

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ И СКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ МЕРИКАРПИЕВ ВИДОВ ИЗ СЕКЦИИ *GALIUM* РОДА *GALIUM* (*RUBIACEAE*)

Е.А. Балде

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: baldk21@ngs.ru

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучены морфология плодов и скульптура поверхности мерикарпиев у *Galium verum*, *G. wirtgenii*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum* из типовой секции рода *Galium* (*Rubiaceae*). Для первых двух видов характерна голая поверхность мерикарпиев, а для вторых – щетинистая. Сетчатая скульптура перикарпия одинакова у всех видов, что указывает на их родство.

Ключевые слова: *Rubiaceae*, *Galium*, секция *Galium*, фрагмокарпий, поверхность мерикарпия, скульптура перикарпия.

MORPHOLOGY OF FRUITS AND SCULPTURE SURFACE OF MERICARPS FROM THE SECTION *GALIUM* GENUS *GALIUM* (*RUBIACEAE*)

E.A. Balde

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: baldk21@ngs.ru

The results of detailed SEM study of mericarp morphology and surface of *Galium verum*, *G. wirtgenii*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum* species of the typical section of the genus *Galium* (*Rubiaceae*) are presented. Species *G. verum* and *G. wirtgenii* have glabrate surface of mericarp, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum* have bristly surface of mericarp. Identical netted pericarp sculpture for all species shows their relationship.

Key words: *Rubiaceae*, *Galium*, section *Galium*, fragmocarpy, surface of mericarp, sculpture of pericarp.

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением публикации результатов сравнительно-морфологического изучения плодов у видов рода *Galium* L. с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). В ней обсуждаются морфологические особенности плодов и мерикарпиев видов типовой секции, распространенных в Азиатской России.

Типовая секция рода *Galium* включает многолетние высокие травы с прямыми крепкими голыми или коротковолосистыми стеблями и большим числом (6–14) остроконечных листьев в мутовке. Характерным признаком секции являются желтые или желто-зеленые цветки, собранные в конечные, верхушечные многоцветковые метелки. Виды секции широко распространены в Евразии и Северной Америке, произрастают на каменистых склонах гор, альпийских и субальпийских лугах, в степях, на сухих лугах, по берегам рек. На территории Азиатской России секция представлена четырьмя видами – *G. verum* L., *G. ruthenicum* Willd., *G. densiflorum* Ledeb., *G. wirtgenii* F.W. Schultz.

Первоначально А.Р. де Кандолле (1830) многолетние виды *G. rupestre* Visiani ex Biasol, *G. verum*, *G. vero-*

mollugo Wallr., *G. tunetanum* Lam., *G. minutum* L., *G. humifusum* Bieb., *G. arenarium* Lois. с желтыми цветками и 6–10 листьями в мутовке поместил в секцию *Xanthogalia* DC. При типификации рода вид *G. verum* был выбран лектотипом рода, и секция *Xanthogalia* становится типовой (Phillips, 1951).

С.Ф. Ledebour (1829) для территории Алтая привел три вида этой секции – *G. verum*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*. Во “Flora Rossica” в секцию *Xanthogalia* он включил два вида – *G. verum* и *G. minutum* L., а *G. densiflorum* отнес в родство к *G. boreale* L. из секции *Trichogalium* DC. Вслед за А.Р. де Кандолле С.Ф. Ledebour (1844–1846) не признал *G. ruthenicum*, считая его лишь разновидностью *G. verum* у *trachycarpum* DC.

Во “Флоре СССР” Е.Г. Победимова (1958) в секцию *Xanthogalia* поместила 14 видов, в том числе 6 видов, произрастающих в Азиатской России – *G. verum*, *G. wirtgenii*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*, *G. lacteum* (Maxim.) Pobed., *G. saurense* Litw. Она восстановила *G. ruthenicum*, но большую часть растений этого вида отнесла к *G. verum* var. *sibiricum* Pobed. Все виды секции Е.Г. Победимова разделила по признакам вегетативных и генеративных органов на три ряда – *Vera*

Pobed., *Aurea Pobed.* и *Ruthenica Pobed.* В первый ряд она включила виды с голыми плодами, желтыми пыльниками и горизонтально расположенными по отцветанию листьями. Из азиатских видов такими признаками обладают *G. verum* и *G. wirtgenii*. Во второй ряд – средиземноморско-кавказские виды, которые характеризуются голыми плодами, черными пыльниками и вниз отогнутыми по отцветанию листьями. В ряд *Ruthenica* вошли *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*, *G. saurense*, *G. lacteum*, у которых опушенные плоды, желтые или бурые пыльники и горизонтально отставленные по отцветанию листья.

Д.А. Петелин (1991) для советского Дальнего Востока привел три вида типовой секции – *G. verum*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*, а *G. lacteum*, описанный Е.Г. Победимовой из Приморского края (зал. Посъет), свел в синонимы к *G. ruthenicum*.

П.Н. Крылов (1939) во “Флоре Западной Сибири” *G. ruthenicum* оставил в качестве разновидности *G. verum* var. *trachycarpum* DC. По мнению П.Н. Крылова, на указанной территории более часто встречаются растения с опушенными плодами.

Особое значение для познания таксономии и систематики сложной группы видов родства *G. verum* имела работа Н.Н. Цвелева (1986). Он впервые показал, что наиболее важными для разделения близкородственных видов *G. verum* и *G. ruthenicum* являются диагностические признаки плодов, а не вегетативных органов, по которым их обычно разделяли. *G. ruthenicum* и *G. verum* – самостоятельные виды со сходной экологией и хорошо различаются по морфологии мерикарпиев. Плоды *G. verum* имеют голые мерикарпии, *G. ruthenicum* – опушенные. Оба вида произрастают в лесостепной полосе, нередко совместно, но без “переходов” между ними. По мнению Н.Н. Цвелева, *G. ruthenicum* по восточному склону Уральских гор в полосе лесостепи полностью замещает *G. verum*. В горах Центральной Сибири более обычен становится *G. verum*, но на территории Якутии этот вид не встречается, уступая место *G. ruthenicum*, который дости-

гает Арктики и обильно произрастает на Дальнем Востоке.

Кроме этого в секции *Galium* имеются два близких вида – *G. densiflorum* и *G. wirtgenii*, которые сходны по внешнему облику. Оба они являются корневищными многолетними растениями с коротко опушенными стеблями, с продолговато-линейными остроконечными листьями, собранными по 6–8 в широко расставленные мутовки; метельчатым соцветием и желтыми или желто-зелеными цветками. Н.Н. Цвелев также доказал, что эти виды хорошо различаются по опушению плодов: у *G. wirtgenii* мерикарпии голые, а у *G. densiflorum* – опушенные прямыми щетинками. Кроме того, они экологически и географически обособлены: *G. wirtgenii* произрастает по лугам, лесным опушкам, а *G. densiflorum* предпочитает тундровые сообщества и нижние зоны альпийского пояса. *G. wirtgenii* имеет западно-евразийский ареал, а *G. densiflorum* – восточно-евразийский. В “Арктической флоре СССР” Н.Н. Цвелев (1987) *G. wirtgenii* приводит для Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и низовьев Лены. Подобно многим другим сибирским видам *G. densiflorum* заходит в северо-восточную Европу (Мало- и Большеземельская тундра, Полярный, Приполярный и Северный Урал, известняковые обнажения по р. Уса), но основная часть его ареала находится в горах Алтая, Восточной Сибири, северо-востока Средней Азии и Восточного Казахстана, где этот вид доходит на севере до низовьев Енисея, рек Пясины, Хатанги, низовьев Лены и Колымы, Чаунской губы и Чукотского п-ова. В низовьях Лены *G. densiflorum* встречается совместно с *G. wirtgenii*, хотя эти виды, вероятно, разновозрастные (Цвелев, 1986).

Сложность разграничения видов типовой секции, произрастающих на территории Азиатской России, выдвинула задачу поиска новых диагностических признаков плодов и их частей мерикарпиев как наиболее важных признаков для разграничения видов и познания степени их родства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые плоды из коллекций гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK), Гербария им. П.Н. Крылова (ТК) и Южно-Сибирского ботанического сада (АЛТВ).

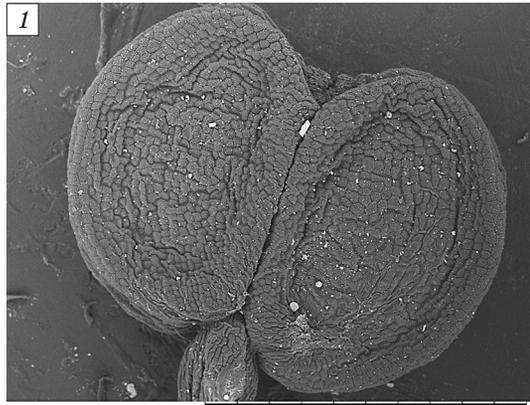
Методика исследований и данные по видам из секций *Depauperata* Pobed., *Leptogalium* Lange, *Trachygalium* Schum. рода *Galium* содержатся в первой статье этой серии (Балде, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

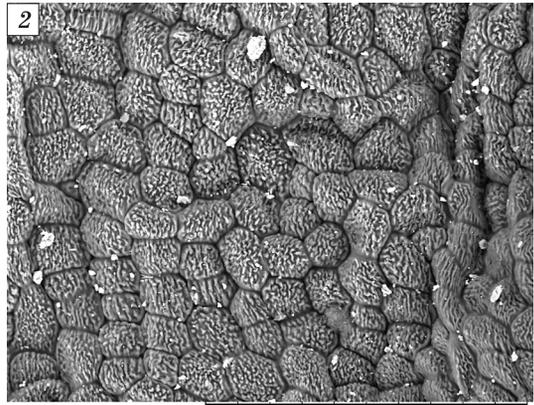
Род *Galium*
Секция *Galium*

1. *G. verum* L. Фрагмокарпии округлые, около 1.0–1.4 мм дл., 1.0–1.3 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии округлой или неясно-почковидной формы, около 1.0–1.4 мм дл., 1.0–1.2 мм шир., соединены по внутренней стенке. Поверхность мери-

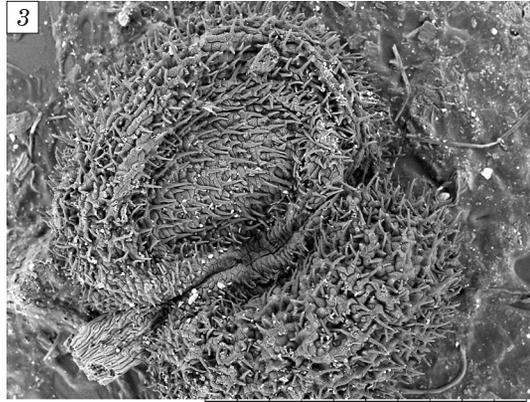
карпия голая. Скульптура перикарпия сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы, расположены рядами. Антиклинальные стенки (АС) тонкие, сильно погруженные; наружные периклинальные стенки (НПС) выпуклые, складчато-



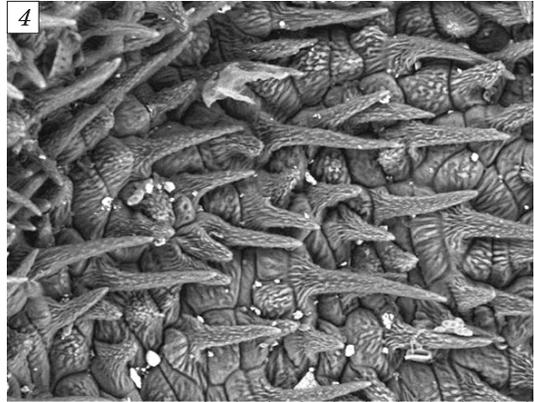
×100 1 mm



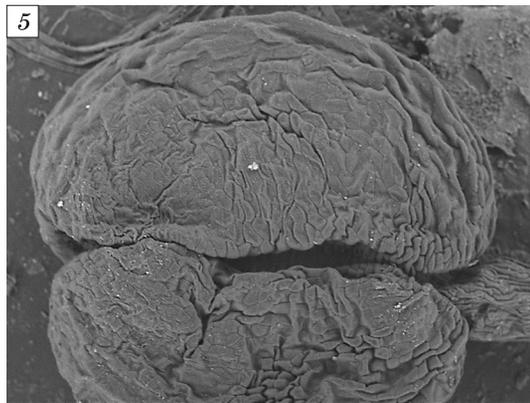
×500 200 μm



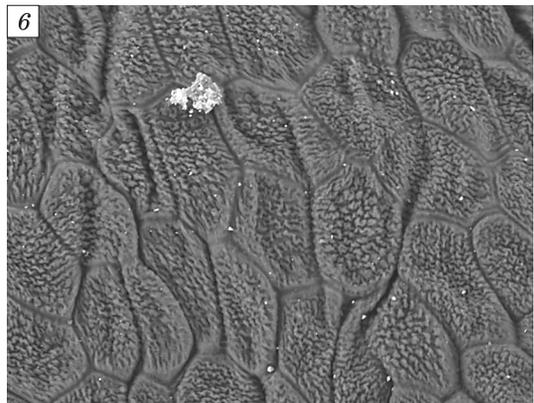
×100 1 mm



×500 200 μm



×100 1 mm



×500 200 μm



×50 2 mm



×500 200 μm

Фрагмокарпии видов рода *Galium*:

1, 2 – *G. verum*; 3, 4 – *G. ruthenicum*; 5, 6 – *G. wirtgenii*; 7, 8 – *G. densiflorum*. 1, 3, 5, 7 – общий вид фрагмокарпиев; 2, 4, 6, 8 – скульптура поверхности мерикарпиев. Масштабная линейка: 1, 3, 5 – 1 мм; 2, 4, 6, 8 – 200 мкм; 7 – 2 мм.

морщинистые, складки широкие, невысокие, короткие, извилистые (см. рисунок, 1, 2).

Исследованные образцы: Республика Алтай, Шеба-линский р-н, 3 км юго-западнее с. Камлак, 51°37' с.ш., 85°37' в.д., южный макросклон, 30 VIII 2001, А.И. Шмаков, М.Г. Куцев, И.Н. Чубаров, Е.В. Антонюк (ALTB); Алтайский край, Целинный р-н, окр. пос. Победа, 5 км ниже по р. Чумаш, 53°09' с.ш., 86°00' в.д., высота 190 м, березовый лес, 09 IX 2000, И.М. Красноборов, А.И. Шмаков, Д. Герман, С. Костюков, П. Косачев (ALTB); Новосибирская область, Маслянинский р-н, окр. пос. Егорьевский, плакор высокий, мелкотравно-полевициевый луг, 22 VII 1985, Н. Лашинский (NSK); на р. Зея (Амурская область) около Зейской резиденции, 1988, М.Н. Немчинова (ТК).

2. *G. ruthenicum* Willd. Фрагмокарпии почти округлые, около 1.0–1.7 мм дл., 0.7–1.4 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии почковидной или неясно-почковидной формы, около 1.0–1.7 мм дл., 0.4–1 мм шир., с приподнятыми в виде ободка краями, примерно на 2/3 соединены по внутренней стенке. Поверхность мерикарпия щетинистая. Щетинки прижатые, прямые, конусовидные, короткие, расширенные у основания, с продольными складками в восходящей части шипа и мелкозернистой поверхностью. Скульптура перикарпия сетчатая; клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы, расположены рядами. АС сильно погруженные, прямые; НПС слегка выпуклые, складчато-морщинистые, с широкими, невысокими, слегка морщинисто-извилистыми складками (см. рисунок, 3, 4).

Исследованные образцы: Хакасская а.о., Алтайский р-н, окр. с. Кирово, северный склон увала, тимофеевкомятликсовая луговая степь, 25 VII 1969, А. Королева (ALTB); Красноярский край, Канский р-н, окр. с. Бол. Уря, березовый лес, 18 VIII 1963, Э. Ершова, Н. Алексеева (NS); Приморский край, Пограничный р-н, окр. с. Ново-Украинка, 20 VIII 1974, Г.В. Шелковникова (NS).

3. *G. wirtgenii* F.W. Schultz. Фрагмокарпии округлой формы, 1.0–1.6 мм дл., около 1.5 мм шир., плотно

прилегают к плодоножке. Мерикарпии почковидные или неясно-почковидные, 1.0–1.6 мм дл., 0.6–1.2 мм шир., соприкасаются только верхней и нижней частями. Поверхность мерикарпия голая. Скульптура перикарпия сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы, вытянутые. АС тонкие, погруженные; НПС плоские, складчато-морщинистые, с широкими, приплюснутыми, невысокими, сильноизвилистыми складками (см. рисунок, 5, 6).

Исследованный образец: Алтайский край, Чарышский р-н, верховье р. Сентелек, гора Короткая, 51°04' с.ш., 83°39' в.д., 19 VIII 1996, А.И. Шмаков, Г.Г. Соколова, С. Смирнов. О. Торчаков, М. Кащеев, Е. Антонюк (ALTB).

4. *G. densiflorum* Ledeb. Фрагмокарпии округлые, около 1.0–1.5 мм дл., 1.2–1.6 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии почковидной или неясно-почковидной формы, плоские, 1.0–1.5 мм дл., 0.6–1.2 мм шир., примерно на 2/3 соединены по внутренней стенке. Поверхность мерикарпия щетинистая. Щетинки короткие, косо направленные, прямые, конусовидные, расширенные у основания, с продольными складками, которые занимают около 1/4 части щетинки, а оставшаяся поверхность – мелкозернистая. Скульптура перикарпия сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы. АС тонкие, сильно погруженные; НПС плоские, складчато-морщинистые, с широкими, короткими, извилистыми складками (см. рисунок, 7, 8).

Исследованные образцы: Тува, Овюрский р-н, окр. пос. Саглы, высота 1900 м над ур. м., разнотравный луг на берегу ручья, 08 VIII 1989, Н. Фризен (NSK); Якутия, Кобяльский р-н, окр. пос. Сеген, сырая низина осоково-злаковая в кедрово-лиственничном лесу, 20 VIII 1985, К. Байков (NSK); Приморский край, Пограничный р-н, с. Ново-Украинка, 20 VIII 1974, Г.В. Шелковникова (NS); Западная Чукотка, Анюйское нагорье, в среднем течении р. Погынден близ устья р. Янрымкываам, на подпойменной террасе реки среди разнотравья, обильно, 23 VIII 1974, Т. Королева, В. Петровский (NS).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование плодов, поверхности мерикарпиев и скульптуры перикарпия *G. verum*, *G. ruthenicum*, *G. wirtgenii*, *G. densiflorum* из типовой секции рода *Galium* показало, что они имеют одинаковый тип фрагмокарпия, который состоит из двух мерикарпиев, различающихся по форме, размерам, степени соединения друг с другом и особенностям их поверхности.

Выделены два типа поверхности мерикарпиев: I тип – голая (см. рисунок, 1, 2, 5, 6), характерна для видов *G. verum*, *G. wirtgenii*; II тип – щетинистая (см. рисунок, 3, 4, 7, 8), которая отмечена у видов *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*. Скульптура перикарпия у всех видов сходная – сетчатая, что указывает на их родство.

У всех исследованных видов периклиналильные стенки клеток морфологически сходные: они имеют морщинисто-извилистые складки, которые незначительно отличаются формой и размерами (см. рисунок, 2, 4, 6, 8). Выделено две пары видов: к первой относятся *G. verum*, *G. ruthenicum*, клетки их экзокарпия одинаковые: полигональные, выпуклые, складчато-морщинистые, с извилистыми складками (см. рисунок, 2, 4). У видов *G. wirtgenii* и *G. densiflorum* клетки экзокарпия более крупные, полигональные, вытянутые, плоские, складчато-морщинистые, с сильноизвилистыми складками (см. рисунок, 6, 8).

Признак “тип поверхности мерикарпиев” проявляет изменчивость: от голой к щетинистой, при

этом он имеется в каждой паре близкородственных видов (*G. verum*–*G. ruthenicum* (см. рисунок, 1, 2, 5, 6), *G. wirtgenii*–*G. densiflorum* (см. рисунок, 3, 4, 7, 8)).

Отмечено, что у каждого вида тип фрагмокарпия и скульптура перикарпия мерикарпиев – это стабильные признаки на всем ареале и могут быть использованы для выявления родства у видов рода *Galium*.

Благодарности

Работа выполнена в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

Выражаю благодарность А.А. Красникову за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

- Балде Е.А.** Морфология плодов и скульптура поверхности мерикарпиев представителей рода *Galium* (*Rubiaceae*) // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 1. С. 17–22.
- Крылов П.Н.** Род *Galium* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1939. Т. 10. С. 2576–2591.
- Петелин Д.А.** Род *Galium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 212–234.
- Победимова Е.Г.** Род *Galium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 287–381.
- Цвелев Н.Н.** Заметки о некоторых видах подмаренника (*Galium* L., *Rubiaceae*) флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 153–160.
- Цвелев Н.Н.** Род *Galium* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1987. Т. 10. С. 8–23.
- De Candolle A.P.** Prodrômus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1830. V. 4. P. 593–614.
- Ledebour C.F.** *Galium* L. // Flora Altaica. Berolini, 1829. V. 1. P. 132–139.
- Ledebour C.F.** *Galium* L. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1844–1846. V. 2. P. 406–422.
- Phillips E.P.** The genera of South African flowering plants. Ed. 2. Pretoria, 1951. 923 p.