

УДК 582.717.4

И.М. КОКШЕЕВА, Д.В. НЕХАЙЧЕНКО, С.П. ТВОРОГОВ

Структурные особенности соцветия *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc.

Представлены результаты исследования структуры соцветия гортензии черешчатой в условиях интродукции на юге Приморского края. Изучены особенности структуры и формирования соцветий для понимания природы их изменчивости. Установлено, что соцветие имеет модульную структуру, состоящую из пяти блоков. Выделено три вида блоков дублирующихся элементов: I – плейотирс, II – тирс, III – сложный дихазий. Доказано, что формирование общей структуры соцветия происходит путем дублирования структурных элементов параллельно в каждом из блоков. Недоразвитие структуры происходит подобным образом. В целом сложное соцветие гортензии является составным и характеризуется как щитковидный плейотирс. Понимание порядка формирования структуры соцветия позволяет правильно выбирать цветки для успешной селекционной работы.

Ключевые слова: гортензия, соцветие, система цветущих побегов, плейотирс, тирс, дихазий.

Structural features of inflorescence *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc. I.M. KOKSHEEVA, D.V. NEKHAYCHENKO, S.P. TVOROGOV (Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Vladivostok).

Research results of inflorescence structure of a climbing hydrangea (*Hydrangea petiolaris*) in the conditions of introduction in the south of Primorsky Krai are presented. Features of structure and formation of inflorescences for understanding the nature of their variability are studied. It is established that the inflorescence has a modular structure consisting of five blocks. Three types of blocks of duplicated elements are distinguished: I – pleiothyrs, II – thyrs, III – compound dichasium. It is proved that formation of the general structure of inflorescence occurs by duplication of the structural elements in parallel in each of blocks. Underdevelopment of the structure occurs in a similar way. Overall, the complex inflorescence of *Hydrangea* is composite and is characterized as corymbose pleiothyrs. Understanding of an order of formation of structure of an inflorescence allows making a correct choice of flowers for successful selection work.

Key words: *Hydrangea*, inflorescence, flowering shoots system, pleiothyrs, thyrs, dichasium.

Гортензия черешчатая *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc. – деревянистая лиана, прикрепляющаяся к коре деревьев многочисленными корешками-присосками, из семейства гортезиевых (Hydrangeaceae Dumort.). В естественных условиях она произрастает в Японии (острова Хонсю, Кюсю и Хоккайдо), на п-ове Корея (острова Уллындо и Чеджу), в восточных Гималаях северной Индии, в восточном и центральном Китае [12]. В России ее ареал ограничен Курильскими островами (Шикотан, Кунашир, Итуруп, Уруп) и о-вом Сахалин [3].

Гортензии известны своей декоративностью благодаря многообразию форм и размеров соцветий, в связи с чем широко используются в ландшафтном дизайне во всем мире. Для юга Дальнего Востока гортензия черешчатая сравнительно молодая и мало изученная культура, поэтому редко используется в озеленении. Кроме крупных размеров и щитковидной формы соцветий гортензия черешчатая особенно привлекательна как лиана.

Важнейшим показателем успешности интродукции видов в новых климатических условиях являются цветение и плодоношение. На юге Приморского края гортензия

*КОКШЕЕВА Инна Михайловна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, НЕХАЙЧЕНКО Дарья Владимировна – инженер-исследователь, ТВОРОГОВ Сергей Павлович – инженер-исследователь (Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток). *E-mail: koksheeva@yandex.ru

черешчатая регулярно цветет, однако качество плодов в структуре соцветия различается. Структура и размеры соцветий гортензии зависят от климатических условий в период их заложения. В определенной стадии формирования структуры соцветий низкие температуры ограничивают ее развитие [9, 14]. Поэтому при различных климатических условиях структура соцветия внешне может различаться и быть недоразвитой. В связи с этим возникает множество вопросов, связанных с характеристикой соцветий.

Структура соцветий гортензии характеризуется по-разному: цимы [8], щиток [6, 13], «цимозные, щитковидные, метельчатые» [1], тирс [10], плейохазий [14], дендрически разветвленная система, конечные кластеры которой соответствуют модификации простого дихазия [12]. Таким образом, морфологическая характеристика соцветий гортензии имеет различные трактовки, которые недостаточно отражают ее структуру в реальности.

Цель данной работы – изучить особенности структуры и формирования соцветий гортензии черешчатой для понимания природы ее изменчивости.

Материалы и методы

В качестве модельного объекта использовали 30 соцветий гортензии черешчатой из коллекции открытого грунта Ботанического сада-института ДВО РАН за 2014–2016 гг. (рис. 1).

Структуру соцветий изучали и описывали в три этапа. На первом этапе проводили полную расшифровку основной структуры соцветия. Характер соподчинения осей всех порядков ветвления определяли исходя из филлотаксиса генеративных и репродуктивных побегов, углов дивергенции и длины междоузлий [4]. В структуре соцветия все боковые ответвления на главной оси рассматривали как боковые оси первого порядка ветвления. На осях первого порядка выделяли оси второго, третьего и последующих порядков ветвления. Число ярусов на главной оси соцветия и порядков ветвления боковых осей



Рис. 1. Общий вид растения гортензии черешчатой

учитывали по количеству супротивно или поочередно расположенных осей. Под ярусом подразумевали пару супротивно или поочередно расположенных боковых осей, имеющих угол дивергенции, равный 180° . Порядок ярусов устанавливали в акропетальном направлении, т.е. нижний ярус рассматривали как первый. Подобную структуру ярусов выделяли и на боковых осях соцветия. В итоге составляли полную схему ветвления соцветия. На втором этапе анализировали полученную схему и выделяли в ней блоки дублирующихся элементов. На третьем этапе рассматривали особенности строения отдельных блоков и их изменчивость в структуре соцветия.

Результаты и обсуждение

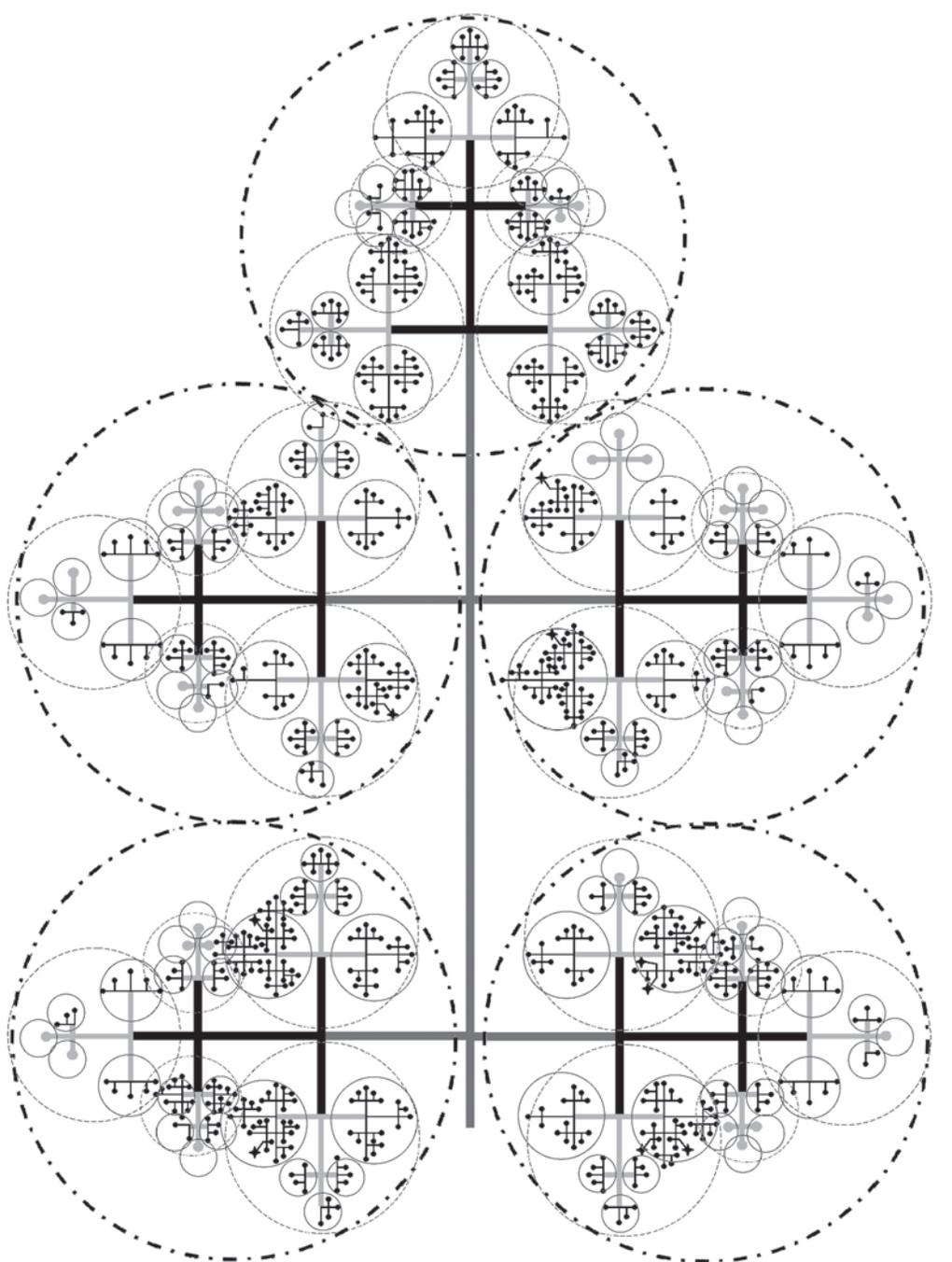
При описании соцветий часто возникают проблемы, связанные с терминологией и множеством радикально расходящихся определений, предполагающих разную степень детализации объекта. Причиной этого является субъективный выбор различными авторами критериев для анализа и использование различных подходов. При характеристике общего вида соцветия используют физиономический подход, основанный на ассоциации соцветий с общеизвестными предметами [11], а для описания структуры соцветия – типологический, основанный на закономерностях расположения цветonoсных осей [13].

В основном для описания соцветий используют физиономический подход, в рамках которого соцветие гортензии черешчатой характеризуется как щитковидное. В данной работе использован типологический подход, который позволяет описать реальную структуру сложного соцветия гортензии черешчатой, выделить в ней блоки дублирующихся элементов и объяснить причины изменчивости структуры.

Известно, что при переходе побега из вегетативной части в репродуктивную происходит замещение одних элементов другими [5]. В частности, у гортензии черешчатой листья имеют накрест супротивное расположение, которое сохраняется у прилистников и боковых осей соцветия. Такое расположение элементов послужило основой для выделения ярусов и порядков ветвления в структуре соцветия.

Анализ структуры соцветий показал, что на основной оси формируется в среднем семь ярусов. Каждый ярус образован двумя супротивно расположенными боковыми осями первого порядка. Длина междоузлий, а также размер прицветников на основной и боковых осях уменьшаются от основания к верхушке. При этом длина боковых осей первого порядка ветвления, а также степень их ветвления увеличиваются от верхушки к основанию. Кроме того, боковые оси двух нижних ярусов имеют в среднем до восьми порядков ветвления (рис. 2). Размеры соцветия могут варьировать от 3 до 5 см ($4,0 \pm 0,6$) в диаметре и от 12 до 20 см ($17,3 \pm 2,6$) в высоту. В среднем в соцветии насчитывается около 800 цветков. Число цветков на основной и боковых осях сокращается от основания к верхушке. По наличию и характеру прицветных листьев соцветие гортензии черешчатой фрондулозно-брактеозное, т.е. имеет зеленые верхушечные листья меньших размеров в основании соцветия и видоизмененные листья – брактей (прицветники) в более мелких блоках [2].

Анализ схемы соцветия гортензии черешчатой показал, что общая структура соцветия состоит из пяти блоков (плейотирсов), один из которых занимает терминальное положение, а две пары боковых блоков расположены ниже, накрест супротивно (рис. 2). Каждый блок плейотирса, в свою очередь, также образован пятью элементами (тирсами), расположенными сходным образом. Тирс образован пятью сложными дихазиями различной модификации, при этом разветвленность его боковых осей от верхушки к основанию увеличивается (рис. 2). Сложный дихазий чаще всего имеет структуру смешанного типа, в которой одна из его боковых осей может либо редуцироваться, либо быть представлена одиночным цветком, монохазием, дихазием, сложным дихазием, а вторая ось представлена каким-либо другим вариантом из вышеперечисленных (рис. 3).



Блоки дублирующихся элементов

- Плейотирс
- Тирс
- Сложный дихазий

Порядки формирования структуры

- I порядок
- II порядок
- III порядок

Рис. 2. Общая схема структуры соцветия гортензии черешчатой

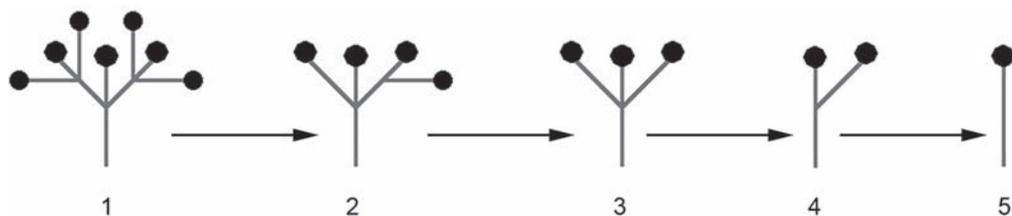


Рис. 3. Схема редукции сложного дихазия: 1 – сложный дихазий, 2 – редуцированный сложный дихазий, 3 – дихазий, 4 – монохазий, 5 – одиночный цветок

Таким образом, в соцветии гортензии черешчатой можно выделить три вида блоков дублирующихся элементов: I – плейотирс, II – тирс, III – сложный дихазий. Как правило, при классификации сложных соцветий ограничиваются терминами «тирс» и «метелка». Наше исследование показало, что в соцветии гортензии черешчатой структура тирса дублируется несколько раз. Поэтому согласно онтогенетической концепции [7] структуру соцветия гортензии черешчатой стоит рассматривать не как сложное соцветие, а как систему цветущих побегов, или составное сложное соцветие – щитковидный плейотирс, состоящий из пяти блоков – плейотирсов. Эти пять основных блоков закладываются на начальных этапах онтогенеза, и последующее развитие общей структуры соцветия происходит уже параллельно в каждом из них по типу дихазия [9, 14]. Подтверждением того, что структура составного сложного соцветия образована пятью блоками, также является порядок распускания цветков в соцветии. Наши наблюдения показали, что цветение начинается с одновременного распускания терминальных цветков в каждом из пяти блоков и продолжается параллельным распусканием цветков второго, третьего и последующих порядков ветвления.

На фоне взаимодействия генотипа с условиями среды структура плейотирса может быть развита в большей или меньшей степени. При этом терминальный блок плейотирса имеет меньше порядков ветвления, что обусловлено его центральным положением и ограничением со всех сторон четырьмя боковыми плейотирсами. Изменение общей структуры соцветия происходит параллельно в каждом из пяти элементов, образованных блоками разного уровня организации за счет сокращения или увеличения числа порядков ветвления осей. В результате недоразвития в каждом из блоков плейотирс может остановиться в развитии на стадии тирса. Тирс, в свою очередь, также может быть недоразвит, но структура из пяти элементов в соцветии сохраняется всегда. Все это приводит к полиморфизму соцветий в пределах одного вида в зависимости от условий произрастания растения. Следует отметить, что структура соцветия гортензии черешчатой более развита в условиях интродукции на юге Приморского края в сравнении со структурой соцветия образцов, полученных из естественных условий произрастания с о-ва Сахалин.

Заключение

Результаты исследования показали, что соцветие гортензии черешчатой – щитковидный плейотирс имеет модульную структуру и сочетает в себе все характеристики, предложенные ранее. Установлено, что в структуре составного сложного соцветия всегда выделяется пять блоков. Доказано, что формирование общей структуры соцветия происходит путем дублирования структурных элементов параллельно в каждом из пяти блоков. При неблагоприятных условиях в период формирования структуры соцветия недоразвитие происходит по тому же принципу – путем сокращения числа дублирования отдельных элементов. Знание особенностей развития соцветия гортензии позволяет нам объяснить, как происходит изменение в его структуре и чем обусловлено различие качества плодов в нем. Поскольку цветки, которые первыми закладываются в общей структуре соцветия,

более сформированы, из них образуются качественные плоды. Полученные данные о порядке формирования структуры соцветия и его влияния на качество плодов представляют особый интерес для селекционной работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с.
2. Фёдоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с.
3. Харкевич С.С. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.: Наука, 1985–1996.
4. Anastcio F., Prusinkiewicz P., Sousa M.C. Sketch-based parameterization of l-systems using illustration-inspired construction lines. Canada: University of Calgary, 2008.
5. Bentham G. Handbook of the British flora: Description of the flowering plants and fern. L.: Reeve, 1918. 655 p.
6. Bertrand H. Identification of *Hydrangea macrophylla* // Acta Horticultura. 1992. Vol. 320. P. 209–212. (Ser. Cultivars).
7. Claßen-Bockhoff R., Bull-Hereñu K. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity // Ann. Bot. 2013. Vol. 112. P. 1523–1542.
8. Engler A. *Hydrangea* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1891. Vol. 3, N 2a. P. 74–76.
9. Galopin G., Codarin S., Viemont J.D., Morel P. Architectural development of inflorescence in *Hydrangea macrophylla* cv. *Hermann Dienemann* // HortScience. 2008. Vol. 43, N 2. P. 361–365.
10. Kühlen H. Zur morphologie und anatomie der gattung *Hydrangea* // Die Hortensien. Aachen: Verlag Deutsche Gartnerborse, 1956. P. 36–47.
11. Linnaeus C. Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figures aeneis. Stockholmiae: Apud Godoff. Kiesewetter, 1751. 362 p.
12. McClintock E. A monograph of the genus *Hydrangea* // Proc. California Acad. Sci. 1957. Vol. 29. P. 147–256.
13. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena, 1969. 630 p.
14. Wisniewska E., Zawadzka Z. Przebieg Kształtowania się kwiatostanu u *Hydrangea macrophylla* Ser. cv. *Altona* // Acta Agrobotanica. 1962. Vol. 11. P. 157–165.