

АНАЛИЗ РЕДКО ИСПОЛЬЗУЕМЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК И ЦВЕТКОВ В СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА ИЛЬМОВЫЕ

ANALYSIS OF RARELY USED MORPHOLOGICAL INDICATORS OF VEGETATIVE BUDS AND BLOOMS IN THE SYSTEMATIC OF ELM FAMILY

В. Ф. Черник,

кандидат биологических наук, доцент
кафедры морфологии и физиологии
человека и животных Белорусского
государственного педагогического
университета имени Максима Танка

V. Chernik,

PhD in Biology, Associate Professor
of the Department of Morphology and
Physiology of Human and Animals,
Belarusian State Pedagogical
University named after Maxim Tank

Поступила в редакцию 14.01.2022.

Received on 14.01.2022.

Благодаря анатомо-морфологическим исследованиям представителей семейства Ильмовые проведен анализ редко используемых морфологических признаков: характер сложения листьев в почках, особенности вскрывания пыльников, особенности их морфологического строения, строение тычиночных нитей и их расположение по отношению к пыльникам и другие особенности цветков (строение околоцветника, наличие придатков пыльника, степень развития связника, формирование цветочной трубки и др.).

Исследованиями показана важность данных морфологических признаков в решении вопросов систематики на примере представителей семейства Ильмовые (*Ulmaceae* Mirb.). Это позволило дать более полную характеристику подсемейств и семейства в целом.

Ключевые слова: морфологические признаки, представители семейства *Ulmaceae* Mirb., вопросы систематики.

Due to anatomic and morphologic research of representatives of the elm family we conducted an analysis of rarely used morphologic indicators: character of leaves folding in the buds, features of anthers opening, features of their morphologic construction, structure of stamen threads and their location regarding to anthers and other features of blooms structure (construction of perianth, presence of anther appendages, degree of development of connective, forming of bloom tubes, etc.).

The research shows the importance of these morphological indicators in solving the issues of systematic on the example of representatives of elm family (*Ulmaceae* Mirb.). It allows to give a more complete characteristic of subfamilies and the family in general.

Keywords: morphological indicators, representatives of *Ulmaceae* Mirb. family, systematic issues.

Введение. При характеристике видов, родов, подсемейств и других таксонов покрытосеменных растений исследователи часто учитывают особенности морфологического строения и ветвления побегов, строение пластинки листа, цветков, соцветий и плодов, характер листорасположения, типы жилкования листьев и др.

К редко используемым в систематике морфологическим признакам следует отнести: строение околоцветника, наличие придатков пыльника, степень развития связника, формирование цветочной трубки, харак-

тер сложения листьев в почках, особенности вскрывания пыльников и др. [1].

Примером морфологического разнообразия отмеченных признаков среди покрытосеменных может послужить небольшое семейство Ильмовые (*Ulmaceae* Mirb.), включающее 15 родов и 200 видов [2; 3]. Семейство Ильмовые считается наиболее примитивным в порядке *Urticales*, и в этом плане оно является узловым для порядка. Интерес представляет использование некоторых морфологических признаков в решении вопросов его систематики.

Целью исследования явилось изучение редко используемых морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов семейства Ильмовые для характеристики подсемейств и родов.

Семейство *Ulmaceae* подразделяется на два подсемейства. В подсемействе *Celtidoideae* 9 родов: *Celtis* L., *Pteroceltis* Maxim., *Trema* Lour., *Parasponia* Miq., *Lozanella* Greenman, *Aphananthe* Planch., *Girroniera* Gaudich, *Chaetachme* Planch., *Ampelocera* Klotzsch. В подсемействе *Ulmoideae* 6 родов: *Ulmus* L., *Holoptelea* Planch., *Hemiptelea* Planch., *Zelkova* Spach., *Planera* J. F. Gmel., *Phyllostylon* Саранема.

Растения широко распространены в тропических, субтропических и умеренных широтах. Представители подсемейства *Ulmoideae* произрастают преимущественно в умеренных широтах.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования были представители родов *Ulmus*, *Hemiptelea*, *Celtis*, *Zelkova*, *Trema*, *Phyllostylon*, *Ampelocera*. Эти роды объединяют примерно 85 % видов, входящих в состав семейства. По ним изучены вегетативные и репродуктивные почки, цветки на разных стадиях развития. По остальным родам изучены, главным образом, полностью сформированные цветки.

Материал по основным родам собирался и фиксировался в пределах их естественного ареала (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Celtis*, *Trema*, *Phyllostylon*, *Ampelocera*) или в культуре (*Hemiptelea*). По другим родам изучался как фиксированный материал (*Phyllostylon*), так и гербарный материал (*Holoptelea*, *Planera*, *Pteroceltis*, *Parasponia*, *Aphananthe*, *Chaetachme*), собранный в местах естественного произрастания видов.

Основные исследования проводились на сериальных поперечных и продольных срезах, полученных, главным образом, из фиксированного и частично из гербарного материала. Растительный материал (вегетативные и генеративные почки, бутоны и цветки) фиксировался в формалин-уксусном фиксирующем растворе (FAA): 100 мл 70 % этилового спирта, 7 мл 40 % формалина и 7 мл ледяной уксусной кислоты.

Для получения постоянных анатомических препаратов использовалась общепринятая цитологическая методика [4]. Гербарный материал предварительно разваривался в воде в течение 5–20 мин. или выдерживался в размягчающей смеси (спирт, глицерин, вода – в равном соотношении) в течение 3 дней (цветки), 10–15 дней (почки) и затем промывался дистиллированной водой. Окраска срезов проводилась по методике Е. С. Аксенова [5]. Толщина срезов 10 и 13 мкм. Живой материал (нефиксированный) исследовался под бинокулярной лупой.

Микрофотографии выполнялись с помощью микроскопа МБИ-11 и микрофотонасадки к микроскопу «Nf». Микрометрические измерения осуществлялись с помощью винтового окулярного микрометра МОВ-1-15.

Результаты исследований и их обсуждение. Ильмовые – анемофильные, преимущественно древесные и редко кустарниковые растения. Листья простые, цельные, очередные. Исследования показали, что у изученных представителей листосложение в почках сложенное. Развивающиеся листья располагаются в 2 ряда, по обе стороны от апекса побега. Однако у представителей одних родов листья обращены к апексу побега верхней (адаксиальной) стороной (*Holoptelea*, *Phyllostylon*, *Celtis*, *Pteroceltis*, *Trema*, *Parasponia*, *Aphananthe*, *Ampelocera*) – (рисунок 1, 1–3), а у других – нижней (абаксиальной) стороной (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Planera*) – (рисунок 1, 4–6). Отдельные сведения о сложении листьев в почках у представителей ильмовых имеются также в литературе [6].

Для ильмовых характерны три типа цветков: обоеполые, пестичные и тычиночные (растения чаще однодомные). В мужских цветках нередко встречаются рудименты пестика различной степени недоразвитости (рисунок 2). Наиболее часто их можно обнаружить в тычиночных цветках представителей родов *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Holoptelea*, *Phyllostylon*, *Celtis* и др.

Околоцветник ильмовых простой, чашечковидный, состоит из 4–6 свободных листочков. Иногда в основании они в большей или меньшей степени срастаются.

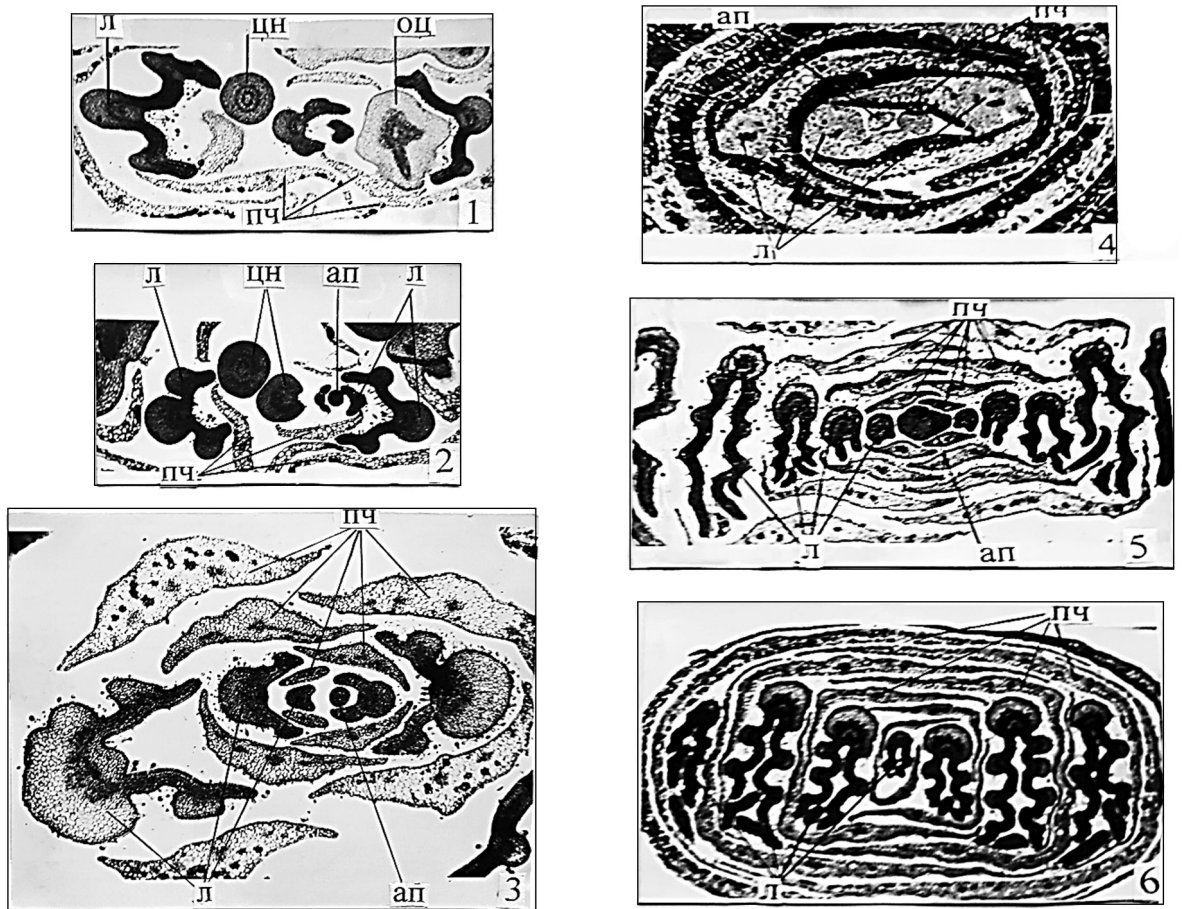


Рисунок 1. – Сложение листьев в почках у представителей подсемейств Celtidoideae (1–3) и Ulmoideae (4–6).

1–6 – поперечные срезы репродуктивных (1,2) и вегетативных (3–6) почек.

1 – *Celtis glabrata* Stev., 2 – *Celtis caucasica* Willd., 3 – *Ampelocera cubensis* Griseb., 4 – *Ulmus glabra* Huds., 5 – *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch., 6 – *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch. (1, 2, 5, 6 – x 35; 3 – x 50; 4 – x 100); ап – апекс побега, л – пластинка развивающегося листа, оц – основание цветка, пч – почечная чешуя, цн – цветоножка)

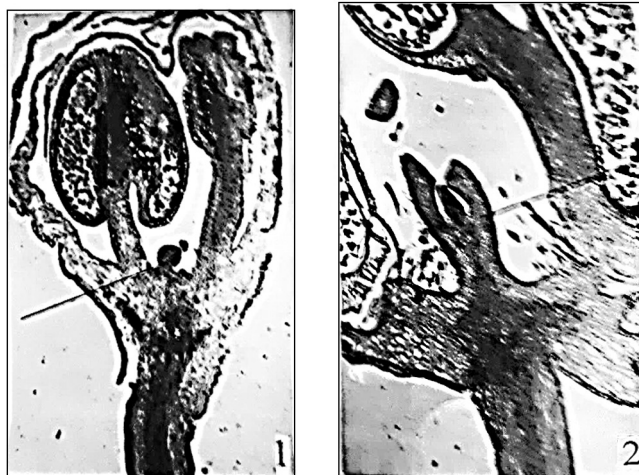


Рисунок 2. – Продольные срезы тычиночных цветков *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch. (1) и *Celtis caucasica* Willd. (2), содержащие рудименты пестика (отмечены прямыми линиями) (1 – x 35, 2 – x 50)

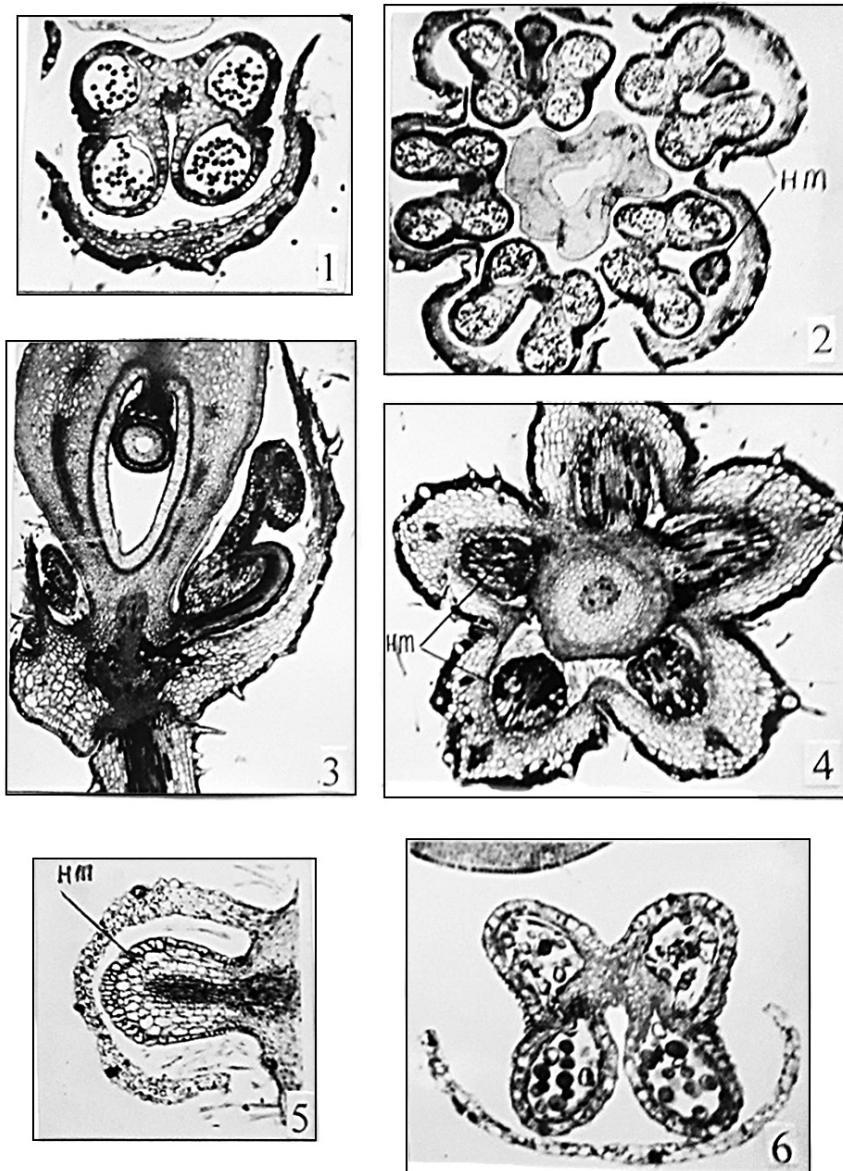


Рисунок 3. – Строение тычинок представителей подсемейства Celtidoideae.
 1, 2, 4–6 – поперечные и 3 – продольный срезы развивающихся (1) и сформированных
 цветков (2, 3) *Trema orientalis* (L.) Blume, развивающегося (4)
 и сформированных цветков (5, 6) *Celtis caucasica* Willd.
 (1 – x 75; 2, 3 – x 40; 4–6 – x 50); нт – нить тычинки

В обоеполых цветках тычинки противостоят долям (лопастям) чашечковидного околоцветника и по числу равны им (рисунок 3), кроме *Holoptelea* и *Ampelocera*.

Тычиночная нить несет четырехгнездный пыльник, состоящий из двух половинок, каждая из которых имеет два микроспорангия (рисунок 3, 1, 2, 6). Соединяющий половинки пыльника связник обычно небольшой. Тычиночные нити цилиндрические, снабжены одним проводящим пучком. Обычно проводящие пучки при отхождении от проводящей системы оси цветка распо-

лагаются циклически и супротивны проводящим пучкам околоцветника.

Цветки ильмовых собраны в соцветия или иногда одиночные. Завязь верхняя. В пределах семейства встречаются два типа соцветий: безлистные (брактеозные, с прицветными листьями в виде мелких чешуй) и олиственные (фрондозные, имеющие кроющие листья, соответственно двум типам цветоносных побегов [2; 7].

Морфологические признаки цветков ильмовых часто использовались как важные диагностические признаки в классифи-

кационных построениях. Однако многие вопросы морфологического и анатомического строения цветков недостаточно исследованы, в частности особенности вскрывания пыльников.

Для большинства представителей подсемейства *Celtidoideae* характерны однополые цветки: пестичные и тычиночные. Обоеполые цветки встречаются реже, у немногих родов – *Celtis*, *Trema* (рисунок 3), *Parasponia*, *Aphananthe*. У представителей родов *Girroniera*, *Chaetachme*, *Lozonella* и *Celtis* иногда встречается и двудомность.

Строение тычинок в подсемействе *Celtidoideae* значительно более разнообразно, чем в подсемействе *Ulmoideae*. Тычинки различаются по форме, размерам, соотношению длины и ширины, характеру раскрывания пыльников и др. Наиболее крупные пыльники со значительным превышением длины над шириной (в 2–2,5 раза) характерны для *Celtis australis*, *Celtis caucasica*; еще уже пыльники у *Chaetachme*; мелкие, более округлые пыльники у *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*, их длина лишь в 1,5 раза больше ширины. Сравнительно небольшие стреловидные пыльники у *Girroniera*, с резко неодинаковыми гнездами (мелкими внутренними и значительно более крупными наружными); небольшие различия размеров наружных и внутренних микроспорангиев наблюдаются и у *Chaetachme*. У *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella* пыльники вскрываются латрорзно (боковое вскрывание пыльников). У *Chaetachme* пыльники вскрываются интрорзно-латрорзно (внутренне-боковое вскрывание пыльников).

У всех изученных видов подсемейств *Celtidoideae*, как и в *Ulmoideae*, ко времени созревания пыльников разрушается стерильная ткань, разделяющая микроспорангий каждой половинки пыльника, в результате чего пыльник становится двухкамерным. У *Celtis australis*, *Celtis caucasica* исчезают перегородки между соприкасающимися вверху частями разных половинок пыльника, в результате этого пыльник объединяет два крупных, изогнутых микроспорангия, а не четыре прямых, как у представителей других изученных родов, и вскрывается он одной изогнутой трещиной.

У большинства видов *Celtis* пыльники имеют придатки. Особенно отчетливо они заметны у *C. caucasica* и *C. glabrata*, в ниж-

ней части каждой половины пыльника развивается несколько дополнительных слоев клеток, отличающихся от окружающих участков пыльника более светлой окраской и более крупными клетками. Они обычно ограничивают вскрывание пыльников в местах их расположения. У других видов *Celtis* и у других родов подсемейства эти придатки выражены менее отчетливо или почти незаметны.

Неодинаково у разных родов *Celtidoideae* развит связник пыльника. У представителей родов *Girroniera* и *Chaetachme* он несколько выступает над пыльником и придает ему заостренную форму. У *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*, связник наиболее слабо развит и представлен проводящим пучком и несколькими слоями, окружающих его паренхимных клеток. Степень выраженности связника у других изученных родов *Celtidoideae* занимает промежуточное положение.

Наиболее противоречивые сведения о тычинках *Celtidoideae* касаются прикрепления пыльника к тычиночной нити и его вскрывания [2; 7]. Большинство исследователей считают пыльники подсемейства интрорзными, т. е. вскрывающимися вовнутрь, в сторону гинецея. Изучение их в процессе развития позволило установить, что интрорзные пыльники среди изученных видов свойственны для *Girroniera nervosa* Planch. Ошибочное представление об интрорзности пыльников всего подсемейства *Celtidoideae* создает наружное положение тычиночной нити. В отличие от прямых тычиночных нитей *Ulmoideae*, у представителей *Celtidoideae* тычиночные нити согнуты вовнутрь и расположены в цветке снаружи по отношению к выше расположенным на них пыльникам (рисунок 3, 2, 3), что характерно для интрорзных тычинок. В месте прикрепления (середина или нижняя часть пыльника) тычиночная нить утончается и, изгибаясь, подходит с наружной стороны пыльника к связнику почти под прямым углом. Эти особенности свойственны «качающимся» пыльникам. У большинства изученных видов *Celtidoideae* пыльники латрорзные (боковое вскрывание).

Характерно также, что каждая тычинка в отдельности (особенно в ее нижней части) окружена соответствующей долей околоцветника и находится как бы в футляре. Эта изолированность тычинок специфична для

Celtidoideae и особенно четко проявляется у видов родов *Trema* (рисунок 3, 1–3), *Aphananthe*, *Chaetachme*, *Celtis* (рисунок 3, 4–6). В цветках изученных *Celtidoideae* обычное число тычинок – 5, иногда 4–7.

В подсемействе *Ulmoideae* преобладают обоеполые цветки. У *Ulmus* цветки только обоеполые, у представителей остальных родов подсемейства, наряду с обоеполыми цветками встречаются и однополые цветки (чаще тычиночные). Строение тычинок более или менее сходно у всех изученных видов (рисунок 4). Нити тычинок прямые, за-

нимают внутреннее положение по отношению к выше расположенному на ней пыльнику, который прикрепляется к нити основанием. Половинки пыльников с двумя примерно одинаковыми микроспорангиями (рисунок 4), эллиптические, с выемкой на верхушке; их длина в 1,1–1,5 раза больше ширины, раскрываются двумя продольными щелями, экстрорзно-латрорзные (наружно-боковое вскрывание пыльников), (рисунок 4, 1, 2, 4, 5). У *Phyllostylon brasiliense* пыльники экстрорзные (наружное вскрывание).

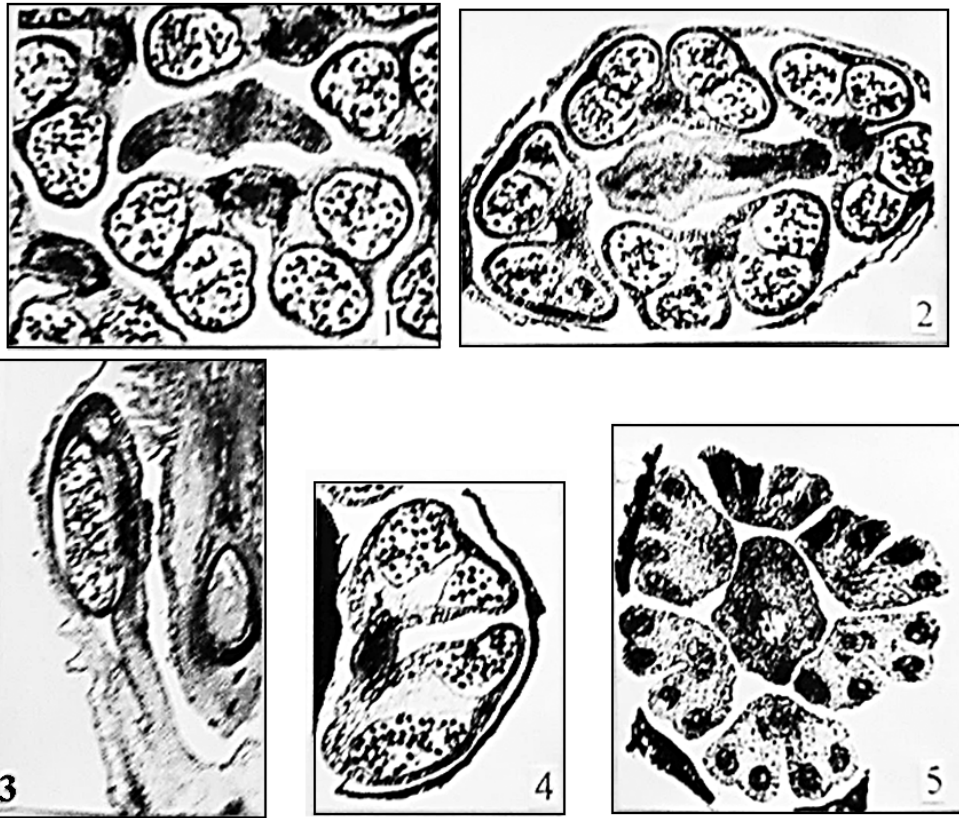


Рисунок 4. – Строение тычинок представителей подсемейства *Ulmoideae*.

1, 2, 4, 5 – поперечные и 3 – продольный срезы сформированных цветков *Ulmus glabra* Huds. (1), *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch. (2, 3), *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch (4) и развивающегося цветка *Phyllostylon brasiliense* Caraneta (5); (1, 4 – x 70; 2, 3 – x 30; 5 – x 100)

В процессе развития тычинки появляются на цветоножке между кругом околоцветника и гинецеем. Для цветков *Ulmus* и *Hemiptelea* характерно срастание оснований нитей тычинок с нерасчлененной частью околоцветника, приводящее в процессе их формирования к образованию небольшой цветочной трубки (рисунок 4, 3).

В отличие от *Celtidoideae*, у *Ulmoideae* тычинки находятся внутри общего круга око-

лоцветника, не изолированно. Особенно отчетливо это проявляется у представителей, имеющих цветочную трубку (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Planera*).

Количество тычинок в цветке колеблется в среднем от 4 до 9 у видов *Ulmus*; у *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Planera* их 4–5, у *Phyllostylon* – 6; у тропического рода *Holoptelea* – чаще 10–16, и обычно каждой доле околоцветника противостоят 2–3 тычинки.

Строение, число тычинок у *Ampelocera cubensis* Griseb. резко отличается от других *Celtidoideae*. По большинству признаков они более сходны с тычинками представителей *Ulmoideae*.

В цветках *Ampelocera* 10–16 тычинок (рисунок 5), что вдвое-втрое больше, чем долей околоцветника. Нити тычинок прямые, занимают внутреннее положение по отношению к пыльникам. Пыльники состоят из двух половинок, крупные, но заостренные, четырехгнездные, без придатков, раскрываются двумя продольными щелями экстрорзно-лартрорзно (наружно-боковое вскрывание пыльников), прикреплены к тычиночным нитям основанием.

Строение тычинок *Ampelocera cubensis* – одно из доказательств межподсемейственного положения этого вида. Вместе с тем, у *Ampelocera cubensis* в почках развивающиеся листья обращены к апексу побега верхней (адаксиальной) стороной (рисунок 1, 3), что характерно для изученных представителей подсемейства *Celtidoideae*.

Таким образом, *Ampelocera cubensis* занимает межподсемейственное положение (по

строению тычинок она близка к *Ulmoideae*, а по морфологическому строению вегетативных почек данный вид близок к представителям *Celtidoideae*).

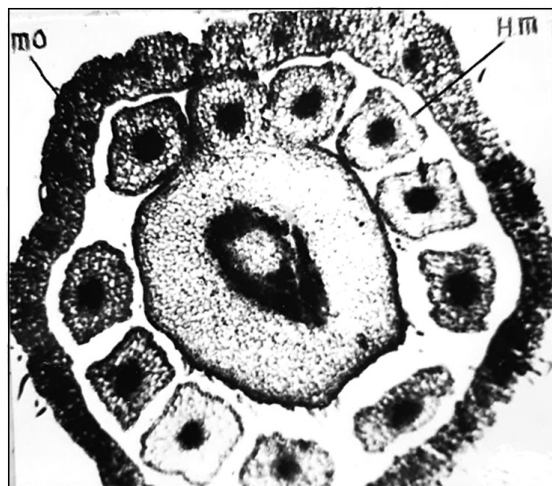


Рисунок 5. – Поперечный срез нижней части цветка *Ampelocera cubensis* Griseb., *mo* – трубка околоцветка; *нт* – нить тычинки

Основные различия строения андроеца исследованных представителей *Celtidoideae* и *Ulmoideae* показаны в следующей таблице.

Таблица. – Признаки строения андроеца изученных представителей подсемейств *Celtidoideae* и *Ulmoideae* семейства *Ulmaceae* Mirb.

Подсемейство	Признаки строения андроеца
<i>Celtidoideae</i> (без <i>Ampelocera</i>)	Пыльники обычно с придатками в нижней части, лартрорзные (вскрывание их боковое) или редко интрорзно-лартрорзные (вскрывание их внутренне-боковое), прикреплены к тычиночной нити с наружной стороны. Нити тычинок развивающихся цветков согнуты, расположены снаружи по отношению к пыльникам; тычинки изолированы одна от другой (особенно в их нижней части) долями околоцветника
<i>Ulmoideae</i>	Пыльники без придатков, чаще экстрорзно-лартрорзные (вскрывание их наружно-боковое), прикреплены к тычиночной нити основанием. Нити тычинок развивающихся цветков прямые, занимают внутреннее положение по отношению к пыльникам; тычинки не изолированы и находятся внутри общего круга околоцветника

Листорасположение в вегетативных почках у изученных представителей семейства *Ulmaceae* сложное. Однако у представителей большинства родов *Celtidoideae* листья обращены к апексу побега верхней (адаксиальной) стороной, а у представителей *Ulmoideae* – нижней (абаксиальной) стороной.

Заключение. Таким образом, анатомо-морфологические исследования позволили наиболее полно изучить строение репро-

дуктивных (цветки) и вегетативных (почки) органов представителей семейства Ильмовые с учетом редко используемых систематических признаков (сложение листьев в почках, строение пыльников, их вскрывание, наличие или отсутствие в их основании придатков, морфология нитей тычинок и их расположение по отношению к пыльникам, степень изолированности тычинок одна от другой долями околоцветника).

Результаты изучения строения тычинок и вегетативных почек *Ampelocera cubensis* послужили одним из доказательств межподсемейственного положения рода *Ampelocera*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лотова, Л. И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений : учебник / Л. И. Лотова. – Изд. 4-е, доп. – М. : Книжный дом, 2010. – 512 с.
2. Грудзинская, И. А. Ulmaceae и обоснование выделения Celtidoideae в самостоятельное семейство Celtidaceae / И. А. Грудзинская // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, № 12.
3. Takhtadjan A. Flowering Plants : 2 ed. / A. Takhtadjan. – Springer, 2009. – 871 p.
4. Поддубная-Арнольди, В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1976. – 507 с.
5. Аксенов, Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов / Е. С. Аксенов // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. – 1967, т. II.
6. Bugnon, F. Sur l'existence du mode apotrope de dorsiventralite dans les rameaux vegetatifs de *Ulmus campestris* L. / F. Bugnon. – Compt. rend. l' Acad. d. Sci. 1950. – Paris, v. 19.
7. Грудзинская, И. А. Соцветия видов *Ulmus* L. (формирование, строение и некоторые вопросы эволюции) / И. А. Грудзинская // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. – № 1.

Выявлено, что для характеристики подсемейств и родов изучаемого семейства важное значение имеет применение анатомо-морфологического метода исследований.

REFERENCES

1. Lotova, L. I. Botanika: Morfologiya i anatomiya vysshih rastenij : uchebnik / L. I. Lotova. – Izd. 4-e, dop. – M. : Knizhnyj dom, 2010. – 512 s.
2. Grudzinskaya, I. A. Ulmaceae i obosnovanie vydeleniya Celtidoideae v samostoyatel'noe semejstvo Celtidaceae / I. A. Grudzinskaya // Botanicheskij zhurnal. – 1967. – T. 52, № 12.
3. Takhtadjan A. Flowering Plants : 2 ed. / A. Takhtadjan. – Springer, 2009. – 871 p.
4. Poddubnaya-Arnol'di, V. A. Citoembriologiya pokrytosemennyyh rastenij / V. A. Poddubnaya-Arnol'di. – M. : Nauka, 1976. – 507 s.
5. Aksenov, E. S. Novyj metod okrashivaniya rastitel'nyh tkanej dlya prigotovleniya postoyannyh anatomicheskikh preparatov / E. S. Aksenov // Nauchnye doklady vysshej shkoly. Biol. Nauki. – 1967, t. II.
6. Bugnon, F. Sur l'existence du mode apotrope de dorsiventralite dans les rameaux vegetatifs de *Ulmus campestris* L. / F. Bugnon. – Compt. rend. l' Acad. d. Sci. 1950. – Paris, v. 19.
7. Grudzinskaya, I. A. Socvetiya vidov *Ulmus* L. (formirovanie, stroenie i nekotorye voprosy evolyucii) / I. A. Grudzinskaya // Bot. zhurn. – 1966. – T. 51. – № 1.