

УДК 582.475.4: 581.451

## МОРФОЛОГИЯ ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БРАХИБЛАСТОВ СОСНЫ КРЕМПФА – *PINUS KREMPFII* LECOMTE (PINACEAE)

А.Г. Платонова, В.Р. Филин

Изучена морфология и анатомия зеленых листьев сосны Кремпфа, собранных в Южном Вьетнаме. Результаты наших наблюдений и анализ литературных данных не позволяют согласиться с Л.В. Орловой и Л.В. Аверьяновым (2004) в том, что: 1) сосне Кремпфа и видам *Keteleeria*, в отличие от других сосновых, свойственны диморфные зеленые листья брахибластов; 2) эти листья обладают сетью поперечных анастомозирующих жилок; 3) наиболее близким предком сосны Кремпфа является мезозойский *Pityophyllum (Pityocladus) longifolius* Möller; 4) сосну Кремпфа следует выделять в качестве самостоятельного рода *Ducampopinus* A.Chev. Морфолого-анатомические особенности строения пластинки зеленых листьев и характер распределения устьиц на их поверхности позволяют говорить о наличии у сосны Кремпфа теневых и световых листьев, а также листьев переходного типа, что свойственно многим древесным растениям.

**Ключевые слова:** сосна Кремпфа, брахибласт, лист, Вьетнам.

При описании нового, эндемичного для Южного Вьетнама вида сосны – *Pinus krempfii* Lecomte, А. Леконт отметил свойственные этому виду необычные для сосен тонкие и плоские зеленые листья брахибластов. При длине 3–4 см и ширине 1,5–2,0 мм эти расположенные на брахибластах по два листа достигали в области средней жилки всего 0,3–0,4 мм в толщину (Lecomte, 1921). Обнаружив у собранных М. Пуаленом растений еще более относительно тонкие листья, имеющие при такой же примерно толщине ширину 4–5 мм, А. Леконт описал новую разновидность *P. krempfii* – var. *poilanei* Lecomte (Lecomte, 1924). Изучив расположение устьиц на листьях этого растения, А. Леконт отметил, что один широкий лист брахибласта var. *poilanei* – гипостоматический, другой, того же самого брахибласта, – эпистоматический, а узкие листья типичной разновидности сосны Кремпфа – амфистоматические (Lecomte, 1924). Позже, получив материал от А. Леконта, это подтвердил и шведский палеоботаник Р. Флорин (Florin, 1931). Но помимо этих двух типов, указанных А. Леконтом, он отметил неравномерное расположение устьиц на поверхности амфистоматических листьев и обнаружил также, что один из листьев брахибласта бывает амфистоматическим, а другой – эпистоматическим. Но совсем недавно С. Икерт-Бонд сообщила, что ювенильные и взрослые листья сосны Кремпфа амфистоматические (Ickert-Bond, 2000). Морфология листьев и ряд других необычных для сосен признаков *P. krempfii* послушали О. Шевалье основанием для выделения

нового рода *Ducampopinus* A. Chev. (Chevalier, 1944). Впоследствии у собранного М. Пуаленом образца, переданного по обмену из Парижского музея естественной истории в Британский музей, где он долгое время хранился среди образцов *Podocarpus* с этикеткой «*Podocarpus neriifolius?*», были обнаружены еще более длинные, широкие и относительно тонкие гипостоматические листья: при длине до 14 см и ширине до 7 мм они достигали в области жилки 0,4 мм в толщину (Buchholz, 1955). Дж. Бухгольц предположил, что растение с такими листьями обитало в густой тени. Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004), приводя данные своих наблюдений по *P. krempfii*, в числе особенностей, свойственных среди сосновых листьям только этого растения и видам *Keteleeria*, отмечают листовую диморфизм и поперечные анастомозирующие жилки. Что касается устьиц, то в работе этих авторов на с. 35 написано, что устьица располагаются на верхней, а на с. 36 – на нижней стороне листьев. Критически проанализировав приводимые в литературе данные по анатомии и морфологии сосны Кремпфа и других сосновых, эти авторы приходят к выводу о том, что этот вид, представляющий собой близкий к *Pinus* и *Keteleeria* таксон, следует признать в ранге самостоятельного рода *Ducampopinus*, к которому может быть наиболее близок *Pityophyllum (Pityocladus) longifolius* Möller из нижнемезозойских отложений Швеции. Предложив ключ для определения *Ducampopinus* и родов ближайшего родства сем. Pinaceae (*Pinus* и *Keteleeria*) по признакам морфологии листьев, Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов выразили

надежду, что дальнейшие исследования и анализ новых признаков вегетативных и генеративных органов данного растения подтвердят высказанную ими точку зрения относительно систематического положения сосны Кремпфа.

Получив возможность собрать побеги сосны Кремпфа в природе, мы поставили перед собой цель выяснить, в чем причина имеющихся в литературе противоречивых данных относительно расположения устьиц на ее листьях. Это важно прежде всего потому, что распределение устьиц, как правило, тесно связано с особенностями водного режима растения, и решение поставленной задачи позволит лучше понять экологию этого редкого вида, получившего статус VU A1 (уязвимый вид) (IUCN Red list ..., 2011). Выяснив экологические потребности вида, можно предложить меры, направленные на его охрану. Имеющийся в нашем распоряжении материал также позволяет ответить на вопрос: действительно ли листья сосны Кремпфа обладают теми признаками, которые, как полагают Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004), настолько выделяют этот вид среди других сосен, что его целесообразно рассматривать в качестве самостоятельного рода *Dicamporinus*? В данном сообщении мы не будем подробно останавливаться на анатомическом строении и микроморфологии листьев сосны Кремпфа и ограничимся лишь описанием их макроморфологии.

### Материал и методы

Побеги молодых, растущих под пологом леса, и взрослых растений, зонтиковидная крона которых возвышается над пологом горного влажного тропического леса, были собраны в феврале–марте 2011 г. и в январе 2012 г. в Национальном парке Бидуп в северной части Южного Вьетнама. Материал фиксировали и хранили в этаноле (70°).

Фотографии листьев делали с помощью цифрового фотоаппарата «Panasonic DMC-FZ5». Срезы листьев делали бритвой от руки, на срезах проводили реакцию на лигнин (флороглюцин с соляной кислотой). Рисунки выполняли с помощью РА-1.

### Результаты

Как и у других сосен, брахибласты сосны Кремпфа образуются в пазухах расположенных по спирали на оси ауксибласта чешуевидных листьев. Присмотрев около 20 брахибластов, мы установили, что

возникающие супротивно на верхушке брахибласта два зеленых листа<sup>1</sup> лежат не всегда в медианной по отношению к оси ауксибласта и кроющему листу брахибласта плоскости, как это изобразил А. Леконт (Lecomte, 1924).

Эти обращенные друг к другу своими адаксиальными сторонами листья первые этапы своего развития проходят, находясь в почке. Почка, достигнув около 5 мм в длину, имеет вид слегка сплюснутого в трансверсальной плоскости конуса, большую часть поверхности которого составляют два расположенных почти в той же плоскости килеватых предлиста, за которыми следуют пять чешуевидных листьев и зачатки двух зеленых листьев брахибласта. По мере роста брахибласта чешуевидные листья увеличиваются в размерах, становясь похожими на остро килеватые лодочки. При этом чешуи, расположенные выше на оси брахибласта, увеличиваются в размерах много больше, чем нижерасположенные, так что спустя некоторое время маленькая конусовидная почка преобразуется в уплощенный в трансверсальной плоскости своеобразный чехол длиной около 5 см, который при рассмотрении его со стороны ауксибласта или со стороны кроющего листа имеет яйцевидно-ланцетные очертания. И, хотя чешуевидные листья брахибласта сидят на его оси по спирали, внешне они кажутся расположенными двурядно, так как их кили противостоят сомкнутым краям подросших зеленых листьев. По мере роста и расхождения последних подобно лезвиям ножниц чехол раскрывается на две половинки, а когда зеленые листья практически полностью сформируются, он и вовсе опадает.

Молодые сосны Кремпфа (растущие в густой тени под пологом тропического леса деревья с диаметром ствола на высоте груди до 5 см при высоте до 6 м) и взрослые (с кроной, возвышающейся над пологом леса, и диаметром ствола на высоте груди до 2 м) заметно различаются между собой по ориентации в пространстве ауксибластов, величине их годовых приростов, по плотности расположения на них брахибластов, а также по величине, ориентации и продолжительности жизни листьев.

Редко расположенные мутовки боковых ветвей молодых деревьев отходят от ствола более или менее горизонтально, а расположенные по периферии кроны и далеко отстоящие один от другого ауксибласты характеризуются наличием довольно длинных (до 10 см) годовых приростов, в дистальной части которых

<sup>1</sup>Хотя А. Госсан (Gausson, 1961) предложил называть хвоинки сосен псевдофиллами, мы в дальнейшем эти зеленые листья, по возможности, будем называть просто листьями.

сидят немногочисленные (2–5) брахибласты. Если принять, что у побегов сосны Кремпфа в течение года образуется лишь одна терминальная почка, то судя по рубцам от почечных чешуй, листья брахибластов этого вида живут до шести лет. Но не исключено, что ауксибласты сосны Кремпфа способны в течение года формировать не одну, а несколько терминальных почек, как это было отмечено для некоторых растущих в тропиках сосен (Крамер, Козловский, 1983), которым свойственно несколько (от двух до четырех) вспышек побегообразования в год. На это может указывать наличие в пределах одной ветки почек, находящихся на разных стадиях развития. К сожалению, мы не имели возможности провести длительные наблюдения над динамикой роста побегов этой сосны.

Листья брахибластов, формирующиеся на молодых растениях под пологом леса, имеют наибольшие для листьев сосны Кремпфа размеры, достигая 15 см в длину и 6 мм в ширину (рис. 1, *a*), при этом они являются наиболее тонкими. По отношению к свету их можно считать типичными теньевыми листьями. Несмотря на спиральное расположение брахибластов на оси ауксибласта, листья всех брахибластов одного годовичного прироста молодого дерева ориентированы более или менее горизонтально, но немного при этом поникают.

У подобранных под взрослыми деревьями двух крупных ветвей, оторванных, очевидно, сильным ветром от возвышающейся над пологом леса зонтико-видной кроны, ауксибласты обладают короткими (до 4 см в длину) годовичными приростами. Они часто ветвятся и тесно сближены между собой, а почти по всей

длине годовичного побега располагаются многочисленные (до 10 и более) брахибласты. Если учесть, что все почки у подобранных веток находились на одной стадии развития, можно предположить, что ауксибласты этих веток в течение года формируют лишь одну терминальную почку, а судя по рубцам от почечных чешуй, листья брахибластов этих ветвей живут не более двух лет. В надземной сфере дерева его листья конкурируют за воду и, испытывая водяной стресс, стареют быстрее (Крамер, Козловский, 1983). Двух-летний, а не шестилетний, как у молодых деревьев, срок жизни листьев брахибластов, расположенных на подобранных нами крупных ветвях, подтверждает наше предположение о том, что эти ветви располагались высоко в кроне дерева. Эти листья много короче (до 4–5 см в длину), уже и плотнее, по сравнению с листьями молодых сосен, живущих под пологом леса. Листья разных брахибластов в пределах одного ауксибласта не имеют четкой приуроченности к одной плоскости: они торчат в разные стороны и ориентированы косо вверх, что позволяет им занимать наиболее оптимальное для фотосинтеза положение относительно друг друга. У одной из ветвей листья чуть шире, чем у другой, и устьица у них располагаются так же, как и у типичных теньевых листьев (см. далее), в то время как более узкие листья другой ветви амфистоматические. Мы предполагаем, что амфистоматические листья развивались на ветке, находившейся на периферии кроны, и считаем эти листья по отношению к свету типичными световыми (рис. 1, *z*). Более широкие листья образовались на несколько затененной, приуроченной к глубине кроны ветке, и эти



Рис. 1. Зеленые листья брахибластов сосны Кремпфа: *a* – теньевые листья; *б, в* – листья переходного типа; *z* – световые листья

листья, учитывая расположение устьиц, мы считаем переходными между типичными световыми и типичными теневыми листьями (рис. 1, б, в).

Использование нами терминов «теновой лист», «световой лист» и «лист переходного типа» не означает, что морфогенез листа детерминирован в первую очередь количеством света. Не меньшую роль при этом, безусловно, играют и количество, и состав поступающих к зачаткам листьев питательных веществ, а также количество поступающей к ним и испаряемой ими воды. Если принять, что с увеличением возраста и высоты дерева объем его кроны также будет увеличиваться, как это имеет место у сосны Кремпфа, тогда не только увеличится длина пути, по которому растворы питательных веществ поступают к развивающимся зачаткам, и возрастут затраты воды на фотосинтез и транспирацию на растение в целом, но по мере увеличения числа листьев количество воды и питательных веществ, приходящееся на каждый развивающийся лист, будет относительно уменьшаться. Расположенные высоко в кроне зачатки листьев испытывают водный стресс, который, уменьшая тургор и растяжение образующихся при делении клеток, приводит к образованию более мелких клеток и, собственно, самих листьев. Фактически в морфологии и строении листьев, возникающих последовательно с увеличением высоты дерева сосны Кремпфа, прослеживаются те же закономерности, которые вскрыл В.Р. Заленский (1904) в строении листьев в пределах побега травянистых растений и которые впоследствии получили название «закон Заленского».

Как уже отмечено, листья одного брахибласта по мере своего роста расходятся подобно лезвиям ножиц, располагаясь практически в одной плоскости, в результате чего адаксиальная поверхность одного и абаксиальная поверхность другого листа оказываются обращенными в одну сторону. Механизм смещения листьев относительно друг друга пока не выяснен, но это происходит, очевидно, в результате неравномерного краевого роста листовой пластинки при ее основании, а если таковой рост свойствен и расположенным выше участкам пластинки, то наряду с прямыми линейно-ланцетными резко суженными в основании и постепенно сужающимися к верхушке, мелко- и редко-зубчатыми по краю листьями, возникают и серповидно изогнутые листья. Но пластинки типичных световых листьев и листьев переходного типа, как правило, не изгибаются и расходятся в меньшей степени, в результате чего эти листья больше перекрывают друг друга в основании, в то время как у типичных теневых листьев область перекрыва-

ния незначительна. Теневые листья одного брахибласта могут оставаться прямыми в средней части пластинки, могут изгибаться оба или только один из них, могут изгибаться наружу или внутрь по отношению к оси брахибласта, что приводит к появлению разных модификаций «ножиц». Типичные теневые листья плоские и слегка поникшие, а их края загнуты вниз, что несомненно способствует стеканию с них воды. Типичные световые листья плоско-выпуклые, с плоской адаксиальной и выпуклой абаксиальной поверхностями; листья переходного типа занимают и в этом отношении промежуточное положение (рис. 2).

Обладая сходным анатомическим строением, типичные теневые, типичные световые и листья переходного типа различаются по расположению устьиц. У типичных теневых листьев, которые, как отмечено ранее, располагаются горизонтально, немного при этом поникая, устьица в средней по длине части листа располагаются в 5–7 рядов по бокам от средней жилки на топографически нижней стороне листа, т.е. на адаксиальной стороне адаксиального листа и абаксиальной стороне абаксиального листа брахибласта.

Типичные световые листья амфистоматические, но у абаксиального листа многочисленные устьица в средней по длине части листа располагаются в 10–15 рядов по бокам от жилки на обеих поверхностях листа, в то время как на плоской адаксиальной поверхности адаксиального листа устьица располагаются в 10–15 рядов по бокам от жилки, а на выпуклой абаксиальной поверхности имеются, как правило, 1–2 прерывистых ряда устьиц, расположенных над средней жилкой. На небольших упавших со взрослых деревьев веточках с листьями более длинными, чем типичные световые, были обнаружены такие брахибласты, у которых на абаксиальной поверхности абаксиального листа устьиц вовсе не было. Как уже отмечено, листья переходного типа характеризуются таким же, что и теневые листья, расположением устьиц. В целом полученные нами данные подтверждают наблюдения А. Леконта (Lecomte, 1923) и Р. Флорина (Florin, 1931). Сведения, приведенные в работах других авторов (Орлова, Аверьянов, 2004; Buchholz, 1951; Ickert-Bond, 2000), обусловлены, очевидно, тем, что эти исследователи смотрели распределение устьиц лишь у одного из листьев брахибласта.

Объясняя расположение устьиц на теневых листьях – приуроченность их к адаксиальной поверхности адаксиального листа и абаксиальной поверхности абаксиального листа одного и того же брахибласта, Р. Флорин (Florin, 1931) видел причину этого своеобразия в том, что свет подавляет развитие

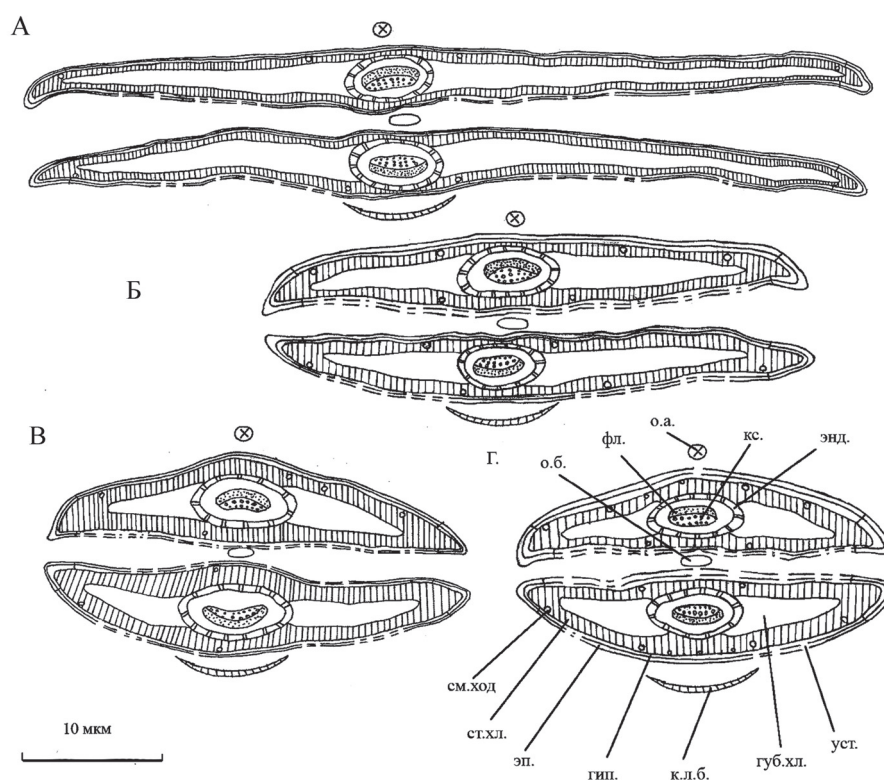


Рис. 2. Схемы поперечных срезов листьев сосны Кремпфа: А – теньевые листья; Б, В – листья переходного типа; Г – световые листья; гип. – гиподерма; губ.хл. – губчатая хлоренхима; к.л.б. – кроющий лист брахибласта; кс. – ксилема; о.а. – ось ауксибласта; о.б. – ось брахибласта; см.ход – смоляной ход; ст.хл. – столбчатая хлоренхима; уст. – устьице; фл. – флоэма; энд. – эндодерма; эп. – эпидерма

устьиц. К настоящему времени установлено (при изучении главным образом травянистых растений, в том числе и такого модельного объекта генетиков, как резушка Таля – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), что генетически контролируемое развитие материнских клеток устьичных меристематидов и их потомков протекает с учетом сигналов, поступающих не только от клеток самого растения, в том числе и клеток мезофилла, но и таких факторов внешней среды, как свет и концентрация  $CO_2$  в воздухе, а мутации некоторых генов ведут к изменению как величины устьичного индекса, так и характера расположения устьиц (Sachs, 1979; Woodwardt, Kelly, 1995; Serna, Fenoll, 2000; Tang, Liang, 2000; Brownlee, 2001; Nadeu, Sack, 2002). Не подлежит сомнению, что на развитие устьиц влияют не только свет и  $CO_2$ , но и другие экологические факторы, которые к тому же не остаются постоянными на протяжении жизни организма. В конечном счете, в ходе естественного отбора возникают листья с расположением устьиц, наиболее соответствующим условиям окружающей среды. Применительно к сосне Кремпфа эти приспособления у теньевых листьев выражаются, например, в том, что расположение

устьиц на их топографически нижней стороне исключает закупорку устьичного отверстия каплями воды. Не исключено, что и при большой площади эти листья мало транспирируют, подобно летним листьям сциофитных побегов медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dum.), у которых устьица, в отличие от амфистоматических весенних небольших листьев гелиофитных побегов, расположены на нижней стороне и постоянно полузакрыты или совсем закрыты (Горышина, 1962).

Объем статьи не позволяет нам подробно остановиться на анатомической характеристике листьев сосны Кремпфа. Отметим лишь, что у типичных теньевых листьев наблюдается резкая дифференцировка хлоренхимы на дланевидно-палисадную и губчатую. Клетки губчатой хлоренхимы вытянуты в направлении от жилки к краям листа, из-за чего И. де Ферре назвала такую хлоренхиму трансверсальной тканью (Ferré, 1948), отметив, что отдельные клетки этой ткани обладают утолщенными одревесневшими оболочками. Из удлиненных клеток состоит и губчатая хлоренхима видов *Keteleeria* (Pant, Basu, 1977). Мы полагаем, что за поперечные анастомозирующие жилки

у листьев *Duscampopinus* и *Keteleeria* Л.В. Орловой и Л.В. Аверьяновым (2004) ошибочно были приняты именно длинные клетки губчатой хлоренхимы, которые на фоне разделяющих их межклетников при рассмотрении листа на просвет выглядят как темные полосы. У типичных световых листьев различие между типами хлоренхимы сглаживается, склерифицированные клетки встречаются повсюду, а число смоляных ходов, по сравнению с таковым у теневых листьев, увеличивается.

Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004) полагают, что *Duscampopinus* и *Keteleeria* отличаются от других сосновых своими диморфными листьями, при этом они указывают, что листья того типа, что названы нами типичными теневыми, свойственны молодым побегам, а более узкие и короткие листья – старым побегам *Duscampopinus*. Однако, судя по приведенному в работе этих авторов описанию фитоценоза с сосной Кремпфа, под разновозрастными побегами они понимают побеги развивающихся в тени под пологом леса молодых деревьев и побеги взрослых деревьев и, таким образом, связывают диморфизм листьев с возрастом не побегов, а растений. С. Икерт-Бонд (Ikert-Bond, 2000) прямо называет широкие и длинные листья теневыми и ювенильными, противопоставляя им световые листья взрослых деревьев. Она, судя по всему, понимает ювенильное возрастное состояние очень широко, относя к ювенильным виргинильные, а к зрелым – генеративные особи. При этом ситуацию с листьями у сосны Кремпфа С. Икерт-Бонд почему-то сравнивает с анизотиллией, которую описал К. Гёбель (Göebel, 1928) у *Abies pectinata* (Lam.) DC. (теперь *A. alba* Mill), но описание К. Гёбелем анизотиллии у белой пихты не оставляет никаких сомнений в том, что под анизотиллией он понимал различие между листьями у одного и того же плагиотропного побега, т.е. так, как издавна понимают анизотиллию большинство ботаников (Schneider, 1905). Отрицать, что теневые листья свойственны молодым, а световые – взрослым деревьям сосны Кремпфа, конечно, не приходится, но чтобы быть уверенными в том, что признаки теневых листьев действительно обусловлены возрастом растения, а не являются примером модификационной, или индуцированной гетеротиллии, т.е. результатом развития зачатков листьев в тени, необходимо, выращивая из семян молодые деревца сосны Кремпфа на свету, показать, что виргинильные особи будут обладать именно такими листьями и что, когда растение вступит в генеративную фазу, на смену теневым придут световые листья. А пока те авторы, которые называют теневые листья ювениль-

ными (или молодыми), а световые – взрослыми, вряд ли имеют основание отождествлять их, например, с развивающимися на свету ювенильными и взрослыми листьями эвкалипта (*Eucalyptus*) или с листьями ювенильных стерильных и взрослых генеративных побегов плюща (*Hedera*). Кстати, результаты хроматографического анализа тканей и опытов по обрезке и обработке гибберелловой кислотой побегов плюща позволяют предполагать, что образование у него ювенильных и взрослых листьев обусловлено особенностями метаболизма верхушечных меристем, являющихся источником каких-то веществ, определяющих тип листа (Robbins, 1957a, 1957b; 1960).

Как было отмечено выше, у сосны Кремпфа наряду с типичными теневыми и типичными световыми листьями имеются листья переходного типа. Очевидно, листья переходного типа есть и у других древесных растений, у которых различают теневые и световые листья, не рассматривая наличие таких листьев как проявление гетеротиллии в узком смысле этого слова, т.е. как различие между листьями срединной формации (Горышина, 1979; Крамер, Козловский, 1983). Конечно, частным случаем гетеротиллии в узком смысле этого слова может быть и диморфизм листьев, имеющий место, например, у плагиотропных побегов анизотилльных видов *Selaginella*, у которых основная фотосинтезирующая ткань (эпидерма, состоящая из сосочкообразных клеток, содержащих одну крупную чашевидную пластиду) покрывает топографически верхнюю абаксиальную сторону мелких спинных и топографически верхнюю, но адаксиальную сторону крупных боковых, или брюшных листьев. Однако зачатки этих листьев находятся на верхушке побега в практически одинаковых условиях освещенности, поэтому прямое воздействие света на эти зачатки, по видимому, исключено, и анатомо-морфологические различия между спинными и боковыми листьями, как установлено, обусловлены особенностями гистогенеза (Dengler, 1980, 1983). Сезонный диморфизм или сезонная гетеротиллия свойственна медунице неясной (*Pulmonaria obscura* Dum.), у которой имеются резко различающиеся между собой по анатомо-морфологическим признакам и по физиологии теневые и световые листья, развивающиеся соответственно на проросте первого и второго года дициклического побега (Горышина, 1962). Диморфными листьями обладают и некоторые древесные растения, как покрытосеменные, так и голосеменные, но диморфизм листьев у них, насколько можно судить, не является следствием приспособления к разным условиям освещенности. Из древесных покрытосеменных диморфными зеле-

ными листьями обладает, например, осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), у которой «типичные» для растения более или менее округлые листья возникают на брахибластах и в основании ауксибластов, а яйцевидно-треугольные заостренные листья либо появляются позже на тех же ауксибластах, либо развиваются на водяных побегах и корневых отпрысках. Не так ярко выражены анатомо-морфологические различия между двумя типами листьев у тополя волосистоплодного (*Populus trichocarpa* Torr. et Gray), обладающего брахибластами с так называемыми ранними листьями, гетерофилльными ауксибластами с ранними и поздними листьями и водяными побегами с поздними листьями. У этого вида (как, по-видимому, и у осины) различия между двумя типами листьев можно обнаружить уже в перезимовавших почках: ранние листочки в них обладают развитым черешком и пластинкой с заметными жилками, а поздние представлены еле развитыми листовыми примордиями (Critchfield, 1960). Наличие на верхушке брахибластов сосны Кремпфа всего двух листьев (не говоря уже о наличии листьев переходного типа) исключает существование у этого вида подобного диморфизма. Диморфизм листьев срединной формации отмечен у некоторых кипарисовых и ногоплодниковых, у которых различающиеся по морфологии листья располагаются на осях разных порядков ветвления или в пределах оси одного порядка ветвления (Денисова, Пилипенко, 1978; Муравьева, Борхвардт, 1978; Buchholz, Gray, 1948; Farjon, 2005). Что касается *Keteleeria*, которой, согласно Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянову свойствен диморфизм срединных листьев, то наши наблюдения не подтверждают наличие листового диморфизма у этого растения, но свидетельствуют, скорее, о наличии световых и теневых листьев и листьев переходного типа, как это имеет место у многих хвойных.

Предположение Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянова (2004) о том, что к современному *Ducampopinus* из ископаемых хвойных наиболее близок *Pityophyllum* (*Pityocladus*) *longifolius* Möller лишено оснований. Во-первых, *Pityophyllum* и *Pityocladus* – это разные морфотаксоны (Седова, Турутанова-Кетова, 1963; Мезозойские голосеменные..., 1980). Во-вторых, следует учесть, что брахибласт *Pityocladus longifolius* (Nathorst) Seward, изображение которого приводят Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов, несет не два, а восемь листьев типа *Pityophyllum longifolium* (Nathorst) Möller. В-третьих, не касаясь работ начала XX в., в которых охарактеризованы листья *P. longifolium* и вы-

сказаны некоторые соображения относительно их родства (Сьюорд, 1907; Томас, 1911; Seward, 1919), отметим, что позже, описывая этот вид из раннемеловых отложений Земли Франца-Иосифа, И.Н. Свешникова и Л.Ю. Буданцев (1969) отметили, что под этим названием исследователи обычно объединяют листья как несомненных *Pinaceae*, напоминающие листья современных видов *Pseudolarix*, так, возможно, и представителей *Taxaceae*, а М.П. Долуденко и Э.Р. Орловская (1976) заметили, что ширина листьев и их морщинистость (что, очевидно, и привлекло внимание Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянова) не являются признаками, пригодными для классификации сборного рода *Pityophyllum*. Очевидно, что до тех пор, пока не будет изучена микроморфология кутикулы у типовых образцов *P. longifolium* и *Pityocladus longifolius*, предполагать возможное родство этих морфотаксонов с сосной Кремпфа преждевременно.

По морфологии брахибластов и их листьев, строению древесины и некоторым другим признакам сосна Кремпфа, безусловно, заметно отличается от других сосен, но являются ли эти различия достаточными для выделения этого вида в качестве самостоятельного рода *Ducampopinus* A.Chev., в пользу чего высказывались многие исследователи (Техтаджян, 1956; Будкевич, 1958; Бобров, 1983; Ferre, 1948; Buchholz, 1951; Landry, 1994)? В связи с этим не лишним будет напомнить, что подробно изучавшая строение этой сосны И. де Ферре, хотя и считала возможным признавать *Ducampopinus* в качестве самостоятельного рода, тем не менее, описывая свой материал, она использовала название *Pinus krempfii* и подчеркивала, что с таким же успехом ранг рода может быть присвоен и трем остальным под родам рода *Pinus*: *Diplopinus*, *Cembrapinus* и *Paracembrapinus* (Ferre, 1953). Согласно последней, наиболее полной ревизии рода *Pinus*, сосну Кремпфа рассматривают в качестве представителя монотипной подсекции секции *Parrya*, которая включает также подсекции *Balfouriana*, *Gerardiana*, *Cembroides* и *Redowskiana* (Price et al., 1998). На основании результатов филогенетического анализа молекулярно-генетических данных по строению генов *matK* и *rbcL* хлДНК у 101 из примерно 110 произрастающих в мире видов *Pinus*, Д. Дженандт с соавторами (Gernandt et al., 2005) подтвердили целесообразность выделения в пределах этого монофилетического рода двух монофилетических подродов: *Pinus* (*Diploxylon*) и *Strobis* (*Haploxylon*). В пределах первого предложено выделять секцию *Pinus* с подсекциями *Pinus* и *Pinaster* и секцию *Trifoliae* с подсекциями *Australes*,

*Ponderosae* и *Contortae*. В пределах второго подрода предложено выделять секцию *Quinquefolia* с подсекциями *Strobis*, *Krempfianae* и *Gerardiana* и секцию *Parrya* с подсекциями *Cembroides*, *Balfouriana* и *Nelsoniae*. Из 11 подсекций рода *Pinus* лишь одна – *Krempfianae* – является монотипной, но вряд ли это может служить основанием для выделения *P.krempfii* в отдельный род *Duscatropinus*.

За помощь в сборе материала авторы благодарны сотрудникам Российско-Вьетнамского научно-технического тропического центра С.П. Кузнецовой и А.Н. Кузнецову, профессору кафедры высших растений биологического ф-та МГУ Д.Д. Соколову и аспиранту той же кафедры М.С. Нуралиеву, за разностороннюю помощь в работе – сотрудникам той же кафедры А.С. Бегу, О.А. Волковой, И.Э. Локк, С.Р. Майорову.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е.Г. О межродовой гибридизации в сем. Pinaceae // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 857–865.
- Будкевич Е.В. Древесина сосновых: анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. М.; Л., 1961. 151 с.
- Горышина Т.К. О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1962. № 3. С. 109–112.
- Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Денисова Г.А., Пилипенко Ф.С. Семейство кипарисовые (Cupressaceae) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 383–398.
- Долуденко М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау. М., 1976. 260 с. (Тр. геол. ин-та АН СССР. Вып. 284).
- Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Киев, 1904. 212 с.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Д. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.
- Мезозойские голосеменные растения СССР. М., 1980. 231 с.
- Муравьева О.А., Борхвардт В.С. Семейство подокарповые, или ногоплодниковые (Podocarpaceae) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 398–409.
- Орлова Л.В., Аверьянов Л.В. О систематическом положении *Duscatropinus krempfii* (Pinaceae) // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 2. С. 30–44.
- Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю. Ископаемые флоры Арктики. 1. Палеозойские и мезозойские флоры Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л., 1969. 125 с.
- Седова М.А., Турутманова-Кетова А.И. Органроды, сближаемые с сем. Pinaceae // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963. С. 275–279.
- Сьюорд А.Ч. Юрские растения Кавказа и Туркестана. М., 1907. 48 с. (Тр. геол. ком. Нов. сер. Вып. 37).
- Тахтаджян А.Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 485 с.
- Томас Г. Юрская флора Каменки в Изюмском уезде. СПб., 1911. 91 с. (Тр. геол. ком. Вып. 71).
- Brownlee C. The long and the short of stomatal density signals // Trends Pl. Sci. 2001. N 6. P. 441–442.
- Buchholz J.T. A flat-leaved pine from Annam, Indo-China // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 4. P. 245–253.
- Buchholz J.T., Gray N.E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivision with special reference to leaf anatomy // J. Arnold Arboretum. 1948. Vol. 29. N 1. P. 48–63.
- Chevalier A. Notes sur les Conifères de l'Indochine // Rev. Bot. appl. et Agric. trop. 1944. N 269. P. 7–34. (цит. по Ferré, 1948).
- Critchfield W.B. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 8. P. 699–711.
- Dengler N.G. The histological basis of leaf dimorphism in *Selaginella martensii* // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58. P. 1225–1234.
- Dengler N.G. The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. II. Gystogenesis // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 2. P. 193–206.
- Farjon A. A monograph of Cupressaceae and *Sciadopitys*. Kew, 2005. 643 p.
- Ferré Y. de. Quelques particularités anatomiques d'un pin Indochinois: *Pinus krempfii* // Bul. Soc. his. nat. Toulouse. 1948. Vol. 83, f. 1 et 2. P. 51–56.
- Ferré Y. de. Division du genre *Pinus* en quatre sous-genres // Compt. rend. hebd. séances Acad. Sci. 1953. Vol. 236. N 2. P. 226–228.
- Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales // Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1931. Bd. 10. N 1. 588 S.
- Gaussen H. Brachyblastes et pseudophylles de pin // Bul. Soc. his. nat. Toulouse. 1961. Vol. 96. P. 22–32.
- Gernard D.S., Lopez G.G., Garcia S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // Taxon. 2005. Vol. 54. N 1. P. 29–42.
- Göebel K. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Yena, 1928. Bd. 1. 642 S.
- Ickert-Bond S.M. Cuticle micromorphology of *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) and additional species from Southeast Asia // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. № 2. P. 301–317.
- IUCN Red list of threatened species [Electronic resource] / Ver. 2011. 2. P.: *Pinus krempfii*. Mode of access: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>
- Landry P. A revised synopsis of the pines 6: Supplement to the subgenera, and conclusion // Phytologia. 1995. Vol. 78. N 4. P. 287–290.



- Lecomte H.* Un Pin remarquable de l'Annam // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1921. N 2. P. 193–197.
- Lecomte H.* Sur la repartition des stomates chez un Pin d'Indochine // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1923. Vol. 29. N 7. P. 531–533.
- Lecomte H.* Additions au sujet de *Pinus krempfii* H. Lec. // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1924. Vol. 30. N 3. P. 321–325.
- Nadeau J.A., Sack F.D.* Stomatal development in Arabidopsis [Electronic resource] / The Arabidopsis book 1. 2002. Mode of access: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1199/tab.0066>
- Pant D.D., Basu N.* A comparative study of the leaves of *Cathaya argyrophylla* and three species of *Keteleeria* // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 75. N 3. P. 271–282.
- Price R.A., Liston A., Strauss S.H.* Phylogeny and systematics of *Pinus* // Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge, 1998. P. 49–68.
- Robbins W.L.* Gibberellic acid and the reversal of adult *Hedera* to a juvenile state // Amer. J. Bot. 1957a. Vol. 44. N 9. P. 743–746.
- Robbins W.L.* Physiological aspects of aging in plants // Amer. J. Bot. 1957b. Vol. 44. N 3. P. 289–294.
- Robbins W.L.* Further observation on juvenile and adult *Hedera* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 6. P. 485–491.
- Sachs T.* Cellular interaction in the development of stomatal patterns in *Vinca major* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 43. P. 693–700.
- Schneider C.K.* Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. Leipzig, 1905. 600 S.
- Serna L., Fenoll C.* Stomatal development and patterning in *Arabidopsis* leaves // Physiol. Plant. 2000. Vol. 109. P. 351–358.
- Seward A.C.* Fossil plants. Vol. 4. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Cambridge, 1919. 543 p.
- Tang Y., Liang N.* Characterization of the photosynthetic induction response in a *Populus* species with stomata barely responding to light change // Tree physiol. 2000. Vol. 20. P. 969–979.
- Woodwardt F.I., Kelly C.K.* The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density // New Phytol. 1995. Vol. 131. P. 311–327.

Поступила в редакцию 10.04.12

## MORPHOLOGY OF FOLIAGE LEAVES OF KREMPF'S PINE BRACHYBLASTS (*PINUS KREMPFII* LECOMTE, PINACEAE)

*A.G. Platonova, V.R. Filin*

We studied morphology and anatomy of *Pinus krempfii* foliage leaves collected in South Vietnam. Our results strongly contradict data presented by L.V. Orlova and L.V. Averyanov (2004): 1) *Pinus krempfii* and *Keteleeria* have dimorphic foliage leaves of brachyblasts in contrast to other Pinaceae; 2) these leaves have a net of transversal anastomotic veins; 3) mesozoic *Pityophyllum* (*Pityocladus*) *longifolius* Möller is the closest ancestor of Krempf's pine; 4) *Pinus krempfii* should be considered as a separate genus *Ducampopinus* A.Chev. Shadow leaves, sun leaves and intermediate type of leaves could be distinguished in Krempf's pine upon the study of morphology and anatomy of the foliage leaf blades and stomata arrangement. Formation of several leaf types is typical for many woody plants.

**Key words:** Krempf's pine, brachyblast, leaf Vietnam.

**Сведения об авторах:** *Платонова Анна Глебовна* – студентка биологического факультета МГУ, сотрудник совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра ([platon-anna@yandex.ru](mailto:platon-anna@yandex.ru)); *Филин Владимир Романович* – доцент кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук.