

МІСЦЕ РОДУ *CELTIS* L. В СИСТЕМІ КВІТКОВИХ РОСЛИН

Проведено літературний аналіз щодо місця знаходження роду *Celtis* в системі квіткових рослин з використанням в якості критеріїв ідентифікації таких морфологічних ознак як будова квітки, листків, пилкових зерен, плодів, зародків, а також за основним хромосомним числом. Обґрунтовано рішення притримуватися філогенетичної системи запропонованої в 2009 році А.Л. Тахтаджяном, де рід *Celtis* відноситься до підродини *Celtidoideae* родини *Ulmaceae* порядку *Urticales* класу *Magnoliopsida* відділу *Magnoliophyta*.

Вступ

Нині в науковому світі існує понад 50 філогенетичних систем, але загальноприйнятої немає, тому що її побудова зумовлена складністю еволюційного процесу, різноманітністю форм квіткових рослин та численними випадками регресивної еволюції. В Україні, як і в багатьох інших країнах, визнана філогенетична система вищих рослин російського ботаніка А. Л. Тахтаджяна [13].

Важливо відмітити, що з розвитком природничих наук відкриваються нові знання, і як наслідок в системі роду *Celtis* також відбуваються деякі зміни. Тому ми вважаємо за доцільне висвітлення сучасного стану системи роду *Celtis*.

Матеріали та методика досліджень.

Аналізуючи дані літературних джерел щодо місця знаходження роду *Celtis* в системі квіткових рослин, ми провели ідентифікацію цього роду за допомогою групи морфологічних ознак, з врахуванням результатів останніх досліджень з молекулярної біології [17, 20, 21, 22].

Результати досліджень та їх обговорення.

За дослідженнями ряду авторів каркас (*Celtis*) — рід дерев або кущів, які належать до відділу *Magnoliophyta* (*Angiospermae*), класу *Magnoliopsida* (*Dicotyledoneae*), підкласу *Hamamelididae*, надпорядку *Hamamelidanae*, порядку *Urticales*, родини *Ulmaceae*, підродини *Celtidoideae* [1, 9, 10, 11, 12, 23].

Проте А. Л. Тахтаджян вказує, що порядок *Urticales* (родини *Ulmaceae* (включаючи *Celtidaceae*), *Moraceae*, *Cannabaceae*, *Urticaceae*) тісно пов'язаний

з порядком *Hamamelidales* через родину *Eucotmiaceae* і може бути виведений безпосередньо від нього. Ця родина виявляє спорідненість з одного боку з *Hamamelidaceae*, з іншого — з *Ulmaceae*, з якою має схожі жилкування листків і будову квітки, суцвіття, плода, насінини і деревини [11].

Це найбільш примітивна родина порядку *Urticales*, яка об'єднує дерева і кущі з дворядно-почергово розміщеними простими, часто асиметричними, шорсткими листками. Жилкування, як правило, перисте. Прилистки служать для захисту бруньок і з розпусканням листків опадають. Квітки в цимозних суцвіттях або поодинокі і пазушні, дрібні, непримітні, анемофільні, одностатеві або рідше двостатеві. Чашолистків як правило 4–5, рідше більше (до 8), вільних або частіше більше або менше зрослих. Тичинки в бруньці прямі, в 2 колах, розміщені навпроти чашолистків і, як правило, однакової з ними кількості, пиляки розкриваються поздовжньо. Гінецей з 2 медіанних плодолистків, зав'язь верхня, одногніздна, утворена переднім плодолистком. В чоловічих квітках іноді є рудиментарний гінекей. Плід одно-насінний горішок або кістянка з тонким мезокарпієм [4, 12]. Насінина як правило без ендосперма, з прямим або зігнутих зародком.

Родина *Ulmaceae* включає дві групи деревних рослин, які відрізняються будовою квітки, пилкових зерен, плодів, зародків, анатомією листків, основним хромосомним числом тощо.

Отже, цим двом групам А. Л. Тахтаджян надає ранг підродин в'язові і каркасові [12].

Підродина каркасові — вічнозелені, напівлистопадні або листопадні дерева, рідше вічнозелені

ліани, поширені в тропіках і субтропіках всіх частин світу. Лише окремі види зростають в умовах помірного клімату.

В підродині каркасові переважають види з одноставними квітками, хоча у деяких звичайно є невеликий відсоток двостатевих квіток. В тепло-помірній зоні каркасові представлені тільки однодомними рослинами, в тропіках — і однодомними і дводомними, до того ж навіть в межах одного виду можна побачити різний ступінь диференціювання дерев за переважанням жіночих або чоловічих квіток. Серед каркасів всі переходять від однодомності до дводомності відмічені у каркасу Дюрана (*Celtis durandii*).

Чоловічі квіткі каркасових зібрані в багатоквіткові суцвіття в пазухах лусковидних листків, жіночі розміщені вище на пагоні в пазухах зелених листків, по 1–3, або в складних багатоквіткових суцвіттях.

Всі каркасові мають один тип плоду — кістянку, але її будова, розміри і форма різноманітні. Насіння каркасових звичайно кругла, зародок впоперек зігнутий, впоперек складений або скручений в спіраль; в стиглому насінні ендосперм зберігається та оточує зародок і заповнює заглиблення його складок; насіннева шкірка завжди одношарова, навколоплідник 3–4-шаровий.

Листки у більшості каркасових мають три чітко виражені базальні жилки, що наближує їх жилкування до пальчастого типу [1]

Будову пилкових зерен Л. А. Купріянова [6] пропонує використовувати як основну систематичну ознаку. Серед родин порядку *Urticales* найбільш схожі пилкові зерна родин *Urticaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae* та *Ulmaceae*. Для пилку всіх цих родин характерна особлива будова пор, а саме відсутність камер і розщеплення на шари екзینی біля пор, при цьому канали пор циліндричні або лійковидні. Деякі архаїчні риси властиві пилку найбільш бореальної в порядку *Urticales* родини *Ulmaceae*. На пилкових зернах її представників можна бачити крупну структуру тегіллума, чітко розвинений стовпчикований шар і відсутність онкусів, які є характерною особливістю пилку вітрозапильних рослин.

Морфологічні особливості пилку родини *Ulmaceae* неоднорідні, в ній розрізняють пилки типу *Ulmus* і типу *Celtis*.

Пилкові зерна типу *Ulmus* (підродина *Ulmoideae*) звичайно чотирьох-шестипорові, зрідка трипорові, радіально симетричні. Екзина товста, з ульмоїдною

скульптурою. Ексинтина рівномірно потовщена, онкуси відсутні.

Пилкові зерна типу *Celtis* (підродина *Celtidoideae*) двопорові, три- або багатопорові, радіально або білатерально симетричні. Екзина дуже тонка, скульптура або відсутня, або мілкогорбиста. Ексинтина утворює значні онкуси.

До пилкових зерен типу (*Celtis*) відноситься пилки родів: *Celtis* L., *Pteroceltis* Maxim., *Ampelocera* Klotzsch., *Trema* Lour., *Parasponia* Miq., *Aphananthe* Planchon і *Girroniera* Gaudich.

Всі ці сім родів *Celtidoideae* поширені в тропічних країнах, за виключенням роду *Celtis*, який росте в помірних та субтропічних областях північної півкулі.

Роди *Celtidoideae* мають характерний плід кістянку, м'ясисту як у *Celtis*, *Aphananthe*, *Girroniera*, та суху, з міцним ендокарпієм у решти родів.

Особливо суттєвою діагностичною ознакою *Celtidoideae* є центральне розміщення стовпця.

За багатьма ознаками підродина *Celtidoideae* має більше спільного з *Moraceae*, ніж з *Ulmaceae*. Питання про розділення *Ulmaceae* поставало раніше, ще Лінк пропонував розглядати *Celtis* в якості особливої групи, в такому ж ранзі як і *Ulmus*. Тому, Л. А. Купріянова [6] та С. К. Черепанов [16] виділяють в окрему родину каркасові (*Celtidaceae* Link) разом з родом *Chaetachme* Planchon і *Zelkova* Sprach, пилкові зерна якого різко відрізняються від пилку всіх вищезгаданих родів.

Пилкові зерна каркасових (*Celtidaceae*) можна віднести до трьох груп.

Першу групу утворюють пилкові зерна з трьома порами, позбавлені підпорових потовщень.

До другої групи відноситься двопоровий пилки зі значними підпоровими потовщеннями.

Третя група об'єднує крупні пилкові зерна, три — і багатопорові, також зі значними підпоровими потовщеннями. До цієї групи відносяться види роду *Celtis*.

Екваторіальний діаметр пилкових зерен каркасу становить від 19 до 45 м. Екзина тонка від 1,5 до 2 м. Особливо характерна наявність значних онкусів, що свідчить про пристосування до вітрозапилення.

Характерною для пилку деяких видів є наявність певної кількості трипорових пилкових зерен серед чотирьох-, п'яти- і шестипорових. Пилкові зерна південноафриканського *Celtis rhamifolia* Presl. покриті дуже товстою екзиною — 3 м товщиною,

з чітко помітним стовпчиковим шаром. Ці особливості несуть систематичний характер.

Види роду *Celtis*, поширені в більш помірних областях, мають крупніший пилок, з більшою кількістю пор [6].

В зв'язку із зональним розподілом, види роду *Celtis*, які вирощуються в помірній зоні, А. Редер [18] пропонує віднести до секції *Euceltis*, що включає 30 видів, які часто важко розрізнити. Проте, в своїй праці він наводить описи та визначник лише для 11-ти з них.

За даними А. Редера [18], А.І. Барбарича та А.Я. Хорхота [8], А.А. Качалова [3], В.Я. Заячук [2], А.І. Колесникова [4], Г.Є. Мисника [7], С.С. Харкевича [14] рід *Celtis* нараховує понад 70 видів. Дещо менше число, 60 видів, подають Л.А. Купріянова [6], А. Шрейбер [19].

Число хромосом визначено лише у шести видів роду *Celtis*: *C. australis* L. $2n=40$, *C. laevigata* Willd. $2n=20$, *C. occidentalis* L. $2n=20$, 28, *C. sinensis* Pers. $2n=20$, *C. spinosa* Spreng. $2n=22$, *C. tupalangi* Vass. $2n=40$ [15].

Важливо відмітити, що останні молекулярні дослідження показали генетичну спорідненість *Celtidaceae* та *Cannabaceae*. Тому наразі положення в системі родини *Celtidaceae* змінено, її включено в родину *Cannabaceae* [17, 20, 21, 22]. Тепер родина *Cannabaceae* включає роди: *Chaetachme*, *Girardinia*, *Aphananthe*, *Celtis*, *Pteroceltis*, *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*, *Humulus*, *Cannabis*.

Необхідність злиття цих двох родин також підтверджується результатами порівняльного вивчення перикарпія, яке показало, що *Celtidaceae* та *Cannabaceae* об'єднують не тільки генетична спорідненість, але і подібність у будові перикарпія: кісточка *Celtidaceae* подібна до внутрішньої частини перикарпія всіх коноплевих. Загальна характерна риса — наявність над ендокарпієм із дуже великих склерейд (часто макросклерейд) шару мілких лопатевидних клітин, наповнених аморфним мінеральним вмістом [5].

Висновки

Підсумовуючи наведені дані можна дійти висновків, що наразі у ботаніків немає загальноприйнятої чи єдиної системи роду *Celtis*. За свідченням аналізу літературних даних від різних авторів група видів роду каркас складають власну підродину *Celtidaceae* родини *Ulmaceae* [12], або окрему родину *Celtidaceae* порядку *Urticales* [16] в якій вони можуть

складати кілька секцій [18], або ця родина включена до родини *Cannabaceae*.

Отже, виходячи з наведеного літературного огляду визначення місця роду *Celtis* тісно пов'язане з використанням результатів окремої методики досліджень, що не виключає майбутніх змін у філогенетичній системі роду з розвитком біологічних наук.

Тому нами вирішено притримуватися філогенетичної системи запропонованої в 2009 році А.Л. Тахтаджяном [23], де рід *Celtis* відноситься до підродини *Celtidoideae* родини *Ulmaceae* порядку *Urticales* класу *Magnoliopsida* відділу *Magnoliophyta*.

Перелік посилань

1. *Жизнь растений*. В 6-ти т. / [Под ред. А.Л. Тахтаджяна]. М.: Просвещение, 1980. — (Цветковые растения). — Т. 5. Ч. 1. / — 430 с.
2. *Заячук В.Я.* Дендрология: Підручник / Заячук В.Я. — Львів: Априорі, 2008. — 656 с.: іл.
3. *Качалов А.А.* Деревья и кустарники / Качалов А.А. — М.: Лесная промышленность, 1969. — 408 с.
4. *Колесников А.И.* Декоративная дендрология / Колесников А.И. — М.: Лесная промышленность, 1974. — 700 с.
5. *Кравцова Т.И.* Строение перикарпия у представителей трибы Boehmeriaceae (Urticaceae) / Т.И. Кравцова // Бот. журн. — 2001. — Т. 86. — № 6. — С. 18–39.
6. *Куприянова Л.А.* Палинология сережкоцветных / Куприянова Л.А. — М.-Л.: Наука, 1965. — 216 с.
7. *Мисник Г.Е.* Сроки и характер цветения деревьев и кустарников / Мисник Г.Е. — К.: Наукова думка, 1976. — 392 с.
8. *Озеленение населенных мест* / Под ред. А.И. Барбарича, А.Я. Хорхота. — К.: Изд-во АА УССР, 1952. — 743 с.
9. *Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных Тахтаджян А.Л. — М.-Л.: Наука, 1964. — 236 с.
10. *Тахтаджян А.Л.* Происхождение и расселение цветковых растений / Тахтаджян А.Л. — Л.: Наука, 1970. — 1948 с.
11. *Тахтаджян А.Л.* Происхождение покрытосеменных растений / Тахтаджян А.Л. — М.: Высшая школа, 1961. — 133 с.
12. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М.-Л.: Наука, 1966. — 612 с.
13. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов / Тахтаджян А.Л. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
14. *Харкевич С.С.* Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине /

- Харкевич С.С.-К.: Наук. думка, 1966. — 302 с.
15. Болховских Э.В. Хромосомные числа цветковых растений / Э.В. Болховских., В.Г. Гриф, О.И. Захарьева и др. — Л.: Наука, 1969. — 928 с.
 16. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР / Черепанов С.К. — Л.: Наука, 1981. — 510 с.
 17. *Angiosperm Phylogeny Group (APG)*. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG 2 // *Bot. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 141. № 4. — P. 399–436.
 18. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and Shrubs Hardy in North America / Rehder A. — New York: The Macmillan company, 1949, — 995 p.
 19. *Schreiber A.* Familie Ulmaceae // G. Hegi. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. — Berlin; Hamburg: Paul Parey Verlag, 1981. — В. 3., т. 1. — P. 245–268.
 20. *Soltis D. E., Soltis P. S., Chase M. W., Mort M., Albach D., Zanis V., Savolainen V., Hahn W., Hoot S., Fay S., Axtell M., Swensen S., Nixon R., Farris J.* Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18s rDNA, rbcL, and atpB sequences // *Bot. J. Linn. Soc.* 2000. — Vol. 133. — P. 381–461.
 21. *Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K., Chase M. W.* Phylogeny and evolution of Angiosperms. Sunderland. — 2005. — 562 p.
 22. *Sytsma K. J., Morawetz J., Pires J. C.* et al. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on rbcL, trnL-F, ndhF sequences // *Amer. J. Bot.* 2002. — Vol. 89. № 9. — P. 1531–1546.
 23. *Takhtajan A.* Flowering Plants. Second Edition. Springer Science + Busines Media B. V. 2009. — 871 p.

Рекомендує до друку
А.А. Куземко

МЕСТО РОДА *CELTIS* L. В СИСТЕМЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Ю. О. Румянков

Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАН Украины

Проведен литературный анализ положения рода *Celtis* в системе с использованием в качестве критериев идентификации таких морфологических признаков как строение цветка, листьев, пыльцы, плодов, зародков, а также хромосомного числа. Обосновано решение придерживаться филогенетической системы, предложенной в 2009 году А.Л. Тахтаджяном, где род *Celtis* относится к подсемейству *Celtidoideae* семейства *Ulmaceae* порядка *Urticales* класса *Magnoliopsida* отдела *Magnoliophyta*.

PLACE OF THE *CELTIS* L. GENUS IN THE SYSTEM OF FLOWERING PLANTS

Yu. O. Romyankov

National dendrological park "Sofievka" NAS of Ukraine

The literary analysis of the *Celtis* genus in the system of flowering plants with the usage of such morphological characteristic as building of a flower, leaves, pollen, carps, embryos and also chromosomal number was made.

It was decided to follow the phylogenetic system, suggested by Takhtajan in 2009, according to which the *Celtis* genus belongs to the subfamily *Celtidoideae*, family *Ulmaceae*, order *Urticales*, class *Magnoliopsida*, division *Magnoliophyta*.