

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТА У ВИДОВ ЧЕРЕМУХИ (*PADUS* MILL., *ROSACEAE* JUSS.)

Обобщаются и дополняются сведения по анатомии листа у 9 видов черемухи. Исследованы поперечные срезы листовых пластинок и черешков, а также эпидерма листовой пластинки. Важными признаками рода являются мелкоклетчатая эпидерма черешка и наличие простых кристаллов щавелевокислого кальция в мезофилле листа (за исключением *P. maackii*).

Род *Padus* Mill. – черемуха насчитывает 10-11 видов, распространенных в Восточной Азии и Северной Америке. В данный род входят листопадные деревья с простыми, очередными листьями, ароматными цветками, раскрывающимися после распускания листьев, собранными в кисти.

В качестве самостоятельного таксона род *Padus* принимается только отечественными и китайскими учеными [12-14, 19]. В остальной зарубежной литературе черемуха рассматривается в составе комплексного рода *Prunus* L. подрода *Padus* (Moench.) Koehne [15-18].

Наиболее широко распространенным является вид *P. avium* Mill. – черемуха обыкновенная, ареал которого охватывает практически всю умеренную часть Евразии. На территории Дальнего Востока России произрастают *P. ssiiori* (Fr. Schmidt) Schneid. – черемуха айнская (южная и средняя части острова Сахалин и южные острова Курильской гряды) и *P. maackii* (Rupr.) Kom. – черемуха Мака. Систематическое положение последнего вида спорно до настоящего времени. По ряду морфологических признаков и на основании хорошей скрещиваемости с видами вишни Г.В. Еремин и В.С. Симагин [2-3] предложили перенести этот вид в род *Cerasus* Mill., назвав его *Cerasus maackii* (Rupr.) Erem. et Simag. Результаты комплексного исследования (морфолого-анатомические, палиноморфологические, химические), проведенного автором [10-11], указывают на промежуточное положение этого вида между родами *Padus* и *Cerasus*. Однако В.В. Якубов, В.А. Недолужко и др. [13] оставили этот вид в роде *Padus*, выделив его в отдельную секцию *Maackiopadus* (Koehne) Nedoluzhko.

Для территории Китая, Кореи и Японии указано еще несколько видов черемухи, большинство из которых по морфологическому описанию близки к *P. avium*, отлича-

ясь от нее лишь незначительными признаками [14-17, 19].

В Северной Америке черемуха представлена двумя видами – черемуха виргинская – *P. virginiana* (L.) Mill. и черемуха поздняя – *P. serotina* (Ehrh.) Borkh. [5, 18].

Систематика рода *Padus*, несмотря на значительное число работ, посвященных ее исследованию, разработана недостаточно. Более того, из-за близкого родства его видов с некоторыми видами рода *Cerasus* точный состав рода до сих пор не определен.

Анатомический метод исследования давно и успешно используется в систематике растений. В литературе имеется ряд работ, посвященных анатомическому строению листьев у пяти видов черемухи [6-10], в которых авторы выделили характерные признаки для отдельных видов. В настоящее исследование включены девять видов, четыре из которых ранее не рассматривались. С целью решения вопросов систематики было проведено сравнительно-анатомическое изучение листьев у видов рода *Padus*.

Материал и методы

Материалом послужили живые образцы видов *Padus avium* (*P. racemosa* (Lam.) Gilib., *P. asiatica* Kom.), *P. ssiiori*; *P. maackii*; *P. virginiana*, произрастающие в коллекции Дальневосточной опытной станции ВНИИР им. Н.И. Вавилова (г. Владивосток), а также гербарные образцы видов *P. serotina*; *P. grayana* (Maxim.) G. Schneid.; *P. wilsonii* C. K. Schneider; *P. buergeriana* Mig.; *P. napaulensis* (Ser.) Schneid. [12, 14, 18], предоставленные из Японии.

Как на гербарном материале, так и у живых растений изучались листья 5-6-го узла. Было исследовано по 15-20 листьев каждого вида. Листья фиксировали в 70%-ном спирте, при необходимости для размягчения гер-

барный материал помещали в смесь 1:1:1 (спирт – глицерин – вода) и кипятили. Анализировали анатомическое строение листовой пластинки на поперечных срезах, сделанных в средней части листовой пластинки на равном расстоянии от центральной жилки и от края, и черешка в средней части, а также эпидермы листовой пластинки с абаксиальной и адаксиальной сторон. Препараты эпидермы изготавливали путем мацерации участка листовой пластинки в концентрированной азотной кислоте в течение 1-2 с. Поперечные срезы листовой пластинки делали бритвой, черешка – на замораживающем микротоме [1]. Препараты заключали в глицерин-желатин, изучали под микроскопом Микмед-1 и зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4. Описание эпидермальных клеток сделано по С.Ф. Захаревичу [4].

Результаты и обсуждение

1. Строение листовой пластинки

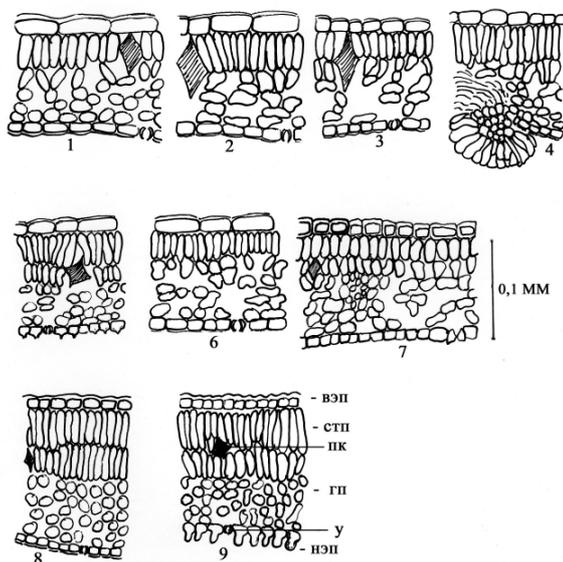
Лист у всех изученных видов – дорсивентральный. Толщина пластинки в удаленных от жилок местах колеблется в пределах 95-151 мкм. Клетки верхней эпидермы на поперечном срезе имеют прямоугольную форму с утолщенной наружной клеточной стенкой, покрытой кутикулой. Мезофилл листа состоит из двух слоев палисадной и 4-6 слоев губчатой ткани. Клетки верхнего слоя столбчатой паренхимы высокие, особенно у видов *P. ssiori*, *P. grayana*, *P. maackii*, *P. wilsonii* и *P. napaulensis* (рис. 1). Последние два вида выделяются плотно расположенными клетками внутреннего слоя столбчатой ткани. Губчатая ткань рыхлая. Устьица расположены на одном уровне с клетками нижней эпидермы. У *P. grayana* клетки нижней эпидермы, особенно примыкающие к устьицам, имеют в центральной части небольшие выросты (сопочки), наклоненные в сторону устьиц и слегка смыкающиеся над ними. Ранее Е.А. Соколова с соавторами [6] уже отмечали своеобразное строение клеток нижней эпидермы у этого вида. *P. napaulensis* выделяется своеобразной колбовидной формой клеток нижней эпидермы за счет крупных выростов в центральной части клеток. Устьица прикрыты выростами клеток нижней эпидермы.

Отличительная особенность *P. maackii* – многочисленные железки на нижней стороне листовой пластинки. Наружный слой клеток железки образован длинными прозрачными клетками, похожими на дольки апельсина. Внутренняя часть железки состоит из мелких клеток округлой формы, заполненных желто-оранжевым содержимым.

Характерной чертой изученных видов черемухи (за исключением *P. maackii*) является наличие в мезофилле листа крупных одиночных кристаллов щавелевокислого кальция, расположенных под эпидермой в слоях столбчатой ткани. Отсутствие кристаллов в листе *P. maackii*, по мнению В.П. Царенко и Е.А. Соколовой [3], сближает данный вид с видами рода *Cerasus*.

Изучение эпидермы листовых пластинок показало, что виды *Padus* имеют распластанные, вытянутые или округлые по форме клетки. Лист гипостоматический, устьица аномоцитного типа.

У видов *P. avium*, *P. ssiori*, *P. virginiana*, *P. buergeriana*, *P. grayana* и *P. serotina* форма клеток верхней и нижней эпидермы распластанная (рис. 2). Очертания эпидермальных



1 – *P. avium*, 2 – *P. ssiori*, 3 – *P. virginiana*, 4 – *P. maackii*, 5 – *P. grayana*, 6 – *P. buergeriana*, 7 – *P. serotina*, 8 – *P. wilsonii*, 9 – *P. napaulensis*; вэп – верхняя эпидерма, стп – столбчатая паренхима, гп – губчатая паренхима, нэп – нижняя эпидерма, пк – кристаллы щавелевокислого кальция, у – устьице.

Рисунок 1. Поперечный срез листовой пластинки у видов рода *Padus*

клеток у этих видов извилистые с закругленными и заостренными углами в смежных границах. Можно отметить, что очертания клеточных стенок верхней эпидермы у *P. serotina* часто-извилистые, у *P. ssiori* – редко-извилистые.

Форма клеток верхней и нижней эпидермы листовой пластинки *P. maackii* вытянутая. Очертания эпидермальных клеток округло-извилистые с закругленными и заостренными углами.

У *P. wilsonii* и *P. napaulensis* клетки верхней эпидермы вытянутые, реже слегка распластанные. Очертания эпидермальных клеток округло-извилистые, редко прямолинейно-округлые, углы в смежных границах закругленные и заостренные. Клетки нижней эпидермы у *P. wilsonii* округлые или слегка вытянутые с прямолинейно-округлыми или

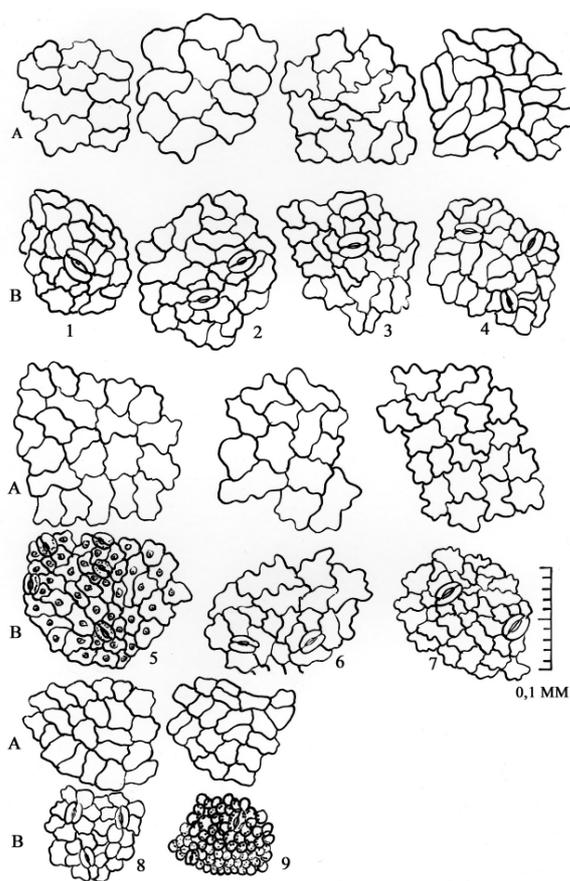
округло-извилистыми очертаниями и с закругленными и заостренными углами. Проекция площади всех клеток нижней эпидермы *P. napaulensis* круглая, очертания эпидермальных клеток округлые с закругленными углами в смежных границах.

Клетки эпидермы у всех изученных нами видов черемухи довольно крупные (табл.). Размеры клеток верхней эпидермы листовых пластинок варьируют от 25 до 44 мкм длины и от 16 до 32 мкм ширины; нижней – от 15 до 40 мкм длины и от 15 до 28 мкм ширины. Крупные клетки верхней и нижней эпидермы отмечены у *P. buergeriana*. Крупноклетчатая верхняя и мелкоклетчатая нижняя эпидерма характерна для *P. avium*, *P. ssiori*, *P. virginiana*, *P. grayana* и *P. maackii*. Мелкоклетчатой эпидермой выделяются виды *P. serotina*, *P. wilsonii* и, особенно, *P. napaulensis*.

Таким образом, виды *P. avium*, *P. ssiori*, *P. virginiana*, *P. buergeriana*, *P. serotina* имеют практически одинаковое строение листовой пластинки: распластанная форма клеток верхней и нижней эпидермы, извилистые очертания клеточных стенок, 2-слойная столбчатая ткань, где внутренний слой с межклетниками, и 3-4-слойная губчатая ткань. Небольшие различия между видами проявляются в степени извилистости клеточных стенок (крупно-извилистые у *P. ssiori* и часто-извилистые у *P. serotina*) и их количественных признаках. Отличительные особенности *P. maackii* – железки на нижней стороне листовой пластинки и отсутствие кристаллов щавелевокислого кальция в мезофилле листа, *P. grayana* – небольшие сосочковидные выросты в центральной части клеток нижней эпидермы. Листовые пластинки *P. wilsonii* и *P. napaulensis* выделяются высокими, плотно расположенными клетками столбчатой ткани в обоих слоях, 5-6 слоями клеток губчатой ткани, мелкими размерами клеток эпидермы, друг от друга эти виды различаются наличием колбовидных по форме клеток нижней эпидермы у *P. napaulensis*.

II. Строение черешка

Тип строения черешка листьев у видов рода *Padus* дорсивентральный. Форма строения черешка на поперечном срезе сердцевид-



А – верхняя эпидерма, Б – нижняя эпидерма; 1 – *P. avium*, 2 – *P. ssiori*, 3 – *P. virginiana*, 4 – *P. maackii*, 5 – *P. grayana*, 6 – *P. buergeriana*, 7 – *P. serotina*, 8 – *P. wilsonii*, 9 – *P. napaulensis*.

Рисунок 2. Строение эпидермы листовой пластинки у видов рода *Padus*

Таблица. Основные признаки анатомического строения листовой пластинки видов рода *Radus* (мкм)

Вид	Верхний эпидермис		Нижний эпидермис				Поперечный срез		
	длина $x \pm Sx$	ширина $x \pm Sx$	длина $x \pm Sx$	ширина $x \pm Sx$	устыца		пластинки листа $x \pm Sx$	столбчатой ткани $x \pm Sx$	губчатой ткани $x \pm Sx$
					длина $x \pm Sx$	ширина $x \pm Sx$			
<i>P. avium</i>	33±1,2	31±1,7	26±0,9	18±0,7	27±0,5	21±0,5	97±1,5	31±1,0	46±1,3
<i>P. ssiori</i>	39±1,3	28±0,8	26±1,0	19±0,8	27±0,4	20±0,4	99±1,0	31±1,0	46±1,2
<i>P. virginiana</i>	37±1,2	29±1,0	24±0,6	18±0,5	26±0,4	17±0,3	148±1,0	45±0,9	73±1,1
<i>P. maackii</i>	34±1,1	23±0,6	25±1,1	17±0,7	25±0,5	18±0,4	95±1,5	28±1,0	56±1,3
<i>P. grayana</i>	40±1,0	23±0,6	26±0,9	18±0,6	26±0,5	17±1,3	116±0,9	52±1,0	52±1,1
<i>P. buergeriana</i>	41±0,9	30±0,8	40±2,3	28±0,9	29±0,4	17±0,3	101±1,1	34±0,8	39±1,0
<i>P. serotina</i>	30±1,5	29±0,8	24±1,3	19±1,0	25±0,5	17±0,3	151±1,2	28±1,0	83±0,9
<i>P. wilsonii</i>	27±0,7	21±0,7	19±0,6	15±0,5	27±1,0	15±0,3	132±0,8	55±1,0	58±0,9
<i>P. napaulensis</i>	25±0,6	16±0,3	15±0,5	13±0,4	18±0,7	14±0,2	125±0,8	52±1,1	31±0,9

ная (*P. avium*, *P. wilsonii*), округло-сердцевидная (*P. ssiori*, *P. grayana*), почковидная (*P. virginiana*) и округло-почковидная (*P. buergeriana*, *P. serotina*, *P. maackii* и *P. napaulensis*) (рис. 3).

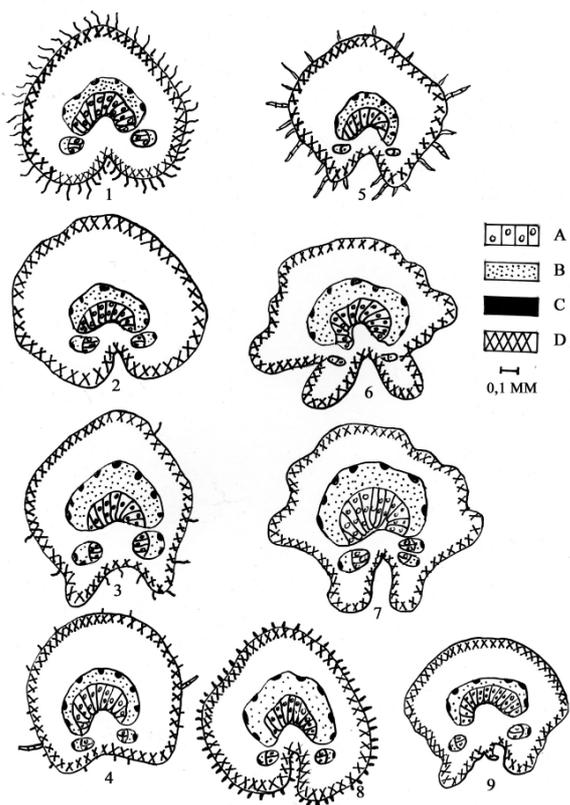
На адаксиальной стороне черешка у всех видов имеется более или менее глубокая выемка. Латеральные стороны могут быть сглаженными, как у *P. avium*, *P. ssiori*, *P. maackii*, *P. wilsonii*, или в виде хорошо выраженных ребер (*P. virginiana*, *P. grayana*, *P. buergeriana*, *P. serotina* и *P. napaulensis*). Отличительной чертой *P. napaulensis* является наличие выроста (киля) в центре выемки черешка.

Черешки у пяти видов опушены: простыми, одноклеточными волосками, шиловидной формы (*P. avium*, и *P. virginiana*), простыми, очень короткими, с закругленной верхушкой (*P. wilsonii*), простыми как одноклеточными, так и многоклеточными (*P. grayana* и *P. maackii*). Неопушенные черешки имеют

виды *P. ssiori*, *P. buergeriana*, *P. serotina* и *P. napaulensis*.

Проводящая система в средней части черешка обычно 3-пучковая: 1 крупный, центральный (медианный) и 2 – более мелких латеральных, расположенных по краям адаксиальной стороны. Однако у *P. serotina* общее число латеральных пучков может изменяться от 3 до 5. Медианный проводящий пучок всегда дуговидной формы. Пучки коллатерального типа.

У всех изученных видов черемухи эпидермальные клетки черешка мелкие, квадратные или прямоугольные. Под эпидермой хорошо заметно узкое кольцо пластинчатой колленхимы из трех-четырёх слоев клеток, под которым располагается кольцо хлоренхимной ткани. Клетки коровой паренхимы крупные, круглые по форме, тонкостенные, заполненные часто друзами. В проводящих пучках по периферии флоэмы располагают-



1 – *P. avium*, 2 – *P. ssiori*, 3 – *P. virginiana*, 4 – *P. maackii*, 5 – *P. grayana*, 6 – *P. buergeriana*, 7 – *P. serotina*, 8 – *P. wilsonii*, 9 – *P. napaulensis*; А – ксилема, В – флоэма, С – группы лубяных волокон, D – колленхима.

Рисунок 3. Поперечный срез черешка у видов рода *Padus*

ся небольшие группы лубяных волокон и клетки, содержащие дубильные вещества.

В работах В.П. Царенко с коллегами [9] и Е.А. Соколовой [7] подчеркнуто, что виды черемухи отличаются от видов вишни мелкоклетчатой эпидермой черешка. Действительно, этот признак прослеживается у всех изученных видов и может считаться диагностическим для рода *Padus* в целом. Из других признаков для диагностики отдельных видов черемухи можно использовать форму черешка на поперечном срезе, наличие и характер опушения.

Исходя из вышеизложенного, можно отметить, что типичное мезоморфное строение листа имеют виды *P. avium*, *P. ssiori*, *P. virginiana*, *P. buergeriana* и *P. maackii*, произрастающие по берегам рек и ручьев часто под пологом смешанных или темнохвойных лесов, поднимаясь на высоту не более 300-800 м над уровнем моря.

Отдельные ксероморфные признаки проявляются у *P. serotina* (часто-извилистые очертания клеточных стенок эпидермы листовой пластинки, дополнительные латеральные проводящие пучки в черешке) и у *P. grayana* (сосочковидная нижняя эпидерма). Оба вида в пределах ареалов (*P. serotina* – северо-восточная часть Северной Америки и *P. grayana* – острова Японии), хотя и приурочены к поймам рек, могут, однако, селиться на песчаных и каменистых почвах открытых участков.

P. wilsonii и *P. napaulensis*, произрастая на территории юго-западного Китая, способны подниматься на высоту до 2500 м, более того, ареал *P. napaulensis* простирается в северную часть Индии, доходя до Бенгальского залива. Несмотря на то, что растения обоих видов на территориях своих ареалов приурочены к ручьям и небольшим речкам, в анатомической структуре листьев прослеживается ряд ксероморфных признаков. Столбчатая паренхима листовых пластинок у обоих видов представлена двумя слоями высоких плотно сомкнутых клеток, клетки верхней и нижней эпидермы мелкие. Кроме того, клетки нижней эпидермы у *P. napaulensis* необычной колбовидной формы, за счет крупных выростов, которые прикрывают устьица, из-за чего последние кажутся погруженными. Данный вид – единственный из изученных, у которого на черешке в области выемки формируется небольшой вырост в виде кия, разделяющий желобок черешка на два более узких. Можно предположить, что в узких желобках черешков листьев у *P. napaulensis* накапливается влага.

Выводы

Сравнительно-анатомическое изучение листа видов рода *Padus* позволило выделить у них общие признаки: дорсивентральный тип листовой пластинки, 2-слойная столбчатая и 4-6-слойная губчатая ткань, аномоцитный тип устьиц, наличие простых кристаллов щавелевокислого кальция в мезофилле листа (за исключением *P. maackii*), дорсивентральное строение черешка, 3-пучковая проводящая система черешка в сред-

ней части, мелкоклетчатая эпидерма, 3-4-слойная колленхима черешка.

Различаются виды также комплексом признаков: формой клеток и очертаниями клеточных стенок верхней и нижней эпидермы, размерами и плотностью расположения клеток внутреннего слоя столбчатой ткани, формой черешка на поперечном сре-

зе, наличием и характером опушения черешка.

Мезоморфное строение листа имеют виды *P. avium*, *P. ssiori*, *P. virginiana*, *P. buergeriana* и *P. maackii*.

Ксероморфные признаки отмечены в листьях *P. serotina*, *P. grayana*, *P. wilsonii* и *P. napaulensis*.

Список использованной литературы:

1. Барыкина Р.П. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
2. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М., 1985. 280 с.
3. Еремин Г.В., Симагин В.С. Исследование систематического положения черемухи Мака (*P. maackii* (Rupr.) Kom.) в связи с ее селекционным использованием // Бюлл. ВИР. 1986. Вып. 166. С. 44-49.
4. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестник ЛГУ. 1954. Вып. 2. С. 65-75.
5. Соколов С.Я. Деревья и кустарники СССР. М.-Л., 1954. Т. 2. 774 с.
6. Соколова Е.А. Значение признаков анатомического строения черешка для систематики родов *Cerasus* Mill. и *Padus* Mill. (Rosaceae) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 124. С. 109-112.
7. Соколова Е.А. Значение анатомических признаков для систематики подсемейства Prunoideae (Rosaceae): Автореф. дисс. ... док. биол. наук. СПб., 2000. 28 с.
8. Соколова Е.А., Антонова И.С., Царенко В.П. Сравнительно-анатомическое изучение листа и побега некоторых видов рода *Padus* Mill. (Rosaceae) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 124. С. 100-108.
9. Царенко В.П., Соколова Е.А. Морфологические и анатомические особенности листа восточноазиатских видов рода *Cerasus* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1987. Т. 72. №11. С. 117-118.
10. Царенко Н.А. Особенности морфологии и биологии видов рода *Padus* Mill. Дальнего Востока: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 21 с.
11. Царенко Н.А., Макарова М.Ю. Анатомическая характеристика плодов видов рода *Padus* Mill. // Рег. конференция по актуальным проблемам морской биологии и экологии. 1998. С. 137-138.
12. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
13. Якубов В.В., Недолужко В.А. и др. Сем. Розовые – Rosaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т.8. С. 125-246.
14. Crinan A. and other Prunoideae (Rosaceae) // Flora of China. 2003. Vol. 9. P. 389-434.
15. Lee, Yong No Flora of Korea. 1996. 1238 p.
16. Soo-Young Oh, Jae-Hong Pak Distribution Maps of Vascular Plants in Korea. Seoul, 2001. 670 p.
17. Tchang Bok Lee Illustrated Flora of Korea. 1993. 990 p.
18. Thomas S. Elias. Trees of North America. New York, 1980. 948 p.
19. Yu-Te Tsun. Flora Republicae Popularis Sinicae. Sciensa Press. 1983. Vol. 38. 763 p.