

УДК 581.4: 582. 47

## РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТЬЕВ У ХВОЙНЫХ СЕМЕЙСТВА PINACEAE

Д.Л. Матюхин

Изучено разнообразие листьев 9 из 11 современных родов семейства Pinaceae, включая не только типовые формы видов, но и доступные уклоняющиеся. Описаны и систематизированы структурные типы листьев. Рассмотрены варианты структуры листьев и вероятные переходы их друг в друга. Показаны закономерности таких переходов у Pinaceae, а также отличия от других семейств хвойных. Установлены уникальные особенности листьев в группе: отсутствие зеленых ассимилирующих чешуевидных листьев и наличие опробковевших оснований и черешков. На основании специфики структуры листьев подтверждено особое положение семейства среди современных хвойных.

**Ключевые слова:** хвойные, сосновые, лист, рефрен.

Листья хвойных традиционно считаются ограниченно разнообразными. Обычно рассматриваются игловидные, чаще называемые «хвоей», и чешуевидные листья. Автор придерживается точки зрения С.В. Мейена (1987), который указывает четыре основных типа листа у хвойных: шиловидный, широкий со многими жилками, линейный (игловидный) и чешуевидный. Шиловидные листья подобны брактеем кордаитов, непосредственных предков хвойных, широкие со многими жилками – вегетативным листьям кордаитов, чешуевидные – результат редукции первых двух типов. Линейные (игловидные) листья – продукт собственной эволюции листа у хвойных.

Шиловидный лист имеет широкое основание, состоящее из восходящей и нисходящей частей, которое называют листовой подушкой (Troll, 1937). Черешок часто отсутствует (*Cryptomeria*, *Taiwania*, некоторые виды *Juniperus* и др.), реже имеется (*Picea*). Листовая пластинка либо сжатая с боков (ромбическая в сечении), либо уплощенная трансверсально. Игловидный лист отличается от шиловидного низбегающим (без восходящей части) основанием. Возможно, он образовался в результате онтогенетических программ развития семядолей на собственно листья. Широкий лист со многими жилками обычно имеет низбегающее основание (*Agathis*, *Nageya*), реже с восходящей частью (некоторые виды *Araucaria*), короткий черешок и листовую пластинку с дуговидным жилкованием (от ланцетной до округлой или широкояйцевидной). Чешуевидные листья весьма разнообразны по строению, могут быть незелеными (почечные чешуи) или зелеными (ассимилирующие листья).

Семейство Сосновые (Pinaceae), согласно современным представлениям, достаточно изолиро-

вано от других крупных групп хвойных. Наряду с Araucariaceae, Podocarpaceae, с одной стороны, и Cupressaceae, Sciadopityaceae, Taxaceae, Pinaceae, с другой, оно образует самостоятельную линию эволюции (Doyle, 1996, Farjon, 2008, Eckenwalder, 2009).

### Материалы и методы

В 2003–2012 гг. были исследованы 129 видов 9 родов (*Abies*(24), *Cedrus* (4), *Keteleeria*(2), *Larix* (10), *Picea* (25), *Pinus* (55), *Pseudolarix* (1), *Pseudotsuga* (2), *Tsuga*(6)) семейства Pinaceae, а также 11 форм *Abies*, 58 форм *Picea*, 11 форм *Pinus*. Монотипные роды *Cathaya* и *Nothotsuga* не рассматривали из-за отсутствия живого или гербарного материала. Изучали коллекции живых растений Ботанического института РАН, Ботанического сада МГУ, Ботанического сада и Дендрария МСХА, Главного ботанического сада РАН, Сочинского дендрария, парка Южные культуры, Субтропического ботанического сада Кубани. Использовали также фонды гербариев Ботанического института РАН и кафедры ботаники МСХА. Типы листьев рассматриваются по Мейену (Мейен, 1987) с изменениями.

При изучении листьев хвойных было установлено, что их разнообразие у типовых форм видов достаточно ограничено, а сами листья весьма сходны. В связи с этим особое внимание было уделено изменчивости листьев в пределах особей (на функционально различных побегах, на побегах в разных частях растения, отличающихся по освещенности и расстоянию от корней) и у форм, отличных от типовой.

Листья хвойных не тождественны листьям цветковых, но различия в структуре по длине побегов сход-

ны, поэтому, на наш взгляд, возможно рассматривать у Pinaceae формации листьев в традиционном понимании (Troll, 1937, 1954). Также традиционно лист хвойных подразделяется на основание, черешок и пластинку (Kaplan, 2009).

### Результаты и их обсуждение

Листья вегетативных побегов у Сосновых чешуевидные (почечные чешуи и кроющие листья брахибластов) или зеленые ассимилирующие.

Чешуевидные листья (низовой формации, почечные чешуи и другие незеленые чешуи) достаточно однообразны: треугольные, полукруглые или полуэллиптические, чаще бескилевые, реже килеватые.

Ассимилирующие листья (листья срединной формации) дифференцированы на основание, черешок (может отсутствовать) и листовую пластинку.

**Основание листа.** Листовая подушка с восходящей и нисходящей частями (у шиловидных листьев *Pinus* и *Picea*), низбегающее основание (*Cedrus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*), формирующее листовую подушку, округлое основание (*Abies*, *Keteleeria*), линейное основание (у листьев брахибластов *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*), секторное основание (у листьев на брахибластах *Pinus*); опробковеваяющее или зеленое.

**Черешок** неявный в виде «перегиба» (*Abies*, *Keteleeria*), хорошо заметный, цилиндрический – опробковеваяющий полностью от основания до пластинки (*Picea*), опробковеваяющий в нижней части (*Tsuga*), неопробковеваяющий, полностью зеленый (*Pseudotsuga*). Широко распространены бесчерешковые, сидячие листья (*Larix*, *Pinus*, у части видов *Picea*).

**Пластинки листа** у сосновых достаточно разнообразны. По форме могут быть линейные (*Larix*, *Pinus* и др.), ланцетные (*Pinus krempfii*), узкоовальные (*Tsuga*), узкотреугольные (*Larix*, *Pinus*). По структуре сторон могут быть изолатеральные (с одинаковыми внешне сторонами) или дорсовентральные (одна сторона с устьичными полосками, другая – нет). Поперечное сечение также может быть весьма различным. У сосновых листовая пластинка может быть плоская (*Abies* и др.), ромбическая (*Picea*), округлая (*Pinus monophylla*), полукруглая (*Pinus*), треугольная (*Pinus*), с килем (*Larix*), без кила (*Abies* и др.).

У *Abies* листья низовой формации представлены бескилевыми или килеватыми почечными чешуями (рис. 1, 1). Листья срединной формации линейные, с округлым, овальным или ромбическим основанием.

После опадения листа остается гладкий рубец. Черешок не выражен: на границе основания и пластинки имеется неявная перетяжка. Устьичные полоски либо с обеих сторон (рис. 1, 2), либо только с нижней, верхняя сторона при этом блестящая с мощной кутикулой (рис. 1, 3).

У *Cedrus* почечные чешуи бескилевые. Листья срединной формации либо с линейным поперечным основанием (на брахибластах), либо с низбегающей листовой подушкой (на ауксибластах), опробковеваяющим черешком и линейной, ромбической в сечении листовой пластинкой. После опадения пластинок черешки остаются, формируя на брахибластах границы годичных приростов.

У *Keteleeria* листья низовой формации представлены бескилевыми или килеватыми почечными чешуями. Листья срединной формации линейные, с округлым, овальным или ромбическим основанием. После опадения листа остается гладкий рубец. Черешок не выражен: на границе основания и пластинки имеется неявная перетяжка. Устьичные полоски только с нижней стороны, верхняя сторона при этом блестящая с мощной кутикулой.

У *Larix* почечные чешуи бескилевые. Листья срединной формации либо с линейным поперечным основанием (на брахибластах), либо с низбегающей листовой подушкой (на ауксибластах), сидячие, с линейной, плоской листовой пластинкой. После опадения пластинок, листовые рубцы оказываются на листовых подушках.

У *Picea* чешуевидные листья представлены бескилевыми (реже килеватыми) почечными чешуями (рис. 2, 9). Основным типом листьев срединной формации являются шиловидные изолатеральные листья, уплощенные (рис. 2, 4, 5) или сжатые с боков (рис. 2, 3), с выраженными черешками или сидячие. Основание листа образует листовую подушку с восходящей и нисходящей относительно черешка частями. У видов с листьями срединной формации с низбегающим основанием (*Picea ajanensis* и др.) наблюдается плавный переход от таких листьев к чешуям (рис. 2, 6, 7). У листьев вблизи почечного кольца (как и у верхушечной почки) основание сжатое вдоль продольной оси стебля и представляет собой поперечную дугу или сегмент очень небольшой протяженности. Производными типами являются черешковые дорсовентральные листья и листья с более или менее редуцированными пластинками (рис. 2, 1, 2, 8). При этом черешковые дорсовентральные листья *Picea* не тождественны таковым у *Abies* и *Tsuga*, прежде

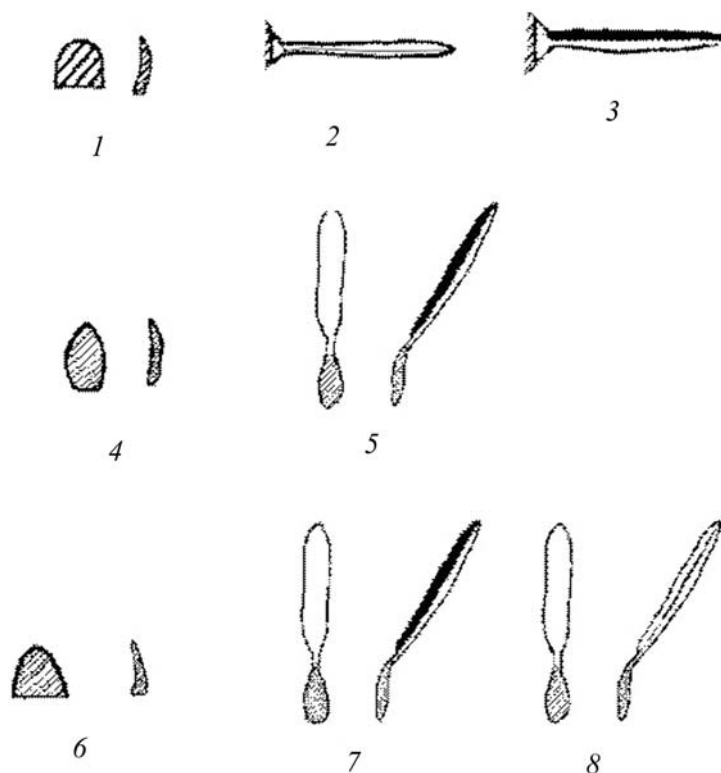


Рис. 1. Разнообразие листьев у видов рода *Abies*: 1 – почечная чешуя; 2 – лист срединной формации, устьичные полоски с обеих сторон; 3 – лист срединной формации, устьичные полоски с нижней стороны, верхняя сторона с мощной кутикулой. Разнообразие листьев у видов рода *Pseudotsuga*: 4 – почечная чешуя; 5 – лист срединной формации, устьичные полоски с нижней стороны, верхняя сторона с развитой кутикулой. Разнообразие листьев у видов рода *Tsuga*: 6 – почечная чешуя; 7 – лист срединной формации, устьичные полоски с обеих сторон; 8 – лист срединной формации, устьичные полоски с нижней стороны, верхняя сторона с мощной кутикулой

всего, из-за опробковевшего черешка и устьиц, располагающихся на морфологически верхней стороне. Последнее говорит в пользу систематической удаленности этих родов.

У *Pinus* чешуевидные листья представлены собственно почечными чешуями (рис. 3, 3), чешуями ауксибластов и брахибластов. Все они бескилевые. Чешуи ауксибластов (рис. 3, 4) имеют низбегающие основания, образующие листовые подушки. Чешуи брахибластов (рис. 3, 6) плёнчатые, способны к продолжительному интеркалярному росту. Основным типом листьев срединной формации являются линейные сидячие листья брахибластов (рис. 3, 7); у *Pinus krempfii* они ланцетные (рис. 3, 8). У части сосен ювенильные листья шиловидные (рис. 3, 1), с восходящей и нисходящей относительно места прикрепления листовой пластинки частями основания, или линейные с низбегающим основанием (рис. 3, 2). Листовые пластинки при этом ромбические или неясно округлые в сечении. У других видов ювенильные листья треугольно-ланцетные (рис. 3, 5). Первый тип

строения сходен с семядолями, второй – с почечными чешуями. Внешне с последними сходны зеленые листья ауксибластов *Pinus sylvestris* 'Globosa Viridis', но последние отмирают ко второй половине первого сезона вегетации, что говорит об их большем сходстве с почечными чешуями.

У *Pseudolarix* почечные чешуи бескилевые. Листья срединной формации с линейным поперечным основанием (на брахибластах) или с низбегающей листовой подушкой (на ауксибластах), опробковевшим черешком и линейной, плоской листовой пластинкой. После опадения пластинок, черешки остаются, формируя на брахибластах границы годичных приростов.

У *Pseudotsuga* ассимилирующий лист уплощенный, черешковый, с малозаметной низбегающей листовой подушкой (рис. 1, 5). Черешок зеленый, связанный с листовой подушкой на коре, опадает вместе с листовой пластинкой. Лист уплощенный, линейно-ланцетный с двумя устьичными полосками на нижней стороне. Почечные чешуи бескилевые (рис. 1, 4). Возможно, листья псевдотсуг более разнообраз-

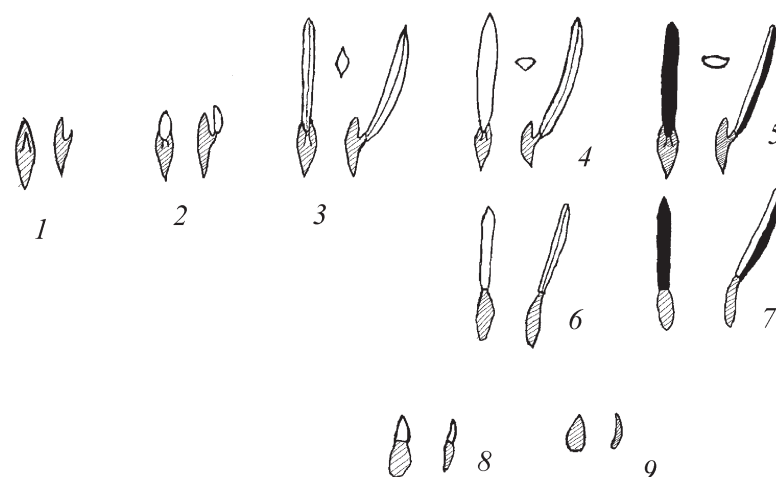


Рис. 2. Разнообразие листьев у видов рода *Picea*: 1 – шиловидный лист без листовой пластинки; 2 – шиловидный лист с рудиментарной листовой пластинкой; 3 – шиловидный изолатеральный лист срединной формации, устьичные полосы с обеих сторон; 4 – шиловидный дорсовентральный лист срединной формации, устьичные полосы с обеих сторон; 5 – шиловидный дорсовентральный лист срединной формации, устьичные полосы с верхней стороны, нижняя сторона с мощной кутикулой; 6 – игловидный дорсовентральный лист срединной формации с низбегающим основанием, устьичные полосы с обеих сторон; 7 – игловидный дорсовентральный лист срединной формации с низбегающим основанием, устьичные полосы с верхней стороны, нижняя сторона с мощной кутикулой; 8 – игловидный лист с рудиментарной листовой пластинкой; 9 – почечная чешуя

ны, но в нашем распоряжении были листья только *Pseudotsuga menziesii* и *P. glauca*, которая чаще рассматривается как подвид *P. menziesii*.

У *Tsuga* лист уплощенный, черешковый, с мало заметной низбегающей листовой подушкой. Черешок составной: в верхней части зеленый, опадает вместе с листовой пластинкой, а в нижней – опробковевший, связанный с листовой подушкой на коре. У видов секции *Micropiceae* лист уплощенный, линейно-ланцетный с двумя устьичными полосками на нижней стороне (рис. 1, б), сближенными к центру так, что остаются широкие, сопоставимые с шириной обеих устьичных полосок, края без устьиц. У видов секции *Nesporopiceae* лист также уплощен в спинно-брюшном направлении, сплюснуто-четырёхгранный с устьичными рядами на всех четырех гранях (рис. 1, 7), обе стороны одинаково окрашенные; подобные черешковые листья у других современных сосновых не встречаются. Почечные чешуи бескилевые (рис. 1, 8).

Листья *Pinaceae* достаточно разнообразны и представлены тремя типами: шиловидными, игловидными и чешуевидными. Многообразие листьев специфично для родов.

Наиболее разнообразны листья рода *Pinus*, что, на наш взгляд, связано с дифференциацией побеговой системы (Матюхин, 2010) на ауксибласты (обычно только с чешуевидными листьями) и брахибласты с видоспецифичным постоянным числом зеленых и чешуевидных листьев. Морфогенетическое разнообразие обеспечивается атавистическим возвратом к шиловидным листьям в качестве ювенильных, «позеленением» почечных чешуй на ауксибластах у некоторых форм, развитием незеленых чешуй на протяжении всего ауксибласта. На брахибластах обеспечивается интеркалярный рост не только сидячих зеленых листьев, но и чешуевидных листьев, которые формируют пленчатое «влагалище». Совершенно иными выглядят ланцетные листья *Pinus krempfii*, для которых характерен не только интеркалярный, но и краевой рост.

Очень велико разнообразие листьев в роде *Picea*. У многих видов елей представлен архаичный тип листа хвойных – шиловидный с мечевидной пластинкой, прослеживаются ряды его преобразования в дорсовентральный, в сидячий, в разные варианты чешуеподобных листьев. Скорее всего, такое разнообразие связано с богатыми потенциальными воз-

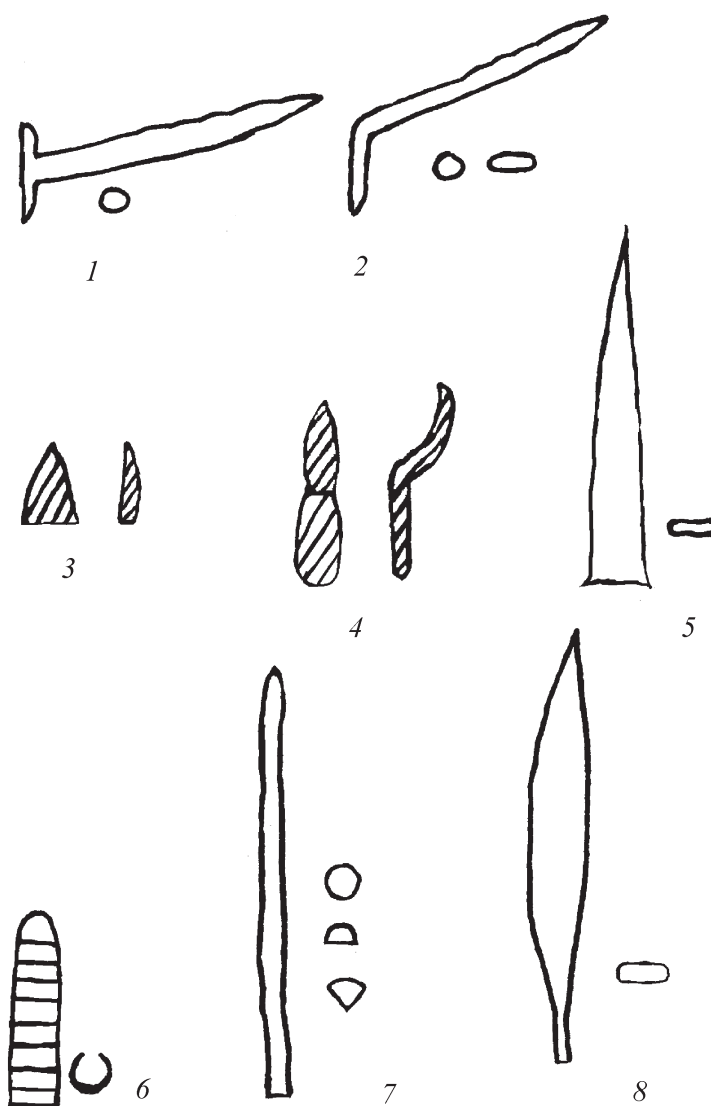


Рис. 3. Разнообразие листьев у видов рода *Pinus*: 1 – ювенильный шиловидный лист; 2 – ювенильный игловидный лист с низбегающим основанием; 3 – почечная чешуя; 4 – чешуевидный лист ауксипласта; 5 – узкотреугольный зеленый лист (ювенильный или производная почечной чешуи); 6 – пленчатый лист брахипласта; 7 – линейный трофофилл брахипласта; 8 – ланцетный трофофилл брахипласта

можностями этого типа листа и с формированием черешка.

У *Abies* и *Keteleeria* листья не бывают шиловидными и не имеют хорошо заметного черешка. Поворот листа для оптимального освещения происходит в области перехода основания в пластинку. Возможно, отсутствие обособленного черешка и обусловило существенно меньшее, по сравнению с елями, разнообразие листьев у пихт при сопоставимом числе видов.

У *Cedrus* и *Pseudolarix* листья весьма сходны с некоторыми вариантами листьев *Picea* с низбегающим основанием. Если бы не существенные отличия в

строении шишек и семян, можно было бы предполагать их близкое родство.

У *Larix* разнообразие листьев невелико, их происхождение может быть связано как с листьями, сходными с *Pinus*, так и с бесчерешковыми листьями *Picea*.

У *Pseudotsuga* генезис черешка не ясен. Традиционно род сближается с *Larix* (Farjon, 2008), с которым явного сходства в строении листьев нет.

Род *Tsuga* часто рассматривается как производный от рода *Picea*, возможно, появление неопробковевающего черешка было одним из модусов преобразо-



ваний отделивших эту филу от исходной. Такой черешок придавал пластинке большую подвижность и способствовал формированию филломорфных ветвей (Мейен, 1987).. Не вполне ясно, почему устьица у дорсовентральных листьев в родах располагаются на разных сторонах.

Разнообразие листьев срединной формации в пределах родов пропорционально числу видов. Крупные роды (*Picea*, *Pinus*) имеют много форм листьев, монотипные (*Pseudolarix*) и олиготипные (*Cedrus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*) обладают ограниченным разнообразием. Это не абсолютная закономерность, так как второй по объему род *Abies* (Eckenwalder, 2009). существенно уступает по числу типов листьев соснам и елям.

Анализ структуры листьев у родов семейства Pinaceae не дает оснований для установления филогенетических связей между ними. В данном случае можно говорить о пространстве характерных для семейства признаков, которые более или менее независимо реализуются в разных родах.

В конце 70-х годов XX в. С.В. Мейен предположил, что у классов гомологичных частей живого (меронов) могут существовать собственные закономерности упорядоченности, и предложил выделить особую науку о них – мерономию. Согласно ее положениям, у живых объектов не только существуют классы частей, их члены упорядочены и связаны «... одной тенденцией, одним правилом преобразования...» (Мейен, 1978). Эта повторяющаяся, подчиненная одному правилу преобразования последовательность состояний мерона была названа рефреном. Будучи упорядоченными множествами, рефрены демонстрируют возможное в пределах таксона разнообразие структур и набор преобразований, с помощью которых оно было достигнуто. На наш взгляд, рефрены вегетативных органов таксоноспецифичны и могут рассматри-

ваться как весомые диагностические признаки. Совокупность типов листьев всех изученных родов можно рассматривать как рефрен, т.е. упорядоченное множество структур, характеризующее морфогенетический потенциал семейства и являющееся таксономическим признаком, отличающим Pinaceae от других крупных семейств хвойных: Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae и Taxaceae. Характерными особенностями листьев Pinaceae являются опробковевшие основания листьев (листовые подушки), а у части родов (*Cedrus*, *Larix*, *Picea*) и черешков. У сосновых не бывает зеленых чешуй. Это закрывает им дорогу к сложным филлокладиям, подобным тем, что образуются в результате внутриветвистого срастания ветвящихся в одной плоскости осей, как у *Phyllocladus* (Podocarpaceae) и *Protophyllocladus* (Cupressaceae). Уникальными являются плёнчатые чешуевидные листья брахибластов у *Pinus*, которые обеспечивают длительный интеркалярный рост зеленых листьев.

У представителей семейства Pinaceae имеются почти все известные у хвойных типы листьев, за исключением широких листьев со многими жилками и зеленых ассимилирующих чешуй.

Для многих родов семейства характерно несколько вариантов структуры листьев срединной и низовой формации.

Структура листьев не является узкоспецифичной для отдельных родов и не отражает их филогении. Множество признаков листьев характеризует все семейство в целом. У отдельных родов реализуются частные подмножества, случайным образом пересекающиеся друг с другом.

У листьев сосновых встречаются структуры (опробковевшие черешки), не известные в других семействах хвойных, и отсутствуют зеленые ассимилирующие чешуи. Это позволяет предполагать давнюю изоляцию Pinaceae от других семейств.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Матюхин Д.Л. Типология вегетативных побегов в классе Pinopsida // Изв. ТСХА. 2010. Вып. 5. С. 46–56.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987. 380 с.
- Doyle J.A. Seed Plant Phylogeny and the Relationships of Gnetales // Int. J. Plant Sci. 1996. 157. P. 3–39.
- Eckenwalder J.E. Conifers of the World. The complete referens. Portland, L., 2009. 720 p.
- Farjon A.A. Natural History of Conifers. Portland, 2008. 304 p.
- Kaplan D.R. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 10. P. 1711–1741.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, Vegetationsorgane. Teil I. Berlin, 1937. 955 S.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. I Teil: Der vegetative Aufbau. Jena, 1954. 258 S.

**LEAF DIVERSTY IN THE FAMILY PINACEAE***D.L. Matyukhin*

The diversity of leaves in nine (out of eleven extant) genera of Pinaceae have been studied, including not only the type forms for the species but also deviating ones available. Structural types of leaves have been described and systematized. Variations in leaf structure and possible mutual transformations of various types have been considered. Regularities of such transformations have been shown as well as their differences from those in other gymnosperm families. Our study has identifies unique peculiarities of leaves in the group: the absence of green photosynthesizing scale-like leaves and the presence of suberized leaf bases and petioles. Based on the specificity of leaf structure, the special position of the studied family within extant conifers has been confirmed.

**Key words:** conifers, Pinaceae, leaf, refren.

**Сведения об авторе:** *Матюхин Дмитрий Леонидович* – доцент кафедры ботаники Российского государственного аграрного университета (МСХА им. К.А. Тимирязева), канд. биол. наук (botanika2@timacad.ru).