

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 видов *G. verum*, *G. wirtgenii* характерна голая поверхность мерикарпиев, а для видов *G. ruthenicum*, *G. densiflorum* – 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*, fragmocarp, surface of mericarp, sculpture of pericarp.

ВВЕДЕНИЕ

Данная статья 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 метёлки. 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 4 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 данной секции: *G. verum*, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*. Во «Flora Rossica» в секцию *Xanthogalia* он включил 2 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 Ledebour (1844-1846) не признал *G. ruthenicum*, считая его лишь разновидностью *G. verum* γ *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 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 характеризуется 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 3 вида типовой секции:

G. verum, *G. ruthenicum*, *G. densiflorum*, а *G. lacteum*, описанный Победимовой из Приморского края (зал. Посыет), 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 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 диагностическими признаками для разделения близкородственных видов *G. verum* и *G. ruthenicum* являются признаки плодов, а не вегетативных органов, по которым их обычно разделяли. *G. ruthenicum* и *G. verum* являются самостоятельными видами 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 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 достигает 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 вида 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. 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 западноевразийский ареал, а *G. densiflorum* – восточноевразийский. В «Арктической флоре СССР» 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 (Малоземельская и Большеземельская тундра, Полярный, Приполярный и Северный Урал, известняковые обнажения по р. Усе), 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 (ALTB).

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 1-1.4 мм дл., 1-1.3 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии округлой или неясно-почковидной формы, около 1-1.4 мм дл., 1-1.2 мм шир., соединены по внутренней стенке. Поверхность мерикарпия голая. Скульптура перикарпия сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы, расположены рядами. Антиклинальные стенки (АС) тонкие, сильно погруженные; наружные периклинальные стенки (НПС) выпуклые, складчато-морщинистые, складки широкие, невысокие, короткие, извилистые (рис. 1, 1 – 2).

Исследованные образцы: Республика Алтай, Шебалинский р-он, 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-он, 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-он, окр. пос. Егорьевского, плакор высокий, мелкотравно-полевицевый луг, 22 VII 1985, Н. Лащинский (NSK); на р. Зее (Амурская область) около Зейской резиденции, 1988, М.Н. Немчикова (ТК).

2. *G. ruthenicum* Willd. Фрагмокарпии почти округлые, около 1-1.7 мм дл., 0.7-1.4 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии почковидной или неясно-почковидной формы, около 1-1.7 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 (рис. 1, 3 – 4).

Исследованные образцы: Хакасская а.о., Алтайский р-он, окр. с. Кирово, северный склон увала, тимфеевко-мятликовая луговая степь, 25 VII 1969, А. Королева (ALTB); Красноярский край, Канский р-он, окр. с. Б. Уря, березовый лес, 18 VIII 1963, Э. Ершова, Н. Алексеева (NS); Приморский край, Пограничный р-он, 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, 1-1.6 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, сильно извилистыми складками (рис. 1, 5 – 6).

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

4. *G. densiflorum* Ledeb. Фрагмокарпии округлые, около 1-1.5 мм дл., 1.2-1.6 мм шир., плотно прилегают к плодоножке. Мерикарпии почковидной или неясно-почковидной формы, плоские, 1-1.5 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 $\frac{1}{4}$ 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 (рис. 1, 7 – 8).

Исследованные образцы: Тува, Овюрский р-он, окр. пос. Саглы, высота 1900 м н. у. м., разнотравный луг на берегу ручья, 8 VIII 1989, Н. Фризен (NSK); Якутия, Кобяйский р-он, окр. п. Сеген, сырая низина осоково-злаковая в кедрово-лиственничном лесу, 20 VIII 1985, К. Байков (NSK); Приморский край, Пограничный р-он, 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 2 мерикарпиев, различающихся по форме, размерам, степени соединения друг с другом и особенностям их поверхности.

Выделено два типа поверхности мерикарпиев: I тип – голая (рис. 1, 1,2,5,6), характерен для видов *G. verum*, *G. wirtgenii*; II тип – щетинистая (рис. 1, 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 (рис. 1, 2,4,6,8). Выделено две пары видов. К первой относятся виды *G. verum*, *G. ruthenicum*, клетки их экзокарпия одинаковые: полигональные, выпуклые, складчато-морщинистые, с извилистыми складками (рис. 1, 2,4). У видов *G. wirtgenii* и *G. densiflorum* клетки экзокарпия более крупные, полигональные, вытянутые, плоские, складчато-морщинистые, с сильно извилистыми складками (рис. 1, 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 (рис. 1, 1,2,5,6), *G. wirtgenii* – *G. densiflorum* (рис. 1, 3,4,7,8)).

Отмечено, что у каждого вида тип фрагмокарпия и скульптура перикарпия мерикарпиев являются стабильными признаками на всем ареале и могут быть использованы для выявления родства у видов рода *Galium*.

Благодарности

Работа проведена 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) // Растительный мир Азиатской России. Новосибирск, 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 подмаренниках (*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.
- Ledebour C.F. *Galium* L. // Flora Altaica. Berolini, 1829. Vol. 1. P. 132 – 139.
- Ledebour C.F. *Galium* L. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1844-1846. Vol. 2. P. 406 – 422.
- De Candolle A.P. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Parisiis, 1830. Vol. 4. P. 593 – 614.
- Phillips E.P. *The genera of South African flowering plants*. Ed. 2. Pretoria, 1951. 923 p.

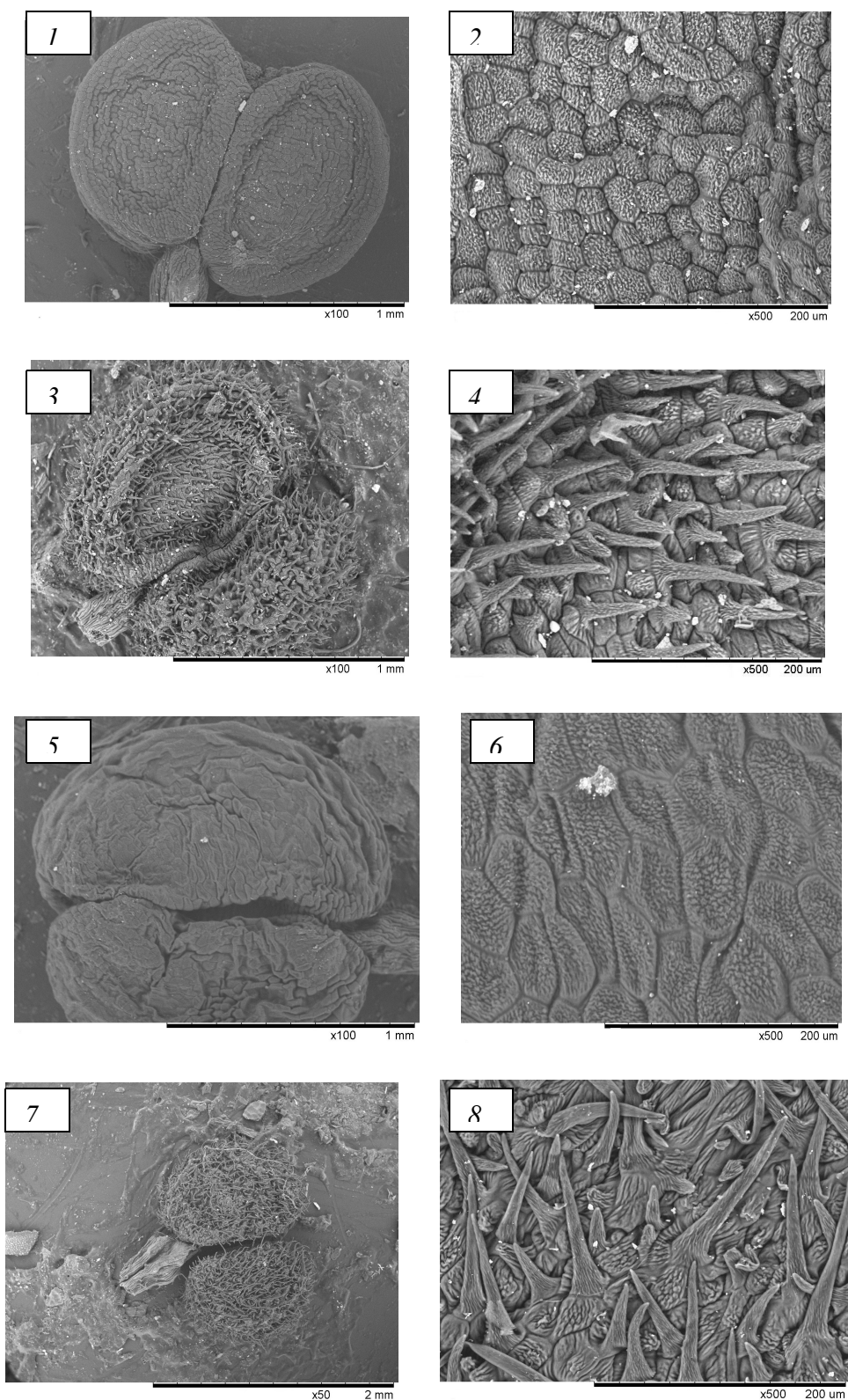


Рис. 1. Фрагмокарпии видов рода *Galium*.

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.

Подписи к рисункам к статье Е. А. Балде

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

Рис. 1. 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.*