

УДК 581.471+581.811(582/.65/.766.5/.757.2/.842.2/.471)

Морфологическая природа и функции ариллусов некоторых представителей родов *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* и *Taxus*

Н. А. Трусов

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина, Ботаническая ул., 4, г. Москва, 127276, Россия. E-mail: n-trusov@mail.ru

Ключевые слова: плоды, классификация ариллусов, комплексный подход, гипотеза происхождения ариллусов.

Аннотация. В работе представлены промежуточные результаты изучения плодов и фруктификаций, семена которых имеют ариллусы. Благодаря комплексному подходу, включающему в себя морфологические, анатомические и биохимические исследования, для ариллусов у представителей родов *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* и *Taxus* установлено морфолого-анатомическое строение, выяснены особенности их развития, уточнена морфологическая природа, выявлены маркерные признаки, важные для систематики и филогении, предположены функции. Рассмотрены две наиболее популярные в настоящее время классификации аппендикулярных выростов семян. Подход к классификации ариллусов по их морфологической природе, используемый автором, обоснован с точки зрения трофических связей в плоде. Предложен новый тип ариллусов – obturatorный, характерный для некоторых представителей рода *Euphorbia*. Показано, что морфолого-анатомические признаки ариллусов, такие как его форма, морфологическая природа, число слоев клеток и строение клеток, выделенные автором, могут использоваться как дополнительные признаки для решения вопросов систематики у представителей семейств Aristolochiaceae и Celastraceae. На примере представителей рода *Euonymus*, выявлено, что жирно-кислотный состав триацилглицеринов ариллусов имеет сходства у представителей секций рода. Высказано предположение, что ариллусы являются полифункциональными структурами. При этом функции ариллусов зачастую меняются в процессе их развития и только в зрелом плоде они служат для привлечения агентов распространения семян, что еще раз указывает на возникновение ариллуса как особой структуры, напрямую связанной с питанием развивающегося семени, и последующее его закрепление в процессе эволюции как аттрактанта.

Aril morphological nature and its function in some *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* and *Taxus*

N. A. Trusov

N. V. Tsitsin Main Botanical Garden, Botanicheskaya str., 4, Moscow, 127276, Russia

Key words: fruits, arils classification, complex approach, hypothesis of the aril's origin.

Summary. This paper presents the preliminary results of the study of the fruits and fructifications whose seeds have arils. In *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* and *Taxus*, through an integrated approach, including morphological, anatomical and biochemical studies, morphology-anatomical structure of arils was established, characteristics of their development were elucidated, morphological nature was verified, features important for taxonomy and phylogeny were identified, functions were expected. Two most popular at this time classifications of the appendicular outgrowths was considered. The approach to arils classification on base of their morphological nature, used by the author, is justified in perspective of trophic links in the fruit. A new type of aril – obturator-aril, which ap-

pears in some of *Euphorbia* species, was offered. It is shown that the morphology-anatomical features of arils, such as its form, morphological nature, the number of layers of cells and the structure of the cells, pointed by the author, can be used as additional features to the systematics issues in Aristolochiaceae and Celastraceae. For example, in *Euonymus* the aril's fatty acid composition of triacylglycerols has similarities in sections of the genus. It is suggested that arils are multifunctional structures. Aril functions often change during their development and only in mature fruit, they serve to attract agents for seed dispersal. This points to the appearance of aril as a special structure directly related to nurturing the developing seed, and its subsequent consolidation of the process of evolution as an attractant.

Введение

Ариллусы характерны для представителей различных таксонов Angiospermae (Baillon, 1876; Pfeiffer, 1891; Goebel, 1923; Corner, 1953, 1954; Maheshwari, 1954; Pijl van der, 1955; Eames, 1964; Komar, 1965b; Kozłowski, 1972; Artyushenko, 1990; Shamrov, 2008), а также для некоторых Gymnospermae (Melikyan, Bobrov, 1997).

Актуальность изучения ариллусов несомненна. Так Corner (1953, 1954) большое внимание при рассмотрении эволюции плодов уделял ариллусам. Строение ариллусов является важным маркерным признаком, примененным для решения вопросов филогении родов *Iris* L., *Rebutia* K. Schum., *Viola* L., семейства Grossulariaceae DC., порядка Liliales Perleb и др. (Komar, 1965a, 1978; Alekseyeva, 2010; Gavrilova, 2010; Chichkanova, 2015).

Весьма важно и практическое значение изучения плодов, семена которых имеют ариллусы. Ариллусы составляют сочную съедобную часть таких хозяйственно важных растений как *Ribes* L., *Litchi chinensis* Sonn., *Passiflora edulis* Sims, *Durio zibethinus* L., *Nephelium lappaceum* L., *Dimocarpus longan* L., *Garcinia mangostana* L.

Вместе с тем ариллусы изучены весьма поверхностно. Вопросы происхождения и эволюции ариллусов до сих пор окончательно не выяснены, единая терминология отсутствует. У многих растений описано лишь внешнее строение ариллусов, анатомическая структура не исследована, морфологическая природа не установлена или дискуссионна. Часто описание ариллусов у представителей одного вида переносится на другие виды или таксоны более высокого ранга. Функциям ариллусов уделено очень мало внимания. Общепризнанной основной функцией ариллуса считается обеспечение зоохории (Goebel, 1923; Komar, 1965a; Levina, 1987; Shamrov, 2008). Однако авторы не учитывают, что специализированные структуры не развиваются в результате экологической адаптации (Bresinski, 1963).

Имеющиеся в литературе описания ариллусов фрагментарны зачастую из-за того, что их изучение проводилось для целей систематики

растений, эмбриологии. К сожалению, тотальное исследование морфолого-анатомического строения ариллусов различных растений, установление их морфологической природы и функций до настоящего времени не осуществлялось.

Материалы и методы

Нами был предложен комплексный подход к изучению плодов, семена которых имеют ариллусы (Trusov, 2013b). Согласно нему, предлагается исследование морфолого-анатомического строения перикарпия, семени, ариллуса зрелого плода; установление закономерностей формирования морфолого-анатомической структуры плодов модельных видов (плодов представителей надвидовых таксонов (подродов, секций) и/или плодов, явно отличающихся морфологически, плодов с отличающимися ариллусами) с помощью методов световой микроскопии; проведение морфометрических исследований плодов, семян и ариллусов; определение содержания сухого вещества в перикарпии, семенах и ариллусах зрелых плодов; прослеживание динамики увеличения сухого вещества и накопления сырого жира (если накапливается) в перикарпии, семенах и ариллусах плодов модельных видов.

В настоящее время в таком ключе изучены плоды *Aristolochia* L. (2 вида), *Asarum* L. (4 вида), *Celastrus* L. (5 видов), *Euonymus* L. (23 вида), *Euphorbia* L. (2 вида), *Viola* L. (6 видов) и *Taxus* L. (3 вида) из семейств Aristolochiaceae Juss., Celastraceae R. Br., Euphorbiaceae Juss., Taxaceae Gray, Violaceae Batsch.

Исследовали свежий и фиксированный в 70%-ом этаноле материал. Морфологические признаки плодов изучали с помощью микроскопов МБС-1 и МБС-10, анатомические – с помощью микроскопов МБР-1А, Биолам и Биомед С-2. Для светового микроскопирования готовили временные водные и глицериновые препараты, срезы различной ориентации делали бритвенным лезвием вручную. Липидная природа включений устанавливалась суданом III. Фотографии выполняли видеокамерой Canon. Определение содержания сухого вещества проводилось по

стандартной методике, количества сырого жира – методом сухого обезжиренного остатка (Ермаков et al., 1952). Кроме исследования зрелых плодов изучали плоды модельных растений, собранные с недельным интервалом на протяжении всего их развития.

Основные результаты и их обсуждение

Изучение формирования морфолого-анатомического строения плодов представителей названных выше родов позволило установить морфологическую природу их ариллусов.

В современной отечественной ботанической науке (Melikyan, Devyatov, 2001), вслед за Planchon (1845) и Serrato-Valentii et al. (1991), принята следующая классификация присемянников (рис. 1):

- ариллус истинный – развивается из ножки фуникулуса;
- ариллоид – развивается из наружного интегумента в микропиллярной части семязачатка (карункула), в области халазы (халазальный вырост) или вдоль рафе (строфиоль);
- ариллодий – возникает в области рубчика в результате комбинации ариллуса истинного с карункулой.

Другой подход к классификации присемянников был предложен Baillon (1876), согласно нему, все типы присемянников следует называть ариллусами, но с уточнением их местоположения, т.е. фуникулярные, экзостомальные, рафеальные ариллусы, выросты халазальной части наружного интегумента, а также их комбинации (рис. 1). Данная точка зрения поддерживается Pijl (1982), Boesenwinkel, Bouman (1984) и др.

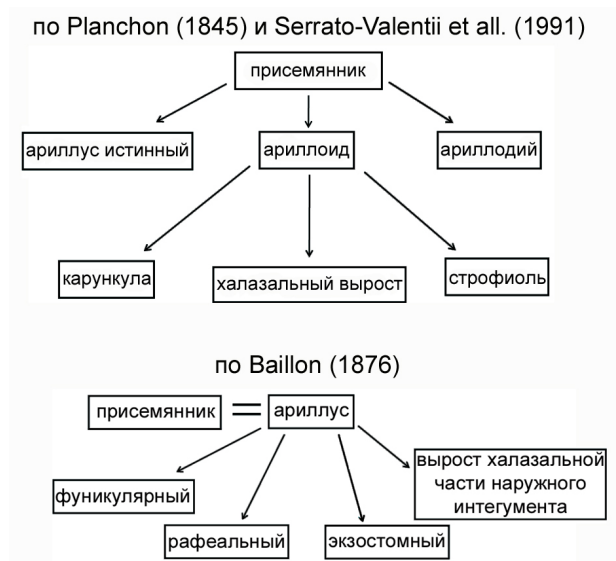


Рис. 1. Классификации ариллусов.

Нами также принимается классификация Baillon (1876). Обоснованием для этого мы считаем единство потенции возникновения ариллусов. В качестве рабочей гипотезы о возможности возникновения ариллуса в процессе эволюции рассматривается предположение, что разрастание тканей фуникулуса и/или семенной кожуры и, как следствие, формирование ариллусов, может происходить только при избыточном притоке питательных веществ в эти ткани и неспособности развивающегося семени использовать в полной мере эти питательные вещества для своих нужд. Данная точка зрения перекликается со сложившейся сравнительно недавно междисциплинарной наукой – трофологией (Ugolev, 1987), рассматривающей эволюционное значение трофических связей. Данная гипотеза не отвергает предположение Pijl (1955) об эволюции ариллусов: примитивными являются семена с саркотестой, а наличие фуникулярного ариллуса – более продвинутый признак, но в то же время существует возможность возникновения ариллусов *de novo*.

Придерживаясь такой классификации, ариллусы изученных нами таксонов можно отнести к следующим типам:

- фуникулярный – *Euonymus* L. (исключая секцию *Kalonymus* G. Beck) (рис. 2 В), *Taxus* L. (рис. 2 А, Г), *Aristolochia steupii* Woronow (рис. 2 Б, Д) (Trusov, Sozonova, 2011a; Trusov, 2013a, 2015);
- фуникулярно-экзостомный – секция *Kalonymus* (род *Euonymus*) (рис. 2 Е), *Celastrus* L. (рис. 2 Ж) (Trusov, Sozonova, 2011a, b);
- рафеальный – *Asarum* L. (рис. 2 К–Л), *Aristolochia arborescens* L. (рис. 2 З–И) (Trusov, 2012c, 2013c);
- фуникулярно-рафеально-экзостомный – *Viola* L. (рис. 2 М–Н) (Trusov, 2012b, 2014b);
- obturatorный – *Euphorbia amygdaloides* L. (рис. 2 О–П) (Trusov, 2014a) и *E. segueriana* Neck. (ориг. данные). В литературе (Komar, 1992) ариллус *Euphorbia* L. называется карункулой, что предполагает его экзостомальную природу. Ариллус как вырост obturatorа ранее в литературе описан не был. Но при этом И. И. Шамров (Shamrov, 2008) допускает, что сохраняющийся при семени obturator может выполнять функцию элайосомы. Разумеется, для такого крупного рода как *Euphorbia* нельзя переносить данную установленную природу ариллуса двух изученных представителей на весь род. Вполне возможно, что, как и у представителей родов *Eu-*

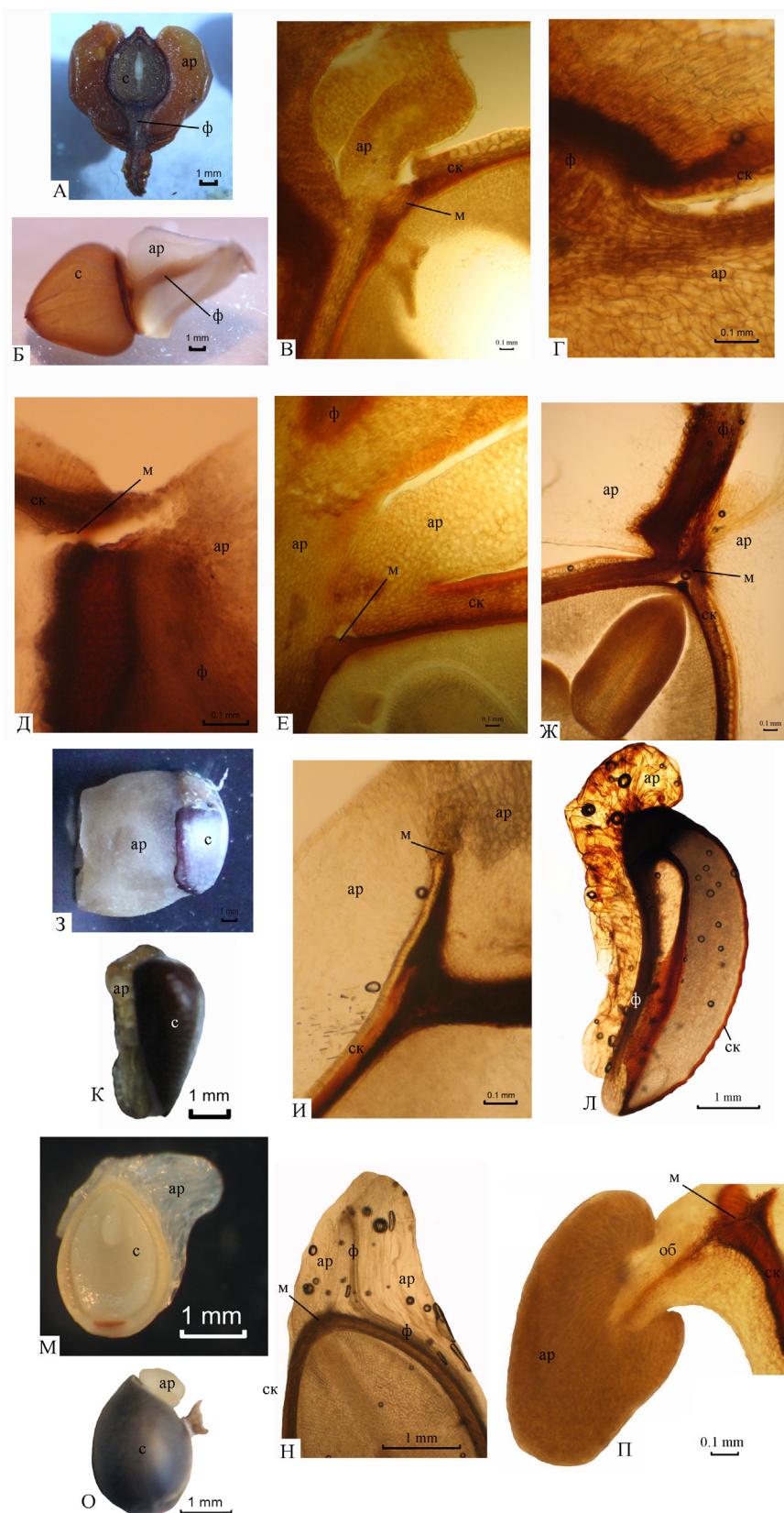


Рис. 2. Морфологическая природа ариллусов: А–Д – фуникулярный ариллус; Е–Ж – фуникулярно-экзостомный ариллус; З–Л – рафеальный ариллус; М–Н – фуникулярно-рафеально-экзостомный ариллус; О–П – obturatorный ариллус; А, Г – *Taxus baccata* L.; Б, Д – *Aristolochia steupii*; В – *Euonymus alatus* (Thunb.) Siebold; Е – *E. latifolius* (L.) Mill; Ж – *Celastrus rugosus* Rehder & E. H. Wilson; З–И – *Aristolochia arborescens*; К–Л – *Asarum eurypaeum* L.; М–Н – *Viola odorata* L.; О–П – *Euphorbia amigdaloides*; А, Б, З, И, О – внешний вид семени с ариллусом; В–Ж, К, Л, Н, П – продольный срез семени в области прикрепления ариллуса. ар – ариллус; м – микропиле; об – obturator; с – семя; ск – семенная кожура; ф – фуникулус.

onymus и *Aristolochia*, имеющих разные по природе ариллусы, у представителей *Euphorbia* она тоже может различаться; для уточнения этого необходимы дополнительные исследования.

Нами установлено, что морфолого-анатомическое строение ариллусов *Celastrus*, *Asarum* и *Aristolochia* является важным таксономическим признаком для этих родов (Trusov, Sozonova, 2011a, b; Trusov, 2012c, 2013c). При этом наиболее важными характеристиками ариллуса являются его форма, форма клеток, число слоев клеток, клеточные включения. Морфолого-анатомическое строение и морфологическая природа ариллусов *Euonymus* – важный таксономический признак на уровне секций рода (Trusov, Sozonova, 2011a).

Совместные исследования с лабораторией липидного метаболизма ИФР РАН показали, что данные о ЖК-составе триацилглицеринов ариллусов зрелых плодов *Euonymus* также могут использоваться для решения вопросов филогении рода (Sidorov, Trusov, 2015). Для представителей секций рода прослеживается общность качественного состава жирных кислот в триацилглицеринах ариллусов. Кроме того, изменения в анатомическом строении ариллуса и семенной кожуры у видов *Euonymus* в процессе их развития обуславливают особенности накопления нейтральных ацилглицеринов в ариллусах и семенах (Sidorov et al., 2013).

На основании исследований морфогенеза плодов и наблюдений за динамикой увеличения сухого вещества и накопления сырого жира (у некоторых) в частях плодов, предполагается, что ариллусы являются полифункциональными структурами, функции которых меняются в процессе развития. Среди основных функций ариллусов рассматриваются следующие:

- защита развивающегося семени от неблагоприятных факторов окружающей среды (ариллусы *Celastrus* и ряда видов *Euonymus* полностью закрывают семя, они вполне могут обеспечить микроклимат в полости завязи, подобно волоскам эндокарпия у *Vicia faba* L. (Fabaceae Lindl.) (Kaniewski, 1968) и папиллам эндокарпия у некоторых представителей *Corydalis* Medik. (Papaveraceae Juss.) (Mikhailova, Hodorova, 2008));

- участие в интегральной фотосинтетической деятельности плода и обеспечении семени ассимилятами (развивающиеся ариллусы *Euonymus*, *Celastrus* и *Taxus* зеленого или зеленоватого цвета);

- транспирация и газообмен (наружная эпидерма ариллуса *Taxus* имеет устьица);

- обеспечение радиального транспорта веществ между перикарпием и семенем (было замечено, что у *Euonymus macropterus* Rupr. в некоторых случаях объединяются кутикулы ариллуса и перикарпия);

- изоляция эргастических веществ, выводимых из реакций метаболизма (например, в клетках ариллусов *Celastrus* и *Aristolochia arborescens* обнаружены друзы);

- депонирование избытка ассимилятов (в ариллусах *Euonymus* накапливается до 50 % жирного масла (Trusov, 2005));

- участие в обезвоживании перикарпия и семян в ходе созревания плода (по данным литературы, это характерно для ариллусов *Cytisus* L. (Fabaceae) (Rodríguez-Riaño et al., 2006), вероятно, также для ариллусов *Euphorbia* и *Viola*);

- участие во вскрытии плода (ариллус *Euphorbia amigdaloides*);

- привлечение биологических агентов распространения семян (яркая окраска ариллусов *Euonymus*, *Celastrus*, *Taxus*; возможно, ариллусы *Asarum* привлекают распространителей запахом, плоды *Asarum* прогрызаются муравьями до вскрытия);

- способствование переносу семян (сочная консистенция ариллусов *Euonymus*, *Celastrus*, *Taxus* обеспечивает орнито- и зоохорию; благодаря относительным размерам семян и ариллусов *Asarum*, *Euphorbia* и *Viola* возможна мирмекохория);

- предохранение семян от высыхания после вскрытия плода, задержка прорастания семян и снижение всхожести (это функция предложена П. В. Сапанкевичем (Sapankevich, 1953) для ариллусов *Euonymus*, при этом им же показано (Sapankevich, 1958), что всхожесть свежесобранных семян с ариллусами *E. verrucosus* Scop. не снижается; нами установлено, что у упавших на землю семян *E. europaea* L. ариллусы долго остаются сочными (Trusov, 2012a)).

Полифункциональность ариллуса частично подтверждает гипотезу его возникновения вследствие избытка поступления питательных веществ в семя на ранних этапах его развития, сохранение ариллуса в течение развития плода, как депо ассимилятов после прекращения накопления их семенем, но продолжающегося поступления в плод, и закрепление его в процессе эволюции плодов в качестве аттрактанта для агентов их распространения.

Таким образом, комплексный подход (морфолого-анатомические и биохимические иссле-

дования) к изучению плодов, семена которых имеют ариллусы, способствует более полному описанию строения ариллусов и выяснения их роли в жизни растений. Пользуясь им, для ариллусов у представителей родов *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* и *Taxus* установлено морфолого-анатомическое строение, выяснены особенности их развития, уточнена морфологическая природа, выявлены

маркерные признаки, важные для систематики и филогении, предположены их функции.

Благодарности. Автор выражает благодарность д. б. н., проф. Л. И. Созоновой за ценные наставления, к. б. н. М. С. Романову и П. В. Лодыгину за помощь в сборе материала, и к. б. н. И. О. Яценко за помощь в сборе материала, ценные советы и комментарии.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Alekseyeva, N. B.** (2010) The morphology of the seeds of some species of the genus *Iris* (Iridaceae) in connection with the taxonomy of the genus. *Bot. Zhurn. (Moscow–St. Petersburg)* 95(3): 345–350 [In Russian]. (**Алексеева Н. Б.** Морфология семян некоторых видов рода *Iris* (Iridaceae) в связи с систематикой рода // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 345–350).
- Artyushenko, Z. T.** (1990) *Atlas po opisatelnoy morfologii vysshikh rasteniy. Semya. [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Seed]*. Nauka, Leningrad, 204 pp. [In Russian]. (**Артюшенко З. Т.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.).
- Baillon, M. H.** (1876) *De Botanique*. Librairie Hachette et C., Paris, 788 pp.
- Boesenwinkel, F. D., Bouman, F.** (1984) *The seed structure. Embriology of angiosperms* / Ed. B. M. Johri. Springer-Verlag, Berlin, 567–610 pp.
- Bresinsky, A.** (1963) Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. *Bibliotheca Botanica* 126: 1–54 ss.
- Chichkanova, E. S.** (2015) The use of some morphological features of seeds in the taxonomy of the genus *Rebutia* K. Schum. In: *50 let bez K. I. Meyera: XIII Moskovskoye soveshchaniye po filogenii rasteniy: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii (2–6 February 2015, Moscow) / Red. A. K. Timonin [Semicentenary after Konstantin Meyer]*. MAKS Press, Moscow, 330–332 pp. [In Russian]. (**Чичканова Е. С.** Использование некоторых морфологических особенностей семян в таксономии видов рода *Rebutia* K. Schum. // 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы междунар. конф. (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. А. К. Тимонин. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 330–332).
- Corner, E. J. H.** (1953) The durian theory extended – I. *Phytomorphology* 3(4): 465–476.
- Corner, E. J. H.** (1954) The durian theory extended – II. The arillate fruit and the compound leaf. *Phytomorphology* 4(1, 2): 152–165.
- Eames, A.** (1964) *Morfologiya tsvetkovykh rasteniy [Morphology of the Angiosperms]*. Mir, Moscow, 498 pp. [In Russian]. (**Имс А.** Морфология цветковых растений. М.: Изд-во «Мир», 1964. 498 с.).
- Ermakov, A. I. et al.** (1952) *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy [Methods of biochemical research of plants]*. State publishing of agricultural literature, Moscow–Leningrad, 520 pp. [In Russian]. (**Ермаков А. И. и др.** Методы биохимического исследования растений. М.–Л.: Гос. изд-во с.-х. лит.-ры, 1952. 520 с.).
- Gavrilova, S. E.** (2010) *Rod Viola L. vo flore Moskovskoy oblasti [The genus Viola L. in the flora of the Moscow region]*. PhD thesis. Moscow, 261 pp. [In Russian]. (**Гаврилова С. Е.** Род *Viola* L. во флоре Московской области: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2010. 261 с.).
- Goebel, K.** (1923) *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. Gustav Fischer, Jena, 3: 1209–1789.
- Kaniewski, K.** (1968) Hairs in the loculus of the broad-bean (*Vicia faba* L.) fruit Bulletin de l'académie polonaise des sciences. *Varsovie* XVI(9): 585–594.
- Komar, G. A.** (1965a) About aril structure some representatives of the gooseberry family (Grossulariaceae). In: *Morfologiya tsvetka i reproductivnyy protsess u pokrytosemnykh rasteniy [Flower morphology and the reproductive process in Angiosperms]*. Nauka, Moscow–Leningrad, 117–130 pp. [In Russian]. (**Комар Г. А.** О структуре ариллуса некоторых представителей семейства крыжовниковых (Grossulariaceae) // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.–Л.: Изд-во «Наука», 1965а. С. 117–130).
- Komar, G. A.** (1965b) Arils, their nature, structure and function. *Bot. Zhurn. (Moscow–St. Petersburg)* 50(5): 715–724 [In Russian]. (**Комар Г. А.** Ариллусы, их природа, строение и функции // Бот. журн., 1965b, Т. 50, № 5. С. 715–724).
- Komar, G. A.** (1978) Arils and aril-like education from some Liliales. *Bot. Zhurn. (Moscow–St. Petersburg)* 63(7): 937–955 [In Russian]. (**Комар Г. А.** Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых Liliales // Бот. журн. 1978, Т. 63, № 7. С. 937–955).

- Komar, G. A.** (1994) Family Euphorbiaceae. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan* [Comparative anatomy of seeds]. St. Petersburg, 4: 382–400 [In Russian]. (**Комар Г. А.** Сем. Euphorbiaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 382–400).
- Kozłowski, T. T.** (1972) *Seed Biology. Volume I. Importance, Development and Germination*. – Academic Press, New York–London, 416 pp.
- Levina, R. E.** (1987) *Morfologiya i ekologiya plodov* [Morphology and ecology of fruit]. Nauka, Leningrad, 160 pp. [In Russian]. (**Левина Р. Е.** Морфология и экология плодов. Л.: Изд-во «Наука», 1987. 160 с.).
- Maheshwari, P.** (1954) *Embriologiya pokrytosemennykh* [Embryology of the Angiosperms]. Izdatelstvo inostranoy literatury, Moscow, 440 pp. [In Russian]. (**Магешвару П.** Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностранной литературы, 1954. 440 с.).
- Melikyan, A. P., Bobrov, A. V.** (1997) The structure of the integument of seed – epimaty and aril – from representatives of the family Podocarpaceae Endlicher 1847 s. 1. *Byul. MOIP. Otd. biol.* 102, 5: 46–53 [In Russian]. (**Меликян А. П., Бобров А. В.** О строении наружных покровов семян – эпиматия и ариллуса – у представителей семейства Podocarpaceae Endlicher 1847 s. 1. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, № 5. С. 46–53).
- Melikyan, A. P., Devyatov, A. G.** (2001) *Osnovnyye karpologicheskiye terminy* [Main carpological terms]. КМК scientific press, Moscow, 47 pp. [In Russian] (**Меликян А. П., Десятков А. Г.** Основные карпологические термины. М.: КМК, 2001. 47 с.).
- Mikhailova, M. A., Hodorova, N. V.** (2008) By karpology of *Corydalis* species (Fumariaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow – St. Petersburg)* 93(1): 42–59 [In Russian]. (**Михайлова М. А., Ходорова Н. В.** К карпологии видов *Corydalis* (Fumariaceae) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 1. С. 42–59).
- Pfeiffer, A.** (1891). Die Arillargebilde der Pflanzensamen. *Engl. Bot. Jahrd.* XIII: 482–540.
- Pijl, van der L.** (1982) *Principes of dispersal in higher plants*. Springer–Verlag, Berlin, 214 pp.
- Pijl, van der L.** (1955) Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of the angiosperm fruit. II. *Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van wetenschappen; afdeling natuurkunde; tweede sectie* 58: 307–312.
- Planchon, J. E.** (1845) Développements et caractères des vrais et des faux arilles. *Ann. Sc. Nat.* 3: 275–312.
- Rodríguez-Riaño, T. et al.** (2006) Megasporogenesis, megagametogenesis and ontogeny of the aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of Botany* 98(4): 777–791 pp.
- Sapankevich, P. V.** (1958) Ripeness of seeds and the length of their rest. *Trudy instituta lesa* [Works of the Forest institute]. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, XLVI: 142–147. [In Russian]. (**Сапанкевич П. В.** Спелость семян и продолжительность их покоя // Труды института леса. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. XLVI. С. 142–147).
- Sapankevich, P. V.** (1960) The development and significance of aril of *Euonymus* seeds. *Trudy Bryanskogo tekhnologicheskogo instituta* [Works of Bryansk technological university]. IX: 281–284. [In Russian]. (**Сапанкевич П. В.** Развитие и значение кроветельки у семян бересклета // Труды Брянского технологического института, 1960. Т. IX. С. 281–284).
- Serrato-Valentii, G., Cornara, L., Modenesii, P., Profumo, P.** (1991) The aril of the *Strelitzia reginae* banks seed: structure and histochemistry. *Ann. Bot.* 67(6): 475–478 pp.
- Shamrov, I. I.** (2008) *Ovule of flowering plants: structure, function, origin*. КМК scientific press, Moscow, 350 pp. [In Russian]. (**Шамров И. И.** Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 350 с.).
- Sidorov, R. A., Trusov, N. A.** (2015) On the possibility of involvement to address the issue of the phylogenetic relationships in the genus *Euonymus* data LCD triacylglycerols composition arillusov ripe fruit. In: *50 let bez K. I. Meyera: XIII Moskovskoye soveshchaniye po filogenii rasteniy: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii (2–6 February 2015, Moscow) / Red. A. K. Timonin. [Semicientenary after Konstantin Meyer]*. МАКС Press, Moscow, 280–284 pp. [In Russian]. (**Сидоров Р. А., Трусов Н. А.** О возможности привлечения к решению вопроса филогенетических отношений в роде *Euonymus* данных ЖК-состава триацилглицеринов ариллусов зрелых плодов // 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы междунар. конф. (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. А. К. Тимонин. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 280–284).
- Sidorov, R. A., Trusov, N. A., Zhukov, A. V., Pchelkin, V. P. Vereshchagin, A. G., Tsydendambaev, V. D.** (2013) Accumulation of neutral acylglycerols during the formation of morphologo-anatomical structure of *Euonymus* fruits. *Russian Journal of Plant Physiology* 60(6): 843–855 [In Russian]. (**Сидоров Р. А., Трусов Н. А., Жуков А. В., Пчёлкин В. П., Верещагин А. Г., Цыдендамбаев В. Д.** Накопление нейтральных ацилглицеринов в ходе формирования морфолого-анатомической структуры плодов бересклетов // Физиология растений, 2013. Т. 60, № 6. С. 843–855).
- Trusov, N. A.** (2005) Russian *Euonymus* as a promising oil plants In: *Aktualnyye problemy sovremennoy biologii: Tezisy Rossiyskoy studencheskoy konferentsii (20 aprelya, 2005) [Actual problems of modern biology]*. Izdatelskiy dom “Astrakhanskiy universitet”, Astrakhan, 14–16 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Бересклеты России как перспективные масличные растения // Актуальные проблемы современной биологии: Тезисы Рос. студ. конф. (20 апреля 2005 г. Астрахань). Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2005. С. 14–16).

Trusov, N. A. (2012a) Dissemination and structural features of fruits *Euonymus*. In: *Bioraznoobraziye: problemy izucheniya i sokhraneniya: materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 95-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta (Tver, 21–24 noyabrya 2012)* [*Biodiversity: problems of study and preservation*]. Tver. gos. un-t., Tver, 214–216 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Диссеминация и структурные особенности плодов *Euonymus* // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 ноября 2012 г.). Тверь: Твер. гос. ун-т, 2012а. С. 214–216).

Trusov, N. A. (2012b) Morphological characteristics of fruits *Viola mirabilis* in GBS, RAS. In: *Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Collected articles on materials of the XI International scientific and practical conference (28–31 August 2012, Barnaul)*. Publishing Zhernosenko S. S., Barnaul, 190–191 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Морфологические признаки плодов *Viola mirabilis* в ГБС РАН // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам XI Междунар. науч.-практ. конф. (28–31 августа 2012 г., Барнаул). Барнаул: Изд-во Жерносенко С. С., 2012b. С. 190–191).

Trusov, N. A. (2012c) Morphological and anatomical structure strophium *Asarum europaeum* (Aristolochiaceae). In: *Tezisy dokladov II (X) Mezhdunarodnoy botanicheskoy konferentsii molodykh uchenykh v Sankt-Peterburge* [*Abstracts II (X) of the International Botanical Conference of young scientists in St. Petersburg (11–16 November 2015)*]. SPbGETU «LETI», St. Petersburg, 54 p. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Морфолого-анатомическое строение строфиоли *Asarum europaeum* (Aristolochiaceae) // Тезисы докладов II (X) Междунар. ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге (11–16 ноября 2012 г.). СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012с. С. 54).

Trusov, N. A. (2013a) Complex approach in arils study. *Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific Conference on Plant Morphology (14–16 May 2013, Lviv, Ukraine)*. Lviv, 4: 177–179 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Комплексный подход в изучении ариллусов // *Modern Phytomorphology: Материалы 2-й междунар. науч. конф. по морфологии растений (14–16 мая 2013 г., Львов)*. Львов, 2013а. Т. 4. С. 177–179).

Trusov, N. A. (2013c) Seed and aril structure of *Aristolochia arborescens* L. (Aristolochiaceae). In: *Aktual'ni problemy botaniky ta ekologii. Materialy mizhnarodnoi konferentsii molodykh uchenykh (Shholkine, 18–22 chervnja 2013 r.)* [*Actual problems of botany and ecology. Proceedings of the International conference of young scientists (Scholkino, 18–22 June 2013)*]. Fytosotsyotsentr, Kiev, 121–122 pp. [In English]. (**Trusov N. A.** Seed and aril structure of *Aristolochia arborescens* L. (Aristolochiaceae) // *Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Шолкіне, 18–22 червня 2013 р.)*. Київ: Фітосоціоцентр, 2013с. С. 121–122).

Trusov, N. A. (2013b) Development of seeds and arils in the genus *Taxus* L. In: *Simbioz–Rossiya 2013: Sbornik tezisev VI Vserossiyskogo s mezhdunarodnym uchastiyem kongressa molodykh uchenykh biologov* [*SymbioS Russia 2013: Proceedings of Educational school “New concepts on topical problems in biology and medicine”, 19–23 August, 2013*]. ООО «Издательство «Аспринт»», Irkutsk, 418–419 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Развитие семян и ариллусов у представителей рода *Taxus* L. // *Симбиоз–Россия 2013: Сб. тез. VI Всерос. с междунар. участием конгресса молодых ученых биологов*. Иркутск: ООО «Издательство «Аспринт»», 2013b. С. 418–419).

Trusov, N. A. (2014a) Aril *Euphorbia amygdaloides* L. (Euphorbiaceae): structure and functions. In: *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati Ivana Grigoryevicha i Tatyany Ivanovny Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova)*. T. 2. Red. by D. Sc. V. P. Viktorov [*Proceedings of the IX International conference on ecological plant morphology, dedicated to the memory of Ivan Grigoryevich Serebryakov and Tatyana Ivanovna Serebryakova (the 100th anniversary of the birth of I. G. Serebryakov)*]. Vol. 2. Ed. V. P. Viktorov.]. MPGU, Moscow, 439–442 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Ариллус *Euphorbia amygdaloides* L. (Euphorbiaceae): строение и функции // *Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова)*. Т. 2 / Под общ. ред. д. б. н. В. П. Викторова. М.: МПГУ. 2014а. С. 439–442).

Trusov, N. A. (2014b) Morphological and anatomical structure and development of aril *Viola odorata* L. (Violaceae). *Modern Phytomorphology*. Lviv, 6: 141–142 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Морфолого-анатомическое строение и развитие ариллуса *Viola odorata* L. (Violaceae) // *Modern Phytomorphology*. – Lviv. 2014b. Vol. 6. P. 141–142).

Trusov, N. A. (2015) Morphological and anatomical structure of seed coat and aril *Aristolochia steupii* (Aristolochiaceae). In: *Tezisy dokladov III (XI) Mezhdunarodnoy botanicheskoy konferentsii molodykh uchenykh v Sankt-Peterburge* [*Abstracts III (XI) of the International Botanical Conference of young scientists in St. Petersburg, 4–9 October 2015*]. BIN RAN, St. Petersburg, 95 p. [In Russian]. (**Трусов Н. А.** Морфолого-анатомическое строение семенной кожуры и ариллуса *Aristolochia steupii* (Aristolochiaceae) // *Тезисы докладов III (XI) Междунар. ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге (4–9 октября 2015 г.)*. СПб.: БИН РАН, 2015. С. 95).

Trusov, N. A., Sozonova, L. I. (2011a) Morphological nature of *Euonymus* arils (Celastraceae R. Br.). In: *Karazinskiye yestestvennonauchnyye studii: Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii (1–4 fevralya 2011 g., Kharkov)* [*Karazinsky natural science studio. Proceedings of the International scientific conference*]. Kharkovskiy natsionalnyy universitet imeni V. N. Karazina, Kharkov, 327–329 pp. [In Russian]. (**Трусов Н. А., Созонова Л. И.** Морфологическая природа присемянников *Euonymus* L. (Celastraceae R. Br.) // *Каразинские естественнонауч-*

ные студии: Материалы междунар. науч. конф. (1–4 февраля 2011 г., г. Харьков). Харьков: Харьковский нац. ун-т им. В. Н. Каразина, 2011а. С. 327–329).

Trusov, N. A., Sozonova, L. I. (2011b) Development and structure of the fruit in the genus *Celastrus* (Celastraceae). *Bot. Zhurn. (Moscow–St. Petersburg)* 96(8): 1084–1090 [In Russian]. (**Трусов Н. А., Созонова Л. И.** Развитие и строение плода у представителей рода *Celastrus* (Celastraceae) // Бот. журн., 2011b. Т. 96, № 8. С. 1084–1090).

Ugolev, A. M. (1987) Trophology – a new interdisciplinary science. *Priroda [Nature]* 2: 3–14 [In Russian]. (**Уголев А. М.** Трофология – новая междисциплинарная наука // Природа, 1987. № 2. С. 3–14).