



УДК 581.4: 582.951.64

ЦВЕТОРАСПОЛОЖЕНИЕ *SOLANUM DULCAMARA* L. (SOLANACEAE)

Ирина Журавлёва

Аннотация. Изучена морфология соцветия *Solanum dulcamara*. Установлено псевдолатеральное положение соцветия относительно тела растения, выявлено отсутствие брактеей и симподиальный тип нарастания ветвей. С позиций В. Тролля соцветие паслёна охарактеризовано как полителическая синфлоресценция – сложный дихазий.

Ключевые слова: *Solanum dulcamara*, соцветие, дихазий, эбрактеозное соцветие, боковая ось, синфлоресценция, полителическая синфлоресценция

Вятский государственный гуманитарный университет, естественно-географический факультет, кафедра биологии, ул. Ленина, 198, г. Киров, 610007, Россия; S-dulcamara@yandex.ru

Введение

Впервые термин соцветие (inflorescentia) применил К. Линней в «Philosophia botanica» (LINNAEI 1783), под которым подразумевал определённую закономерность расположения цветоносных осей друг относительно друга и на растении в целом, то есть особенность цветорасположения. Именно тогда и возникли названия основных типов соцветий – колос, корзинка, щиток, початок и другие. Долгое время большинство морфологов считало соцветием совокупность цветков, которые не отделены друг от друга листьями в собственном смысле слова. Именно это способствовало пониманию олистных соцветий как цветущих побегов с одиночными верхушечными или пазушными цветками (ИМС 1964). Поскольку цветки именовались одиночными, особо эти системы не изучали.

За последние годы вопрос о границах соцветия в значительной степени пересмотрен, особенно в связи с исследованиями Вильгельма Тролля, который трактовал соцветия как «систему побегов, несущую цветки и соответствующим образом модифицированную» (TROLL 1964). Позднее Т.В. Кузнецова выделила три основных подхода к проблеме анализа соцветий:

физиономический, ритмологический и типологический (Кузнецова и др. 1992). Последний с 80-х лет прошлого столетия интенсивно разрабатывается морфологами разных стран (WEBERLING 1981).

Большинство ботаников согласны с тем, что в пределах соцветия могут располагаться листья срединной формации, особенно в конкретных таксонах (Кондорская 1983).

Однако морфология соцветий по-прежнему представляет собой чрезвычайно сложную область ботанической морфологии.

Цель данного исследования – изучить морфологию соцветий *Solanum dulcamara* L. (сем. Solanaceae Juss., подрод *Solanum*, секция *Dulcamara* (Dun.) Bitter.).

Материалы и методы исследований

S. dulcamara (паслён сладко-горький) в зависимости от условий произрастания существует в виде лиановидного или стелющегося полукустарника. Естественный ареал охватывает всю Европу и часть Западной Сибири; как заносное он встречается в Предкавказье, Средней Азии и Северной Америке, где местами натурализовался (Поляркова 1981).

Растение предпочитает влажные места: берега водоёмов, морские побережья, болота,

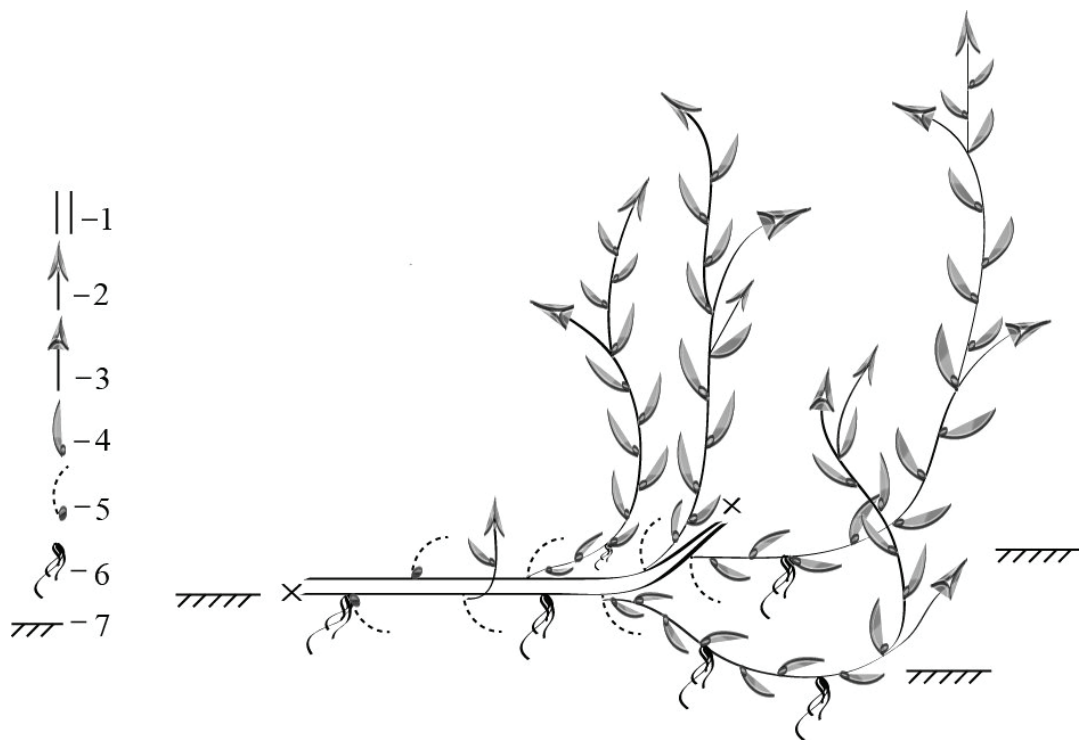


Рис. 1. Структура особи *Solanum dulcamara*: 1 – побег прошлого года; 2 – побег текущего года; 3 – соцветие; 4 – лист с пазушной почкой; 5 – отмерший лист с пазушной почкой; 6 – придаточные корни; 7 – уровень почвы.

Fig. 1. Structure of *Solanum dulcamara* individual: 1 – shoot of the last year; 2 – shoot of the current year; 3 – inflorescence; 4 – leaf with axillary bud; 5 – dead leaf with axillary bud; 6 – adventitious roots; 7 – the ground level.

сырые места в степи, также благоприятными оказываются леса разных типов и закустаренные степные склоны.

Исследование основано на изучении материалов собственных сборов в Кировской (2009-2012 гг.) и Ярославской (2010-2011 гг.) областях, анализе фондов гербарной коллекции ВятГГУ и гербариев LE, MHA, SYKO, IBIW, TK, NS, NSK, MWV, MOSP и SYKT. Всего просмотрено более трех тысяч соцветий.

При изучении генеративной сферы применяли сравнительно-морфологический метод (СЕРЕБРЯКОВ 1952, 1954). Структуру соцветия определяли с позиции типологического подхода W. TROLL (1964, 1969) с последующими дополнениями (Кузнецова 1985; Кузнецова и др. 1991, 1992; Фёдорова 2006).

Результаты и их обсуждение

Побеговая система паслёна сладко-горького развивается по акросимподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Надземную часть слагают симподиально нарастающие оси из совокупности монокарпических побегов (Рис. 1). Каждый из таких побегов, за редким исключением, заканчивается соцветием, структура которого трактуется неоднозначно.

При характеристике цветорасположения используем определённый набор признаков. Их общий список очень велик и практически ничем не ограничен (Кузнецова и др. 1992). Причем, все признаки равноценны. В своём исследовании мы использовали только те, с помощью которых можно, на наш взгляд, наиболее полно характеризовать морфологию соцветия паслёна сладко-горького.

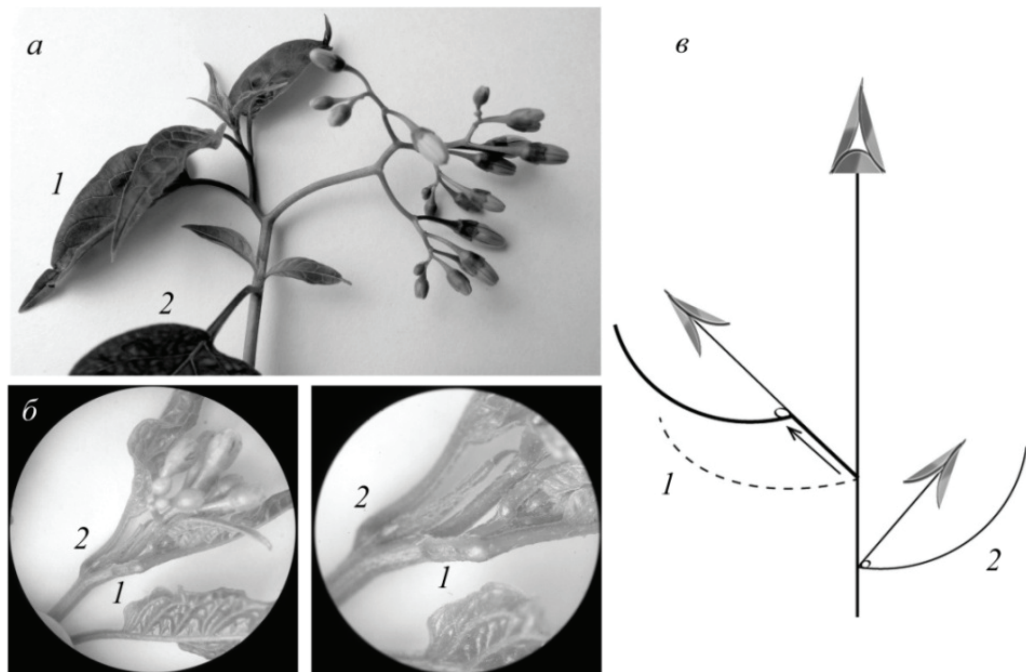


Рис. 2. Положение соцветия *Solanum dulcamara* на побеге: **а** – в фазе цветения; **б** – в фазе бутонизации; **в** – схема. Пояснения в тексте.

Fig. 2. Inflorescence orientation of *Solanum dulcamara* on the shoot: **a** – in phase of flowering; **б** – in phase of budding; **в** – the scheme. See explanations in the text.

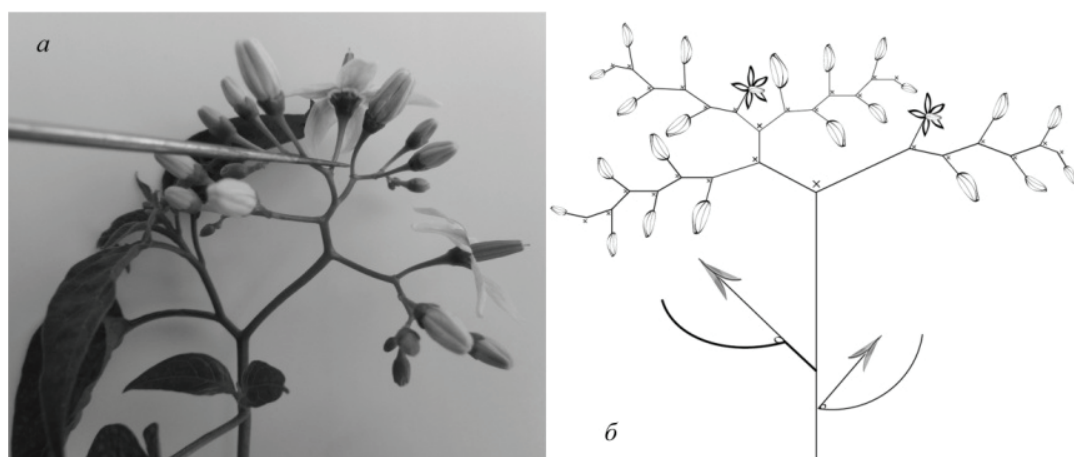


Рис. 3. Соцветие *Solanum dulcamara*: **а** – фотография; **б** – схема.

Fig. 3. Inflorescence *Solanum dulcamara*: **a** – photo; **б** – scheme.

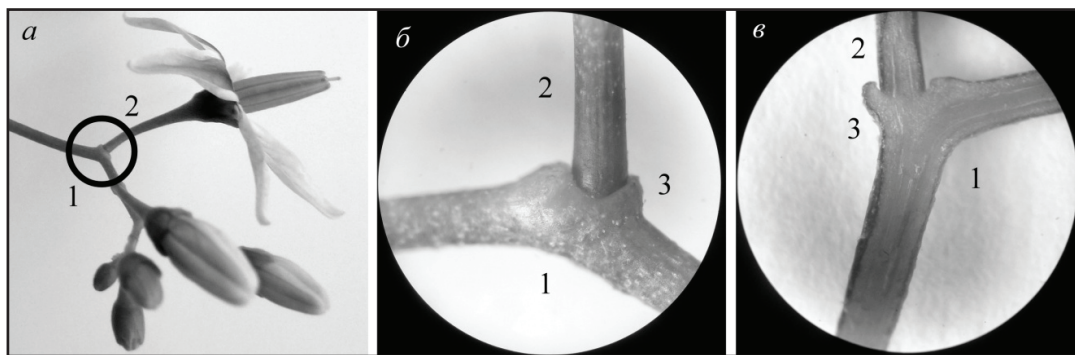


Рис. 4. Часть соцветия *Solanum dulcamara*: **а** – внешний вид; **б** – участок с редуцированным листом; **в** – продольный срез через участок с редуцированным листом; **1** – вегетативный участок; **2** – генеративный участок; **3** – редуцированный лист.

Fig. 4. Part of *Solanum dulcamara* inflorescence: **a** – external appearance; **б** – part with reduced leaf; **в** – lengthwise cut over the part with reduced leaf; **1** – vegetative part; **2** – generative part; **3** – reduced leaf.

Первое, на что обращают внимание в морфологи при анализе соцветия, – его положение относительно тела растения. На первый взгляд, как и утверждают некоторые авторы флор и определителей (СЫРЕЙЩИКОВ 1910; ТОМИН 1955; ВАСИЛЬЕВА 1985 и др.), соцветие *S. dulcamara* боковое (Рис. 2а).

Более ранние фазы развития соцветия показывают, что одновременно с его формированием, трогаются в рост пазушные почки 2-х вегетативных метамеров побега, расположенных под соцветием: сначала ближайшая к соцветию почка – 1, затем более удалённая – 2 (Рис. 2б). При этом черешки кроющих листьев этих метамеров продолжают расти; часто они прирастают к оси разворачивающегося пазушного побега (Рис. 2в). Развиваясь почти с такой же скоростью что и соцветие, побег 1 сдвигает его из терминального в боковое положения. Именно наличие эпифильных сдвигов и вносит в вопрос о расположении соцветия *S. dulcamara* некоторую неясность, поскольку эти сдвиги совершаются на очень ранних стадиях развития и определить их у взрослого побега бывает непросто. Подобное явление у представителей рода *Schefflera* описывает М.С. НУРАЛИЕВ (2012) и называет такие соцветия псевдолатеральными, то есть занимающими физически боковое положение. Этот термин, уточняющий особенности положения соцветия в

системе побегов, подходит и для описания цветорасположения *S. dulcamara*.

Не менее важный признак – наличие и тип прицветников. В характеристике парциального соцветия паслёна авторы единодушны: оно эбрактеозное. Наши исследования подтверждают обычное отсутствие брактеев. Лишь иногда встречаются соцветия, в которых есть не только брактеев, но и листья срединной формации, которые присутствуют в синфлоресценции из-за эпифильных сдвигов или, по-видимому, в результате некоторых изменений в реализации генотипа особи. Признак, от которого большей частью зависит верное определение типа соцветия, – порядок ветвления и способ нарастания осей. Многие авторы относят соцветие паслёна к простым, называя его зонтиком (СЫРЕЙЩИКОВ 1910; ВИСЮЛИНА 1960; АВЕТИСЯН 1987), метёлкой (МАЕВСКИЙ 1961; ВАСИЛЬЕВА 1985), щитком (ТОМИН 1955).

Очевидно, что соцветие имеет удлиненную главную ось с цветками, располагающимися в разных плоскостях (Рис. 2а). Следовательно, определениям зонтика и щитка они не соответствуют.

Детальный анализ соцветия *S. dulcamara* показал, что в его основании четко прослеживается симподиальное нарастание, что свидетельствует о характеристике соцветия паслёна как цимозном, а наличие

именно двух боковых осей замещения относит его к дихазии (Рис. 3). Такой же вариант соцветия описывает Т.В. Кузнецова и др. (1992) у близкого родственника *S. dulcamara* – *S. tuberosum* L. Цветки в таком дихазии терминальные, а боковые ветви представляют собой завитки.

В нашем случае речь идет о сложном неравнобоком дихазии, в котором обычно в одну сторону формируется одна ветвь, в другую – две-три (Рис. 3б). Основной же вопрос состоит в том, чем представлены его боковые оси. На первый взгляд это монохазий-завиток, как в случае с *S. tuberosum*, у которого цветки занимают терминальное положение.

Однако, рассматривая более ранние стадии развития соцветия паслёна, мы обнаружили бугорки на границе вегетативного участка и генеративного (Рис. 4). Такие бугорки могли возникнуть в процессе редукции кроющего листа, в пазухе которого – цветок. Расположение проводящих тканей на продольном срезе (Рис. 4в) подтверждает, что цветок занимает пазушное положение. Следовательно, монохазиями боковые оси назвать нельзя.

Рассматривая процесс развития боковой оси, предполагаем, что после того, как снимается апикальное доминирование, из пазушных почек развивается в одну сторону цветок, в другую – ось второго порядка, которая в дальнейшем даёт начало новому цветку и оси следующего порядка (Рис. 5). Боковая ось соцветия ветвится обычно до 6 порядка.

С позиции физиономического подхода соцветие паслёна характеризуется как псевдолатеральное и эбрактеозное с пазушными цветками в составе парциальных соцветий. Согласно ритмологическому подходу соцветие *S. dulcamara* – сложный неравнобокий дихазий, боковые оси которого типологически представляют собой монохазии, а формально – неравнобокие дихазии.

Принимая во внимание типологический подход W. TROLL (1964, 1969), соцветие паслёна представляет собой синфлоресценцию, основным флоральным

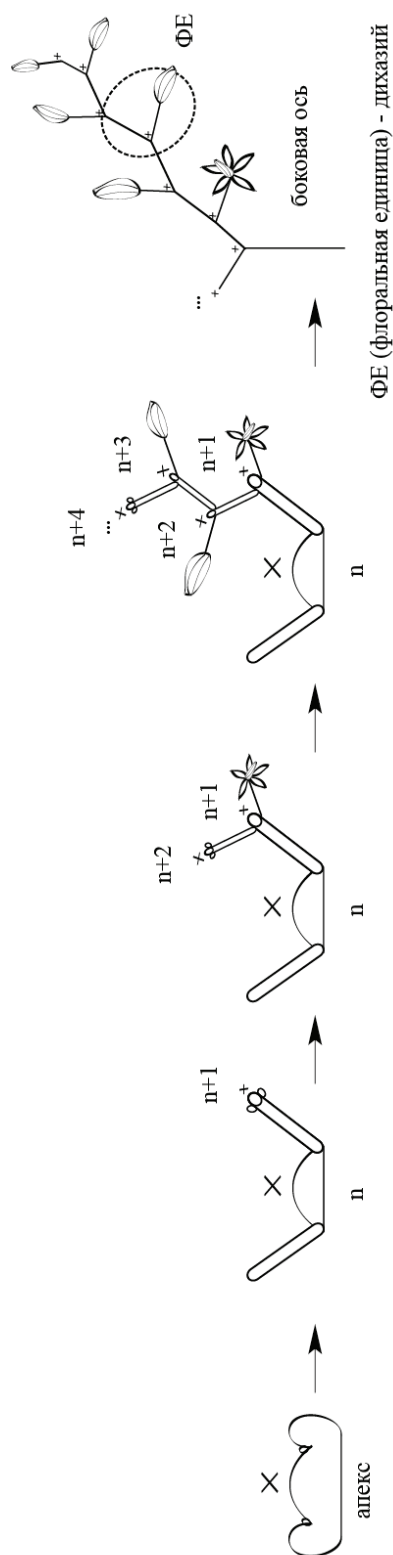


Рис. 5. Формирование боковой оси. Пояснения в тексте.
Fig. 5. Formation of the lateral axis. See explanations in text.

элементом которой является дихазий. Так как соцветие *S. dulcamara* открытое, синфлоресценция полителическая.

Заключение

Следовательно, с морфологической точки зрения, соцветие паслёна сладко-горького представляет собой псевдолатеральное образование – сложный дихазий. С позиций W. TROLL (1964, 1969) с последующими дополнениями (Кузнецова 1985; Кузнецова и др. 1991, 1992; Фёдорова 2006) это эбрактеозная полителическая синфлоресценция с 3-4 боковыми осями с акропетальным зацветанием.

Цитируемые источники

- АВETИСЯН В.Е.** 1987. Сем. 1. Solanaceae, пасленовые. В кн.: Тахтаджян А.Л. (ред.), Флора Армении. Т. 8: 166–186. Изд-во Армянской АН ССР, Ереван.
- ВАСИЛЬЕВА А.Н.** 1985. Сем. СХ. Пасленовые – Solanaceae Hall. В кн.: Павлов Н.В. (ред.), Флора Казахстана. Т. 8: 3–24. Наука, Алма-Ата.
- ВИСЮЛИНА О.Д.** 1960. Родина СХХIV. Пасльонові – Solanaceae. У кн.: Котов М.И. (ред.), Флора УРСР. Т. 9: 364–404. Вид-во Української АН ССР, Київ.
- ИМС А.** 1964. Морфология цветковых растений. Мир, Москва.
- КОНДОРСКАЯ В.Р.** 1983. О соцветиях рода *Cheporodium* L. Бюл. МОИП. Отд. биологии 88 (1): 81–92.
- КУЗНЕЦОВА Т.В.** 1985. Методы исследования соцветия. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля. Бюл. МОИП. Отд. биологии 90 (3): 62–72.
- КУЗНЕЦОВА Т.В., ПРЯХИНА Н.И., ЯКОВЛЕВ Г.П.** 1991. Соцветие. Морфология и классификация. Изд-во хим.-фарм. ин-та, Ленинград.
- КУЗНЕЦОВА Т.В., ПРЯХИНА Н.И., ЯКОВЛЕВ Г.П.** 1992. Соцветия: морфологическая классификация. Изд-во хим.-фарм. ин-та, Санкт-Петербург.
- МАЕВСКИЙ П.Ф.** 1961. Осенняя флора средней полосы европейской части СССР. Учпедгиз, Москва.
- НУРАЛИЕВ М.С.** 2012. Разнообразие соцветий в Азиатской группе рода *Schefflera* (Araliaceae): эволюция и биологическое значение. Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения (Мат-лы международной научной конференции, посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета, г. Тверь, 21-24 ноября 2012): 198–199.
- ПОЯРКОВА А.И.** 1981. Сем. 141. Solanaceae Juss. – Паслёновые. В кн.: Фёдоров А.А. (ред.), Флора Европейской части СССР. Т. 5: 179–201. Наука, Ленинград.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г.** 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Советская наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВ И. Г.** 1954. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Докл. совещ. по стационарному геобот. исслед.: 145–159.
- СЫРЕЙЩИКОВ Д.П.** 1910. Иллюстрированная флора Московской губернии. Т. 3: 116–122. Типо-литография Т-а В. Чичерин, Москва.
- ТОМИН М.П.** 1955. Семейство 105. Пасленовые – Solanaceae Pers. В кн.: Шишкин Б.К. (ред.), Флора БССР. Т. 4: 318–344. Изд-во Белорусской АН ССР, Минск.
- ФЕДОРОВА Т.А.** 2006. Летняя учебно-полевая практика по ботанике. Морфология соцветий. Ч. 4: 98. Изд-во каф. высш. раст. биол. ф-та Московского ун-та, Москва.
- LINNAEI C.** 1783. Philosophia botanica. J. Thome, Viennae.
- TROLL W.** 1964. Die Infloreszenzen. В. I. Gustav Fischer verlag, Jena.
- TROLL W.** 1969. Die Infloreszenze. В. II, Т. 1. Gustav Fischer verlag, Jena.
- WEBERLING F.** 1981. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart.

FLOWERLOCATION IN SOLANUM DULCAMARA L. (SOLANACEAE)

IRINA ZHURAVLYEVA

Abstract. The morphology of inflorescence of *Solanum dulcamara* is studied. Pseudolateral location of inflorescence relatively to plant body is set, the absence of bracteae and the sympodial type of growing of branches are found out. From W. Troll point of view the inflorescence of nightshade is defined as the polytelica synflorescence – complex dichasium.

Key words: *Solanum dulcamara*, inflorescence, dichasium, ebracteosa inflorescentia, lateral axis, synflorescence, polytelic synflorescence