

УДК 582.42/47(597)

Л.В. Орлова
Л.В. Аверьянов

L. Orlova
L. Averyanov

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *DUCAMPOPINUS KREMPFII* (PINACEAE)

ON THE TAXONOMICAL POSITION OF *DUCAMPOPINUS KREMPFII* (PINACEAE)

Оригинальные исследования морфологии и анатомии *Ducampopinus krempfii*, а также анализ имеющихся литературных данных подтверждают обоснованность выделения этого таксона в ранге самостоятельного монотипного рода. Обсуждаются вопросы родственных отношений, филогении и диагностические отличительные морфологические и анатомические признаки сосны Кремпфа и близких родов сем. Pinaceae. Приводятся новейшие данные по таксономии, распространению, экологии и условиям обитания этого растения, заслуживающего первоочередной охраны.

В ходе проводимой нами таксономической ревизии рода *Pinus* L. (Орлова, 2000, 2001а, 2001б, 2001в, 2003) мы встретились с рядом проблем, касающихся систематики и филогении двух его главных подродов – *Pinus* и *Strobus* (D. Don) Lemm., – а также выяснения систематического положения сосны Кремпфа (*Ducampopinus krempfii* (Lecomte) A. Chev.), редкого хвойного, эндемичного для горных районов южного Вьетнама.

Впервые это необычное растение было описано Лecomтом (Lecomte, 1921) как новый вид сосны – *Pinus krempfii* – по сборам Кремпфа из Аннама (предположительно центральной части южного Вьетнама). Автор вида в первоописании обращает внимание на следующие особенности нового вида: листья 3–4 см дл., 2 мм шир., 0, 4 мм толщ., в числе двух на брахибласте, узколанцетные, линейные, сплюснутые, по краям мелкопильчатые, смоляные каналы в числе 2 на адаксиальной и 6 – на абаксиальной стороне листа; влагалище брахибласта отсутствует. Стробилы 4–5 см дл., 3.5–4 см диам., б.м. раскрытые, с ножкой 7–8 мм дл., яйцевидные; их чешуи жесткие, деревянистые, ромбические, 1.5–2 см дл., 1 см шир., с толстой верхушкой и дорсальным пупком. Семена крылатковидные, около 7 мм дл., 2 мм шир., с продолговатым крылом. В 1944 г. Шевалье (Chevalier, 1944), принимая во внимание довольно необычные для сосен признаки этого растения, выделил его в особый род *Ducampopinus krempfii* (Lecomte) A. Chev.

В литературе можно встретить различную трактовку *D. krempfii*. Некоторые авторы принимают его в ранге вида *Pinus krempfii*, помещая при этом в различные подсекции секции *Parrya* Mayr (подрод *Strobus*): *Balfourianae* (Pilger, 1926; Burgh, 1973), *Gerardiana* (Wang et al., 1999; Ickert-Bond, 2000), монотипную подсекцию *Krempfianae* (Klaus, 1980) или включая в состав подсекции *Strobi* секции *Strobus* (Liston et al., 1999). Другие авторы придают изучаемому таксону более высокий ранг, рассматривая его в ранге подрода – subgen. *Ducampopinus* (Chevalier) Ferre ex Little & Critchfield (Ferre, 1953; Gaussen, 1960; Critchfield,

Little, 1966) или как отдельный род *Ducampopinus* (Ferre, 1948; Buchholz, 1951; Тахтаджян, 1956; Будкевич, 1958; Бобров, 1983; Landry, 1994).

Ферре (Ferre, 1948) на основании исследования Шевалье (Chevalier, 1944) и своих данных по изучению анатомического строения листьев, чешуек и молодых побегов *Ducampopinus krempfii* считает обоснованным выделение этого растения в ранге особого рода. Однако позднее она пишет, что описание этой сосны в ранге самостоятельного рода было, возможно, преждевременным вследствие недостаточности имеющихся в распоряжении данных, и упоминает при этом значительную вариабельность в размерах ее хвоинок (Ferre, 1953). Ферре предлагает пересмотреть классификацию рода *Pinus*, что даст возможность поднять в разряд подродов многие группы сосен, известные как секции (Ferre, 1953). В этом случае *Ducampopinus*, имеющий черты, присущие роду *Pinus*, может занять соответствующее ему место. Так, согласно Ферре, род *Pinus* должен быть разбит на 4 подрода: *Diplopinus*, *Cembrapinus*, *Paracembrapinus* и *Ducampopinus*. При этом Ферре (Ferre, 1948) указывает на тесную связь *Pinus krempfii* с *Pseudolarix* и *Keteleeria*, а Госсен (Gaussen, 1960) даже считает его третичным гибридом того или другого с *Pinus*.

Бухгольц (Buchholz, 1951) и Будкевич (1958), детально изучившие анатомию древесины этой плосколистной сосны, пришли к выводу о необходимости рассматривать ее в ранге самостоятельного рода. Согласно Бухгольцу (Buchholz, 1951), по строению древесины *Ducampopinus* очень близок к роду *Pinus*, но отличается от него наличием древесинной паренхимы, а также отсутствием лучевых трахеид и горизонтальных смоляных ходов. Помимо *Pinus* автор отметил также близость *Ducampopinus* к родам *Keteleeria* и *Pseudolarix*. Следует подчеркнуть, что наряду с признаками анатомии древесины, Бухгольц в своей работе детально касается морфологии вегетативных органов и анатомии листьев этого растения, что делает его вывод о рассмотрении в качестве самостоятельного рода особенно ценным. Будкевич (1958) также считает *Ducampopinus* близким к роду *Pinus*, отличающимся от последнего двумя важными признаками строения древесины – наличием древесинной паренхимы и таксоидной поровостью полей перекреста. Для всех сосен характерны простые поры на полях перекреста – или крупные (так называемые оконцовые), или мелкие, по нескольку на поле (пиноидные). Будкевич считает наличие у плосколистной сосны окаймленных пор на полях перекреста, так же как и наличие древесинной паренхимы, примитивными признаками.

Более поздние исследования древесины (Mirov, 1967), однако, показали, что и лучевые трахеиды, и горизонтальные смоляные каналы присутствуют в древесине *Pinus krempfii*. Bailey, кроме того, считает мнение о присутствии древесинной паренхимы у *P. krempfii* (Buchholz, 1951; Будкевич, 1958) ошибочным. Принимая во внимание присутствие единственного сосудистого пучка в хвоинках и встречаемость кристаллов оксалата кальция во флоэме и коре ствола, Байли относит сосну Кремпфа к подроду *Haploxylon*.

Монограф рода *Pinus* Миров (Mirov, 1967) предположил, что *P. krempfii*,

возможно, является промежуточным звеном между родом *Pinus* и другими хвойными семейства. В этой работе он выражает надежду, что дальнейшие исследования позволят найти некоторые другие признаки для выявления систематического положения этого редкого растения и решения связанных вопросов филогении семейства хвойных в целом.

По мнению известного отечественного монографа хвойных, Е.Г. Боброва (1983), этот таксон относится к “особому, ныне монотипному и вымирающему роду. Морфологически род *Ducampopinus* настолько своеобразен, что генезис его следует отнести к докайнозойскому времени” (с. 862). В этой же работе Бобров указывает на очень интересное устное сообщение специалистов по мезозойским флорам В.А. Самылиной и Г.В. Делле (БИН РАН, лаб. Палеоботаники) о том, что отпечатки подобных листьев в мезозойских флорах очень широко распространены, и все специалисты относят их к формальному орган-роду *Pityophyllum* Nath., массово распространенному на северо-востоке Сибири.

Ископаемый формальный орган-род *Pityophyllum* был описан Натхорстом (Nathorst, 1897) по очень разнородному морфологическому материалу и включает, по мнению палеоботаника Сьюарда (Seward, 1919), образцы, принадлежащие к нескольким семействам хвойных. Из описанных видов *Pityophyllum* (*P. crassicoatum* Wesley, *P. lindstromi* Nath., *P. staratschini* Nath., *P. nordenskioldi* Heer и др.) к современному *Ducampopinus*, на наш взгляд, может быть наиболее близок *Pityophyllum* (*Pityocladus*) *longifolius* Moller (Seward, 1919, fig. 775). Образец этого ископаемого растения, описанного из нижнего мезозоя юга Скандинавии (“Rhaetic rocks of Scania”) представлен отпечатком покрытого чешуевидными листьями укороченного побега с сидящими на нем 8 сильно уплощенными, тонкими и довольно широкими (до 5 мм шир.) листьями (рис. 1). Каждый из листьев постепенно сужен к верхушке и имеет отчетливую среднюю жилку. Согласно указанию Сьюарда, подобные отпечатки листьев приводятся из нижнеюрских отложений Борнхольма, юрских – Туркестана и южной России, а также Орегона и о-ва Шпицберген. Однако все они являются отпечатками одиночных листьев, в то время как образец, показанный на рисунке Сьюарда, представлен целым укороченным побегом с уплощенными хвоинками и наиболее близок поэтому к 2-хвоинковым брахибластам *Ducampopinus*. Джефффри (Jeffrey, 1908) обнаружил ископаемые остатки хвойного с уплощенными листьями, подобного *Ducampopinus*, в среднемеловых отложениях (Raritan, Upper Potomac, Staten Island, New York).

Как видно из приведенного выше обзора литературы, посвященного изучаемой нами проблеме, несмотря на различные взгляды относительно систематического положения рода *Ducampopinus*, большинство авторов придерживаются мнения о существующем очень близком родстве между этим таксоном и *Pinus*, а также *Keteleeria* и *Pseudolarix*. Во многих работах указывается на то, что этот интересный реликтовый узкоэндемичный вид заслуживает дальнейшего углубленного изучения для решения многих вопросов филогении и систематики сем. Pinaceae. В связи с этим нами была предпринята попытка провести сравни-

тельное морфологическое исследование *Ducampopinus* и близких ему родов *Pinus*, *Keteleeria*, *Pseudolarix* и некоторых других. Исследование было проведено на базе Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE).

Согласно литературным данным, от остальных видов *Pinus* это необычное растение отличают сильно уплощенные хвоинки, достигающие 5 мм в ширину (Lecomte, 1921, 1923, 1924; Buchholz, 1951; Rollet, 1955) и имеющие серповидную форму поперечного сечения (Buchholz, 1951), встречаемость ювенильных листьев (Ickert-Bond, 2000), рано опадающие влагалища брахибластов (Buchholz, 1951; Rollet, 1955), гипостоматные листья (устьица только на абаксиальной поверхности, как у рода *Abies*), в то время как у всех видов рода *Pinus* листья эпистоматные (устьица только на адаксиальных поверхностях) или амфистоматные (устьица на всех поверхностях) и отсутствие лучевых трахеид (Buchholz, 1951; Rollet, 1955; Hudson, 1980; Farjon, Styles, 1997, Ickert-Bond, 1997).

Наши исследования подтверждают, что данный таксон, несомненно, очень близок к роду *Pinus*. Зрелые шишки *Ducampopinus* около 6 см дл., 2.5–4.5 см толщ., яйцевидно-конические (рис. 2). Как и у всех видов *Pinus*, частично срос-



Рис. 1. *Pityocladus longifolius* из нижнего мезозоя Скандинавии (из Seward, 1919, fig. 775), растение, которое могло быть близко к современному роду *Ducampopinus*.

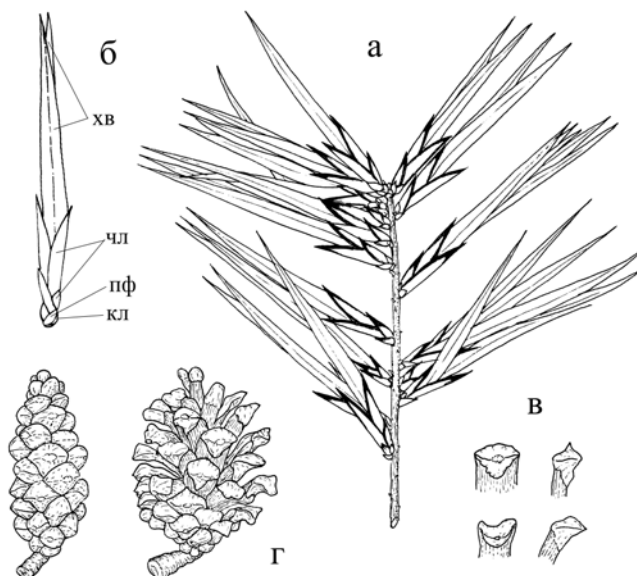
а. Укороченный побег, покрытый чешуями и несущий 8 листьев. **б.** Увеличенный фрагмент пластинки листа.

шиеся семенные и очень маленькие, почти незаметные кроющиеся чешуи (условно это образование называют обобщенно “семенной чешуей”) образуют у верхушки особую расширенную и утолщенную структуру – апофиз (арофизис) с центральным пупком (umbo). Апофизы семенных чешуй довольно толстые, по верхнему краю волнистые, кофейно-коричневые. Наряду с отдельными признаками строения зрелой шишки, имеется также сходство по некоторым признакам вегетативных органов – наличие укороченных побегов (брахибластов) с 2 листьями, редкозубчатыми по краям (7–9 зубцов на 1 см длины листа) и имеющими единственный сосудистый пучок. Однако наличие зубцов по краям листьев отмечено (Малеев, 1949; Farjon, 1990), помимо сосен, также у некоторых видов рода *Tsuga* (североамериканских *T. canadensis* (L.) Carr., *T. heterophylla* (Raf.) Sarg., гималайского *T. dumosa* (D. Don) Eichler, а также восточноазиатских *T. chinensis* (Franch.) Pritzel in Diels и *T. yunnanensis* Mast.), а остальные признаки также наблюдаются у многих родов Pinaceae.

При этом имеется целый ряд довольно серьезных отличительных признаков от видов рода *Pinus*. В основании брахибласта с хвоинками у *Ducampopinus* располагается пара килеватых профиллов около 2 мм дл. с хорошо заметным, расширенным в средней части килем. Выше профиллов укороченный побег окружает 5–6 чешуевидных рыжевато-светлокоричневых листьев, нижние из которых также килеватые (рис. 2). В отличие от *Pinus*, чешуевидные листья брахибластов у *Ducampopinus* не имеют бахромок, что является серьезной отличительной чертой этого растения. Здесь следует отметить, что, согласно нашим наблюдениям, из всех *Coniferae* только у видов *Pinus* чешуевидные листья брахибластов по краям имеют бахропки (Орлова, 2001в), основная функция которых, по-видимому, защитная; у всех остальных таксонов хвойных, в том числе и у изучаемого нами, чешуи брахибластов лишены бахромок.

Рис. 2. *Ducampopinus krempfii*.

а. Молодой побег; б. Брахибласт с хвоинками (пф – профилл; кл – киль профилла; чл – чешуевидные листья брахибласта; хв – хвоинки); в. Семенные чешуи зрелой шишки; г. Зрелые семенные шишки.



Еще одной характерной особенностью *Dusampopinus krempfii* является выраженный листовой диморфизм. Листья при этом бывают двух типов. Для молодых побегов характерны листья I типа, довольно крупные (60–110 мм дл., 4–7 мм шир.), сильно уплощенные и тонкие, ланцетные, постепенно суженные в острую верхушку, с одной хорошо различимой центральной жилкой, расположенные на побеге более менее равномерно (2–4 брахибласта на 1 см дл. побега). С верхней стороны таких листьев заметны 6–7 беловатых устьичных полосок справа и слева от центральной жилки; далее к периферии, справа и слева от центральной части листа располагаются узкие боковые зоны без устьичных полосок. Между устьичными полосками и в периферических зонах листа заметно множество очень мелких поперечных анастомозирующих жилок. С нижней стороны листья глянцевые, с характерным рисунком из белых штриховых полосок. Листья более старых побегов *Dusampopinus* гораздо короче и уже (30–40 мм дл., 3–4 мм шир.), более плотные и толстые, несколько серповидно изогнутые, сильно скученные на побеге (6–7 брахибластов на 1 см дл. побега), по форме, однако же, также ланцетные, с острыми верхушками. Помимо *Dusampopinus*, среди представителей Pinaceae листовой диморфизм отмечен только у рода *Keteleeria* (Farjon, 1990). Согласно Фаржону, листья I типа встречаются как на молодых растениях, так и на деревьях 30-летнего возраста и старше. Согласно нашим исследованиям, подобные диморфные листья, обладающие необычным анастомозирующим жилкованием, встречаются в сем. Pinaceae только у видов рода *Keteleeria*, где листья располагаются, однако же, как и у большинства хвойных, по одному и располагаются не на брахибластах (как у *Dusampopinus*), а на ауксибластах.

Вопрос о таксономическом ранге того или иного таксона является важным вопросом систематики любых групп растений. У хвойных решение этого вопроса осложнено целым рядом причин, одной из которых является, на наш взгляд, наличие сходного морфологического строения репродуктивных и вегетативных органов. В семействе Pinaceae, например, большинство родов имеет один морфологический тип строения шишки, состоящей из кроющих чешуй, спирально расположенных на оси и сидящих в их пазухах семенных чешуй. В процессе дальнейшей эволюции семенная чешуя срастается в той или иной степени с кроющей (Тахтаджян, 1950; Frankis, 1988; Farjon, 1990). В наибольшей степени срастание этих чешуй выражено, по-видимому, у видов *Pinus*, а также у изучаемого нами таксона. В строении семян, а также вегетативных органов Pinaceae тоже можно отметить сходные черты. Согласно исследованиям Frankis (1988), в семействе Pinaceae встречаются 4 морфологических типа строения семян и их крыльев. Причем у большинства родов (2–4 типы) крыло обычно окружает семя в той или иной степени с обеих сторон таким образом, что оно оказывается как бы погруженным в "чашу" крыла. Лишь у рода *Pinus* крыло окружает семя только с боков, в виде "коготков". В морфологическом строении вегетативных органов сосновых также можно отметить целый ряд гомологий. Выше мы уже говорили о явлении листового диморфизма, хорошо выраженном в семействе Pinaceae

только у родов *Keteleeria* и *Ducampopinus*. Далее, согласно литературным данным (Farjon, 1990), а также нашим исследованиям, для большинства родов сосновых характерен один тип строения листа – листья уплощенные, цельные по краям, с цельной, тупой или заостренной верхушкой, с верхней стороны с хорошо развитым продольным килем и белыми точечными устьичными полосками по бокам от килея. У видов *Pinus* встречаются, согласно нашим исследованиям (Орлова, 2001в), три типа морфологического строения листьев: уплощенные с продольным килем, уплощенные бескилеватые и трехгранные. Примерами сходного развития признаков вегетативных органов могут служить, кроме того, наличие зубчатости по краям листьев у *Pinus*, *Ducampopinus* и некоторых видов рода *Tsuga*, а также отсутствие по краям чешуевидных листьев брахибластов каких-либо бахромок у большинства родов Pinaceae (в том числе и *Ducampopinus*), кроме рода *Pinus*. Все вышеуказанные примеры, на наш взгляд, наглядно демонстрируют явление параллельного развития тех или иных признаков у различных таксонов. В случае с *Ducampopinus* это сходное с родом *Pinus* морфологическое строение зрелой шишки; подобное большинству родов Pinaceae (кроме *Pinus*) строение чешуевидных листьев брахибластов (отсутствие бахромок по их краям), а также морфология листьев исследуемого таксона, в том числе и тип жилкования, близкий видам рода *Keteleeria*.

Таким образом, как показал сравнительный морфологический анализ признаков вегетативных и репродуктивных органов *Ducampopinus* и других родов семейства Pinaceae, исследуемый нами таксон по некоторым морфологическим особенностям зрелой шишки (почти сросшиеся кроющие и семенные чешуи, наличие апофиза, центральный пупок апофизов, зубчатые по краям листья), безусловно, близок к роду *Pinus*, а именно, – к видам секции *Parrya* (подрод *Strobis*). Вместе с тем, по совокупности признаков вегетативных органов (диморфные, гипостоматные, ланцетные, сильно уплощенные вегетативные листья, обладающие необычным анастомозирующим жилкованием и имеющие серповидную форму поперечного сечения; отсутствие бахромок по краям чешуевидных листьев брахибластов) и некоторым особенностям строения древесины это растение более близко к видам рода *Keteleeria*. Это, на наш взгляд, неоспоримо свидетельствуют о том, что так называемая сосна Кремпфа представляет собой близкий к *Pinus* и *Keteleeria*, но независимый таксон, который следует признать в ранге самостоятельного рода *Ducampopinus*. Возможно, дальнейшие исследования и анализ новых признаков вегетативных и репродуктивных органов этого редкого реликтового растения подтвердят высказанное нами мнение относительно этого сложного и загадочного вопроса систематики хвойных.

Ниже приводится ключ для определения рода *Ducampopinus* и родов ближайшего родства.

Ключ для определения рода *Ducampopinus*
и родов ближайшего родства семейства Pinaceae

1. Листья одиночные, расположенные на ауксибластах, цельные по краям *Keteleeria* Car.
- + Листья по 2 и более, расположенные на брахибластах, зубчатые по краям 2
2. Листья на брахибластах в числе 2, отчетливо уплощенные, б.м. тонкие, с одной хорошо различимой центральной жилкой, ланцетные, постепенно суженные в острую верхушку, отчетливо диморфные: на молодых побегах крупные (60–110 мм дл., 4–7 мм шир.) и очень тонкие, на более старых – 30–40 мм дл., 3–4 мм шир., более плотные. Чешуевидные листья брахибластов без бахромок по краям *Ducampopinus* A. Chev.
- + Листья на брахибластах в числе (1)2 и более, слабо уплощенные, достаточно жесткие, игловидные, постепенно или внезапно суженные в острую или слегка туповатую верхушку, мономорфные. Чешуевидные листья брахибластов по краям с бахромками *Pinus* L.

Ducampopinus A. Chev. 1944, Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop. 24 : 30. – *Pinus* subgen. *Ducampopinus* (A. Chev.) de Ferre ex Little et Critchf. 1966, Misc. Publ. U.S. Dept. Agric. 991 : 5; de Ferre, 1953, Paris Acad. Sci. Compt. Rend. 236 : 228, nom. invalid.; Gaussen, 1960, Lab. Forest. Toulouse, 1 (1), Fasc. 6, Ch. 9 : 38, 93, nom. invalid. – *Pinus* subgen. *Ducampopinus* sect. *Kremppfioides* Gaussen, 1960, Lab. Forest. Toulouse, 1 (1), Fasc. 6, Ch. 9 : 38, 93, nom. invalid. – *Pinus* sect. *Ducampopinus* (A. Chev.) Little et Critchf. 1966, Misc. Publ. U.S. Dept. Agric. 991 : 5. – *Pinus* sect. *Ducampopinus* subsect. *Kremppfianae* Little et Critchf. 1966, Misc. Publ. U.S. Dept. Agric. 991 : 5 "Kremppfiani".

Монотипный род.

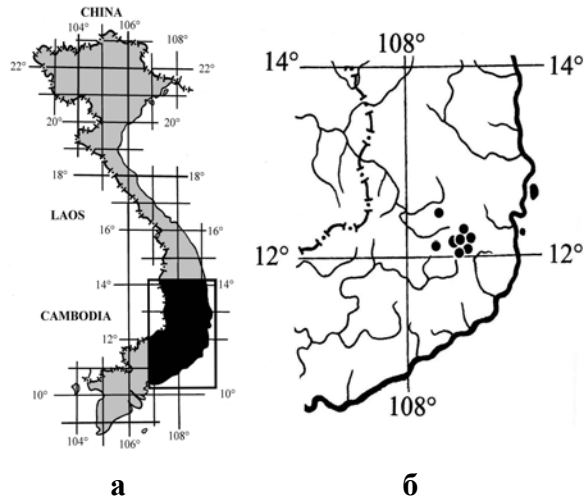
Ducampopinus kremppfii (Lecomte) A. Chev. 1944, Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop. 24 : 30. – *Pinus kremppfii* Lecomte, 1921, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 27 : 191. – *P. kremppfii* Lecomte var. *poilanei* Lecomte, 1923, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 29 : 532.

Le c o t o t y p u s (Farjon, 1993): "Vietnam, near Nha Trang, M. Kremppf 1537" (P). Цит. по протологу: "Annam, region de Nhatrang; gorges superieures du Song ma; altitude, 1350 metres; Kremppf, N 1537".

Ducampopinus kremppfii является узким эндемиком Южно-Аннамской флористической провинции, охватывающей несколько небольших изолированных горных систем на юго-востоке Индокитайского полуострова в пределах территории Вьетнама (Averyanov et al., 2003). В настоящее время это растение встречается на очень ограниченной территории провинций Дак Лак (Dac Lac), Лам Донг (Lam Dong) и Нинь Туан (Ninh Thuan) центральной части Южного Вьетнама (рис. 3). Сосна Кремпфа обитает в горах, сложенных гранитами, гнейсами и родственными породами с высоким содержанием кремния на высотах 1500–1800 метров над уровнем моря, очень редко выходя за пределы этого высотного пояса. Это растение является автохтонным компонентом первичных влажных

Рис. 3. Распространение *Ducampopinus krempfii*.

а. Расположение увеличенного фрагмента карты Южного Вьетнама в области распространения *D. krempfii* (фрагмент ограничен черной линией и зачернен). **б.** Точечная карта современного распространения *D. krempfii*; изученные местонахождения, сохранившиеся до настоящего времени, обозначены черными кружками.



высоко сомкнутых муссонных тропических горных широколиственных лесов и обычно встречается в виде редкой примеси среди деревьев первого яруса. Сравнительно редко *D. krempfii* вместе с эндемичными соснами, такими как *Pinus dalatensis* Ferre и *P. wangii* Hu et Cheng, образует величественные хвойные горные леса, первый ярус которых достигает 35–40 метров высоты (рис. 4а). Изредка *D. krempfii* выступает как монодоминант хвойного леса (рис. 4б). Площадь таких уникальных, высокоэндемичных хвойных лесов очень невелика. Во влажных тенистых широколиственных лесах на склонах гор зрелые экземпляры *D. krempfii* нередко достигают 40–45 м в высоту и выступают как эмергенты, огромные кроны которых возвышаются над сомкнутым покровом древесных пород первого яруса. При этом зонтиковидная крона дерева выносится колонновидным прямым стволом 1.5–2 м в диаметре (рис. 4в) на высоту 25–30 м, где начинается первое ветвление (рис. 4г). В ненарушенных девственных лесах в пределах своего естественного ареала сосна Кремпфа, по-видимому, находит свой экологический оптимум и, вероятно, может естественно возобновляться самосевом. В местах обитания этого растения наблюдается обильное образование шишек и семян, а под пологом леса встречается большое количество семян (рис. 4 д, е). Тем не менее, процесс возобновления этой сосны, достигающей по всей вероятности возраста, 1500 и более лет, без всякого сомнения, не прямолинеен и находится в сложной зависимости с общими вековыми сукцессионными изменениями тропического леса (во всяком случае, средневозрастные особи в популяциях *D. krempfii*, по предварительным наблюдениям, часто полностью отсутствуют).

Горные тропические леса с участием *Ducampopinus krempfii* представляют уникальное природное явление по богатству и уровню эндемизма встречающихся здесь видов. В первом ярусе этих лесов встречаются многие редкие голосеменные, например, *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub., *Keteleeria evelyniana* Mast., *Nageia wallichiana* Kuntze, *Pinus dalatensis*, *P. kesiya* Royle

ex Gordon, *P. wangii*, *Podocarpus nerifolius* D. Don и некоторые другие. Компонент цветковых широколиственных пород первого и второго яруса включает многие виды Fagaceae (*Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus*), Magnoliaceae (*Magnolia*, *Manglietia*, *Michelia*), Hamamelidaceae (*Symingtonia populnea*). Здесь также много теплолюбивых представителей таких тропических семейств, как Anacardiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rutaceae и Sapotaceae. Среди деревьев нижних ярусов леса наблюдается большое таксономическое разнообразие, прежде всего, Daphniphyllaceae (*Daphniphyllum* sp. sp.), Lauraceae (*Litsea baviensis*, *L. lancifolia*, *Litsea* sp. sp.), Melastomataceae (*Allomorpha inaequata*, *Sporoxeia rosea*, *Medinilla* sp. sp.), Myrsinaceae (*Ardisia* sp. sp.), Rubiaceae (*Lasyanthus* sp. sp.), Saxifragaceae (*Dichroa febrifuga*, *Polyosma annamensis*) и Symplocaceae (*Symplocos pseudobarberina*, *Symplocis* sp. sp.). Здесь обычны пальмы (*Pinanga duperreana*), пальмовидные кустарники (*Pandanus* sp. sp.) и древовидные папоротники (*Cyathea podophylla*, *Cyathea* sp.). Нижний ярус леса представлен множеством трав, из которых наиболее обычны *Amischolotus* sp., *Anemone poilanei* Gagnep., *Ardisia* sp., *Argostemma borragineum* Blume, *Aspidistra* sp., *Calanthe* sp., *Carex* sp. sp., *Chirita* sp., *Curculigo capitulata* (Lour.) Kuntze, *Goodyera foliosa* (Lindl.) Benth. ex Clarke, *G. schlechtendaliana* Reichenb. fil., *Hedyotis crassifolia* A. DC., *Hornstedtia sanhan* M. Newman, *Nephelaphyllum* sp., *Pentaphragma gamopetalum* Gagnep., *Phaius mishmensis* (Lindl. et Paxt.) Reichenb. fil., *Piper boehmeriaefolium* Wall. ex C. DC., *Sonerila annamica* Guillaum., *Valeriana hardwickii* Wall., *Viola* sp. и *Zeuxine* sp. Очень обычны здесь гигантские травы из семейства имбирных (Zingiberaceae) и малозаметные сапрофиты, например, *Monotropastrum pumilum* H. Andres и *Petrosavia sinii* (Krause) Gagnep. Наземная флора папоротников особенно богата и представлена такими массово встречающимися видами, как *Arachniodes* sp., *Asplenium normale* D. Don, *Christella papilio* (Hope) Holtt., *Diplazium crassiusculum* Ching, *D. hainanense* Ching, *D. heterophlebium* (Baker) Diels, *D. tomentosum* Blume, *Lindsaea bouillodii* Christ, *L. dissectiformis* Ching, *Marattia sambucina* Blume, *Microlepia hookeriana* (Wall. ex Hook.) Presl, *Plagiogyria adnata* (Blume) Bedd., *Polystichum* sp., *Rumohra diffracta* (Baker) Ching, *R. simulans* Ching и *Stegnogramma griffithii* (Moore) K. Iwats. Также часты в тенистых местах леса равно- и разноспоровые плауны (*Huperzia serrata*, *Selaginella* sp. sp.).

Леса с участием *Ducampopinus krempfii* развиваются в районах высокой влажности и поддерживают исключительно богатую флору эпифитов и литофитов, среди которых особенно много узкоэндемичных видов. Большинство это папоротники (*Asplenium griffithianum*, *A. wrightii*, *Belvisia annamensis*, *Elaphoglossum annamense*, *Lepisorus* sp., *Leptochilus* sp., *Lindsaea dissectiformis*, *L. oblanceolata*, *Mecodium exsertum*, *Microsorium hancockii*, *Microsorium zippelii*, *Paragramma banaensis*, *Pyrrosia lingua*, *Trichomanes auriculatum*, *T. maxima*, *T. naseanum*, *Vittaria amboinensis*) и орхидеи (*Agrostophyllum callosum*, *Bulbophyllum semiteretifolium*, *B. tixieri*, *Coelogyne lawrenceana*, *C. mooreana*, *Coelogyne* sp., *Dendrobium bellatulum*, *Epigeneium cacuminis*, *E. chapaense*, *Eria bidu-*

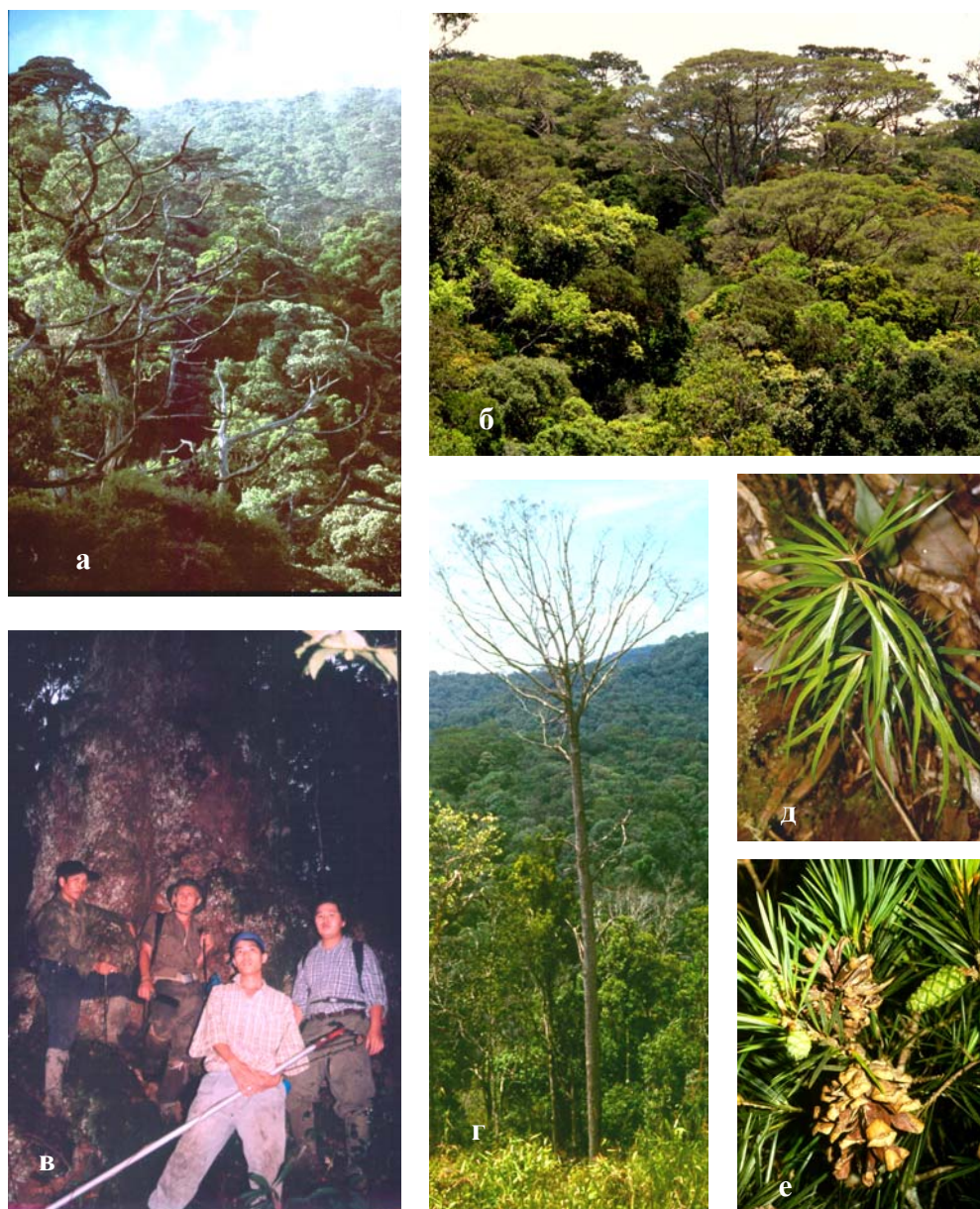


Рис. 4. *Dacampopinus krempfii* в природных местах обитания.

а. Хвойный горный лес с доминированием *Dacampopinus krempfii*, *Pinus dalatensis* и *P. wangii* (Ю. Вьетнам, провинция Дак Лак, горы Чу Занг Синь). **б.** Монодоминантный хвойный горный лес из *D. krempfii* (Ю. Вьетнам, провинция Лам Донг, хребет За Рик). **в.** Основание ствола зрелого экземпляра *D. krempfii* диаметром более 2 м (VH 6343). **г.** Типичная форма кроны *D. krempfii* (погибший зрелый экземпляр, окр. города Далат). **д.** Трехлетний сеянец *D. krempfii* (VH 3386). **е.** Ветвь верхней части кроны *D. krempfii* с молодыми и зрелыми женскими шишками (VH 6343).

pensis, *E. eriopsidobulbon*, *E. globifera*, *E. paniculata*, *E. pusilla*, *E. siamensis*, *E. thao*, *Otochilus pseudoporrectus*, *Pholidota convallariae*, *Trichotomia velutina*). Из эпифитных растений других семейств здесь встречаются представители Araliaceae (*Schefflera* sp.), Asclepiadaceae (*Hoya* sp., *Dischidia* sp.), Ericaceae (*Agapetes* sp., *Vaccinium vietnamensis* Smitinand et Phamhoang), Gesneriaceae (*Aeschynanthus* sp.) и Piperaceae (*Peperomia* sp.).

Из древесных лиан для лесов с участием *Ducampopinus krempfii* очень характерны такие виды как *Actinidia tonkinensis* H.L. Li (Actinidiaceae), *Alyxia marginata* Pit., *Alyxia* sp. (Arocynaceae), *Piper gymnostachyum* C. DC. (Piperaceae) и *Tetrastigma* sp. sp. (Vitaceae).

На всей территории своего распространения *Ducampopinus krempfii* образует узколокальные популяции с небольшим числом взрослых особей. Растение это носит отчетливо реликтовый характер и является вымирающим. Вполне обоснованно оно включено во "Всемирный список деревьев, находящихся под угрозой исчезновения" ("The World List of Threatened Trees") в статусе VU B1+2c (Oldfield et al., 1998). Несмотря на то, что *D. krempfii* встречается на территории ряда недавно организованных природоохранных территорий, это уникальное растение нуждается в особых мерах охраны, а его сохранение в области естественного произрастания является природоохранной задачей наивысшего приоритета.

Изученные экземпляры *Ducampopinus krempfii*:

S. Vietnam, Dak Lac Prov., Krong Bong Distr., Cu Pui Municipality, elevation from Dak Tour village (12°30' N, 108°30' E) to main peak of Chu Yang Sinh mt. system (12°24' N, 108°26' E) along Dak Tour river (N slope). Primary wet closed mountain broad-leaved and mixed forest on granite along very steep shady slopes of river canyon at elev. 1550 m. Tree 40–45 m hg. Common. Co-dominant of 1 forest stratum at elev. 1200–2200 m. 11 May 2000, L. Averyanov, N.T. Hiep, N.Q. Hieu, P.H. Hoang, D.X. Du, N.T. Vinh VH 6343. **S. Vietnam, Lam Dong Prov.**, 14 km to NNW from Dalat City (12°05' N, 108°22' E). Primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740–1760 m alt. Seedling about 3 m hg. of tree reaching 40–45 m hg. with stem up to 2 m in diam. Co-dominant of 1 mixed forest stratum. 11 March 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, N.V. Duy, P.K. Loc VH 2532. **Lam Dong Prov., Lac Duong Distr.**, Da Chay Municipality, 35 km to NE from Dalat City. Closed primary mixed mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Gia Rinht. ridge at 1700–1800 m alt. (12°09' N, 108°41' E). Tree up to 40 m hg. and about 1.5 m in diam. near the base. Co-dominant of 1 forest stratum. 18 March 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 2842. **Lac Duong Distr.**, Da Chay Municipality, 32.5 km to NE from Dalat City. Closed primary broad-leaved mt. forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt. system in 6–7 km to NNW from main peak at 1600–1700 m alt. (12°07' N, 108°41' E). Seedling 3–4 m hg. of tree reaching 40 m hg. Not rare at 1600 m alt. Sometimes co-dominant in 1 forest stratum. 30 March 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 3386. **Lac Duong Distr.**, Da Chay Municipality, 36–38 km to NE from Dalat City. Closed primary dry evergreen broad-

leaved mt. forest at 1550–1600 m alt. in 12–14 km from Bi Dup main peak to the NNW (12°08' N, 108°39' E). Seedling about 4 m hg. of tree reaching 30–35 m hg. Common. Often co-dominant of 1 forest stratum. 8 April 1997, *L. Averyanov, N.Q. Binh VH 3794*. **Lac Duong** Distr., Da Chay Municipality, 40 km to NE from Dalat City. Closed primary evergreen broad-leaved wet mt. forest on SW macroslope of Hon Giao mt. ridge at 1500–1650 m alt. (12°11' N, 108°43' E). Young tree about 8 m hg. of tree reaching 25–30 m hg. Not rare. Occasional dominant in 1 forest stratum at 1550–1650 m alt. on SW macroslope of the ridge. 26 April 1997, *L. Averyanov, N.Q. Binh, N.T. Hiep VH 4421*. **S. Vietnam, Ninh Thuan** Prov., **Ninh Son** Distr., Phuoc Binh Municipality, 37 km to NE from Dalat City. Closed primary broad-leaved wet mt forest on E macroslope of Gia Rinht mt. ridge at 1700–1800 m alt. (12°06' N, 108°43' E). Seedling about 4 m hg. of tree reaching 35–40 m hg. Not rare. Often co-dominant in 1 forest stratum on W macroslope of Gia Rinht mt. ridge at 1600–1750 m alt. 1 April 1997, *L. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 3502*. **Ninh Son** Distr., Phuoc Binh Municipality in 34 km to NE from Dalat City. Closed primary broad-leaved forest along mt. ridge between Bi Dup and Gia Rinht mt. at 1800–1900 m alt. (12°07' N, 108°42' E). Tree about 30 m hg. Not rare. 3 April 1997, *L. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 3624*.

Работа, результаты которой изложены в этой публикации, выполнена при финансовой поддержке Национального Географического Общества США (проект "Флора высокогорий южного Вьетнама", №5094-93, 5803-96, 6383-98) и Российского Фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-46093).

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е.Г.** О межродовой гибридизации в сем. Pinaceae // Бот. журн., 1983. – Т. 68, № 7–8. – С. 857–865.
- Будкевич Е.В.** Анатомическое строение древесины *Ducampopinus krempfii* (Lecomte) A. Chevalier // Бот. журн., 1958. – Т. 43, № 8. – С. 1156–1160.
- Малеев В.П.** Род *Tsuga* Сарт. // Деревья и кустарники СССР. – 1949. – Т. 1. – С. 111–122.
- Орлова Л.В.** О диагностических признаках микростробиллов и микроспорofilлов у сосен (*Pinus*, Pinaceae) // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 8. – С. 86–92.
- Орлова Л.В.** Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (Pinaceae) флоры России // Новости сист. высш. раст., 2001а. – Т. 33. – С. 7–40.
- Орлова Л.В.** Система дикорастущих и интродуцированных видов сосен (*Pinus*, Pinaceae) России. I. Подрод *Strobus* // Бот. журн., 2001 б. – Т. 86, № 4. – С. 113–118.
- Орлова Л.В.** О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (Pinaceae) // Бот. журн., 2001 в. – Т. 86, № 9. – С. 33–44.
- Орлова Л.В.** Система дикорастущих и интродуцированных видов сосен (*Pinus*, Pinaceae) России. II. Подрод *Pinus* // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 6. – С. 85–94.
- Тахтаджян А.Л.** Филогенетические основы системы высших растений // Бот. журн., 1950. – Т. 35, № 2. – С. 113–139.
- Тахтаджян А.Л.** Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 485 с.

Averyanov L.V., Phan Ke Loc, Nguyen Tien Hiep, D.K.Harder. Phytogeographic review of Vietnam and adjacent areas of Eastern Indochina // Komarovia, 2003. – Vol. 3. – P. 1–83.

Buchholz J.T. A flat-leaved pine from Annam, Indo-China // Am. J. Bot., 1951. – Vol. 38, N 4. – P. 245–252.

Burgh J., van der. Holzer der niederrheinischen Braunkohlenformation, 2. Holzer der Braunkohlengruben "Maria Theresia" zu Herzogenrath, "Zukunft West" zu Eschweiler und "Victor" (Zulpich Mitte) zu Zulpich. Nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung *Pinus* L. // Rev. Palaeobot. Palynol., 1973. – Vol. 15. – P. 73–275.

Chevalier A. Notes sur les coniferes de l'Indochine // Rev. Bot. Appl. Agric. Trop., 1944. – Vol. 24. – P. 269–274.

Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the world // U.S. D.A. Forest Serv. Misc. Publ., 1966. – 97 p.

Farjon A. Pinaceae. Drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. – 1990. – 330 p.

Farjon A. Names in current use in the Pinaceae (Gymnospermae) in the ranks of genus to variety / W. Greuter (ed.), NCU-2. Names in current use in the families Trichocomaceae, Cladoniaeaceae, Pinaceae and Lemnaceae // Regn. Veg., 128. – Königstein, 1993. – P. 107–114.

Farjon A., Styles B.T. *Pinus* (Pinaceae). – New York: New York bot. garden, 1997 (Flora neotropica. Monogr.). – 293 p.

Ferre Y. de. Quelques particularites anatomiques d'un pin indochinois: *Pinus krempfii* // Trav. Lab. For. Toulouse, 1948. – Vol. 83. – P. 1–6.

Ferre Y. de. Division du genre *Pinus* en quatre sous-genres // Compt. Rend. Hebd. Seances Acad. Sci. (Paris), 1953. – Vol. 236. – P. 226–228.

Gaussen H. Les gymnospermes actuelles et fossiles: les Coniferales. III // Trav. Lab. For. Toulouse, 1960. – T. II. Etude dendrol. 1. – P. 1–272.

Frankis M.P. Generic Inter-relationships in Pinaceae // Notes RBG Edinb., 1988. – Vol. 45, N 3. – P. 527–548.

Hudson R.H. The evidence from wood anatomy for taxonomic status of *Ducampopinus* // Int. Assoc. Wood Anat. Bull. (NS), 1980. – Vol. 1. – P. 224–227.

Ickert-Bond S.M. *Pinus krempfii* Lec.: a Vietnamese conifer with problematic affinities // Am. J. Bot., 1997. – Vol. 84 (suppl.). – P. 203.

Ickert-Bond S.M. Cuticle micromorphology of *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) and additional species from southeast Asia // Int. J. Plant Sci., 2000. – Vol. 161, N 2. – P. 301–317.

Jeffrey E.Ch. The anatomy of woody plants. – Chicago, Illinois, 1908. – 478 p.

Klaus W. Neue Beobachtungen zur Morphologie des Zapfens von *Pinus* und ihre Bedeutung für die Systematik, Fossilbestimmung Arealgestaltung und Evolution der Gattung // Plant Syst. Evol., 1980. – Vol. 13. – P. 137–171.

Landry P. A revised synopsis of the pines 5: The subgenera of *Pinus*, and their morphology and behavior // Phytologia, 1994. – Vol. 76, N 1. – P. 73–79.

Lecomte H. Un pin remarquable de l'Annam // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 1921. – Vol. 27. – P. 191–192.

Lecomte H. Sur la repartition des stomates chez un pin d'Indochine // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 1923. – Vol. 29. – P. 531–533.

Lecomte H. Additions au sujet de *Pinus krempfii* H. Lec. // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 1924. – Vol. 30. – P. 321–325.

Liston A., Robinson W.A., Picero D., Alvarez Buylla E.R. Phylogenetics of *Pinus* (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences //

Mol. Phylogenet. Evol., 1999. – Vol. 11. – P. 95–109.

Mirov N.T. The genus *Pinus*. – New York, 1967. – 602 p.

Nathorst A.G. Zur mesozoischen Flora Spitzbergens, regrundet auf die Sammlungen Schuedischen Expeditionen. Mit 6 Tafeln / K. Svenska Vet. Ak. Handlingar. Stockholm, 1897. – Bd 30, N 1. – P. 5.

Pilger R. Gymnospermae // A. Engler u. K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. – Leipzig, 1926. – Bd. 13. – S. 1–447.

Rollet B. *Pinus krempfii* H. Lecomte // Vietnam Cent. Nat. Rech. Sci. Tech. Bull., 1955. – Vol. 3–4. – P. 26–29.

Oldfield S., Lusty C., MacKinven A. The World List of Threatened Trees. – Cambridge, UK, World Conservation Press, 1998. – 650 p.

Seward A. G. Fossil plants. A text-book for students of botany and geology. – Cambridge, the University press, 1919. – Vol. 4. – 543 p.

Wang X.R., Tsumura Y., Yoshimaru H., Nagasaka K., Szmidt A.E. Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast rbcL, matK, rpl20-rps18 spacer and trnV intron sequences // Am. J. Bot., 1999. – Vol. 86. – P. 1735–1741.

SUMMARY

Personal studies of morphology and anatomy of *Ducampopinus krempfii*, as well as analysis of available literature data support generic status of this monotype taxon. Discussion of different morphological features, data on relations, phylogeny, taxonomy, distribution, ecology and natural habitats are shortly provided.