org/2019.part1.2>
<https://doi.org/10.29003/m664.conf-lotova>
- [Polevova] Полева С.В. 2019. Сравнительно-карпологическое исследование семян представителей рода *Psephellus* Cass. s.l. и близких к нему родов. — В кн.: Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы Междунар. симп., посвящ. 90-летию проф. Л.И. Лотовой, 16–22 сент. 2019 г. М. Ч. 2. С. 224–252.
- [Remizova et al.] Ремизова М.В., Соколов Д.Д., Нилова М.В., Площинская М.Е. 2018. Научные идеи А.К. Тимонина (к 60-летию со дня рождения). — Бот. журн. 103 (3): 396–416.
- [Romanov, Bobrov] Романов М.С., Бобров А.В. 2011. Морфогенез плодов ранних цветковых растений. — В кн.: Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна (18–19 окт. 2011 г., Москва). М. С. 186–195.
- [Sokoloff] Соколов Д.Д. 2003. Морфология и систематика трибы Loteae DC. семейства Leguminosae: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 42 с.
- Sokoloff D.D., Remizova M.V., Macfarlane T.D., Rudall P.J. 2008. Classification of the early-divergent angiosperms family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa. — Taxon. 57 (1): 179–200.
- Sokoloff D.D., Remizova M.V., Macfarlane T.D., Conran J.G., Yadav S.R., Rudall P.J. 2013. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels. — Taxon. 62 (1): 40–61.
- [Sravnitelnaya anatomiya...] Сравнительная анатомия семян. Т. 1–7 (дополнение). 1985–2013. Л.; СПб.
- [Sukhorukov] Сухоруков А.П. 2014. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филологии, систематики и диагностики его представителей. Тула. 400 с.
- [Sukhorukov] Сухоруков А.П. 2015. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филологии, систематики и диагностики его представителей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 48 с.
- Sukhorukov A.P., Mavrodiev E.V., Struwig M., Nilova M.V., Dzhililova Kh.Kh., Balandin S.A., Erst A., Krinitsyna A.A. 2015. One-seeded fruits in the core Caryophyllales: their origin and structural diversity. — PLoS ONE. 10 (2): 1–38.
- [Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 1958. Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 15 с.
- [Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 1977. Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. — Apiaceae Lindl.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 39 с.
- [Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 1989a. Карпология как научная дисциплина. — В кн.: Теоретическая и прикладная карпология: Тезисы докладов Всесоюз. конф. (30 окт.—1 нояб. 1989 г.). Кишинев. С. 10–12.

- [Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 19896. О плодах и соплодиях. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 94 (3): 59–65.
- [Tikhomirov, Fedorova] Тихомиров В.Н., Федорова Т.А. 1996. Морфологическое исследование семян представителей рода *Amaranthus* (Amaranthaceae). — Бот. журн. 81 (11): 54–62.
- [Tikhomirov, Fedorova] Тихомиров В.Н., Федорова Т.А. 1997. Сравнительная анатомия семенной кожуры представителей рода *Amaranthus* (Amaranthaceae). — Бот. журн. 82 (1): 16–24.
- [Timonin] Тимонин А.К. 2019. Штрихи к портрету. — В кн.: Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы Междунар. симп., посвящ. 90-летию проф. Л.И. Лотовой, 16–22 сент. 2019 г. М. Ч. 2. С. 7–44.
- [Timonin et al.] Тимонин А.К., Куликова Г.Г., Мурашев В.В., Калиниченко И.М. 2004. Кафедра высших растений Московского университета. 1804–2004. Публикации и биографические сведения. М. 340 с.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Remizova M.V., Timonin A.C. 2012. Embryology of *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaerth. and *T. triangulare* (Jacq.) Willd. (Portulacaceae s.l., Caryophyllales). — Wulfenia. 19: 107–129.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2011. Atypical fruit of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., the type species of the genus *Talinum* (Talinaceae, former Portulacaceae). — Wulfenia. 18: 15–35.
- [Veselova et al.] Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х., Тимонин А.К. 2014. Формирование спермодермы у видов подрода *Amaranthus* рода *Amaranthus* (Amaranthaceae). — В кн.: Мемориальный каденский сборник. М. С. 54–66.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2018. Dynamics of reserve substance allocation in the ovule and developing seed of *Polycnemum arvense* L. (Polycnemaceae, lower core Caryophyllales). — Wulfenia. 25: 1–16.
- [Veselova et al.] Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х., Тимонин А.К. 2019. Гипостазио-халазальный комплекс некоторых представителей Caryophyllales в проведении метаболитов в семени. — В кн.: Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы Междунар. симп., посвящ. 90-летию проф. Л.И. Лотовой, 16–22 сент. 2019 г. М. Ч. 2. С. 194–206.
- Yurtseva O.V. 2001. Ultrasculpture of achene surface in *Polygonum* sect. *Polygonum* (Polygonaceae) in Russia. — Nord. J. Bot. 21 (5): 513–528.
- Yurtseva O.V., Severova E.E., Mavrodiev E.V. 2017. *Persepolium* (Polygonaceae): A new genus in Polygonaceae based on conventional Maximum Parsimony and Three-taxon statement analyses of a comprehensive morphological dataset. — Phytotaxa. 314 (2): 151–194. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.268.1.1>
- [Zaychenko, Zernov] Зайченко С.Г., Зернов А.С. 2017. Анатомия семян для системы *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae). — В кн.: Систематика и эволюционная морфология растений. Материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова, 31 янв.–3 февр. 2017 г., Москва. М. С. 172–176.
- [Zaytseva] Зайцева Е.С. 2006. Сравнительная карпология порядка Dipsacales в связи с вопросами его систематики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.

CARPOLOGY AT THE MOSCOW UNIVERSITY. SECOND HALF OF THE 20TH CENTURY—EARLY 21ST CENTURY

A. G. Devyatov^{a,#} and I. M. Kalinichenko^{a,##}

^a Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty
Leninskiye Gory, 1, str. 12, Moscow, 119991, Russia

[#]e-mail: adeviatov@yandex.ru

^{##}e-mail: kaliniche@mail.ru

The development of carpology, reproductive biology in the Moscow University in the second half of 20th and the beginning of 21st century is described. The contribution of botanists of the Moscow University to investigation of fruit and seed morphology, anatomy and micromorphology by means of light and electronic microscopy is demonstrated. The application of carpological methods in plant taxonomy and phylogeny is considered.

Keywords: botany, carpology, reproductive biology, history of botany, Moscow University

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Dmitry D. Sokoloff for his comments that improved the manuscript and M.G. Pimenov, A.P. Sukhorukov, T.A. Fedorova, O.V. Yurtseva for information and other colleagues for help with the work.

This work was supported by Government order for the Lomonosov State University № 121032500084-6.

REFERENCES

- Anatomia seminum comparativa. Т. 1–7 (additions). 1985–2013. Leninopoli; Petropoli (In Russ.).
- Basilevskaya N.A., Voronchikhin V.V. 1974. Opredeleniye po plodam vidov rodov *Glycyrrhiza* L. i *Meristotropis* Fisch. et Mey. flory SSSR [Determination of USSR flora's species of genera *Glycyrrhiza* L. and *Meristotro-*

- pis* Fisch. et Mey. by fruits]. – In: Sostavleniye opredelitel'ey rasteniy po plodam i seminam: Metod. razrabotki. Kiyev. P. 10–28 (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P. 2006. A new class of coniferophytes and its system based on the structure of the female reproductive organs. – *Komarovia*. 4: 47–115 (In Russ.).
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. Morfogenез plodov Magnoliophyta [Morphogenesis of fruits Magnoliophyta]. Moscow. 398 p. (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M. S., Melikian A.P. 2011a. Trial of reconstruction of fruit morphogenesis in palm family (Arecaceae). – *Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser.* 116 (6): 40–47 (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S., Palmarola Bejerano A. 2011b. New morphogenetic fruit types and their relationships. – In: *Carpology and reproductive biology of higher plants. Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A.P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. Moscow. P. 56–62 (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. – *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- Botanicheskiy sad Moskovskogo universiteta. 1706–1981. (Bibliografiya). 1981 [The Botanical garden of Moscow University. 1706–1981. (Bibliography)]. Moscow. 180 p. (In Russ.).
- Botanicheskiy sad Moskovskogo universiteta. 1706–2006. Pervoe nauchnoe botanicheskoe uchrezhdenie Rossii. 2006 [The Botanical garden of Moscow University (1706–2006). The first scientific botanical institution of Russia]. Moscow. 279 p. (In Russ.).
- Botanicheskiy sad Biologicheskogo fakulteta Moskovskogo universiteta. 1706–2011: pervomy nauchnomy botanicheskomu uchrezhdeniu Rossii – 305 let. 2012 [The Botanical garden of Biological faculty of Moscow University (1706–2011). The first scientific botanical institution of Russia – 305 years]. Moscow. 351 p. (In Russ.).
- Deviatov A.G. 1992. Morfologo-anatomicheskie priznaki generativnoy sfery v sistematike triby Lychnideae Fenzl: Caryophyllaceae-Silenoideae [Morphological and anatomical traits of generative area in taxonomy of tribe Lychnideae Fenzl: Caryophyllaceae-Silenoideae]: *Abst. Diss. ...Kand. Sci.* Moscow. 17 p. (In Russ.).
- Deviatov A.G. 2014. Reproduktivnaya ekologiya semennykh rasteniy. Uchebnoe posobiye k letney practice po botanike [The reproductive ecology of the seed plants. A textbook for summer practice]. Moscow. 108 p. (In Russ.).
- Deviatov A.G., Kalinichenko I.M. 2018. The carpology at the Moscow University. From G.-F. Hoffmann to N.N. Kaden. – *Bot. Zhurn.* 103 (2): 1634–1642 (In Russ.).
- Deviatov A.G., Kalinichenko I.M. 2020. The carpology at the Moscow University. Collections. – *Bot. Zhurn.* 105 (1): 87–92 (In Russ.).
- Deviatov A.G., Yurtseva O.V. 2019. Fruit anatomy in the genus *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae). – In: *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials Intern. Symp. dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, Septemer 16–22, 2019. Moscow. Pt. 1.* P. 53–57 (In Russ.).
- Dzhalilova Kh.Kh., Timonin A.C., Veselova T.D. 2015. Stalactite development in the exotesta cell walls of *Amaranthus retroflexus* L. (Amaranthaceae): an unusual way of cell wall lysis. – *Wulfenia*. 22: 113–125.
- Efimov S.V., Romanova E.S. 2011. Comparative micro- and macromorphology of seeds in species and hybrid forms of *Paeonia* L. (Paeoniaceae) as a perspective for identification and classification of peony varieties. – In: *Carpology and reproductive biology of higher plants. Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A.P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. Moscow. P. 109–114 (In Russ.).
- Grevtsova N.A., Lotova L.I. 1989. Struktura semennoy kozhury nekotorykh amerikanskikh vidov lyupina [The structure of seed coat in some American *Lupinus* species]. – In: *Teoreticheskaya i prakticheskaya karpologiya. Tezisy dokladov Vsesoyuznoy konferentsii (30 oktyabrya – 1 noyabrya 1989 g.)*. Kishinev. P. 48 (In Russ.).
- Gromenko I.S., Lotova L.I. 2014. Comparative anatomy of fruits in representatives of Maloideae (Rosaceae). – In: *Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden]*. Moscow. P. 85–116 (In Russ.).
- Kljuykov E.V., Liu M., Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Tilney P.M., van Wyk B.E. 2004. Towards a standardised terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae. – *S. Afr. J. Bot.* 70: 488–496.
- Kljuykov E.V., Ostroumova T.A., Ukrainskaya U.A., Zakharova E.H. 2017. Rabota nad elektronnyim atlasom-opredelitelem plodov zontichnykh v botanicheskom sadu MGU [The work at the electronic atlas-determinant of the fruits of the Umbelliferae in the Botanical garden MSU]. – In: *Ekologiya biosistem: problemy izucheniya, indeksatsii i prognozirovaniya: sbornik materialov III Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 85-letiyu Astrakhanskogo gosudarstvennogo universiteta. (21–26 August 2017, Astrakhan)*. Astrakhan. P. 98–102 (In Russ.).
- Kljuykov E.V., Ostroumova T.A., Zakharova E.H., Ukrainskaya U.A., Petrova S.E. 2018. Atlas of fruits of the Umbelliferae distributed across the European part of Russia. Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Konstantinova A.I. 1998. Sravnitelnoe morfologo-anatomicheskoe issledovanie plodov predstaviteley Umbelliferae – Hydrocotyloideae [Comparative morphological and anatomical investigation of some members of Umbelliferae – Hydrocotyloideae]: *Abstr. Diss. ... Cand. Sci.* Moscow. 25 p. (In Russ.).
- Konstantinova A.I. 2011. The levels of carpological organization and basal lineages within Apiales. – In: *Carpology and reproductive biology of higher plants. Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A.P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. Moscow. P. 119–121 (In Russ.).
- Konstantinova A.I., Nilova M.V. 2011. Carpological review of the main taxa of Apiales. – In: *Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden]*. Moscow. P. 85–116 (In Russ.).

- Kramina T.E. 2011. Seed coat ultrasculpture and ultrastructure in the genera *Lotus*, *Kebirita* and *Antopetitia* (Leguminosae – Loteae) in taxonomic and eco-geographical context. – In: Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden]. Moscow. P. 129–157 (In Russ.).
- Loseva S.I., Lotova L.I. 1996. The pericarp and sporoderm peculiarities of Leguminous plant with different ways of dissemination. – Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser. 101 (2): 86–94 (In Russ.).
- Lotova L.I., Rud'ko A.I. 1999. Anatomical features of the fruits of the different morphological types in the family Cruciferae. – Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser. 104 (6): 49–57 (In Russ.).
- Lyskov D.F. 2015. Sistematika roda *Prangos* (Umbelliferae, Apioidae) i sblizhaemykh taksonov: sopostavlenie morfologo-anatomicheskikh i molekuliarnykh dannykh [Taxonomy of genus *Prangos* and related taxa: a comparison of morphological, anatomical and molecular data]: Abstr. Diss. ... Cand. Sci. Moscow. 19 p. (In Russ.).
- Lyskov D.F., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T.H., Pimenov M.G. 2012. *Polyophium* as a part of *Laserpitium* (Umbelliferae): molecular and morphological evidence. – Bot. Zhurn. 97 (5): 613–625 (In Russ.).
- Melikian A.P. 2004. Research in reproductive plant biology at Higher Plants Department. – Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. Ser. 109 (6): 37–39 (In Russ.).
- Melikian A.P., Bobrov A.V. 1998. Specific structures of seed coat in Podocarpaceae Endl. 1847 and a possibility of using them in family systematics. – Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser. 103 (1): 56–62 (In Russ.).
- Melikian A.P., Deviatov A.G. 2001. Osnovnye karpologicheskiye terminy. Spravochnik [The basic carpological terms. The guide]. Moscow. 47 p. (In Russ.).
- Ostroumova T.A., Kljukov E.V., Lavrova T.V., Ukrainskaya U.A. 2019. Delimitation of the genera *Katapsuxis*, *Cnidiocarpa* and *Selinum* (Umbelliferae) and the taxonomical synopsis. – Turczaninowia. 22 (2): 43–57 (In Russ.).
- Ostroumova T.A., Pimenov M.G. 1997. Carpological diversity of African *Peucedanum* s.l. I. The species of Southern Africa. II. Tropical African species. – Feddes Report. 108 (5–6): 299–318; 108 (7–8): 533–547.
- Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Ukrainskaya U.A. 2010. Micromorphological diversity of hairs and emergences on fruits in the Umbelliferae and taxonomic value. – Bot. Zhurn. 95 (9): 1219–1231 (In Russ.).
- Pimenov M.G. 2010a. The Umbelliferae studies at Moscow University: From Hoffmann to the present days. – Plant Div. Evol. 128 (1–2): 5–21.
- Pimenov M.G. 2010b. Umbelliferae/Apiaceae systematics in bicentennial threshold of Hoffmann's "Genera Plantarum Umbelliferarum". – In: XII Moscow Plant Phylogeny Symposium dedicated to the 250th anniversary of Professor Georg Franz Hoffmann: Proceedings (Moscow, 2–7 February, 2010). Moscow. P. 25–28 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Kljukov E.V. 2002. The Umbelliferae of Kirghyzia. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Umbelliferae of Russia. Moscow. 477 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2014. Carpological characters in the Umbelliferae systematics. – In: Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden]. Moscow. P. 158–172 (In Russ.).
- Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of International Symposium dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, September 16–22, Moscow: In 2 pt. 2019. Moscow. Pt. 1. 304 p.; Pt. 2. 319 p. (In Russ.).
- Polevova S.V. 2019. Comparative carpology of *Psephellus* and allied genera. – In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of International Symposium dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, September 16–22, Moscow. Moscow. Pt. 2. P. 224–252 p. (In Russ.).
- Remizova M.V., Sokoloff D.D., Nilova M.V., Ploshinskaya M.E. 2018. Scientific ideas of A.C. Timonin (on his 60th anniversary). – Bot. Zhurn. 103 (3): 396–416 (In Russ.).
- Romanov M.S., Bobrov A.V.F.Ch. 2011. Fruits' morphogenesis in early Angiosperms. – In: Carpology and reproductive biology of higher plants. Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A.P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow). Moscow. P. 186–195 (In Russ.).
- Sokoloff D.D. 2003. Morfologiya i sistema triby Loteae DC. semeistva Leguminosae [Morphology and taxonomy of the tribe Loteae DC. (Leguminosae)]: Abstr. Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 42 p. (In Russ.).
- Sokoloff D.D., Remizova M.V., Macfarlane T.D., Rudall P.J. 2008. Classification of the early-divergent angiosperms family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa. – Taxon. 57 (1): 179–200.
- Sokoloff D.D., Remizova M.V., Macfarlane T.D., Conran J.G., Yadav S.R., Rudall P.J. 2013. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels. – Taxon. 62 (1): 40–61.
- Sukhorukov A.P. 2014. The carpology of the Chenopodiaceae with reference to the phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives. Tula. 400 p. (In Russ.).
- Sukhorukov A.P. 2015. Karpologia semeistva Chenopodiaceae v svyazi s problemami filogenii, sistematiki i diagnostiki ego predstaviviteley [The carpology of the Chenopodiaceae with reference to the problems of phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives]: Abstr. Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 48 p. (In Russ.).
- Sukhorukov A.P., Mavrodiev E.V., Struwig M., Nilova M.V., Dzhailova Kh.Kh., Balandin S.A., Erst A., Krinitsyna A.A. 2015. One-seeded fruits in the core Caryophyllales: their origin and structural diversity. – PLoS ONE. 10 (2): 1–38.
- Tikhomirov V.N. 1958. Sravnitel'naya morfologiya ginetseya i ploda zontichnykh SSSR. Abstr. Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 15 p. (In Russ.).
- Tikhomirov V.N. 1977. Proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sistema zontichnykh (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.). Abstr. Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 39 p. (In Russ.).

- Tikhomirov V.N. 1989a. Karpologiya kak nauchnaya distsiplina [The carpology as scientific area]. – In: Teoreticheskaya i prakticheskaya karpologiya. Tezisy dokladov Vsesoyuznoy konferentsii (30 oktyabrya – 1 noyabrya 1989 g.). Kishinev. P. 10–12 (In Russ.).
- Tikhomirov V.N. 1989b. On the fruits and infructescence. – Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser. 94 (3): 59–65 (In Russ.).
- Tikhomirov V.N., Fedorova T.A. 1996. Morphological study of seeds in the members of the genus (*Amaranthus*). – Bot. Zhurn. 81 (11): 54–62 (In Russ.).
- Tikhomirov V.N., Fedorova T.A. 1997. Comparative anatomy of the seed coat in the representatives of the genus *Amaranthus* (Amaranthaceae). – Bot. Zhurn. 82 (1): 16–24 (In Russ.).
- Timonin A.K. 2019. Sketches to portrayal. – In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of International Symposium dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, September 16–22, Moscow. Moscow. Pt. 2. P. 7–44 (In Russ.).
- Timonin A.K., Kulikova G.G., Murashev V.V., Kalinichenko I.M. 2004. Kafedra vysshikh rasteniy Moskovskogo universiteta. 1804–2004. Publikatsii i biograficheskiye svedeniya [Department of Higher plants of Moscow University. 1804–2004. The publications and the biographic information]. Moscow. 340 p. (In Russ.).
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Remizova M.V., Timonin A.C. 2012. Embryology of *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaerth. and *T. triangulare* (Jacq.) Willd. (Portulacaceae s.l., Caryophyllales). – Wulfenia. 19: 107–129.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2011. Atypical fruit of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., the type species of the genus *Talinum* (Talinaceae, former Portulacaceae). – Wulfenia. 18: 15–35.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2014. Development of seed coat in species of genus *Amaranthus* L. subgenus *Amaranthus* (Amaranthaceae). – In: Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden]. Moscow. P. 54–66 (In Russ.).
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2018. Dynamics of reserve substance allocation in the ovule and developing seed of *Polycnemum arvense* L. (Polycnemaceae, lower core Caryophyllales). – Wulfenia. 25: 1–16.
- Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2019. Hypostase-“chalazal inclusion” functional complex in core Caryophyllales and metabolite transport in the seed. – In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials Intern. Symp. dedicated 90th anniversary Prof. L.I. Lotova, September 16–22, 2019, Moscow. Moscow. Pt. 1. P. 194–206 (In Russ.).
- Yurtseva O.V. 2001. Ultrasculpture of achene surface in *Polygonum* sect. *Polygonum* (Polygonaceae) in Russia. – Nord. J. Bot. 21 (5): 513–528.
- Yurtseva O.V., Severova E.E., Mavrodiev E.V. 2017. *Persepolium* (Polygoneae): A new genus in Polygonaceae based on conventional Maximum Parsimony and Three-taxon statement analyses of a comprehensive morphological dataset. – Phytotaxa. 314 (2): 151–194.
- Zaychenko S.G., Zernov A.S. 2017. Seed anatomy and taxonomy of *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae). – In: Taxonomy and evolutionary morphology of plants: *Materials* of the Conference dedicated to 85th anniversary of V.N. Tikhomirov (January 31 – February 3, 2017, Moscow). Moscow. P. 172–176 (In Russ.).
- Zaytseva E.S. 2006. Sravnitel'naya karpologiya poryadka Dipsacales v svyazi s voprosami ego sistematiki: Abstr. Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 20 p. (In Russ.).