

4. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

УДК 581.331.2: 582.951.4

© А.М. Айрапетян

Морфология пыльцы монотипных родов *Latua* Phill. и *Pantacantha* Speg. (Solanaceae Juss.)

А.М. Айрапетян

Институт ботаники НАН Республики Армения, Ереван, Республика Армения

E-mail: alla63_03@mail.ru

Pollen morphology of two monotypic genera *Latua* Phill. and *Pantacantha* Speg. (Solanaceae Juss.)

A.M. Hayrapetyan

The study of the pollen morphology of monotypic genera *Latua* Phill. and *Pantacantha* Speg. (Solanaceae Juss.) has been carried out with the help of light (LM) and scanning electron (SEM) microscopes. The pollen grains of the species *Latua pubiflora* Baill. are small or medium, 3-colp-porate, colpi long; ornamentation is perforate-echinate with clavate excrescence. The pollen grains of the species *Pantacantha ameghinoi* Speg. are small or medium, 3-colp-porate (poroidate), colpi long; ornamentation consists of large cristate-striate elements.

В своей обзорной работе по исследованию южноамериканских представителей семейства *Solanaceae* Juss., А.Т. Hunziker (1979) разместил роды *Latua* Phill. и *Pantacantha* Speg. в составе трибы *Nicotianeae* G. Don вместе с целым рядом других родов: *Nicotiana* L., *Petunia* Juss., *Fabiana* Ruiz et Pav., *Combera* Sandw., *Benthamiella* Speg., *Nierembergia* Ruiz et Pav. и *Bouchetia* Dunal. W.G. D'Arcy (1991), принимая данную трибу примерно в том же объеме, выделил, однако, род *Pantacantha* в объеме трибы *Cestreae* G. Don в одной группе с родами *Cestrum* L., *Metternichia* Mik., *Sessea* Ruiz. et Pav. и *Vestia* Willd.

В последней монографии, посвященной детальному и всестороннему исследованию семейства *Solanaceae*, Hunziker (2001) значительно увеличил число триб и подтриб в пределах семейства, сократив в то же время число родов в каждой из них. Согласно данной системе, род *Latua* – единственный представитель трибы *Latueae* Hunz. et Barboza подсемейства *Cestroideae* Schldtl., а род *Pantacantha* представлен в составе другой трибы подсемейства *Cestroideae*, *Benthamielleae* (Hunz.) Hunz., включающей помимо указанного, также и два других рода: *Benthamiella* Speg. и *Combera* Sandw. Для всех трех родов характерно наличие мелких цветков с пятью (у большинства видов) тычинками, многосемянные плоды и основное число хромосом $x = 11$ (Hunziker, 2000).

Latua – монотипный род, довольно редко встречающийся влаголюбивый эндемик прибрежных гор юга Чили. Единственный представитель рода – вид *L. pubiflora* Baill. – кустарник или небольшое дерево 6 – 10 м высотой, с колючими ветвями. Данное растение довольно широко известно в регионе под названием «palo de brujо» или «palo malo» (т.е. «дерево чародеев» или «дьявольское дерево»), имеет очень эффектные крупные двуполые фиолетовые цветы трубчатой формы, несколько вздутые в центре (Rodriguez et al., 1995). Вид очень ядовит, яд действует на центральную нервную систему, вызывая галлюцинации и бред, который может даже привести к безумию. Использовался в религиозных ритуалах знахарями индейского племени мапучи, проживающего на территории Чили (Donoso, Ramirez, 1994; Wolff, 1997). Химический анализ показал, что данное растение накапливает в стеблях, листьях и семенах многие алкалоиды тропановой природы, главным образом скополамин и атропин (Silva, Mancinelli, 1959; Bodendorf, Kummer, 1962; Plowman et al., 1971; Hunziker, 1979).

Маленькая южноамериканская триба *Benthamielleae*, как было указано выше, объединяет три ксерофитных рода, два из которых, *Benthamiella* и *Pantacantha* являются древесными растениями с сидячими влажлищными листьями, а третий, *Combera* – многолетнее прямостоячее травянистое растение с черешчатыми черепитчато расположенными листьями. *Pantacantha* – монотипный патагонийский род, представлен видом *P. ameghinoi* Speg. Этот небольшой кустарник отличается от двух остальных представителей трибы наличием зигоморфной чашечки цветка и гребневито-крылатых семян (Hunziker, 2000).

Согласно литературным источникам, изучение морфологии пыльцевых зерен вида *Latua venenosa* (= *L. pubiflora*) на уровне светового микроскопа (СМ) проводилось

С.Ж. Heusser (1971). На уровне сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) исследование пыльцы видов *Latua pubiflora* и *Pantacantha ameghinoi* проводили

P. Stafford & S. Knapp (2006). В то же время палиноморфологические данные, представленные указанными авторами, а также выводы, сделанные на их основе, несколько разнятся с таковыми, полученными в результате наших исследований.

Целью настоящих исследований явилось уточнение и дополнение сведений по особенностям морфологии пыльцы двух представленных выше монотипных родов семейства *Solanaceae*.

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов нами изучена морфология пыльцевых зерен видов *Latua pubiflora* и *Pantacantha ameghinoi*. В работе использован пыльцевой материал, полученный из гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (ЛЕ), Санкт-Петербург, Россия. Для изучения пыльцы на световом микроскопе (PZO, Warszawa) применялись метод окрашивания основным фуксином (Смолянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолитный метод (Аветисян, 1950). Изучение на сканирующем электронном микроскопе (Jeol, JSM-35) проводилось в кабинете электронной микроскопии лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН г. Санкт-Петербурга (Россия). Обработка пыльцевых зерен для исследования на СЭМ проведена методом вакуумного напыления золотом.

Род *Latua*.

L. pubiflora (рис. 1). Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, почти сфероидальные, в очертании с полюса треугольные; диаметр пыльцевого зерна 22,5-27,0 мкм. Борозды длинные, неширокие, со слегка неровными краями, тупоконечные; скульптура мембран борозд неясная (мелкогранулярная?); диаметр апокольпиума (д.ак.) 6,5-7,5 мкм, ширина мезокольпиума (ш.мез.) 16,5-20,2 мкм. Поры до 5,0 мкм в диам., с неровными краями или правильной сферической формы. Спородерма до 2,5 мкм, экзина 1,7 мкм, эктэкина в несколько

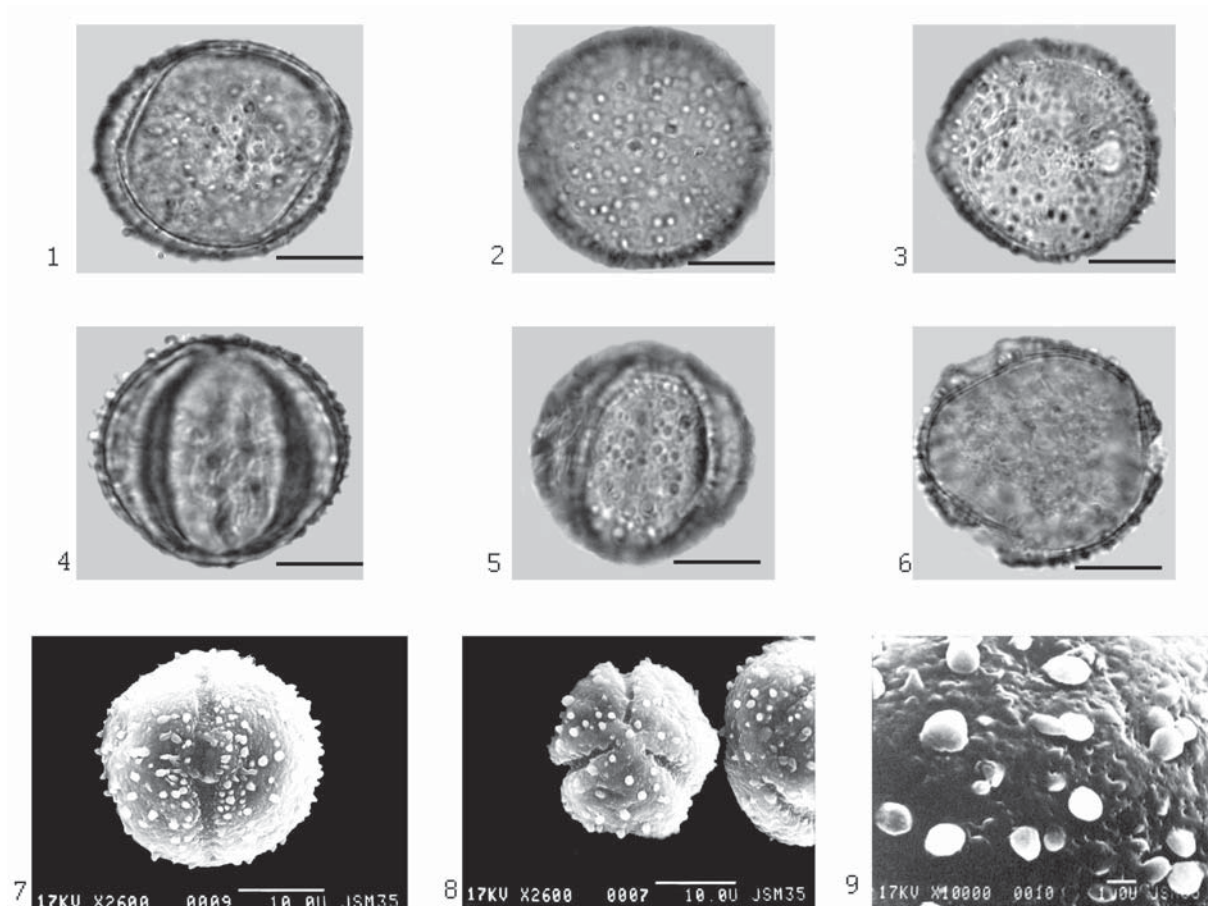


Рис. 1. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Latua* (вид *L. pubiflora*)
1 – 6 – СМ (1 - 5 – вид с экватора, 6 – вид с полюса; масштабная линейка – 10 мкм); 7 – 9 – СЭМ.

раз толще эндэксина, к аперттурам эктэксина утолщается и приподнимается; эндэксина тонкая, под аперттурами не утолщена. Интина до 0,6 мкм, под аперттурами утолщается до 2,5–3 раз. Скульптура эскины разнородчатая.

В препаратах наблюдается варьирование размеров пыльцевых зерен до 1,5–1,7 раз, а также наличие до 10% стерильных пыльцевых зерен.

Данные СЭМ. Скульптура мембран борозд густо разнородчатая. Скульптура эскины представлена сочетанием шипов и булавовидных выростов, между шипами и выростами отмечаются многочисленные перфорации; поверхность пыльцевого зерна волнистая.

Исследованный образец: Plants of Chile, 2609, T. Plowman (LE).

Род *Pantacantha*.

P. ameghinoi (рис. 2). Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые (поровидные), почти сфероидальные или широкоэллипсоидальные, в очертании с полюса округло-треугольные или округло-трехлопастные; полярная ось (п.о.) 26,0–29,0 мкм, экваториальный диаметр (э. д.) 23,0–25,0 мкм. Борозды длинные, узкие, концы закругленные, иногда слабо заостренные; скульптура мембран борозд неясная; д.ак. 6,5–7,5 мкм, ш. мез. 18,0–19,0 мкм. Поры мелкие, до 2,0 мкм в диам., с неровными краями, не всегда четко выражены. Спородерма до 4,0 мкм, эскина около 3,5 мкм, эктэксина до 3,0 мкм, столбчатый слой представлен крупными, длинными, иногда булавовидно утолщенными на концах столбиками; эндэксина до 0,5 мкм, слабо выражена. Интина по толщине равна эндэксине, под аперттурами не утолщена. Скульптура эскины разнородчатая.

В препаратах замечено до 30% стерильных пыльцевых зерен.

Данные СЭМ. Борозды узкие, расположены в углублениях. Скульптура эскины представлена крупными, слегка удлиненными гребенчато-короткоструйчатыми элементами.

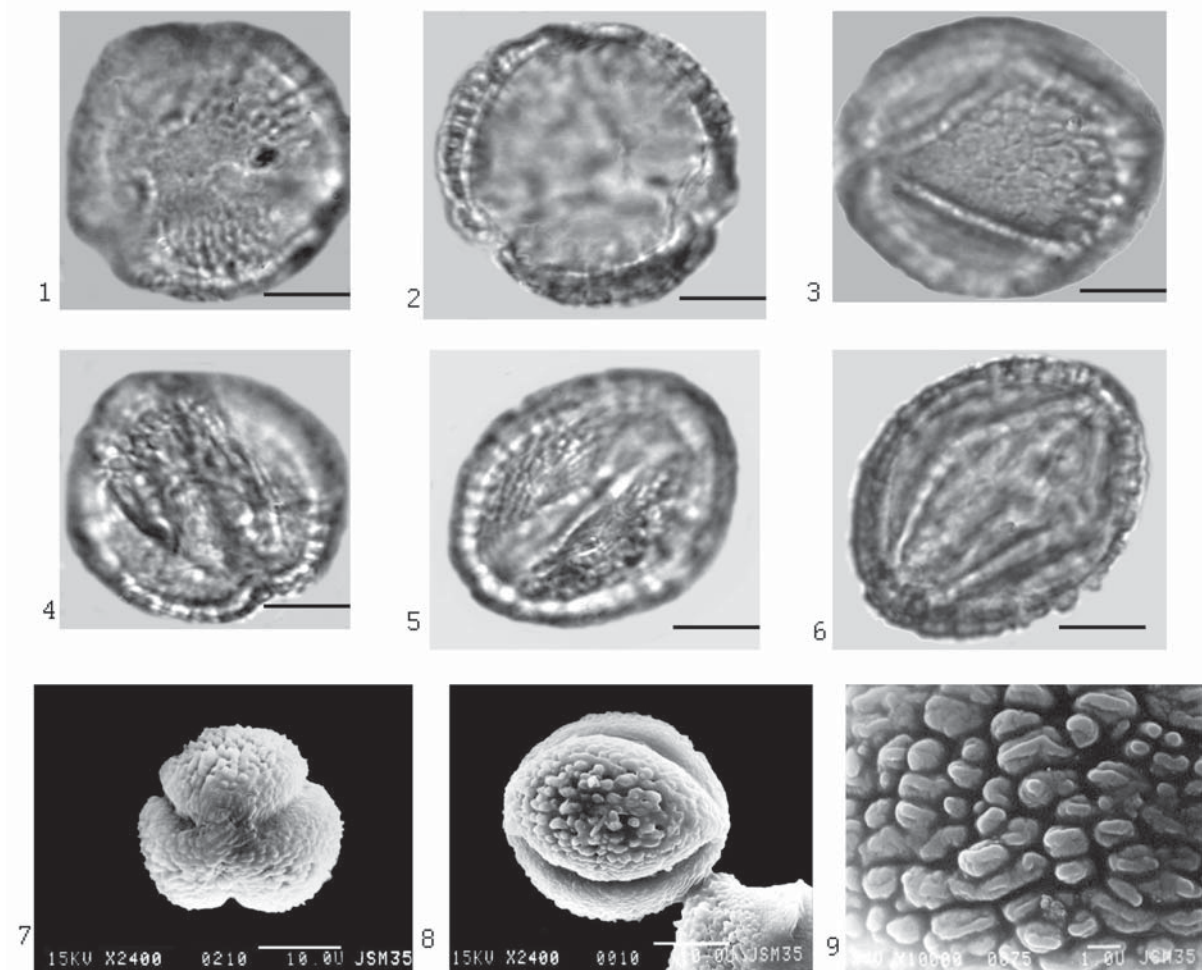


Рис. 2. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Pantacantha* (вид *P. ameghinoi*)
1 – 6 – СМ (1 – 2 – вид с полюса, 3 – 6 – вид с экватора; масштабная линейка – 6 мкм); 7 – 9 – СЭМ.

Исследованный образец: Argentina, 31134, A. R. Leal (LE).

Анализ палиноморфологических данных, приведенных в литературе, выявил следующее.

Для вида *Latua venenosa* (= *L. pubiflora*) Heusser (1971) отмечает аналогичный приведенному выше 3-бороздно-поровый апертурный тип со слабо выраженным поровым участком. Сведения, приведенные в работе Stafford & Knapp (2006) по виду *Latua pubiflora*, указывают на наличие у пыльцы данного вида перфорированно-шиповатой скульптуры экзины, что в некоторой степени не согласуется с результатами наших исследований. По мнению авторов, наличие подобной очень редкой для представителей семейства *Solanaceae* шиповатой скульптуры экзины у пыльцы

данного вида, не характерной остальным изученным авторами представителям 19 родов трибы *Salpiglossideae* (по D'Arcy, 1978), сближает род *Latua* с родами *Metternichia*, *Duckeodendron* Kuhl. и родами из семейства *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw.

Как показали результаты палиноморфологических исследований на уровне СЭМ, проведенные нами по монотипному роду *Duckeodendron* (сем. *Duckeodendraceae* Kuhl.), скульптура экзины у пыльцевых зерен вида *D. cestroides* Kuhl. вовсе не шиповатая, а струйчатая, или скорее, полосатая, поскольку отдельные струи обычно проходят ровными параллельными рядами от полюса к полюсу и лишь изредка наблюдается перекрещивание отдельных групп струек в области мезокольпиев (Айрапетян, 2007).

Отметим также, что указанная Stafford & Knapp (2006), как исключительно редкая, сложная (т. е. в сочетании с другими скульптурными элементами) шиповатая скульптура экзины встречается также и у пыльцы целого ряда других представителей семейства *Solanaceae*. Исследование многообразия сложных типов скульптуры экзины у пыльцы пасленовых, проведенное нами, позволило установить наличие сложной шиповатой скульптуры у ряда видов рода *Mandragora* L. из подсемейства *Solanoideae*, а также у видов *Sessea elegans* Wudl. и *Metternichia princeps* Miers из подсемейства *Cestroidae* (Айрапетян, в печати). Кроме того, шиповато-ямчатая скульптура экзины приводится Persson et al. (1994) для пыльцы вида *Markea lopezii* A. T. Hunz. из подсемейства *Juanulloideae*.

Что же касается некоторого различия в скульптуре экзины у пыльцевых зерен вида *Latua pubiflora*, отмеченного в работе Stafford & Knapp (2006) и в наших исследованиях, то по нашему мнению, данный факт (наряду с выявленным варированием размеров пыльцевых зерен даже в пределах отдельно взятого образца) скорее всего указывает на высокую степень варибельности данного вида.

Для пыльцевых зерен рода *Pantacantha* (вид *P. ameghinoi*), согласно данным Stafford & Knapp (2006), характерен 3-бороздно-поровидный тип апертур и складчатая скульптура экзины, при этом складки варьируют по форме и размерам, а на отдельных складках установлено наличие узких полосок.

Литература

- Аветисян Е.М. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. – Т. 35. – №4. – С. 385-387.
- Айрапетян А.М. Палиноморфология сем. *Duckeodendraceae* Kuhl. (Solanales) // Фл., растит., раст. рес. Армении. 2007. – Вып. 16. – С. 54-57.
- Смолянинова Л.А., Голубкова В.Ф. К методике исследования пыльцы. // Докл. АН СССР. 1950. – Т. 75. – № 1. – С. 125-126.
- Bodendorf K. & Kummer K. The alkaloids of *Latua venenosa* // Pharma. Zentralhalle Dtschl. 1962. – №101. – P. 620-622.
- D'Arcy W. G. A preliminary synopsis of *Salpiglossis* and other *Cestreae* (*Solanaceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1978. – Vol. 65. – P. 698-724.
- D'Arcy W. G. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography. // J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee & N. Estrada. *Solanaceae* III: Taxonomy, Chemistry, Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew, 1991. – P. 75-137.
- Donoso C. & Ramirez C. // M. Cuneo (ed.). Chilean Bushes Identification Guide. – Santiago, 1994. – P. 62.
- Heusser C.I. Pollen and spores of Chile. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. Tucson. Ariz. 1971. – 167 p.
- Hunziker A.T. South American *Solanaceae*: a synoptic survey. // Hawkes J.G., Lester R.N. & Skelding A.D. (eds.). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linn. Soc. Symp. Series. – London, 1979. – Vol. 7. – P. 49-86.
- Hunziker A.T. Miscellaneous novelties in the taxonomy of *Solanaceae* (Part II) // Kurtziana. 2000. – Т. 28. – №1. – P. 55-64.
- Hunziker A.T. Genera *Solanacearum*. The genera of *Solanaceae* illustrated, arranged according to a new system. – Ruggell, 2001. – 500 p.
- Mumoz O., Casale J. F. Tropane alkaloids from *Latua pubiflora* // Z. Naturforsch. 2003. – №58c. – P. 626-628.

- Olmstead R.G., & Palmer J.D. A chloroplast DNA phylogeny of the *Solanaceae*: subfamilial relationships and character evolution // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. – Vol. 79. – P. 346-360.
- Plowman T., Gyllenhaal L. O. & Lindgren J.E. *Latua pubiflora* magic plant from Southern Chile. Botanical Museum Leaflets. Harvard University, 23. 1971. – P. 61-92.
- Rodriguez G., Rodriguez R. & Barrales H.L. // A. Pinto (ed.). Chilean ornamental plants. – Santiago, 1995. – P. 79.
- Silva M. & Mancinelli P. Atropina en *Latua pubiflora* (Griseb.) Phil. // Boletín de la Sociedad Chilena de Química. 1959. – №9. – P. 49-50
- Stafford P. & Knapp S. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (*Solanaceae*; *Salpiglossideae* sensu D'Arcy, 1978 and *Cestroideae* sensu D'Arcy, 1991, pro parte): a review // Systematic and biodiversity. 2006. – Vol. 4. – №2. – P. 173-201.
- Wolff M. E. Burger's Medicinal Chemistry and Drug Discovery. Wiley and Sons Inc. – New York, 1997. – 526 p.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.662

© Ж.А. Акопян, А. М. Айрапетян

О некоторых особенностях морфологии соцветия, цветка и пыльцы *Krasheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (*Chenopodiaceae*)

Ж.А. Акопян, А.М. Айрапетян

Институт ботаники Национальной Академии Наук, Ереван, Республика Армения
E-mail: akopian_janna@inbox.ru alla63_03@mail.ru

On the some peculiarities of inflorescens, flower and pollen morphology of *Krasheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (*Chenopodiaceae*)

J.A. Akopian, A.M. Hayrapetyan

The macromorphology of inflorescence and flower of *Krasheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. have been studied, some peculiarities of flowering and pollination were observed. The pollen morphology on the level of light (LM) and scanning electron (SEM) microscopes was investigated.

Krasheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst. – ксероморфный однодомный полукустарник 30-100(120) см высоты, сероватый от густого опушения звездчатыми волосками, с прутьевидными побегами и с очередными, продолговато-эллиптическими, цельнокрайними, плоскими листьями на черешках. В Армении произрастает на сухих каменистых или глинистых гипсоносных склонах и на солонцах на высоте от (800)1200 до 1800 (2000) м над ур.м. в Верхне-Ахурянском, Севанском, Ереванском, Дареллагесском и Зангезурском флористическом районах.



Рис. 1. Пестичные цветки *Krasheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.

Изучение морфологии цветка и соцветия *K. ceratoides* проводилось как на гербарном материале (ERE), так и в природе в окрестностях селения Вохчаберд Котайкского марза и на полуострове Артаниш Гегаркуникского марза Армении. Основные состояния цветка в процессе его распускания, детали цветка и соцветия фотографировали и зарисовывали с использованием бинокулярной лупы МБС-9. Исследование пыльцы проводилось с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Для изучения пыльцы на световом микроскопе (PZO, Warszawa) применялся метод окрашивания основным фуксином (Смолянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолитный метод (Аветисян, 1950). Изучение на сканирующем электронном микроскопе (Jeol, JSM-35) проводилось в кабинете электронной микроскопии Ботанического института им. В.



Рис. 2. Фрагмент генеративного побега *Krashennikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.



Рис. 3. Морфологические особенности строения соцветия и цветка *Krashennikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. a – соцветие, b – тычиночный цветок, c – тычинка, d – пестичный цветок, e – пестик.

Л. Комарова (БИН) РАН. Обработка пыльцевых зерен для исследования на СЭМ проводилась методом вакуумного напыления золотом. Изученный образец: окрестности селения Вохчаберд Котайкского марза, Ж. А. Акопян.

Цветение *K. ceratoides* начинается в конце июля и продолжается в среднем до середины сентября, массовое цветение наблюдается в августе. Цветки развиваются на побегах III и IV порядков. В генеративный период развития на растениях выделяется три типа побегов: первый – это укороченные генеративные (от 1 до 14 см длины), несущие только цветки, второй – удлинённые побеги, на которых имеются как цветки, так и вегетативные почки возобновления, располагающиеся в основании побега, и третий – побеги смешанного типа, состоящие из укороченных и удлинённых генеративных побегов (Райкова, Бородин, 1963). По нашим наблюдениям, побеги смешанного типа характерны для крупных полукустарников, достигающих до 100–120 см высоты, в то время как у более низкорослых образцов основную массу генеративных побегов составляют укороченные и удлинённые генеративные побеги.

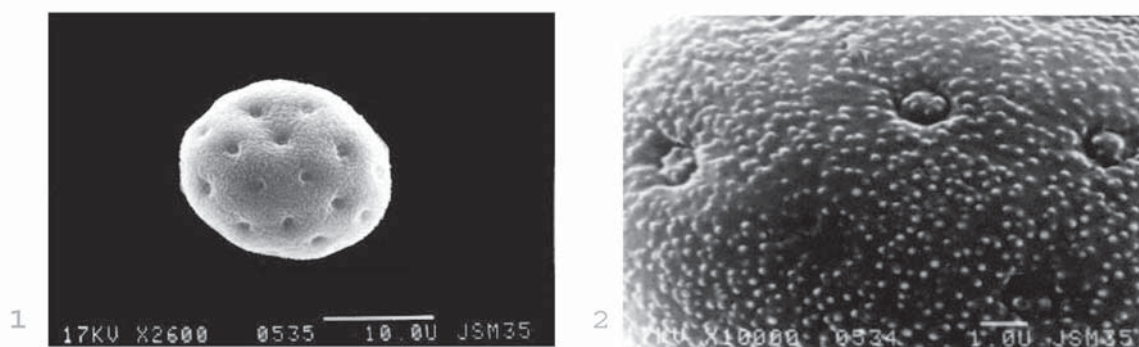


Рис. 4. Пыльца *Krashennikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (СЭМ). 1 – общий вид (x 2600); 2 – скульптура экзины (x 10 000).

Для *K. ceratoides* характерен полуденный тип цветения, основная масса цветков раскрывается в промежутке от 11.30 до 13 часов. Раскрывание тычиночных цветков длится 90–120 минут, в то время как экспонирование рылец в пестичных цветках протекает до 48 часов. Ко времени распускания тычиночных цветков функционирование рылец завершается. Пыление длится 1.5–2.5 часа, пыльца обильная, характерно перекрестное опыление посредством ветра.

Тычиночные цветки собраны в верхушечные, плотные, колосовидные или узко-метельчатые соцветия, в основании которых располагаются клубочки из плотно прилегающих друг к другу пестичных цветков. Установлено, что на одном генеративном побеге *K. ceratoides* насчитывается от 20 до 60 пестичных и 500–700 тычиночных цветков (Беспалова, 1964). Следует отметить, что количество пестичных цветков в соцветиях у различных особей сильно варьирует – от 2 (рис. 1) до составляющих основную массу цветков соцветия с малочисленными тычиночными цветками на его верхушке (рис. 2).

Цветки *K. ceratoides* мелкие, однополые. Тычиночные цветки с четырехмерным околоцветником, без прицветничков. Листочки околоцветника (1.3) 1.5 мм дл. и 0.5 мм шир., округло-яйцевидные, пленчатые, с густым звездчатым опушением, обычно с беловатым или зеленым травянистым пятном. Тычинки в числе (3) 4, возвышающиеся над околоцветником. Пыльники 0.6 x 0.3 мм, эллиптические, красные, розовые или желтые, связник (0.3) 0.5 x 0.2 мм, линейный, беловатый, соединяющий теки пыльников до 3/4–4/5 их длины. Тычиночные нити в числе 3 или 4 до 1.5–1.8 мм длины, узко-линейные, беловатые. Пестичные цветки не имеют околоцветника и заключены в два парных прицветничка, сросшихся выше середины. Парные прицветнички 1.3 мм дл. и 0.5 мм шир., ланцетные, ярко-зеленые, внизу с густым опушением из простых, длинных, оттопыренных, белых или рыжеватых волосков, наверху с расходящимися верхушками, покрытыми звездчатыми волосками. Установлено, что длина, форма, густота опушения и степень срастания прицветничков в их основании у *K. ceratoides* сильно варьируют (Heklau & Roser, 2008). Пестик 2.8 x 0.8, зеленый, рыльца в числе двух, 1.8–2 мм дл., удлиненно-шиловидные, расходящиеся, желтовато-зеленые. Завязь (0.7) 1.0 x (0.6) 0.7 мм, яйцевидная, опушенная. Особенности морфологии соцветия и цветка *K. ceratoides* отражены на рис. 3.

Пыльцевые зерна *K. ceratoides* (L.) Gueldenst. 30–38–глобально-поровые, почти сфероидальные, в очертании округлые или широко эллиптические, 15.0–18.0 мкм в диаметре; поры округлой формы, погруженные, 1.2–1.4 мкм в диаметре, оперкулятные, края пор слабоволнистые; поверхность крышечки поры редко гранулярная; среднее межпоровое расстояние 4.5–5.3 мкм. Экзина 1.8–2.1 мкм толщины, столбчатый слой эктэкины хорошо выражен. Скульптура экзины нерегулярно густо мелкогранулярная; поверхность пыльцевого зерна слабо волнистая (рис. 4)

Литература

- Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. – Т. 35. – № 4. – С. 385–387.
 Беспалова З. Г. О цветении терескена *Eurotia ceratoides* (L.) С.А. Мей., *Suaeda physophora* Pall. и *Petrosimonia brachyphylla* (Bunge) Пјin // Бот. журн. 1964. Т. 49. N 12. С. 1800–1804.
 Ильин М. М. Терескен – *Eurotia* Adans. // Флора СССР. – Л., 1936. – Т. 6. – С. 108–109.
 Райкова И. А., Бородин Е. С. К морфогенезу восточнопамирского терескена (*Eurotia ceratoides* (L.) С.А.Мей.) в условиях Ташкента // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент. 1963. – С. 55–75.
 Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР. 1950. – Т. 75. – № 1. С. 125–126.
 Heklau H. & Roser, M. Delineation, taxonomy and phylogenetic relationships of the genus *Krasheninnikovia* (Amaranthaceae subtribe *Axyridinae*) // Taxon. 2008. – Vol. 57. – № 2. – P. 563–576.

УДК 640*780

© Л.И. Аткина, Г.В. Агафонова, С.В. Вишнякова

Сравнительная характеристика форм ели сибирской и европейской по типам ветвления

Л.И. Аткина, Г.В. Агафонова, С.В. Вишнякова

Уральский государственный лесотехнический университет, г.Екатеринбург, Россия
 E-mail: atkina@mail.ru galvilag@mail.ru svvish@rambler.ru

Spruce variform comparative characteristic by kinds of embranchment

L.I. Atkina, G.V. Agafonova, S.V. Vishniakova

Different kinds of spruce embranchment were used as an important diagnostic features. In the result of the study of spruce its provenance trial and measuring parameters of height, needle and sprouts in Ekaterinburg greenery were adduced.

Общеизвестно, что под влиянием определенных климатических и эдафических факторов физиологические особенности жизнедеятельности и морфологическое строение растений, обусловленные наследственностью, приобретают специфические черты. Поэтому размеры, морфология и анатомия различных органов считаются исключительно важными диагностическими признаками долгоживущих древесных растений (Луганский, Залесов, Щавровский, 1995; Тарханов, 1990; Тарханов, Щекалев, 2004; Тишечкин, 1987; Этверк, 1972).

Одним из наиболее интересных и малоизученных признаков внутривидовых форм ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) является форма ветвления. В статье представлены результаты изучения морфобиологических особенностей форм ели, произрастающей в зеленой зоне г.Екатеринбурга. На основе инвентаризации установлено, что в посадках представлены три формы. Ель с гребенчатым типом ветвления кроны характеризуется горизонтальным расположением ветвей I порядка, от которых гребенчато свешиваются ветви II и последующего порядков. Щетковидный тип ветвления отличается тем, что ветви I и II порядка расположены горизонтально, ветви короче, чем у гребенчатого типа, а ветви III и последующих порядков отходят вверх, в стороны и вниз, ближе к стволу, образуя подобие щетки. Плосковетвистая форма выделяется неправильно широко-разветвленными горизонтальными ветвями I и последующих порядков.

Объектами изучения являлись географические культуры ели европейской и ели сибирской в массиве из 57 экотипов, расположенные в зеленой зоне города (Уральском учебно-опытном лесхозе УГЛТУ) и уличные посадки этих же видов. Возраст изученных деревьев составлял не менее 40 лет, так как именно к этому сроку проявляется морфотип дерева.

Установлено, что практически половина всех деревьев в географических культурах, независимо от происхождения представлена формой с плоским типом ветвления. – 47%. Доля экземпляров с щетковидной и гребенчатым типами ветвления составляет соответственно – 29 и 24%. Лучшим ростом в высоту отличаются деревья с гребенчатым типом ветвления. Так, различия по средней высоте между Карельским экотипом с гребенчатым типом ветвления и Смоленским с плосковетвистым составляли более 3 м.

К сожалению, в литературе нет данных по преобладанию форм ели во всех областях РФ. Но в найденных работах говорится, что тип ветвления в условиях географических культур и регионе естественного произрастания не совпадает. Так, например, в естественных насаждениях по данным С.Н.Тарханова и Р.В.Щекалева (2006) в условиях Европейского севера у ели преобладает щетковидная форма, в то время как в экотипе из Архангельска (географические культуры УУОЛ) доминирует плосковетвистая.

При одинаковых условиях выращивания экотипы с различной морфологической структурой показывают различные результаты сохранности и успешности роста. Сохранность экотипов с преимущественно щетковидным типом ветвления составляет более 83% (Калининградский лесхоз), по средней высоте – 8,6 м – экотип также находится в числе лидирующих.

На основании этих данных следует сделать вывод, что наиболее успешно развиваются экотипы с преимущественно щетковидным и гребенчатым типами ветвления из Карелии, Лахденпохского лесхоза, Костромского лесхоза, Ленинградской области – Капшинского лесхоза (средняя высота соответственно 9,4; 9,2; 8,8 м), а от использования семян из Белоруссии, Гомельского лесхоза; Ярославского лесхоза;

Шумячского лесхоза Смоленской области (средняя высота соответственно 6,7; 6,6; 6,2 м), имеющих преимущественно плоский тип ветвления, следует отказаться.

Изучение деревьев ели в уличных посадках г.Екатеринбурга показало, что экземпляры с разным типом ветвления различно реагирует и на антропогенные факторы. Для выявления влияния степени загрязнения на параметры хвои ели сибирской, растущей на улицах г. Екатеринбург с 2004 по 2006 г. были исследованы несколько экземпляров ели сибирской с плоским, щетковидным и гребенчатым типом ветвления одинакового возраста, произрастающих на одной улице, в двух зонах загрязнения выбросами автотранспорта: сильной и слабой (Аткина, Вишнякова, 2007). Рассматривался в первую очередь ассимиляционный аппарат дерева – хвоя (толщина, длина, площадь поверхности и периметр поперечного сечения хвоинки) в средней и нижней частях кроны. Все результаты статистически обработаны, в статье приводятся лишь достоверные данные.

Наибольшим средним периметром поперечного сечения в зоне сильного загрязнения в нижней части кроны обладает хвоя щетковидного типа – 2,18 мм, наименьшим – 1,77 – плоского.

В средней части кроны различия этого показателя более значительны. На расстоянии более 30 м от дороги периметр поперечного сечения хвои больше, чем на расстоянии 10 м, в 2006 г. – на 0,71 мм, в 2005 г. – на 0,58 мм, что составляет соответственно 26 и 21%.

Длина хвои в тех же условиях менялась следующим образом. Хвоя в средней части кроны длиннее хвои нижней части, и наиболее четко это проявляется у ели с плоским типом ветвления. Разница в показателях длины хвои в средней и нижней частях кроны деревьев ели данной морфологической формы, произрастающей на расстоянии более 30 м от автомагистрали, составляла в 2005 г. – 2,7 мм, в 2006 г. – 1,8 мм, что соответствует 16 и 11%. У деревьев других морфологических форм явных различий по длине хвои нет.

При сравнении площади поверхности хвои внутри морфологических форм отмечено её уменьшение у ели щетковидного типа при приближении к дороге. В 2005 г. эта разница составляла 2,32 мм² (7%), в 2006 г. – 7,32 мм² (18%).

У хвои ели гребенчатого типа ветвления приведённый параметр хвои не изменяется в зависимости от степени загрязнения.

По годам наблюдений установлено, что площадь поверхности хвои в нижней части кроны в 2006 г. больше, чем в 2005 году у деревьев ели с щетковидной и гребенчатой формами ветвления.

По результатам исследований хвои средней части кроны следует отметить, что на условия произрастания наиболее чутко реагирует хвоя ели с щетковидным типом ветвления.

Таким образом, расположение деревьев ели по отношению к автомагистрали, что отражается на степени загрязнения почвы и воздуха выбросами автотранспорта, влияет на отдельные параметры хвои по-разному, в зависимости от морфологических форм. Сравнение морфологических форм выявляет наибольшую реакцию на условия произрастания у деревьев ели с щетковидным типом ветвления как в нижней, так и в средней частях крон. Разница между параметрами хвои в средней и нижней частях крон также видна на примере ели с данным типом ветвления. Хвоя ели с гребенчатым типом ветвления имеет меньшие параметры по сравнению с хвоей других морфологических форм.

Из рассмотренных показателей наиболее реактивной, отражающей влияние степени загрязнения, является площадь поверхности хвои.

В течение четырех лет в двух зонах загрязнения (средней и слабой) обследовались участки произрастания ели сибирской с разным типом ветвления (щетковидным и нерегулярно-гребенчатым).

Установлено, что в зоне слабого загрязнения годичный прирост бокового побега 2-го порядка больше, чем данный показатель в зоне среднего загрязнения. У ели сибирской с нерегулярно-гребенчатым типом ветвления разница в показателе составляет от 1,4 до 3,5 см, то есть от 17 до 45%, соответственно. Деревья с щетковидным типом ветвления имеют различия в годичном приросте бокового побега от 1 до 3,4 см, то есть от 15 до 50%, соответственно.

Максимальный годичный прирост бокового побега у ели с нерегулярно-гребенчатым типом ветвления отмечен в 2006 г.: в зоне слабого загрязнения – 10,62 см, в зоне среднего загрязнения – 7,72 см. Минимальное значение показателя отмечено в зоне слабого загрязнения в 2004 г. – 7,05 см, в зоне среднего загрязнения в 2005 г. – 4,28 см.

У ели сибирской с щетковидным типом ветвления максимальный годичный прирост бокового побега 2-го порядка зафиксирован также в 2006 г.: в зоне слабого загрязнения он составляет 9,43 см, в зоне среднего загрязнения – 8,17 см. В 2005 г. отмечены минимальные значения годичного прироста: в зоне слабого загрязнения – 6,83 см; в зоне среднего загрязнения – 3,4 см.

Сравнение внутри одной зоны загрязнения данных годичного прироста бокового побега ели сибирской с разными типами ветвления показало, что у ели с гребенчатым типом ветвления изученный показатель больше, в среднем на 13%, чем у ели с щетковидным типом ветвления.

Средняя длина хвои ели с гребенчатым типом ветвления превышает длину хвои ели с щетковидным типом ветвления в среднем на 15%, независимо от зоны загрязнения. В зоне слабого загрязнения длина хвои больше, чем в зоне среднего у ели с нерегулярно-гребенчатым типом – на 12,6%, с щетковидным типом ветвления – на 10,6%.

На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что ели европейская и сибирская с плоским типом ветвления имеют наихудшие показатели при использовании как в условиях городского озеленения, так и в географических культурах на Среднем Урале.

Литература

- Аткина Л.И., Вишнякова С.В. Влияние выбросов автотранспорта на анатомические особенности хвои ели обыкновенной в условиях Екатеринбурга // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2007. – № 8. – С. 4–7.
- Луганский Н.А. и др. Повышение продуктивности лесов. – Екатеринбург: Госкомитет РФ по высш. образованию, УГЛТА, 1995. 288 с.

- Тарханов С.Н. Изменчивость ели в географических культурах Коми АССР. Автореф. ... дис. канд. с.-х. наук. – М., 1990. – 18с.
- Тарханов С.Н., Шекалев Р.В. Внутривидовые формы хвойных устьевого области реки Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения // Актуальные проблемы экологии: Матер. межд. конф. – Гродно, 2004. – С. 23.
- Тарханов С.Н., Шекалев Р.В. Полиморфизм ели на Европейском Севере России // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. БГИТА. – Брянск, 2006. – Вып. 11.
- Тишечкин А.Н. Особенности роста и развития ели сибирской и европейской в зависимости от происхождения семян и климатических факторов на Среднем Урале. автореф. дис. канд. с.-х. наук : защищена 26.11.87 г. / А. Н. Тишечкин – Свердловск : 1987. – 22 с.
- Этверк И.С. Изменчивость ели обыкновенной в Эстонской ССР // Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород (г. Новосибирск, 19–25 июня 1972 г.). – Пушкино, 1972. – С. 107–116.

УДК 581.81 : 582.681.81

© В.Т. Бакулин

Размер волокон либриформа в древесине тополя душистого в зависимости от возраста дерева

В.Т. Бакулин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
E-mail: root@botgard.nsk.su

Size of libriform fibers in the wood of *Populus suaveolens* Fisch. depending on tree age

V.T. Bakulin

Variation of the habit of libriform fibers of *P. suaveolens* growing in the floodplains of some rivers in Siberia has been studied. Samples of the wood were taken from annual rings corresponding to 1-, 10-, 30-...and 350 year-old trees. Fiber length, diameter and wall thickness were determined. It was shown that fiber habit increased from the pith of the trunk to the bark, i.e. as the tree age increased. The sharpest increase happens during the first 10 years of a tree life. It was revealed that in the same annual ring fiber length decreased from the base of the trunk to the crown.

Волокна либриформа выполняют в основном физико-механическую функцию, обеспечивая растению необходимую прочность. Они составляют основную массу древесины и во многом определяют ее технические свойства. Габитус волокон имеет большое значение при использовании древесины в целлюлозно-бумажной промышленности. Значительная длина волокон позволяет изготавливать из тополей бумагу высокого качества.

Микроскопическое строение древесины тополя душистого (*Populus suaveolens* Fisch.), исследовано недостаточно. Так, из всех показателей, характеризующих волокна, лучше всего изучена их длина. Данные о диаметре и толщине стенки отсутствуют. Для измерения волокон в основном использовались 1-летние побеги, выращенные в питомниках (Богданов, 1960; Иванников, Ростовцев, 1965; Зархина, 1969).

Цель работы – определить изменчивость габитуса волокон либриформа (длины, диаметра и толщины стенки) в древесине тополя душистого в зависимости от возраста дерева.

Аналізу подвергнута древесина, взятая из естественных насаждений, произрастающих в поймах шести рек: р. Зeya, окрестность пос. Моховая падь (Амурская обл.). Днище распадка с зарослями леспедеции, осины, березы и реже тополя душистого I-го класса бонитета. Возраст модельного дерева 40 лет, высота 19 м, диаметр ствола 33,5 см;

р. Зeya, ст. Призейская, 2 км от ж/д. моста. Открытый участок с песчаной почвой. Возраст дерева 30 лет, высота 15 м, диаметр ствола 23,5 см;

р. Слюдянка, 4 км выше пос. Слюдянка (Иркутская обл.). Состав насаждения 10 Тд*, полнота 0,7, класс бонитета I-II. Возраст модельного дерева 43 года, высота 16,2 м, диаметр ствола 25 см;

* Тд – тополь душистый, Б – береза, К – кедр сибирский, Е – ель сибирская, И – ива.

Таблица 1. Габитус волокон либриформа в древесине тополя душистого

Возраст, лет	Ширина годичного кольца, мм	Габитус волокон, мкм		
		длина	диаметр	толщина стенки
Пойма р. Зeya, пос. «Моховая падь»				
1	3,5	544,4 ± 15,4	18,0 ± 0,4	1,7 ± 0,04
10	6,0	903,9 ± 18,4	24,2 ± 0,5	2,3 ± 0,05
30	4,5	1030,5 ± 18,0	26,8 ± 0,6	2,5 ± 0,05
40	3,0	1104,0 ± 18,6	27,6 ± 0,6	2,6 ± 0,05
Пойма р. Зeya, ст. Призейская				
1	3,0	590,6 ± 15,2	19,2 ± 0,4	2,0 ± 0,04
10	6,0	997,6 ± 17,9	24,9 ± 0,5	2,3 ± 0,05
30	2,5	1098,9 ± 18,3	27,2 ± 0,6	2,6 ± 0,05
Пойма р. Слюдянка				
1	2,0	524,0 ± 15,3	19,0 ± 0,4	1,7 ± 0,04
10	3,0	805,2 ± 18,0	24,6 ± 0,5	2,3 ± 0,05
30	2,0	987,5 ± 18,2	26,6 ± 0,6	2,6 ± 0,05
43	1,8	1078,6 ± 18,9	27,6 ± 0,6	2,6 ± 0,05
Пойма р. Подосиновка				
1	2,0	505,2 ± 15,0	18,4 ± 0,4	1,8 ± 0,04
10	2,5	790,0 ± 18,0	23,0 ± 0,4	2,3 ± 0,05
28	5,0	914,0 ± 18,1	24,8 ± 0,5	2,5 ± 0,05
Пойма р. Аносовка				
1	2,3	512,5 ± 15,1	18,6 ± 0,4	1,7 ± 0,04
10	3,0	858,3 ± 17,0	23,9 ± 0,5	2,4 ± 0,05
30	4,0	969,7 ± 18,3	26,7 ± 0,6	2,6 ± 0,05
50	2,5	1071,0 ± 18,4	28,0 ± 0,6	2,7 ± 0,05
Пойма р. Переемная				
70	2,0	1139,4 ± 18,1	28,2 ± 0,7	2,6 ± 0,05
100	1,6	1154,6 ± 18,7	30,0 ± 0,7	2,8 ± 0,05
150	1,4	1167,2 ± 19,9	30,7 ± 0,7	2,8 ± 0,05
Пойма р. Снежная				
300	1,3	1207,8 ± 21,5	30,8 ± 0,6	2,9 ± 0,05
350	1,2	1311,6 ± 22,5	31,9 ± 0,7	3,0 ± 0,05

р. Подосиновка (Бурятия), недалеко от автотрассы. Состав насаждения 6 Тд 2 Б 2 И, полнота 0,7, класс бонитета Ia. Возраст модельного дерева 28 лет, высота 14,8 м, диаметр ствола 22 см;

р. Аносовка (Бурятия). Состав насаждения 10 Тд ед. Б, полнота 1,2, класс бонитета Ia. Возраст модельного дерева 50 лет, высота 23 м, диаметр ствола 33 см;

р. Переемная (Бурятия). Состав насаждения 8 Тд 1 К 1 Б ед. Е, полнота 1,29, класс бонитета II. Возраст модельного дерева 150 лет, высота 26,5 м, диаметр ствола 80 см, внутри его гниль. Для анализа взят отрезок неповрежденной древесины;

р. Снежная, окрестность турбазы «Теплые озера» (Бурятия). Перестойный тополево-кедровый лес с примесью кедра и пихты II-го класса бонитета. Возраст модельного дерева 350 лет, высота 21 м (верхушка сломана), крона живая мощная, диаметром 17 м, диаметр ствола 194 см, внутри дупло, окаймленное гнилой древесиной. Для исследования собраны фрагменты древесины из периферийных слоев заболони.

Спилы сделаны с высоты ствола, равной 1,3 м от поверхности почвы. Образцы древесины брали на южной стороне ствола из средней части годичных колец, соответствующих возрасту 1, 10, 30, ... 350 лет. Для мацерации их кипятили в азотной кислоте с добавлением хлорновато-кислого калия. Полученную массу осторожно промывали дистиллированной водой и затем готовили препараты по методике А.А. Яценко-Хмельевского (1954). В качестве красителя применен слабый раствор сафранина. Число измерений по указанным возрастам для каждого типа элементов – 50.

Полученные данные показывают, что колебания в размерах волокон значительны. На одном и том же поперечном срезе ствола средняя длина их постепенно, но неуклонно увеличивается в направлении по радиусу от сердцевины к коре (т.е. с возрастом), причем наиболее резко (в 1,5–1,7 раза) это происходит в первые 10

Таблица 2. Изменчивость длины волокон либриформа и члеников сосудов в периферийном кольце 43-летнего дерева тополя душистого в зависимости от высоты ствола

Элементы древесины	Высота ствола от уровня почвы, м		
	1,3	8,1	12,2
Волокна либриформа, мкм	1078,6 ± 18,9	959,6 ± 19,5	757,1 ± 19,6
%	100	88,9	70,2
Членики сосудов, мкм	617,8 ± 12,3	534,4 ± 12,0	460,8 ± 14,3
%	100	86,5	74,6

лет жизни растения. В 30-летнем возрасте средняя длина волокон в 1,8–1,9 раза больше, чем в 1-летнем, в 40 лет этот показатель удваивается. В последующие годы наблюдается незначительное увеличение их длины (табл. 1).

Не обнаружена прямая связь между шириной годичного кольца и средней длиной волокон. Так, например, у тополя из поймы р. Зея в 10-летнем годичном кольце шириной 6 мм, длина волокон значительно меньше, чем в более узком 40-летнем, шириной 3 мм. Аналогичная картина наблюдается и на примере других деревьев. Это свидетельствует о том, что длина волокон обусловлена в основном не экологическими факторами, а генетическими особенностями.

Наблюдается некоторое увеличение длины волокон у деревьев из поймы р. Зея по сравнению с другими районами исследования. У этих образцов уже в 30-летнем годичном кольце средняя длина волокон достигает 1030–1099 мкм. У тополя-великана (350 лет) средняя длина их в периферийном годичном кольце равна 1311,6 мкм, а максимальная – 1684 мкм.

С увеличением длины волокон возрастает их средний диаметр, который в разном возрасте колеблется в пределах 18,0–31,9 мкм и толщина стенок – от 1,7 до 3 мкм. Замечено, что у волокон одного и того же диаметра толщина стенок варьирует.

По длине волокон в различные возрастные периоды тополь душистый уступает тополи черному и близок к тополи лавролистному (Бакулин, 2004, 2007).

В литературе имеются противоречивые сообщения о характере изменчивости длины волокон либриформа по высоте ствола. Некоторые исследователи отмечают, что в направлении от почвы к его вершине этот показатель в каждом отдельном годичном кольце увеличивается до определенной высоты, после которой остается постоянным или даже уменьшается (Чавчавадзе, 1992). По данным других авторов, с высотой дерева волокна становятся короче (Иванников, Ростовцев, 1965; Зархина, 1969).

Для изучения этого вопроса был использован тополь из поймы р. Слюдянка. Выявлено, что в периферийном годичном кольце, образовавшемся по всему дереву в один и тот же календарный год, длина волокон и члеников сосудов заметно уменьшаются с высотой ствола. Причем, на высоте 1,3 м от поверхности почвы длина их в 1,3–1,4 раза больше, чем на высоте 12,2 м (табл. 2).

Коэффициент вариации исследованных показателей габитуса волокон находится в пределах CV = 11–18 %, что по эмпирической шкале С.А. Мамаева (1972) оценивается как низкий и средний уровень изменчивости.

Литература

- Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. – Новосибирск, 2004. – 124 с.
- Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. – Новосибирск, 2007. – 121 с.
- Богданов П.Л. Размеры древесных волокон у гибридных тополей // Лесной журн. 1960. – № 1. – С. 29–30.
- Зархина Е.С. Размеры древесных волокон тополей в Амурской области // Лесной журн. 1969. – № 6. – С. 149–150.
- Иванников С.П., Ростовцев С.А. Содержание целлюлозы и размеры древесного волокна у разных сортов тополей // Лесное хоз-во. 1965. – № 5. – С. 37–39.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М., 1972. – 284 с.
- Чавчавадзе Е.С. Атлас древесины и волокон для бумаги. – М., 1992. – 311 с.
- Яценко-Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. – М.–Л., 1954. – 337 с.

УДК 581.471

© Е.А. Васин, Н.П. Васильев, Г.А. Фирсов, Ю.С. Смирнов

Технические и качественные показатели плодов северных форм ореха грецкого (*Juglans regia* L.)

Е.А. Васин¹, Н.П. Васильев², Г.А. Фирсов², Ю.С. Смирнов²¹Музей-усадьба Л.Н. Толстого «Ясная Поляна», Щёкинский р-н, Тульская обл., Россия²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: gennady_firsov@mail.ru nikkotsad@mail.ru

Technical and qualitative peculiarities of fruits of northern forms of *Juglans regia* L.

E.A. Vasin, N.P. Vasiljev, G.A. Firsov, Yu.S. Smirnov

The detailed estimation of 42 forms of *Juglans regia* L. from non-traditional areas of cultivation of this valuable nut-producing tree (Leningrad, Moscow, Tula and Voronezh regions, republic of Belarus and Saint-Petersburg) is given.

Орех грецкий (*Juglans regia* L.) является ценной орехоплодной культурой (Соколов, 1951; Васин, 2002; Васильев, Васин, 2003; Васильев, Фирсов, Смирнов, 2006 и др.).

Совместные исследования, выполненные в музее-усадьбе Л.Н. Толстого «Ясная Поляна» Тульской области и Ботаническом саду Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге, позволили выявить 6 образцов ореха грецкого округлой, 9 – вытянутой и 35 умеренно вытянутой формы. В результате технического анализа было установлено, что северные формы ореха имеют следующие характеристики (в среднем по 50-ти изученным выделенным формам):

– выход ядра: $45,3 \pm 1,33\%$; коэффициент вариации между зонами выращивания $V=12,1 \pm 2,14\%$; интервал изменчивости от 36,8 до 55,4%;

– средняя масса сухих орехов соответственно: $9,4 \pm 0,28$ г; $V=19,3 \pm 1,9\%$; 6,7–17 г;

– толщина скорлупы: $1,39 \pm 0,07\%$; $V=19,1 \pm 3\%$; 0,9–1,9 мм. Однако ввиду широкого диапазона этих признаков выделено 7 тонкокорых форм (толщина скорлупы 0,7–1,2 мм;), 4 формы с выходом ядра более 50%, 3 крупноплодные формы по массе плода (13,3–17 г). По объему выделено 9 крупноплодных форм (17,1–20 см³), в том числе: Яснопольский (18,0), Самохваловичский-2 (19,0), СПб№4, Дуэт (по 19,6), 6 очень крупноплодных ($V \geq 20$ см³), в том числе Аносовский (23,0), Память Минову (40,0). По выполненности ореха ядром (А, г/см³) лучшими из северных форм были 4 тульские: Станиславский (0,35), Старобасовский (0,33), Ивановский-1, Менделеевский (по 0,32) и 3 белорусские: 55–86С (0,34), №16, №19 (по 0,31). Среди воронежских, московских и петербургских отборов форм с высокой выполненностью ядра ($A \geq 0,3$) не выявлено. Лучшие показатели у следующих форм: Ставропольский (0,29), F₁ 11–11, F₁ 1–9 (по 0,27), БС МГУ (0,24), СПб№7 (0,26). Основная масса имеет среднее содержание ядра ($0,27 \pm 0,01$ г/см³, коэффициент вариации 16%, пределы изменчивости 0,16–0,34 г/см³). Высокий выход ядра у Тульского тонкокорого – в среднем 54,5%, у Тульского позднеспелого – 47–50%, Минских скороплодных 55–86С – 55,5%, 1–86С – 50,9%. У Кореновских орехов (Московская обл.) выход ядра от 45 до 57%. Лучшими из исследуемых форм г. Воронежа отмечены грецкий орех 1–8 – 47,6%, гибриды грецкого типа – 43,0–45,6%. Органолептические данные изучаемых форм по поверхности скорлупы изменялись от 1 до 4 баллов. С самой привлекательной поверхностью (почти гладкая, П1) отмечены: Аносовский, Ивановский-1, Тульский тонкокорый, 55–86С (по 4 балла), СПб№7, №19, №16 (по 3,5 балла). Самые непривлекательные орехи у формы Рудаковский (1 балл).

Большинство северных форм ореха по своему химическому составу близки к десертным. Однако ряд форм: Ивановский-1, Дуэт, F₁ 11–11, 11–86С, СПб№7, соответствуют всем параметрам (жиры – 61,2–63,4%, сумма белков и углеводов – 31–33,2%). Воронежский гибрид Память проф. Вересину можно отнести к техническим (масличным) сортам (70% жирного масла). Выделено 27 форм с содержанием белка выше 16%, из них особый интерес представляют: Апомикт – 2–6, 5–2 (по 22,0%), Яснополянский (21,3%), F₁ 2–26 (21,0%).

Почти все из обследованных северных форм ореха грецкого имеют повышенное содержание углеводов (более 16%), за исключением сорта Память проф. Вересину (7,9%), но только 5 из них содержат более 30% растворимых сахаров от общего числа углеводов: СПб №7 (39,9%), Ивановский-1 (39,4%), Старобасовский (30,4%). Самый высокий процент суммы всех углеводов у форм: 1–7,8 (30,2%), 1–3 (26,5%), П16–86С (23,8%), БС МГУ (23,4%) – см. табл. 1.

Таблица 1. Химический состав ядра форм ореха грецкого из мест нетрадиционного выращивания культуры (среднее за 2000–2002 гг.)

Название сортоформы	Влажность, %	Содержание, %					
		Жиров	Белков	Углеводов		Золы	□ жиров, белков и углеводов
				Всего	В т.ч. □ сахаров		
<i>Воронежские формы ореха</i>							
F ₁ 1-28	3,5	61,2	15,5	16,6	-	3,2	93,3
F ₁ -2-26	2,0	56,0	21,0	18,5	-	2,5	95,5
F ₁ 14-19	2,5	61,2	16,2	17,0	4,7	3,0	94,4
F ₁ 11-11	3,1	63,4	12,2	18,9	5,5	2,4	94,5
F ₁ 5-15	4,2	70,0	15,7	7,9	-	2,3	93,6
F ₁ 1-9	3,5	60,5	16,6	15,9	-	3,5	93,0
1-3	2,0	54,0	14,3	26,5	-	3,2	94,8
1-7,8	2,0	47,8	17,0	30,2	-	3,0	95,0
2-6, Апомикт	2,3	50,0	22,0	22,2	-	3,5	94,2
5-2, Ставропольский	2,5	52,0	22,0	20,5	-	3,0	94,5
БС МГУ	3,5	57,3	13,8	23,4	5,9	2,0	94,5
<i>Орехи из БИН РАН (г. Санкт-Петербург)</i>							
СПб №2	3,5	57,3	17,2	19,8	5,6	2,2	93,3
СПб №4	3,8	57,8	13,7	22,3	7,6	2,4	93,8
СПб №5	3,7	58,3	12,3	25,0	5,3	0,7	95,6
СПб №7	3,6	62,2	12,0	19,7	7,8	2,5	93,9
<i>Белорусские формы ореха</i>							
Щучинский-1	3,2	57,0	14,8	21,5	-	3,5	93,3
1-69П	3,2	58,2	16,6	20,0	4,1	2,0	94,8
Самохваловичский-1	3,0	59,7	14,7	21,9	5,9	0,7	96,3
55-86 С	3,2	57,9	18,0	18,5	3,9	2,4	94,4
П16-86 С	3,4	55,4	15,0	23,8	4,04	2,4	94,2

По результатам технического анализа среди северных форм ореха выделены 4 с выходом ядра более 50%: Тульский тонкокорый (54,2%), СПб №7 (54,5), Самохваловичский-2 (52,7%), 55-86 С (55,4%), семь тонкокорых (толщина скорлупы 0,8–1,2 мм): Тульский тонкокорый, СПб №7, СПб №16, СПб №19, 55-86 С, 11-86 С, Самохваловичский-2. Самые крупноплодные по объему ($V \approx 19 \text{ см}^3$) – пять форм, из них Память Минову (40 см^3), Аносовский (23 см^3). Самые крупные по массе плодов: Память Минову (17 г), Белоцерковский (14,6 г), Ивановский-1 (13,4 г). 23 из 43 изученных по химическому составу форм являются лучшими по сумме жиров, белков и углеводов. Самый высокий показатель у: Самохваловичский-2 (96,3%), Шпанка (96%), СПб №5 (95,6%), 1-7,8 (95%). Незначительно уступают им по этому показателю тульские, петербургские и часть воронежских форм.

В результате изучения химического состава выявлено высокое содержание углеводов и белка у всех форм грецкого ореха. По вкусовым качествам «северные» орехи не уступают многим «южным» сортам и формам, их можно отнести к десертным из-за невысокого содержания жирного масла.

В итоге выполненного исследования расширена таблица климатипов мирового сортофонда этой культуры за счет более «холодных» климатипов из средней полосы и Северо-Запада России.

Литература

- Васильев Н.П., Васин Е.А. Характеристика интродуцированных видов рода *Juglans* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы Третьей Международ. науч. конф. (23–25 сентября 2003 г., Санкт-Петербург). – СПб., 2003. – С. 179–180.
- Васильев Н.П., Фирсов Г.А., Смирнов Ю.С. Интродукция видов рода *Juglans* L. в Ленинградской области // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 60-летию Центрального сибирского ботанического сада. – Новосибирск: Сибтехнорезерв, 2006. – С. 49–50.
- Васин Е.А. Перспективные формы грецкого ореха для Тульской области // Доклады ТСХА. – М.: 2002. – Вып. 274. – С. 444–448.
- Соколов С.Я. Род 4. *Juglans* L. – Орех // Деревья и кустарники СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1951. – Т. 2. – С. 230–250.

УДК 582.892 + 581.44 (571.63)

© Е.Г. Вернигора

Некоторые особенности устьичного аппарата интродуцируемой сосны сибирской в условиях южного Приморья

Е.Г. Вернигора

Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН, Приморский край, Россия

E-mail: kucher27@yandex.ru

Some features of the stomatal device of introduction *Pinus sibirica* in conditions of Primorye

E.G. Vernigora

For successful functioning the vegetative organism in conditions new to it adjusts processes of an exchange through transformation of fabrics of bodies, first of all integumentary fabrics of actively photosynthesizing leaves. We with use of microscopic technics have studied qualitative and quantitative morphological characteristics the stomatal device of needles of the first year introductions coniferous in comparison with natives in conditions of growth of southern Primorye region, is characteristic formed after change of weather conditions for the period of vegetation. As a result of work features of formation stomatal depending on ecological factors are certain.

Для успешного функционирования растительный организм в новых для него условиях настраивает процессы обмена через преобразование тканей органов, в первую очередь покровные ткани активно фотосинтезирующих листьев. Качественные показатели эпидермы хвойных деревьев менее подвержены изменению, а их количественные характеристики активно изменяются вслед за изменением погодных условий среды. Ранее на Дальнем Востоке были выполнены количественные измерения эпидермальных производных аборигенных видов в зависимости от условий освещения и высоты произрастания Г.Г. Бацамыгиной (1973), Г. И. Ворошиловой (1978, 1980), В.Д. Чернышевым (1996).

В течение 2007 г. с использованием микроскопической техники нами изучены количественные морфологические характеристики устьичного аппарата хвои первого года интродуцируемой сосны сибирской (“кедр” сибирский) (*Pinus sibirica* Rupr.) в сравнении с эндемичной сосной корейской (“кедр” корейский) (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) в условиях южного Приморья. Для выявления различий формирования плотности устьиц на хвое при дифференцированном освещении были выбраны объекты, растущие при полном освещении и в тени. Количество устьиц определяли из расчета на 1 мм² поверхности эпидермы (Чернышев, Воронина 1983; Вернигора 2002, 2008). Статистическая обработка данных осуществлена по методике Зайцева (1984). Для работы отобраны деревья в возрасте 42-45 лет северной экспозиции.

Ранее нами начатые исследования по количественному определению устьиц на единицу поверхности эпидермы хвойных видов (Вернигора, Чернышев 2003, Вернигора, Титова 2007) выявили зависимость плотности устьиц от степени освещенности и влажности среды, варьирующие в течение вегетации. Отмечена максимальная плотность устьиц для интродуцентов. Эндемичные виды имеют наименьшие показатели числа устьиц. В целом, освещенная хвоя верхних ярусов имеет большую плотность устьиц на единицу поверхности хвои в сравнении с теневой. В годы переувлажнения среды с частым прохождением циклонов и в периоды засухи количество устьичных образований изменяется в разной степени. Также надо учитывать роль восковых структур, заполняющих устьичные ямки, которые изменяют скорость испарения в зависимости от собственной влажности и морфологической структуры.

Сезонная периодичность роста хвойных регулируется совместным действием температуры и фотопериода (Федорков, 2007). Подрост сосны сибирской теневынослив, с возрастом требователен к свету. Освещенные молодые особи дают меньший прирост, чем растущие в притенении (Пак, 2007). По собранным данным литературы Н.А. Воробьевой и О.Г. Бендер (2001), с увеличением высоты отмечается как увеличение, так и уменьшение числа устьиц на единицу поверхности эпидермы листа хвойных. Для сосны сибирской в горах Алтая с повышением высоты произрастания количество устьиц не изменяется, но увеличивается плотность клеток мезофилла на одно устьице, наращивая ассимилирующую поверхность. Такое приспособление способствует лучшей фиксации углекислоты с увеличением высоты произрастания. Подобный эффект требует дополнительных исследований, но не исключается его проявление в пределах одного растительного организма, где степень влагонасыщенности приэпидермальных тканей может быть определяющим для диффузии CO₂.

Таблица 1. Плотность устьиц на хвое первого года *Pinus sibirica* и *Pinus koraiensis* в 2007 г.

Растения	Время сбора материала	Средняя плотность устьиц на 1 мм ² поверхности хвои в различных условиях освещения кроны	
		Освещенная верхняя часть кроны	Затененная нижняя часть кроны
<i>Pinus sibirica</i> , освещенное дерево	июнь	44,24	42,86
	июль	56,45	51,97
	август	62,45	62,80
	октябрь	43,96	45,26
	среднее за период	51,77	50,72
<i>Pinus sibirica</i> , затененное дерево	июнь	44,24	42,86
	июль	49,20	52,99
	август	53,74	52,80
	октябрь	50,20	49,82
	среднее за период	49,34	49,61
<i>Pinus koraiensis</i> , освещенное дерево	июнь	99,58	68,76
	июль	104,29	80,45
	август	89,98	66,27
	октябрь	93,53	68,99
	среднее за период	96,84	71,11
<i>Pinus koraiensis</i> , затененное дерево	июнь	74,06	47,10
	июль	65,70	54,49
	август	72,91	56,28
	октябрь	51,52	46,03
	среднее за период	66,04	50,97

Сосна сибирская, приуроченная в природе к относительно низкой влажности воздуха и высоковлажным почвам, при интродукции в Приморье вынуждена расти в течение более продолжительного вегетационного года с явным водным дефицитом в почве. Крайне неравномерное распределение осадков и маловлажные почвы характерны для дендрария Горнотаежной станции (Чернышев, 1995). Зависимость роста с недостатком воды в корнеобитаемом почвенном слое отражено на плотности устьиц этого вида (табл. 1).

Сумма осадковой влаги за летние месяцы вегетации в 2007 г. достигла лишь 55% уровня от среднеголетних значений. Жесткий водный дефицит длился в течение активного роста хвои, приток прямой солнечной радиации был снижен частыми туманами. Плотность устьиц на хвое освещенного и теневого участков кроны сосны сибирской освещенных деревьев и растущих в тени нивелирована. Выравнивание количества устьиц на световой и теневой хвое, возможно, происходит из-за слабого развития кутикулярного слоя, легко пропускающего влагу. В результате, хвоя имеет увеличенную транспирацию через кутикулу, которая снижает оводненность тканей и пассивирует фотосинтетические процессы. В ходе наблюдений отмечено быстрое усыхание сорванной хвои сосны сибирской. Кроме этого взрослые особи имеют небольшую высоту (не более 5 м), не плодоносят, молодая хвоя верхнего яруса часто повреждается и частично усыхает.

Для сосны корейской, приспособленной расти с недостатком воды в почве и высокой влажностью воздушной среды, устьичная поверхность формируется в большей зависимости от притока солнечного света. Предположительно, у дальневосточных хвойных ксерофитов выработано адаптивное увеличение устьичной поверхности в периоды водного напряжения для дополнительного поглощения воды из насыщенного влагой воздуха. В годы обильных осадков это явление не наблюдается (Вернигора, Чернышев, 2002). Для сосны сибирской маловлажные почвы и продолжительный по времени вегетационный период оказывают угнетающее действие на рост в условиях интродукции (Полещук, 1993, Репин, Чернышев, 2000).

В итоге, в условиях интродукции южного Приморья отмечается медленное развитие деревьев *Pinus sibirica*, растущих как на освещенных участках, так и в тени. Уровень прямой инсоляции не влияет на формирование количества устьиц на развивающейся хвое. Одинаковые показатели плотности устьиц световой и теневой хвои выравниваются под воздействием водного дефицита в почве. Сосна сибирская в климате южной части Приморского края на маловлажных почвах может существовать как декоративная культура.

Литература

- Бацамыгина Г.Г. Морфологическое и анатомическое строение надземных органов подроста и взрослых деревьев основных лесообразующих хвойных пород Приморья в различных условиях произрастания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1973. – 19 с.
- Вернигора Е.Г. Формирование устьичного аппарата у некоторых хвойных растений дендрария Горнотаежной станции // Биологические исследования на Горнотаежной станции. – Владивосток, 2002. – Вып. 8. – С. 146–152.
- Вернигора Е.Г., Чернышев В.Д. Производные эпидермы как показатели адаптированности хвойных растений // Биологические исследования на Горнотаежной станции. – Владивосток, 2002. – Вып. 8. – С. 131–145.
- Вернигора, Е.Г., Титова М.С. Некоторые особенности устьичного аппарата интродуцируемых хвойных растений в условиях южного Приморья // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы 4-й международной научной конференции 5–8 июня. – СПб., 2007. – С. 437–439.
- Вернигора Е.Г. Морфологические реакции эпидермы хвойных пород на изменение климатических условий роста // Вестник КрасГу. – Красноярск, 2008. – № 4. – С. 122–130.
- Вернигора Е.Г., Чернышев В.Д. Эпидермальные структуры как адаптивные признаки в оценке интродукции хвойных // Материалы 3-й международной научной конференции: Биологическое разнообразие, интродукция растений 25–27 сентября. – СПб., 2003.
- Воробьева Н.А., Бендер О.Г. Мезоструктура фотосинтетического аппарата кедра сибирского в горах Алтая // Вестник Башкирского университета. 2001. – № 2. – С. 19–21.
- Ворошилова Г.И. Строение эпидермиса листа основных лесообразующих хвойных пород Приморья // Биологические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. – Владивосток, 1978. – С. 107–113.
- Ворошилова Г.И. Характеристика эпидермы листа дальневосточных хвойных // Ботан. исслед. на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1980. – С. 3–9.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Пак Л.Н. Возобновление кедра под пологом леса в восточном Забайкалье // Лесоведение. 2007. №2. – С. 63–65.
- Полеицук В.А. О некоторых закономерностях микроклимата в бассейне Кривого Ключа Горнотаежной станции // Биологические исследования на Горнотаежной станции. – Уссурийск: ГТС ДВО РАН, 1993. – Вып. 1. – С. 49–57.
- Ретин Е.Н., Чернышев В.Д. Интродукция сосен в дендрарии Горнотаежной станции. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 145 с.
- Федорков А.Л. Адаптация хвойных пород к бореальному климату северной Европы // Лесоведение. 2007. – № 3. – С. 46–50.
- Чернышев В.Д. Влияние муссонного климата на рост и развитие растений в Приморье // Вестник ДВО РАН. 1995. – № 1. – С. 62–67.
- Чернышев В.Д. Принципы адаптации живых организмов (экологический аспект). – Владивосток: 1996. – 384 с.
- Чернышев В.Д., Воронина Л.Г. Изменение числа устьиц на хвое ели аянской и пихты белокорой в зависимости от высоты над уровнем моря // Воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока. – Уссурийск, 1983. – С. 76–81.

УДК 581.5: 582.623.2: 581.44

© Н.А. Гашева

Биоморфологические и экологические особенности *Salix myrtilloides* L. из природного парка «Нумто»

Н.А. Гашева

ИПОС СО РАН, Тюмень, Россия
E-mail: nhob@mail.ru

The biomorphological and ecological features of a *Salix myrtilloides* L. from natural park «Numto»

N.A. Gasheva

Salix myrtilloides L. was investigated. It lives in a strip of the forest on a coast of the river Sjesyegan in natural park Numto. The park is located in northern part of the Tyumen area. *S. myrtilloides* in

these conditions is represented by low bushes (30-50 cm high). The stems, leaflets of all cormuses on ramus were measured. These ramuses are characterized as an axes of the third order of branching. The measurements were used for drawing up of 14 indexes. These indexes were used for realization of the Cluster Analysis. The indexes are the structural characteristics of cormuses. The cormuses form three groups, which differ by parameters of indexes. The cormuses of each group differ by a parity of leaflets quantity to length of a stem and by a parity of the sizes of the largest leaflets to length of a stem.

Salix myrtilloides L. (ива черничная) – это вид широкого распространения. Эта ива произрастает от южных частей тундры до северных частей степной зоны Евразии (Беляева и др., 2006). Встречается в России, в странах северо-западной Европы, в Монголии, Китае, Японии, Сев. Америке (Морозов, 1966; Коропачинский, Востовская, 2002). Однако, есть сведения (Валягина-Малютина, 2004), что этот вид нуждается в охране; ива черничная включена в последнее издание Красной книги Тверской области. Некоторые морфологические признаки этого вида неоднозначно представлены в разных литературных источниках. Можно было бы предположить, что такие различия объективны и объясняются изменчивостью, обычной для широко распространённых видов. Ещё Ч. Дарвин говорил, что: «Виды, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, господствующие, – те, которые широко расселены, наиболее широко рассеяны по своей области и наиболее богаты особями, – чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям, или, с моей точки зрения, зарождающимся видам» (Дарвин, 1987). Однако, будучи видом широкого распространения, ива черничная, как уже было сказано выше, всё же, не является господствующим видом, и, несмотря на «разноточения» по некоторым макроморфологическим признакам, воспринимается, в основном, как легко диагностируемый вид. Тем не менее, на некоторых территориях этот вид практически не изучался ни с морфологической, ни с экологической точек зрения. К таким территориям относится природный парк Нумто, административно расположенный в Ханты-Мансийском АО Тюменской области, а по природному зонированию – в южной части северной тайги. Растительные сообщества этой особо охраняемой природной территории всё ещё остаются недостаточно изученными, поскольку местность её, представленная, в основном, болотно-озерковыми геосистемами, труднопроходима. Поскольку *S. myrtilloides* считается болотным видом, можно было бы предположить, что на территории природного парка «Нумто» этот вид будет широко представлен. Однако, экспедиции, систематически проводимые Институтом проблем освоения Севера СО РАН, начиная с 1999 г., выявили, что преобладающими из рода *Salix* на территории парка являются виды ив *S. lapponum* L., *S. dasyclados* Wimm. и *S. phyllifolia* L., а растительные сообщества с участием *S. myrtilloides* встречаются редко. Поэтому была поставлена задача выявления и типизации таких растительных сообществ, изучения биоморфологических и некоторых экологических особенностей этого вида в разных типах растительных сообществ. По данным (1985 г) комплексного геоботанического исследования Тюменской области, растительные сообщества с участием ив встречаются реже в северной тайге (9,7%), чем в соседних подзонах редколесья и средней тайги (Ильина и др., 1985). Так, в средней тайге 19% выделенных типов растительных сообществ являются ивняками, а в подзоне редколесья – 25%. Наши исследования показали, что ивняки и ивосодержащие растительные сообщества приурочены к некоторым мезотрофным и эвтрофным болотам, а также к совершенно конкретным растительным сообществам заболоченных и некоторых прирусловых лесов. Большинство территорий парка заняты верховыми олиготрофными болотами, в которых ивы, будучи мезотрофами, не встречаются. Несмотря на то, что болотные комплексы составляют 63 % территории парка, менее 1/6 части этой заболоченной территории, т.е. около 10 % территории парка, могут быть представлены ивосодержащими болотными растительными сообществами. Леса занимают небольшую территорию парка. *S. myrtilloides* встречается в типах леса, наименее представленных здесь – в травяно-сфагновых кедровниках, узкие полосы которых встречаются вдоль рек (табл. 1). Проективное покрытие ивами в таких типах лесов – около 1%.

Биоморфологические особенности элементарных побегов *S. myrtilloides*, изучались на экземплярах, собранных 23 июля 2008 г. в кедрово-берёзовом травяно-сфагновом лесу на левом берегу реки Сэсыюган. Эта полоса леса шириной около 70 м, вытянутая вдоль берега реки, представляла собой второй экологический уровень от уреза воды. Третий экологический уровень был представлен заболоченным редколесьем (отдалённо расположенные деревья *Pinus sylvestris* L. на сфагново-багульниковом болоте; в переходной от леса полосе – заросли *Betula nana* L.). В пределах первого экологического уровня наблюдались заросли *Salix lapponum*, а в напочвенном покрове преобладал *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. На исследованном участке леса (500x50 м) было обнаружено 15 кустов ивы черничной, высотой около 30-50 см. Куст ивы черничной представляет собой симподиально ветвящуюся систему побегов с акротонно-мезотонным типом продольной симметрии (Жмылёв и др., 2005). Ветви не прутьевидные, отходят от стволика почти под прямым углом (Беляева и

Таблица 1. Характеристика растительных сообществ с участием ивы черничной в ландшафтных комплексах парка «Нумто»

Фитоценоз	Виды ив	Другие виды растительного сообщества	Место нахождения на территории парка
Кустарнич.- травяно- сфагновое, облесённое сосной и кедром болото	<i>S. lapponum</i> <i>S. myrtilloides</i>	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>P. sibirica</i> Du Tour, <i>Betula nana</i> L., <i>Ledum palustre</i> L., <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Scheuchzeria palustris</i> L., <i>Carex chordorhiza</i> Ehrh., <i>C. rostrata</i> Stokes., <i>C. rotundata</i> Wahlenb., <i>C. limosa</i> L., <i>C. canescens</i> L., <i>Drosera obovata</i> , <i>D. rotundifolia</i> , <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Comarum palustre</i> L., <i>Menyanthes trifoliata</i> L., <i>Naumburgia thyriflora</i> (L.) Reichenb., <i>Sphagnum</i> sp., <i>Dicranium</i> sp.	Мезотрофное бугорковатое болото в зоне заказного режима в юго-восточной части парка
Ерниково- ивово- травяно- сфагновое болото	<i>S. myrtilloides</i> <i>S. lapponum</i>	<i>Betula nana</i> L., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench, <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Vaccinium uliginosum</i> L.; <i>Menyanthes trifoliata</i> L., <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Carex chordorhiza</i> Ehrh., <i>C. rostrata</i> Stokes, <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sphagnum</i> sp.	Зона традиционного природопользования, долина р. Хорьеган
Ивняково- травяное болото	<i>S. dasyclados</i> <i>S. phylicifolia</i> <i>S. lapponum</i>	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench, <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Vaccinium uliginosum</i> L.; <i>Menyanthes trifoliata</i> L., <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Utricularia minor</i> L, <i>Carex rostrata</i> Stokes, <i>C. limosa</i> L., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sphagnum</i> sp.	Пересыхающее болото в зоне традиционного природопользования в долине р. Охтьеган.
Заболочен. березовый с кедром травяно- сфагновый лес	<i>S. myrtilloides</i>	<i>Betula pubescens</i> Ehrh., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar, <i>Betula nana</i> L., <i>Equisetum fluviatile</i> L., <i>Menyanthes trifoliata</i> L., <i>Comarum palustre</i> L., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench., <i>Sphagnum</i> sp.	Водораздельная территория в (63° 25' 30" с. ш. и 71° 37' 45" в. д.).
Кедрово- берёзовый травяно- сфагновый лес	<i>S. myrtilloides</i> <i>S. lapponum</i>	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar, <i>Betula nana</i> L., <i>Ledum palustre</i> L., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench., <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Equisetum fluviatile</i> L., <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin., <i>Dactylorhiza hebridensis</i> (Bilmortt) Aver., <i>Sphagnum</i> sp.	Вост. граница рекреационной зоны на левом берегу р. Казым. Левый берег р. Сэсюган, 1 км от устья
Ивняк хвоцево- сфагновый	<i>S. myrtilloides</i> <i>S. lapponum</i>	<i>Equisetum fluviatile</i> L., <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin.	Берег р. Палпайеган, сплавина; 63° 26' 117" с. ш. и 70° 37' 393" в. д.,

др., 2006). Для исследования производился отбор ветвей третьего порядка. Из этой системы побегов отчленились элементарные побеги. С помощью измерений и полученных из них индексов получали, соответственно, размерные и структурные характеристики побегов. Измерялась (в см) длина (L) и максимальная ширина (Wmx) каждой листовой пластинки, длина черешка (Lp), длина стебля (Lst), подсчитывалось количество листьев на каждом побеге (Nl) и определялось положение на стебле самого крупного листа (Slmx) (по порядку метамера, к которому принадлежит этот лист, начиная от верхушки побега). Из измерений составлялись индексы, характеризующие побеги по соотношению разных измерений:

1. отношение длины черешка самого крупного на побеге листа к длине его листовой пластинки (L_p/L_{lmx});
2. отношение длины черешка листа расположенного на середине побега к длине его листовой пластинки (L_p/L_{lme});
3. среднеарифметическое значение показателей отношения длины черешка к длине листовой пластинки (L_p/L_{lma});
4. отношение максимальной ширины листовой пластинки к её длине у самого крупного листа (W_{mx}/L_{lmx});

5. отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине у листа, расположенного на середине побега (W_{mx}/L_{lme});

6. среднеарифметическое значение показателей отношения максимальной ширины к длине листовой пластинки (W_{mx}/L_{lma});

7. отношение длины листовой пластинки самого крупного листа к длине стебля (L/Lst_{lmx});

8. отношение длины листовой пластинки у листа расположенного на середине побега к длине стебля (L/Lst_{lme});

9. отношение среднеарифметического значения длины листовой пластинки к длине стебля (L/Lst_{lma});

10. отношение максимальной ширины самого крупного листа к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lmx});

11. отношение максимальной ширины листа расположенного на середине к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lme});

12. отношение среднеарифметического значения длины листовой пластинки к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lme});

13. отношение длины стебля к количеству листьев на нём – коэффициент сгущения листьев на стебле (Lst/Nl).

Все эти отношения выражались в процентах. Измерены 52 побега, получены описательные статистики каждого показателя. Количество листьев на побеге изменяется от 5 до 15. Наибольшее количество побегов было с 9 листьями. Самые крупные листья, как правило, располагаются у второго или третьего метамера. Размер междуузлий и почек увеличивается от основания побега до его верхушки (акротонный тип продольной симметрии), однако последнее междуузлие (или несколько последних) и самая верхняя почка меньше предыдущей, поэтому мы и определяем тип продольной симметрии элементарных побегов ивы черничной как акротонно-мезотонный. Индексы использовали как многомерный комплекс признаков при проведении кластерного анализа для классификации побегов. Все побеги кластеризируются в три группы (рис. 1). Главное отличие этих групп – показатель сгущения листьев на стебле (Lst/Nl). У группы побегов с наиболее редко расположенными листьями ($Lst/Nl = 80\%$) самые крупные по абсолютному значению листья, но отношение размеров самого крупного листа таких побегов к длине стебля меньше, чем в двух других группах (кластер 1 на рис.). Группа побегов с наиболее густым расположением листьев на стебле ($Lst/Nl = 20\%$) имеет самые маленькие абсолютные размерные характеристики побегов, однако отношение размеров самого крупного на побеге листа к длине стебля достигает 95% (кластер 2 на рис. 1). Третья группа – промежуточная (кластер 3 на рис. 1). Такие характеристики, казалось бы, отражают возрастные стадии побегов: самые молодые – это побеги второго кластера, самые «взрослые» – в первом кластере. Однако, побеги, относящиеся к каждой из этой групп, занимают определённое место в побеговой системе исследованного вида ивы. Побеги первого кластера появляются из самых верхних почек прошлогоднего годичного побега и стремятся занять почти вертикальное положение. При рассмотрении системы побегов ивы черничной ясно видно, что побеги второго кластера происходят из нижних почек прошлогоднего годичного побега. Побеги промежуточной группы – наиболее многочисленные, появляются также из верхних почек прошлогоднего годичного побега, но пространственно располагаются по-другому; представляют собой типичный элементарный побег, характерный для *S. myrtilloides*.

Литература

Беляева И.В. и др. Ивы Урала: атлас-определитель. – Екатеринбург: УрОРАН, 2006. – 173 с.

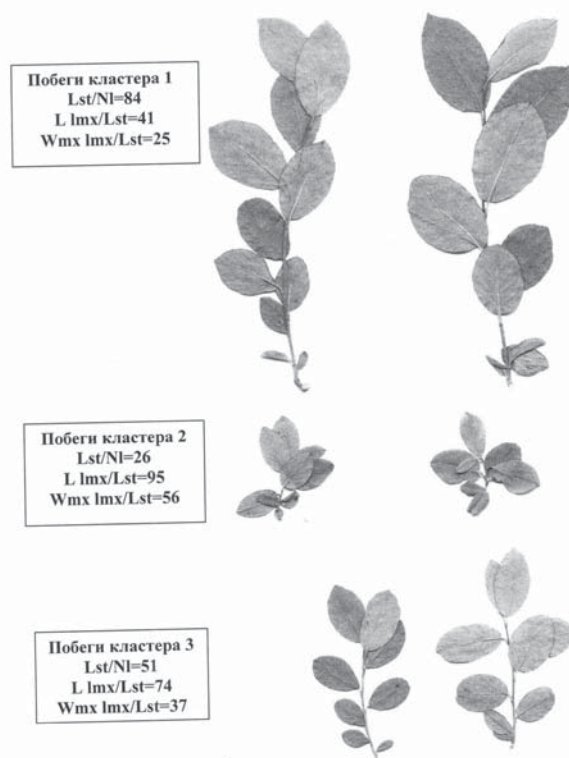


Рис. 1. Побеги *S. myrtilloides*, представляющие три группы побегов, отличающихся по структурным характеристикам.

- Валягина-Малютина Е.Т. Ивы европейской части России. Иллюстрированное пособие для работников лесного хозяйства. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 217 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора: Кн. Для учителя. – М.: Просвещение, 1986. – 383 с.
- Жмылёв П.Ю. и др. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. – М., 2005. – 256 с.
- Ильина И.С. и др. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. – Новосибирск: Наука, 1985. – 249 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.
- Морозов И.Р. Определитель ив СССР и их культура. – М.: Лесная промышленность, 1966. – 254 с.

УДК 582.477.6 - 145:581.132(234.851)

© Н.В. Герлинг

Морфология, анатомия и пигментный комплекс хвои видов р. *Juniperus* на Урале

Н.В. Герлинг

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН Сыктывкар, Россия
E-mail: Gerling1@rambler.ru

Morphology, anatomy and pigment complex of needles species g. *Juniperus* in the North Ural N.V. Gerling

The structure and pigmentary composition in the needles of *Juniperus communis* and *Juniperus sibirica*, growing on the European North-East is studied. *J. sibirica* has been presented by the life form elfin wood. In fir-tree association *J. communis* had the bush form. The *J. sibirica* had more developed integumentary tissue and smaller partial volume mesophyll, than *J. communis*. Needles *J. communis* contained more pigments, unlike other species.

Можжевельник обыкновенный и можжевельник сибирский относятся к одному из наиболее обширных родов сем. Cupressaceae (Ареалы ..., 1977). По мнению М.И. Исмаилова (1975)? представители рода *Juniperus* являются типично горными растениями, а образование равнинного вида (*J. communis* L.) является результатом интенсивного видообразования и экологической дифференциации можжевельников в период с плейстоцена и плейстоцена. Исследованиям морфо-анатомической структуры фотосинтетического аппарата *J. communis* и *J. sibirica* Burgsd. посвящены публикации Г.К. Долгой (1937), Н.В. Усенко (1984), Н.А. Михеевой (2002), С.Г. Князевой (2004), Р.А. Thomas et. al. (2007). Пигментному комплексу можжевельников посвящены единичные публикации (Харламова, 1998; Ходасевич, 1982).

Цель работы состояла в характеристике фотосинтетического аппарата видов рода *Juniperus*, произрастающих в разных экологических условиях таежной зоны.

Материал был собран в 2007 и 2008 гг. в еловых сообществах, на территории Ляльского лесозоологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН и в предгорьях и горных районах Северного Урала, в бассейне р. Илыч (рис. 1). Геоботаническое описание подлеска, травяно-кустарничкового ярусов фитоценозов проводили по методике (Полевая геоботаника, 1964). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Для определения массы хвои спиливали кусты можжевельника у основания стволиков, которые разделяли на фракции и высушивали. Для изучения морфо-структуры отбирали по 10 трехлетних побегов с разных особей каждой пробной площади. Для анатомических исследований побеги можжевельников фиксировались в растворе 70%-го спирта. Поперечные срезы хвои готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей. Содержание пигментов определяли в ацетоновых вытяжках на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония). На территории Ляльского стационара *J. communis* произрастал в ельнике чернично-сфагновом, где древостой образован *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh., высотой 15,6–21,8 м. Подлесок представлен *Rosa acicularis* Lindl. и *J. communis* L. В травяно-кустарничковом ярусе присутствуют *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Vaccinium myrtillus* L. Можжевельник обыкновенный, произрастающий под поло-



Рис. 1. Районы исследования: Ляльский лесозоологический стационар (62°17' с.ш., 50°40' в.д.) (А), предгорный район Северного Урала, в бассейне Верхней Печоры (62°03' с.ш., 58°28' в.д.) (Б), горный район Северного Урала, в бассейне Верхнего Илыча (63°09' с.ш., 59°01' в.д.) (В).

гом еловых фитоценозов, характеризовался жизненной формой куста. В предгорьях Урала можжевельник обыкновенный произрастал в ельнике долгомошном, образованном *Picea obovata* и *Betula pendula* Roth. высотой 18–20 м. В поясе березового криволеся доминировала *Betula tortuosa* Ledeb., в травяно-кустарничковом ярусе *Avenella flexuosa* (L.) Drey. и *Bistorta major* S.F. Gray. В поясе горных тундр единично встречались *Betula tortuosa*, деревья пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata*), в травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium myrtillus* L. и *Bistorta major* S.F. Gray. В гольцовом поясе среди россыпей камней произрастала *Vaccinium uliginosum* L. и кусты *J. sibirica*. Можжевельник сибирский на склонах Северного Урала был представлен разными жизненными формами – от прямостоячих кустов до куртин стлаников, занимающих обширные пространства склона. У можжевельника сибирского наблюдалось снижение массы стволиков и увеличение доли ассимиляционного аппарата в общей биомассе особи, по сравнению с *J. communis* (рис. 2). Хвоя можжевельника обыкновенного, произрастающего на территории стационара, сохраняется на побеге до 6 лет, в предгорьях до 7 лет. У можжевельника сибирского хвоя остается на побеге так-

же до 7 лет. Таким образом, в условиях гор срок жизни хвои можжевельника увеличивается.

В качестве основных признаков, отличающих можжевельник обыкновенный от сибирского, ботаниками признана длина и форма хвои, а также размер шишек (Коропачинский, Встовская, 2002; Adams, 2004). Хвоя можжевельника обыкновенного, произрастающего на территории стационара и предгорьях, составила 12.7–9.7 мм (рис. 3). Самая короткая хвоя была у *J. sibirica* (5.2 мм). Длина побега можжевельника обыкновенного больше, чем у можжевельника сибирского, однако охвоенность ниже. Эти виды различаются также по характеру прикрепления хвои к побегу; хвоя *J. communis* прикрепляется к побегу почти под прямым углом, а у *J. sibirica* под очень острым. Согласно данным Н.А. Михеевой (2005), длина хвои можжевельника обыкновенно-

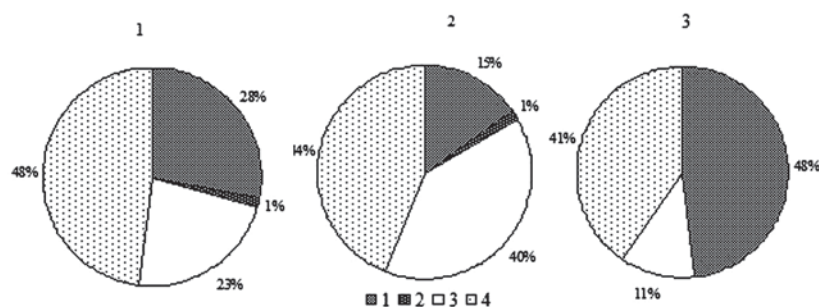


Рис. 2. Относительная масса (%) надземных органов *J. communis* в районе стационара (А), в предгорьях Северного Урала (Б) и *J. sibirica* в горах Северного Урала (В). 1 – хвоя живая, 2 – отмершая хвоя, 3 – ветки без хвои, 4 – стволики.

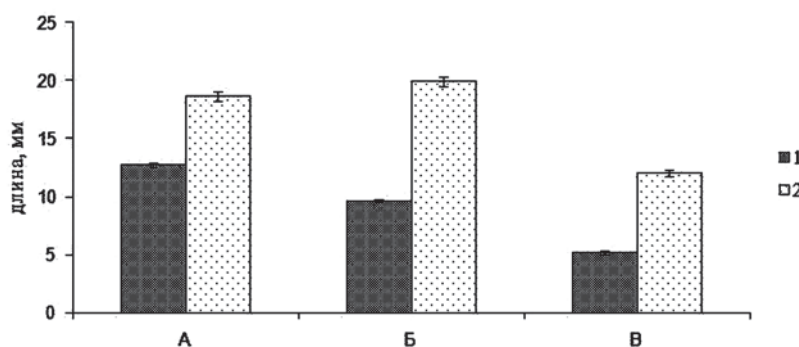


Рис. 3. Морфометрические характеристики *J. communis* в районе стационара (А), в предгорьях Северного Урала (Б) и *J. sibirica* в горах Северного Урала (В). 1 – длина хвоя, 2 – длина побега.

го на территории Томского лесоболотного стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в условиях суходола составляла 12.4 мм, а в условиях заболачивания 12.7 мм. У *J. communis* из Хибин длина хвоя составляла 7 мм, а у интродуцированных особей в питомнике Лесотехнической академии в Санкт-Петербурге увеличивалась до 9–11 мм (Долгая, 1937). Количественные характеристики анатомической структуры хвоя у рассматриваемых видов также различаются (табл. 1). Парциальный объем смоляного канала в хвое *J. sibirica* увеличивался в 3 раза по сравнению с *J. communis*. По изменению соотношения между проводящей системой и тканями листа можно судить об отношении вида к влаге. По классификации Н.Д. Нестерович и Т.Ф. Дерюгина (1986) оба вида можжевельника являются мезофитами, но *J. sibirica* ближе к гигромезофитам, а *J. communis* – к мезофитам, подобно лиственнице Гмелина. Парциальный объем мезофилла наименьший у *J. sibirica*, а наибольший у *J. communis*. Толщина покровных тканей можжевельника сибирского выше чем у можжевельника обыкновенного, при этом толщина слоя эпидермы с кутикулой превышает толщину гиподермы. У можжевельника обыкновенного в ельнике чернично-сфагновом гиподерма толще эпидермы, а в предгорьях эти показатели имеют сходные величины. Вероятно у *J. sibirica* усиление развития покровных и механических тканей в хвое обеспечивает ей защиту в условиях низких температурах. По данным R.S. Dodd и M.M. Poveda (2003), длинная цепь алканов в кутикулярном воске хвоя *J. communis* в Пиренеях, является адаптацией вида к снижению кутикулярной транспирации в период жаркого лета в низинах и низких температур на высокогорье. По данным З.К. Долгой (1937) у интродуцированных из Хибин особей можжевельника обыкновенного в питомник Лесотехнической академии наблюдается уменьшение кутикулярного слоя, толщины клеток эпидермы и слабое развитие гиподермы. Подобные изменения проявились и при интродукции *J. sibirica* из того же района, с той лишь разницей, что кутикула и эпидерма не претерпели изменений. Наибольшее содержание хлорофилла в хвое характерно для можжевельника обыкновенного, произрастающего на Ляльском стационаре (рис. 4), а в еловых сообществах в предгорьях Северного Урала. Минимальная концентрация пластидных

Таблица 1. Анатомические показатели хвоя *J. communis* и *J. sibirica* в разных экотопах

Показатель	<i>J. communis</i>		<i>J. sibirica</i>
	А**	Б	В
Площадь поперечного среза хвоя, мм ^{2*}	0.15±0.003	0.16±0.003	0.15±0.002
Парциальный объем (%): проводящего цилиндра смоляного канала мезофилла покровных тканей	8.4 ± 0.2 3.7 ± 0.4 61.2 ± 0.05 26.7 ± 0.09	9.0 ± 0.2 6.8 ± 0.3 60.4 ± 0.06 23.8 ± 0.13	8.5 ± 0.2 9.5 ± 0.3 53.3 ± 0.08 28.7 ± 0.1
Толщина эпидермы с кутикулой, мкм	12.5 ± 0.1	14.3 ± 0.1	18.8 ± 0.2
Толщина гиподермы, мкм	15.2 ± 0.2	14.2 ± 0.1	17.4 ± 0.2

* - среднее значение со стандартным отклонением.

** - см. обозначения на рис. 1.

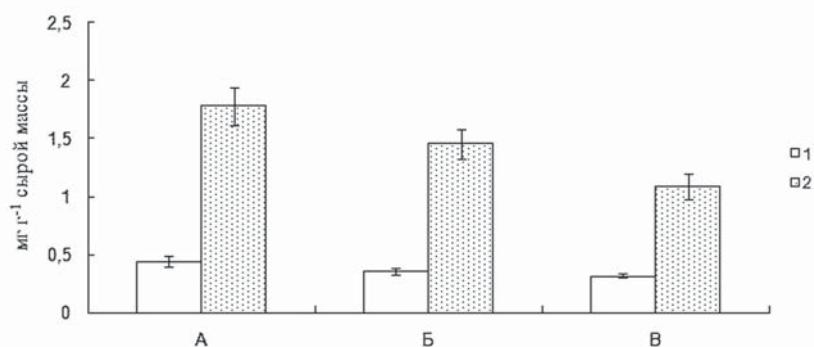


Рис. 4. Содержание каротиноидов (1) и суммы хлорофиллов (2) в хвое *J. communis* в районе стационара (А), в предгорьях Северного Урала (Б) и *J. sibirica* в горах Северного Урала (В).

пигментах выявлена у *J. sibirica*. Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам у *J. sibirica* составила 3,4, а у *J. communis* – 4,1. Возможно, что в горах при большой инсоляции усиливается защитная функция каротиноидов. По данным Э.В. Ходасевич (1982), в хвое можжевельника обыкновенного в среднем содержится 0,006 мг см⁻¹ суммы хлорофиллов.

Таким образом, снижение роста побегов и хвои, утолщение покровных тканей, снижение развития мезофилла и разное содержание пигментов в хвое отличает можжевельник сибирский. Это позволяет *J. sibirica* произрастать в условиях высокой инсоляции, сильных ветров и высокого снежного покрова в горах Урала.

Литература

- Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л., 1977. – №1. – 163 с.
- Горьшина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л., 1989. – 204 с.
- Долгая З.К. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников // Тр. Ленинградского о-ва естествоиспытателей. 1937. – Вып. 2. – С. 249–295.
- Исмаилов М.И. Можжевельники СССР (Ботанико-географическое и систематическое исследование рода *Juniperus* L. в связи с его происхождением и эволюцией): Автореф. дис. ... док. биол. наук. – Ташкент, 1975. – 31 с.
- Князева С.Г. Опыт применения многомерных методов для определения таксономического положения *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) // Бот. журн. 2004. – Т. 89. – № 2. С. 256–260.
- Козубов Г.М., Евдокимов А.М. Можжевельник в лесах Севера // Лесное хозяйство, 1965. – №1. – С. 57–69.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск, 2002. – С. 64–72.
- Михеева Н.А. Некоторые особенности морфологической изменчивости можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) в гидроморфных условиях произрастания // Бот. исслед. в Сибири. – Красноярск. 2002. – Вып. 10. С. 199–205.
- Михеева Н.А. Морфолого-анатомические и кариологические особенности можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) в гидроморфных и суходольных условиях произрастания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 2005. – 18 с.
- Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И. Структурные особенности листьев хвойных. – Минск, 1986. – 143 с.
- Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. – Хабаровск. 1984. – 270 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995. – 990 с.
- Харламова С.В. Внутрипопуляционная изменчивость можжевельника обыкновенного // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола, 1998. – С. 314–316.
- Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных (Онтогенетический аспект). Минск, 1982. – 199 с.
- Adams R.P. Junipers of the world: The genus *Juniperus*. Vancouver, B.C., Trafford Publ., 2004.
- Dodd R.S., Poveda M.M. Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis* // Biochem. Syst. Ecol., 2003. – № 31. – P. 1257–1270.
- Thomas P.A., El-Barghathi M. & Polwart A. Biological flora of the British Isles: *Juniperus communis* L. // Journal of Ecology 2007, 95. – P. 1404–1440.

УДК 582.475:581.4:57.017.3

© Н.В. Драган, Г.И. Драган, Н.М. Дойко

Некоторые особенности радиального прироста *Pinus sylvestris* L. в городских условиях

Н.В. Драган¹, Г.И. Драган², Н.М. Дойко¹¹Государственный дендрологический парк «Александрия» НАН Украины, Украина

E-mail dp.@magnus.kiev.ua

²Киевский областной институт последипломного образования педагогических кадров. Белая Церковь, Украина

E-mail cnp1@Kristti.Kiev.ua

Some of the features of the growth along the diameter of *Pinus sylvestris* L. in the city conditions

G.I.Dragan, N.V.Dragan, N.M.Doiko

There are reduced results of studying of the growth in the diameter of *Pinus sylvestris* L. in the city conditions. The high speed of the response of a pine on influence of stressful factors is revealed. Individual distinctions of reactions of a pine on damage by gas toxins are marked. Presence of certain tactics of survival of trees of a pine in stressful conditions is supposed.

Урбанизированная среда является неблагоприятной для подавляющего большинства древесных растений. Она служит источником многих видов стрессов, таких как вытаптывание, загрязнение грунтов тяжёлыми металлами, солями для ликвидации оледенения и др., атмосферы – различными газообразными оксидами и другими токсикантами (Флоров, 1998).

Следствием хронических стрессовых нагрузок является нарушение всех жизненных функций: снижение санитарно-оздоровительных свойств, ухудшение декоративности, сокращение продолжительности жизни растений.

В связи с этим большое распространение получили исследования по адаптации растений к негативным факторам существования в городе, выявление у них реакций, которые способствуют выживанию растений в экстремальных условиях, а также продлению их жизни (Зибцев, 1990; Илькун, 1978; Кулагин, 1980; Тарабрин, 1984). При этом под адаптациями понимают как кратковременные реакции ответы, так и генетические изменения, закреплённые природным отбором, которые обеспечивают стойкость к различным условиям внешней среды во время всего онтогенеза и обуславливают возможность существования отдельных индивидуумов и сохранения вида (Словарь ботанических терминов, 1984).

С 1996 г. нами изучались морфобиологические особенности *P. sylvestris* в условиях урбанизированной среды (Драган, 2005; Драган, Драган, 2005). В настоящей работе приводятся результаты исследований радиальных приростов *P. sylvestris* и их роль в адаптационной стратегии сосны в условиях города.

Известно, что дендрохронологические исследования применяются при индикации как природных так и антропогенных явлений (Ловелиус, 1979). В основу дендрохронологических исследований положен тот факт, что деревья, произрастающие в пределах небольшого района, величиной прироста сходно реагируют на изменения внешних условий. Годичное кольцо древесины, будучи показателем годичной ростовой активности дерева, как бы суммирует в величине абсолютного прироста воздействие погодных, экологических и внутренних организменных факторов на рост, что даёт возможность изучать реакции отдельных деревьев или их групп на воздействие каких-либо внешних факторов.

Исследования проводились в городе Белая Церковь Киевской области. Предметом исследований были городские внутриквартальные насаждения *P. sylvestris*, достигшие к моменту отбора проб 130-летнего возраста. Деревья сосны расположены по периметру церковного дворика, на высоком правом берегу реки Рось. Из факторов, неблагоприятно влияющих на жизнедеятельность сосны, следует отметить интенсивное вытаптывание и неблагоприятный гидрологический режим, влияние в прошлом промышленных выбросов заводов металлокерамики и химико-металлического, которые находились на расстоянии 250 и 500 м. Оба завода по характеру загрязнения относятся к очень вредным производствам. В настоящее время осталось 11 живых (от II до IV категорий состояния) и 4 свежесухостойных дерева. Таксационная характеристика насаждения: высота 12.5 ± 0.28 м, диаметр ствола на уровне 1.3 м – 42.4 ± 0.39 см, ширина проекции кроны – 4.6 ± 0.06 м.

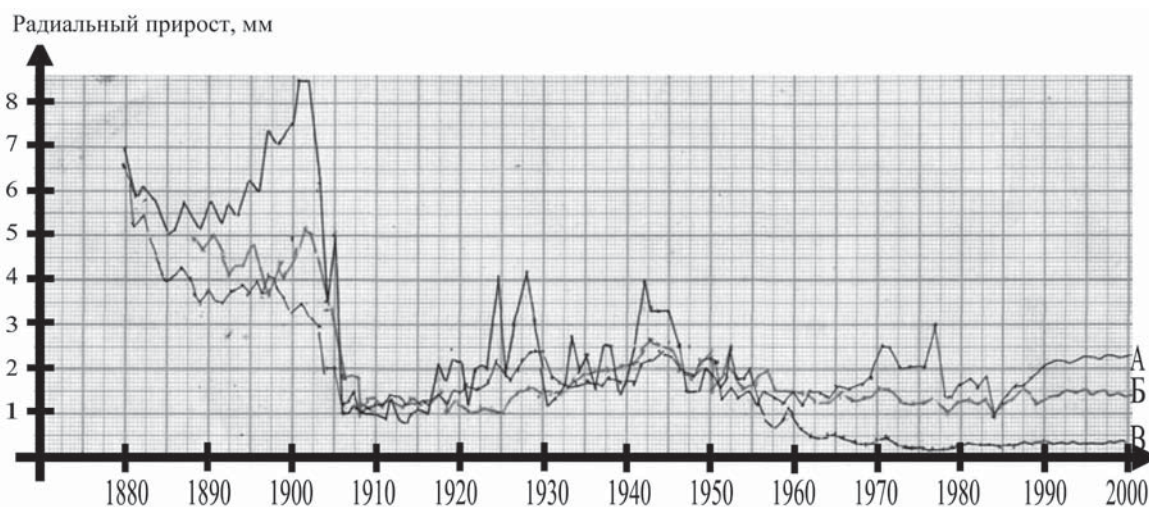


Рис. 1. Радиальный прирост у деревьев *P. sylvestris* разного жизненного состояния (А, Б – удовлетворительное, В – сухостой).

Образцы древесины для дендрохронологического анализа отбирали с помощью приростного бурава на высоте 1.3 м. Далее изучение кернов проводили согласно рекомендациям Н.В. Ловелиуса (1979). Измерение ширины годичных колец выполняли под микроскопом МБИ-3 в единицах шкалы окуляр-микрометра с точностью 0.05 мм. Измерения на кервах проводили от периферии к центру. Для получения более чётких границ поверхность образца смачивали глицерином с водой. Жизненное состояние растений определяли по шкале категорий состояния, принятой в лесной патологии (Санитарные правила в лесах Украины, 1995).

Изучение образцов древесины показало следующее. Все деревья сосны отреагировали на появление в среде промышленных фитотоксикантов более или менее резким сокращением радиальных приростов. По степени падения прироста нами выявлено три группы деревьев (Рис. 1). Первая группа деревьев (А) имела наименьшую величину годичных приростов в дострессовый период и характеризовалась наименее резким падением прироста (величина падения 2.5 мм). Для деревьев этой группы было характерным плавное, волнообразное варьирование (4 волны) приростов. При этом последние десятилетия отмечается также повышение годовых приростов. В настоящее время эти деревья относятся к наиболее жизнеспособным (II категория состояния).

Для деревьев второй группы (Б) был характерен более высокий уровень годичных приростов но и более резкое падение прироста под действием фитотоксикантов (около 4 мм). В дальнейшем динамика годичных приростов была относительно выравненной. Но в последнее десятилетие она была достоверно более низкой, чем у деревьев первой группы. В настоящее время эти деревья относятся к ослабленным, очень ослабленным и усыхающим (III-IV категории состояния).

Для деревьев третьей группы (В) с наибольшим радиальным приростом в дострессовый период было свойственно и наиболее резкое снижение радиального прироста («обвал» прироста) – 7.5 мм, совпавшее по времени с вводом в эксплуатацию завода. В последующие годы отмечалось несколько безуспешных попыток восстановления прироста. Экземпляры третьей группы, судя по общей амплитуде колебаний приростов, относились к очень реактивным типам. Для них также характерна длительная депрессия, когда уровень приростов снизился до критического – 0.05 мм (Ловелиус, 1979) и держался в таком состоянии несколько десятилетий. В настоящее время эти деревья относятся к свежесухостойным.

Результаты наших исследований приводят к ряду заключений:

- Для сосны характерна высокая скорость отклика на воздействие промышленных фитотоксикантов, это заметно по чёткой приуроченности зон падения радиального прироста к моменту ввода в эксплуатацию заводов химического профиля;
- Отмечаются групповые различия реакций сосны на повреждение фитотоксикантов;
- Наиболее устойчивыми и жизнеспособными оказались деревья, отличающиеся умеренными приростами в дострессовый период и возможно, поэтому, менее резкими реакциями прироста на стресс.
- Наименее жизнеспособными оказались деревья, характеризующиеся высоким уровнем радиальных приростов в дострессовый период, но и наиболее резкими реакциями на стресс.

Можно предположить, что различия в реакциях деревьев предопределены генетическими факторами. Очевидно, также можно говорить об определённых тактиках выживания деревьев в стрессовых условиях. Оптимальной явилась тактика, направленная на плавное снижение прироста и экономия имеющихся ресурсов у дерева.

Проведенные исследования свидетельствуют о существовании у сосны генетически обусловленных механизмов устойчивости к различным экстремальным техногенным факторам. Подтверждение этой особенности открывает возможности для целенаправленного селекционного процесса и создания стойких к факторам техногенной среды сосновых насаждений.

Литература

- Драган Н.В. Деякі особливості адаптації сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) до умов урбанізованого середовища // Проблеми збереження та збагачення біорізноманітності в умовах антропогенно зміненого середовища. – Дніпропетровськ, 2005. – С. 27–29.
- Драган Г.І., Драган Н.В. Некоторые особенности морфогенеза сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в связи с техногенным изменением ее среды обитания // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. – М., 2005. – С. 167–169.
- Зибцев С.В. Влияние загрязнения атмосферы выбросами тепловых электростанций на сосновые насаждения Левобережья УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1990. – 17 с.
- Илькун Г.М. Загрязнения атмосферы и растения. – Киев, 1978. – 246 с.
- Кулагин Ю.З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. – М., 1980. – 115 с.
- Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. – Л., 1979. – 230 с.
- Санітарні правила в лісах України. – Київ, 1995. – 19 с.
- Словарь ботанических терминов. – Киев, 1984. – 308 с.
- Тарабрин В.П. Природа устойчивости растений к промышленным эксгулатам // Адаптация растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск, 1984. – С. 90–97.
- Флоров А.К. Окружающая среда крупного города и жизнь растений в нём. – СПб., 1998. – 328 с.

УДК 674.038.1

© М.В. Ермакова

Пороки формы ствола и их связь с изменением плотности древесины у деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) первого класса возраста

М.В. Ермакова

Ботанический сад Уральского отделения РАН, 620134, г. Екатеринбург, Россия
E-mail: M58_07E@mail.ru

Defects of the form of a trunk and their link with change of density of wood for trees of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) of first class of age

M.V. Yermakova

The features of various defects of the form of a trunk of trees of Scotch pine of first class of age, growing in natural and artificial dendrocenosis are investigated. The characteristics of group of trees by an amount, type, site of violations and change of density of wood in longitudinal direction are placed. It is shown, that the greatest influence on violation of normal change of density of wood renders a combination of change of monopodial and violation of one-trunk of tree.

При изучении формирования дендроценозов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), одной из важнейших хвойных пород Уральского региона, необходима всесторонняя оценка всех их особенностей, включая имеющиеся пороки формы ствола (Вакин, Полубояринов, Соловьев, 1980). Пороки формы ствола, вызванные

действием абиотических и биотических факторов, по данным наших исследований, отмечаются у значительного числа (иногда до 60–70%) деревьев в естественных и искусственных (лесные культуры) дендроценозах сосны первого класса возраста лесной и лесостепной зоны Урала. Грубое механическое повреждение ствола в данном случае, не рассматривалось.

Оценку морфологических нарушений ствола сосны мы основывали на сравнении с биоморфологической архитектурной Rauh's моделью для рода *Pinus*, определяемой как: «модель дерева одноствольного, кронообразующего, поликарпического с пазушными соцветиями на ветвях кроны; формируется в результате ритмичного нарастания моноподиального ствола и ортотропных ветвей кроны» (Жмылев, Алексеев и др., 2002). Нами выделены следующие пороки формы ствола деревьев сосны первого класса возраста: нарушение моноподиальности ствола, когда происходит замена центрального одним из боковых побегов с переходом последнего на роль главного (смена побега) и нарушение одноствольности, когда имеются два или более побега, а центральный побег не выражен. Подобные пороки встречаются как по отдельности, так и в сочетании в различных частях ствола.

Особый интерес в данном случае представляют исследования характеристик деформации ствола, вызванной сосновым вертуном (*Melampsora pinitorqua* Rostr.), которые были проведены в 20–50-х гг. прошлого века П.Г. Трошаниным (1952). В его работах подробно рассмотрены характеристики 11 типов деформации стволиков, многие из которых, на наш взгляд схожи с теми, которые отмечены нами в естественных молодняках и искусственных дендроценозах сосны.

Возникает вопрос, какие пороки формы оказывают наиболее сильное воздействие на физические показатели древесины, в частности, на характер изменения базисной плотности (ρ_b) по стволу дерева в продольном направлении. Закономерности изменения $\rho_{b,по}$ стволу сосны в настоящее время достаточно хорошо изучены. Принято считать, что весь процесс формирования древесины контролируется кроной дерева. В зависимости от условий произрастания и особенностей строения кроны плотность в зоне кроны может уменьшаться или увеличиваться, по сравнению с комлевой частью. Однако, в молодняках сосны первого класса возраста, где это разделение еще достаточно четко не выражено, изменение плотности древесины в продольном направлении иное. Нашими предварительными исследованиями (Ермакова, 2007) установлено, что у деревьев, не имеющих повреждений, как в естественных, так и в искусственных дендроценозах возобновления, изменение ρ_b по стволу у сосны I класса возраста хорошо описывается уравнением 2-го порядка, при этом коэффициент детерминации (R^2), превышает величину 0,900.

В настоящей работе мы попытались осуществить на статистической основе методом кластерного анализа группировку деревьев сосны I класса возраста, выращенных в лесных культурах и естественных молодняках, по совокупности показателей: количество, тип, месторасположение пороков формы ствола и изменение ρ_b в продольном направлении по стволу от основания к вершине.

Согласно «Руководства...» (1968) участки, где производился отбор деревьев, располагались на территории Южнотаежного зауральского соснового и Лесостепного зауральского сосново-березового лесорастительных районов. В Южнотаежном (57°01' с.ш. 60°16' в.д.) деревья были отобраны в естественных молодняках (естественное возобновление) и на участке лесных культур (К 1), в Лесостепном зауральском (56°01' с.ш. 61°01' в.д.) – только на участке культур (К 2), поскольку здесь естественные молодняки отсутствовали. Общее количество деревьев с теми или иными пороками формы ствола составило в естественном возобновлении – 45, К 1 – 27 и К 2 – 30%. Всего методом случайной выборки было отобрано для исследований 55 деревьев в биологическом возрасте 9–14 лет, из них 27 без нарушений и 28 с различными пороками формы ствола.

Как в естественных, так и в искусственных дендроценозах, каждое отдельное дерево, естественно, имеет свои морфо-метрические характеристики, а кроме того, в нашем случае, они еще и несколько различались и по возрасту. Для сопоставимости при анализе качественных показателей брались данные, полученные в нижней, средней и верхней части ствола (табл. 1).

Отбор образцов древесины производился на общепринятых относительных таксационных высотах – 0, 1/4, 1/2 и 3/4 Н дерева, поскольку, как указывалось ранее (Маслаков, 1984) форма ствола – генотипически стабильный видовой признак, слабо связанный с размерами деревьев в молодняках и экологическими условиями их произрастания. Величины ρ_b в абсолютных значениях как у отдельных деревьев, так и по различным условиям произрастания, могут довольно заметно различаться. Для исключения этого при исследовании изменения плотности древесины использовались относительные показатели, выраженные в %, при этом ρ_b у основания (ρ_{b0}) принималось за 100%. Измерения величины ρ_b проводилось общепринятыми методами (Столяров, Полубояринов, Декастов, 1988)

У каждого дерева замерялись биометрические показатели: высота (Н) и диаметр на высоте груди ($D_{1,3м}$). Таксационные характеристики деревьев и абсолютные значения ρ_b приведены в табл. 2.

Таблица 1. Качественные показатели деревьев

Характеристика	Описание
Тип	1. Нет нарушений
	2. Нарушение моноподиальности (смена побега)
	3. Нарушение одноствольности (многовершинность)
	4. Сочетание нарушения моноподиальности и нарушения одноствольности
Месторасположение	1. Нет
	2. Верхняя часть
	3. Середина
	4. Нижняя часть
	5. Середина – верхняя часть
	6. Нижняя часть – верхняя часть
	7. Нижняя часть – середина
	8. Нижняя часть – середина – верхняя часть

Статистическая обработка всех полученных материалов велась с помощью пакета программ STATISTICA 6.

Первоначально группировку проводили с использованием различных мер сходства и правил объединения и строили дендрограммы (рис. 1, 2 и 3). В результате в качестве меры сходства принято евклидово расстояние, а для иерархического объединения кластеров – метод Уорда. Для контроля количество кластеров, выделенных на дендрограмме, закладывалось в кластер-анализ *k*-means с использованием опции первоначально максимальных расстояний между центрами кластеров. Воспроизводимость кластер-анализа, выполненного различными способами, считается одним из основных критериев качества группировки (Халафян, 2007).

По характеристикам количества, типа, места морфологических нарушений и величины % p_b на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты дерева деревья естественного возобновления разделились на 5, К 1 на 4 и К 2 на 3 кластера. Разница в количестве кластеров для естественного возобновления и лесных культур объясняется специфическими особенностями самих объектов. Подгруппы, которые просматриваются во всех кластерах, скорее всего, связаны с морфо-метрическими особенностями отдельных деревьев. По характеристикам нарушений и изменению плотности древесины ствола, выделить несколько отдельных групп деревьев (табл. 3).

Особенностью деревьев из естественного дендроценоза было наличие двух отдельных групп деревьев без нарушений. В одной группе от основания к вершине происходило значительное снижение p_b , а в другой это изменение было менее выраженным. Возможно это объясняется тем, что в свое время у деревьев также произошла единичная смена побега, которая в настоящее время уже нейтрализовалась, внешне не проявляется и может быть определена только на поперечных спилах мутовок. Подтверждением этому могут служить группы : 4, 5 в естественном возобновлении, 4 – в К 1 и 1 – в К 2. У деревьев этих групп отмечено от 1 до 3 (в

Таблица 2. Характеристика исследованных деревьев

Показатели	Статистики		
	Естественное	К 1	К 2
Деревья без пороков формы ствола			
Высота, см	271,7 ± 17,09	350,2 ± 19,07	528,1 ± 15,50
Д _{1,3 м} , см	2,7 ± 0,32	4,2 ± 0,39	4,4 ± 0,20
□ _{б о} , г/см ³	0,402 ± 0,0073	0,388 ± 0,0097	0,422 ± 0,0061
□ _{б н} , г/см ³	0,337 ± 0,0039	0,325 ± 0,0038	0,353 ± 0,0048
□ _{б н} , г/см ³	0,308 ± 0,0037	0,298 ± 0,0035	0,309 ± 0,0044
□ _{б н} , г/см ³	0,289 ± 0,0042	0,284 ± 0,0054	0,281 ± 0,0052
Деревья с пороками формы ствола			
Высота, см	246,1 ± 12,25	295,4 ± 12,16	453,7 ± 13,71
Д _{1,3 м} , см	2,1 ± 0,22	2,9 ± 0,24	4,0 ± 0,35
□ _{б о} , г/см ³	0,389 ± 0,0093	0,348 ± 0,0101	0,404 ± 0,0028
□ _{б н} , г/см ³	0,348 ± 0,0068	0,339 ± 0,0098	0,345 ± 0,0084
□ _{б н} , г/см ³	0,339 ± 0,0087	0,358 ± 0,0125	0,345 ± 0,0146
□ _{б н} , г/см ³	0,329 ± 0,0076	0,342 ± 0,0062	0,328 ± 0,0108

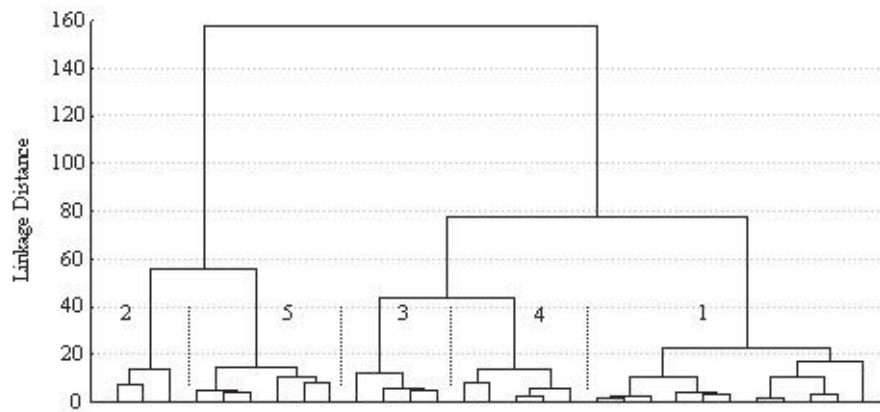


Рис. 1. Естественное насаждение. Дендрограмма объединения деревьев (1, 2 и т.д. – номера кластеров).

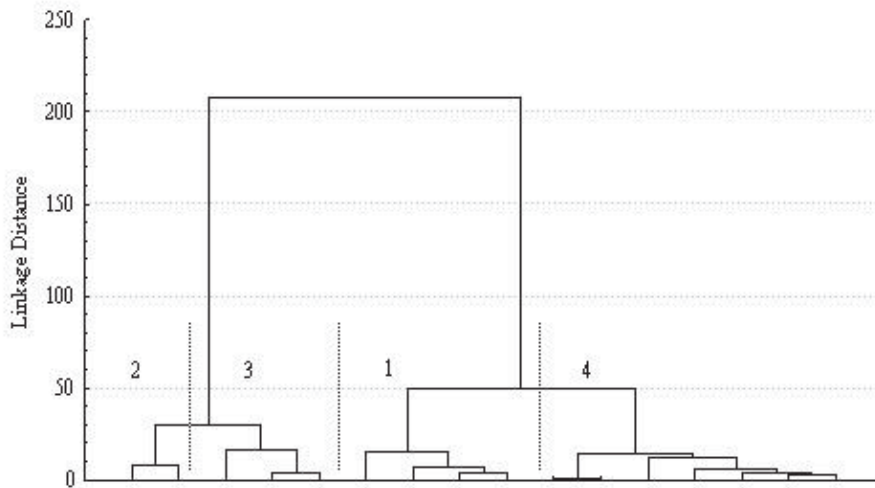


Рис. 2. Искусственное насаждение К 1. Дендрограмма объединения деревьев (1, 2 и т.д. – номера кластеров).

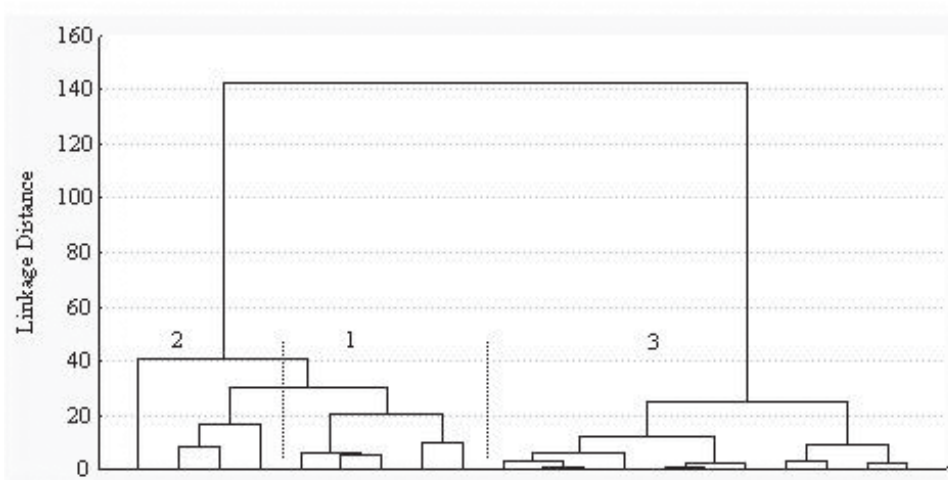


Рис. 3. Искусственное насаждение К 2. Дендрограмма объединения деревьев (1, 2 и т.д. – номера кластеров).

Таблица 3. Характеристика отдельных кластеров деревьев

№ кластера	Тип и месторасположение нарушений	Среднее количество нарушений на 1 дерево
Естественный дендроценоз		
1	Нет нарушений	0
2	Смена побега и нарушение одноствольности в нижней, на середине и в верхней части ствола	2,7
3	Нет нарушений	0
4	Смена побега в нижней или в верхней части ствола	1,6
5	Смена побега на середине или в верхней части ствола	1,7
К 1		
1	Нет нарушений	0
2	Смена побега и нарушение одноствольности в нижней части, середине и верхней части ствола	3,0
3	Смена побега и нарушение одноствольности на середине ствола	1,3
4	Смена побега в нижней или верхней части ствола	1,3
К 2		
1	Смена побега в нижней или на середине или в верхней части ствола	1,4
2	Смена побега и нарушение одноствольности в нижней, середине и верхней части ствола	2,0
3	нет нарушений	0

Таблица 4. Изменение плотности древесины в продольном направлении у деревьев отдельных кластеров

Н отн.	Естественное					К1				К2			
	№ кластера												
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4
Н0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Н1/4	85	99	80	80	87	97	97	80	87	87	88	82	91
Н1/2	80	93	70	72	86	97	112	72	80	77	81	71	90
Н3/4	74	96	63	71	82	96	103	67	77	69	76	65	89

среднем 1,4–1,7 на одно дерево) случаев смены побега в разных частях ствола, а характер изменения ρ_b близок к не имеющим повреждений. Внешний морфологический облик таких деревьев на момент их отбора практически нормализовался.

Наиболее сильное отклонение от нормального изменения ρ_b (табл.4) отмечено в тех группах, у деревьев которых отмечена неоднократная смена побега в разных частях ствола, которая сопровождается нарушением одноствольности (группа 2 в естественном возобновлении, 2-3 в К 1 и 2 в К 2). Именно такие деревья можно считать наиболее поврежденными. Из всего числа аномальных к наиболее поврежденным у естественного возобновления относилось 21, в К 1 – 42 и в К 2 – 33% деревьев.

По результатам исследований считаем возможным сделать следующие выводы:

1. Наибольшие нарушения физических свойств древесины деревьев сосны I класса возраста вызывает сочетание смены побега с нарушением одноствольности в различных частях ствола.
2. Деревья сосны, имеющие единичную смену побега в различных частях ствола, по физическим характеристикам древесины близки к деревьям не имеющим повреждений.
3. Деревья сосны I класса возраста, имеющие 1-2 смены побега, следует убирать только, если необходимо значительно уменьшить густоту насаждения, а в остальных случаях, особенно при недостаточном количестве деревьев, их можно оставлять.
4. Деревья, у которых наблюдается неоднократная смена побега и нарушение одноствольности, должны удаляться в обязательном порядке.

Литература

- Вакин А.Т., Полубояринов О.И., Соловьев В.А. Пороки древесины. – М., 1980. – 112 с.
 Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. – М., 2002. – 240 с

- Трошанин П.Г. Сосновый вертун и борьба с ним. – М–Л., 1952. – 46 с.
- Ермакова М.В. Плотность древесины деревьев, выращенных из тератоморфного посадочного материала // Матер. докладов Урало-Сибирской науч.-практ. конф. «Научно-промышленная политика и перспективы развития Урала и Сибири». – Екатеринбург, 2007. – С. 351.
- Руководство по проведению лесовосстановительных работ в государственном лесном фонде Урала. – М., 1968. – 101 с.
- Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. – М., 1984. – 168 с.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. – М., 2007. – 512 с.
- Столяров Д.П., Подубояринов О.И., Декатов А.А. Использование кернов древесины в лесоводственных исследованиях: Методические рекомендации. – Л., 1988. – 43 с.

УДК 581.4

© А.С. Коляда

Число и расположение листовых следов в листовых рубцах лиственных древесных растений Приморского края

А.С. Коляда

Уссурийский государственный педагогический институт, 692533 г. Уссурийск, Приморский край, Россия
E-mail: a.s.pinus@mail.ru

Number and arrangement of leaf traces in leaf scars of deciduous arboreal plants of Primorye Territory

A.S. Kolyada

Number and arrangement of leaf traces in leaf scars of deciduous arboreal plants of Primorye Territory is discussed in the paper. 55 species from 10 families have single leaf trace, 116 species from 14 families – 3 leaf traces, 4 species from 2 families – 5 leaf traces, 39 species from 12 families – numerous leaf traces. Single leaf trace is located in the centre of leaf scar mainly; three leaf traces – along middle line of the leaf scar or in its angles; numerous leaf traces are located along middle line of leaf scar or may form curved line or groups.

Сведения о морфологии древесных растений в зимний период могут найти применение в систематике растений (для разграничения видов) и лесном хозяйстве (ряд ресурсосведческих и лесостроительных работ – отведение лесосек для последующих рубок, заготовка лекарственного сырья – проводится в зимнее время).

Литература о морфологии надземных частей древесных растений Дальнего Востока в зимний период немногочисленна (Дуплищев, Гукова, 1993; Симонова и др., 1996; Коляда, Фролов, 2003 и др.).

Определение древесных растений в зимнее время проводится главным образом с использованием морфологических особенностей почек и покровных тканей ствола. Однако в ряде случаев особое значение приобретают признаки листового рубца, в т.ч. число и расположение листовых следов. Они могут служить дополнительными критериями при идентификации древесных растений. Листовые следы представляют собой остатки оборванных при листопаде проводящих пучков (Федоров и др., 1962).

У большинства древесных растений Дальнего Востока листовые следы отчетливо заметны, лишь у некоторых видов (*Robinia pseudoacacia* L.* , *Vitis amurensis* Rupr., *Abelia coreana* Nakai) они визуальны неразличимы.

Число листовых следов различно.

Один листовой след имеется у 55 видов древесных растений из семейств *Actinidiaceae* Hutch. (*Actinidia* Lindl.), *Ericaceae* Juss. (*Ledum* L., *Rhododendron* L., *Cassiope* D. Don, *Andromeda* L., *Chamaedaphne* Moench, *Arctous* (A. Gray) Niedenzu, *Vaccinium* L., *Oxycoccus* Hill., *Chimaphila* Pursh), *Empetraceae* S.F. Gray (*Empetrum* L.), *Diapensiaceae* Lindl. (*Diapensia* L.), *Euphorbiaceae* Juss. (*Securinega* Comm. ex Juss.), *Rosaceae* Juss.

* Латинские названия таксонов приводятся по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996).

(*Pentaphylloides* Duham., *Spiraea* L., *Prinsepia* Royle), *Fabaceae* Lindl. (*Caragana* Fabr., *Lespedeza* Michx.), *Celastraceae* R. Br. (*Euonymus* L.), *Solanaceae* Juss. (*Lycium* L.), *Thymelaeaceae* Juss. (*Daphne* L.).

Три листовых следа имеется у 116 видов семейств *Schisandraceae* Blume (*Schisandra* Michx.), *Aristolochiaceae* Juss. (*Aristolochia* L.), *Berberidaceae* Juss. (*Berberis* L.), *Betulaceae* S.F. Gray (*Betula* L.), *Salicaceae* Mirb. (*Chosenia* Nakai, *Salix* L.), *Ulmaceae* Mirb. (*Ulmus* L.), *Grossulariaceae* DC. (*Grossularia* Mill., *Ribes* L.), *Rosaceae* (*Physocarpus* Maxim., *Sorbaria* (Ser. ex DC.) A. Br., *Micromeles* Decne., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L., *Malus* Mill., *Pyrus* L., *Rubus* L., *Rosa* L., *Padus* Mill., *Cerasus* Mill., *Microcerasus* (Srach.) Webb, *Armeniaca* Scop., *Prunus* L.), *Fabaceae* (*Maackia* Rupr. et Maxim., *Amorpha* L.), *Aceraceae* Juss. (*Acer* L.), *Rhamnaceae* Juss. (*Rhamnus* L.), *Hydrangeaceae* Dum. (*Deutzia* Thunb., *Philadelphus* L.), *Cornaceae* Dum. (*Swida* Opiz), *Caprifoliaceae* Juss. (*Lonicera* L., *Weigela* Thunb., *Viburnum* L., *Sambucus* L.), *Myricaceae* Blume (*Myrica* L.).

Пять листовых следов имеется у 4 видов семейств *Rosaceae* (*Sorbus* L.), *Fabaceae* (*Pueraria* DC.).

Больше пяти листовых следов имеют 39 видов семейств *Menispermaceae* Juss. (*Menispermum* L.), *Fagaceae* Dum. (*Quercus* L.), *Betulaceae* (*Alnus* Mill., *Duschekia* Opiz, *Carpinus* L., *Corylus* L.), *Salicaceae* (*Populus* L., *Toisusu* Kimura), *Tiliaceae* Juss. (*Tilia* L.), *Moraceae* Link (*Morus* L.), *Rutaceae* Juss. (*Phellodendron* Rupr.), *Celastraceae* (*Celastrus* L.), *Vitaceae* Juss. (*Ampelopsis* Michx., *Parthenocissus* Planch.), *Araliaceae* Juss. (*Kalopanax* Miq., *Oplopanax* (Torr. et Gray) Miq., *Eleutherococcus* Maxim., *Aralia* L.), *Oleaceae* Hoffmgg. et Link (*Fraxinus* L., *Syringa* L., *Ligustrina* Rupr.), *Alangiaceae* A.P. de Candolle (*Alangium* Lam.).

Одиночный листовый след располагается в центре листового рубца, у некоторых видов он находится в верхней его части (*Euonymus*).

Если листовых следа три, они также, как правило, располагаются по средней линии листового рубца, нередко повторяя его форму (образуя, например, равнобедренный треугольник). Иногда они могут смещаться в верхнюю часть листового рубца (*Schisandra*). Наконец, у *Philadelphus*, *Sambucus* листовые следы расположены в углах обратнотреугольного листового рубца.

Пять листовых следов у *Sorbus* располагаются по средней линии угловидного листового рубца, у *Pueraria* их расположение иное – один листовый след находится в нижней части листового рубца, а четыре остальных образуют 2 группы, по 2 листовых следа в каждой, по боковым сторонам рубца.

Если листовые следы многочисленны (более пяти), их расположение может быть трех типов.

У представителей *Araliaceae* и *Alangiaceae* они располагаются по средней линии соответственно угловидного и подковообразного листовых рубцов.

У целого ряда видов более или менее многочисленные листовые следы образуют дуговидную линию либо формируют замкнутую окружность. Так, у представителей *Vitaceae* (*Ampelopsis*, *Parthenocissus*) листовые следы более крупные, число их небольшое (5-12), и они формируют почти замкнутую окружность. Это же наблюдается у *Morus alba* L., но у этого растения внутри окружности из листовых следов могут располагаться еще 1-2 следа.

Многочисленные мелкие листовые следы образуют слабоизогнутую линию у *Syringa* и *Ligustrina*. У *Fraxinus* линия листовых следов повторяет форму щитовидного листового рубца, но в верхней части эта линия может замыкаться, приобретая подковообразную форму или форму окружности. Это же свойственно видам *Celastrus*.

Листовые следы могут также располагаться в группах у представителей *Menispermum*, *Quercus*, *Alnus*, *Juglans*, *Carpinus*, *Corylus*, *Populus*, *Tilia*, *Phellodendron*. Число таких групп обычно 3. Число листовых следов в каждой группе варьирует от 1-2 до 4. У представителей *Quercus* число групп листовых следов может увеличиваться до 4.

Литература

- Дуплицев И.Т., Гукова А.С. Дендрология: Методические указания (ключи) по определению родов основных древесно-кустарниковых пород Дальнего Востока в безлистном состоянии для студентов факультета «Лесное и садово-парковое хозяйство» (специальность 3112). – Уссурийск, 1993. – 32 с.
- Коляда А.С., Фролов В.Д. Руководство по определению древесных растений Приморского края в зимний период (пособие для преподавателей биологии растений средней и высшей школы). – Уссурийск: Изд-во УГПИ, 2003. – 88 с.
- Симонова О.Н., Цыренова Д.Ю., Ваикулат П.Н. Определитель древесных растений окрестностей Хабаровска в зимнем состоянии. – Хабаровск: Хабаровский гос. пед. институт, 1996. – 27 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. – Л.: Наука, 1985–1989. – ТТ. 1–4. – СПб.: Наука, 1991–1996. – ТТ. 5–8.
- Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 352 с.

УДК 582.892

© А.И. Константинова

***Aralia* L. и *Pentapanax* Seem. (Araliaceae): вклад сравнительной карпологии в построение системы**

А.И. Константинова

МГУ им М.В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: al-konst@mail.ru

***Aralia* L. and *Pentapanax* Seem. (Araliaceae): a contribution of comparative carpology to the system construction**

A.I. Konstantinova

There are many carpological characters shared by species of the *Aralia-Pentapanax* complex. Nevertheless, fruits of *Aralia* significantly differ how *Pentapanax* not only in the stigmatic surface types (stylodia distinct or connate at base), but also in the «pyren» (endocarp and innermost mesocarp layers) peculiar characters. Our study more or less confirms subgeneric division of *Aralia* sensu Miquel (Wen, 1993, 2000). Therefore, data of carpology rather support the isolated status of *Pentapanax* group: «pyren» structural details of studied *Pentapanax* species significantly differ from the *Aralia* ones.

***Aralia* L.** Род *Aralia* представляет собой сложный комплекс видов, некоторым из которых в разное время придавали родовой статус (*Coudenbergia* Marchal, *Dimorphanthus* Miq., *Pentapanax* Seem., *Parapentapanax* Hutch., *Hunanioanax* C.J.Qi & T.R.Cao, *Megalopanax* Ekman). J. Wen (1993) пишет, что большинство перечисленных выше родов, хотя и были установлены на основании крайне ограниченного числа признаков, принимались последующими учёными без должной критической оценки, что и внесло значительную путаницу в систему этой группы. Однако и в настоящее время ситуацию исправить не удалось: границы *Aralia* то неоправданно расширяются и включают уже не только *Pentapanax*, но и *Panax* L., и монотипный *Sciadodendron* Griseb. (Wen, 2001), то, наоборот, резко сужаются до нескольких видов, родственных *A.racemosa* L. (Frodin, Gavaerts, 2003). Четких критериев, руководствуясь которыми можно было бы предложить внутри- и надродовую системы не существует, а данные молекулярной биологии, вопреки ожиданиям, сами по себе не смогли дать ключ к разрешению этой проблемы.

Линнеевская концепция рода оказалась слишком широка, поэтому многие следовавшие ей ранние авторы описали внутри *Aralia* много таксонов, выделенных затем в другие роды: *Cheirodendron* Nutt. ex Seem., *Fatsia* Decne. & Planch., *Oreopanax* Decne. & Planch., *Schefflera* J.R.Forst. & G.Forst. (Wen, 1993). Другая, более «узкая» концепция рода принадлежит F.A.G. Miquel – ей следовало подавляющее большинство изучавших *Aralia* ботаников (Seemann, 1868, Harms, 1896, 1898; Li, 1942; Hoo & Tseng, 1965). H.Harms (1896) на основании прежде всего признаков соцветий различал внутри *Aralia* 6 секций: *Anomalaе*, *Arborescentes*, *Capituligerae* (головчатые соцветия), *Genuinae*, *Humiles*, *Nanae*. Hoo & Tseng (1965) разделили секцию *Arborescentes* на 2 – *Arborescentes* и *Digitatipanicula* (последняя выделена на основании отсутствия главной удлиняющейся оси соцветия). J. Wen (1993) сочла *Capituligerae* и *Digitatipanicula* бифилетичными, так как головчатые соцветия и соцветия, лишённые главной удлиняющейся оси возникали внутри *Aralia*, с ее точки зрения, по меньшей мере дважды и независимо. Примечательно, что, в отличие от Линнея, по мнению J. Wen злоупотребившего репродуктивными признаками (Wen, 1993, p. 48), современные систематики зачастую совсем выпускают их из поля своего зрения; так, представленная самой Wen в этой же работе таблица с 6 секциями и 12 различающими их характеристиками не содержит ни одного признака цветка или плода. По нашему мнению, нельзя пытаться исправить ситуацию, не прибегая к анализу признаков репродуктивной сферы. Мы никак не можем согласиться с утверждением J. Wen о константности признаков цветка, и, соответственно, плода внутри целого семейства (Wen, 1993, p.48), так как наши работы продемонстрировали как раз исключительный их полиморфизм в рамках многих крупнейших родов Аралиевых, таких как *Schefflera* s.l. и *Polyscias* J.R.Forst. & G.Forst. s.l. (Константинова, 2003, 2005, 2008; Konstantinova, 2008). По нашему глубокому убеждению, при попытке построить систему как раз недооценка репродуктивных признаков, протекающая из чрезмерно упрощенного подхода к их анализу, ведет к весьма плачевным результатам.

Сама J. Wen рассматривает в рамках *Aralia* sensu Miquel сначала 6 (1993), а затем 5 (2000) секций, перенеся *A.hispida* Vent. из секции *Hispidae* в состав секции *Dimorphanthus*. Для удобства изложения материалов ис-

следования мы возьмем за основу систему 1993 г. *Aralia* sect. *Aralia* (Wen et al., 1998) включает 2 секции sensu Harms: *Aralia* sect. *Aralia* (*A.cachemirica* Decne., *A.californica* S.Watson, *A.cordata* Thunb., *A.racemosa*) и *Aralia* sect. *Anomalae* (*A.apioides* Hand.-Mazz., *A.fargesii* Franch., *A.glabra* Matsum., *A.henryi* Harms). Виды последней объединяют вместе по признаку отсутствия главной оси соцветия; из изученных нами к этой расширенной в объеме типовой секции относятся только *A.californica* и *A.cordata*. Наиболее полно в данной работе представлена *Aralia* sect. *Dimorphanthus* (*A.armata* (Wall. ex G.Don) Seem., *A.chinensis* L., *A.thomsonii* Seem. ex C.B.Clarke, *A.debilis* J.Wen, *A.bipinnata* Blanco, *A.searelliana* Dunn, *A.merrillii* C.B.Shang, *A.spinosa* L., *A.vietnamensis* Ha), и по одному виду представляют такие секции, как *Humiles* (*A.humilis* Cav.), *Nanae* (*A.nudicaulis* L.), *Hispidae* (*A.hispida*).

Pentapanax Seem. В. Seemann (1868) описал *Pentapanax* в составе 5 азиатских видов (*P.leschenaultii* (DC.) Seem., *P.parasiticus* (D.Don) Seem., *P.racemosus* Seem., *P.subcordatus* (Wall. ex G.Don) Seem., *P.umbellatus* Seem.) *P.umbellatus* впоследствии был включен в состав *P.leschenaultii* как его разновидность – *P.leschenaultii* var. *umbellatus* (Seem.) C.B.Clarke, однако и эта разновидность была позже признана несуществующей, как и сам вид *P.leschenaultii*, помещенный в состав полиморфного *P.fragrans* (D.Don) Ha (Ха Тхи Зунг и др., 1975). Н. Harms (1898) разделил *Pentapanax* на 2 секции – *Racemosae* и *Umbellatae* по признаку строения соцветий. Система, предложенная Ха Тхи Зунг, И.В. Грушвицким и Н.Т. Скворцовой (1975) также разделяет *Pentapanax* на 2 секции – *Racemosae* (*P.subcordatus*, *P.racemosus*) и *Pentapanax* с 2 подсекциями – subsect. *Pentapanax* (9 видов) и subsect. *Tripinnatae* (4 вида). Подсекции были выделены на основании степени расчлененности листовой пластинки и числа гнезд завязи.

Pentapanax в составе приблизительно 22 видов (Shang, Lowry, 2007) обладает дизъюнктивным ареалом с азиатским (sect. *Racemosae*; sect. *Pentapanax*, subsect. *Pentapanax*) и южноамериканским (subsect. *Tripinnatae*) центрами распространения (Ха Тхи Зунг и др., 1975). Мы исследовали плоды 5 азиатских видов рода *Pentapanax*: *P.fragrans*, *P.racemosus*, *P.verticillatus* Dunn, *P.henryi* Harms и *P.parasiticus*.

Различия *Aralia* и *Pentapanax*. Li (1942) отличал *Aralia* от *Pentapanax* по ряду признаков, таких как: 1) жизненная форма (травы, кустарники или небольшие деревья видов *Aralia* / деревья и крупные кустарники (иногда лазящие) видов *Pentapanax*); 2) форма листьев (листья перистые до 3-перистых у *Aralia* / просто перистые с 3–9 листочками у *Pentapanax*); 3) форма соцветий (зонтиковвидные, собранные в метелки, кисти или сложные зонтики у *Aralia* / кистевидные или зонтиковвидные, собранные в метельчатые кисти или сложные зонтики у *Pentapanax*); 4) число гнезд завязи (завязь от 2-до 5-гнездной у *Aralia* / 5-, но иногда 7–8-гнездная у *Pentapanax*); 5) степень срастания стилодиев (стилодии отдельные или слегка сросшиеся в основании у *Aralia* / стилодии сросшиеся или свободные более чем на половину длины у *Pentapanax*). Однако, по мнению J. Wen (1993), ни один из вышеперечисленных признаков не может эффективно различить эти «роды».

Позднее С.В. Shang и Х.Р. Lee обсудили и другие различия (Wen, 1993): 1) характер почек, из которых развиваются соцветия (цветочные у *Pentapanax* и смешанные у *Aralia*), 2) остающиеся (*Pentapanax*) / опадающие (*Aralia*) кроющие листья соцветия, 3) почти полное отсутствие (*Pentapanax*) / наличие заметных (*Aralia*) прилистников, а также 4) габитус (деревянистый «невооруженный» у *Pentapanax* и деревянистый «вооруженный» или травянистый у *Aralia*). Среди комплексов из 4 различающих эти роды признаков, Wen, однако, почему-то анализирует только два – первый и последний, доказывая, что и они здесь «не работают».

Между тем С.В. Shang во «Флоре Китая» (Shang, Lowry, 2007) продолжает утверждать, что *Pentapanax* хорошо отличает и наличие многочисленных остающихся брактеей вокруг цветочной, а не смешанной почки, и неколючий ствол, и 1(-3)-перистые листья (в отличие от обычно 2-4-перистых у *Aralia*). Однако большинство молекулярно-филогенетических исследований (Wen, 2000, 2001) и базирующихся на них современных ревизий (Frodin, Govaerts, 2003) трактует членов *Pentapanax* как секцию внутри *Aralia* – интерпретация, близкая Р.Р. Lowry II – второму автору обработки китайских *Araliaceae* (Shang, Lowry, 2007).

Карпологические особенности *Aralia* и *Pentapanax*. Таким образом, вопрос о целесообразности понижения *Pentapanax* как отдельного самостоятельного рода остается открытым. Исходя из сказанного выше ясно, что макроморфологические признаки, используемые для диагностики видов, уже бессильны прояснить ситуацию. В качестве примера рассмотрим характерные особенности расположения воспринимающей пыльцу рыльцевой поверхности – на отдельных стилодиях или стилодиях, сросшихся в основании в более или менее протяженный столбик. Конечно, по одному этому признаку нельзя провести границу между *Aralia* и *Pentapanax*. У исследованных нами представителей *Aralia* встречаются как полностью отдельные от основания стилодии (*A.armata*, *A.montana*, *A.thomsonii*, *A.searelliana*, *A.vietnamensis*, *A.bipinnata*, *A.merrillii*), так и стилодии, сросшиеся при самом основании (*A.debilis*), или на 1/3 своей длины (*A.chinensis*, *A.spinosa*), или даже до середины (*A.californica* и *A.cordata*). *Pentapanax racemosus* также имеет стилодии, сросшиеся на 1/3 своей длины, а *P.fragrans* – до середины. Однако интересно, что отмечен-

ные нами у *P.henryi* и *P.verticillatus* стилодии, почти полностью сросшиеся в единый столбик, у видов *Aralia* не встретились вовсе.

По-прежнему малоисследованной остается анатомия вегетативных и, в особенности, репродуктивных органов *Aralia* и *Pentapanax*, а вес этих признаков для таксономии неизвестным. Поэтому в настоящей работе автор делает попытку восполнить этот пробел краткой характеристикой анатомо-карпологических особенностей этих родов. В отличие от плодов многих других представителей семейства *Araliaceae* плоды *Aralia* представляются достаточно высоко специализированными: они формируются на базе обычно только 5 (редко 6 – Shang, Lowty, 2007) плодолистиков и характеризуются упорядоченным расположением дериватов проводящих пучков, а также достаточно четкой связью между элементами проводящей и секреторной систем. Эти отличия представляются тем значительнее, чем больше мы знакомимся с особенностями карпологии других крупнейших родов Аралиевых, к примеру, *Schefflera* или *Polyscias*. У плодов *Polyscias* число плодолистиков в норме колеблется от 2 до 5, а у *Schefflera* – от 2 до 70–80 (если, конечно, включать в состав этого рода *Didymopanax* и *Tupidanthus*, как это практикуется современными систематиками (Frodin, Govaerts, 2003)), а секреторные каналы на поперечных срезах беспорядочно разбросаны в толще перикарпия, не обнаруживая никакой видимой связи с проводящей системой. Факт существования у *Pentapanax* более широкой, чем у *Aralia*, амплитуды варьирования числа карпелл (от 5 до 7–8) может отчасти подтвердить предположение о будущей эволюционной древности этого рода (Ха Тхи Зунг и др., 1975). Однако наибольший интерес представляет строение внутренней, одревесневшей части плодолистиков, сложенной их внутренней эпидермой (эндокарпием) и, в ряде случаев, прилегающей к ней зоной мезокарпия – так называемой «косточки» (Тихомиров, Константинова, 1995, 2000). Косточка многих видов *Aralia* имеет весьма специфическую форму [с тремя резкими выступами на дистальном (наиболее удаленном от поверхности плода) полюсе и двумя менее выступающими – на проксимальном (*A.armata*, *A.chinensis*, *A.vietnamensis* и др.), либо с характерными расширенными участками из одревесневших клеток мезокарпия между этими полюсами (*A.bipinnata*, *A.merrillii*)], а порой и сложена специфически механическими клетками. Попытка сравнения анатомических особенностей строения этой зоны перикарпия у видов *Aralia* из состава разных секций привела нас к следующим выводам:

Виды секции *Dimorphanthus* характеризуются сходным строением косточек – на поперечном срезе обыкновенно с неровным внешним и правильным внутренним контурами. Но основное их отличие от косточек в плодах видов других секций – особые удлиненные клетки мезо-эндокарпия, извилистые в очертаниях и с мощными одревесневшими, обильно пронизанными порами оболочками. У ряда видов этой группы (*A.armata*, *A.chinensis*, *A.thomsonii*, *A.debilis*, *A.searelliana*, *A.spinosa*, *A.vietnamensis*) косточки на дистальных полюсах образуют по 3 заметных выступа за счёт комплексов клеток мезо-эндокарпия. У других (*A.bipinnata*, *A.merrillii*) часть клеток мезокарпия одревесневает в значительной степени и мощная косточка глубоко вдаётся в сочную часть мезокарпия своими лопастями. У *A.spinosa* внешние очертания косточки неровные, но заметных выступов или лопастей она не образует.

Похожее между собой строение, резко отличное от строения косточек видов секции *Dimorphanthus*, обнаруживают косточки плодов трех секций *Aralia* – *Aralia*, *Nanae* и *Humiles*. В перикарпии видов из этих групп отсутствуют специфические извилистые удлиненные клетки мезо-эндокарпия, а сама достаточно мощная косточка сложена обычными волокнами, ориентированными преимущественно перпендикулярно относительно продольной оси плода. Косточки плодов *A.californica* и *A.cordata* из секции *Aralia* обнаруживают между собой значительное сходство – более или менее правильные овальные очертания с параллельными контурами внешней и внутренней поверхностей на поперечном срезе. Очень близка к ним по строению косточка *A.nudicaulis* – единственного представителя секции *Nanae*. К близкому типу можно также отнести косточку, принадлежащую *A.humilis* (секция *Humiles*) – её отличие состоит в общих неровных очертаниях последней, нередко принимающей Т-образную форму (расширение на проксимальном полюсе).

Совершенно особый тип внутренней одревесневшей части перикарпия представлен *A.hispida* (секция *Hispida*). Косточка плодов этого вида имеет в качестве внешней обкладки укороченные и извилистые волокна мезо-эндокарпия, сходные с теми, которые свойственны представителям секции *Dimorphanthus*, но, в отличие от видов последней, внешний контур этих косточек б.м. ровный и обычно параллелен внутреннему. Наличие специфических механических клеток неправильной формы во внешних слоях косточки может свидетельствовать о близости *A.hispida* к представителям секции *Dimorphanthus*, отчасти поддерживая данные молекулярных исследований (Wen, 2000).

Необходимо с удовлетворением отметить нечастое совпадение внутриродовой системы, построенной на базе молекулярных и макроморфологических данных без учёта признаков анатомии плода, с карпологическими данными, собранными с целью эту систему пересмотреть. Такая хорошая «работа» признака строения внутренней одревесневшей части перикарпия в рамках рода *Aralia* говорит о необходимости дополнительных исследований и, возможно, придания ему определенного таксономического веса, а также свидетель-

ствует о его потенциальной значимости для разделения родов *Aralia* и *Pentapanax*. И действительно, на всех изученных нами поперечных срезах плодов видов *Aralia* мощность косточки достаточно велика (5-8 слоев волокон эндокарпия и, нередко, дополнительные комплексы клеток мезокарпия), широкопросветные волокна хорошо одревесневают, а очертания, как правило, определены четко и внутренний контур обычно ровный. Напротив, у зрелых плодов видов рода *Pentapanax* косточка очень тонкая (2-4 слоев эндокарпия без элементов мезокарпического происхождения), составляющие её узкопросветные волокна слабоодревесневшие, а очертания, вероятно в связи с сочной и «мягкой» консистенцией перикарпия, всегда неровные. Если эти существенные различия, которые необходимо проверить на более обширном материале, подтвердятся, то, возможно, это даст в руки исследователей надёжные карпологические признаки, в комплексе с другими характеристиками отличающие *Pentapanax* от *Aralia*.

Итак, существующие различия в макроморфологических признаках, известных из литературы (Li, 1942; Wen, 1993; Shang, Lowry, 2007) и проверенных нами в настоящем исследовании (отсутствие у представителей *Aralia* цельных столбиков, характерных для некоторых видов *Pentapanax*), а также значительные различия в анатомических признаках строения перикарпия (форма, мощность, структура и степень лигнификации косточки) не позволяют, на наш взгляд, уверенно говорить о целесообразности включения *Pentapanax* в состав *Aralia*.

Автор приносит глубокую благодарность М.С. Романову и Е.С. Романовой за плоды *A.cordata* (о. Кунашир, октябрь 2007), а также Е.С. Романовой за ценные материалы по роду *Pentapanax* (KUN).

Литература

- Константинова А.И. Карпологическое разнообразие в рамках родов *Polyscias* и *Schefflera* (Araliaceae) и его отражение в систематике этих таксонов // Доклады ТСХА. 2003. – Вып. 275. – С. 20–24.
- Константинова А.И. Структурное разнообразие димерных плодов ряда представителей семейства Araliaceae // Доклады ТСХА. 2005. – Вып. 277. – С. 364–367.
- Константинова А.И. Основные карпологические признаки, используемые для систематики Araliaceae // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений // Матер. Междунар. Конф., посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сб. науч. статей. – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – С. 198–203.
- Konstantinova A.I. Fruit structure of *Schefflera*: a contribution of comparative carpology to the system of the largest genus of Araliaceae // VI Intern. Symp. on Apiales (June, 25–27, Moscow, Russia). 2008. – P. 54–58.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода *Umbelliferae–Hydrocotyloideae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. – Т.100. – Вып. 6. – С.61–73.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Семейство Ариáceе (Umbelliferae) // Сравнительная анатомия семян. Т.6: Двудольные. Rosidae II. – СПб., 2000. – С. 342–360.
- Ха Тхи Зунг, Грушвицкий И.В., Скворцова Н.Т. Результаты сравнительно-морфологического изучения рода *Pentapanax* Seem. (Сем. Araliaceae) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. – Л.: Наука. 1975. – С. 50–79.
- Harms H. Zur Kenntnis der Gattungen *Aralia* und *Panax* // Bot. Jahrb. Syst. 1896. – Vol. 23. – P. 1–23.
- Harms H. Fam. Araliaceae. // Engler A., Prantl K. (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Engelmann. 1898. – Т. 3. – Abt. 8. – S. 1–62.
- Hoo G. & Tseng C.J. Contributions to the Araliaceae of China // Acta Phytotaxon. Sin. Suppl. 1. 1965. – P. 129–176.
- Hutchinson J. The genera of flowering plants. – London: Oxford Univ. Press. 1967. – Vol.2. – P. 52–81.
- Frodin D. G., Govaerts R. World checklist and bibliography of *Araliaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew. 2003. – 444 p.
- Li H. The *Araliaceae* of China // Sargentia. 1942. – Vol. 2. – P. 1–134.
- Seemann B. Revision of the natural order *Hederaceae*. – London: L. Reeve & Co. 1868. – 107 p.
- Shang, C.B., Lowry P.P. II. *Araliaceae* // Flora of China. 2007. – Vol. 13. – P. 435–491.
- Wen J. Generic delimitation of *Aralia* (Araliaceae) // Brittonia. 1993. – Vol. 45. – № 1. – P. 47–55.
- Wen J., Shi S., Jansen R.K., Zimmer E.A. Phylogeny and biogeography of *Aralia* sect. *Aralia* (Araliaceae) // Amer. Journ. Bot. 1998. – Vol. 85. – № 6. – P. 866–875.
- Wen J. Internal transcribed spacer phylogeny of the Asian and Eastern North American disjunct *Aralia* sect. *Dimorphanthus* (Araliaceae) and its biogeographic implications // Intern. Journ. of Plant Sciences. 2000. – Vol. 161. – P. 959–966.
- Wen J. Evolution of the *Aralia–Panax* complex (Araliaceae) as inferred from nuclear ribosomal its sequences // Edinb. Journ. Bot. 2001. – Vol. 58. – № 2. – P. 243–257.

УДК 58:561:581.48:551.794

© В.Л. Кошкарлова, А.Д. Кошкарлов

Морфологические особенности голоценовых женских генеративных органов некоторых видов древесных растений рода *Pinus* (Pinaceae)В.Л. Кошкарлова¹, А.Д. Кошкарлов²¹Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

E-mail: avkashkara@akadem.ru

²Красноярский государственный педагогический университет им. В.П.Астафьева, Красноярск, Россия

E-mail: avkashkara@akadem.ru

Morphological features of Holocene female generative organs of some species of arboreal plants of genera *Pinus* (Pinaceae)

V.L. Koshkarova, A.D. Koshkarov

Morphological features of Holocene female generative organs of some species of arboreal *Pinus* species (Pinaceae) were studied. The comparison with fossil taxa with modern ones is carried out. Definition of a specific belonging of mineral vegetative objects allows to establish specific structure of Holocene vegetative communities and conditions of their existence.

Род *Pinus* включает около 100 видов вечнозеленых деревьев, реже кустарников, широко распространенных на равнинах умеренной зоны и в горных областях субтропической зоны Северного полушария. В России произрастает более 10 видов, в Сибири — три, которые указываются для плейстоцена и голоцена. Пыльцу рода находят в отложениях, датированных юрским временем; шишки *Pinus* известны с палеоцена, семена — с олигоцена.

Морфологически изучены голоценовые женские генеративные органы *Pinus sibirica* DuTour, *Pinus pumila* (Pall.) Regel и *Pinus sylvestris* L., извлеченных из голоценовых отложений бореальной зоны Средней Сибири. Проведено сравнение ископаемых объектов с таковыми современными, любезно предоставленными д.г.-м.н., палеокарпологом В.П. Никитиным из карпологической коллекции Комплексной Тематической Экспедиции ПГО «Новосибирскгеология».

В голоценовых флорах среди женских генеративных органов хвойных встречаются целые, но чаще всего фрагментированные семена и чешуи шишек, шишки, *Pinus sibirica*, *P. pumila* близкие по их морфологии. Однако по своим биологическим и лесоводственным свойствам эти виды древесных растений существенно отличаются (Сукачев, 1934; Ванин, 1960; Бобров, 1978; Коропачинский, 1983; Флора Сибири, 1987 и др.). Поэтому видовая диагностика ископаемых остатков этих лесообразующих пород делает более точной разного рода палеоэкспертизу.

Ископаемые семена и семенные чешуи шишек имеют однотипное с таковыми современными морфолого-анатомическое строение. Они отличаются от последних только приглушенной окраской серого цвета, насыщенность которого прямо пропорциональна возрасту объектов.

Сравнительный анализ полученных данных выявил диагностическое значение ряда морфологических признаков семян и семенных чешуй шишек этих видов, указанных в литературе (Сукачев, 1934; Домбровская А.В. и др., 1959; Кац, Кац, 1946; Тихомиров, 1945; Ванин, 1960; Кац и др., 1965; Некрасова, 1972; Моложников, 1975; Бобров, 1978; Хоментовский, 1995 и др.), и дополнил их новыми критериями в отношении их морфологического строения. Для них были установлены отдельные детали морфологических внешних признаков, выдержанность которых позволяет использовать их в качестве дополнительных диагностических критериев для видовой дифференциации. К ним относятся — особенности строения верхней части семенной чешуи, степени опушенности ее волосками и цветом последних, а также поверхностной скульптурой внутренней части семян.

***Pinus pumila* (Pall.) Regel.**

Описание. Обломки верхней части семенных чешуй широко эллиптические, щиток в виде наплывающего наружу валика с небольшим пупком в центре; наружная поверхность под ним морщинисто-ребристая, густо опушена, волоски светло желтые.

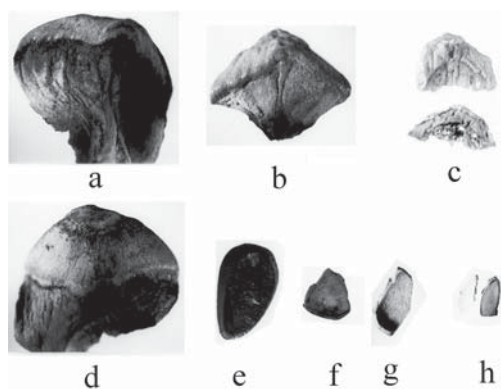


Рис. 1. Голоценовые женские генеративные органы *Pinus pumila* (Pall.) Regel и *Pinus sibirica* DuTour: a, d - семенные чешуи шишек; e, f - семя и фрагмент семени *Pinus pumila* (Pall.) Regel; c - верхняя часть семенных чешуй шишек; g, h - семя и фрагмент семени

Половинки семян 4 x 5 мм, светло-коричневые, яйцевидные; кожура плотная, скульптура поверхности мелкоячеистая. Несмотря на неполную сохранность ископаемого материала, указанные признаки позволяют отнести их к современному виду *Pinus pumila*.

Распространение. Кедровый стланик (*P. pumila*) – вид особого кустарникового дерева (Хоментовский, 1995), ареал которого может быть назван сибирско-охотским. Он состоит из трех географических макропопуляций (забайкальско-верхнеленская, верхнеколымско-северокурильско-камчатская и сахалино-хоккайдско-южнокурильская) естественные границы которых чутко отражают динамику экологических изменений.

В ископаемом состоянии семена кедрового стланика встречаются с плейстоценового времени. Участие его остатков в семенных комплексах голоцена Средней Сибири отмечено для времени раннего голоцена на широте 71°48' с.ш., т.е. за пределами северо-западной границы ареала. В позднем голоцене фрагментированные чешуи шишек и семена найдены на широте п. Тура.

***Pinus sibirica* DuTour**

Описание. Семена 10-12x5,8-8,5 мм, обратнойяйцевидные, неясно гранистые, с одним тупым ребром, без крыльев. Верхушка широкоокруглая, основание плавно сужено и закруглено. Скорлупа толстая (от 0,35 до 0,75 мм), деревянистая, поверхность грубо-шероховатая; в поперечнике и при потертости семени обнажается мелкопористая структура. Окраска семян буровато-коричневая, с черными пятнами.

Женские генеративные органы *P.sibirica* морфологически более близки к таковым *P. pumila*. Но при их сравнительном изучении установлено, что поверхность семенных чешуй *P.sibirica* опушена редкими белыми волосками, щиток в два раза толще, выпуклей и имеет форму вытянутого ромба; кожура семян рыхлая, скульптура поверхности ямчатая.

Сравнительный анализ изменчивости размера и толщины кожуры семян *Pinus sibirica* и *P. pumila* оказались признаками, подверженными значительным колебаниям, что затрудняет их использование в целях видовой систематики ископаемых.

Распространение. Кедр сибирский (*P. sibirica*) — дерево, достигающее 35-45 м высоты и 1,5 м в поперечнике основания ствола в черневом подпоясе гор, и стелющийся кустарник — в субальпийском поясе. — порода умеренно холодного влажного климата (Таланцев, 1980). Ареал кедрового сибирского связан с зоной переувлажнения. В настоящее время северная граница его проходит, примерно по широте 68,5° с.ш.; на юге Сибири в горах, кедр образует верхнюю границу леса, на севере приурочен к долинам рек. На равнинной части Сибири растет с елью и пихтой, образуя темнохвойную тайгу. Чистые древостой отмечаются только в горных условиях.

В ископаемом состоянии семена кедрового сибирского встречаются со среднего плейстоцена. В голоцене находки довольно часты с позднего голоцена и не выходят за пределы современного ареала.

***Pinus sylvestris* L.**

Pinus sylvestris : Дорофеев, 1963, с. 85, табл. 1, 24-27; рис. 24, 9, 10; рис. 25, 1-4; Никитин, 1957, с. 92, табл. 1, 21, 22.

Описание. Семена 2,9-4,1x1,5-1,7 мм, обратнойяйцевидные, двояковыпуклые. Верхушка закруглена, скошенная, с микрокапиллярным бугорком. Основание резко суженное, по бокам хорошо заметны килеватые ребра, почти доходящие до половины семени. Кожура семян тонкая, состоящая из двух слоев. Верхний — в виде пленки, легко спадающий, шероховатый, мелкоячеистый, светло-коричневый, с темными пятнами. Под ним — основная оболочка семени, светло-желтая, мелкобугорчатая; бугорки удлиненные, расположены беспорядочно.

Целых шишек встречено незначительно, в основном их фрагменты. Семенные чешуйки шишек массивные и к вершине утолщающиеся, где располагается характерный четырехгранный пирамидальный выпуклый щиток.

Сравнение. Ископаемые шишки и семена тождественны тем же современной *Pinus sylvestris*.

Распространение. Сосна обыкновенная (*P. sylvestris*) – дерево первой величины до 48 м высотой и в диаметре до 1 м. Светолюбивая порода. Обладает высокой устойчивостью к сухости климата, произрастая в самых различных экологических условиях. На территории Сибири основной ареал распространения располагается в южной тайге, в северной, средней — как содоминант. В лесостепной и степной зонах тяготеет к песчаным дренированным почвам и к южным склонам горных поднятий и возвышенностей.

В ископаемом состоянии семена сосны обыкновенной встречаются с юрского времени. Участие ее остатков в семенных комплексах голоцена Средней Сибири значительно для позднего голоцена и приурочено к современному ареалу. Для времени раннего голоцена примечательны находки шишек и семян *Pinus sylvestris* на широте 71°48' с.ш., т.е. за пределами северо-восточной границы ареала.

Литература

- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. – Л., 1978. – 188 с.
Ванин А.И. Дендрология. – М.–Л., 1960. – 248 с.
Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. – М.–Л., 1959. – 90 с.
Дорофеев П.И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.–Л., 1963. – С. 5–180.
Кац Н.Я., Кац С.В. Атлас и определитель плодов и семян в торфах и илах. – М., 1946. – 141 с.
Кац Н.Я., Кац С.В., Китиани М.Г. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. – М., 1965. – 366 с.
Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.
Моложников В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. – М., 1975. – 203 с.
Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. – Новосибирск, 1972. – 274 с.
Никитин П.А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. – М.–Л., 1957. – 206 с.
Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. – Л., 1934. – 614 с.
Таланцев Н.К. Кедр. – М., 1980. – 96 с.
Тихомиров Б.А. К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.–Л., 1946. – Т. II. – С. 490–537.
Флора Сибири. – Новосибирск, 1987–2003. – Т. 1–14.
Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). – Владивосток, 1995. – 227 с.

УДК 581.526.436.3

© Г.В. Кузнецова

Редкие формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour)

Г.В. Кузнецова

Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
E-mail: galva@ksc.krasn.ru

Rare forms of siberian pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour)

G.V. Kuznetsova

Morphological features: needle length, number of needles, cones characteristics were studied for trees of mixed type of cones forming (Baikal and Sayan population of Siberian pine). It was shown, that such rare forms of Siberian pine differ of others with high growth characteristics. These objects are useful important for introduction and breeding of Siberian stone pine.

Об изменчивости отдельных свойств и признаков кедра сибирского имеется довольно много данных. Имеющиеся суждения о кедровых соснах как вымирающих, эволюционно неперспективных видах, не имеют достаточного оснований (Овсянников, 1929). О высоком их потенциале свидетельствует значительный полимор-



Рис. 1. Брахибласты, имеющие от 5 до 10 хвоинок у деревьев кедра сибирского байкальской популяции.

физм большинства видов, проявляющийся в географической и особенно внутривидовой изменчивости (Pravdin, Iroshnikov, 1982; Крутовский и др., 1987, 1988, 1989, 1990; Гончаренко и др., 1992; Горошкевич, Воробьев, 1989; Иванова, Хуторной, 1995; Горошкевич, 1999, 2007 и др).

Внутривидовое биологическое разнообразие – основной источник исходного материала для создания сортов кедра сибирского. Для рода *Pinus* характерен двухлетний цикл развития женских шишек, в год цветения развивается только озимь, и лишь на второй год происходит оплодотворение семязпочек и рост шишек и семян до их окончательного размера и созревания. Для очень редких форм деревьев кедра сибирского, обнаруженных в Западном Саяне (Ирошников, 1974), а также в Хамар-Дабане (Карбаинов, 1982; Ирошников, 1985) характерно помимо двухлетнего развития шишек образование эндосперма у семян в год цветения, то есть на год раньше, чем у типичных форм. Такие деревья относятся к ускоренному типу развития шишек (Ирошников, 1974). Однако за вегетационный период в год цветения шишка, семенные чешуи, и семена не достигают размеров, характерных при двухлетнем цикле развития и семена не дают зародыша. В редкие годы все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормальной величины, свойственной двухлетнему развитию, тем не менее, семена в таких однолетних шишках остаются недоразвитыми без эндосперма и зародыша, и сама шишка опадает в зимний период. Часть редких деревьев кедра сибирского саянской популяции имеет смешанный тип формирования женских шишек (Ирошников, 1985). У таких форм деревьев шишки формируются как с однолетним циклом развития, так и двухлетним. Такие формы деревьев смешанного формирования женских шишек произрастают в наиболее оптимальных условиях в низкогорно-высокотравно-папоротниковом кедровнике на высоте 350–400 м над уровнем моря в возрасте 90–100 лет.

Деревья со смешанным развитием женских шишек являются интересным объектом генетических и селекционных исследований. Познание природы этого признака и разведение таких форм прививкой – позволят выбрать направление селекции кедра сибирского на однолетнее развитие шишек и семян для орехопродуктивных плантаций и плантационных культур.

В задачу исследований входило изучение морфологических признаков (длина хвои, охвоенность побегов, показатели женских шишек) у деревьев со смешанным (одно и двухлетним типом развития шишек) байкальской популяций кедра сибирского (республика Бурятия). Возраст изучаемых деревьев байкальской популяции – 36 лет. В последние 5–6 лет отмечено стабильное семеношение. Для данных деревьев характерна изменчивость в развитии шишек – от однолетнего до нормального двухлетнего цикла развития, что возможно связано

Таблица 1. Сравнительная характеристика шишек и семян деревьев редких форм кедра сибирского

Шишки			Семена			
Вес, г	Длина, см	Ширина, см	Кол-во, семян в шишке, шт	Вес, г	Полиэмбриония, %	Жизнеспособность, %
Байкальская популяция						
37±1.7	7.4±0.19	5.7±0.06	70.7±3.4	22.1±0.99	0,02	70
Саянская популяция (дер.808)						
31±0.3	7.2±0.2	4.9±0.16	47.0±3.52	18.3±1.23	52	52

с погодными условиями вегетационных периодов. Такой же тип развития шишек был характерен для некоторых деревьев саянских популяций (Ирошников, 1974). Цель исследования – сравнить изученные деревья со смешанным развитием женских шишек саянской и байкальской популяций.

Результаты исследований показали, что для деревьев байкальской популяции со смешанным типом формирования женских шишек также характерно обильное охвоение (количество хвоинок на 1 см побега достигает 50 штук), что характерно и для деревьев саянской популяции (Кузнецова, 2000). Длина хвои варьирует от 11 см до 14 см (у дерева саянской популяции длина хвои – 14–16 см), наблюдается большое число латеральных побегов (10 шт.) в мутовке и формирование крупных почек на них (12–20 мм).

Для деревьев байкальской популяции со смешанным развитием шишек характерно развитие от 5 до 10 хвоинок в пучке (рис. 1).

В процентном отношении на одном побеге текущего роста находится: 65% – 5-хвойных брахибластов, 16% – 6-хвойных; 10% – 7-хвойных, 4,2% – 8-хвойных, 2% – 9-хвойных и 1% – 10-хвойных брахибластов. Кроме того, для деревьев характерен интенсивный сезонный прирост побегов (35 см), особенно боковых первого и последующих порядков (26 см), что позволяет деревьям создавать мощную и хорошо развитую крону с длинной хвоей, функционирующей 3–4 года. Все это формирует сильно развитый ассимиляционный аппарат деревьев, который реализуется в молодом возрасте вторичным приростом побегов, а с вступлением дерева в репродуктивный процесс – разрастанием шишек или части семенных чешуй в них в год цветения. Такие же фенотипические признаки как интенсивный ежегодный прирост, длинная хвоя, обильное охвоение и наличие более 5 хвоинок в брахибласте характерно для деревьев саянской популяции с ускоренным формированием женских шишек (Ирошников, 1985).

В табл. 1 приведены для сравнения характеристики семян шишек (двухлетних) саянской и байкальской популяций со смешанным типом развития шишек.

Как видно из таблицы, женские шишки (двухлетнего цикла) байкальской популяции крупнее. Количество семян в шишке и их вес больше, чем у дерева саянской популяции. В семенах отмечен невысокий процент полиэмбрионии, но в семенах было обнаружено наличие двух каналов с зародышами. Семена байкальской популяции отличаются высокой жизнеспособностью. Для деревьев со смешанным типом семеношения саянской популяции (дер.808) характерна высокая полиэмбриония семян с несколькими зародышами.

Анализируя рост и развитие шишек деревьев со смешанным развитием женских шишек можно видеть, что они отличаются от большинства деревьев в насаждении более интенсивным ростом центрального и латерального побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов и в целом для деревьев большой массой ассимиляционного аппарата. Все эти признаки характерны для гибридных растений, проявляющих в той или иной мере гетерозис роста. Гибриднему потомству часто свойствен усиленный рост, проявлением которого на ранней стадии онтогенеза является вторичный рост, а с возрастом и вступлением дерева в репродуктивную стадию и разрастание женских шишек и их семенных чешуй в год цветения.

Ряд исследователей (Минина, Ларионова 1976, 1979; Третьякова, 1990) считают такие деревья эволюционно продвинутыми представителями вида, аномальными особями, являющими собой пример факультативного индуцированного типа апомиксиса, т.е. бесполосеменного размножения.

Есть другая точка зрения – последние редкие формы кедр А.И. Ирошников (1985) относит к мутантам. Как считает А.И. Ирошников, особый интерес представляют скороспелые формы, такие деревья перспективны для районов с коротким периодом вегетации, к тому же они удобны для механизированного сбора урожая, так как шишки легко отделяются от побегов.

Результаты исследования показали, что редкие формы деревьев кедр сибирского со смешанным формированием женских шишек саянской и байкальской популяций отличаются от деревьев тех же популяций с нормальным двухлетним циклом развития женских шишек более высокими показателями роста, формирова-

ния кроны и ассимиляционного аппарата. Такие деревья отличаются от основной части насаждения также мощным охвоением, длинной хвоей и интенсивным сезонным приростом побегов. Редкие формы деревьев кедра сибирского со смешанным типом развития шишек являются интересным объектом для селекции и интродукции кедра сибирского, а также для изучения в целом эволюции кедровых сосен.

Литература

- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин А.Е. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. – 1992. – Т.28. – №10. – С.114–128.
- Горошкевич С.Н., Воробьев В.Н. Выделение половых типов кедра сибирского // Лесоведение. – 1989. – №6. – С. 16–23.
- Горошкевич С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumula* (Pinaceae) в Прибайкалье // Ботан. журн.. – 1999. – Т. 84. – №9. – С.48–57.
- Горошкевич С.Н. и др. Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т.24. – №2–3. – С.167–173.
- Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 73–103.
- Ирошников А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского // Кедровые леса Сибири. – Новосибирск: Наука, 1985. – С.8–40.
- Иванова Ю.В., Хуторной О.В. Полиморфизм искусственных популяций кедра сибирского в низкогорьях Западного Саяна и перспективы его использования в селекции // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири. Тез. докл. Междунар. научной конф., посвящ. 70-летию образования госзаповедника «Столбы». – Красноярск. 1995. – С. 30–33.
- Карбаинов Ю.М. Реликтовая популяция кедра сибирского на юго-восточном побережье оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск. 1982. – Ч. 4. – С.22.
- Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем // Генетика. 1987. – Т. 23, – №12. – С. 2216–2228.
- Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение II. Уровни аллозимной изменчивости в природных популяциях Западного Саяна // Генетика. 1988. – Т. 24. – №1. – С. 118–125.
- Крутовский К.В. и др. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. – Т.25. – №11. – С. 2009–2032.
- Крутовский К.В., Политов Д.В. Изучение внутри- и межвидовой генетической дифференциации кедровых сосен Евразии с использованием изоферментных методов анализа // Докл. на VII Всесоюзном симпозиуме «Молекуляр. мех-мы генет. процессов», Москва, март 1990. – М., 1991. – С. 87–96.
- Мишина Е.Г., Ларионова Н.А. Аномалия женских шишек сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), как возможная форма апомиксиса // Докл. АН СССР, 1976. – Т.227. – №5. – С.1261–1263.
- Мишина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. – М.: Наука, 1979. – 215 с.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск. – М.: Наука, 1990. – 155 с.
- Pravdin L.F., Iroshnikov A.I. Genetics of *Pinus sibirica* Du Tour, *P. koraiensis* Siebold et Zucc. and *P. pumula* Regel: Annales Forestales, Zagreb, 1982. – V. 9. – № 3. – P. 79–123.

УДК: 634. 24: 581.15

© А.В. Локтева

Изменчивость признаков листовой пластинки черемухи кистевой в Шебалинском районе Республики Алтай

А.В. Локтева

Центральный Сибирский Ботанический Сад СО РАН, Новосибирск, Россия

E-mail: Lokteva30@mail.ru

Variability the features of leaf blade of bird cherry in Shebalinsky distract of Altay Republic

A.V Lokteva

Variability of some leaf blade characters of bird cherry was studied. Mean values of the characters, a level and limits of their variability, as well as patterns of distribution into groups were determined.

Черемуха – одно из немногих плодовых растений Сибири, широко используемых ее населением в пищевых, декоративных и лекарственных целях. Местный вид – черемуха кистевая *Padus avium* Mill. произрастает на огромном ареале в лесной и лесостепной зонах Евразии (Флора СССР Т.10, 1941; Коропачинский, Востовская, 2002). Исследования научных учреждений Сибири показали, что здесь достаточно успешно может произрастать и североамериканская черемуха виргинская *Padus virginiana* (L) Mill. Она цветет значительно позднее и плодоносит регулярнее, но иногда подмерзает в холодные зимы. При скрещивании этих видов образуются гибриды, плодоносящие обильно и регулярно, не повреждающиеся при самых низких зимних температурах и легко размножающиеся зелеными черенками, в отличие от ч. виргинской. В ЦСБС создано 9 пищевых сортов черемухи, 7 из них – межвидовые гибриды 1 и 2 поколения, а 2 – отборные образцы ч. кистевой (Симагин, 2000). Межвидовая гибридизация является наиболее перспективным направлением создания новых пищевых и декоративных сортов черемухи. Но для ее успеха необходимо привлечение в скрещивания лучших образцов обеих видов. Для этого надо иметь представление о диапазоне изменчивости важных для культивирования признаков и их географической локализации. Потому необходимо проведение обширных популяционных исследований в разных частях естественного ареала ч. кистевой (Симагин, Еремин, 1999).

Материал для исследования был собран в Шебалинском районе Республики Алтай в 8 микропопуляциях в окрестностях села Камлак, которые рассматриваются нами, как части единой камлацкой популяции ч. кистевой: № 1 – Река Камлак, № 2 – Черга Л. (левая часть поселка по течению реки Черга), № 3 – Черга П. (правая часть поселка по течению реки Черга), № 4 – Река Сема, № 5 – Усть-Сема, № 6 – Мостик, № 7 – Шебалино, № 8 – Камлак.

Таблица 1. Форма листовой пластинки

№	Название популяции	Число растений.	Широко-овальная	Удлиненно-овальная	Овальная	Удлиненно-обратно-яйцевидная	Обратно-яйцевидная	Широко-обратно-яйцевидная
0	Всего	278	34,5	7,2	7,9	16,9	28	5,5
1	Черга п.	49	40,8	6,2	2,0	8,2	36,7	6,1
2	Черга л.	26	38,5	7,7	3,8	0,0	46,2	3,8
3	Шебалино	54	35,2	3,7	12,9	14,8	33,4	0,0
4	Мост	30	33,3	10,0	13,3	20,0	23,4	0,0
5	Усть-сема	26	34,6	3,8	19,2	7,7	19,2	15,4
6	Река Сема	37	24,3	5,4	8,1	21,6	32,4	8,1
7	Река Камлак	16	43,7	0,0	12,5	18,8	25,0	0,0
8	Камлак	40	22,5	17,5	0,0	30,0	20,0	10,0

Нами изучались признаки, характеризующие листовую пластинку чермухи кистевой. Они подразделялись на качественные и количественные. Из качественных были описаны: форма листовой пластинки, форма верхушки и основания листовой пластинки. Все признаки определялись визуально.

Из количественных признаков определялись длина и ширина листовой пластинки. Для описания с каждого образца срезали по 2-3 ветки с десятью типичными листьями. Для этих признаков проводилась статистическая обработка, а также рассматривались особенности распределения по классам. Для остальных рассматривались только особенности их распределения по группам качества. Уровень изменчивости определялся по величине коэффициента вариации (Мамаев, 1973).

Во всей изучаемой группе и в большинстве микропопуляций наиболее часто встречались особи с широкооальной и обратно-яйцевидной формой листовой пластинки. Реже встречалась овальная и удлиненно-овальная, значительно реже удлиненно-обратно-яйцевидная и широко-обратно-яйцевидная (табл. 1).

По форме верхушки в большинстве популяции наиболее часто встречаются особи с постепенно заостренными и резко заостренными верхушками листовой пластинки (табл. 2). Среди всех форм верхушек часто встречались образцы с винтообразной изогнутостью (перекрученностью).

По форме основания листовой пластинки наиболее часто встречались округло-сердцевидное и округло-клиновидное, реже округлое и клиновидное, сердцевидное было отмечено всего в четырех популяциях (табл.3). У всех форм листовой пластинки встречалась неравнобокость основания.

Таблица 2. Форма верхушки листовой пластинки

№	Название популяции	Число растений.	Заостренная	Заостренная*	Постепенно заостренная	Постепенно заостренная*	Резко заостренная	Резко заостренная*
0	Всего	278	22,3	6,5	36,6	3,6	24,1	6,9
1	Черга п.	49	14,3	10,2	38,7	0	24,5	12,3
2	Черга л.	26	15,4	7,7	23,0	7,7	34,6	11,5
3	Шебалино	54	16,6	5,5	38,8	9,3	16,6	12,9
4	Мост	30	30,0	3,4	53,3	0,0	13,3	0,0
5	Усть-сема	26	11,5	3,8	42,3	0,0	34,6	7,7
6	Река Сема	37	32,4	8,2	21,6	0,0	10,8	0,0
7	Река Камлак	16	25,0	12,5	50,0	0,0	12,5	0,0
8	Камлак	40	35,0	2,5	17,5	0,0	45,0	0,0

Таблица 3. Форма основания листовой пластинки

№	Название популяции	Число растений.	Клиновидное	округлое	округло-клиновидное	округло-сердцевидное	сердцевидное*
0	Всего	278	14	21,9	22,7	36,1	5
1	Черга п.	49	27	12,2	20,4	18,4	14,2
2	Черга л.	26	19,2	15,2	7,6	46,1	11,5
3	Шебалино	54	15	27,7	29,6	27,7	0,0
4	Мост	30	0,0	43,3	53,3	0,0	3,4
5	Усть-сема	26	11,5	15,4	11,5	61,5	0,0
6	Река Сема	37	5,4	16,2	29,7	43,2	5,4
7	Река Камлак	16	12,6	18,7	31,3	37,5	0,0
8	Камлак	42,5	27,5	25,0	42,5	2,5	0,0

Таблица 4. Длина листовой пластинки

№	Название популяции	Число растений.	min	max	V%	M±m	Классы распределения					
							>7	7,1-8	8,1-9	9,1-10	10,1-11	11,1-12
0	Всего	278	6	12	12,47	9,1±0,27	1,8	6,5	28	32	21,2	10,4
1	Черга п.	49	6,7	11,8	13	9,4±0,07	0	2	14,3	28,5	44,9	10,2
2	Черга л.	26	8	11,8	14,3	10,1±0,21	0	0	3,8	34,6	38,5	23
3	Шебалино	54	8	12,5	8,86	10,3±0,18	5,6	9,3	38,9	33,3	5,6	3,7
4	Мост	30	7	11,4	11,21	8,9±0,14	0	10	40	20	20	10
5	Усть-сема	26	6,9*	11,8	16,47	9,1±0,27	3,8	0	23	46,1	11,5	15,4
6	Река Сема	37	6	11,6	12,56	9,7±0,24	0	18,9	51,4	18,9	10,8	0
7	Река Камлак	16	7	10	9,97	9±0,23	6,3	6,3	31,2	56,2	0	0
8	Камлак	40	8	12	10,7	9,9±0,17	0	2,5	17,5	35	22,5	22,5

Таблица 5. Ширина листовой пластинки

№	Название популяции	Число растений.	min	max	V%	M±m	Классы распределения			
							3,1-4	4,1-5	5,1-6	6<
0	Всего	278	3	7	13,8	4,5±0,14	10,8	48,9	30,6	9,7
1	Черга п.	49	5	7	14,5	4,7±0,04	4	44,9	44,9	6,2
2	Черга л.	26	4	6	11,7	3,5±0,21	0	38,5	46,1	15,4
3	Шебалино	54	3,2	7	13,3	5,56±0,35	27,8	53,7	12,9	5,6
4	Мост	30	3	6,2	11,2	4,5±0,14	20	60	16,6	3,4
5	Усть-сема	26	3	6,9	21,06	4,5±0,17	3,8	57,7	34,6	3,8
6	Река Сема	37	4	6,4	10,3	4,95±0,1	29,7	56,7	13,5	0
7	Река Камлак	16	4	5,4	14,1	4,54±0,16	31,2	31,2	37,6	0
8	Камлак	40	4	6,1	12,1	5±0,1	2,5	40	47,5	10

По длине листовой пластинки диапазон разнообразия колебался от 6 до 12 см, а средняя величина составила 9,1 см. Наиболее часто встречались растения класса длины листовой пластинки 9-10 см. По ширине листовой пластинке диапазон разнообразия колебался от 3 до 7 см., а средняя составляла 4,5 см. Наиболее часто встречались образцы с шириной листовой пластинки 4-6 см. В двух микропопуляциях (Черга П. и Камлак) была очень значительна доля растений с длинными и широкими листьями, а в популяции Река Камлак и Шебалино была большая доля образцов с короткими и широкими листьями (табл. 4, 5).

Таким образом, по признакам листовой пластинки наблюдался значительный диапазон разнообразия, как во всей популяции, так и между ее отдельными частями.

По количественным признакам характер распределения особей по классам соответствует кривой нормального распределения, что указывает на достаточность объема выборки для характеристики популяции.

Литература

- Комаров В.Л. Род Черемуха *Padus* Mill. // Флора СССР, 1941. – Т.10. – С. 575–579.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 708 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1973. – 283 с.
- Симагин В.С. Вишня и черемуха в Западной Сибири. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2000. 66 с.
- Симагин В.С., Еремин Г.В. О разнообразии черемухи кистевой в Евразии // Флора и растительность Алтая. Труды Южно-сибирского бот. сада. 1999. – Т. 4, – Вып. 1. – С. 76–85.

УДК 582.52.581.526.43:581

© Г.Г. Оганезова

Особенности структуры стелы однодольных растений с жизненной формой лиан

Г.Г. Оганезова

Институт ботаники НАН РА, Ереван, Армения
E-mail: marina-oganezova@rambler.ru

The stele structure specificity of the Monocotyledone plants with climbing life form

G.H. Oganezova

Some peculiarities of the stele structure of climbing rattans as interruption of the vascular system P. Tomlinson and J. Fisher (2000) interpreted as the adaptation for keeping the system in undamaged condition because renewal is impossible. This structure are studying for other some Monocots and Dicots taxa with the different life forms (semifrutex, grassy and woody lianas, grass). As result are revealed that elements of such structure are characterized for the different taxa of the flowering plants. But all this taxa are growing in mesophytic conditions. I think the interruption of the vascular system is ecological, but not structural adaptive feature. It is a trend of the higher plants common evolution in condition of rainfall tropical forest.

Структура стелы – это целый комплекс признаков, определяющих эволюционный уровень, адаптивность, жизненную форму таксона. Основной тенденцией эволюции этой структуры в стебле является увеличение ее контактов с паренхимой. Именно эта тенденция характеризует эволюционные перестройки стелы от гапlostелы псилофитов к эвстеле и атактостеле покрытосеменных растений. Согласно стеллярной теории атактостела однодольных растений произошла от эвстелы двудольных. Одним из доказательств этого являются так называемые «аномальные» типы стелы и признаки однодольности некоторых двудольных растений. Например, структура стелы представителей порядка Piperales, некоторых родов сем. Berberidaceae s. l., представителей сем. Chenopodiaceae. Причиной существования такого рода отклонений от эвстелы двудольных могут быть разными. В ряде случаев «аномальная» структура стелы связана с жизненной формой лиан. Многие перечные – это лианы. Происхождением от лиан (а не от трав) объясняется специфика стелы барбарисовых (Оганезова, 1975, 1978). Сходные процессы характерны для родственных барбарисовым семейств Ranunculaceae, Lardizabalaceae, Menispermaceae. Лиановидная жизненная форма встречается и среди однодольных растений. Между структурными особенностями стелы двудольных и однодольных лиан есть принципиальное сходство. Для структуры стебля двудольных лиан (травянистых и древесных) характерно: развитие узкой коры, обеспечение механической функции волокнами перицикла (они обычно не лигнифицируются и, наряду с прочностью, обеспечивают гибкость побега), большой диаметр проводящих элементов ксилемы. Стела пучковая – межпучковый камбий или не функционирует или же производит только паренхимные клетки (Баранов, 1960; Камилова, 1974 и др.), что обеспечивает б?льший контакт проводящих тканей с паренхимой. У однодольных лиан как травянистых (виды *Bowiea*, некоторые виды *Asparagus* и др.), так и древесных (*Smilax* и др.) также характерны: узкая (обычно) кора, под которой развивается механическое влагалище, проводящие элементы большого диаметра, особенности атактостелы обеспечивают рост контакта проводящих пучков с паренхимой. P.B. Tomlinson, J.B. Fisher (2000), исследуя осевые органы морфологически разнородной группы однодольных таксонов с большой амплитудой приспособлений для лазания или с нуждающимся в опоре, слабым стеблем, наблюдали вариации в их структуре: кора обычно узкая, но может быть более или менее широкой, в ней могут присутствовать проводящие пучки; у лиан часто модифицирована типичная структура атактостелы, когда наружные пучки более скучены и обладают развитой волокнистой обкладкой, а центральные – рассеяны. По их наблюдениям, у однодольных лиан все пучки имеют почти одинаковый диаметр, они могут быть как синтетическими, так и простыми, механическая обкладка центральных пучков обычно тонкая, основная паренхима центральной части стебля может быть представлена в небольшом количестве. Из этого авторы делают вывод, что жизненная форма лиан и ее структурные особенности у однодольных возникали в разных таксонах независимо друг от друга, что никем не оспаривается. Среди однодольных лиан, по мнению этих авторов, особый интерес представляет структура стелы некоторых ротанговых пальм (подтриба *Calaminae*) с лиановидной жизненной формой. Наиболее заметной особенностью их стелы является то, что у них проводящая система прерывна – в проводящих пучках сосуды прото- и метаксилемы

не контактируют друг с другом, проводящие пучки и входящие в их состав сосуды прото- и метаксилемы продолжают на какое-то расстояние, пучки при этом постепенно сокращаются в диаметре, а элементы метаксилемы в дистальной части листового следа слепо заканчиваются в паренхиме, горизонтальные связи между проводящими пучками случайные (беспорядочные), узел растянут на несколько междоузлий. Водопроводящие элементы очень длинные, до нескольких метров (есть данные о длине сосудов до 7,3 м, но это встречается и у двудольных лиан), с простыми перфорациями. У ротанговых пальм сосудистая система прерывна даже на участках листового стебля. В то же время длина стебля этих пальм максимальная среди всех известных наземных таксонов и достигает 200 м. Tomlinson, Fisher (2000), Tomlinson (2003) считают такую структуру стебля препятствующей эффективному водоснабжению. Она, по их мнению, является приспособлением к уменьшению вероятности разрушения сосудистой системы в условиях невозможности ее восстановления из-за отсутствия вторичного роста. Один из авторов – J.B. Fisher (2003) – позже выяснил, что несмотря на большой диаметр сосудов и ситовидных трубок у вьющихся ротанговых пальм, у них отсутствует положительное корневое давление, характерное для многих лиан. Поврежденные сосуды ксилемы заполняются тиллами или секретом, но таковые очень редко встречаются в стеблях зрелых растений. В то же время водный потенциал листьев вьющихся и невьющихся форм ротанговых пальм такой же, как у остальных растений дождевого тропического леса, то есть проводящая функция ротанговых лиан отнюдь не снижена. В связи с этим возникла идея сравнения структуры стебля у однодольных с разной жизненной формой, для того чтобы выявить функциональную значимость обнаруженных у ротангов признаков структуры стебля, так как, на мой взгляд, их интерпретация, предложенная Tomlinson, Fisher (2000), Tomlinson (2003), несколько не согласуется с основной тенденцией эволюции стелы высших растений. Изучены следующие таксоны: *Bowiea volubilis* Harv. – травянистая лиана со слабым, цепляющимся стеблем, отмирающим в зимнее время; *Chlorophytum sternbergianum* Steud., *Tradescantia albifolia* Kunth – растения с многолетними ползучими побегами, *Protoasparagus plumosus* (Bak.) Oberm., *P. densiflora* Kunth, *Scindapsus pictus* Hassk. со слабодревеснеющими многолетними побегами. Также изучены древесные лианы из рода сассапариль: *Smilax aspera* L. – Менорка: Faro del cabode Caballeria, 31 T, EE 9439, alt. 80 m, acantilados calizos. E. Valdes-Bermejo, 13.06.1980. ERE 68174 (№1); Almonte, Dotana, El Rocio, Palacio del Rey, Fresneda del Viciosa, 29 S QB 3215, Suelo muy nitrificado. 13.07.1976. A. barra, S. Castro-Viego, S. Cirujano & E. Valdes. ERE 68175 (№2). *S. excelsa* L. – Дагестан. АССР, низовья реки Самур, «Самурский лес». 14.08.1984. Э. Назарова. (ERE 63696). *S. laurifolia* L. – Castered Conty: Jonge Bank on Bonge Sound of the North Carolina (USA). Ronte 58 Bridge; salt marsh and adjacent sand ridge, elevation just above sea level. Climbing over shruberry at the saly marsh margin. 5.09.1982. S.A. Spongberg, D.E. Bonfford, B. Bartholomew. Для сравнения изучались стебли полукустарников *Ruscus hyrcanus* Woronow, *R. ponticus* Woronow ex Grossh. с зимнезелеными побегами (все образцы живых растений из коллекционной оранжереи Института ботаники НАН РА, Ереван). Проведено также сравнение структуры стебля этих видов со структурой стеблей ранее изученных таксонов с травянистой жизненной формой – *Merendera trigyna* Stapf. (ранневесенний эфемероидом высотой ~7-8 см; Оганезова, 1986), *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb. (сезонная многолетняя трава, высота растения не превышает ~30–40 см; Оганезова, 1981), Применялась обычная методика сравнительно-анатомических исследований структуры побега. Сравнивалась структура стебля близ апекса и в 3-8-м узлах. Изучались поперечные, радиальные и тангентальные срезы. Признаки, которые по Tomlinson, Fisher (2000) являются принципиально значимыми и специфичными для лиановидных форм ротанговых пальм, выявлены у некоторых изученных таксонов и обобщены в табл. 1. Сравнимые таксоны принадлежат к различным семействам, порядкам и даже надпорядкам однодольных растений. В современных системах однодольных (Takhtajan, 1997; Duval, 2000; APG, 2003; Оганезова, 2008; и др.) они отнесены к различным макротаксонам и в этом смысле репрезентативно отражают разброс признаков структуры стелы у однодольных цветковых растений. Исследование показало, что такой важный, по мнению Tomlinson, Fisher (2000), признак структуры стелы ротанговых лиан, как прерывность проводящей системы (отсутствие контакта между прото- и метаксилемой, контактирование трахеальных элементов с паренхимой, прерывность проводящей системы в узле), встречается у таксонов с разной жизненной формой. Отсутствие контакта между прото- и метаксилемой пучков изученных видов лиан отмечено для *Tradescantia* и у части проводящих пучков *Scindapsus*, а также для травянистого многолетника *Ixiolirion tataricum*. В то же время у многих из исследованных таксонов протоксилема не сохраняется. Думаю, это свидетельство незначительного эволюционного «веса» признака. Узел, растянутый на несколько междоузлий, обнаружен у представителей родов *Scindapsus* и *Chlorophytum*, у которых довольно крупные листья доминируют над стеблем. Такой же тип узла обнаружен у *Ixiolirion tataricum*. У этого растения развиваются 2 типа листьев – более мелкие, у которых узел не растянут, и крупные с узлом, растянутым на несколько междоузлий. У видов *Smilax* с довольно крупными, но черешковыми листьями, узел не растянут. У остальных изученных видов стеблевые листья мелкие, редуцированные. Е.С. Jeffrey (1930), К. Эсау (1969) считают, что структура атактостелы во многом связана с растянутыми узлами однодольных растений. Прерывность трахеальных элементов проводящей систе-

Таблица 1. Наличие у изученных таксонов наиболее типичных для ротанговых пальм (по Tomlinson, Fisher, 2000) признаков структуры стебля.

Роды*	Узкая кора	Пучки в коре	Механическое влагаллице	Равномерное распределение пучков	Синтетические пучки	Крупные элементы флоэмы и ксилемы	Контакты прото и метаксилемы	Горизонтальные связи между пучками	Прерывность стелы
<i>Protoasparagus</i>	+	-	+	-	+	-	+	-	-
<i>Scindapsus</i>	-	+	-	-	+	+	пртксл. нет	+	-
<i>Smilax</i>	+	-	+	+	-(+)	+	+	+	-
<i>Bowiea</i>	+	-	+	-	+	+	+	+	-(+)
<i>Tradescantia</i>	+	-	-(+)	+	+(+)	-	-(+)	+	-
<i>Chlorophytum</i>	+	-	+	+	-	-	пртксл. нет	-	-
<i>Ruscus</i>	-	-	+	-	+	-	пртксл. нет	+	
<i>Ixiolirion</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	+(+)
<i>Merendera</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	

Примечание: + наличие признака; - отсутствие признака; +(+) в отдельных случаях признак отсутствует; - (+) в отдельных случаях признак присутствует.

*В таблице приведены обобщенные данные по видам изученных родов.

мы (то есть в случае, когда трахеальные элементы стыкуются своими кончиками с паренхимой или проводящие пучки слепо заканчиваются в паренхиме) отмечены у *Bowiea volubilis* и у *Ixiolirion tataricum*. Элементы прерывности проводящей системы в узле ранее также обнаружены у *Ixiolirion tataricum* и у двудольных *Berberis heterophylla* Juss., *B. koreana* Pallib. (Оганезова, 1977), *Primula denticulata* Smith (Оганезова, Мартиросян, 2003). У этих двудольных растений маргинальные и часть латеральных пучков основания черешка не включались в стелу, а слепо заканчивались в паренхиме коры. Основания черешков у этих видов более широкие и многопучковые, чем у других *Berberis* и *Primula*, что при лимитированности пространства узла двудольных растений (у всех 3 перечисленных видов структура узла оставалась типичной для родов – трехлакунной для *Berberis* и однолакунной для *Primula*) явилось причиной невхождения части пучков в стелу. У *Ixiolirion tataricum* прерывность проводящей структуры в узле отмечена для наиболее мелких прицветных листьев и части пучков – следов цветка, что, возможно связано с уменьшением диаметра стебля близ терминального соцветия, то есть частичная прерывность структуры узла в этом случае также связана с ограничениям пространства осевой части растения. Травянистая лиана *Bowiea volubilis* обладает стеблем небольшого (около 2–2,5 мм) диаметра и отдельные случаи прерывности в узле вероятно объясняются сходными причинами. То есть можно констатировать, что прерывная структура узла (в данном случае – частичная) встречается у разных таксонов двудольных и однодольных растений. Другие признаки структуры стелы, которые также несколько снижают интегрированность проводящей системы - отсутствие горизонтальных связей между пучками и отсутствие синтетических проводящих пучков встречаются у таксонов с разной жизненной формой. Синтетические пучки отсутствуют у *Chlorophytum*, *Tradescantia*, *Smilax excelsa*, *S. laurifolius*. У *Scindapsus* синтетическими могут быть только периферические мелкие пучки, таковые отсутствуют у травянистого эфемероида *Merendera trigyna*. Тогда как у лиан из родов *Asparagus*, *Protoasparagus* вся проводящая система составлена синтетическим пучками. Отсутствие горизонтальных связей между проводящими пучками также довольно распространенный признак. Исходя из выше изложенного, можно прийти к выводу, что структура однодольных лиан не имеет четко выраженной специфики, отличающей их от двудольных лиан. Характерное для двудольных лиан торможение работы камбия и как результат этого – паренхиматизация стебля изначально являются структурными особенностями атактоствелы. Остальные признаки признаки лиановидной структуры стебля с разной степенью вероятности встречаются у разных таксонов цветковых растений. Что же касается ротанговых пальм, то их специфика заключается в еще большей паренхиматизации стелы, то есть не противоречит, а соответствует основному модусу эволюции стелы. Но такая структура возможна только в экологических условиях дождевого тропического леса, характерным элементом которого являются ротанговые пальмы (Имханицкая, 1985). Об этом косвенно свидетельствует то, что отдельные признаки прерывности стелы встречаются только у видов, также приуроченных к мезофильным местообитани-

ям (*Tradescantia*, *Smilax*, *Scindapsus*, *Primula denticulata*, *Berberis heterophylla*, *B. koreana*) или к наиболее влажному сезону года (виды *Ixiolirion*, *Merendera*, *Bowiea*), и наоборот – у остальных изученных таксонов (*Protoasparagus*, *Chlorophytum*), которые встречаются в более аридных местообитаниях, этот признак не отмечен. То есть максимальное развитие основной тенденции стелы – увеличение контакта проводящих тканей с живой паренхимой – перестает быть запретным только при отсутствии дефицита воды, и, наоборот, он запрещен в аридных и полуаридных условиях.

Литература

- Баранов П.А. Опыт анализа приспособительной эволюции лазящих растений // Тр. МОИП. Бот. 1960. – № 3. – С. 27–42.
- Имханицкая Н. Н. Пальмы. – Л., 1985. – 243 с.
- Камилова Ф.Г. О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. – Ташкент, 1974. – 230 с.
- Оганезова Г.Г. Об эволюции жизненных форм в семействе *Berberidaceae* s.l. // Бот. журн. 1975. – Т. 60. – № 12. – С. 1665–1675.
- Оганезова Г.Г. К методике изучения структуры узла на примере представителей семейства барбарисовых // Биол. журн. Армении. 1977. – Т. 30. – № 9. – С. 53–57.
- Оганезова Г.Г. Сравнительная анатомия вегетативных побегов представителей *Berberidaceae* в связи с систематикой семейства // Бот. журн. 1978. – Т. 63. – № 3. – С. 419–423.
- Оганезова Г.Г. Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* // Бот. журн. 1981. – Т. 66. – № 5. – С. 702–713.
- Оганезова Г.Г. Род *Merendera* (*Liliaceae*). Некоторые данные анатомии, биологии, экологии // Бот. журн. 1986. – Т. 71. – № 7. – С. 860–870.
- Оганезова Г.Г. Структура семени и система лилейных. – Ереван, 2008. – 248 с.
- Оганезова Г.Г., Мартиросян Л.Г. Особенность структуры видов рода *Primula* (опыт интродукции в условиях Армении) // Ботанические исследования в Азиатской России. – Барнаул, 2003. – Т. 3. – С. 211–212.
- Эсау К. Анатомия растений. – М., 1969. – 564 с.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. Journ. Linnean Soc. 2003. – № 144 – P. 399–436.
- Duval M. R. Seeking the Dicots sister group of the Monocots // Monocots. Systematics and Evolution. Melbourne, 2000. – P. 25–32.
- Jeffrey E.C. The anatomy of woody plants. – Chicago, 1930. – 478 p.
- Fisher J. B. Climbing palms: how does water move through such long stems? // Monocots 3, Abstracts. Santa Ana, 2003. – P. 26–27.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. – New York, 1997. – 543 p.
- Tomlinson P. B. What do rattans tell us about water movement in palm stems? // Monocots 3, Abstracts. – Santa-Ana, 2003. – P. 90–91.
- Tomlinson P. B., Fisher J. B. Stem vasculature in climbing *Monocotyledons*: a comparative approach // Monocots. Systematics and Evolution. – Melbourne, 2000. – P. 9–97.

УДК 581.9:582.477.6

© В.П. Путенихин, Г.Г. Фарукшина, Л.А. Султангареева

«Древовидная» ценопопуляция можжевельника казацкого (*Juniperus sabina* L.) на Южном Урале

В.П. Путенихин¹, Г.Г. Фарукшина¹, Л.А. Султангареева²

¹Ботанический сад–институт Уфимского НЦ РАН, г. Уфа, Россия

E-mail: vpp99@mail.ru

²Национальный парк «Башкирия», Башкортостан, Россия

E-mail npb.nauka@rambler.ru

«Tree-like» cenopopulation of *Juniperus sabina* L. in the South Urals

V.P. Putenikhin, G.G. Farukshina, L.A. Sultangareeva

The cenopopulation of *Juniperus sabina* L. with participation of «tree-like» forms are revealed in the National Park of «Bashkiria» in the South Urals. Life forms, habitual characteristics, vitality, age and sex structure are studied. The cenopopulation is shown to be regressive. Decorative «umbrella-shaped» tree is selected for propagation *ex situ* and introduction into the culture.

На Южном Урале популяции можжевельника казацкого встречаются на известняковых обнажениях по берегам рек на западном макросклоне и в центральной части Южного (Башкирского) Урала, на известняках сыртов в пределах Зилаирского плато (южная оконечность Уральских гор), по скалистым гребням лесных хребтов и среди горных и предгорных степей на восточном склоне Южного Урала (Горчаковский, Колесников, 1964; Горчаковский, 1969; Максютов, 1971; Соколов и др., 1977; Путенихин, Фарукшина, 2008). На территории, прилегающей к Южному Уралу, местонахождения можжевельника казацкого отмечены в островных сосновых борах Урало–Тобольского междуречья (Горчаковский, Колесников, 1964; Горчаковский, 1969), на Мугоджарах (южном продолжении Уральских гор) (Соколов и др., 1977), на песчаных массивах Урало–Эмбинского бассейна в Северо–Западном Казахстане (Соколов и др., 1977; Чибилев, 1987). Фрагментарность распространения вида на всем Южном Урале послужила основанием для включения в свое время можжевельника казацкого в старый выпуск Красной книги Башкирской АССР (1987); в новой редакции Красной книги РБ (2001) можжевельник казацкий отсутствует.

Ранее в бассейне реки Урал (южная часть Уральских гор) были обнаружены единичные особи можжевельника казацкого, имеющие древовидную жизненную форму (Чибилев А.А., перс. сообщ.). В 2004 г. на юге Башкирского Зауралья выявлена небольшая ценопопуляция вида, включающая несколько экземпляров низкоствольных (до 4 м) деревьев и деревьев–сланцев, имеющих диаметр ствола до 20 см и возраст около 90 лет (Мулдашев, Кучеров, 2005). В 2007 г. еще одна «древовидная» ценопопуляция обнаружена сотрудником Национального парка «Башкирия» Р.З. Даминовым: она расположена на территории парка на левом берегу реки Белой (акватория Юмагузинского водохранилища). В 2008 г. в этом же районе были выявлены еще 2 пункта произрастания древовидных особей вида (Султангареева Л.А.).

В 2008 г. нами проведено ценопопуляционное изучение (Серебряков, 1964; Алексеев, 1989; Злобин, 1989; Методы изучения..., 2002) первого из трех выявленных в Национальном парке «Башкирия» местонахождений можжевельника казацкого с участком древовидных форм. Ценопопуляция расположена на склоне западной экспозиции крутизной до 50°. Злаково–разнотравный кустарниковый склон с можжевельником казацким представляет собой безлесный участок неправильной формы (с единичными экземплярами *Quercus robur* L.), окруженный со всех сторон широколиственным лесом. В верхней своей части участок выходит на перегиб склона и приобретает меньшую крутизну. В первом (кустарниковом) ярусе участка с можжевельником казацким присутствуют: *Lonicera tatarica* L., *Rhamnus cathartica* L., *Rosa glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr., *Spiraea crenata* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Caragana frutex* (L.) C. Koch. Почва – серая лесная, среднесуглинистая, сухая, степень задернения почвы – средняя.

Плотность ценопопуляции можжевельника казацкого составляет 502 шт./га. Возрастной спектр ценопопуляции следующий: ювенильные и виргинильные особи отсутствуют, особей генеративного возрастного состояния – 93,7%, сенильных – 6,3%. Индекс возрастности ценопопуляции равен 0,527, т.е. популяция по возрастному спектру характеризуется как зрелая, стареющая. По соотношению особей различного возрастного состояния и перспективам воспроизводства она характеризуется как регрессивная, неполночленная, с правосторонней асимметрией (преобладают зрелые и сенильные особи в совокупности, отсутствуют ювенильные и виргинильные растения). По классификации Боденхеймера (по: Злобин, 1989), она определяется как ценопопуляция типа III – сокращающаяся (со сдвигом господства на зрелые и старческие особи), неустойчивого состояния.

Состав жизненных форм (биоморф) можжевельника обыкновенного, определявшийся для совокупности особей генеративного возрастного периода, следующий: одноствольных деревьев 4 величины (высотой более 3 м) – 3,3%, низких одноствольных деревьев (1,5–3 м высотой) – 1,7%, немногоствольных (кустовидных) деревьев – 1,7%, деревьев–сланцев – 14,9%, прямостоячих кустарников – 55,1%, полупростратных кустарников – 23,3%. Таким образом, в ценопопуляции в целом выявлено 21,6% древовидных жизненных форм (деревья 4 величины, низкие одноствольные деревья, кустовидные деревья, сланцы), причем ярко выраженные древовидные ортотропные формы (это деревья 4 величины) составляет 3,3%, тогда как стелющиеся и ковровые формы не зафиксированы вообще. Таким образом, по составу жизненных форм исследованное местонахождение

дение резко отличается от остальных южноуральских популяций можжевельника казацкого и, таким образом, обладает большим ценопопуляционным своеобразием.

Половая структура ценопопуляции следующая: 53,3% женских особей, 46,7% мужских; отклонение фактического распределения женских и мужских экземпляров от теоретического (50% : 50%) статистически недостоверно, т.е. доля мужского и женского населения популяции примерно одинакова.

По жизненному состоянию (Алексеев, 1989) особи генеративного возраста распределяются следующим образом: здоровых особей – 51,7%, ослабленных – 43,3%, сильно ослабленных – 5,0%, отмирающих – нет. Показатель относительного жизненного состояния ценопопуляции – 84%, т.е. ценопопуляция определяется как «здоровая».

Габитуальные фенотипические характеристики ценопопуляции следующие: ширина кроны в наиболее широком месте – $3,97 \pm 0,381$ м (коэффициент вариации $CV=52,6\%$), ширина кроны в направлении, перпендикулярном первому измерению – $2,71 \pm 0,247$ м ($CV=50,0\%$), высота растений – $1,30 \pm 0,101$ м ($CV=42,5\%$), диаметр наиболее крупного бокового побега на расстоянии 30 см от верхушки побега – $0,81 \pm 0,095$ см ($CV=11,8\%$), диаметр ствола на уровне груди у древовидных экземпляров – $7,37 \pm 0,996$ см ($CV=50,4\%$). Как видно, большинство габитуальных признаков характеризуется высоким уровнем фенотипической изменчивости. Значимые коэффициенты корреляции выявлены между двумя измерениями ширины кроны ($r=0,77$), а также между высотой растений и диаметром побега ($r=0,67$).

Виталитетный спектр ценопопуляции, оценивающий опосредованным образом уровень жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания (т.е. ее способность поддерживать свой нормальный фенотипический статус в течение длительного времени), следующий (виталитетный спектр определялся по 2 некоррелирующим между собой параметрам – максимальной ширине кроны и диаметру побега, см. выше): особей класса А (высшего) – 41,4%, промежуточного класса В – 13,8%, низшего класса С – 44,8%. Индекс жизнеспособности $Q = ? (A + B)$ значительно уступает представительству класса С, т.е. виталитетный спектр правосторонний, а ценопопуляция характеризуется как деградирующая.

В пределах ценопопуляции выделен древовидный экземпляр, имеющий весьма декоративную «зонтиковидную» форму кроны. Его габитуальные характеристики следующие: высота дерева 3,1 м (одноствольное дерево 4 величины), ширина кроны 3,9 м х 2,4 м, диаметр ствола на уровне груди 13 см, по половой принадлежности – женский экземпляр, по жизненному состоянию – здоровое дерево. Возраст, определенный посредством взятия керн на уровне 25 см от земли (диаметр ствола здесь равен 15 см), составляет не менее 55 лет. Собранный растительный материал (черенки) используется для вегетативного размножения и интродукции выделенной «зонтиковидной» формы.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев // Лесоведение. 1989. № 4. – С. 51–57.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Тр. Института экологии растений и животных УФАИ СССР. – Свердловск, 1969. – Вып. 66. – 286 с.
- Горчаковский П.Л., Колесников Б.П. Распространение казацкого можжевельника *Juniperus sabina* L. на Южном Урале // Ботанический журнал. 1964. – Т. 49. – № 10. – С. 1496–1501.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений: Учебно-методическое пособие. – Казань, 1989. – 146 с.
- Красная книга Башкирской АССР. Редкие растения и животные. Проблемы их охраны. – Уфа, 1987. – 212 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Авторы-сост. Е.В. Кучеров, А.А. Мулдашев, А.Х. Галеева. – Уфа, 2001. – 280 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В. и др. – СПб., 2002. – 240 с.
- Мулдашев А.А., Кучеров С.Е. Древовидный можжевельник // Табигат. 2005, – № 1. – С. 24–25.
- Максютов В.А. В бассейн Большого Ика // Башкирия. Путеводитель. – Уфа, 1971. – С. 287–292.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г. Естественные и интродукционные популяции *Juniperus sabina* L. в западной части Башкортостана // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. мат-лов междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2008. – С. 269–272.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.–Л., 1964. – Т. III. – С. 146–205.
- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л., 1977. – Т. 1. – 164 с.
- Чибилев А.А. Река Урал (историко-географические и экологические очерки о бассейне реки Урала). – Л., 1987. – 168 с.

УДК 582.931.4

© Е.С. Романова, А.П. Меликян

Карпологические данные к систематике семейства *Caprifoliaceae* s. l.Е.С. Романова, **А.П. Меликян**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
E-mail: esromanova77@mail.ru**Carpological data in the systematics of *Caprifoliaceae* s. l.**

E.S. Romanova, A.P. Melikian

The results of morphological and anatomical study of fruits of some shrubby representatives of *Linnaeae* tribe (*Caprifoliaceae*) are shown. The structure of *Linnaeae* tribe has changed many times. We have studied 5 species belonging to the genera *Abelia*, *Dipelta*, *Kolkwitzia*. All studied species have fruits – pseudomonomerous pyrenariums (on the cross sections two sterile and one fertile nests of ovary are seen) possessing intra and extrafloral elements. Carpological data proves the basal position of *Caprifoliaceae* family in *Dipsacales* order, through *Linnaeae* tribe *Caprifoliaceae* are connected with the related family *Valerianaceae*.

В большинстве современных систем семейство *Caprifoliaceae* s. l. (жимолостные) разделяется на 4 трибы (Takhtajan, 1997), самой примитивной из которых является *Diervilleae*. Образующие *Diervilleae* американский род *Diervilla* и восточноазиатский род *Weigela* характеризуются рядом примитивных признаков, например, лестничной перфорацией сосудов, иногда у рода *Weigela* даже с большим (более 60) числом перекладин, димерным гинецеем (следы редуцировавшихся карпеллей отсутствуют), завязью со многими семязачатками в каждом гнезде, многосемянными плодами коробочками.

Триба *Lonicereae*, как и *Diervilleae*, представляет собой достаточно естественную систематическую группу, представители которой близки друг к другу и приспособлены к определенному типу диссеминации. Представители *Lonicerae* имеют 5 тычинок (четыре у *Symphoricarpus* из-за чего его часто помещали в трибу *Linnaeae*), гинецей из одной-двух стерильных и двух или более фертильных карпеллей и более или менее сочные плоды – костянки или ягоды. Еще одним общим признаком, обнаруженным у родов *Lonicera*, *Symphoricarpus*, *Triosteum* является делеция в хлоропластном гене *clpP* (у остальных родов трибы этот признак изучен не был) (Backlund & Pyck, 1998).

В 1998 г. А. Backlund & N. Pyck предложили выделить подсемейства *Linnaeoideae* (*Abelia*, *Dipelta*, *Kolkwitzia*, *Linnaea*, *Zabelia*) и *Diervilloideae* (*Diervilla* включая *Macrodiervilla*, и *Weigela*) в отдельные семейства, таким образом, в составе семейства *Caprifoliaceae* s. str. остаются роды *Heptacodium*, *Leycesteria*, *Lonicera*, *Symphoricarpus*, *Triosteum*. Понимаемое в таком составе семействе оказывается монофилетичным.

А.Л. Тахтаджян (1987) в качестве отдельной 4-й трибы выделяет трибу *Triosteae*, с единственным родом *Triosteum*.

Данные по анатомии и морфологии цветка многих представителей *Caprifoliaceae* были получены А. Wilkinson (1949). Цветки жимолостных обычно с прицветниками и прицветничками (часто сохраняющимися при плодах, например у *Linnaea*), собраны в разного типа соцветия, признаки строения которых часто используются в систематике этой группы (Хохряков, Мазуренко, 1968; Manchester, Donoghue, 1995). Род *Leycesteria* по-видимому наиболее близок к предковой форме – полностью 5-мерному цветку. У остальных членов трибы *Lonicereae* наблюдается тенденция к редукции числа карпеллей, тесно связанной со слиянием проводящих пучков завязи. У разных видов *Lonicera*, также как у *Kolkwitzia*, слияние проводящих пучков в разной степени наблюдается в парах цветков. У представителей трибы *Linnaeae* появляется сочетание стерильных и фертильных карпеллей в одном гинецее, а степень слияния проводящих пучков возрастает. Таким образом, нижняя завязь жимолостных представляет собой разросшуюся, значительно измененную цветочную ось с сильно редуцированными плодолистиками, представленными только суртуральными пучками и плацентами, несущими семязачатки, а также нормально развивающимися столбиком и рыльцем (Артюшенко, 1951).

Строение сочных плодов представителей *Lonicera* (крупнейшего рода семейства) и *Symphoricarpus* ранее подвергалось подробному изучению в связи с широким хозяйственным использованием различных видов жимолости (Малинкина, 2001; Li, Donoghue, 2002) и снежноягодника. Наименее изученной с карпологической точки зрения оставалась триба *Linnaeae*, состав которой к тому же часто подвергался изменению. Стро-

ение плодов рода *Linnaeae* было нами описано ранее (Зайцева, Меликян, 2007). В данной работе представлены результаты изучения плодов кустарниковых представителей трибы, широко культивируемых в ботанических садах умеренных и субтропических регионов. Нами изучена морфология плодов и анатомия стенки плода представителей родов *Abelia* (*A. coreana* Nakai, *A. integrifolia* Koidz, *A. zanderi* Rehder), *Dipelta* (*D. ventricosa* Hemsl.) и *Kolkwitzia* (*K. amabilis* Graebn.).

***Abelia coreana* Nakai**

Морфология: плод нижний, продолговатой формы, слегка изогнутый, длиной около 7 мм, шириной 1 мм, опушенный, увенчанный остающейся чашечкой, 8–9 мм длиной, 3 мм шириной.

Анатомия: на поперечном срезе плод округло-овальной формы, ребристый, хорошо выражены два крупных и множество мелких ребер, заметны два стерильных и одно гораздо более крупное фертильное гнездо, несколько дериватов проводящих пучков, образующих скопления механической ткани в крупных ребрах. Стенка плода образована 11–13 слоями клеток (рис. 1б). Эпидерма эпикарпия представлена одним слоем крупных клеток с сильно утолщенными стенками, покрытыми мощной кутикулой, между которыми встречаются волоски. Основная ткань эпикарпия и мезокарпий (не разделенные видимой границей) сложены 9–11 слоями флобафен-содержащих клеток со слегка утолщенными стенками, причем размер клеток сильно увеличивается в направлении от периферии к центру плода. Эндокарпий представлен 2–3 слоями клеток, вытянутых в тангентальном направлении, оболочки клеток одревесневают (рис 1б).

Морфологическое и анатомическое строение плодов *Abelia integrifolia* Koidz. и *Abelia zanderi* Graebn. (рис. 1а) сходно с таковым у *Abelia coreana* Nakai.

***Dipelta ventricosa* Hemsl.**

Морфология: плод нижний, бутылковидной формы, слегка уплощенный в дорзо-вентральном направлении, по бокам плода заметна кайма. Плод, сидящий на длинной ножке, опушен простыми и головчатыми волосками (рис 1в). Плод 5 мм длиной, 3 мм шириной в широкой части, увенчан остающимся околоцветником, защищен латеральными крупными пленчатыми почковидными прицветниками, 2,7 см длиной, 1,4 см шириной, а с адаксиальной стороны более мелким (1 см длиной и 1 см шириной) сердцевидным прицветником. Прицветники закрывают плод полностью.

Анатомия: на поперечном срезе плод звездчатой формы, ребристый, с каждой стороны заметны три мелких ребра, в которых находятся проводящие пучки, а с адаксиальной стороны заметен хорошо выраженный киль (рис. 1г). На поперечном срезе плода выявлены два стерильных и два фертильных гнезда. Стенка плода образована из 5–7 слоями клеток. Эпидерма эпикарпия представлена одним слоем мелких флобафен-содержащих клеток, среди которых располагаются довольно крупные волоски. Основная ткань эпикарпия и мезокарпий (не разделенные видимой границей) сложены 2–3 слоями легко сминающихся паренхимных клеток с тонкими оболочками. Эндокарпий сложен 2–3 слоями склереид с утолщенными и одревесневшими стенками, пронизанными поровыми каналами. Внешний из трех слоев клеток является прерывистым, а стенки клеток внутреннего слоя сильнее утолщены (рис. 1г).

***Kolkwitzia amabilis* Graebn.**

Морфология: плоды нижние, бутылковидной формы располагаются, срастаясь попарно, на длинных (до 1,2 см длиной) ножках и увенчаны остающимся околоцветником длиной до 8 мм. Длина плода 4–7 мм, ширина в широкой части 3 мм, плоды и ножки густо опушены жесткими длинными волосками, серебристыми у молодых плодов, желтовато-коричневыми у зрелых (рис. 1д).

Анатомия: На поперечном срезе плода выявлены два мелких стерильных и одно более крупное фертильное гнездо. Полости гнезд выстилает механической ткань, состоящая из небольшого (3–4) числа слоев клеток. Латерально располагаются два крупных выроста, состоящие из крупных клеток паренхимы с отсутствующим содержимым, служащие для облегчения распространения плода путем анемохории. На поперечном срезе также заметны дериваты 9–10 проводящих пучков. Стенка плода сложена 16–17 слоями клеток. Эпидермиса эпикарпия представлена одним слоем небольших клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении и заполненных темным содержимым. Клетки основной ткани эпикарпия и мезокарпия (не разделенные видимой границей) вытянуты в тангентальном направлении, содержат большое количество флобафенов, расположены в 10–11 слоев. Эндокарпий представлен 5–6 слоями склереид с сильно утолщенными одревесневшими стенками и мелкими полостями (рис. 1е).

Таким образом, плоды кустарниковых таксонов трибы *Linnaeae* представляют собой псевдомомерные нижние пиренарии, развивающиеся из нижней завязи синкарпного гинецея. Поскольку склеренхимная зона

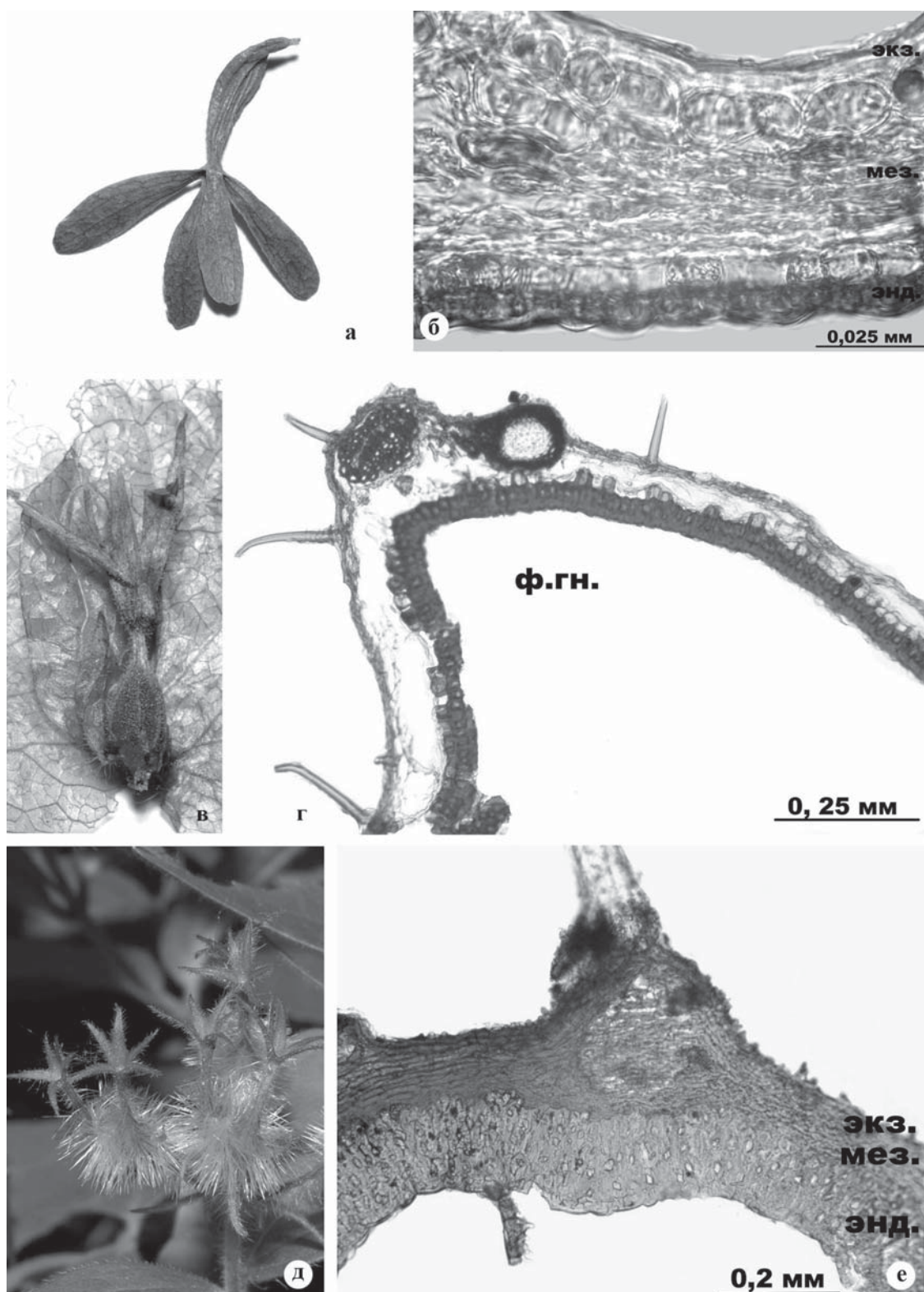


Рис. 1. Морфология и анатомия плодов представителей семейства *Caprifoliaceae*: а – внешний вид плода *Abelia zanderi* Rehder, б – строение перикарпия *Abelia coreana* Nakai, в – внешний вид плода *Dipelta ventricosa* Hemsl., г – фрагмент поперечного среза плода *Dipelta ventricosa* Hemsl., д – внешний вид плода *Kolkwitzia amabilis* Graebn., е – строение перикарпия *Kolkwitzia amabilis* Graebn. Условные обозначения: экз. – эпидерма эпикарпия, мез. – основная ткань эпикарпия и мезокарпий, энд. – эндокарпий, ф. гн. – фертильное гнездо плода.

перикарпия сложена исключительно клетками эндокарпия, то, согласно современным представлениям о морфогенезе плодов (Бобров, Меликян, Романов, 2009), такие пиренарии следует относить к пиренариям *Ilex*-типа. В структуре изученных нами плодов часто присутствуют экстрафлоральные и интрафлоральные элементы. У представителей всех изученных родов при плодах сохраняется чашечка (рис. 1а,в,д), а у представителей *Dipelta ventricosa* еще и прицветные листья (рис 1в). На поперечных срезах в верхней части плодов хорошо заметны два стерильных и одно фертильное гнезда завязи.

По мнению А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) семейство Caprifoliaceae по комплексу признаков является самым архаическим в порядке Dipsacales, включающим также семейства Dipsacaceae, Valerianaceae, Morinaceae и Triplostegiaceae. Базальное положение семейства подтверждается и данными сравнительной карпологии – для жимолостных характерно наличие нескольких гнезд завязи (от 5 до 1) со многими семязачатками в каждом гнезде, плодов разных типов: коробочки (триба *Diervilleae*, в то время как у всех остальных Dipsacales плоды невскрывающиеся), ягоды, пиренарии, семян с развитым эндоспермом. Среди Caprifoliaceae широко представлена редукция гнезд завязи, тенденции к уменьшению числа семязачатков и их недоразвитию, наряду с уменьшением числа тычинок. Через трибу *Linnaeae* (*Linnaea*, *Abelia*, *Kolkwitzia*, *Dipelta*) жимолостные связаны с представителями родственного семейства Valerianaceae, характеризующегося ореховидными плодами.

Результаты нашей работы вновь подтвердили, что плоды представляют собой весьма консервативные структуры, часто сохраняющие в своем анатомическом строении исходные, предковые признаки, а это, в свою очередь, имеет чрезвычайно важное значение для решения вопросов систематики и филогении различных групп покрытосеменных растений.

Литература

- Артюшенко З.Т. Развитие цветка и плода жимолостных // Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер.7. 1951. – № 2. – С. 131–169.
- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: URSS, 2009. – 283 с.
- Зайцева Е.С., Меликян А.П. Систематическое положение рода *Linnaea* L. по данным сравнительной карпологии // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 172–174.
- Малинкина Е.В. Закономерности формирования морфолого-анатомической структуры, масличности плодов и содержания в них биологически активных веществ у представителей рода *Lonicera* L. Автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – М., 2001. – 21 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Эволюция типов побегов у жимолостных // Бюл. ГБС. 1968. – Вып. 70. – С. 64–69.
- Backlund A., Puck N. Diervillaceae and Linnaeaceae, two new families of caprifolioids // Taxon. 1998. – Vol.47. – P. 657–661.
- Li J., Donoghue M.J. Phylogenetics of *Lonicera* (Caprifoliaceae) based on sequences of internal transcribed spacer region of nuclear ribosomal DNA // Botany 2002. 2002. abstract 653. <http://www.botany2002.org/section12/abstracts/121.shtml>.
- Manchester S.R., Donoghue M.J. Winged fruits of Linnaeae (Caprifoliaceae) in the Tertiary of Western North America: *Diplodipelta* gen. nov. // Int. Jour. Plant Sci. 1995. – Vol.156. – P. 709–722.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. – New York: Colum. Univ. Press, 1997. – 643 p.
- Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the Caprifoliaceae in general // Amer. J. Bot. 1949. – Vol.36. – P. 481–489.

УДК 582.931.4

© М.С. Романов, Е.С. Романова, А.В. Бобров

Сравнительная карпология представителей рода *Melicytus* J. R. & G. Forst. s. l. (Violaceae)

М.С. Романов¹, Е.С. Романова², А.В. Бобров³

¹ГБС РАН, Москва, Россия

E-mail: romanovmikhail@hotmail.com

²Ботанический сад МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³Географический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия

Comparative carpology of *Melicytus* J. R. & G. Forst. s. l. (Violaceae)

M.S. Romanov, E.S. Romanova, A.V.F.Ch. Bobrov

The fruits of shrubby representative of the Violaceae family – the *Melicytus* genus – are specialized oligospermous or monospermous berries with reduced parenchymatous pericarp. These fruits are the result of morphogenetic development of polyspermous capsules typical for most Violaceae.

Согласно современным представлениям, эволюция жизненных форм в семействе Violaceae протекала по классической схеме: от древовидных форм (представленных в семействе основном кустарниками) к травянистым (Hekking, 1988; Hutchinson, 1969). Исходя из этого, кустарниковый род *Melicytus* (syn. *Hymenanthera*) должен рассматриваться среди наиболее архаичных представителей семейства. Это противоречит, как некоторым морфологическим особенностям *Melicytus* (например, однополости цветков и двудомности растений, актиноморфной симметрии цветков, etc.), так и данным «молекулярной филогенетики» (Токуока, 2008). Плоды *Melicytus* описываются в литературе как ягоды (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997) – что также не согласуется с представлениями о базальном положении рода в семействе, большинству представителей которого свойственны плоды-коробочки. Происхождение ягод от коробочек в процессе морфогенетического развития плодов можно считать общепризнанным (Бобров, Меликян и Романов, 2009; Каден, 1947; Левина, 1987; Меликян, 1981). Однако как не маловероятна трансформация сочных невскрывающихся плодов во вскрывающиеся, априорное исключение этого модуса морфолого-эволюционных преобразований было бы слишком легковесным. Реконструировать морфогенез плодов в пределах интереснейшего семейства *Violaceae* можно только на основании детальных карпологических исследований наибольшего числа представителей семейства.

С целью определить морфогенетический тип плода, свойственный *Melicytus*, нами исследована анатомическая структура перикарпия пяти видов рода. Для сравнения гомологичных структур перикарпия мы изучили плоды *Melicytus* на разных стадиях развития: от опылённой карпеллы до полностью зрелого состояния. Только изучение плодов в процессе развития позволяет достоверно определить гистогенетические зоны перикарпия: экзокарпий (производное наружной эпидермы карпеллы), мезокарпий (производное мезофилла карпеллы) и эндокарпий (производное внутренней эпидермы карпеллы) (Бобров, Романов и Меликян, 2009). Материал для исследований был собран авторами с живых растений, культивирующихся в Субтропическом ботаническом саду Кубани (Сочи, РФ) и в Harold L. Lyon Arboretum (Honolulu, Hawaii, USA). Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность директорам указанных ботанических учреждений – проф. Ю.Н. Карпуну и Prof. Christopher P. Dunn. Для анатомических исследований были использованы традиционные методики (Ruzin, 1999).

Род *Melicytus* (incl. *Hymenanthera*) включает более десяти видов кустарников, распространённых в юго-восточной Австралии, на о-ве Норфолк, Самоа и Фиджи, в Новой Зеландии, включая архипелаг Чатам (Hekking, 1988). Типичный для *Violaceae* паракарпный гинецей с париетальной плацентацией развивается в сочные малосеменные или односеменные плоды. Анатомическое строение перикарпия исследованных представителей *Melicytus* очень сходно, поэтому ниже приведены детальные описания двух видов рода.

Melicytus obovatus (Kirk) Garn.-Jones (syn. *Hymenanthera obovata* Kirk)

Морфология. Плоды сочные, практически сферической формы, около 6–7 мм в диаметре. В полости плода располагается два семени, неправильной угловато-каплевидной формы, светло-бежевого цвета. **Анатомия.** Перикарпий сложен 10–12 слоями паренхимных клеток. Экзокарпий представлен однослой-

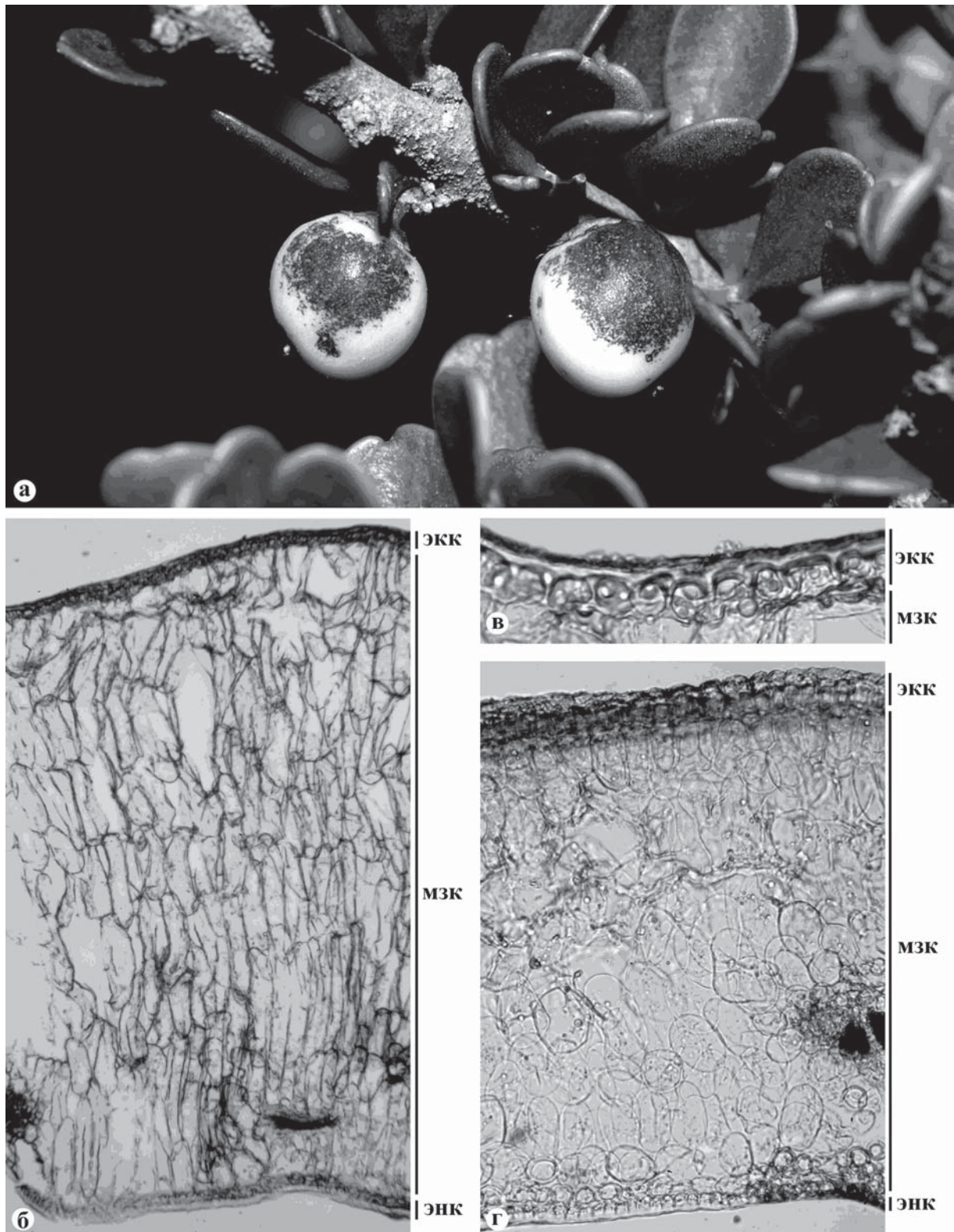


Рис. 1. Морфология и анатомия плодов *Melicytus*: а. – внешний вид плодов *M. crassifolia*, б. – анатомическое строение перикарпия *M. crassifolia*, в. – фрагмент периферической зоны перикарпия *M. crassifolia*, г. – анатомическое строение перикарпия *M. obovata*.

Условные обозначения: экк – экзокрпий, мзк – мезокарпий, энк – эндокарпий.

ной эпидермой, сложенной незначительно радиально–удлиненными (палисадными) клетками с несколько неравномерно утолщенными стенками. Мезокарпий сложен 8–10 слоями эллиптических тонкостенных паренхимных клеток, разделенных межклетниками. В толще мезокарпия располагаются дериваты проводящих пучков. Эндокарпий представлен внутренней эпидермой, образованной клетками с неравномерно утолщенными, но не одревесневшими стенками. Экзокарпий и эндокарпий покрыты тонкой кутикулой.

***Melicytus crassifolius* (Hook. fil.) Garn.-Jones (syn. *Hymenantha crassifolia* Hook. fil.)**

Морфология. Плоды сочные, белые, с незакономерно расположенными пигментными сиреневыми пятнами. Плоды практически сферической формы, около 6–7 мм в диаметре. В полости плода располагается единственное яйцевидное черно–коричневое семя, второй семязачаток остается недоразвитым. **Анатомия.** Перикарпий сложен 10–11 слоями паренхимных клеток. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной практически изодиаметрическими клетками с неравномерно утолщенными стенками. Мезокарпий сложен 8–9 слоями радиально–удлиненных тонкостенных клеток, стенки некоторых из них частично и фрагментарно одревесневают (но не утолщаются). Во внутренней части мезокарпия располагаются дериваты проводящих пучков. Эндокарпий фактически представлен внутренней эпидермой, образованной клетками с утолщенными, но не одревесневшими стенками. Экзокарпий и эндокарпий покрывает хорошо развитая кутикула.

Согласно предложенной морфогенетической классификации плодов (Бобров, Меликян и Романов, 2009), плоды *Melicytus* должны быть отнесены к ценокарпным ягодам, точнее к наиболее специализированному подтипу паракарпных ягод. Черты специализации в строении плодов *Melicytus* заключаются не только в уменьшении числа семян до 1, но и в заметной редукции перикарпия. Общее число клеточных слоёв перикарпия исследованных видов *Melicytus* не превышает 12–15, что говорит о крайней степени продвинутой плодов. Об этом же свидетельствует и полное отсутствие рудиментов механизма вскрывания в структуре перикарпия. Плоды *Melicytus* могут рассматриваться в качестве конечного звена морфогенетического ряда преобразования плодов *Violaceae*: многосеменные коробочки > многосеменные ягоды > мало- и односеменные ягоды. Замечательно, что у *Violaceae* представлен и другой морфогенетический ряд, берущий начало от многосеменных коробочек и завершающийся вполне типичным орехом (*Gloeospermum*).

По совокупности карпологических признаков род *Melicytus* является одним из наиболее специализированных представителем *Violaceae*, что согласуется с представлениями о филогенезе семейства, сформулированными на основе сиквенирования нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК (Токуока, 2008). Сочетание у *Melicytus* признаков архаичности (кустарниковая жизненная форма) и специализации (актиноморфные цветки, малосеменные ягоды с редуцированным перикарпием) – яркий пример приращиваемой цветковым растениям гетеробатмии (Takhtajan, 1997).

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: URSS. 2009. – 286 с.
- Каден Н.Н. Генетическая классификация плодов // Вестн. Моск. универ. 1947. – Т. 12. – С. 31–42.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука. 1987. – 160 с.
- Меликян А.П. О некоторых генеральных тенденциях эволюции и специализации плодов // Пробл. эволюц. морфол. и биохим. в системат. и филоген. раст. – Киев: Наукова думка. 1981. – С. 117–125.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. – NY: New York Botanical Garden. 1988. – 555 p.
- Hekking W.H.A. *Violaceae* // Flora Neotropica. Mo. 46. Part I. – NY: NY Bot. Gard. 1988.
- Hutchinson J. Evolution and phylogeny of flowering plants. – L.–NY: Academic Press. 1969. – 717 p.
- Ruzin S.E. Plant Microtechnique and Microscopy. – Oxford: University Press. 1999. – 322 p.
- Токуока Т. Molecular phylogenetic analysis of *Violaceae* (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences // J. Plant Res. 2008. – Vol. 121. – P. 253–260.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. – NY: Columbia University Press. 1997. – 643 p.

УДК 615.322

© Ф.Ш. Сатдарова, В.А. Куркин, Л.В. Тарасенко

Анатомические характеристики семян лимонника китайского, выявленные с помощью цифровой микроскопии

Ф.Ш. Сатдарова, В.А. Куркин, Л.В. Тарасенко

ГОУ ВПО «Самарский государственный медицинский университет», Самара, Россия
E-mail: vakur@samaramail.ru satdarova@rambler.ru

Anatomical characteristics of seeds of *Schisandra chinensis* with digital microscopy

F.Sh. Satdarova, V.A. Kurkin, L.V. Tarasenko

There was studied the anatomical structure of the seeds of *Schisandra chinensis* [*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.]. There are specified diagnostic signs of this kind of the whole drug. The results of research received by means of digital microscopy there are recommended to include in the section «Microscopy» of the project pharmacopeial article «Schizandreae semina» in State Pharmacopeia of Russian Federation (the 12th issue).

С давних времен лимонник китайский (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) привлекает внимание многих ученых, являясь источником тонизирующих препаратов таких как, настойка семян, настойка плодов, масло лимонника и препарат «Элима» (куркин, 2007; Степанов, 2004). Известны также и гепатопротекторные свойства данного растения (Hikino, 1985; Ko et al., 1995). Несмотря на достаточно глубокое изучение химического состава данного растения остается открытым вопрос относительно стандартизации его плодов и семян и препаратов на их основе. Действующая на сегодняшний день нормативная документация (НД) на плоды и семена лимонника в полной мере не соответствует требованиям к фармакопейному анализу (А.П. Арзамасцев, И.А. Самылина, 2004). Ранее нами разработаны методики качественного и количественного анализа плодов и семян лимонника китайского с использованием ТСХ, УФ-спектроскопии, а также стандартного образца ?-схизандринина. Однако по-прежнему в разделе «Микроскопия» отсутствуют фотографии, отображающие микроскопические признаки семян и плодов данного растения (Березовская, Дошинская, Серых, 1978; Государственная..., 1989б).

Лимонник китайский – многолетняя деревянистая лиана со шнуровидным корневищем и многочисленными придаточными корнями. Стебли ветвящиеся, диаметром 1-2 см, длиной 10-15 м. Кора темно-коричневая, на более молодых побегов желтоватая, гладкая, блестящая. Побеги эластичные, мягкие и неломающиеся при сгибании, всегда направлены вверх (Жизнь..., 1980).

Лимонник китайский относится к сем. Лимонниковых (*Schizandraceae*), плоды представителей которого с морфологической точки зрения называются сочными многолисточками (Жизнь..., 1980). В литературе плод лимонника китайского также называют «многоягодой», имеющей вид гроздевидной кисти, состоящей из 4-40 ягодообразных односемянных (реже двусемянных) сочных шаровидных ярко-красных листовок, достигающих диаметра 10 мм (Паламарчук, Веселова, 1969; Правила..., 1985).

Описание диагностических признаков сырья противоречиво, и, в первую очередь, это касается характеристики анатомической структуры цельных плодов и семян лимонника китайского (Долгова, Ладыгина, 1977; Кречетова и др., 1972; Лекарственное..., 2006). Успешная интродукция в Средней Полосе Российской Федерации лимонника китайского также делает актуальным проводимое исследование (Кречетова и др., 1972).

Цель работы – изучение анатомических особенностей семян лимонника китайского для уточнения диагностических признаков сырья и их описания.

Материал и методы.

Материалами исследования служили зрелые семена дикорастущей лианы лимонника китайского, заготовленные на Южном Сахалине (окрестности г. Южно-Сахалинск) и семена данного растения, интродуцированного в Самарской области (Волжский район, пос. Волжские Зори). Подготовку материала для микроскопического исследования и анализ микропрепаратов проводили, используя общепринятые методики (Государственная..., 1989а; Паламарчук, Веселова, 1969).

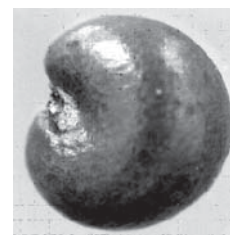


Рис. 1. Общий вид семени лимонника китайского (x 20)

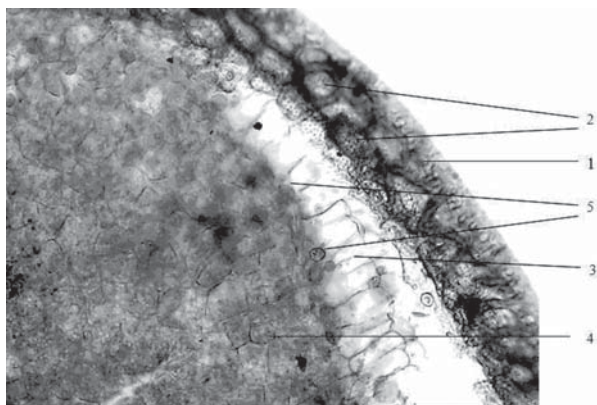


Рис. 2. Микрофотография поперечного среза семени лимонника (x 100)
1 – «эпидермальные» клетки; 2 – каменные клетки; 3 – тонкостенные клетки; 4 – клетки эндосперма с жирным маслом и алейроновыми зёрнами; 5 – капли жирного масла.

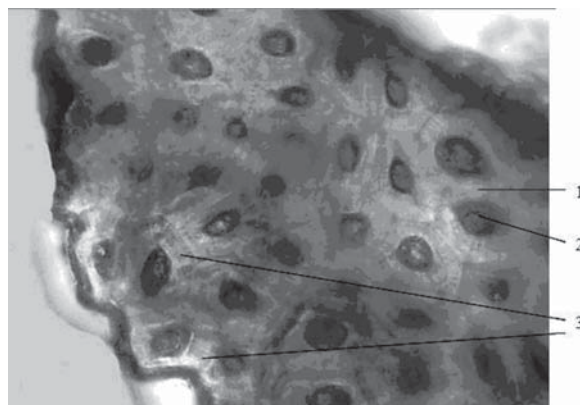


Рис. 3. Микрофотография фрагмента семени, с поверхности (x 400, окраска – 5% раствор сернокислого анилина).
1 – оболочка клетки; 2 – полость клетки; 3 – поровые каналы.

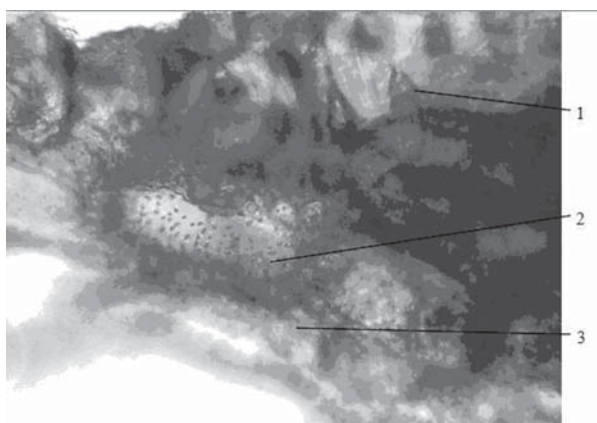


Рис. 4. Микрофотография фрагмента поперечного среза семени (x 1000, окраска – 5% раствор сернокислого анилина).
1 – клетки «эпидермиса»; 2 – полость каменной клетки; 3 – оболочка каменной клетки.

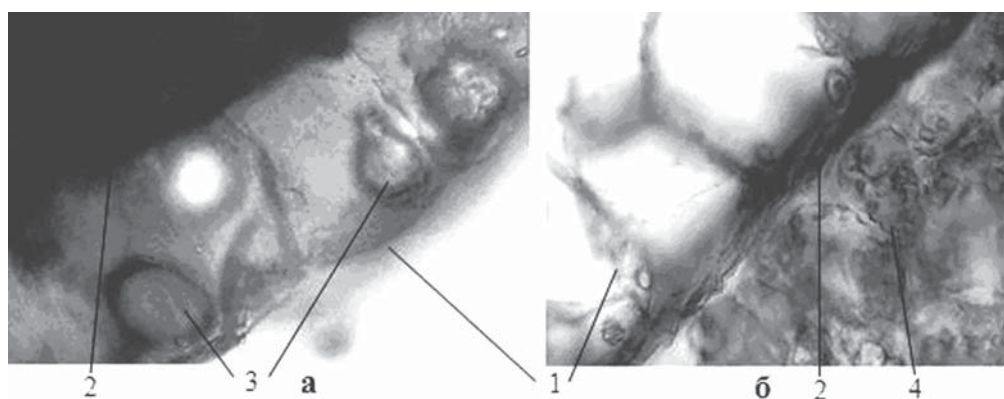
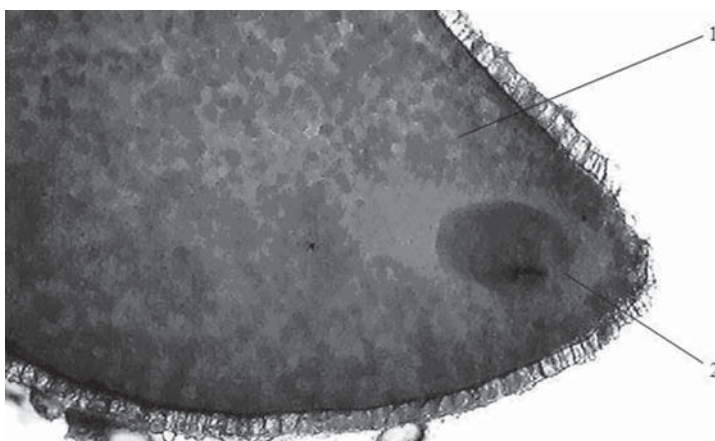


Рис. 5. Микрофотография фрагмента поперечного среза семени лимонника (x 400):
а – (окраска – 0,1% раствор Судана-III); б – (окраска – 3% раствор Люголя). 1 – слой тонкостенных клеток; 2 – слой спавшихся клеток; 3 – капли эфирного масла; 4 – клетки эндосперма с алейроновыми зёрнами.

Рис. 6. Микрофотография фрагмента поперечного среза семени лимонника (x 40; окраска – 3% раствор Люголя)
1 – эндосперм; 2 – зародыш.



Анатомические срезы цельных семян проводили с помощью парафиново-восковых блоков размером 1,0 x 1,0 x 1,5 см. Исследования срезов семян данного растения осуществляли с помощью микроскопов «Motic DM-111» (Корея), «Motic DM-39C-N9GO-A» (Корея), и «МБИ-15У42» (Россия) с увеличениями x 20, x 40, x 100, x 400, x 1000 (Березовская, Дошинская, Серых, 1978). Для более полной характеристики исследуемых объектов проводили гистохимические реакции со следующими реагентами: 3% раствор Люголя, 5% раствор сернокислого анилина, 0,1% раствор судана-III. В целях сохранения структуры и окраски клеток семян лимонника использована разработанная нами методика сравнительного микроскопического анализа без применения химических реагентов (Паламарчук, Веселова, 1969).

Результаты и их обсуждение.

Внешне семена лимонника блестящие, желтые, почковидные, с тонкой, но плотной оболочкой, имеющей мелкобугорчатую поверхность (Лимонник..., 1981) (рис. 1).

Микроскопическое исследование поперечного среза семени лимонника китайского позволило выявить следующие диагностические признаки: с поверхности расположена многослойная семенная кожура (рис. 2).

Первый слой семенной кожуры составляют крупные, как правило, четырехугольные клетки с сильно утолщенными, одревесневшими буровато-желтыми стенками, пронизанными порами. При рассматривании с поверхности они пяти-, шестиугольные, многогранные. Одни авторы данный слой называют эпидермисом (Долгова, Ладыгина, 1977; Лекарственное..., 2006), другие же – слоем толстостенных клеток – склеренхимой (Кречетова и др., 1972). При окрашивании этих клеток 5% раствором сернокислого анилина оболочки этих клеток приобретают лимонно-желтый цвет. Это дает возможность утверждать, что они лигнифицированы (рис. 3).

Под слоем так называемого эпидермиса мы наблюдали 2-3 ряда механических (каменистых) клеток, сильно одревесневших, при этом в литературе (Государственная..., 1989б; Долгова, Ладыгина, 1977) имеются данные о наличии 4-6 таких рядов склереид (рис. 4). Одревеснение клеточных оболочек доказывается их окрашиванием 5%-ным раствором сернокислого анилина в интенсивный желтый цвет. Интенсивность их окраски значительно превосходит степень окраски наружного слоя «эпидермальных» клеток. Полость каменистых клеток имеет ячеисто-сосочковую поверхность. При приготовлении микропрепаратов поперечного среза семени в большинстве случаев клетки «эпидермиса» и каменистые клетки отделяются от нижележащих слоев.

Под рядами каменистых клеток расположены несколько рядов спавшихся клеток, структура которых не различима, и под ними виден ряд очень крупных, четырехугольных клеток с тонкими стенками и включениями в виде капель эфирного масла лимонно-желтого цвета, а затем опять спавшаяся, бесструктурная тонкостенная ткань – последний слой семенной кожуры. Под семенной кожурой расположен эндосперм, состоящий из крупных многогранных клеток с живым содержимым. Они содержат капли жирного масла и очень мелкие алейроновые зерна диаметром 8-15 мкм (рис. 5).

Согласно литературным данным (Кречетова и др., 1972), зародыш семени очень маленький, имеет сердцевидную форму (размеры 0,3 x 0,6 мм), расположен в нижней наиболее острой части семени (рис. 6).

В результате проделанной экспериментальной работы обоснованы анатомо-микроскопические диагностические признаки семян лимонника китайского, рекомендуемые для определения подлинности сырья.

Результаты микрохимических реакций свидетельствуют о наличии в исследуемом растительном сырье жирного и эфирного масел, белков, что подтверждается гистохимически. Результаты микроскопического ис-

следования рекомендуется включить в раздел «Микроскопия» проекта ФС «Лимонника семена» в Государственную Фармакопею Российской Федерации XII издания.

Выводы:

С использованием цифровой микроскопии изучено анатомическое строение семян лимонника китайского. Диагностическими признаками семян данного растения являются: четырех- и пятиугольные клетки эпидермиса с сильно утолщенными, одревесневшими буровато-желтыми стенками; расположенные ниже 2-3 ряда сильно одревесневших каменистых клеток, под которыми находится слой тонкостенных клеток с каплями лимонно-желтого цвета, ограниченный с двух сторон слоями спавшихся клеток. Многоугольные клетки эндосперма содержат капли жирного масла с мелкими алейроновыми зернами.

Литература

- Березовская Т.П., Доцинская Н.В., Серых Е.А.* Методы микроскопического анализа ботанических объектов. – Томск, 1978. – 113 с.
- Государственная фармакопея СССР. Десятое издание. – М., 1986. – 1078 с.
- Государственная фармакопея СССР. Одиннадцатое издание (Выпуск 1.). – М., 1989а. – Т.1. – 398 с.
- Государственная фармакопея СССР. Одиннадцатое издание (Выпуск 1.). – М., 1989б. – Т.2. – 399 с.
- Долгова А.А., Ладыгина Е.Я.* Морфолого-анатомическое исследование лекарственного растительного сырья: практикум по фармакогнозии. – М., 1977. – С. 227–228.
- Жизнь растений. Цветковые растения. – М., 1980, Т.5. – С. 144–145.
- Кречетова Н.В. и др.* Семена и плоды деревьев и кустарников Дальнего Востока. – М., 1972. – 80 с.
- Куркин В.А.* Фармакогнозия: Учебник для студентов фармацевтических вузов. – Самара, 2007. – 1239 с.
- Лекарственное сырье растительного и животного происхождения. Фармакогнозия / Под ред. Г.П. Яковлева. – СПб., 2006. – 845 с.
- Лимонник / Под ред. П.Ф. Коновалова. – Хабаровск, 1981. – С. 13–15.
- Паламарчук И.А., Веселова Т.Д.* Изучение растительной клетки. – М., 1969. – 143 с.
- Правила сбора и сушки лекарственных растений (сборник инструкций) / Под ред. А.И. Шретера. – М., 1985. – С. 152–155.
- Степанов А.С.* Стандартизация сырья и препаратов элеутерококка колючего и лимонника китайского: Автореф. дис... канд. фарм. наук. – Пермь, 2004. – 23 с.
- Hikino H.* Chinese medicinal plants used against hepatitis // *Advances in Chinese medicinal materials research.* – Singapore, 1985. – P. 205–213.
- Ko K.M. et al.* Effect of a lignan-enriched fructus schizandrae extract on hepatic glutathione status in rats: protection against carbon tetrachloride toxicity // *Planta Medica.* 1995. – Vol. 61, – № 6. – P. 489–500.

УДК 581.5

© П.П. Силкин

Анализ микроструктуры и химического состава годичных колец в дендрологических исследованиях

П.П. Силкин

Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
E-mail: ppsilk@forest.akadem.ru

The analysis of the microstructure and chemical compound of year rings in dendrology researches

P.P. Silkin

We investigated relationship of concentration of atoms Ca, Mn, Sr in tree-rings of a spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and larch (*Larix sibirica* Ledeb.) with the characteristics of a tree-ring structure. For the first time for the same tree-rings the multi parameter measurements of the characteristics of their

structure were conducted. The relationship of concentration Ca and Sr with densitometric, histological and X-ray characteristics of tree-rings is shown. The availability of non-linear negative relationship of concentration Ca with a cell-wall thickness confirms outcomes of a theoretical evaluation about influence of a chemical structure of cell-walls to outcomes of an x-ray densitometry.

Методы и материалы

Методом многопараметрического анализа исследовались годовые кольца древесины ели (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающей в Томской области, и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), вблизи г. Норильска, Красноярского края. Ключевая идея метода многопараметрического анализа заключается в комплексном анализе разнородных характеристик клеточной структуры годовых колец, имеющих разный физический смысл и измеренных для одних и тех же годовых колец с высоким пространственным разрешением. В данной работе были проведены измерения гистометрических, денситометрических, рентгенографических и элементных параметров клеточной структуры годовых колец. В качестве объектов исследования использовались образцы (диски) древесины указанных выше видов древесных растений. Из дисков выпиливались радиальные полосы шириной 1 см и толщиной 0,2 см. Длина полосы определялась длиной последних 20-25 годовых колец и была индивидуальной у каждого дерева. В работе исследовалось не менее десяти образцов каждого вида.

В качестве гистометрических характеристик годовых колец использовались радиальные размеры и толщины клеточных стенок трахеид. Гистометрические параметры клеточной структуры годовых колец были измерены с помощью системы анализа изображений (САИ), в состав которого входит компьютеризированный микроскоп Ахioskop-20 (Карл Цейсс) с помощью специально разработанного автором пакета прикладных программ «SuperMoment», «Lineyka», «ProcessorKR».

Денситометрические данные для годовых колец получены с помощью рентгеновского денситометра DENDRO-2003 фирмы Walech Electronic (Швейцария). Рентгенографическая плотность клеточной стенки рассчитывалась автором с помощью программы «SpektrMP» на основе гистометрических и денситометрических характеристик годовых колец по авторской методике (Силкин, 2004б, 2005).

Содержание химических элементов в годовых кольцах были получены на установке элементного химического анализа РФА-СИ Института ядерной физики им. Г.И. Будкера СО РАН методом рентгено-флуоресцентного анализа. В качестве источника возбуждения атомов использовалось синхротронное излучение ускорителя элементарных частиц ВЭПП-3. Энергия фотонов излучения устанавливалась равной 21 кЭв, что позволило провести измерение содержания атомов химических элементов в диапазоне от С1 до Sг включительно. Сканирование образцов осуществлялось с шагом от 200 до 500 микрон, в зависимости от ширины годовых колец. Ширина пучка излучения устанавливалась 200 микрон. Итоговая относительная концентрация химических элементов для каждой точки годового кольца оценивалась методом фундаментальных параметров (Вольдсет, 1977; Лосев, 1991). Таким образом, были построены профили концентрации химических элементов в пределах годовых колец. В данной работе использовалась относительная концентрация химических элементов, т.к. вопросы их абсолютного содержания в годовых кольцах данных образцов не рассматривались.

В результате проведённых многопараметрических измерений клеточной структуры годовых колец был получен набор данных, имеющих разный пространственный масштаб от 1 мкм для толщины клеточной стенки до 200 мкм при измерении содержания химических элементов. Минимальный элемент, в рамках которого биологически увязываются все параметры структуры годовых колец, является клетка (трахеида) годового кольца. Поэтому оптимальным рабочим масштабом для оперирования с данными является радиальный размер клетки. Данный подход был положен автором в основу метода расчёта рентгенографической плотности клеточной стенки (Силкин, 2004б, 2005). Для расчёта этого параметра, данные профиля плотности усреднялись в пределах размера трахеиды и вычислялась средняя плотность клетки. Зная среднюю плотность клетки и рассчитав объём клеточной стенки, в которой сосредоточена вся её масса, рассчитывается рентгенографическая плотность клеточной стенки. Элементный состав измеряется с участка поверхности годового кольца, в котором помещается вдоль радиального направления 4-6 и более клеток, поэтому прямое сопоставление элементных и клеточных данных будет некорректно в силу того, что параметры этих клеток могут сильно варьировать. Например, в пределах 200 мкм могут встретиться одновременно клетки ранней, переходной и поздней древесины. Для корректного сопоставления клеточных и элементных данных была разработана автором компьютерная программа «ConvElementINF». Она позволяет проводить датировку элементных данных по данным когерентного и некогерентного рентгеновского излучения от образца (они сопутствуют измерениям элементного состава), т.е. однозначно сопоставить точку измерения содержания элементов конкретному годовому кольцу и положению в нем, что позволяет определить группу клеток годового кольца, для которой измерялся элементный состав. Далее, программа вычисляет средние клеточные параметры для данной

группы клеток и результаты усреднённых клеточных данных и концентрации элементов для данной точки выводит в текстовый файл. Таким образом, появляется массив строк, каждая строка содержит средние значения клеточных данных и элементные данные для одной точки годового кольца, а так же год формирования годового кольца и положение точки в нем относительно начала кольца.

Результаты и обсуждение

Когерентное и некогерентное излучение от образца появляется в результате взаимодействия первичного возбуждающего синхротронного излучения (СИ) с атомами исследуемого объекта во время исследования элементного состава методами РФА-СИ. Интенсивность данных видов излучения пропорциональна числу атомов, на которых произошло рассеяние квантов СИ и, поэтому, оно пропорционально плотности вещества образца в области взаимодействия с пучком СИ. Проводился анализ связи между профилем плотности годовых колец, измеренным методами рентгеновской денситометрии и профилем интенсивности когерентного и некогерентного излучения этих же годовых колец. Экспериментально доказана линейная связь между этими параметрами. Оба типа профилей фактически совпадают (рис.1). Таким образом, данные интенсивностей когерентного и некогерентного излучений можно использовать вместо денситометрических данных, что может существенно ускорить проведение всего комплекса многопараметрического анализа, т.к. когерентное и некогерентное излучение возникает во время исследований элементного состава методами РФА-СИ.

Согласно результатам корреляционного анализа всего комплекса клеточных данных, элементы Са, Мп и Sr имеют высокие значимые коэффициенты корреляции Пирсона друг с другом (0,5-0,8). На рисунке 2 можно наблюдать ход изменения концентраций кальция и стронция в годовых кольцах ели и лиственницы. Для годовых колец лиственницы получены аналогичные результаты. Кальций, марганец и стронций имеют одинаковый тренд изменения их концентраций в образцах, что обуславливает положительные значимые коэффициенты корреляции между этими элементами. У всех исследованных в данной работе образцов можно наблюдать чёткую противофазу изменения интенсивностей кальция и стронция (рис. 2). Концентрация марганца, имея тренд, подобный кальцию и стронцию, ведёт себя неоднозначно в разных образцах. В некоторых случаях концентрация марганца синхронна с концентрацией кальция, в других случаях наблюдается синхронность с концентрацией стронция.

Исходя из общности тренда кальция и стронция и их чётко выраженного изменения в противофазе друг к другу, можно заключить, что они входят в состав одного из полимеров клеточной стенки, взаимно «вытесняя» или «дополняя» друг друга, в зависимости от условий их связывания. В самом деле, кальций и стронций, входя во вторую группу щелочноземельных металлов периодической системы элементов Д.И. Менделеева, обладают близкими физико-химическими характеристиками и могут входить в состав одних и тех же полимеров клеточной стенки. За исключением целлюлозы, все полисахариды растительной клеточной стенки являются

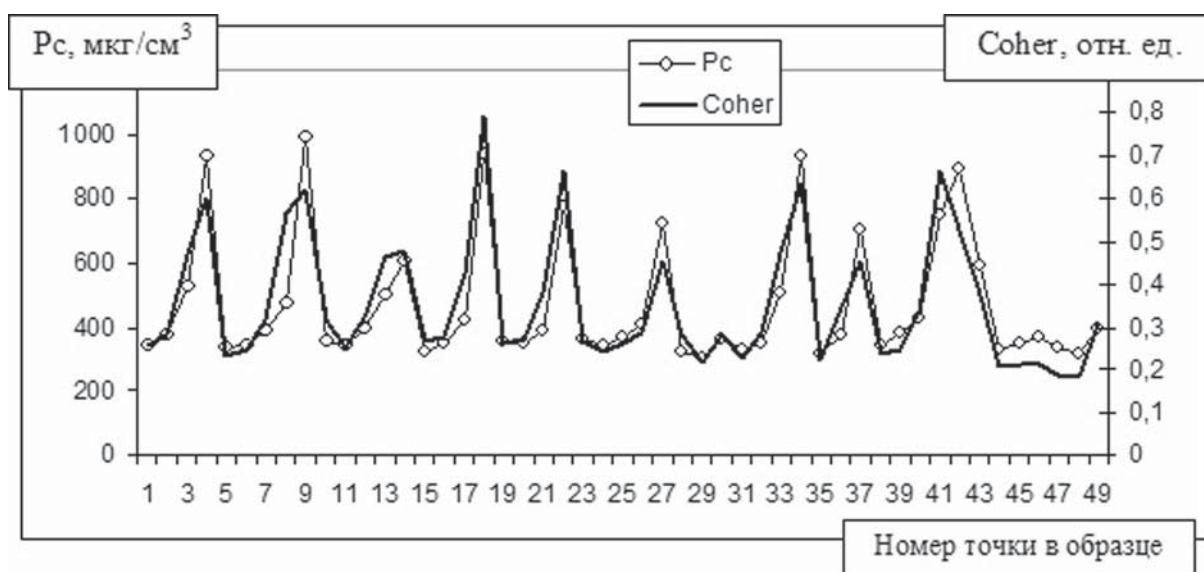


Рис. 1. Графики рентгенографической плотности годовых колец (Pc) и интенсивности когерентного излучения (Coher) в образце лиственницы. Подобная связь наблюдается и для годовых колец ели.

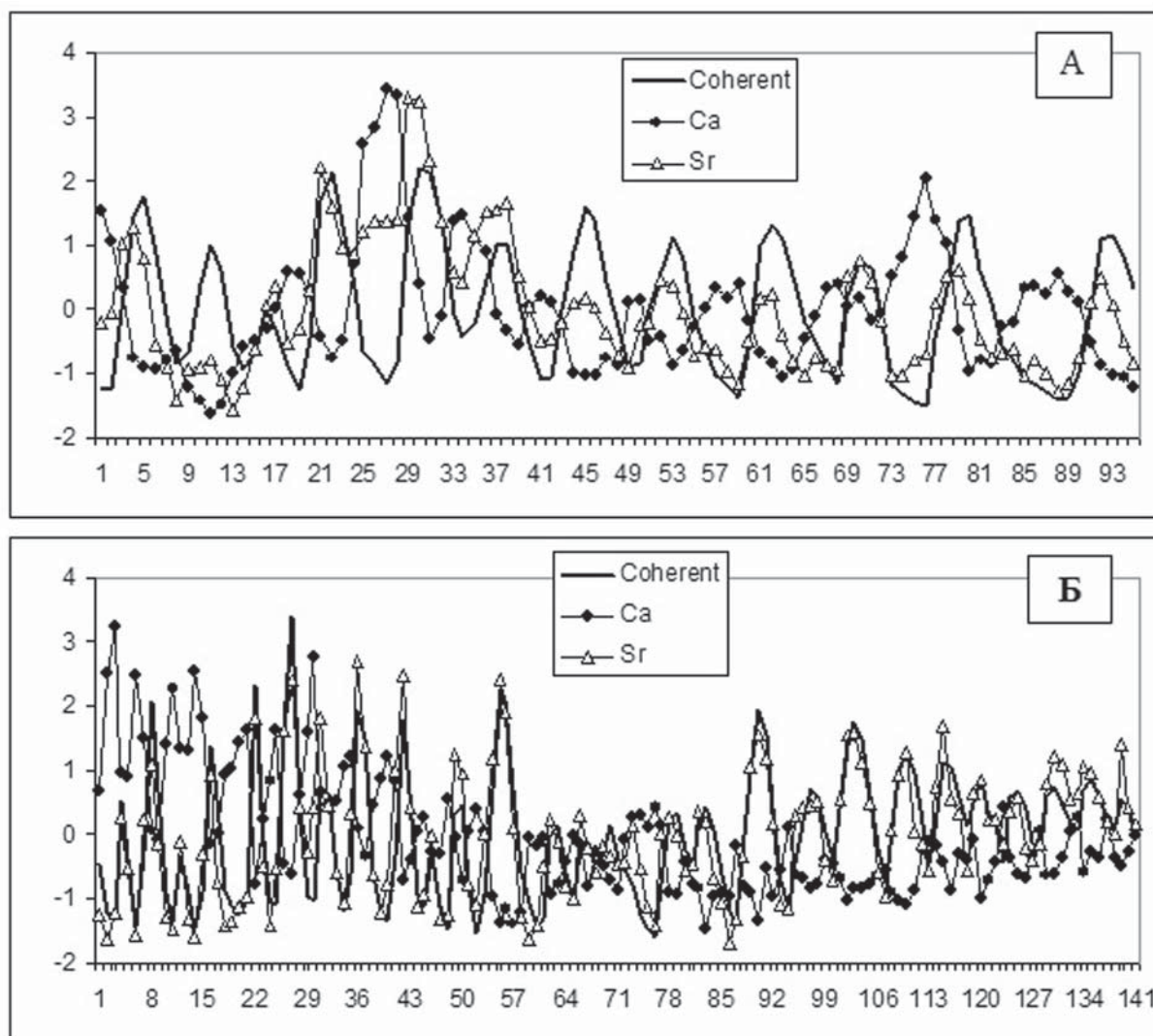


Рис. 2. Графики интенсивности когерентного излучения (Coherent), концентрации кальция (Ca) и стронция (Sr) в годичных кольцах ели (А) и лиственницы (Б). Интенсивность когерентного излучения и концентрации элементов выражены в относительных единицах (ось ординат). На оси абсцисс указаны номера точек данных в образце.

водорастворимыми веществами и закрепляются в ней различными типами связей (Горшкова, 2007). Неметилированные карбоксильные группы уроновых кислот (пектиновые вещества) обычно связываются между собой ионами Ca^{2+} таким образом, что образуется структура, имеющая название «ячейки для яиц» (Горшкова, 2007). Кроме того, этот же автор указывает, что кроме кальция, похожие структуры могут образовываться и с другими двухвалентными катионами, такими как Mg^{2+} , Sr^{2+} , Ba^{2+} . Марганец, судя по тренду, также прямо или косвенно связан с пектиновыми веществами или процессами образования их комплексов с ионами кальция и стронция.

Для всех исследованных образцов древесины обнаружено чётко выраженное изменение концентрации кальция в противофазе изменению интенсивности когерентного излучения (рис. 2). Интенсивность когерентного излучения отражает профиль плотности годичного кольца, из чего можно заключить, что концентрация Ca в годичных кольцах выше в ранней древесине и уменьшается к поздней древесине. Изменение концентрации Sr и интенсивности когерентного излучения происходит синхронно (рис. 2) для всех исследованных образцов. Концентрация стронция растёт в направлении от ранней древесины к поздней. Таким образом, плотность годичных колец и концентрации кальция и стронция в них оказываются связанными между собой.

Термин «рентгенографическая плотность клеточной стенки» был введён в связи с использованием данных рентгенографической денситометрии при расчёте плотности клеточной стенки и, как показали дальнейшие

исследования (Силкин, 2004б, 2005), данный параметр оказался функционально связанным с толщиной клеточной стенки, что противоречило существующему мнению о её постоянстве. Общеизвестно, что плотность клеточной стенки составляет порядка 1,4-1,5 г/см³. В случае рентгенографической плотности клеточной стенки для зоны ранней древесины были получены значения, доходившие в пределе до 3-3,5 г/см³. В то же время, в зоне поздней древесины, рентгенографическая плотность клеточной стенки была в пределах 1,3-1,5 г/см³, что сопоставимо с общепризнанными значениями. Для объяснения данного противоречия, автором были проведены теоретические оценки о влиянии содержания атомов кальция на результаты рентгеновской денситометрии (Силкин 2004а, 2005). Акцент на кальции был сделан не случайно, т.к. известно, что и по классическим работам и современным прямым измерениям содержания элементов (Jonsson et al., 1990), данный элемент имеет в разы и на порядки большую концентрацию относительно других элементов. В результате проведённых теоретических оценок было показано, что наличие атомов кальция, входящих в состав пектиновых веществ клеточной стенки действительно может приводить к завышению результатов рентгеновской денситометрии, а рентгенографическая плотность клеточной стенки может достигать указанных выше высоких значений. Таким образом, неизбежным следствием связи рентгенографической плотности клеточной стенки с её толщиной, является связь содержания кальция в клеточной стенке с её толщиной.

Рассмотрим результаты расчётов, сделанных с помощью программы «ConvElementINF» по данным проведённых многопараметрических измерений. В работе впервые для исследуемых объектов и районов произрастания получена связь рентгенографической плотности клеточной стенки (Pw) с её толщиной (W) (рис. 3). Подобный вид связи Pw с W, был получен ранее для образцов лиственницы и сосны для участка Средней Сибири. Таким образом, можно заключить, что связь данных параметров обладает универсальностью и качественно не зависит от породы дерева и места его произрастания. Так же на данном рисунке приведена связь содержания Ca с толщиной клеточной стенки W. Видно, что концентрация кальция также нелинейно связана с толщиной клеточной стенки, как и рентгенографическая плотность клеточной стенки.

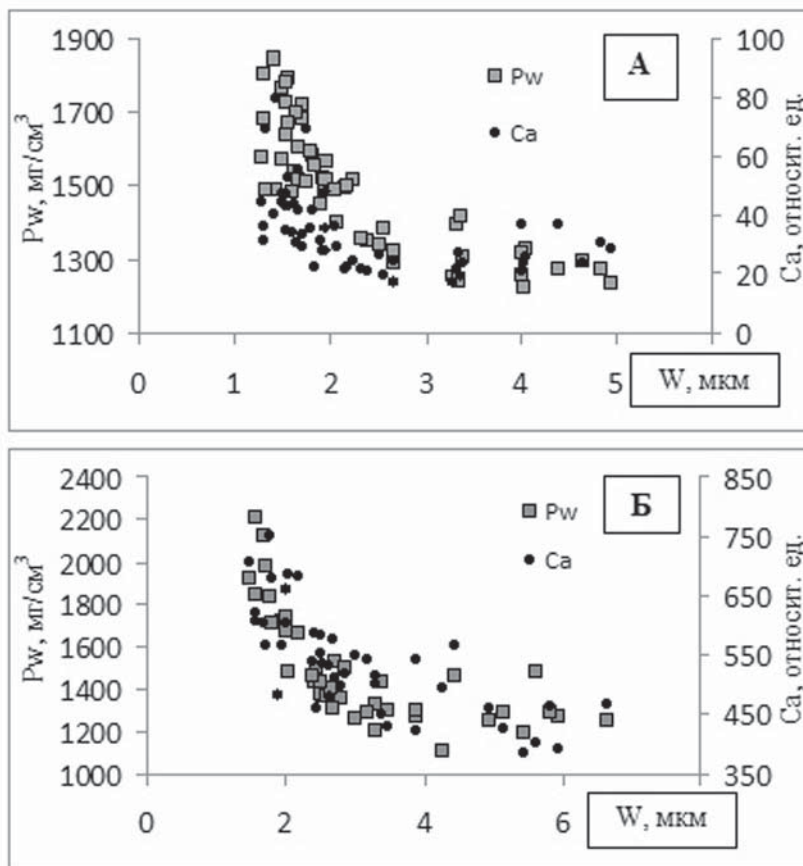


Рис. 3. Связь рентгенографической плотности (Pw) и концентрации кальция (Ca) с толщиной клеточной стенки (W). А – для образцов ели, Б – для лиственницы.

Заключение

Впервые с помощью метода многопараметрического анализа годичных колец хвойных удалось получить многоплановые клеточные данные, имеющие разный физический и биологический смысл. Благодаря проведенным исследованиям можно заключить, что экспериментально показано наличие нелинейной отрицательной связи концентрации атомов кальция с толщиной клеточной стенки. Данная связь инвариантна относительно места произрастания и вида хвойного дерева. Несмотря на существование радиального перемещения химических элементов в годичных кольцах и участия в водопроведении в текущем вегетационном периоде нескольких годичных колец, можно сделать вывод о связи концентрации кальция и стронция с клеточной структурой годичных колец. Данный факт свидетельствует о возможности использования элементных данных, не связанных с техногенным загрязнением окружающей среды, в задачах дендрэкологии и дендроклиматологии. Максимальные концентрации кальция наблюдаются в зонах ранней древесины, а минимальные – в зонах поздней древесины годичных колец. Подобную картину можно видеть и для рентгенографической плотности клеточных стенок годичных колец. Совпадение графиков связи концентрации кальция и рентгенографической плотности клеточной стенки с толщиной клеточной стенки подтверждает сделанный ранее на основе теоретических оценок вывод о влиянии концентрации кальция на результаты рентгеновской денситометрии годичных колец.

Работа поддержана грантом РФФИ-08-04-00296-а

Литература

- Вольдсет Р. Прикладная спектрометрия рентгеновского излучения. – М.: АТОМИЗДАТ, 1977. – 253 с.
- Горшкова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамичная система. – М.: Наука, 2007. – 429 с.
- Лосев Н.Ф. Рентгенофлуоресцентный анализ. – Новосибирск, 1991. – 230 с.
- Силкин П.П. Влияние химического состава и толщины клеточной стенки на её рентгенографическую плотность // Материалы IV Конференции молодых ученых СО РАН, посвященной М.А. Лаврентьеву в Новосибирске, 2004а. – С.122–124.
- Силкин П.П. Метод измерения массы и плотности клеточных стенок трахеид хвойных. Оценка работоспособности метода // Сб. научн. ст., посвящённый памяти академика РАН В.Е. Зуева «Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии». – Томск, 2004б. – С. 241–246.
- Силкин П.П. Рентгенографический и гистометрический анализ структуры годичных колец древесины хвойных: Автореф. канд. физ.-мат. наук: 03.00.02. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. – 21 с.
- Jonsson B., Pernestål K., Li H.-K. Analysis of the content of trace elements in tree cores from spruce by means of PIXE // Swedish university of agricultural sciences. Department of biometry and forest management: UMEA. 1990. – 83 p.

УДК: 582.475 + 481.48

© А.Н. Сорокин

Строение семян и систематическое положение *Hesperopeuce mertensiana* (Bong.) Rydb. (Pinaceae)

А.Н. Сорокин

Главный ботанический сад РАН, Москва, Россия
E-mail: a_n_sorokin@mail.ru

Seed structure and systematic position of *Hesperopeuce mertensiana* (Bong.) Rydb. (Pinaceae) A.N. Sorokin

The results of investigation of seeds of *Hesperopeuce mertensiana* (Bong.) Rydb. (Pinaceae), and a number of specie of *Tsuga* s. l. *Carriere* (Pinaceae) are given. Seed morphology and anatomy in *Hesperopeuce* and *Tsuga* is very similar in the studied taxa. Our data do not support the separation of *Hesperopeuce* as a genus.

Монотипный род *Hesperopeuce* (Engelm.) Lemm., сегрегированный из *Tsuga* s.l. Carriere, признается далеко не всеми систематиками (Чавчавадзе и Яценко-Хмелевский, 1978; Krussmann, 1979), и обоснованность его выделения неоднократно оспаривалась. Однако, с другой стороны, благодаря многочисленным разносторонним исследованиям единственного представителя этого «сомнительного» рода - *Hesperopeuce mertensiana* (Bong.) Rydb., был накоплен достаточно внушительный объем фактов, указывающих на обособленное систематическое положение этого вида (Owens & Blake, 1983; Page, 1988; Taylor, 1972).

Особая точка зрения на рассматриваемый таксон была высказана М. van Campo-Duplan & H. Gausсен (1948), которые считали *Hesperopeuce* межродовым гибридом *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. и *Picea sitchensis* (Bong.) Carriere, дав ему с соответствующее родовое наименование – *Tsugo-Picea* van Campo-Duplan & Gausсен. И хотя данная гипотеза представляется нам мало правдоподобной, у нее время от времени появляются сторонники, находящие фактические подтверждения этой интересной точке зрения (Бобров, 1983).

С целью уточнить систематическое положение *Hesperopeuce mertensiana* в пределах семейства *Pinaceae*, нами было изучено строение семян этого вида, а также ряда представителей *Tsuga* s.str. Следует отметить, что морфологические (в широком смысле) исследования репродуктивных структур, являющихся одними из самых консервативных структур растительного организма, неоднократно и успешно применялись в систематике самых разных таксонов семенных растений (Бобров, 2002; Меликян, 1996).

Материал и методика исследования. Нами исследованы семена *Hesperopeuce mertensiana* (Bong.) Rydb. (МНА-Н, UBC), а также представителей 4 видов рода *Tsuga* s.str.: *T. canadensis* (L.) Carriere (МНА, МНА-Н, MW, SDS), *T. dumosa* (D. Don) Eichler in Engler & Prantl (МНА-СС), *T. heterophylla* (Raf.) Sarg. (МНА-СС, SDS), *T. sieboldii* Carriere (HBSK-СС).

Часть материала для исследования (свежие зрелые семена) была собрана автором в следующих пунктах интродукции: Ботанический сад МГУ им. Ломоносова, Москва (MW), Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва (МНА), Дендрарий НИИ горного лесоводства и экологии леса, Сочи (SDS), Дендрологический парк государственного предприятия «Южные культуры», Адлер, Сочи (DSC), Субтропический ботанический сад Кубани, Уч-Дере, Сочи (HBSK). Вторая часть изученного материала (сухие или фиксированные семена) была получена из следующих источников: Ботанический музей БИН РАН, Санкт-Петербург (LE), Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, Москва (МНА-Н), Карпологическая коллекция кафедры высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва (MW-СС), Карпологическая коллекция Субтропического ботанического сада Кубани, Уч-Дере, Сочи (HBSK-СС), Карпологическая коллекция группы хемосистематики и эволюционной биохимии ГБС им. Н.В. Цицина РАН, Москва (МНА-СС), Botany Department, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada (UBC). Образцы подбирались с целью исследовать семена представителей *Tsuga*, как из природных местообитаний, так и из различных пунктов интродукции, характеризующихся неодинаковыми экологическими условиями.

Морфологические исследования проводились при помощи бинокулярной лупы МБС-9. Анатомические срезы производились в средней части тела семени перпендикулярно большей его оси (для уточнения деталей строения отдельных клеток делались также и продольные срезы) при помощи опасной бритвы или микротомы МРТУ-42. Для изготовления срезов материал предварительно выдерживался в смеси Э. Страсбургера (дистиллированная вода : этиловый спирт 70° : глицерин – 1 : 1 : 1). Часть материала подвергалась обезвоживанию в серии спиртов возрастающих концентраций с последующей пропиткой парафином, согласно методике, предложенной в указанном издании (Прозина, 1960). Для выявления степени лигнификации клеточных стенок проводилась реакция на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой. Изготовление временных препаратов производилось по общепринятым методикам (Прозина, 1960; Фурст, 1979). Для исследований использовался световой микроскоп БИОЛАМ; для уточнения ряда деталей исследования на сканирующем электронном микроскопе НТАСНІ S-405А (Межфакультетская лаборатория электронной микроскопии МГУ). В описаниях использована терминология из работ К. Schnarf (1937), R. Schmid (1986), А.В. Боброва (2002).

Все таксоны изучены не менее чем по трём образцам.

Результаты исследования.

Род *Hesperopeuce* (Engelm.) Lemm. – *H. mertensiana* (Bong.) Rydb.

Морфология семян. Семена сравнительно мелкие, обычно светлые коричневатые, в очертаниях удлиненно-полуяйцевидной формы, с единственным крылом. Тело семени в плане удлиненно-обратно-каплевидное или удлиненно-яйцевидное, практически не уплощенное, неравнобокое, со слегка заостренным микропилярным

концом, чуть более светлое, чем крыло. Крыло семени нормально развитое, плёнчатое (обычно сравнительно прозрачное), в очертаниях языковидное или удлинённо-яйцевидное, наиболее широкое в центральной или проксимальной части, неравнобокое, составляющее более половины всей длины семени, прикрепляется к халазальному окончанию тела суженным основанием и охватывает полностью его адаксиальную поверхность и в области микропиле слегка заходит на абаксиальную поверхность. Крыло с трудом отделяется от тела семени.

Анатомическое строение спермодермы. Общее число слоёв клеток спермодермы 6–11.

Экзотеста образована одним слоем довольно мелких овально-трапециевидных (на поперечном срезе) клеток с неравномерно утолщенными (наружные тангентальные стенки составляют около 1/4 толщины всей клетки) слабо одревесневшими слоистыми стенками и бесцветными полостями. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, неровная.

Мезотеста дифференцирована на паренхотесту (1–2 слоя) и расположенную глубже склеротесту (2–4 слоя). Клетки первой довольно крупные, неправильных форм, частично смятые, полости их бесцветны, а не утолщенные стенки окрашены флорафенами. Склеротеста представлена некрупными различных форм (в основном овальных или, обычно на границе с эндотестой, довольно сильно удлинённых в тангентальном направлении – на поперечном срезе) клетками, полости которых содержат флорафены, а полностью одревесневшие слоистые стенки пронизаны многочисленными длинными изредка ветвящимися поровыми каналами. В паренхотесте располагаются многочисленные небольшие смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками.

Эндотеста сложена 2–4 слоями некрупных сильно смятых тонкостенных клеток, полностью окрашенных флорафенами.

Род *Tsuga* Carriere.

Морфология семян. Семена сравнительно мелкие, обычно светлые серовато-коричневые, в очертаниях удлинённо-полуяйцевидной формы, с единственным крылом. Тело семени в плане обратно-каплевидное или почти треугольное, неравнобокое, слегка уплощенное, с суженным слегка заострённым изогнутым микропиларным концом, более тёмное, чем крыло. Крыло семени нормально развитое, плёнчатое (обычно прозрачное), в очертаниях удлинённо-яйцевидное, неравнобокое, наиболее широкое в центральной или проксимальной части, составляющее около 2/3 всей длины семени, прикрепляется к халазальному окончанию тела и охватывает полностью его адаксиальную поверхность и в области микропиле слегка заходит на абаксиальную поверхность. Крыло с трудом отделяется от тела семени.

Анатомическое строение спермодермы.

***T. canadensis* (L.) Carriere.** Общее число слоёв клеток спермодермы 4–10.

Экзотеста представлена одним (редко двумя) слоями некрупных овальных (удлинённых тангентально) в поперечном сечении клеток с весьма неравномерно утолщенными (наружные тангентальные клеточные стенки по мощности занимают около 3/4 всей клетки) слоистыми очень слабо одревесневшими стенками и неокрашенными полостями. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, очень неравномерно развитая.

Мезотеста подразделена на две зоны: паренхимную гиподерму (1–2 слоя) и склеротесту (1–3 слоя). Первая состоит из крупных бесцветных клеток разнообразных форм с незначительно утолщенными волнистыми стенками. Склерейды второй зоны мезотесты многоугольные, слегка удлинённые в тангентальном направлении (глубинные – в большей степени), толстостенные с маленькими неокрашенными полостями. Слоистые, полностью одревесневшие стенки этих клеток пронизаны большим числом длинных ветвящихся поровых каналов. В паренхимной части мезотесты располагаются многочисленные некрупные смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками.

Эндотеста (1–3 слоя) сложена сильно смятыми тонкостенными клетками с флорафенами в полостях.

Семенная кожура ***T. heterophylla* (Raf.) Sarg.** имеет схожую структуру с таковой *T. canadensis*, но отличается от неё следующими особенностями. Общее число слоёв клеток – 6–13 (в рёбрах до 15). Наружные тангентальные стенки клеток экзотесты составляют 1/3–3/4 всей толщины клетки. Стенки клеток паренхимы мезотесты окрашены флорафенами. Склерейды мезотесты (1–3, в рёбрах до 5 слоёв) с флорафенами в полостях. Эндотеста сложена 3–6 слоями клеток, полностью окрашенных флорафенами.

***T. dumosa* (D. Don) Eichler in Engler & Prantl.**

Общее число слоёв клеток спермодермы 6–13.

Экзотеста представлена одним (редко двумя) слоями некрупных округлых или чаще овальных (удлинённых тангентально) в поперечном сечении клеток с весьма неравномерно утолщенными (наружные тангентальные клеточные стенки по мощности занимают от 1/3 до 3/4 всей клетки) слоистыми слабо одревесневшими стенками и неокрашенными полостями. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, очень неравномерно развитая.

Мезотеста подразделена на две зоны: паренхимную гиподерму (1–2 слоя) и склеротесту (2–5 слоёв, до 1 в области вместилищ). Первая состоит из крупных, разнообразных форм клеток с незначительно утолщенными волнистыми стенками, окрашенными флорафенами. Склерейды второй зоны мезотесты овально-многоугольные, слегка удлинённые в тангентальном направлении (глубинные – в большей степени), толстостенные с маленькими бесцветными полостями. Слоистые, полностью одревесневшие стенки этих клеток пронизаны большим числом длинных ветвящихся поровых канальцев. На границе с эндотестой изредка встречаются несколько смятые склерейды со слабо утолщенными не полностью одревесневшими стенками без поровых канальцев. В паренхимной части мезотесты располагаются многочисленные некрупные смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками.

Эндотеста (2–4 слоя) сложена сильно смятыми клетками как полости, так и слабо утолщенные стенки которых окрашены флорафенами.

Семенная кожура *T. sieboldii* Carriere имеет схожую структуру с таковой *T. dumosa*, но отличается от неё следующими особенностями. Общее число слоёв клеток – 5–12 (в рёбрах до 15). Полости клеток экзотесты окрашены флорафенами. Склеренхима мезотесты сложена 1–3 (в рёбрах до 5) слоями. Эндотеста сложена 2–5 слоями клеток с неокрашенными стенками и плотным тёмным содержимым (в некоторых).

Обсуждение результатов. Представители родов *Tsuga* и *Hesperopeuce*, строение семян которых можно охарактеризовать как значительно подвинутое и специализированное в сравнении с большинством исследованных таксонов *Pinaceae*, образуют особую линию морфолого-эволюционных преобразований семян в пределах семейства. На это указывают следующие особенности морфологии и анатомии их семян. Семена представителей *Tsuga* и *Hesperopeuce* сравнительно мелкие, с тонким плёнчатым крылом, охватывающим адаксиальную и незначительную часть абаксиальной стороны тела. Спермодерма также весьма специализированная: она довольно тонкая, немногослойная (не более 15 слоёв); экзотеста представлена лишь специализированными эпидермальными элементами; паренхотеста 1–2-слойная, крупноклеточная, дериваты проводящих пучков отсутствуют. По нашему мнению, данная линия преобразований семян *Pinaceae* довольно близка к *Abies* и *Keteleeria* Cartiere, поскольку в спермодерме *Tsuga* и *Hesperopeuce* также имеются смоляные вместилища (но они значительно более мелкие), а мезотестальные склерейды явственно (но не столь сильно) удлинены в тангентальном направлении.

Морфологически семена единственного представителя рода *Hesperopeuce* и изученных *Tsuga* практически неразличимы. Но по строению спермодермы *Hesperopeuce*-тип следует расположить на чуть более низком уровне специализации по сравнению с видами *Tsuga*, хотя выводить второй тип из первого не представляется нам возможным. Несмотря на большее число слоёв клеток склеротесты *Hesperopeuce*, они значительно более сильно удлинены в тангентальном направлении, что, безусловно, является производным состоянием от типа склеротесты *Tsuga*, склерейды которого удлинены довольно слабо. В целом, различия между этими родами по строению семенной кожуры не столь велики, так что, например, в пределах рода *Abies* Mill. мы встречаем во много раз более удалённые друг от друга варианты строения семян.

Таким образом, *Hesperopeuce* и *Tsuga* образуют линию морфолого-эволюционных преобразований семян, бифуркирующую сравнительно поздно и, по нашему мнению, берущую начало от типов семян, схожих с таковыми у некоторых архаических представителей *Abies*. Эта линия, по нашему мнению, демонстрирует один из возможных вариантов глубокой специализации исходного типа семени.

Что касается гипотезы о гибридогенном происхождении рассматриваемого таксона, то наши материалы, а также сравнение их с результатами исследований семян представителей *Picea* (Сорокин, Бобров, 2005; Sorokin, Bobrov, 2003), не подтверждают ее. По строению семян роды *Picea* и *Tsuga* s.l. демонстрируют приблизительно равный, весьма высокий уровень специализации, благодаря чему семена этих родов, действительно, имеют определенное сходство, как по внешним, так и по структурным признакам. Однако мы склонны рассматривать это сходство, как результат схожих модусов специализации изначально разных типов семян в пределах семейства.

Таким образом, наши материалы не позволяют говорить о существенной обособленности *Hesperopeuce* и подтверждают необходимость сохранить *Hesperopeuce* в составе *Tsuga* s. l.

Литература

- Бобров А.В. Филогения хвойных (анализ современных представлений). – М., 2002. – 194 с.
Бобров Е.Г. О межродовой гибридизации в семействе Pinaceae // Бот. журн. 1983. – Т. 68. – С. 857–865.
Меликян А.П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Московское совещание

- по филогении растений: Материалы. – М.: Изд. секции ботаники МОИП и каф. высш. растений Моск. ун-та, 1996. – С. 86–88.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 205 с.
- Сорокин А.Н., Бобров А.В. Анатомия семенной кожуры представителей Pinaceae Adans. и её значение для систематики семейства // Бюллетень ГБС. 2005. – Вып. 189. – С. 225–235.
- Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
- Чавчавадзе Е. С., Яценко-Хмелевский А.А. Семейство сосновые (Pinaceae) // Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. – М.: Просвещение, 1978. – С. 350–374.
- Сатро-Duplan M. van, Gaussen H. Sur quatre hybrides des genres chez les Abietinees // Trav. Lab. For. Toul. 1948. – T.I. – Vol.4. – Art.24. – P. 24–28.
- Krussmann G. Handbuch der Nadelgehölze. 2. Aufl. Berlin, – Hamburg: P. Parey, 1979. – 366 s.
- Owens J.N., Blake M.D. Pollen morphology and development of the pollination mechanism in *Tsuga heterophylla* and *T. mertensiana* // Can. J. Bot. 1983. – Vol.61. – P. 3041–3048.
- Paterson C.N. New and maintained genera in the Conifer families Podocarpaceae and Pinaceae // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1988. – Vol.45. – P. 377–395.
- Schmid R. On Cornerian and other terminology of angiospermous and gymnospermous seed coats: hystorical perspective and terminological recommendations // Taxon. 1986. – Bd. 35. – S. 476–491.
- Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen-Samen. // Handbuch der Pflanzenanatomie. II. Abt. 2 Teil. – Berlin: G. Borntraeger, 1937. – Bd. 10 [1]. – 156 s.
- Sorokin A.N., Bobrov A.V.F.Ch. Systematic position of the genus *Picea* A. Dietr. (Pinaceae) on the base of seed coat structure // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18–22 августа 2003 г., Новосибирск – Барнаул). – Барнаул: Изд-во “АзБука”, 2003. – Т. 1. – С. 152–154.
- Taylor R.J. The relationships and origin of *Tsuga heterophylla* and *Tsuga mertensiana* based on phytochemical and morphological interpretations. // Amer. J. Bot. 1972. – Vol.59. – P. 149–157.

УДК 581.471 + 581.56

© Н.А. Трусов, Л.И. Созонова

Функции присемянников *Euonymus* L. и *Celastrus* L. (Celastraceae R. Br.)

Н.А. Трусов, Л.И. Созонова

Российский университет дружбы народов, Москва, Россия
E-mail: n-trusov@mail.ru

The functions of seed appendages in *Euonymus* L. and *Celastrus* L. (Celastraceae R. Br.)

N.A. Trusov, L.I. Sozonova

Basing on the original developmental fruit studies of the representatives of Celastraceae R. Br. different functions of seed appendages were supposed. The functions of seed appendages of *Euonymus* L. and *Celastrus* L. are discussed.

Семена *Euonymus* L. и *Celastrus* L. (Celastraceae R. Br.) имеют присемянники, о функциях которых пишут многие авторы. При этом предполагаемые функции часто совершенно не связываются с особенностями морфолого-анатомического строения присемянников.

Общепризнанной основной функцией присемянников *Euonymus* и *Celastrus* считается обеспечение распространения семян птицами и грызунами (Гроздов, 1936; Юркевич, 1949; Комар, 1965; Усенко, 1969; Леонова, 1974; Левина, 1987; Меликян, Савинов, 2000; Goebel, 1923; Schulz, 2006). Однако авторы не учитывают, что специализированные структуры не развиваются в результате экологической адаптации (Bresinski, 1963).

Кроме названной выше функции, присемянникам *Euonymus* приписывают участие в раскрытии плода (Copeland, 1966), предохранение семян от высыхания после раскрытии плода (Сапанкевич, 1953), задержку

прорастания семян (Моисеенко, 1953; Сапанкевич, 1953; 1960; Pesina, 1957) снижение всхожести семян (*E. europaeus* L.) (Гроздов, 1947; Сапанкевич, 1958).

Нами было изучено морфолого-анатомическое строение присемянников развивающихся и зрелых плодов 22-х видов *Euonymus* и 4-х видов *Celastrus*. Результаты исследований позволяют рассматривать присемянники как полифункциональные структуры, причём, функции могут трансформироваться в ходе морфогенеза этих образований.

Возможны следующие функции присемянников.

1. Защита развивающегося семени от неблагоприятных факторов окружающей среды.

Указанную функцию делают вероятной особенности заложения и развития присемянников. Закладываются они рано, ещё на стадии семязачатка. На первоначальных этапах своего развития присемянники всех изученных видов многослойны: состоят из эпидермы и многослойной паренхимы с крупными межклетниками (Трусов, Созонова, 2008а, 2008б). Такие присемянники вполне могут обеспечить микроклимат в полости завязи, подобно волоскам эндокарпия у *Vicia faba* L. (Kaniewski, 1968) и папиллам эндокарпия у некоторых представителей *Corydalis* Medik. (Михайлова, Ходорова, 2008).

2. Участие в интегральной фотосинтетической деятельности плода и обеспечении семени ассимилятами.

В клетках развивающихся присемянников всех изученных видов были обнаружены зеленые пластиды.

3. Обеспечение радиального транспорта веществ между перикарпием и семенем.

Эпидерма присемянников у изученных видов тесно контактирует с клетками эндокарпия и клетками наружной эпидермы наружного интегумента. У *E. macropterus* Rupr. кутикула присемянника на отдельных участках даже объединяется с кутикулой клеток эндокарпия.

4. Изоляция эргастических веществ, выводимых из реакций метаболизма.

Уже на ранних стадиях развития в клетках присемянников *Celastrus* обнаруживаются друзы и призматические кристаллы (Трусов, Созонова, 2008б). Иногда в клетках присемянников *E. alatus* (Thunb.) Siebold, при условии не развития зародыша наблюдаются друзы.

5. Депонирование избытка ассимилятов.

В клетках присемянников изученных видов *Euonymus* (за исключением *E. japonicus* Thunb., *E. obovatus* Nutt., *E. verrucosus* Scop.) рано наблюдаются обильные округлые жировые включения разных размеров. Подобный механизм выключения веществ из обмена описан для сочных внесеменных частей сочных маслячных плодов (Созонова, 1992).

6. Участие в обезвоживании перикарпия и семян в ходе созревания плода.

В созревающих плодах клетки перикарпия теряют воду. Створки раскрывшихся плодов засыхают и скручиваются. При этом присемянники (даже не накапливающие жирного масла) сохраняют сочную консистенцию и свою форму. Это наблюдается и после отделения плодов от растения. Участие присемянников в обезвоживании семян предполагается у представителей *Cytisus* L. (Rodríguez-Riano et al., 2006).

7. Привлечение биологических агентов распространения семян.

Зрелые присемянники *Euonymus* и *Celastrus* имеют оранжевую или красную окраску, обусловленную хромопластами. Хромопласты особенно многочисленны в клетках эпидермы. Кроме того, в присемянниках представителей *Euonymus* (исключения *E. japonicus*, *E. obovatus*, *E. verrucosus*) обнаружено высокое содержание жирного масла (Моисеенко, 1953; Pesina, 1957; Меликян, Савинов, 2000; Созонова и др., 2004).

Мы ставим под сомнение роль присемянников в раскрытии плода: коробочка, якобы, разрывается увеличивающимися в размерах упругими присемянниками. По нашим наблюдениям, ткани присемянников не столь упруги. Так, у *C. scandens* L. в местах раскрытия коробочки наблюдается перемещение продольно ориентированных клеток эндокарпия в полость плода и присемянник не препятствует этому.

Возможные функции присемянников – предохранение семян от высыхания после раскрытия плода, задержка прорастания семян и снижение всхожести – нами не обсуждаются, поскольку их подтверждение требует дополнительных исследований. Отметим лишь, что присемянники у представителей большинства изученных видов *Euonymus* и *Celastrus* не полностью покрывают семена, т.е. только частично изолируют их от внешней среды. П.В. Сапанкевичем (1958) установлено, что всхожесть свежесобранных семян с присемянниками *E. verrucosus* не снижается. При этом, присемянник прикрывает семя на 1/2-2/3.

Литература

Гроздов В.В. О бересклете европейском // Ботан. журн. СССР. 1936. – Т. 21. – №1. – С. 93–95.

Гроздов В.В. О бересклете и его культуре // Труды института леса. – М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1947. – Т.1. – С. 117–132.

- Комар Г. А. Ариллусы, их природа, строение и функции // Бот. журн. 1965. – Т.50. – №5. – С. 715–724.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. – Л., 1987. – 160 с.
- Леонова Т. Г. Бересклеты СССР и сопредельных стран. – Л., 1974. – 132 с.
- Меликян А. П., Савинов И. А. Семейство Celastraceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб., 2000. – Т. 6. – С.123–135.
- Михайлова М.А., Ходорова Н.В. К карпологии видов *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2008. – Т.93. – №1. – С. 42–59.
- Моисеенко С.Н. Бересклет Маака (*Euonymus maackii* Rupr.) // Труды института леса. М.: Изд-во Академии Наук СССР. 1953. – Т. 11. – С. 59–94.
- Сапанкевич П.В. Подготовка семян бересклета бородавчатого для получения дружных всходов // Труды института леса. М.: Изд-во Академии Наук СССР. 1953. – Т. 11. – С. 250–252.
- Сапанкевич П.В. Спелость семян и продолжительность их покоя // Труды института леса. М.: Изд-во Академии Наук СССР. 1958. – Т. 46. – С. 142–147.
- Сапанкевич П.В. Развитие и значение кроветельки у семян бересклета // Труды Брянского технологического института. 1960. – Т.9. – С. 281–284.
- Созонова Л.И. Сочные масляные плоды. Закономерности развития и строения в связи с накоплением масла. Автореф. ... дисс. на соиск. уч. ст. д.б.н. – М., 1992. – 36 с.
- Созонова Л.И., Трусов Н.А., Вандышев В.В. Масличность присемянников бересклетов // V Международная научно-практическая конференция “Интродукция нетрадиционных и редких растений”. – Персиановский, 2004. – Т.1. – С. 141–143.
- Трусов Н.А., Созонова Л.И. Формирование морфолого-анатомической структуры присемянников *Euonymus* L. // Бюлл. ГБС. – М.: Наука, 2008а. – Вып. 194. – С. 170–175.
- Трусов Н.А., Созонова Л.И. Формирование плода *Celastrus rugosus* Rehd. & Wils. // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Материалы международной конференции посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). – Ульяновск, 2008б. – С. 41–44.
- Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. – Хабаровск, 1969. – 415 с.
- Юркевич И.Д. Закономерности в распространении *Evonymus verrucosa* Scop. на территории СССР и некоторые исторические причины, обуславливающие их // Ботан. журн. 1949. – Т.34. – №4. – С. 395–409.
- Bresinsky A. Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen // Bibliotheca Botanica, 1963. 126. – S. 1–54.
- Copeland H.F. Morphology and embryology of *Euonymus japonica* // Phytomorphology. 1966. – Vol. 16. – № 3. – P. 326–334.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. – Jena, Gustav Fischer. 1923. – Bd. 3. – S. 1209–1789.
- Kaniewski K. Hairs in the loculus of the broad-bean (*Vicia faba* L.) fruit // Bulletin de l'academie polonaise des sciences. – Varsovie, 1968. – Vol. 16. – № 9. – P. 585–594.
- Pesina K. Vliv arillu a doby výsevu na kličení semen brslenu evropského (*Euonymus europaea* L.) // Preslia. 1957. – №29. – S. 186–192.
- Rodriguez-Riano et al. Megasporogenesis, megagametogenesis and ontogeny of the aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae: Papilionoideae) // Annals of Botany. 2006 – Vol. 98. – Iss. 4. – P. 777–791.
- Schulz B. Studien zu den Fruchten und Samen ausgewählter *Euonymus*-Arten // Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 2006. – Bd. 91. – S. 127–145.

Анатомическая структура листьев магнолий из секции *Buergeria* Dandy

О.И. Турлай

Кафедра ботаники и охраны природы Черновицкого национального университета имени Юрия Федьковича, 58022 г. Черновцы, ул. Федьковича, 11, Украина
E-mail: turlai@ukr.net

Anatomical structure of magnolias leaves from *Buergeria* Dandy section

O.I. Turlai

Characters of similarity and difference the structure of the epidermis, the mesophyll, the midrib, the leafstalk of the *Magnolia kobus* DC. and *M. salicifolia* (Sieb. Et Zucc.) Maxim., which are included to the section *Buergeria* Dandy are given.

Исследование анатомической структуры вегетативных органов древесных растений у большинства авторов направлены на поиски и выявление признаков, имеющих диагностическое значение в систематике (Баранова, 1962; Брайон, 2002; Лучков, Дерюгина, 1990; Палагеча, Сальникова, 1980). Для систематики отдельных таксономических групп особое значение имеет лист. В целом лист считается пластическим вегетативным органом, но отдельные его структуры, такие как эпидерма, проводящая система черешка и листовой пластинки являются консервативными, поэтому эти признаки могут использоваться в пределах рода или семейства как диагностические (Гендельс, 1990; Зубкова, 1966).

Строение эпидермы и устьичного аппарата с точки зрения системы рода *Magnolia* L. изучала М.А. Баранова (1962). Она сделала вывод о примитивизме рода *Magnolia* по строению эпидермальных структур в целом, определила наиболее совершенные за данными признаками виды из секций *Oyama*, *Rytidospermum* и *Yulania*.

Влияние строения листьев магнолии кобус, обратнойцевидной, Суланжа и трехлепестной на интенсивность транспирации изучали Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987). Они установили, что интенсивность транспирации у исследуемых видов связана с размерами и толщиной листовой пластинки, величиной клеток листа, характером расположения клеток мезофилла, а также с размерами устьиц и их количеством на единице площади.

Проводящую систему листа в связи с его морфогенезом у 8 видов рода *Magnolia* изучал

Т.В. Гендельс (1990). Он установил изменения в строении проводящей системы узла, прилистников, черешка и листовой пластинки в процессе морфогенеза и подтвердил возможность использования этих признаков в качестве «индикатора морфологических превращений листа для древесных двудольных».

Изучение анатомического строения листьев интродуцированных в ботаническом саду ЧНУ магнолий из секции *Rytidospermum* показало, что строение эпидермального комплекса листовой пластинки, черешка и центральной жилки у магнолии лекарственной, обратнойцевидной и трехлепестной имеет много общего (Турлай, 2007). У всех исследуемых видов цилиндрическая форма черешка, массивная колленхима, большое количество (14–23 шт.) проводящих коллатеральных пучков разного размера. С учетом того, что цилиндрический черешок в эволюционном отношении считается примитивным, сделан вывод о более близком положении видов из данной секции по строению черешка к исходным формам рода *Magnolia*.

Нами исследовано два вида листопадных магнолий, интродуцированных в ботаническом саду ЧНУ имени Юрия Федьковича – магнолия кобус (*Magnolia kobus* DC.) и м. иволистая (*M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim.).

Анатомическую структуру листа изучали на временных препаратах, изготовленных по общепринятым методикам (Фурст, 1979) с использованием микроскопа Zeiss Rf. и видеоприставки DCM – 130. Цифровое изображение анатомических срезов обрабатывали при помощи компьютерной программы Microsoft Power Point. Описание эпидермы проводили согласно рекомендаций М.А. Анели (1975) на основании микроскопического анализа реплик, изготовленных из листьев изучаемых магнолий по методу Г.Х. Молотковского (Фурст, 1979).

У исследуемых видов магнолий лист гипостоматический, устьица у магнолии иволистой находятся на уровне основных клеток эпидермы, у магнолии кобус – слегка выступают над эпидермальным слоем. Устьица парацитные, чечевичеподобные, замыкающие клетки полулунной формы, располагаются симметрично, устьичная щель веретеновидная. Устьичный аппарат согласно классификации Н.А. Анели относится к паразитно-параллельноклеточному типу дисектного клана. Околоустьичные клетки одинаковые по размерам, располагаются параллельно с обеих сторон от замыкающих клеток. Устьица расположены разнонаправленно, их количество на единицу площади у обох видов почти одинаково.

Основные клетки как верхней, так и нижней эпидермы гетероцитные, причем этот признак более выражен у магнолии иволистой. Антиклинальные стенки эпидермальных клеток слабоизвилистые, согласно классификации Н.А. Анели (1975) их можно отнести к криволинейному клану кривостенного типа. В нижней эпидерме магнолии иволистой есть трихомы в виде одноклеточных волосков с булавовидными утолщениями на концах (рис.1). У магнолии кобус трихомы расположены в основном вдоль жилок.

По основным признакам строения эпидермальных комплексов у исследуемых видов магнолий существенных различий нами не выявлено. Прослеживается явное сходство в характере строения и расположе-

ния основных клеток эпидермы и устьиц, их количестве на единицу площади.

Листья у магнолии кобус и м. иволистой дорсивентральные, у последней листовая пластинка тонкая, $154,0 \pm 2,8$ мкм толщиной, у магнолии кобус – $173,0 \pm 8,6$ мкм. Палисадная ткань у магнолии иволистой состоит из одного слоя клеток прозенхимной формы, ее толщина колеблется в пределах $35,0 \pm 7,3$ мкм. У магнолии кобус столбчатый мезофилл чаще состоит из одного–двух слоев клеток, поэтому его размеры по сравнению с таковыми у предыдущего вида значительно больше – $65,0 \pm 2,6$ мкм. Клетки губчатой ткани в листьях обоих видов разнообразной формы: округлые, овальные, многогранные, вытянутые. У магнолии кобус их размеры в 2–3 раза меньше по сравнению с клетками палисадной ткани, клетки размещены очень рыхло, некоторые межклетники очень большие, ткань губчатого мезофилла иногда состоит из 7–8 рядов клеток. Толщина губчатого мезофилла у магнолии иволистой колеблется в пределах $80,0 \pm 2,2$ мкм, у м. кобус – $90,0 \pm 2,6$ мкм, т.е. отличается в незначительной степени. Но за счет меньшего развития столбчатого мезофилла у магнолии иволистой коэффициент палисадности достигает 47%, в то время как у магнолии кобус этот показатель на уровне 74%.

Черешки исследованных магнолий слегка опушены одноклеточными волосками. На поперечном сечении в средней части черешки почковидные, уплощенные в адаксиально–абаксиальном направлении, с небольшим желобком с адаксиальной стороны. По периметру черешка иногда наблюдаются неглубокие продольные выступы. Черешки покрыты однорядной эпидермой, клетки которой тангентально вытянуты, с незначительно утолщенными внешними стенками. Под эпидермой находится колленхима и основная паренхима, клетки которой на периферии более мелкие, плотно прилегающие, изодиаметрические, тонкостенные. В клетках колленхимы и паренхимы находятся хлоропласты, их количество уменьшается от периферии к центру череш-

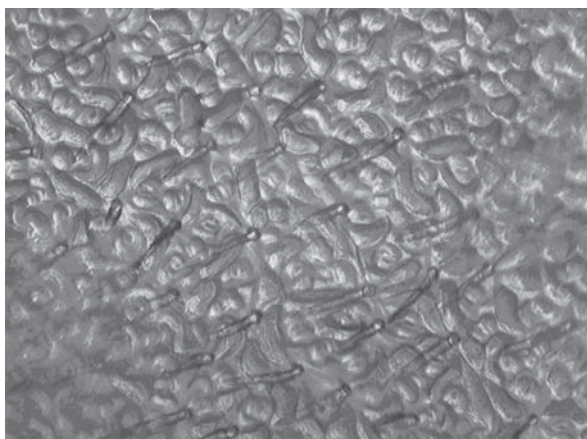


Рис. 1. Нижняя эпидерма листа *Magnolia salicifolia*.

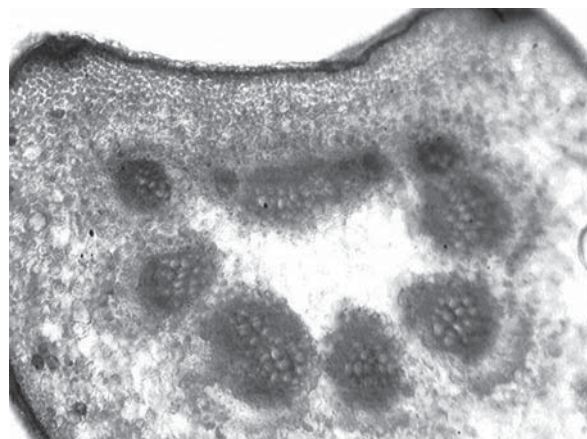


Рис. 2. Анатомическая структура черешка *Magnolia salicifolia*.

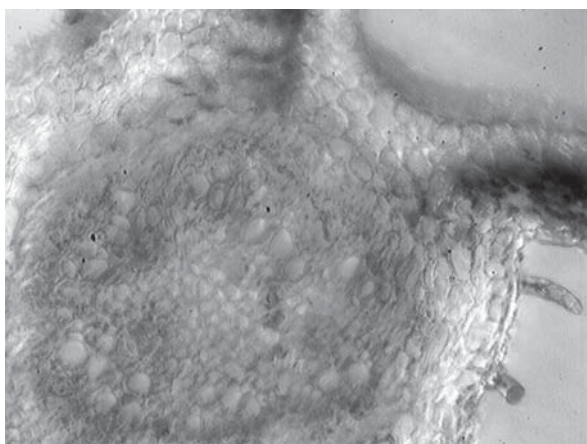


Рис. 3. Анатомическая структура центральной жилки листа *Magnolia kobus*.

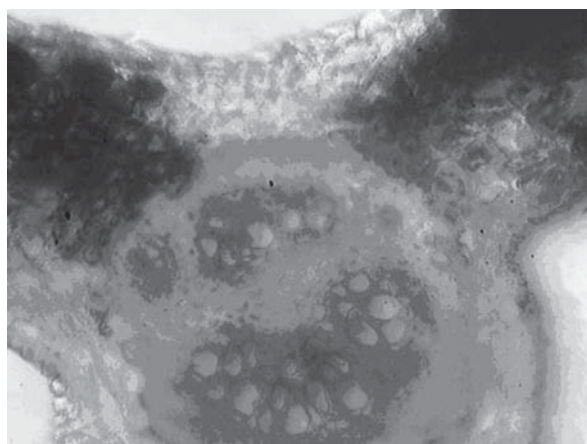


Рис. 3. Анатомическая структура центральной жилки листа *Magnolia salicifolia*.

ка. Проводящая система дискретного типа, то есть состоит из отдельных коллатеральных пучков, разобщенных небольшим количеством основной паренхимы. Над флоэмой пучков располагаются мощные тяжи склеренхимы полукруглой и округлой формы. Пучки у магнолии иволистой располагаются в виде двух дуг. Верхняя дуга в адаксиальной части черешка небольшая, слабоизогнута, образована 4–5 мелкими пучками, расположенными почти вплотную. В нижней дуге насчитывается 6–7 более крупных пучков (рис. 2). У магнолии кобус сосудисто–волоконистые пучки расположены кольцеобразно, их число достигает 8–10 штук.

Центральная жилка овальной, иногда треугольной формы за счет мощно развитого с нижней стороны килля, образованного клетками паренхимы и угловой колленхимы. Колленхима находится и над жилкой. Проводящие пучки в средней части центральной жилки располагаются таким же образом, как и в черешке. У магнолии кобус их количество уменьшается до 6–7 (рис. 3), у магнолии иволистой в этой части жилки число пучков становится вдвое меньше по сравнению с таковым в черешке (рис. 4).

У исследованных видов магнолий из секции *Buergeria* наблюдается сходство в анатомической структуре эпидермальных комплексов листовой пластинки и строения черешка листа. Это касается таких признаков, как тип и характер расположения основных эпидермальных клеток и устьиц, количество устьиц на единицу площади, форма черешка, количество сосудисто–волоконистых пучков в стеле черешка. Различия выявлено в характере расположения проводящих тканей в средней части черешка: оно кольцеобразное у магнолии кобус и дугообразное у магнолии иволистой.

Литература

- Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 109 с.
- Баранова М.А. Строение устьиц и эпидермальных клеток листа у магнолий в связи с систематикой рода *Магнолия* // Бот. журн. 1962. – Т.47. – № 8. – С. 1108–1115.
- Гендельс Т.В. Проводящая система листа у представителей рода *Magnolia* (Magnoliaceae) // Бот. журн. 1990. – Т.75. – № 5. – С. 667–675.
- Зубкова И.Г. Сравнительное морфолого-анатомическое изучение черешка и эпидермы листа у представителей семейства Vitaceae Juss. // Бот. журн. 1966. – Т.52. – № 8. – С. 1321–1350.
- Лучков А.И., Дерюгина Т.Ф. К морфоанатомической характеристике черешков листьев представителей рода *Acer* L. // Ботаника: Сборник научных трудов. – Л.: Наука и техника, 1990. – Вып. 30. – С. 192–196.
- Минченко Н.Ф., Коришук Т.П. Магнолии на Украине. – Киев: Наук. думка, 1987. – 184 с.
- Палагеча Р.М., Брайон О.В. Видові особливості анатомічної будови покривних тканин пагонів інтродукованих видів *Magnolia* L. (Magnoliaceae) // Укр. бот. журн. 2002. – Т.59. – № 4. – С. 441–447.
- Сальникова Л.И. Сравнительная анатомия побегов *Sorbus aucuparia*, *S.gorodkovii* и *S. sibirica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1980. – Т.65. – №11. – С. 1591–1600.
- Турлай О.І. Особливості анатомічної будови листків магнолій із секції *Rytidospermum* Sprach. // Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка “Інтродукція та збереження рослинного різноманіття”. – Київ, 2007. – С.160–162.
- Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М.: Наука, 1979. – С. 5–20.

УДК 582.931.4

© А.П. Меликян, А.В. Филоненко, А.В. Бобров

Структура плодов представителей родов *Picconia* и *Phillyrea* (Oleaceae)

А.П. Меликян¹, А.В. Филоненко², А.В. Бобров¹

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: avfch_bobrov@mail.ru

² Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва, Россия

E-mail: avfilonenko@yandex.ru

Fruit structure of *Picconia* and *Phillyrea* (Oleaceae)

A.P. Melikian, A.V. Filonenko, A.V.F.Ch. Bobrov

The fruits of *Picconia azorica*, *P. excelsa*, *Phillyrea angustifolia*, and *P. latifolia* have been studied. The morphogenetic fruit types of studied taxa have been described. The *Picconia* and *Phillyrea* fruits are pyrenariums with single stone containing single seed - what we define as pyrenariums of *Olea*—type. We have determined possible phylogenetic relationships with other Oleaceae genera. We have also considered hypothetical evolutionary fruit transformations of Oleaceae genera.

Род *Picconia* объединяет два вида кустарников, произрастающих на Азорских и Канарских островах. Род *Phillyrea* включает также два вида кустарников, распространенных по всему Средиземноморью, на Канарских островах и Мадейре. Все виды *Picconia* и *Phillyrea* активно используются в озеленении, как в пределах естественного ареала, так и в условиях интродукции. В Российской Федерации они успешно культивируются на Черноморском побережье (Карпун и др., 2007).

В семействе Oleaceae роды *Picconia* и *Phillyrea*, всегда занимали довольно обособленное положение, отчасти благодаря своей географической изолированности, отчасти – морфологическим особенностям цветков (раздельнополые, с хорошо выраженным венчиком). Вероятно, по этой причине эти таксоны практически не подвергались таксономическим и номенклатурным обработкам. Единственный случай – включение рода *Picconia* в качестве секции в род *Notelaea* (Knoblauch, 1895), однако, позднее была восстановлена самостоятельность рода *Picconia* (Johnson, 1957).

Отсутствие каких-либо значимых таксономических перестановок в пределах родов *Picconia* и *Phillyrea* и отсутствие системы надвидовых таксонов легко объясняется сравнительно малым числом включаемых видов. Имеется единственная работа, по таксономии рода *Phillyrea* s. l. (Sebastian, 1956), в которой автор перенёс большую часть видов в состав *Ligustrum* и *Osmanthus*.

К большому сожалению, работ посвященных *Picconia* и *Phillyrea* крайне мало, и они дают очень скудную информацию, касающуюся структуры репродуктивных органов. Тем не менее, существует обзорная работа, посвященная плодам представителей семейства Oleaceae (Rohwer, 1996), в которой описана структура плодов *Picconia* и *Phillyrea*. Однако автором исследованы лишь зрелые плоды представителей Oleaceae, гистогенез тканей перикарпия не изучен. С целью определить гистогенетическую дифференциацию перикарпия представителей родов *Picconia* и *Phillyrea* нами исследованы плоды всех четырёх видов: *Picconia azorica* (Tutin) Knob., *P. excelsa* DC., *Phillyrea angustifolia* L. и *P. latifolia* L.

Плоды представителей родов *Picconia* и *Phillyrea* морфологически довольно однообразны. Как и у всех представителей семейства Oleaceae, они развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея. Завязь двугнездная, в каждом гнезде закладывается по два семязачатка. Зрелые плоды сочные, темно окрашенные, шаровидные или эллипсоидальные, до 1,8 см диаметром. Обычно из четырех семязачатков развитие получает только один; в результате развивается односеменной плод, содержащий единственную сферическую косточку. Реже развитие получают два семязачатка (по одному в каждом гнезде), в таком случае формируются две, как правило, сплюснутые косточки. Зрелые плоды на поперечном срезе округло-овальные, косточка обычно имеет волнистые очертания; септа в зрелых плодах сильно дегенерирует и обнаруживается не всегда.

Перикарпий *Picconia* и *Phillyrea* дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндокарпий, развивающиеся соответственно из наружной эпидермы, мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы (Бобров и др., 2008).

Экзокарпий *Picconia azorica* и *P. excelsa* представлен однослойной эпидермой, сложенной сосочковидными клетками (рис. 1. а). На поверхности плодов *Picconia* хорошо выражена кутикула, образующая сизый налет.

Мезокарпий *Picconia* дифференцирован на две топографические зоны: внешнюю – паренхимную, и внутреннюю – склеренхимную. Внешняя зона мезокарпия сложена мелкими изодиаметрическими тонкостенными клетками, и насчитывает обычно 10-15 слоев (у *Picconia excelsa* иногда до 25). Внутренняя зона мезокарпия образована более крупными изодиаметрическими клетками с очень сильно утолщенными одревесневшими стенками с очень крупными порами. На дорзальных сторонах в кольце склеренхимы обнаруживаются тонкие тяжи паренхимы, вероятно, рудименты утраченного механизма вскрывания. У обоих видов рода *Picconia* внутренняя зона мезокарпия редко превышает 10 слоев клеток. На границе паренхимной и склеренхимной зон мезокарпия проходят проводящие пучки.

Эндокарпий *Picconia* представлен, как и у большинства исследованных таксонов Oleaceae, однослойной эпидермой, сложенной из уплощенных клеток. Однако к моменту созревания эндокарпий сильно деградирует и практически облитерируется.

Экзокарпий *Phillyrea angustifolia* и *P. latifolia* представлен однослойной эпидермой (рис. 1. б), сложенной кубическими клетками (иногда с незначительно выпяченной внешней стенкой). На поверхности экзокарпия выявляется мощная кутикула.

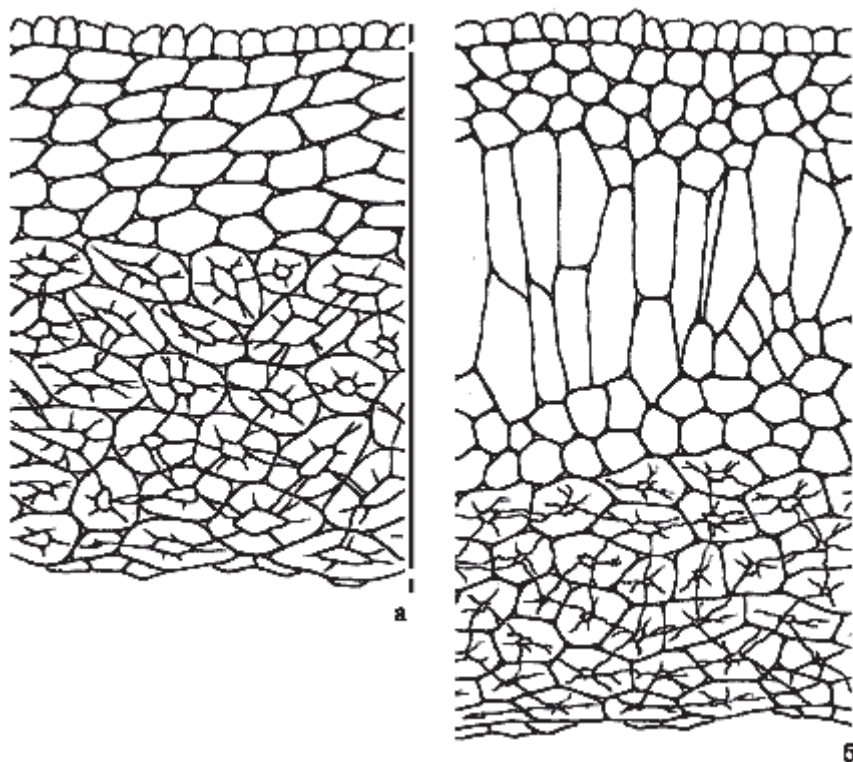


Рис. 1. Структура перикарпия *Picconia azorica* (Tutin) Knobl. (а) и *Phillyrea angustifolia* L. (б). Три вертикальные черты справа от каждого анатомического рисунка показывают гистогенетические зоны перикарпия: экзо-, мезо- и эндокарпий соответственно.

Мезокарпий дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия сложена паренхимными клетками. В центральной части паренхимной зоны клетки радиально удлиненные (у *Phillyrea angustifolia* это выражено в большей мере), в то время как на периферии паренхимной зоны клетки преимущественно изодиаметрические. Обычно паренхимная зона мезокарпия насчитывает не более 15 слоев клеток. Внутренняя зона мезокарпия образована изодиаметрическими склеренхимными клетками с очень сильно утолщенными одревесневшими стенками и крупными порами. У *Phillyrea angustifolia* внутренняя зона мезокарпия насчитывает до 10 слоев клеток, у *P. latifolia* она иногда более мощная. Во внутренней зоне мезокарпия выявляются паренхимные тяжи, так же, как и у *Picconia*. На границе внешней и внутренней зон мезокарпия проходят многочисленные проводящие пучки, как правило, без механической обкладки.

Эндокарпий *Phillyrea*, так же как и у *Picconia*, представлен одним (редко двумя—тремя) слоем уплощенных паренхимных клеток. К моменту созревания у *Picconia*, так же, как и у большей части родов, имеющих плоды с хорошо выраженной косточкой, эндокарпий сильно дегенерирует и практически полностью облитерируется.

Согласно морфогенетической классификации плодов (Бобров и др., 2008), плоды *Picconia* и *Phillyrea* представляют собой **пиренарии *Olea*-типа**, в которых косточка формируется во внутренней зоне мезокарпия, тогда как эндокарпий остаётся паренхимным (и обычно облитерируется). Обнаруживающиеся в склеренхимной зоне (на дорзальной стороне) мезокарпия тяжи паренхимы, свидетельствуют об утраченном механизме вскрывания диаспор, вероятно, характерном для анцестральных форм в семействе *Oleaceae*. Подобные структуры свойственны для таксонов, характеризующихся вскрывающимися плодами – *Forsythia*, *Comoranthus*, *Schrebera* и *Syringa* (Филоненко, Меликян, 2009). Однако у многих представителей семейства, имеющих не вскрывающиеся плоды с мощной косточкой, также выявляются рудименты механизма вскрывания плодов, например, у *Olea*, *Chionanthus* и *Noronhia* (Меликян, Филоненко, 2008; Филоненко, Бобров, 2009). Данный факт позволяет определить генеральное направление морфогенеза плодов в семействе *Oleaceae*: коробочки *Forsythia*-типа > пиренарии *Olea*-типа (Бобров и др., 2008).

Обычно у родов, имеющих плоды с выраженными косточками, закладывается по четыре семязачатка в завязи. При этом возможно два пути развития: формирование одной двугнездной косточки (*Picconia*, *Phillyrea*,

Olea, *Chionanthus*, *Noronhia* и др.), либо, формирование двух самостоятельных косточек (*Ligustrum* L.). И в первом, и во втором случае образуются пиренарии *Olea*-типа. У родов, обладающих однокосточковыми плодами, прослеживается постепенная редукция числа семезачатков до одного, в результате чего формируется односеменная косточка. В пределах рода *Ligustrum* также наблюдается последовательная редукция числа семезачатков до одного, также приводящая к формированию односеменной косточки (при этом плоды с двумя односеменными косточками можно рассматривать в качестве переходных форм). Переход к формированию однокосточковых односеменных диаспор можно рассматривать в качестве генерального направления эволюции плодов в семействе Oleaceae.

Карпологические данные позволяют говорить о тесном родстве родов *Picconia* и *Phillyrea*, вместе с тем, они позволяют причислить *Picconia* и *Phillyrea* к эволюционной ветви в пределах семейства, включающей роды, характеризующихся однокосточковыми плодами – пиренариями *Olea*-типа. Наиболее близкое родство с *Picconia* и *Phillyrea* демонстрирует крупный полиморфный род *Osmanthus*, что согласуется как с данными «молекулярной филогенетики» (Wallander, Albert, 2000), так и с данными сравнительной морфологии (Taylor, 1945).

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М.: УРСС, 2008. – 352 с.
- Карпун Ю.Н. и др. Субтропический ботанический сад Кубани. Аннотированный каталог. – Сочи: Изд-во СПбГУ, 2007. – 83 с.
- Меликян А.П., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Olea* L. (Oleaceae) // Мат. Международной научной конференции «Актуальные проблемы ботаники в Армении». – Ереван, 2008. – С. 131–134.
- Филоненко А.В., Бобров А.В. Сравнительная карпология представителей родов *Olea*, *Chionanthus* и *Noronhia* (Oleaceae) // Бюлл. ГБС, 2009, (в печати)
- Филоненко А.В., Меликян А.П. Морфология и анатомия вскрывающихся плодов некоторых представителей семейства Oleaceae // Бюлл. ГБС, 2009 (в печати)
- Цвелев Н. Н. К систематике семейства *Oleaceae* в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 2002. – Т. 34. – С. 138–150.
- Johnson L.A.S. A review of the family *Oleaceae* // Contr. New South Wales Natl. Herb. 1957. – Vol. 2. – P. 396–418.
- Knoblauch E. *Oleaceae* // Engler A., Prantl K. (hrsg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1895. IV, 2. – P. 1–16.
- Rohwer J.G. Die frucht- und samenstrukturen der *Oleaceae*. – Stuttgart, 1996. – 184 p.
- Sebastian C. Étude de genre *Phillyrea* Tournefort // Trav. Inst. Sci. Cherifiens, ser. bot. 1956. – №6. – P. 1–102.
- Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // Brittonia. 1945. – №5. – P. 337–367.
- Wallander E., Albert V.A. Phylogeny and classification of *Oleaceae* based on *rps16* and *trnL-F* sequence data // Amer. J. Bot. 2000. – Vol. 87. – №12. – P. 1827–1841.

УДК 582.931.4

© А.В. Филоненко, А.В. Бобров

Структура перикарпия и морфогенез плодов представителей родов *Syringa* и *Ligustrum* (Oleaceae)

А.В. Филоненко¹, А.В. Бобров²

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. Москва, Россия

E-mail: avfilonenko@yandex.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия E-mail:

avfch_bobrov@mail.ru

Pericarp structure and morphogeny of fruits in *Syringa* and *Ligustrum* (Oleaceae)

A.V. Filonenko, A.V.F.Ch. Bobrov

We have studied the morphology of fruits and pericarp anatomy of more than 30 taxa belonging to *Syringa* and *Ligustrum* genera. Their morphogenetic fruit types have been determined; *Syringa* fruits are *Forsythia*-type capsules, *Ligustrum* fruits are *Olea*-type pyrenariums. We have described transitional fruit types from *Forsythia*-type capsules to *Olea*-type pyrenariums (*L. sempervirens*) and transitional forms from *Olea*-type pyrenariums to coenocarpous berries (*L. vulgare*). Based on fruit structure characteristics we discovered a close phylogenetic relationship between *Syringa* and *Ligustrum* genera.

Представители родов *Syringa* L. и *Ligustrum* L. широко используются в качестве декоративных растений и занимают одно из первых мест по популярности среди красивоцветущих кустарников. В озеленении успешно используются как садовые формы и сорта, так и виды местной флоры и интродуценты. Большая часть видов *Syringa* и *Ligustrum* распространена в Гималаях, Восточной Азии и на Дальнем Востоке. Немногие виды произрастают в Средиземноморье, Карпатах, на Кавказе и Ближнем Востоке.

Систематика *Syringa* и *Ligustrum* довольно сильно запутана и до сих пор не разработана в достаточной степени, несмотря на многочисленные попытки (Decaisne, 1879; Lingelsheim, 1920; Mansfeld, 1924). Так, в составе рода *Syringa* выделяют два подрода: *Syringa* (= '*Eusyringa*') и *Ligustrina*. Подрод *Syringa*, объединяющий виды с антоциановой окраской цветков и длинной трубкой венчика, было предложено разделить на три секции: *Villosae*, *Syringa* (= '*Vulgares*') и *Sarcocaprion*. Секция *Villosae* объединяет один европейский вид *S. josikaea* J. Jacq. и ряд китайских видов (*S. emodii* Wall., *S. reflexa* C. K. Schneid., *S. komarovii* C. K. Schneid., *S. sweginzovii* Koehne et Lingelsh., *S. villosa* Vahl и *S. wolfii* C. K. Schneid.), характеризующихся терминальными соцветиями. В секцию *Syringa* включены виды с боковыми соцветиями – восточноазиатские (*S. oblata* Lindl., *S. laciniata* Mill., *S. velutina* Kom., *S. pubescens* Turcz., *S. microphylla* Diels, *S. persica* L. и др.) и европейский *S. vulgaris* L. Единственный вид секции *Sarcocaprion* подрода *Syringa* – *S. sempervirens* Franch., – характеризующийся сочными плодами, был выделен в монотипный род *Parasyringa* W. W. Sm. (Smith, 1916). Позднее этот вид был перемещен в род *Ligustrum* (Green, Fliegner, 1991). Подрод *Ligustrina* включает восточноазиатские виды с белым венчиком с очень короткой трубкой (*S. amurensis* Rupr., *S. pekinensis* Rupr., *S. japonica* Decne.), которые иногда рассматривают в качестве самостоятельного рода *Ligustrina* Rupr. (Замятин, 1960; Цвелев, 2002). Широкое распространение многочисленных сортов и гибридов *Syringa*, часто "сбегающих" из культуры и принимаемых иногда за самостоятельные виды, способствует путанице в таксономии рода.

В пределах рода *Ligustrum* обычно признают две секции: *Ligustrum* (= '*Baccatae*') и *Subdrupacea*. Европейский вид *L. vulgare* L., характеризующийся плодами, лишенными косточки, рассматривают в составе секции *Ligustrum*. Большая же часть видов рода *Ligustrum*, имеющая плоды с явно выраженной косточкой, образует секцию *Subdrupacea*. Восточноазиатские виды *L. lucidum* W. T. Aiton и *L. japonicum* Thunb., отличающиеся от других представителей секции *Subdrupacea* более мощной косточкой, было предложено выделить в самостоятельный род *Ligustridium* Spach. Китайский вид *L. sinense* Lour. и ряд японских видов (*L. tschonokii* Decne., *L. obtusifolium* Siebold et Zucc., *L. ovalifolium* Hassk.), характеризующиеся, напротив, наименее мощной косточкой, Н. Н. Цвелев (2002) предлагает рассматривать в составе секции *Sinenses*.

Плоды представителей семейства *Oleaceae* неоднократно привлекали к себе внимание, как источник важной систематической информации. Именно на основании макроморфологических признаков плодов была построена система как всего семейства *Oleaceae* (Knoblauch, 1895) так и отдельных его родов (Lingelsheim, 1920). Особенности плодов послужили также обоснованием для выделения родов *Ligustridium* и *Parasyringa*. Специальные работы посвящены изучению анатомического строения перикарпия плодов избранных представителей *Syringa* и *Ligustrum* (Lawtence, Green, 1993; Rohwer, 1996). Однако в этих работах авторы придерживаются разных взглядов на вопросы гистогенеза и дифференциации тканей перикарпия, что сильно затрудняет анализ представленных материалов. Кроме того, ситуация в известной мере усложняет терминологическая путаница в интерпретации терминов «экзокарпий», «мезокарпий» и «эндокарпий».

В рамках карпологических исследований представителей семейства *Oleaceae* с целью определения морфогенетического типа плода *Syringa* и *Ligustrum*, установления филогенетических связей, а также уточнения таксономической принадлежности видов, относимых к родам—сегрегатам *Ligustrina*, *Ligustridium* и *Parasyringa*, нами была изучена морфология плодов и анатомия перикарпия свыше 30 видов рассматриваемого комплекса родов.

Плоды всех представителей рода *Syringa* (incl. *Ligustrina*) морфологически довольно однообразны. Как и у всех представителей семейства *Oleaceae*, плоды *Syringa* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея. Завязь двугнездная, в каждом гнезде закладывается по два семязачатка (у садовых форм число семязачатков бывает существенно больше). Зрелые плоды удлинённые, веретеновидные, заостренные, иногда сжа-

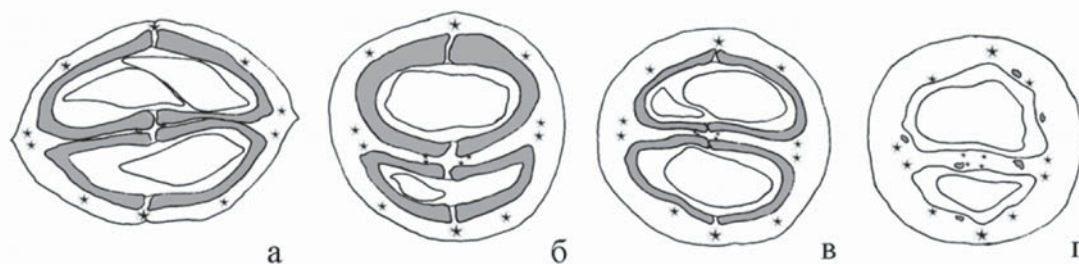


Рис. 1. Локализация механических тканей в перикарпии (на поперечном срезе): а – *Syringa villosa* Vahl, б – *Ligustrum sempervirens* Lingelsh., в – *L. lucidum* W. T. Aiton, г – *L. vulgare* L.

тые с боков, до 2,2 см длиной и до 0,8 см шириной (у садовых форм плоды, как правило, более крупные и широкие). При высыхании плоды *Syringa* вскрываются локулицидно, двумя створками, высвобождая крылатые семена. Соцветия со вскрывшимися плодами сохраняются на ветвях в течение долгого времени. На поперечном срезе плоды *Syringa* округло-овальные, слегка уплощенные, с хорошо выраженной септой. На дорзальных сторонах карпелл имеются заметные сужения стенки плода, соответствующее местам вскрывания (рис. 1 а).

Перикарпий *Syringa* и *Ligustrum* четко дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндокарпий, развивающиеся соответственно из наружной эпидермы, мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы (Бобров и др., 2008).

Экзокарпий *Syringa* представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных уплощенных (*S. vulgaris*, *S. amurensis*) или сосочковидных клеток (*S. josikaea*, *S. villosa*). На поверхности незрелых плодов обнаруживается мощная кутикула, которая при созревании и высыхании плодов обычно разрушается. Мезокарпий дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия образована мелкоклеточной паренхимой и насчитывает, как правило, не более 10 слоев клеток (у садовых форм *S. vulgaris* мезокарпий существенно более мощный). Внутренняя зона мезокарпия сложена изодиаметрическими и вытянутыми в различной степени волокнистыми склереидами. В районе вскрывания преобладают мелкие изодиаметрические склереиды. Механизм вскрывания представлен двумя радиальными тяжами паренхимы (5-6 рядов клеток) проходящими через внутреннюю зону мезокарпия на дорзальных сторонах карпелл, а также, паренхимным тяжом в центральной части септы (рис. 1 а). В мезокарпии, на границе внешней и внутренней зон, расположены многочисленные мелкие проводящие пучки, обычно лишенные механической обкладки. Эндокарпий *Syringa* представлен однослойной эпидермой, сложенной из кубических тонкостенных клеток. Обычно к моменту созревания эндокарпий сильно деградирует.

У представителей рода *Ligustrum* (incl. *Ligustridium* и *Parasyringa*) плоды морфологически очень сходны. Так же как и у *Syringa*, плоды *Ligustrum* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея. Завязь двугнездная, с двумя семязачатками в каждом гнезде, однако, в пределах рода прослеживается последовательный переход к одногнездным односеменным плодам. Зрелые плоды сочные, ярко окрашенные, округлые или эллипсоидальные, до 1,8 см в диаметре. В норме у большинства представителей секции *Subdrupacea* в плодах формируются две косточки (у *L. sempervirens* косточки вскрываются), в то время как у *L. vulgare* (секция *Ligustrum*) плоды лишены косточек. Плоды *Ligustrum* на поперечном срезе округлые, очертания косточек обычно неправильные, довольно часто косточки сплюснуты (рис. 1 б, в, г).

Экзокарпий *Ligustrum* – однослойная эпидерма, сложенная уплощенными (*L. vulgare*) либо сосочковидными (*L. lucidum*) клетками. У *L. vulgare* иногда обнаруживается гиподерма (сложенная кубическими клетками). Мезокарпий большинства видов *Ligustrum*, так же как и у *Syringa*, дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона – паренхимная; в толще паренхимы проходят проводящие пучки, как правило, лишенные механической обкладки. Внутренняя зона мезокарпия сложена удлиненными в тангентальном направлении клетками с сильно утолщенными одревесневшими клеточными стенками. У *L. sempervirens*, на дорзальных сторонах карпелл, во внутренней зоне мезофилла тангентально ориентированные удлиненные склереиды сменяются изодиаметрическими и продольно ориентированными волокнистыми склереидами. Вдоль дорзальных проводящих пучков и через септу проходят тяжи мелкоклеточной паренхимы, на поперечном срезе обнаруживаемые в виде радиальных паренхимных лучей, прободающих кольцо склеренхимы. Гете-

роцеллюлярная склеренхима и паренхимные тяжи при высыхании обеспечивают механическое напряжение и – как следствие – вскрывание косточки (рис. 1 б). В плодах *L. vulgare* склеренхимная зона, формирующая косточку, не обнаруживается; иногда в паренхиме мезокарпия отмечаются группы изодиаметрических склереид, вероятно являющиеся рудиментами склеренхимной зоны (рис. 1 г). Эндокарпий у всех исследованных видов *Ligustrum*, так же как и у представителей других родов семейства *Oleaceae*, представлен однослойной эпидермой, образованной уплощенными клетками.

Плоды *Syringa* являются типичными **коробочками** *Forsythia*—**типа** (Бобров и др., 2008), характеризующимися склеренхиматизированной внутренней зоной мезокарпия и паренхимным эндокарпием. Отсутствие каких-либо качественных различий в структуре плодов всех изученных видов *Syringa* (incl. *Ligustrina*), позволяет считать необоснованным выделение рода *Ligustrina*, что согласуется с кариологическими и «молекулярными данными» (Sax, 1930; Wallander, Albert, 2000). Согласно данным сравнительной карпологии, секция *Villosae* подрода *Syringa*, занимает базальное положение в роде (секция *Syringa* значительно более продвинута), в то время как подрод *Ligustrina* является эволюционно более специализированным. Это согласуется с данными морфологии вегетативных органов и цветков (Цвелёв, 2002).

У подавляющего большинства представителей секции *Subdrupacea* рода *Ligustrum* плоды можно рассматривать как **пиренарии** *Olea*—**типа**, также характеризующиеся склеренхиматизированной внутренней зоной мезокарпия (образующей косточку) и паренхимным эндокарпием. Несмотря на наличие двух гнезд в завязи (с двумя семязачатками в каждом), в зрелых плодах крайне редко обнаруживается четыре развитых семени. Довольно часто семязачатки в одном из гнезд завязи дегенерируют на ранних стадиях развития, что приводит к формированию однокосточкового пиренария. Кроме того, довольно часто у многих видов *Ligustrum* abortируются три семязачатка из четырех, в результате чего формируются односеменные пиренарии. Редукция одного из гнезд завязи и абортация большей части семязачатков при образовании мощной косточки – явление характерное для многих родов в подсемействе *Oleoideae* (Меликян, Филоненко, 2008; Филоненко, Бобров, 2009). Плоды *L. sempervirens*, также относимой к секции *Subdrupacea*, содержат косточки, которые вскрываются после разрушения сочной части перикарпия. Морфологически и анатомически плоды *L. sempervirens* имеют много общего с плодами представителей рода *Syringa*, однако, по совокупности признаков, этот вид целесообразно включать в род *Ligustrum* (Green, Fliegner, 1991). Мы считаем, что плоды *L. sempervirens* являются переходной формой в морфогенетическом ряду между коробочками *Forsythia*—**типа** и пиренариями *Olea*—**типа**. Это дает нам основания рассматривать *L. sempervirens* в качестве связующего звена между родами *Syringa* и *Ligustrum*, подтверждающего близкое родство этих таксонов. Однако по совокупности морфологических признаков *L. sempervirens* не целесообразно выделять в сепаратный род *Parasyringa*; скорее его следует рассматривать в составе монотипной секции, занимающей, по-видимому, базальное положение в роде *Ligustrum* s. l. Виды, выделяемые в род *Ligustridium* (*L. lucidum* и *L. japonicum*), хотя и имеют более мощные косточки по сравнению с другими представителями *Ligustrum*, качественных отличий в структуре перикарпия не имеют. Карпологические данные не поддерживают выделения рода *Ligustridium* включаемые в него виды более правильно рассматривать в составе секции *Subdrupacea*. *Ligustrum obtusifolium* и *L. ovalifolium* (секция *Sinenses* sensu Tzvelev), имеющие наименее мощные косточки, также не имеют каких-либо качественных отличий в структуре перикарпия, и мы полагаем более правильным включать эти виды в секцию *Subdrupacea*. Плоды *L. vulgare*, принимаемой в составе секции *Ligustrum* полностью лишены механических элементов, и мы рассматриваем их как **ценокарпные ягоды** (Бобров и др., 2008). Вполне вероятно, что плоды *L. vulgare* также являются переходной формой в морфогенетическом ряду, так как в мезокарпии обнаруживаются рудименты механических тканей. Выделение секции *Ligustrum* вполне оправдано и поддерживается карпологическими данными; эта секция является эволюционно наиболее продвинутой в роде *Ligustrum*. Таким образом, в пределах родов *Syringa* и *Ligustrum*, обнаруживается следующий морфогенетический ряд плодов: коробочки *Forsythia*—**типа** > пиренарии *Olea*—**типа** > ценокарпные ягоды. Данный морфогенетический ряд дополняют вскрывающиеся пиренарии (*L. sempervirens*), а также ряд пиренариев *Olea*—**типа**, в которых прослеживается редукция числа семязачатков и гнезд завязи: двухкосточковые (четырёхсеменные) пиренарии > двухкосточковые (двухсеменные) пиренарии > однокосточковые (односеменные) пиренарии. В целом, на основании карпологических данных, роды *Syringa* и *Ligustrum* можно рассматривать как единую эволюционную линию в семействе *Oleaceae*. Вероятно, переход к эндозоохорным односемянным диаспорам можно рассматривать в качестве генерального направления эволюции данной группы.

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: URSS, 2008. – 352 с.
Замятин Б.Н. Oleaceae // Деревья и кустарники СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960, – Т.V. – С. 403–497.

- Меликян А.П., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Olea* L. (Oleaceae) // Мат. Международной научной конференции “Актуальные проблемы ботаники в Армении”. – Ереван, 2008. – С. 131–134.
- Филоненко А. В., Бобров А. В. Сравнительная карпология представителей родов *Olea* L., *Chionanthus* L., и *Noronia* Stadm. ex Thouars (Oleaceae) // Бюлл. ГБС, 2009, (в печати).
- Цвелев Н. Н. К систематике семейства *Oleaceae* в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 2002. Т– .34. – С. 138–150.
- Decaisne M. J. Monographie des genres *Ligustrum* et *Syringa* // Nouv. Arch. Mus. Nat. Hist. 1879. – Vol. 2 – P. 1–45.
- Green P. S., Fliegner H. When is a privet non a lilac? // Kew Mag. 1991. – Vol. 8. – P. 58–63.
- Knoblauch E. Oleaceae // Engler A., Prantl K. (eds.). Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Engelmann, 1895, IV, 2. – P. 1–16.
- Lawrence T. J., Green P. S. The anatomy of dehiscent berry // Kew Bull. 1993. – Vol.48. – P. 53–57.
- Lingelsheim A. Oleaceae–Oleoideae–Syringae // Engler A. (ed.). Pflanzenreich. – Leipzig: Engelmann, 1920, IV, 243. – P. 67–125.
- Mansfeld R. Vorarbeiten zu einer monographie der gattung *Ligustrum* // Bot. Jahrb. Syst. 1924. – Vol. 59. – P. 19–75.
- Rohwer J. G. Die fruchte von *Ligustrum regelianum* und *Osmanthus heterophyllus* (Oleaceae) // Bot. Jahrb. Syst. 1996. – Vol.118. – P. 177–186.
- Sax K. Chromosome number and behavior in the genus *Syringa* // J. Arnold Arbor. 1930. – Vol. 11. – P. 7–14.
- Smith W. W. Note on *Parasyringa*, a new genus of *Oleaceae* // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1916. – Vol. 27. – P. 93–96.
- Wallander E., Albert V. A. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data // Amer. J. Bot. 2000. – Vol. 87. – P. 1827–1841.

УДК 581.84

© О.Ж. Цырендоржиева

Анатомическое строение коры *Schizofragma hydrangeoides* (Siebold et Zucc.)

О.Ж. Цырендоржиева

Сахалинский государственный университет, г. Южно-Сахалинск, Россия
E-mail: liana_sakh@rambler.ru

Anatomic structure bark *Schizofragma hydrangeoides* (Siebold et Zucc.)

O.J. Tsirendorzhieva

For a stalk *Schizofragma hydrangeoides* (Siebold et Zucc.) characteristics are: presence of wide beams, in which the holdfast, secondary xylem disperse vascular, but with large vessels, ladder punching in vessels, presence inclusion of crates in a core, primary bark and phloem, formation of a belt (zone) of a mechanical fabric in periphery of a part a phloem from large cytoplasmic inclusion of groups, prevalence in secondary a phloem axial parenchyme are formed.

Внутренняя структура вегетативных органов древесных растений издавна интересовала и интересует ученых не только с практической точки зрения (связь анатомического строения с техническими свойствами древесины и коры), но и в целях использования в различных областях ботаники: физиологии растений, систематике и филогении.

Дальневосточные лианы в анатомо-физиологическом отношении слабо изучены.

Schizofragma hydrangeoides (Siebold et Zucc.) (сем. Hydrangeaceae Dumort) – деревянистая лиана до 10 м и более длины и до 6 см в диаметре.

Встречается только на Курилах (о. Кунашир). Растет в смешанных разреженных лесах. Прикрепляется к дереву-опоре корешками присосками. Кора продольно-трещиноватая. Листья супротивные, почти округлые до 10 см длины, с клиновидным или округлым основанием. Вершина заостренная, край – зубчатый. Соцветия щитковидные, рыхлые, около 20 см в диаметре. Краевые цветки стерильные, с одним крупным чашелистиком, фертильные с 4–5 чашелистиками и многочисленными лепестками. Плод – ребристая коробочка. Цветет в июне, семена созревают в сентябре. Декоративна, но очень теплолюбива (Усенко, 1984).

Материал для исследования был отобран с 3 особей и собран в сентябре 2003 г. на о. Кунашир. Образцы от одно- и двулетних стеблей и в трех точках по длине стебля (самый нижний на расстоянии 0,5 м от почвы) зафиксированы в 96% спирте. Из фиксированного материала вырезали микрообразцы для изготовления срезов, которые включали 5–0 годичных слоев древесины. После 10-дневной выдержки в смеси спирта и глицерина (1:1) на санном микротоме с замораживающим столиком готовили поперечные и продольные срезы, а из них по общепринятой в анатомии растений методике (Прозина, 1960) – постоянные препараты. Спирт обезвоживал и уплотнял материал, а глицерин придавал эластичность клеточным стенкам. Анализ микропрепаратов проводили на микроскопе «Olimpus». Измерения осуществляли с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ -1-15.

Стебель формируется на основе прокамбиальных пучков. Топография тканей обычная для непучкового стебля: в центре располагается сердцевина, окруженная вторичной ксилемой. По окружности между ними отдельными участками расположена первичная ксилема. Камбиальная зона отделяет древесину от вторичной флоэмы. За кольцом вторичной флоэмы расположены деформированные участки первичной флоэмы. Проводящий цилиндр окружает кольцо паренхимы первичной коры. Снаружи стебель уже в конце первого вегетационного периода покрыт перидермой и отмершей эпидермой. Колленхима и кольцо механических элементов, как и у гортензии черешчатой, отсутствуют.

Кора 1–2-летних стеблей варьирует по ширине от 300 до 400 мкм.

Эпидерма, покрывающая стебель, однослойная, тонкостенная с хорошо развитой кутикулой, трихом и устьиц нет. Клетки овальнопрямоугольные, их размер в радиальном направлении 10–15 мкм, в тангентальном – 20–25 мкм.

Перидерма формируется уже в первый год и состоит из 3–4 слоев клеток феллемы, однослойного феллогена и 3–4-слойной феллодермы. Поперечное сечение клеток феллемы почти правильно прямоугольное, тангентальный размер их колеблется в пределах 40–50 мкм, радиальный – 20–25 мкм. Такие же тангентальные размеры имеют и клетки феллогена и феллодермы, но их радиальный размер вдвое меньше, они тонкостенные, плотно сложены, протопласт полностью заполняет клетки. На тангентальном срезе клетки уплощены по оси, иногда многоугольные. Функционирует наружная перидерма долго.

Пояс паренхимы первичной коры имеет ширину 60–80 мкм, ткань сложена очень тонкостенными плотно сомкнутыми клетками. Клетки, прилегающие к феллодерме, значительно крупнее клеток, прилегающих к флоэме (их диаметр достигает 50 мкм). Крупные клетки, на продольных срезах имеющие мешковидную форму, содержат много рафид.

Первичная флоэма настолько сильно деформирована уже в конце первого вегетационного сезона, что дать ее характеристику невозможно.

Вторичная флоэма в 1–2-летнем стебле имеет ширину 80–100 мкм. В ее составе – ситовидные трубки, аксиальная и горизонтальная паренхима. В прикамбиальной зоне еще различимо радиальное расположение элементов, но быстрое разрастание тонкостенных идиобластов и аксиальной паренхимы нарушает эту картину и уже в ранней части первого годичного слоя флоэмы расположение ситовидных трубок и паренхимы – беспорядочное. Очень многочисленны идиобласты: до 50–80 мкм в диаметре на поперечном срезе и до 200 – на продольном. В них содержится много рафид.

Членики ситовидных трубок многоугольные на поперечном срезе, их радиальные и тангентальные размеры почти одинаковы, 15–18 мкм, длины – 150–200 мкм, с простыми ситовидными пластинками.

Флоэмные лучи узкие и широкие. Широкие лучи первичные, берут начало между проводящими пучками, 3–4-рядные, гетерогенные, очень высокие: более 2,5 мм, шириной 100 мкм. Есть одно- и двурядные, последние высотой 300–1000 мкм. На линейный мм тангентального среза насчитывается 10 и более лучей.

В ствольной части (в нижней части) лианы в возрасте 18–20 лет общая ширина коры составляет 1,5–1,8 мм. Она состоит из перидермы, деформированной первичной коры, вторичной флоэмы. Вся толща коры разделена широкими радиальными полосами лучей, содержащих корни-присоски.

Перидерма имеет ширину 250–300 мкм, феллема сложена 15–20 слоями очень тонкостенных клеток. Их радиальный размер составляет 14–15 мкм, тангентальный – 35–50. Они сильно уплощены, но не деформированы, их радиальные стенки не извилистые, клетки не образуют радиальных рядов, содержимое в них отсутствует.

Первичная кора осталась такой же ширины, сложена тонкостенными клетками, сеть межклетников хорошо развита. Часть клеток первичной коры, а частично и клетки аксиальной паренхимы первичной и вторичной флоэмы, склерифицировались и образовали крупные, до 500 мкм в диаметре, округлые (на поперечном срезе) группы брахисклереид. В осевом направлении они имеют лентовидную форму очень большой длины. Эти группы образуют прерывистые полосы по всему периметру вторичной флоэмы. Около них и в них монокристаллов оксалата кальция нет.

Вторичная флоэма шириной 800 мкм и более. Особенностью живых элементов этой ткани (за исключением склереид) является их тонкостенность. В составе флоэмы преобладает аксиальная паренхима. Ситовидные трубки округло-многоугольные (на поперечном срезе) до 25 мкм в диаметре и 400 мкм длиной. Поперечные стенки длинные, до 200 мкм, расположены под острым углом к продольным. Ситовидные поля округлые, эллипсовидные, часто тонкими границами рассечены на 2–3 части. Флоэма чрезвычайно сильно насыщена кристаллоносными клетками. Овальные до 100 мкм в тангентальном направлении, по оси они вытянуты до 300 мкм и плотно упакованы рафидами, длина которых составляет 100 мкм и более.

Флоэмные лучи гетерогенные, веретеновидные и линейные, одно- и многорядные. В высоту имеют от 3–4 до 6 слоев и более (от 100 мкм до 1,5 мм). Средние клетки многоугольные и округлые на тангентальном срезе, краевые – вытянуты по высоте луча. В средних клетках формируются корни. Клетки лучей удлиняются в радиальном направлении и становятся волокнами, полость в них точечная. Округлые клетки по периферии многоугольных групп – тонкостенные и постепенно превращаются в феллему. Выявлено, что при переходе лучей через камбий, изменяется структура луча: он состоит из клеток двух типов – центральных лигнифицированных и периферических – суберинизированных. В их массе есть клетки, напоминающие гидроциты или водоносные клетки листа сфагнума, образуя проводящую систему.

Таким образом, характерными особенностями для стебля схизофрагмы являются: наличие широких лучей, в которых формируются корни присоски, вторичная ксилема рассеяннососудистая, но с крупными сосудами, лестничная перфорация в сосудах, наличие рафидосодержащих клеток в сердцевине, первичной коре и флоэме, формирование пояса механической ткани в периферической части флоэмы из крупных склереидных групп, преобладание во вторичной флоэме аксиальной паренхимы.

Литература

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. – М., 1960. – 130 с.

Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. – Хабаровск, 1984. – 272 с.

Яценко–Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. – М., 1954. – 337 с.

УДК 581.47

© И.О. Яценко, А.В. Бобров

Сравнительная карпология представителей триб *Cupanieae* и *Nephelieae* (Sapindaceae)

И.О. Яценко¹, А.В. Бобров²

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

E-mail: i_o_yatzenko@mail.ru

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: avfch_bobrov@mail.ru

Comparative carpology of *Cupanieae* and *Nephelieae* (Sapindaceae).

I.O. Yatzenko, A.V.F.Ch. Bobrov

Carpological data are very important for the systematic of *Sapindaceae*. Nevertheless, carpology of only selected species is studied. So, fruit morphology and anatomy of the fruits of *Sapindaceae* from the tribes *Cupanieae* and *Nephelieae*. The features indicating probable common origin of the tribes were revealed. It was shown that fruits of *Cupanieae* are more archaic in comparison with *Nephelieae*.

Sapindaceae s. str. является крупным, преимущественно тропическим семейством древесных растений, представители которого играют важную роль в образовании как гумидных тропических ценозов, так и ксерофильных сообществ по всему миру. Представители этого семейства обладают плодами разнообразной морфологии: вскрывающимися и не вскрывающимися, дробными, мерикарпий и створки которых могут обладать крыльями различной формы; разнообразны также типы вскрывания, консистенция перикарпия и мер-

ность завязи. Данные о структуре плодов Sapindaceae крайне важно использовать для ревизии системы семейства. Единственная существующая на данный момент проработанная система Sapindaceae (Radlkofer, 1933, 1934) основана на данных морфологического и – отчасти – анатомического строения их плодов. В то же время, подробные данные об анатомической структуре перикарпия скудны и получены лишь для отдельных представителей трибы *Paullineae* (Acevedo-Rodriguez, 1993; Weckerle, 2005). Кроме того, до сих пор не существует единого мнения относительно того, какие именно морфогенетические типы плодов характерны для разных таксонов *Sapindaceae*. Только изучение анатомии перикарпия на всех стадиях развития может послужить основой для морфогенетической классификации плодов *Sapindaceae* (Бобров и др., 2008).

С целью определить морфогенетические типы плодов нами были исследованы представители семейства *Sapindaceae* из трибы *Cupanieae* (*Cupania americana* L., *Elattostachys nervosa* Radlk., *Cupaniopsis serrata* Radlk.) и трибы *Nephelieae* (*Dimocarpus longan* Lour., *Litchi chinensis* Sonner., *Nephelium* sp., *Heterodendrum oleaefolium* Desf.).

Плоды представителей трибы *Cupanieae* тримерные, синкарпные, вскрывающиеся; по совокупности экзорморфных признаков их можно отнести к коробочкам. На поперечном срезе плоды имеют трехгранное очертание за счет в разной степени выдающихся дорзальных стенок гнезд (у *Elattostachys nervosa* стенки выдаются очень сильно); нередко семена в одной или двух гнездах завязи могут не развиваться, и в этом случае плод приобретает асимметричные очертания. На выпуклых частях плода, соответствующих гнездам, заметны дорзальные швы, по которым происходит вскрывание: створки широко раскрываются, и из полостей вывешиваются глянцево-черные семена, окруженные ярким красным или оранжевым ариллусом. Поверхность плодов обильно покрыта одноклеточными волосками, образующими своеобразный бурый войлок.

Плоды представителей трибы *Nephelieae* тримерные, синкарпные, невскрывающиеся (*Dimocarpus longan*, *Litchi chinensis*, *Nephelium* sp.) Из трех карпелл развивается только одна, редко две, поэтому плод имеет асимметричные эллиптические очертания. Независимые карпеллы располагаются в верхней части плода. У *Heterodendrum oleaefolium* строение плода несколько отличается от описанного выше: часто развиваются 2 или все 3 карпеллы, кроме того, гнезда зрелого плода имеют сферическую форму и обладают способностью к вскрыванию. При созревании плода верхняя часть выпуклого гнезда отваливается в виде крышечки, высвобождая глянцево-черные семена, окруженные ярким красным ариллусом. Поверхность плодов *Dimocarpus longan*, *Litchi chinensis*, *Nephelium* sp. разделена на многогранные фрагменты, которые имеют форму выпуклых пирамид (*Litchi chinensis*, *Nephelium* sp.) или образуют слабо заметный рисунок (*Dimocarpus longan*); поверхность плодов *Heterodendrum oleaefolium* устроена иначе: она гладкая и покрыта редкими звездчатыми волосками.

Перикарпий представителей трибы *Cupanieae* имеет общий план строения. Перикарпий подразделен на экзо-, мезо- и эндокарпий, развивающиеся соответственно из наружной эпидермы карпеллы, мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы. Однослойный экзокарпий представлен продолговатыми клетками со слабо утолщенными неодревесневшими клеточными стенками и многочисленными одноклеточными волосками. Мезокарпий многослойный, состоит из 45–100 слоев клеток и не подразделен на четкие топографические зоны. Он сложен двумя типами клеток: основные клетки мезокарпия некрупные, слабо удлинённые в тангентальном направлении, имеют неутрощенные (или редко слабо утолщенные) клеточные стенки и целиком пропитаны флорафенами; склереиды мезокарпия имеют прямоугольную или многоугольную форму, их расположение отличается у разных представителей – у *Elattostachys nervosa* склереиды собраны группами по 2–6 и располагаются в центральной и проксимальной части мезокарпия; у *Cupania americana* встречаются 2 типа склереид (крупные одиночные склереиды с сильно утолщенными стенками и уступающие им по размерам склереиды с более тонкими стенками, которые образуют прерывающийся тангентально ориентированный массив из 1–3 слоев клеток в проксимальной части мезокарпия); у *Cupaniopsis serrata* склереиды встречаются только в проксимальной части мезокарпия и также образуют сходный массив из 4–6 слоев клеток. Однослойный эндокарпий сложен слабо удлинёнными клетками с утолщенными неодревесневшими клеточными стенками. Строение перикарпия у *Heterodendrum oleaefolium* сходно с описанным выше, однако, имеет ряд особенностей: в экзокарпии отсутствуют волоски, склереиды встречаются в центральной части мезокарпия, они удлинены в различных направлениях (но большей частью вдоль оси плода) и образуют группы по 10–15 штук. Плоды остальных представителей трибы *Nephelieae* имеют иной план строения. Перикарпий также подразделен на гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндокарпий, однако, имеет различную толщину из-за специфического рельефа поверхности (*Litchi chinensis*, *Nephelium* sp.). Экзокарпий однослойный; у *Dimocarpus longan* и *Nephelium* sp. он представлен продолговатыми клетками со слабо утолщенными неодревесневшими клеточными стенками, у *Litchi chinensis* – клетками иной формы, на поперечном срезе они имеют пятиугольные очертания (наружная стенка выдается из поверхности плода подобно пирамиде). Мезокарпий многослойный, состоит из 45–100 слоев клеток

и подразделен на 2 нечетко отграниченные топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия представлена двумя типами клеток: склереидами и основными клетками мезокарпия (устроены так же, как и в трибе *Cupanieae*, но с некоторыми отличиями: пропитка флобафенами обнаружена лишь в нескольких наружных слоях клеток у *Dimocarpus longan*, а у *Nephelium* sp. клетки, слагающие бугры, имеют многоугольные очертания и крупный размер). У *Dimocarpus longan* и *Nephelium* sp. склереиды встречаются в центральной части периферической зоны мезокарпия, они удлинены в различных направлениях (но большей частью вдоль оси плода) и образуют группы по 6-12 штук. Кроме того, у *Nephelium* sp. группы склереид армируют основания бугров, в этом случае они удлинены радиально. У *Litchi chinensis* радиально удлинённые склереиды образуют сплошной слой под экзокарпием и не встречаются в других частях мезокарпия. Внутренняя зона мезокарпия представлена удлинёнными клетками с утолщёнными неодревесневшими стенками и крупными межклетниками. Эти клетки образуют рыхлую ткань. Однослойный эндокарпий сложен слабо удлинёнными клетками с утолщёнными неодревесневшими клеточными стенками.

Представители изученных нами триб Sapindaceae имеют сходные планы анатомического строения перикарпия: он многослойный и сложен клетками со слабо утолщёнными неодревесневшими клеточными стенками, механические элементы представлены склереидами, встречающимися либо одиночно, либо собранными в группы. Подобное строение перикарпия в целом не типично для Sapindaceae, так как для большинства исследованных таксонов семейства характерно наличие одревеснения во внутренних слоях мезокарпия, а также в эндокарпии (Яценко, 2007). Отличие от типичного для семейства плана строения перикарпия, а также его сходство у представителей *Cupanieae* и *Nephelieae* может служить указанием на общность происхождения триб.

Для представителей триб *Cupanieae* и *Nephelieae* характерны некоторые эволюционные тренды. Во-первых, уменьшение относительного размера частей карпеллы, контактирующих с другими карпеллами, по отношению к её свободной части: у *Cupania americana* и *Cupaniopsis serrata* плод имеет сферические очертания со слегка выдающимися карпеллами, тогда как у остальных изученных представителей он состоит из отдельных сферических или эллиптических карпелл, соединённых в основании остатками общей части завязи (кроме того, что *Cupanieae* и *Heterodendrum oleaefolium* неразвитие одного или двух гнёзд плода не сказывается на формировании оставшейся части, а у *Dimocarpus longan*, *Litchi chinensis* и *Nephelium* sp. развитие лишь одной карпеллы из трех становится нормой). Вторым трендом является утрата вскрывания по дорзальному шву (представители трибы *Cupanieae* имеют локулицидно вскрывающиеся плоды, а плоды трибы *Nephelieae* либо лишены способности к вскрыванию, либо – как плоды *Heterodendrum oleaefolium* – вскрываются поперечным кольцевым растрескиванием свободных частей карпелл). Также следует отметить тенденцию к усложнению строения перикарпия: представители трибы *Cupanieae* и *Heterodendrum oleaefolium* обладают недифференцированным на зоны мезокарпием, тогда как мезокарпий большинства представителей *Nephelieae* подразделен на 2 нечетко отграниченные топографические зоны (кроме того, для этих представителей характерно специфическое строение поверхности плода). Таким образом, можно заключить, что плоды *Cupanieae* обладают признаками более архаичной организации, тогда как плоды *Dimocarpus longan*, *Litchi chinensis* и *Nephelium* sp. более специализированны, а *Heterodendrum oleaefolium* занимает промежуточное положение (его плоды не обладают способностью к вскрыванию по дорзальному шву, но при этом в норме могут развиваться все 3 карпеллы и мезокарпий не подразделен на топографические зоны).

Экзоморфные признаки плодов изученных триб Sapindaceae послужили основой для отнесения их к локулицидным коробочкам (*Cupania*, *Elattostachys* и *Cupaniopsis*), коробочкам с нерегулярным вскрыванием (*Heterodendrum*), ягодам (*Dimocarpus*, *Litchi*, *Nephelium*) (Radlkofer, 1933, 1934). Но определение **морфогенетического** типа плода (Бобров и др., 2008) основывается на анатомической структуре перикарпия. Наиболее существенное значение имеет гистогенетическое происхождение склеренхимной зоны перикарпия (Бобров и др., 2008). Таким образом, вскрывающиеся плоды *Cupanieae* и *Heterodendrum* с рассеянными склереидами в перикарпии (не образующими выраженной топографической зоны) представляют собой коробочки *Galantus*-типа (Бобров и др., 2008). Плоды *Dimocarpus*, *Litchi* и *Nephelium* можно считать специфическими односеменными синкарпными ягодами (Бобров и др., 2008) со специализированным экзокарпием и мезокарпием, структура которого осложнена склеренхимными массивами.

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М., URSS. 2008.
Яценко И.О. Сравнительная морфология, анатомия и ультраскульптура поверхности плодов представителей семейства Sapindaceae Juss. 2007. – 61 с.

- Acevedo–Rodriguez P. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae) part I: a revision of *Serjania* sect. *Platycoccus* // Memoirs of the New York Botanical Garden/ 1993. 67. – P. 1–94.
- Radlkofer L. Das Pflanzenreich: Sapindaceae. Weinheim: Engelmann. 1933. – Bd. 1.
- Radlkofer L. Das Pflanzenreich: Sapindaceae Weinheim: Engelmann. 1934. – Bd. 2.
- Weckerle S.C., Rutishauser R. Gynoecium, fruit and seed structure of *Paullinieae* (Sapindaceae) // Bot. J. Lin. Soc. 2005. 147. – P. 159–189.

УДК 581.145.2-267 + 582.67 + 575.86:582.67

© О.В. Яценко, М.С. Романов, А.В. Бобров

К вопросу о строении плода *Ostrya virginica* Willd. (Betulaceae s. l.)

О.В. Яценко¹, М.С. Романов¹, А.В. Бобров²

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, Москва, Россия

²Географический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия
biorimka@mail.ru

On the fruit structure of *Ostrya virginica* Willd. (Betulaceae s. l.)

O.V. Yatsenko, M.S. Romanov, A.V.F.Ch. Bobrov

Fruit morphology and anatomy of *Ostrya virginica* Willd. was studied. The fruit wall is differentiated into sclerenchymatous epidermis and subdermal layer, parenchymatous zone corresponding to inner zone of epicarp and outer zone of mesocarp, sclerenchymatous (stony) inner zone of mesocarp and squeezed parenchymatous endocarp. The fruit of *Ostrya* shares anatomical features of nut of *Corylus*-type.

Березовые – типичные бореальные растения, распространенные во всех внетропических областях мира, только отдельные виды рода *Alnus* заходят в Южную Америку. Все представители Betulaceae s. l. играют важную роль в формировании лесных и болотных сообществ, а так же в процессах сукцессии биотопов. Многие представители Betulaceae s. l. имеют важное практическое значение.

Роды Betulaceae s. l. образуют три хорошо различающиеся между собой группы, которые разными авторами объединяются в трибы, подсемейства, а некоторыми – возводятся в ранг семейств. В рамках данного исследования мы рассмотрим их в ранге подсемейств.

Плоды Betulaceae s. l., развивающиеся из олигомерного гинецея, относят к нижним синкарпным орехам (Бобров и др., 2009), либо называют «ореховидными» (Корчагина, 1991). Плоды представителей подсемейств *Coryloideae* и *Carpinoideae* обычно имеют «плюску», которая представляет собой видоизменённые брактеоли женских цветков, собранных в дихазии (в свою очередь, организованные в сложные соцветия). У крупных плодов, диссеминирующихся барохорно, плюска окружает плод в виде развитой в различной степени кувшиновидной структуры (*Corylus*, рис. 1а). Мелкие анемохорные плоды обладают уплощенной трёхлопастной плюской (*Carpinus*, рис. 1б), либо трубчатой или пузыревидной плюской, заключающей плод внутри (*Ostrya*, рис. 1в,г, *Ostryopsis*). Другое направление специализации анемохорных плодов Betulaceae s. l. – формирование специализированных «соплодий», уменьшение размеров самих плодов, развитие крыловидных придатков. Эти преобразования осуществляются у представителей подсемейства *Betuloideae* – *Alnus*, *Betula* и *Duschekia*. Конечной стадией таких преобразований являются «шишечковидные» соплодия (рис. 1д), развивающиеся из сложных дихазальных соцветий, и высеивающиеся из них плоды – двукрылые, ореховидные, односеменные (очень редко 2–4-х семенные). Брактеоли и брактей элементарного дихазия срастаются, образуя чешуи «шишечки». Для *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya* и *Ostryopsis* характерна ди-тримерная завязь, разделённая в основании перегородками. Гинецей представителей *Betuloideae* димерный (редко тримерный), завязь в базальной части также разделена перегородками.

Анатомическое строение плодов представителей семейства Betulaceae s. l. исследовано весьма фрагментарно. Например, описание строения и развития плодов *Corylus* приводится в работах К.А. Brinkman (1974), К. Kaniewski (1964) и J.G. Vaughan (1970); названные авторы указывают, что большая часть стенки плода сложена склеренхимными тканями, а «эндокарпий» (т. е., внутренняя зона перикарпия) образован несколькими слоями паренхимных клеток с утолщенными стенками. Именно клетки эндокарпия образуют ложную перегородку

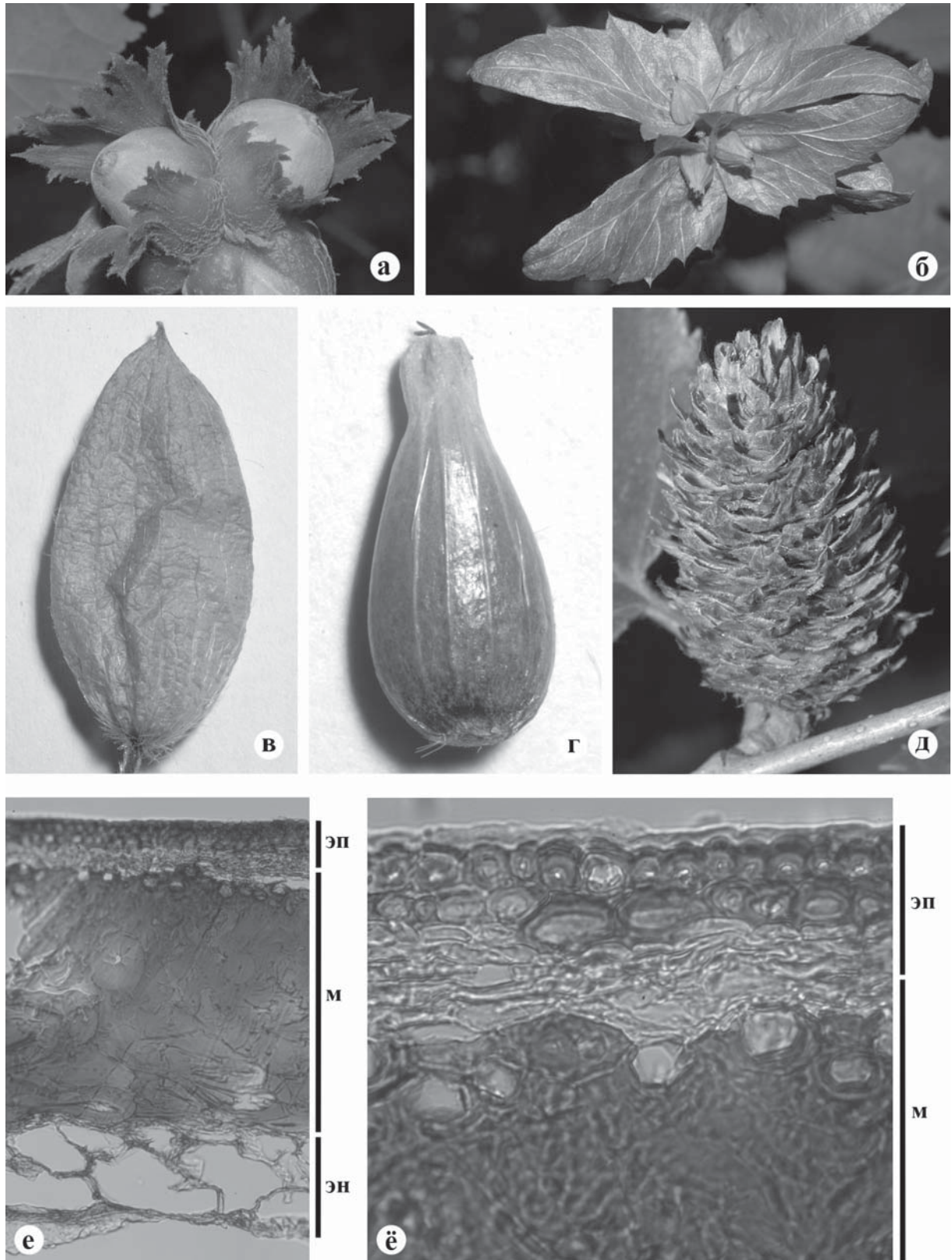


Рис. 1. Морфология и анатомия плодов березовых. а – *Corylus avellana* L., внешний вид плодов; б – *Carpinus betulus* L., внешний вид плодов; в – *Ostrya virginica* Willd., внешний вид плода в пузыревидной плоске; г – *Ostrya virginica* Willd., внешний вид плода; д – *Betula lenta* L., внешний вид «соплодия»; е – *Ostrya virginica* Willd., поперечный срез стенки плода, периферическая часть; ё – *Ostrya virginica* Willd., фрагмент поперечного среза стенки плода, периферическая часть.

Условные обозначения: эп – эпикарпий, м – мезокарпий, эн – эндокарпий.

ку в основании завязи, они также частично сминаются в процессе развития семени. Согласно И.А. Корчагиной (1991), для других изученных представителей семейства Betulaceae s. l. характерна сходная с *Corylus* анатомическая дифференциация стенки плода, однако, у некоторых таксонов периферические слои клеток представляют собой рыхлую паренхиму, участвующую в формировании крыловидных выростов плодов. К сожалению, анатомические рисунки поперечных срезов стенки плода *Betula costata* Trautv. и *B. ermani* Cham., выполненные Корчагиной (1991), не полностью соответствуют описаниям. Отрывочные данные по карпологии семейства Betulaceae s. l. не позволяют достоверно установить морфогенетические типы плодов, характерные для разных представителей семейства, а также определить направления анатомических преобразований стенки плода в семействе.

В связи с изложенным выше, нами начаты карпологические исследования представителей семейства Betulaceae s. l. с целью установления основных морфогенетических типов плодов в семействе и выявления модусов их морфолого-анатомических преобразований. В настоящей работе мы представляем результаты изучения морфологии и анатомии плодов *Ostrya virginica* Willd., естественно произрастающей в восточной части Северной Америки и широко культивируемой в ботанических садах умеренного пояса, а также выращиваемой в промышленных масштабах для получения древесины (кора и ядровая древесина являются источниками лекарственного сырья).

Плоды *Ostrya virginica*, заключенные в пузыревидную плюску (рис. 1в), располагаются по плотной спирали на оси соцветия. Обычно из одного соцветия развивается около 20 плодов. Плюска имеет уплощенно-яйцевидную форму с остроконечным носиком, её размеры: 22-28Ч11-14Ч6-7 мм. Зрелые плоды (рис. 1г) также имеют уплощенно-яйцевидную форму, с оттянутой дистальной частью, размеры плода 7-9Ч4-5Ч2-3 мм. На поперечном срезе плоды округло-овальной формы с очень слабо выраженными 12-14 ребрами, ответственными проводящим пучкам.

Стенка плода *Ostrya virginica* дифференцирована на эпикарпий и перикарпий (рис. 1е,ё), производные экстракарпеллярной и собственно карпеллярной зон стенки завязи соответственно (Бобров и др., 2009). Эпикарпий представлен 1) эпидермой, сложенной мелкими округлыми склереидами с сильно утолщенными одревесневшими стенками, 2) однослойной гиподермой (субдермальное происхождения), образованной некрупными склереидами с несколько слабее утолщенными и одревесневшими стенками, и 3) несколькими слоями некрупных паренхимных клеток с незначительно утолщенными бесцветными стенками; клетки всех зон эпикарпия имеют заполненные пигментом полости. Далее следует несколько слоёв паренхимных клеток, неотличимых и неотграниченных от зоны 3) эпикарпия; рассматриваемые слои развиваются из периферической части мезофилла карпеллы и представляют собой, таким образом, внешнюю, паренхимную зону мезокарпия. Общая толщина паренхимной зоны 4-6 слоёв клеток, в ней располагаются мощные дериваты проводящих пучков, как эпикарпия, так и собственно перикарпия. Основная зона мезокарпия (самая мощная гистологическая зона перикарпия) сложена 7-8 слоями склеренхимных клеток; при этом 1-2 наружных слоя образованы мелкими, практически округлыми склереидами с утолщенными и одревесневшими стенками и крупными полостями, а остальные слои сложены очень крупными склереидами с сильно утолщенными, полностью одревесневшими стенками и преимущественно щелевидными полостями. Эндокарпий, сильно смятый и частично облитерирующий в зрелом плоде, сложен 3 слоями различных паренхимных клеток: мелких, образующих периферический слой, примыкающий к склеренхиме мезокарпия, и очень крупных, составляющих два самых внутренних слоя. Стенки клеток эндокарпия незначительно и неравномерно утолщены, но не одревесневают.

Анатомическое строение стенки плода *Ostrya virginica* в значительной степени сходно с таковым у *Corylus* (Brinkman, 1974; Kaniewski, 1964; Vaughan, 1970). Отличия заключаются в формировании в плодах *Ostrya* не общей склеренхимной зоны, образованной эпикарпием и мезокарпием, а развитием своеобразной паренхимной зоны – производной внутренней зоны эпикарпия и периферической зоны мезокарпия. Плоды *Ostrya* могут рассматриваться как специфические разновидности ореха *Corylus*-типа (Бобров и др., 2009), однако, в настоящее время установить направления эволюции структуры плодов в семействе Betulaceae s. l. не представляется возможным. Наличие паренхимной зоны в периферической части стенки плода *Ostrya* может быть интерпретировано как адаптация к анемохории (уменьшение массы плода); в этом случае плоды *Ostrya* могут рассматриваться как более специализированные по сравнению с таковыми *Corylus*, производными от них. С другой стороны, отсутствие лигнификации в сопредельных зонах эпикарпия и мезокарпия плодов *Ostrya* может рассматриваться в качестве архаичной черты, что нам представляется более вероятным. В случае принятия последней интерпретации, плоды *Ostrya* и *Corylus* являются «сестринскими» структурами, производными от общего архетипа.

Дальнейшие детальные карпологические исследования плодов наибольшего числа представителей *Betulaceae* s. l., несомненно, позволят найти ответ на вопрос о базальном типе плода и об основных направлениях морфолого-анатомических преобразований плодов в семействе.

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М.: URSS. 2009. – 283 с.
- Корчагина И.А. Семейство Betulaceae // Сравнительная анатомия семян. – Л.: Наука, 1991. Т. 3. – С. 134–140.
- Brinkman K.A. *Betula* L., *Hamamelis virginiana* L., *Juglans* L. // Schopmeyer C.S. Seeds of woody plants in the United States. – Washington, 1974. 314 p.
- Kaniewski K. Development of the pericarp in the fruit of *Corylus avellana* L. // Bull. Acad. Polon. Sci. 1964. – Т.12. – P. 215–226.
- Vaughan J.G. The structure and utilization of oil seeds. – London: Chapman & Hall LTD, 1970. – 279 p.