

Э. Ц. ГАБРИЭЛЯН, М. А. КОЛЬЦОВА

К МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ ПРОРОСТКОВ РОДА *SORBUS*

Изучение проростков и молодых растений 29 видов и форм рябин из различных секций показало, что несмотря на необычайное многообразие формы пластинки листа первые листья, вырастающие после семядольных, имеют более или менее одинаковое строение—лопастные или крупнозубчатые. Их сравнение с листьями взрослых растений, при учете явления сериальной рекапитуляции, дает основание предполагать, что предковые формы листьев рябин, по всей вероятности, были лопастными или крупнозубчатыми. Цельнолистные рябины и виды со сложноперистыми листьями, видимо, являются эволюционно более подвинутыми.

В процессе интродукции рябин на Северном Кавказе были изучены проростки 24 видов и 3-х форм рябин из различных секций рода *Sorbus*.

Семена были собраны и посеяны в октябре 1973 г. с материнских растений рябин интродуцентов Ставропольского ботанического сада. Каждый образец по 50 семян высевался в борозду длиной в 1 м. Расстояние между рядами одного образца—10, между рядами разных образцов—20, между семенами—5, глубина заделки—3—4 см. Опыт был заложен в четырехкратной повторности.

Прорастание семян рябин весеннее (в середине апреля) и после длительного зимнего периода покоя начинается с появления корешка, который быстро растет и углубляется в почву. Семенная кожура нередко препятствует выходу семядолей и мешает растущему вверх гипокотилу (подсемядольному колену). Поэтому нередко гипокотиль крючковидно изгибается и в таком виде появляется на поверхности почвы (табл. 1). У шести видов (*S. amurensis*, *S. aria*, *S. hybrida*, *S. latifolia*, *S. pseudolatifolia*, *S. simoncalana*) отмечена складчатая поверхность гипокотилия. При дальнейшем росте подсемядольное колено выпрямляется и выносит на поверхность почвы семядоли. Опушенные гипокотиль и семядольные листья встречаются только у одного вида—*S. serotina*. Часто семенная кожура в виде чехла держится на концах семядолей. В начале прорастания семядоли некоторое время остаются в сложенном состоянии. В это время у них происходит окончательная внутренняя дифференциация отдельных тканей: развиваются проводящие пучки, столбчатый и губчатый мезофилл, в котором появляются хлоропласты, среди клеток нижнего эпидермиса появляются устьица. К моменту разворачивания семядолей (при длине гипокотилия 15—30 мм) имеются 1—2 листовых зачатка. Точка роста настоящего листа трогается в рост на 8—10-й день после появления сложенных семядолей на поверхности почвы. С началом роста эпикотилия наблюдаются образование и рост боковых корешков.

Таблица 1

Характеристика первичного корня и гипокотыля проростков видов рода *Sorbus*

Виды	образца	Длина, см		Диаметр, мм		Окраска	
		корня	гипокотыля	корня	гипокотыля	корня	гипокотыля
<i>Sorbus americana</i>	1734	1,4	2,1	1,3	0,01	светло-зеленая	серая
<i>S. amurensis</i>	4883	1,3	1,4	1,4	0,03	темно-зеленая с розоватым оттенком	серая
<i>S. anglica</i>	3760	2,9	4,6	3,0	0,06	розовая с белым оттенком	серая
<i>S. aria</i>	1386	3,5	1,8	3,3	0,05	светло-зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	розовая
<i>S. aucuparia</i>	ранн.	1,4	1,5	1,7	0,02	светло-зеленая	серая
<i>S. aucuparia</i>	поздн.	1,7	3,5	1,3	0,01	темно-коричневая	белая с коричневым оттенком
<i>S. aucuparia</i> , f. <i>moravica</i>	4577	1,3	2,1	1,4	0,05	белая	белая
<i>S. commixta</i>	3762	1,1	0,8	1,2	0,01	светло-розовая с пурпурно-фиолетовым оттенком	белая
<i>S. dacica</i>	3437	2,9	2,5	3,3	0,02	светло-коричневая с пурпурно-фиолетовым оттенком	серая
<i>S. decora</i>	3758	1,3	1,3	1,2	0,01	беловато-зеленая	белая
<i>S. discolor</i>	4792	1,3	1,5	1,6	0,02	серовато-зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	розовая
<i>S. esserteauiana</i>	6044	1,8	2,0	1,7	0,01	светло-зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	белая с коричневым оттенком
<i>S. hybrida</i>	295	2,7	1,4	2,4	0,06	розовая с пурпурно-фиолетовым оттенком	серая
<i>S. intermedia</i>	98	3,0	3,0	3,0	0,05	розовая	розовая
<i>S. latifolia</i>	6750	2,9	4,1	2,5	0,03	светло-коричневая	серая
<i>S. meinichi</i>	6079	2,7	3,0	2,7	0,01	бело-розовая с пурпурно-фиолетовым оттенком	розовая
<i>S. mougeottii</i>	1026	2,8	3,8	2,6	0,09	розовая с пурпурно-фиолетовым оттенком	белая
<i>S. pohuashanensis</i>	6059	1,3	1,6	1,7	0,03	розовато-зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	стальная
<i>S. pseudolaconensis</i>	4981	3,6	7,1	3,8	0,04	светло-зеленая с бордовым оттенком	розовая
<i>S. pseudothul ringiaca</i>	Кисл.	3,1	5,0	3,6	0,02	розовая с пурпурно-фиолетовым оттенком	белая с коричневым оттенком
<i>S. semilincisa</i>	1402	3,1	2,6	3,1	0,03	розовая	серая
<i>S. serotina</i>	89	1,1	1,1	1,1	0,04	светло-зеленая с розовым оттенком	коричневая
<i>S. sibirica</i>	1179	1,8	2,0	1,8	0,02	светло-зеленая с розовым оттенком	стальная
<i>S. simoncalna</i>	4974	3,8	2,4	3,2	0,03	светло-розовая	белая с коричневым оттенком
<i>S. tianschanica</i>	39	1,6	1,3	1,8	0,04	белая	белая
<i>S. torminalis</i>	648	3,9	7,0	5,5	0,05	светло-коричневая с красным оттенком	коричневая

Как показали исследования Васильченко [1, 2], изучение семядолей имеет большое значение для систематики растений. Форма их константна в пределах рода, а иногда и семейства, а величина чаще находится в прямой зависимости от размера семени—крупные дают проростки с большими семядолями. Проростки цельнолистных видов рябин, имеющих крупные семена, образуют семядоли до 10 мм в длину и 7 мм в ширину (табл. 2).

Проростки растений двух видов рябин *S. torminalis* и *S. pseudo-laciniensis* образуют по три семядоли.

Повреждение семядолей или преждевременная утеря их очень вредно отражается на развитии сеянцев: задерживается рост, развитие формы всех частей растения.

Согласно нашим наблюдениям, семядоли у сеянцев рябин сохраняются от 69 до 102 дней. В наших опытных посевах на ранних этапах развития сеянцев рябин семядоли повреждались при многократном рыхлении, а также во время гроз и градобития. Это, естественно, отразилось и на проростках рябин: почти у каждого вида наблюдалось повреждение семядолей, а некоторые образцы даже погибли. Вообще, основной причиной гибели рябин на ранней стадии развития являются механические повреждения.

Всем видам секции *Sorbus* (= *Aucuparia*) свойственны сложнопестичные листья с большим или меньшим числом пар листочков. Первые листья проростков 12 изученных видов (взятых из разных подсекций этой секции) все оказались трехлопастными, очень редко—рассеченными (рис. 1—2, табл. 3). Пластика второго листа, идущая после се-

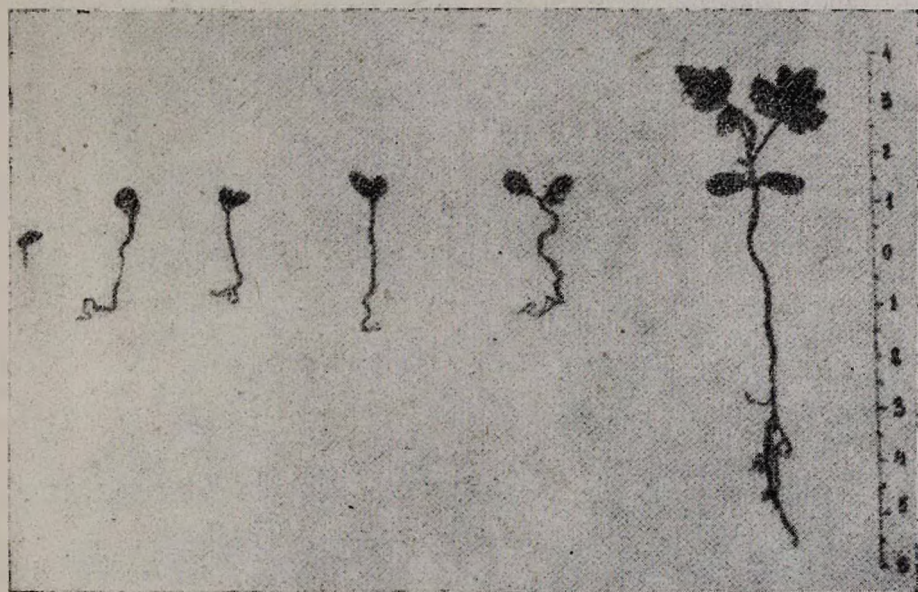


Рис. 1. Развитие проростка [*Sorbus tianschanica* с 15 апреля по 24 мая 1974 г.

Таблица 2

Характеристика семядолей проростков рябин

Виды	№ образца	Форма	Длина, мм	Ширина, мм	Консистенция			Окраска	Продолжительность, дни
					мясн- тость	ко- жис- тость	хруп- кость		
<i>Sorbus americana</i>	1734	широкоэллиптическая	3,5	1,8	+	—	+	зеленая	102
<i>S. amurensis</i>	4883	обратнойцевидная	4,5	2,0	+	—	+	зеленая	102
<i>S. anglica</i>	3760	широкоэллиптическая	10,1	6,5	+	—	+	зеленая	87
<i>S. aria</i>	1386	широкоэллиптическая	9,0	5,0	—	—	—	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	90
<i>S. aucuparia</i>	ранн.	эллиптическая	3,0	1,3	—	+	—	зеленая	90
<i>S. aucuparia</i>	поздн.	обратнойцевидная	3,0	1,0	+	—	—	зеленая	102
<i>S. aucuparia f. moravica</i>	4577	эллиптическая	4,0	1,5	+	—	+	зеленая	77
<i>S. commixta</i>	3762	овальная с выемкой на верхушке	4,9	3,0	—	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	90
<i>S. dacica</i>	3437	эллиптическая	7,0	4,0	+	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	102
<i>S. decora</i>	3758	яйцевидная	3,5	2,0	—	—	—	зеленая	90
<i>S. discolor</i>	4792	широкоэллиптическая	6,0	2,5	+	+	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	90
<i>S. esserteaulana</i>	6044	эллиптическая	5,0	2,0	+	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	90
<i>S. hybrida</i>	295	обратнойцевидная	10,0	6,0	+	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	102
<i>S. intermedia</i>	98	эллиптическая	10,0	6,0	—	—	—	зеленая	77
<i>S. latifolia</i>	6750	широкоэллиптическая	9,0	4,5	+	—	+	зеленая	87
<i>S. meinichii</i>	6079	широкоэллиптическая	9,0	5,0	—	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	90
<i>S. mougeottii</i>	1026	широкоэллиптическая	10,0	7,0	+	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	91
<i>S. pohuashanensis</i>	6059	эллиптическая	6,0	3,0	—	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	—
<i>S. pseudolaconensis</i>	4981	широкоэллиптическая	11,0	6,0	+	—	+	зелено-пурпурная	73
<i>S. pseudothuringiaca</i>	—	яйцевидная	8,0	5,0	+	—	+	зеленая с пурпурно-фиолетовым оттенком	102
<i>S. semilincisa</i>	1402	обратнойцевидная	12,0	6,0	—	—	+	зеленая	73
<i>S. serotina</i>	89	эллиптическая	6,0	3,5	—	—	—	зеленая	77
<i>S. sibirica</i>	1179	обратнойцевидная	5,0	3,0	—	—	—	зеленая	90
<i>S. simoncaina</i>	4974	широкоэллиптическая	10,0	6,0	+	—	+	зеленая	90
<i>S. tianschanica</i>	39	обратнойцевидная	5,0	3,0	—	—	+	зеленая	102
<i>S. torminalis</i>	648	эллиптическая	8,0	5,0	+	—	+	зеленая с красным оттенком	87

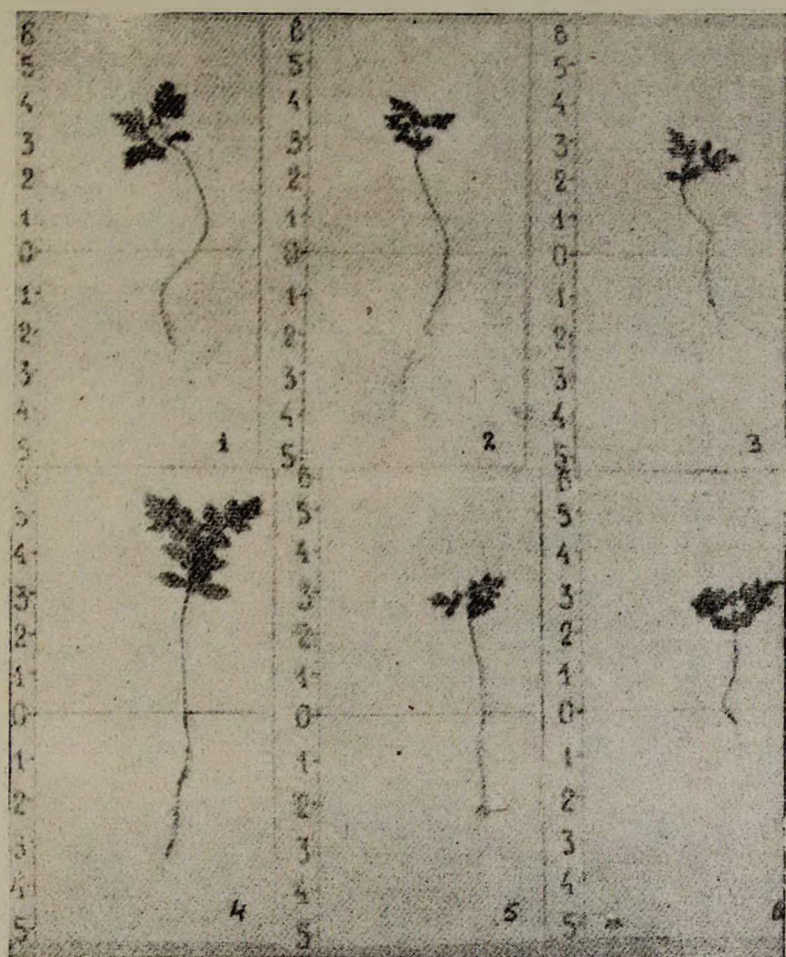


Рис. 2. Молодые растения видов, имеющих сложноперистые листья:
1. *S. americana*, 1734; 2. *S. decora*, 3758; 3. *S. aucuparia* f. *moravica*,
4577; 4. *S. commixta*, 3762; 5. *S. esserteauiana*, 6044; 6. *S. amuren-*
sis, 4883.

мядольных и первого, в нижней части надрезанная, в верхней—глубокозубчатая, с более или менее клиновидно-оттянутым основанием. Третий лист молодого растения имеет уже две пары листочков, а верхний сегмент трехлопастный, с сильно суженным основанием. Четвертый лист—с 3 парами листочков и трехлопастным верхним сегментом и т. д. Эволюция листа здесь, видимо, шла по линии продолжения базипетального вставочного роста. Черешок и ось листа (рахис) у первых сложных листьев крылатые, сильно желобчатые, членистые, очень сходные с примитивными перистолистными рябинами, распространенными в Гималаях и Китае.

Были исследованы также проростки ряда представителей из секций *Lobatae* Gabr., *Asia* Pers. и *Torminaria* (DC.) Schauer., взрослые

особи которых имеют более или менее лопастные или цельные листья (рис. 3; табл. 3). Семядольные листья этих видов гораздо крупнее, чем у представителей секции *Sorbus*, эллиптические, широкоэллиптические или обратнояйцевидные. У всех видов пластинки первых листьев в очертании яйцевидные, реже эллиптические (*S. aria*), более или менее клиновидные у основания и заостренные к верхушке, по краю

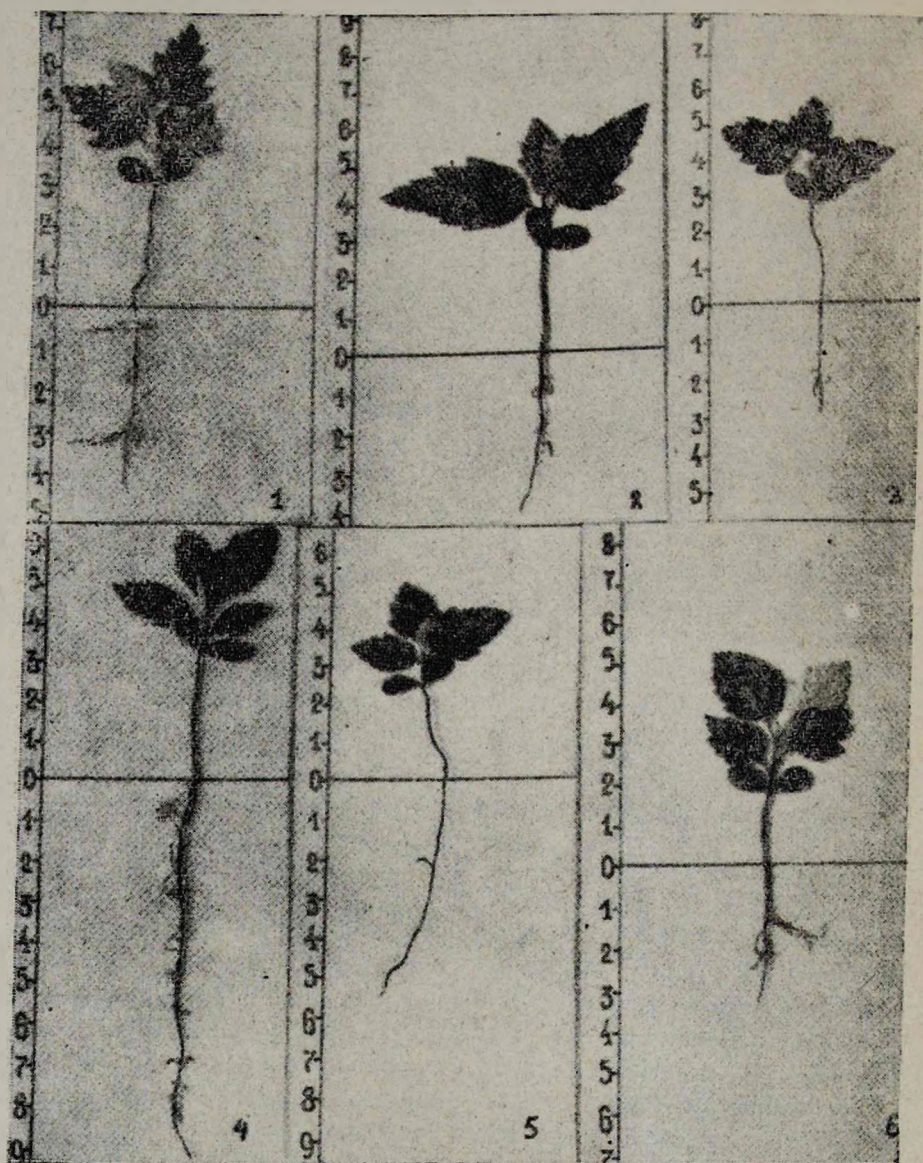


Рис. 3. Молодые растения видов, имеющих лопастные и цельные листья:

1. *S. hybrida*, 295; 2. *S. torminalis*, 648; 3. *S. dacica*, 3437; 4. *S. aria*, 1386;
5. *S. latifolia*, 6750; 6. *S. anglica*, 3760.

Таблица 3

Характеристика первичных листьев видов рода *Sorbus*

Виды	№ образца	Опушение		Листорасположение	Длина междоузлий, мм	Окраска		Длина черешков, мм	Побурение первого листа	Опадение первого листа
		сверху	снизу			сверху	снизу			
<i>Sorbus americana</i>	1734	—	—	супротивное	2,5	темно-зеленая	зеленая	5,0	24.VII	
<i>S. amurensis</i>	4383	—	слабое	очередное	1,7	темно-зеленая	зеленая	4,5	26.VII	20.VIII
<i>S. anglica</i>	3760	слабое	густое	очередное	3,5	темно-зеленая	серебристая	4,5	24.VII	26.VII
<i>S. aria</i>	1386	слабое	густое	очередное	2,7	темно-зеленая	серебристая	4,0	26.VII	26.VII
<i>S. aucuparia</i>	ранн.	—	—	очередное	1,2	темно-зеленая	светло-зеленая	2,2	24.VII	
<i>S. aucuparia</i>	поздн.	—	—	очередное	2,5	красно-зеленая	розовая, зеленая	5,2	26.VII	20.VIII
<i>S. aucuparia f. moravica</i>	4577	—	—	очередное	3,0	зеленая	светло-зеленая	3,5	23.VII	23.VII
<i>S. commixta</i>	3762	—	—	очередное	1,5	зеленая	светло-зеленая	4,5	26.VII	26.VII
<i>S. dacica</i>	3437	слабое	—	очередное	2,7	темно-зеленая	зеленая	5,5	24.VII	
<i>S. decora</i>	3758	—	—	очередное	3,0	красно-зеленая	светло-зеленая	3,2	23.VII	24.VII
<i>S. esserteaulana</i>	6044	—	—	очередное	1,7	красно-зеленая	зеленая, розовая	5,0	26.VII	
<i>S. hybrida</i>	295	—	слабое	очередное	3,5	зеленая	серебристая серая	4,5	24.VII	24.VII
<i>S. intermedia</i>	98	слабое	густое	очередное	2,5	темно-зеленая	серо-зеленая	4,0	26.VII	26.VII
<i>S. latifolia</i>	6750	слабое	густое	очередное	4,0	темно-зеленая	серо-зеленая	3,5	26.VII	26.VII
<i>S. meinichii</i>	6079	—	слабое	очередное	5,0	зеленая	темно-зеленая	4,5	24.VII	26.VII
<i>S. mougeotii</i>	1026	слабое	густое	очередное	1,5	темно-зеленая	серебристо-серая	5,0	24.VII	26.VII
<i>S. pohuashanensis</i>	6059	—	—	очередное	1,2	красно-зеленая	светло-зеленая	3,2	26.VII	26.VII
<i>S. pseudolocantensis</i>	4981	слабое	густое	очередное	1,2	темно-зеленая	серо-зеленая	4,0	23.VII	26.VII
<i>S. pseudothuringica</i>	Кисл.	слабое	слабое	очередное	1,7	темно-зеленая	зеленая	4,0	26.VII	26.VII
<i>S. semilancea</i>	1402	слабое	слабое	очередное	4,5	светло-зеленая	серо-зеленая	4,5	26.VII	20.VIII
<i>S. serotina</i>	89	—	—	супротивное	1,7	темно-зеленая	зеленая	2,7	24.VII	26.VII
<i>S. sibirica</i>	1179	—	—	очередное	2,5	темно-зеленая	зеленая	2,7	23.VII	23, 26.VII
<i>S. simoncalna</i>	4974	слабое	густое	очередное	4,0	темно-зеленая	серебристая	4,5		23.VII
<i>S. tianschanica</i>	39	—	—	очередное	1,2	зеленая	светло-зеленая	4,5	26.VII	26.VII
<i>S. torminalis</i>	648	—	—	супротивное	1,7	зеленая	светло-зеленая	5,2	24.VII	26.VII

крупнозубчатые или мелколопастные. Последующие листья по форме становятся все более сходными с листьями взрослых особей. У видов, которые характеризуются глубоколопастными или рассеченными листьями (*S. hybrida*, *S. melnitchii*, *S. pseudothuringiaca* и др.), появляются более глубокие выемки, и соответственно пластинка листа становится более надрезанной. У видов с цельными или мелколопастными листьями, имеющими туповатую или закругленную верхушку, рост аппикальной части третьих-четвертых листьев как бы притормаживается. Тогда как базальные части разрастаются. Благодаря этому листья из первоначально яйцевидных или эллиптических с заостренными основаниями и верхушкой превращаются в округлые, как у взрослых особей данного вида.

Несмотря на огромное разнообразие в форме и строении листьев взрослых рябин—от простых совершенно цельных до более или менее лопастных и сложноперистых—первичные листья проростков у всех изученных нами видов оказались в основном одинаковыми. Пластинка этих первых двух-трех листьев, следующих после семядольных, всегда бывает более или менее лопастной. Лишь у последующих листьев намечается сходство с формой и строением пластинки листа взрослого растения.

Изучение строения проростков и первичных листьев молодых растений представителей различных секций и сравнение их с листьями взрослых растений, при учете явления сериальной рекапитуляции, дает нам основание считать, что предковые формы листьев рябин, по всей вероятности, были лопастными или крупнозубчатыми. Рябины, имеющие цельные по краю мелкопильчатые или же сложноперистые листья, видимо, являются эволюционно более подвинутыми [3]. Этот вывод вполне согласуется с положением Рубцова и Тахтаджяна [4, 5] о том, что эволюция листьев *Maloideae* шла в направлении от расчлененных к цельным.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 30.III 1977 г.

Է. Յ. ԳԱԲՐԻԵԼՅԱՆ, Մ. Ա. ԿՈԼՅՈՎԱ

SORBUS ՑԵՂԻ ԾԻԼԵՐԻ ԿԵՆՍԱՐԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՅԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա Վ Փ Ո Փ Ո Ւ Վ

Արոսենու տարբեր սեկցիաների 29 տեսակների ու ձևերի ծիլերի և երիտասարդ բույսերի ռառունասիրությունից պարզվեց, որ շնայած տերևի ձևերի հսկայական բազմազանությանը (բարդ փետրածևից մինչև ամբողջականը), շաքիլատերևներից հետո առաջացող առաջին տերևներն ունենում են համարյա նույն ձևը՝ բլթակապոր կամ խոշորատամնակոր: Այդ տերևների և կազմակերպված բույսերի տերևների համեմատությունը՝ նկատի ունենալով

սիրիալ ռեկապիտուլյացիան, հնարավորություն է տալիս ենթադրելու, որ արոսենիների տերեւների նախնական ձևերն, ամենայն հավանականութեամբ եղել են բլթակավորը կամ խոշորատամնավորը: Ամբողջական և բարդ փետրաձև տերեւներ ունեցող տեսակները էվոլյուցիոն տեսակետից, ըստ երեւոյթին, ավելի առաջավոր են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Васильченко И. Т. Сов. бот., 1, 1936.
2. Васильченко И. Т. Вспходы деревьев и кустарников. Определитель. М.—Л., 1960.
3. Габриэлян Э. Ц. Рябины (*Sorbus* L.). Западной Азии и Гималаев. Ереван, 1977.
4. Рубцов Г. А. ДАН СССР, 30, 1, 1941.
5. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.