

УДК 582. 931

Филоненко А.В.

Московский педагогический государственный университет

СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ТРИХОМ НА ПЛОДАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FRAXINUS* (*OLEACEAE*)

A. Filonenko

Moscow State Pedagogical University

STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF TRICHOMES ON FRUITS OF GENUS *FRAXINUS* (*OLEACEAE*)

Аннотация. В рамках карпологического исследования представителей семейства *Oleaceae* нами впервые детально изучено развитие пельтатных трихом у ряда видов рода *Fraxinus*. Выявлены скопления инициальных клеток в основании гинецея еще на стадии несформированного цветка. Прослежены последовательные периклинальные и антиклинальные деления инициальных клеток и их производных, приводящие к формированию пельтатных трихом. На основании полученных данных подтверждено представление о *Fraxinus*, как о весьма сильно специализированном и изолированном таксоне в рамках семейства *Oleaceae*.

Ключевые слова: перикарпий, морфогенез плодов, пельтатные трихомы, *Fraxinus*, *Oleaceae*.

Abstract. Within our carpological study of the family *Oleaceae* for the first time we have conducted a detailed study of the development of trichomes for genus *Fraxinus*. We have found the clusters of initial cells in the basement of gynoecium even for undeveloped flowers. We have traced consecutive periclinal and anticlinal divisions of initial cells leading to formation of trichomes. Basing on the results obtained we have confirmed genus *Fraxinus* to be a highly specialized and isolated genus within *Oleaceae* family.

Key words: pericarp, fruit morphogenesis, trichomes, *Fraxinus*, *Oleaceae*.

Род *Fraxinus* по праву можно считать наиболее всесторонне изученным в семействе *Oleaceae*, что вполне объяснимо, учитывая широкое распространение видов данного рода в умеренных, субтропических и тропических областях Северного полушария (только *F. griffithii* G. B. Clarke выходит за пределы Северного полушария, достигая о. Ява). Кроме того, интенсивному изучению рода способствовала практическая значимость большинства видов *Fraxinus*, которые широко культивируются в качестве источника древесины (преимущественно для изготовления музыкальных инструментов) и как декоративные растения [8, 296-306; 14, 25-49]. Название рода *Fraxinus* происходит от греческого слова “*phrasso*” – частокол, острая палка, отражая, с одной стороны, тот факт, что из древесины *F. angustifolia* Vahl. часто изготавливали копья, а с другой – габитуальное сходство плодов *Fraxinus* и наконечников копий.

Однако, несмотря на достаточную изученность *Fraxinus*, вопрос о числе видов принимаемых в рамках данного рода остается открытым. Так, A. Lingelsheim в своей обработке рода приводит 59 видов [11, 185-223], Е. В. Николаев указывает 65 видов [3, 419-431], а E. Wallander принимает в составе *Fraxinus* 43 вида [14, 25-49]. Кроме того, ряд видов неоднократно предлагалось рассматривать в составе самостоятельных родов; так, например, *F. laciniata* Raf. и *F. macrophyla* Raf. – в составе рода *Aplilia* Raf., а виды, относимые к sect. *Ornus* – в качестве самостоятельного рода *Ornus* Boehm. Вне зависимости от числа видов, принимаемых в рамках

рода *Fraxinus*, система внутривидовых таксонов за минувшее столетие принципиальных изменений не претерпевала. Первая наиболее проработанная система была предложена А. Lingelsheim, согласно которой род *Fraxinus* объединяет две секции и пять подсекций: sect. *Ornus* включает более примитивные виды с хорошо развитым околоцветником (subsect. *Ornus*, subsect. *Ornaster*), а sect. *Fraxinaster* объединяет эволюционно более подвинутые виды с редуцированным в различной мере околоцветником (subsect. *Dipetalae*, subsect. *Sciadhanthus*, subsect. *Bumelioides*) [4, 82-84; 12, 1-125]. В более дробной системе, предложенной Е. Wallander, также основанной на таких признаках цветка, как наличие или отсутствие чашечки и венчика, род *Fraxinus* подразделяется на семь секций: sect. *Ornus* – виды Старого Света с хорошо выраженной чашечкой, sect. *Dipetalae* – виды, распространенные в Новом Свете и имеющие только одну пару лепестков (*F. anomala* Torr. ex S. Wats., *F. dipetala* Hook. et Arn., *F. quadrangulata* Michx.), sect. *Pauciflorae*, включающая виды Нового Света, полностью лишенные лепестков (*F. dubia* (Willd. ex Schult et Schult f.) P. S. Green et M. Nee, *F. gooddingii* Little, *F. greggii* A. Gray, *F. purpusii* Brandegee, *F. rufescens* Lingelsh.), sect. *Sciadhanthus*, объединяющая виды, лишенные лепестков, из Старого Света (*F. hubeiensis* S. Z. Qu, C. B. Shang et P. L. Su, *F. xanthoxyloides* (G. Don) DC.), sect. *Fraxinus*, объединяющая двудомные виды Старого и Нового Света, sect. *Melioides* – виды Нового Света с хорошо развитой чашечкой [14, 25-49].

По совокупности признаков, таких, как древесная жизненная форма, частичная или полная редукция околоцветника, односемянные сухие крылатые плоды, *Fraxinus* можно рассматривать как весьма специализированный и эволюционно подвинутый род в семействе *Oleaceae*. Наличие такого примитивного признака, как непарно перистосложные листья (характерного также для представителей родов *Jasminum*, *Syringa* и *Schrebera*), Н. Н. Цвелев объясняет мозаичной эволюцией, с чем вполне можно согласиться [6, 138-150].

У представителей рода *Fraxinus* плоды, как

уже было отмечено выше, весьма своеобразны и достаточно сильно специализированы в рамках семейства *Oleaceae* [4, 82-84]. Плоды *Fraxinus* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея. В каждом гнезде завязи закладывается по два семязачатка; развитие получает обычно один семязачаток. При созревании плодов формируется терминальное симметричное крыло, часто низбегающее по дорзальным сторонам завязи. На поперечном срезе плоды большинства видов эллиптические или округлые. Экзокарпий у всех исследованных видов *Fraxinus* представлен однослойной эпидермой, сложенной обычно из незначительно уплощенных, как правило, тонкостенных клеток. Кроме того, на поверхности плодов довольно часто встречаются многоклеточные пельтатные трихомы. Мезокарпий у представителей рода *Fraxinus* дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия образована паренхимными клетками, часто уплощенными в радиальном направлении. Внутренняя зона мезокарпия представлена крупными склереидами, расположенными упорядоченными рядами. Клетки внутренней зоны мезокарпия – изодиаметрические или незначительно вытянутые в радиальном направлении, как правило, с утолщенными одревесневшими стенками. Число слоев клеток внутренней зоны мезокарпия в большинстве случаев константно для каждого вида (наименее константен данный признак у представителей sect. *Dipetalae* и sect. *Pauciflorae*). Эндокарпий представлен одним (часто прерывистым) слоем тонкостенных кубических клеток [4, 82-84].

Кроме рода *Fraxinus*, сухие крылатые плоды в пределах данного семейства отмечены у представителей родов *Abeliophyllum* и *Fontanisia*, однако по морфо-анатомическим признакам плоды данных родов весьма сильно отличаются от таковых у *Fraxinus* [5, 298-300]. Так, плоды весьма примитивного монотипного рода *Abeliophyllum*, распространенного в Корее, заключают обычно два семени, и имеют слабо выраженное крыло, обладающее весьма сомнительными аэродинамичес-

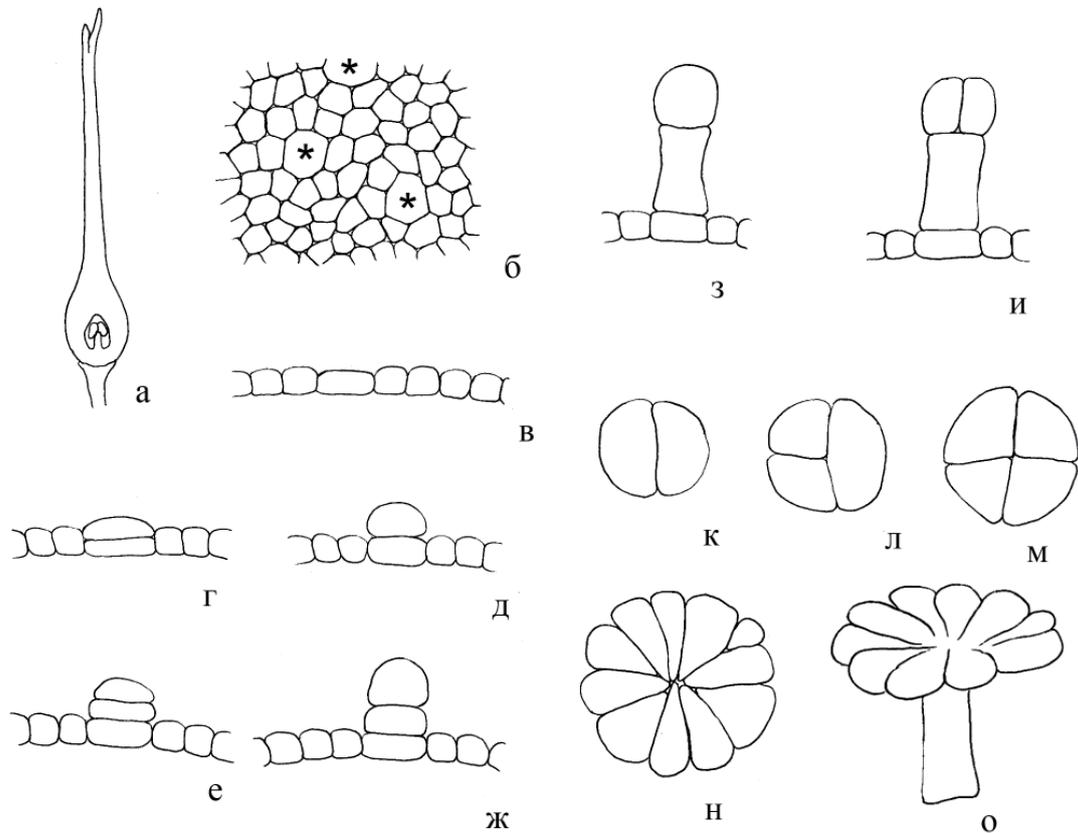


Рис. 1. Структура трихом на *Fraxinus*: а – продольный разрез гинцея; б – эпидерма базальной части гинцея (звездочкой отмечены инициальные клетки трихом); в-и – последовательные стадии развития трихом (вид сбоку); к-н – последовательные стадии развития трихом (вид сверху); о – сформированная трихома.

кими качествами; кроме того, в структуре перикарпия не обнаруживается регулярности расположения слоев склеренхимы, как у *Fraxinus*. Плоды средиземноморского рода *Fontanesia*, включающего всего два вида, также несут обычно по два семени и имеют еще менее выраженное крыло; структура перикарпия *Fontanesia* также, как и у *Abeliophyllum*, весьма хаотична [5, 298-300]. В соответствии с принятой нами классификацией [1] плоды *Fraxinus* мы рассматриваем как верхние синкарпные сухие крылатые односемянные птеренарии.

Представители семейства *Oleaceae* характеризуются различными типами трихом на поверхности вегетативных и репродуктивных органов, однако многоклеточные пельтатные трихомы характерны только для пред-

ставителей рода *Fraxinus*. У некоторых видов *Olea* и *Chionanthus* на плодах выявляются единичные трихомы, сходные с таковыми у *Fraxinus* [2, 134-134], однако, в подавляющем большинстве случаев они нерегулярную структуру и, вероятно, представляют собой аномально развитые простые или железистые волоски.

Наиболее многочисленные и характерные трихомы у *Fraxinus* обнаруживаются на поверхности гинцея и развивающихся плодов; на зрелых плодах такие трихомы практически не выявляются. На наличие данных структур у представителей рода *Fraxinus* обращали внимание многие исследователи [7, 161-172; 8, 296-306; 11, 185-223; 12, 1-125; 13; 14, 25-49], однако детальному изучению трихомы ранее не подвергались. Нами изучены в

развитии плоды *F. angustifolia* Vahl, *F. excelsior* L. и *F. pennsylvanica* Marshall. и прослежены основные этапы формирования многоклеточных трихом. Материал для исследования был собран в дендрарии ГБС РАН. Фиксация материала и последующее анатомическое изучение выполнялись по стандартным анатомическим методикам.

У всех изученных видов *Fraxinus* онтогенез трихом проходит сходным образом. Впервые клетки, дающие начало многоклеточным трихомам, обнаруживаются на поверхности гинецея еще не сформированного цветка. Как правило, инициальные клетки трихом закладываются группами в базальной части гинецея, однако нередко обнаруживаются единичные инициальные клетки на уровне столбика. Инициальные клетки несколько крупнее соседних клеток эпидермы гинецея и обычно несколько заглублены по отношению к соседним клеткам (рис. 1 а, б, в). Еще до окончания формирования цветка инициальные клетки претерпевают периклиналиное деление, в результате которого на поверхности эпидермы карпелл появляются одноклеточные сферические трихомы (рис. 1 г, д), которые впоследствии также подвергаются периклиналильному делению (рис. 1 е, ж). Результатом данного деления является формирование клетки-ножки, которая в ряде случаев со временем удлиняется, и клетки-головки, которая со временем претерпевает многочисленные деления (рис. 1 з). У незначительной части трихом к моменту цветения (начало-середина мая) клетка-головка подвергается нескольким последовательным антиклиналильным делениям (рис. 1 и, к, л, м), которые продолжаются во время цветения и после начала формирования плода. У большинства же трихом антиклиналильные деления клетки-головки начинаются во время цветения или вскоре после него и продолжают до конца мая – начала июня (когда плоды достигают примерно 1 см в длину). Результатом последовательных антиклиналильных делений клетки-головки является формирование компактного щитка (часто с вогнутым центром), насчитывающего до 26 радиально

ориентированных клеток (рис. 1 н, о). В дальнейшем появление новых трихом и развитие старых останавливается. По мере созревания плодов трихомы разрушаются, в первую очередь из-за механического воздействия плодов друг на друга. На зрелых плодах выявляются единичные трихомы, сохраняющиеся, как правило, под защитой чашечки.

У других представителей семейства *Oleaceae* (*Chionanthus*, *Jasminum*, *Olea*) многоклеточные пельтатные трихомы развиваются аналогичным образом, однако структура их менее регулярна, и нередко клетка-ножка претерпевает несколько дополнительных периклиналильных делений перед началом формирования щитка [9, 164-177; 10, 157-164]. Кроме того, у *Jasminum* пельтатные трихомы, как правило, являются железистыми; J.A. Inamdar рассматривает пельтатные трихомы *Jasminum* как производные булавовидных железистых трихом, характерных для многих представителей семейства *Oleaceae* [9, 164-177]. Трихомы *Fraxinus*, вероятно, выполняют защитную функцию на ранних этапах развития плода, однако, рассматривать их как секреторные структуры у нас нет оснований.

Наличие пельтатных трихом на плодах у представителей рода *Fraxinus* является признаком ранга рода и свидетельствует в пользу той точки зрения, что данный род представляет собой весьма обособленный и специализированный таксон. Это также подтверждается наличием у *Fraxinus* таких подвинутых признаков, как древесная жизненная форма, частичная или полная редукция околоцветника и односемянные сухие крылатые плоды, на что указывалось ранее [8, 296-306; 6, 138-150].

ЛИТЕРАТУРА:

1. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009.
2. Меликян А.П., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Olea* L. (*Oleaceae*) // Мат. междунар. конф. «Актуальные проблемы ботаники в Армении». Ереван, 2008.
3. Николаев Е.В. Морфогенез и эволюция рода *Fraxinus* (*Oleaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 4.

4. Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Fraxinus* L. (Oleaceae) // Мат. междунар. конф. «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения». Пенза, 2008.
5. Филоненко А.В., Бобров А.В. Морфология и анатомия крылатых плодов представителей семейства Oleaceae // Мат. междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток, 2009.
6. Цвелев Н.Н. К систематике семейства Oleaceae в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 2002. Т. 34.
7. Copeland H.F. The reproductive structures of *Fraxinus velutina* (Oleaceae) // Madrono. 1960. Vol. 15.
8. Green P.S. Oleaceae // The families and genera of vascular plants / Ed. Kubitzki K. Vol. VII. Heidelberg, 2004.
9. Inamdar J. A. Studies on the trichomes of some Oleaceae, structure and ontogeny // Proc. Ind. Acad. Sci. 1967. Vol. 66. P. 164–177.
10. Inamdar J.A. Ontogeny of stomata in some Oleaceae // Proc. Ind. Acad. Sci. 1968. Vol. 67.
11. Lingelsheim A. Vorarbeiten zu einer monographie der gattung *Fraxinus* // Bot. Jahrb. Syst. 1907. Vol. 40.
12. Lingelsheim A. Oleaceae-Oleoideae-Fraxineae // Das pflanzenreich / Ed. Engler A. Vol. IV. Leipzig, 1920.
13. Rohwer J.G. Die frucht- und samenstrukturen der Oleaceae. Stuttgart, 1996.
14. Wallander E. Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy // Plant Syst. Evol. 2008. Vol. 273.