

УДК 582.766(581.4+575.86)

Структура коробочек с шиповидными выростами видов секции *Echinococcus* рода *Euonymus* (Celastraceae)

И. А. Савинов, Е. В. Соломонова

ФГБОУ ВО «Московский государственный университет пищевых производств», Волоколамское шоссе, д. 11,
г. Москва, 125080, Россия. E-mail: savinovia@mail.ru

Ключевые слова: коробочки с шиповидными выростами, перикарпий, плод, семя, спермодерма, Celastraceae, *Echinococcus*, *Euonymus*.

Аннотация. В статье приведены результаты детального исследования структуры плодов и семян 6 видов бересклетов секции *Echinococcus*, обладающих шиповидными (колючими) выростами на своих плодах-коробочках. Общими для всех изученных видов являются следующие признаки: округлая форма плода, наличие шипов на поверхности зрелых коробочек, сильное развитие parenхимных слоев в перикарпии (особенно в области шипов), присутствие дериватов проводящих пучков в шипах, относительно мелкий зародыш в семени, малослойная спермодерма, обычно с крупными клетками экзотесты. Виды различаются характером поверхности коробочки (в особенности – формой и размером шипов), количеством гнезд в зрелом плоде, числом клеточных слоев в перикарпии и семенной кожуре, топографией отдельных тканей перикарпия и спермодермы. В области шипов на анатомических срезах у всех видов отмечены компактные вытянутые либо округлые дериваты проводящих пучков («скелетные жилки») и мелкие parenхимные клетки вокруг, формирующие анатомический каркас каждого шипа. Часть этих клеток обильно заполнена флорафенами либо содержит друзы кристаллов оксалата кальция. Эти признаки можно использовать при разграничении близких видов. Авторы присоединяются к мнению специалистов о наличии двух независимых филогенетических линий в эволюции рода *Euonymus*, у представителей которых формируются два типа выростов (шипы и крылья соответственно) на поверхности их коробочек: секция *Echinococcus* подрода *Euonymus* и подрод *Kalonymus*.

Structure of capsules with prickly appendages of the species of *Euonymus* section *Echinococcus* (Celastraceae)

I. A. Savinov, E. V. Solomonova

Moscow State University of Food Production, Volokolamskoye shosse, 11, Moscow, 125080, Russia

Keywords: capsules with spinous (spiny, prickly) appendages, Celastraceae, *Euonymus*, fruit, pericarp, section *Echinococcus*, seed, spermoderm.

Summary. The article presents a detailed study of the structure of fruits and seeds of 6 species of the *Euonymus* section *Echinococcus*, with spinous (spiny) appendages on its fruit-capsules. Common characters for all studied species are followed: round shape of capsule, the presence of spines on surface of mature capsules, degree development of parenchymal layers in pericarp (especially in the spines area), the presence of derivates of conducting bundles in spines, relatively small embryo in seed, a few-layers spermoderm, usually with large exotestal cells. The species differ by peculiarities of surface of the capsule (in particular, the shape and size of the thorns), the number of locules in the mature fruit, the number of cell layers in pericarp and spermoderm, the topography of the individual tissues in pericarp and spermoderm. For all species studied in the area of thorns on the anatomical sections compact prolate or rounded the conductive bundle derivates (“skeletal veins”) and small parenchymal cells around that form the anatomical skel-

eton of each spine are marked. Some of these cells are abundantly filled with phlobaphenes or contains druses crystals of calcium oxalate. These characters may be use for species identification in closely related groups. The authors join the opinion of specialists on the existence of two independent phylogenetic lineages in evolution of the genus *Euonymus*, in the representatives of which two types of outgrowths (spines and wings, respectively) are formed on the surface of their capsules: section *Echinococcus* from subgenus *Euonymus* and subgenus *Kalonymus*.

Введение

Среди представителей крупного рода *Euonymus* L. – бересклет (всего около 200 видов) – существуют весьма любопытные виды, имеющие крыловидные или шиповидные выросты плодов-коробочек. Они относятся, соответственно, к подроду *Kalonymus* Beck (секция *Uniloculares* Rouy et Fouc.) и секции *Echinococcus* Nakai подрода *Euonymus* и многими специалистами признаются в качестве «хороших» таксонов (Loesener, 1942; Blakelock, 1951; Leonova, 1974; Ma, 2001; Savinov, Vaikov, 2007). Обе эти группы получили хорошую поддержку в качестве монофилетических, близкородственных субклад в пределах одной клады в сопряженном морфологическом и молекулярно-филогенетическом анализе рода *Euonymus* (Li et al., 2014). Здесь речь пойдет о второй группе видов, имеющих плоды с шиповидными (колючими) выростами, относимой к секции *Echinococcus* рода *Euonymus*.

R. A. Blakelock (1951) приводит список из 29 видов для двух рядов (series), относимых им к секции *Echinococcus*, причем принадлежность некоторых видов к этой секции вызывает у него сомнения. Кроме того, он рассматривает появление выростов коробочек в виде крыльев и шипов как возможную адаптацию к увеличению видимости плода при его раскрытии, что важно для диссеминации: «шипы, крылья и раскрытие коробочки увеличивают видимость плода для птиц, уже привлеченных его ярким цветом и висячими семенами с красным или оранжевым ариллусами» (Blakelock, 1951, p. 227). Т. Г. Леонова (Leonova, 1974) подчеркивает важное диагностическое значение признака шиповидных выростов на коробочке и признает два ряда в пределах секции, в состав которых входят, соответственно, вечнозеленые и листопадные виды. J.-S. Ma (2001) различает у видов секции два типа выростов на коробочках – шиповидные и бугорчатые, характеризующие разных представителей, однако не принимает деления секции на ряды.

В настоящее время к секции *Echinococcus* относят 18 видов, из которых 14 представлены в Китае (Ma, Funston, 2008), один широко распространен в Восточной и Юго-Восточной Азии

(включая Китай), один – в Индонезии и на Филиппинах (Ding Hou, 1962; LaFrankie, Pelser, 2016), и 3(4) – в Америке, из которых два вида в Мексике и 1(2) – в США (Ma, 2001; Ma et al., 2016). Представители секции лишь дважды становились предметом специального изучения (Sprague, 1908; Zheng et al., 2012), хотя важные обобщения были опубликованы также Т. Nakai (1941) и Th. Loesener (1942). Китайские специалисты методами нумерической таксономии (используя кластерный и факторный анализы) изучили 30 морфологических признаков у 13 видов секции (были использованы 1500 образцов), в результате чего были получены новые представления о родстве отдельных представителей (Zheng et al., 2012). В частности, они не поддерживают выделения двух рядов в секции, предложенных R. A. Blakelock (1951). В. Schulz (2006) приводит описание морфологии коробочек с хорошими цветными изображениями для двух близких видов из секции *Echinococcus* – *E. americanus* L. и *E. obovatus* Nutt. Итак: 1) все авторы принимают в качестве естественного таксона секцию *Echinococcus* Nakai; 2) видовой состав секции изучен на сегодняшний день достаточно полно, однако сведений о деталях структуры плодов и семян отдельных представителей все еще недостаточно. Совершенно отсутствуют данные об анатомическом строении перикарпия и семенной кожуры. Сходная морфология плодов у представителей секции приводит к тому, что определение близких видов в природе, а также на гербарном материале представляет известную сложность. Вследствие этого часто встречается неправильная идентификация отдельных видов.

Материал и методы

Нами были изучены морфология плодов и семян, а также детали анатомического строения перикарпия и семенной кожуры у 6 видов секции *Echinococcus*. Образцы были получены из дендрария Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (*Euonymus obovatus* Nutt.) и Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE, *E. acanthocarpa* Franch., *E. aculeata* Hemsl., *E. angustatus* Sprague, *E. echinata* Wall. ex Roxb., *E. hemsleyana* Loes.) и фиксиро-

ваны в 70%-м этаноле (в случае свежих плодов), либо в смеси Страсбургера (90%-й этиловый спирт + глицерин + дистиллированная вода в соотношении 1 1:1) в течение 10 суток (в случае сухого гербарного материала).

Для изучения морфологического строения плодов использовали бинокулярную лупу МБС-2, описания плодов составлены согласно общепринятым методикам с использованием соответствующей терминологии (Melikyan, Devyatov, 2001). Анатомическое строение плодов и семян изучено по общепринятой методике (Barykina et al., 2000) на поперечных срезах, выполненных в средней части зрелых органов бритвенным лезвием от руки; использовали световые микроскопы МББ-1 и Биомед С-2. Детали морфологии плода *Euonymus obovatus* были дополнительно изучены с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi 2000С с фотовидеонасадкой. При описании анатомо-топографической зональности зрелого перикарпия изученных видов мы опирались на данные Н. А. Трусова (Trusov, 2010), исследовавшего особенности развития плодов у ряда модельных представителей (*Euonymus alatus* (Thunb.) Sieb., *E. europaeus* L., *E. macropterus* Rupr., *E. verrucosus* Scop.) из разных секций рода *Euonymus*.

Результаты

Секция *Echinococcus* Nakai

Ряд *Echinati* (Loes.) Blakel.

E. acanthocarpus Franch.

Плод – округлая кожистая коробочка, 6–7 мм в диаметре, густо покрытая шипами треугольной формы, имеющими длину около 2 мм (рис. 1а). Гнезд 4, обычно 2–3 из них недоразвиты. Перикарпий (рис. 2а) из (16)17–19 (в области между соседними шипами) или из 27–30 слоев (в области шипов). Экзокарпий однослойный, представлен квадратно-прямоугольными на поперечном срезе, заполненными флобафенами клетками с утолщенными наружными стенками. Мезокарпий состоит из 15–17 (в области между соседними шипами) или из 25–28 слоев (в области шипов) довольно крупных, почти округлых (изодиаметрических) паренхимных клеток, некоторые (идиобласты) также содержат флобафены. В области шипов расположены довольно мощные дериваты проводящих пучков, выполняющие механическую функцию. Эндокарпий образован одним слоем толстостенных слабодревесневших клеток, вытянутых в тангентальном направлении.

Семя крупное, темно-бурое, 7 мм в длину, целиком одето оранжевым присемянником (рис. 3а). Спермодерма малослойная, из 5–6 слоев, все клетки ее содержат флобафены (рис. 4а). Экзотега однослойная, образована крупными клетками, вытянутыми в радиальном направлении. Вся оболочка, но в особенности наружные и боковые стенки клеток утолщены. Мезотега представлена 2(3) слоями небольших паренхимных клеток. Экзотега состоит из одного слоя мелких склереид. Остальные слои тегмена в зрелом семени представлены одним слоем мелких тонкостенных клеток. Эндосперм обильный, зародыш занимает значительно больше половины длины семени.

E. aculeatus Hemsl.

Плод – округлая кожистая коробочка, покрытая шипами 5–6 мм длиной (рис. 1б). Гнезд 4. Перикарпий из 30–31 слоя (рис. 2б). Экзокарпий однослойный, представлен мелкими, квадратно-прямоугольными на поперечном срезе, бесцветными клетками. Мезокарпий состоит из 25–27 слоев мелких и крупных паренхимных клеток, содержащих флобафены. Эндокарпий образован 3–4 слоями вытянутых в тангентальном направлении макросклереид, а его внутренняя зона – одним слоем прямоугольных клеток со слабо утолщенной оболочкой.

Семя обратнойцевидное, целиком одето в оранжевый присемянник (рис. 3б–в). Спермодерма малослойная (4–6 слоев, рис. 4б). Эндосперм обильный, зародыш не больше половины длины семени.

E. angustatus Sprague

Плод – округлая, многосеменная, 4-гнездная кожистая коробочка, около 16 мм в диаметре, покрытая крупными (7–8, иногда до 12 мм длиной) шипами (рис. 1в). Гнезд 4. Перикарпий из 23–28 слоев (рис. 2в). Экзокарпий однослойный, представлен почти квадратными на поперечном срезе, очень мелкими бесцветными клетками с утолщенными наружными стенками. Мезокарпий состоит из 15–20 слоев крупных и мелких паренхимных клеток, обильно заполненных флобафенами. Среди них расположены многочисленные дериваты проводящих пучков. Эндокарпий дифференцирован на 6 слоев, удлиненных в тангентальном направлении макросклереид и внутреннего слоя крупных слабодревесневших таблитчатых клеток.

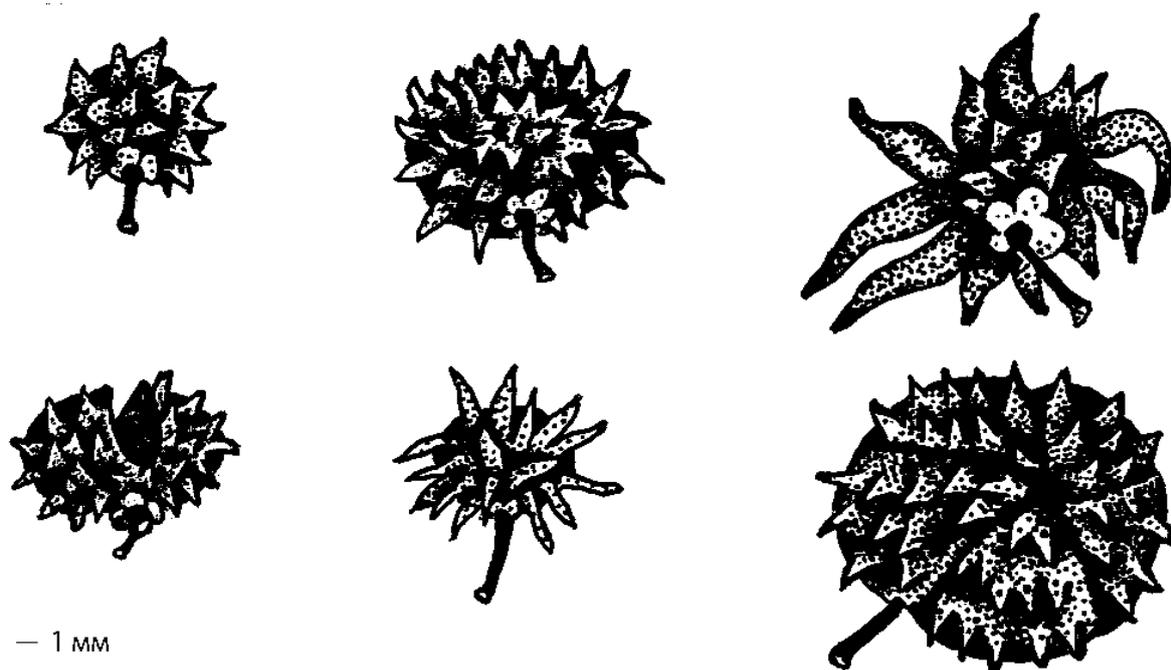


Рис. 1. Внешний вид плодов: а – *Euonymus acanthocarpus*; б – *E. aculeatus*; в – *E. angustatus*; г – *E. echinatus*; д – *E. hemsleyana*; е – *E. obovatus*. Масштабная линейка = 1 мм.

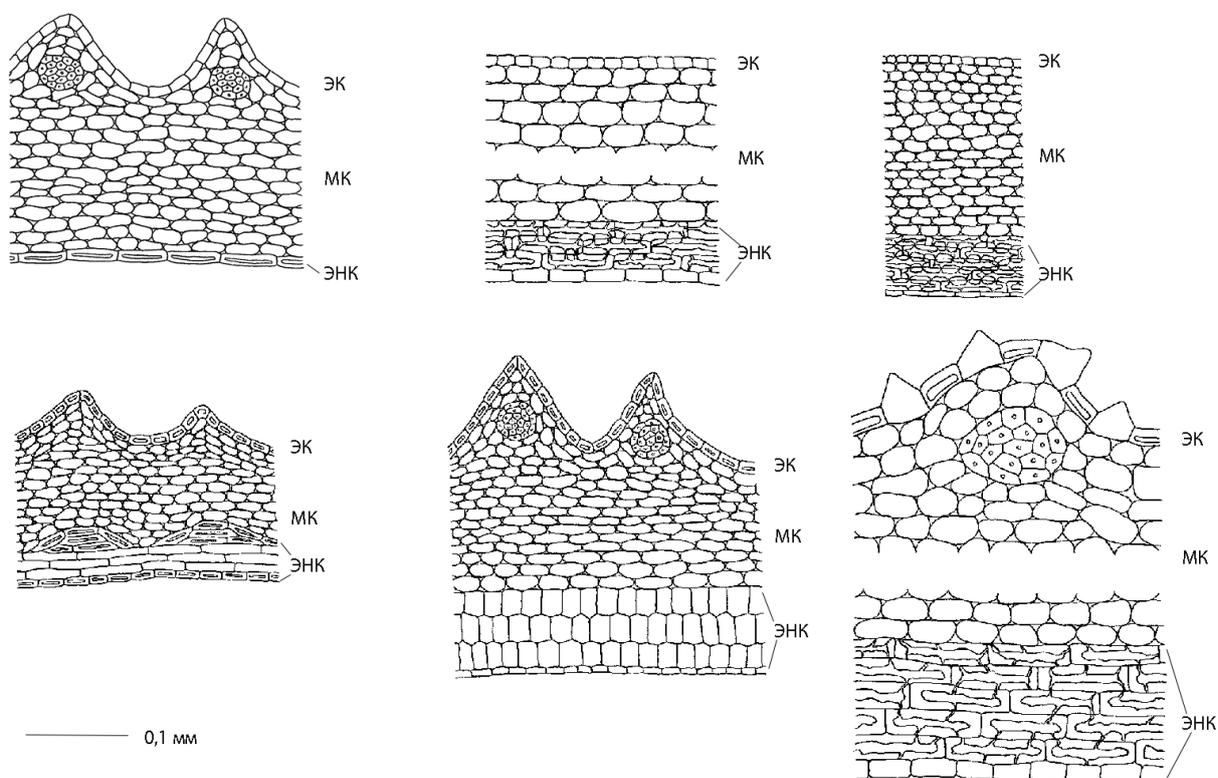


Рис. 2. Строение перикарпия на поперечном срезе плода (схематизировано): а – *Euonymus acanthocarpus*; б – *E. aculeatus*; в – *E. angustatus*; г – *E. echinatus*; д – *E. hemsleyana*; е – *E. obovatus*. Масштабная линейка = 0,1 мм. Условные обозначения: ЭК – экзокарпий, МК – мезокарпий, ЭНК – эндокарпий.

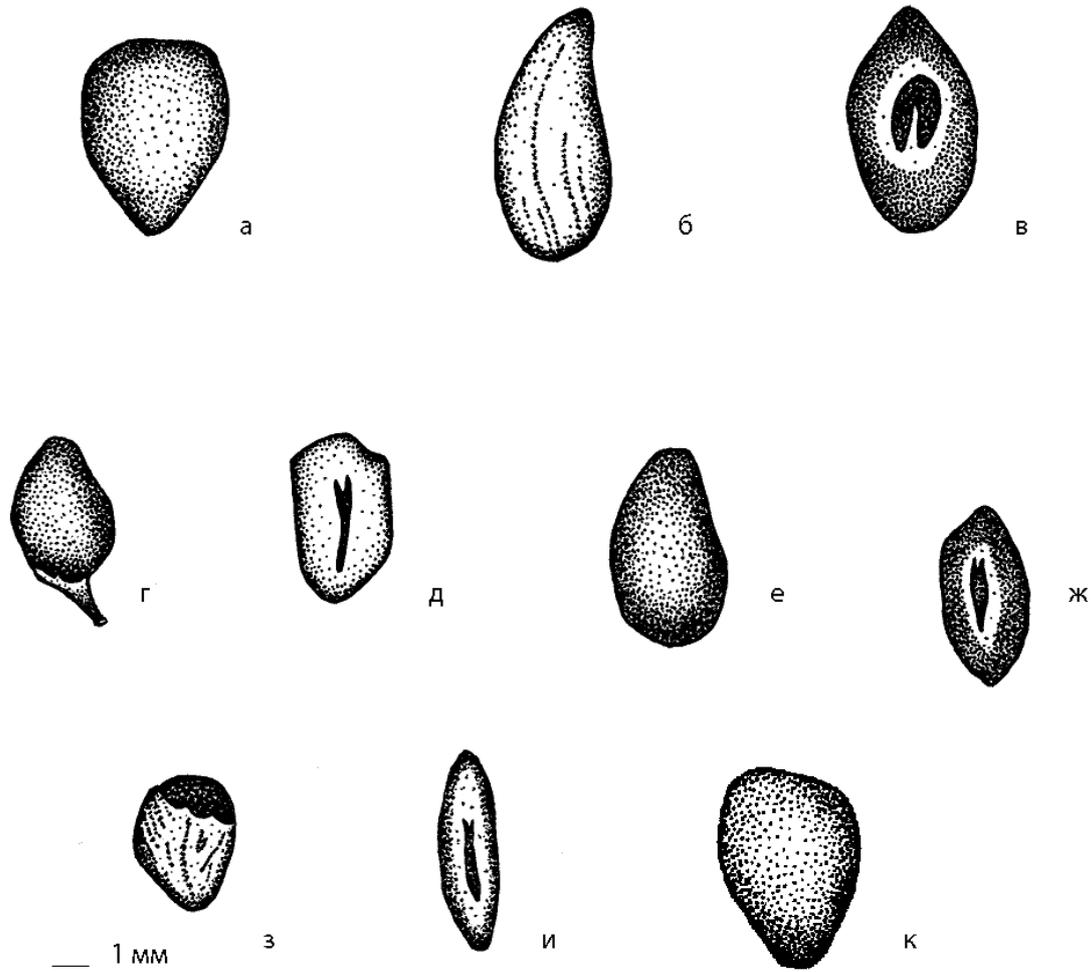


Рис. 3. Внешний вид и продольные срезы семян: а – *Euonymus acanthocarpus*; б–в – *E. aculeatus*; г–д – *E. angustatus*; е–ж – *E. echinatus*; з–и – *E. hemsleyana*; к – *E. obovatus*. Масштабная линейка = 1 мм.

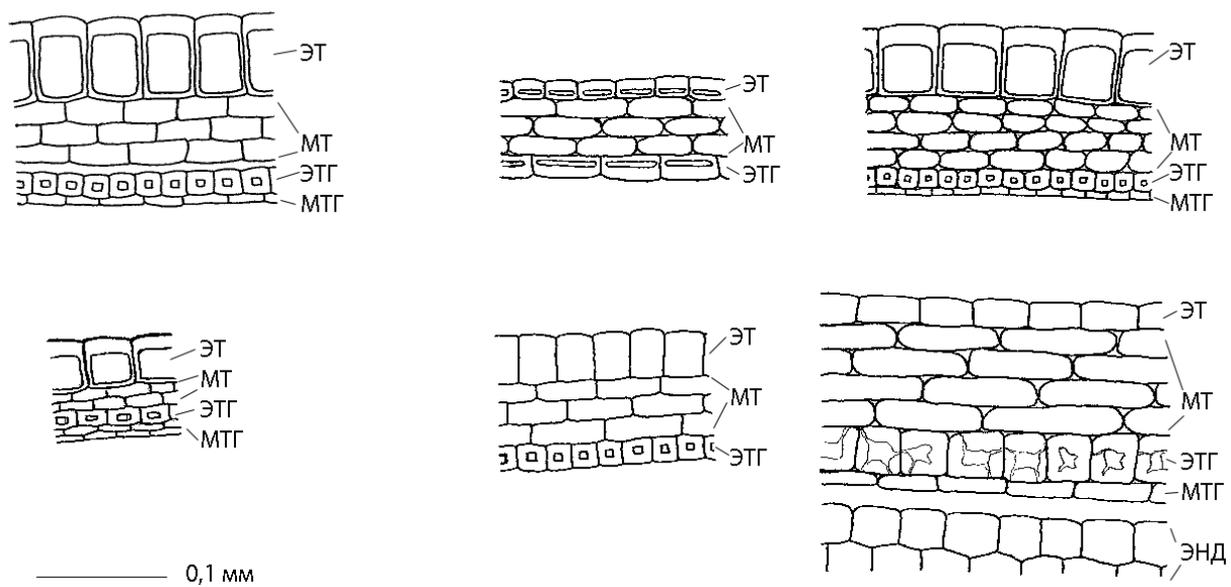


Рис. 4. Строение семенной кожуры на поперечном срезе семени (схематизировано): а – *Euonymus acanthocarpus*; б – *E. aculeatus*; в – *E. angustatus*; г – *E. echinatus*; д – *E. hemsleyana*; е – *E. obovatus*. Масштабная линейка = 0,1 мм. Условные обозначения: Т – теста, ТГ – тегмен, ЭТ – экзотеста, МТ – мезотеста, ЭТГ – экзотегмен, МТГ – мезотегмен, ЭНД – эндосперм.

Семя яйцевидное, некрупное, около 5–7 мм длиной, целиком одето в светло-желтый присемянник, разрастающийся от микропиле и семяножки (рис. 3г–д). Присемянник малослойный, состоит из внешней и внутренней эпидермы и 3–4 слоев бесцветных паренхимных клеток. Спермодерма из 7 слоев, с саркотестой (рис. 4в). Экзотеста однослойная, из очень крупных, мясистых, почти квадратных на поперечном срезе клеток. Стенки их более или менее равномерно утолщены. Мезотеста состоит из 4 слоев некрупных паренхимных клеток. Экзотегамен состоит из одного слоя мелких утолщенных клеток. Мезотегамен представлен одним слоем сдавленных клеток, как и эндотегамен. Зародыш семени относительно небольшой (по длине чуть больше половины семени), эндосперм обильный.

E. echinatus Wall. ex Roxb.

Плод – округлая, слегка приплюснутая, четырехгнездная кожистая коробочка, 10–12 мм ши-

риной и 7–8 мм длиной, покрытая небольшими шипами в форме шиловидных крючков 1–1,5 мм длиной (рис. 1г). Гнезд 4, иногда развиты только 1–2 гнезда. Перикарпий из 15 (в области между соседними шипами) или из 30–35 слоев (в области шипов, рис. 2г). Экзокарпий однослойный, представлен довольно крупными, квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками. Мезокарпий состоит из флобафен-содержащих (3–4 слоя) и почти бесцветных паренхимных клеток (7 слоев – в области между соседними шипами, до 27 слоев – в области шипов), среди которых тем не менее встречаются отдельные идиобласты с флобафенами. Эндокарпий дифференцирован на 3 (в области между соседними шипами) или 6 слоев (в области шипов) макросклерид, удлиненных в тангентальном направлении, и один слой внутренних слабодревесневших клеток.

Семя темно-бурое, яйцевидное, 6 мм длиной, целиком одето в оранжевый присемянник

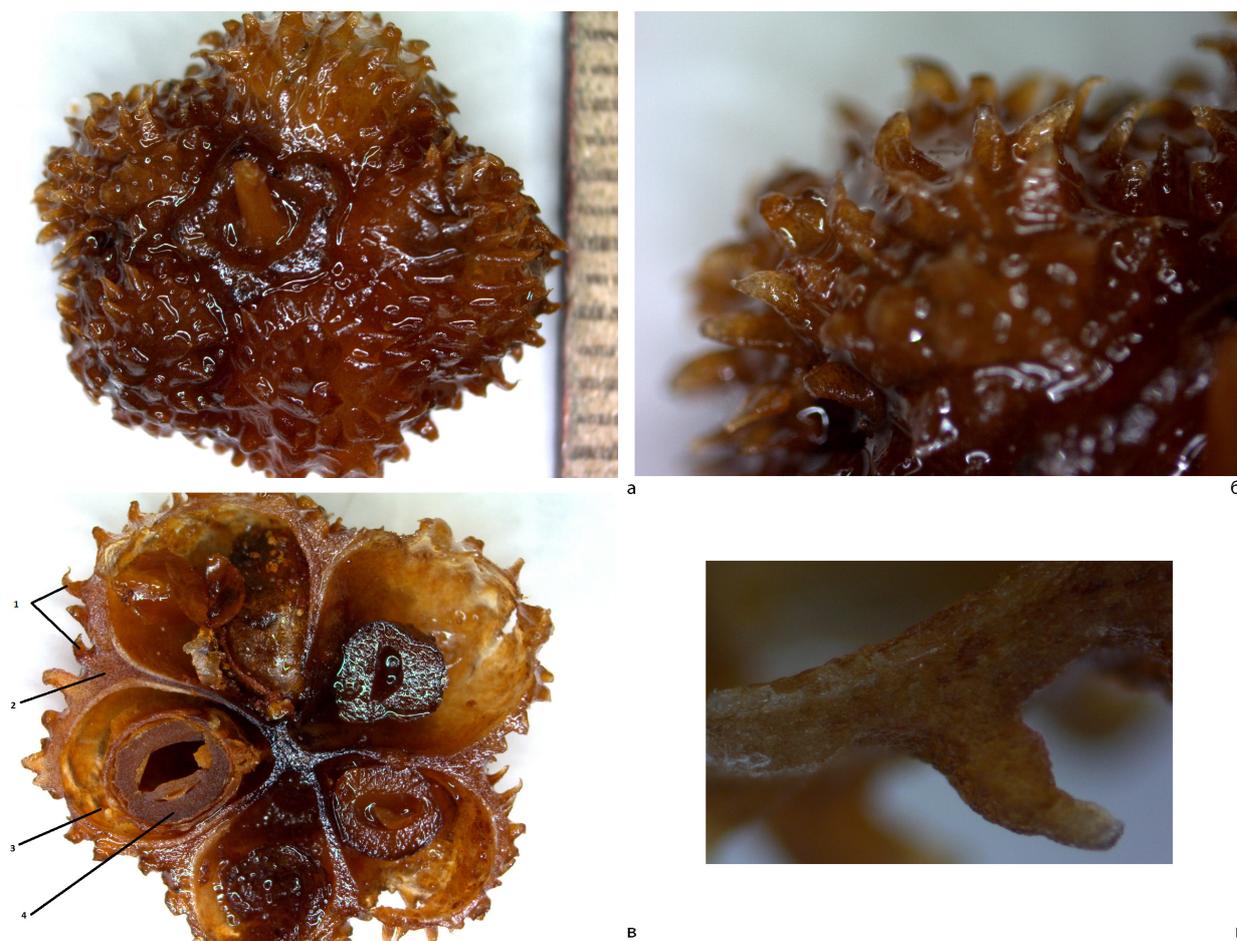


Рис. 5. Детали морфологии плода *Euonymus obovatus*: а – внешний вид плода; б – фрагмент поверхности плода с шиповидными выростами крупным планом; в – поперечный разрез плода в средней части; г – отдельный шиповидный вырост с фрагментом перикарпия: 1 – шиповидные выросты, 2 – перикарпий, 3 – гнездо плода, 4 – семя.

(рис. 3е–ж). Спермодерма малослойная, из 6–7 слоев (рис. 4г). Экзотеста однослойная, образована очень крупными, почти квадратными на поперечном срезе клетками с утолщенными наружными стенками и заполненными обильно флобафенами. Мезотеста представлена 2(3) слоями очень мелких паренхимных клеток. Экзотегмен состоит из одного слоя небольших склерид. Мезо- и эндотегмен в виде 1–2 слоев слегка сдавленных тонкостенных клеток. Эндосперм довольно обильный, зародыш занимает чуть более половины длины семени.

E. hemsleyanus Loes.

Плод – округлая кожистая коробочка, 7 мм в диаметре, густо покрытая шипами 3–4 мм длины (рис. 1д). Коробочка из 2 гнезд. Перикарпий из 19 (в области между соседними шипами) или из 30–35 слоев (в области шипов, рис. 2д). Экзокарпий однослойный, представлен квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками с утолщенными наружными и (отчасти) боковыми стенками и заполненными флобафенами. Мезокарпий состоит из 15 (в области между соседними шипами) или из 25–30 слоев (в области шипов) довольно крупных, почти округлых паренхимных клеток, заполненных флобафенами. В области шипов компактно в форме небольших «островков» расположены крупные дериваты проводящих пучков, заменяющих механическую ткань плода. Эндокарпий образован 3 слоями бесцветных слабодревесневших таблитчатых клеток и одним слоем мелких клеток.

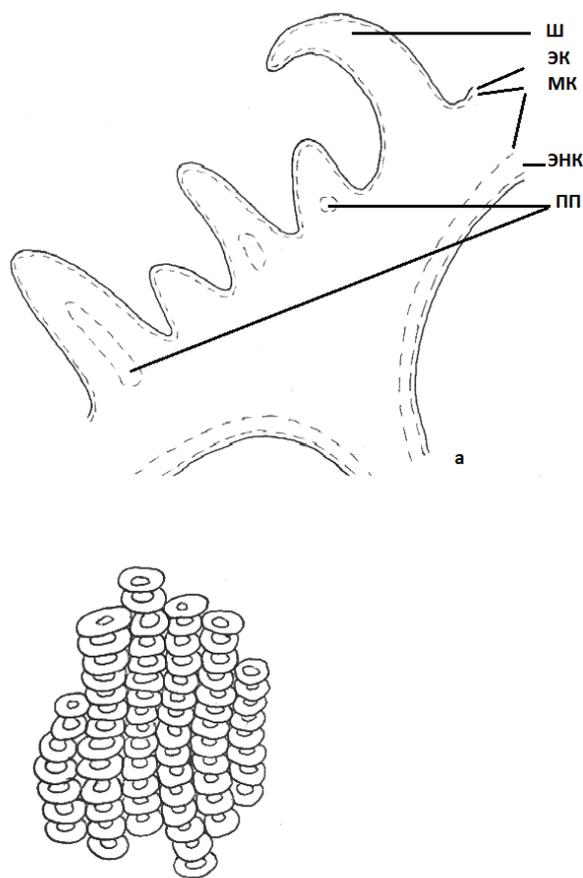
Семя небольшое (рис. 3з–и), 3–3,5 мм длиной, обратнойцевидное, темно-коричневое, большей частью одето почти оранжевым присемянником (на верхушке семени формируется «окошко» – непокрытая присемянником часть семени). Спермодерма малослойная, из 5(6) слоев, все клетки флобафен-содержащие (рис. 4д). Экзотеста однослойная, образована довольно крупными, почти квадратными на поперечном срезе клетками. Мезотеста представлена 3 слоями вытянутых в тангентальном направлении паренхимных клеток. Экзотегмен состоит из одного слоя небольших склерид. Эндосперма в семени немного, зародыш занимает чуть более половины длины семени.

Ряд *Tuberculatae* (Loes.) Blakel.

E. obovatus Nutt.

Плод – шаровидная или слегка лопастная, 1–5-гнездная коробочка, 10–15 мм в диаметре. Зрелая коробочка ярко-розового цвета. Снаружи

она равномерно покрыта шиповидными выростами широко-треугольной формы около 1–1,5 мм длиной, обычно загнутыми на верхушке. Каждый шип несет на поверхности мелкие бугорки, образованные сосочковидными выростами клеток экзокарпия (рис. 1е, 5а). Гнезд 3–4 (реже 5). Перикарпий из 18–20 слоев, хорошо дифференцирован на ряд топографических зон (рис. 2е). Экзокарпий представлен одним слоем крупных прямоугольных на поперечном срезе клеток с утолщенными наружными стенками. Ряд из них имеет хорошо выраженные сосочковидные выросты, эти клетки являются тонкостенными. В области шипов плода расположены мощные дериваты проводящих пучков, в которых можно различить водопроводящие элементы ксилемы с кольчатым типом утолщений (рис. 6б). В области между соседними шипами мезокарпий образован 11–12 слоями крупных паренхимных клеток, часть из которых содер-



6

Рис. 6. Особенности расположения (а) и детали структуры (б) дериватов проводящих пучков в области шиповидных выростов плода у *Euonymus obovatus* (схематизировано). Условные обозначения см. рис. 2, ПП – дериваты проводящих пучков, Ш – шиповидный вырост.

жит флобафены или друзы кристаллов оксалата кальция. Эндокарпий дифференцирован на две зоны. Наружная зона состоит из 5–6 слоев крупных, вытянутых в тангентальном направлении макросклерид. Внутренняя зона представлена одним слоем клеток с утолщенными наружными стенками.

Семена буроватые, 5–7 мм в диаметре, целиком покрыты ярко-красным присемянником (рис. 3к). Семенная кожура из 8–10 слоев (рис. 4е). Экзотеста образована тонкостенными прямоугольными клетками, содержащие «вкрапления» флобафенов. Мезотеста представлена утолщенными вытянутыми клетками, образующими 4–6 слоев. Эндотеста не выражена. Экзотегамен одревесневший, состоит из одного слоя сильно утолщенных склерид несущих поровые каналцы. Внутренняя зона тегмена не дифференцирована, представлена одним (реже 2–3) слоем почти разрушенных клеток, к ним изнутри прижимаются клетки эндосперма.

Обсуждение

Настоящее исследование охватило 6 видов бересклетов (из 18 в мировой флоре), имеющих шиповидные (колючие) выросты на своих плодах. Особенности морфологии коробочек с шиповидными выростами и детали анатомического строения перикарпия и спермодермы у видов секции *Echinococcus* рода *Eionymus*, вместе с рядом общих признаков демонстрируют существенные различия у всех изученных представителей, что позволяет использовать эти особенности в видовой диагностике и при решении вопросов систематики и филогении. Общими для всех изученных видов являются следующие признаки: округлая форма плода, наличие шипов на поверхности зрелых коробочек, сильное развитие паренхимы в перикарпии (особенно в области шипов), присутствие дериватов проводящих пучков в шипах, относительно мелкий зародыш в семени, малослойная спермодерма обычно с крупными клетками экзотесты. Виды различаются характером поверхности коробочки, формой и размером шипов, количеством гнезд в зрелом плоде, числом клеточных слоев в перикарпии и семенной кожуре, топографией отдельных тканей перикарпия и спермодермы. В перикарпии у всех изученных видов в области шипов отмечены компактные вытянутые либо округлые дериваты проводящих пучков («скелетные жилки») и мелкие паренхимные клетки вокруг, формирующие анатомический каркас каждого шипа.

Часть этих клеток обильно заполнена флобафенами либо содержит друзы кристаллов оксалата кальция (у *E. obovatus*). Эти установленные нами особенности можно использовать для разграничения близких видов секции наряду с ранее предложенными признаками (Sprague, 1908; Zheng et al., 2012): длина черешков, форма и особенности жилкования листьев, число осей соцветия, мерность цветка, форма и размер шипов на плодах. При этом вопрос о гистогенетической зональности перикарпия изученных видов заслуживает дополнительного изучения.

Существует версия, что развитие шиповидных или крылатых выростов на плодах бересклетов может быть связано со специфическими агентами диссеминации, такими как животные, ветер и/или вода (Li et al., 2014). Соответствующие мутации, приводящие к появлению крыльев или шипов, могли быть фиксированы отбором, когда появились специфические агенты диссеминации. Такие плоды (а также плоды с крыловидными выростами в подроде *Kalonymus*) могли также развиваться в условиях изоляции в горных районах, когда происходил генетический дрейф в малых популяциях, фиксирующий эти морфологические изменения вместе с заменами (субституцией) в нейтральных маркерах (Li et al., 2014). Мы не можем здесь обсуждать реальность подобных версий, поскольку все еще недостаточно непосредственных наблюдений в природе над процессом диссеминации у этих видов (так же, как и деталей морфогенеза этих выростов плодов).

Мы согласны с выдвинутой Н. А. Трусовым с соавторами (Trusov et al., 2010) гипотезой о том, что в случае развития крылатых или шиповидных выростов имеет место увеличение площади фотосинтезирующей поверхности коробочки (в шипах и крыльях у незрелых плодов хорошо развита ассимиляционная ткань), что с точки зрения функциональности важно для снабжения питательными веществами зародыша семени. Кроме того, яркоокрашенные выросты плодов (вместе с сочным присемянником) привлекают птиц – основных их распространителей. Важно сказать, что ни о какой эпизоохории в случае шиповидных выростов на коробочках, скорее всего, речи быть не может, поскольку плоды вскрываются еще на материнском растении. Сами шипы прямые, относительно короткие (от 1 до 7 мм), иногда несут крючковидные выросты (у *E. echinatus*, *E. obovatus*), однако последние очень маленькие и поэтому не могут цепляться за шерсть

или перья животных. Подобное мнение относительно диссеминации бересклетов уже было высказано в литературе (Blakelock, 1951). При этом мы подчеркиваем необходимость дальнейшего изучения процесса диссеминации изученных видов непосредственно в природных условиях.

По мнению Н. А. Трусова (Trusov, 2010), вероятной причиной эволюционных изменений плодов *Euonymus* является обеспечение поступления наибольшего количества питательных веществ именно в семя, для чего необходимо сокращение расхода ассимилятов на формирование перикарпия и присемянника. При сохранении абсолютных размеров плода происходит значительное увеличение площади его поверхности относительно исходного типа за счет формирования выростов (шипов, крыльев). Следовательно, повышается его фотосинтетическая активность для питания семени, а расход ассимилятов на формирование внесеменных частей плода остается на том же уровне. Поэтому виды, имеющие дополнительные выросты на коробочках, эволюционно принадлежат к производным формам, возникшим от предковой формы, имевшей шарообразные плоды без выростов и без лопастей. Но сами коробочки (а также семена) сохраняют при этом много признаков, свойственных анцестральной группе. С этих позиций представители секции *Echinococcus* (как и виды подрода *Kalonymus*, имеющие крыловидные выросты коробочек) являются относительно древней и филогенетически обособленной, с целым «букетом» архаических черт, группой бересклетов. С этим мнением согласны основные монографы рода (Blakelock, 1951; Leonova, 1974; Ма, 2001; Savinov, Baikov, 2007); это подтверждается

и современными филогенетическими исследованиями (Li et al., 2014).

Появление плодов с крыловидными и/или шиповидными выростами происходит не только у представителей рода *Euonymus* (подрод *Kalonymus*, секция *Echinococcus* подрода *Euonymus*), но и в других различных линиях эволюции семейства Celastraceae, причем на разной структурной основе (Savinov et al., 2015). Любопытно, что среди представителей других родов (например, у *Pterocelastrus*) наблюдаются случаи, когда на коробочке одновременно развиваются крыловидные и шиповидные (бугорчатые) выросты. У одних видов такие образования представляют собой регулярные выросты стенки плода (соответствуют по числу количеству гнезд коробочки), у других – нерегулярные, с неопределенным числом отдельных элементов (выростов).

Таким образом, особенности анатомического строения перикарпия и спермодермы у изученных видов секции *Echinococcus* (подрод *Euonymus*) демонстрируют ряд существенных отличий от представителей подрода *Kalonymus* (выраженная ребристость поверхности перикарпия, часто с дериватами проводящих пучков, другое соотношение толщины слоев паренхимных клеток и склереид в перикарпии, малослойная спермодерма, обычно крупные клетки экзотесты), что позволяет нам принять точку зрения ряда специалистов (подробнее см.: Savinov, Baikov, 2007) о наличии двух независимых филогенетических линий в эволюции рода, характеризующихся двумя типами выростов на поверхности коробочек (шипов и крыльев, соответственно), что отчасти подтверждают и результаты молекулярно-филогенетического анализа (Li et al., 2014).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhililova Kh. Kh., P'ina G. M., Chubatova N. V.** 2000. *Osnovy mikrotekhnicheskikh issledovaniy v botanike. Spravochnoye rukovodstvo* [Fundamentals of microtechnical research in Botany. Reference Guide]. Izdatelstvo kafedry vysshikh rasteniy biologicheskogo fakulteta Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta, Moscow, 127 pp. [In Russian] (**Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Десятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В.** Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М.: Изд-во каф. высших растений биол. ф-та Моск. гос. ун-та, 2000. 127 с.).
- Blakelock R. A.** 1951. A synopsis of the genus *Euonymus* L. *Kew Bull.* 2: 210–290. URL: http://www.jstor.org/stable/4120601?seq=1#page_scan_tab_contents
- Ding Hou.** 1962. Celastraceae I. In: *Flora Malesiana*. Ed. C. G. G. J. van Steenis. Ser. I. 6(2): 227–291.
- LaFrankie James V., Pelser Pieter B. (eds.)** 2016. Celastraceae. In: *Co's Digital Flora of the Philippines*. Eds. P. B. Pelser, J. F. Barcelona, D. L. Nickrent. 2011 onwards. URL: www.philippineplants.org (Accessed 4 May 2016).
- Leonova T. G.** 1974. *Beresklety SSSR I sopredelnykh stran* [The genus *Euonymus* L. of the USSR and neighbouring countries]. Nauka, Leningrad, 132 pp. [In Russian] (**Леонова Т. Г.** Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1974. 132 с.)

Li Yan-Nan, Xie Lei, Li Jin-Yu, Zhang Zhi-Xiang. 2014. Phylogeny of *Euonymus* inferred from molecular and morphological data. *J. Syst. Evol.* 52(2): 149–160. DOI: 10.1111/jse.12068

Loesener Th. 1942. Celastraceae. In: *Die Naturlischen Pflanzenfamilien*. Eds. A. Engler, K. Prantl. Wilhelm Engelmann, Leipzig, Berlin, 20B: 87–197.

Ma J.-S. 2001. A revision of *Euonymus* (Celastraceae). *Thaiszia – J. Bot., Košice* 11: 1–264. URL: <https://www.upjs.sk/public/media/5743/thaiszia-11-1-264-2001-ma.pdf>

Ma J.-S., Funston A. M. 2008. Celastraceae, *Euonymus*. In: *Flora of China*. Vol. 11 (Oxalidaceae through Aceraceae). Eds.: Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 440–463 pp.

Ma J.-S., Ball P.W., Levin G.A. 2016. Celastraceae. In: *Flora of North America*. Vol. 12. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=112340

Melikyan A. P., Devyatov A. G. 2001. *Osnovnyye karpologicheskiye terminy. Spravochnik [The basic carpological terms. Directory]*. Tovarishestvo nauchnykh izdatelstv KMK, Moscow, 47 pp. [In Russian] (**Меликян А. П., Девятков А. Г.** Основные карпологические термины. Справочник. М.: Товарищ. научн. изд. КМК, 2001. 47 с.)

Nakai T. 1941. A new classification of *Euonymus* L. *J. Jap. Bot.* 17(11): 615–618.

Savinov I. A., Baikov K. S. 2007. The analysis of phylogenetic relations in the genus *Euonymus* (Celastraceae R. Br.) using SYNAP method. *Turczaninowia* 10, 3–4: 36–50 [In Russian] (**Савинов И. А., Байков К. С.** Анализ филогенетических связей в роде *Euonymus* L. (Celastraceae R. Br.) с помощью метода SYNAP // *Turczaninowia*, 2007. Т. 10, вып. 3–4. С. 36–50).

Savinov I. A., Trusov N. A., Solomonova E. V., Nozdrina T. D. 2015. Structure, morphogenesis and evolutionary transformation of winged fruits in representatives of the family Celastraceae R. Br. *Turczaninowia* 18, 1: 60–66 [In Russian] (**Савинов И. А., Трусов Н. А., Соломонова Е. В., Ноздрина Т. Д.** Структура, морфогенез и эволюционные преобразования плодов с крыловидными выростами у представителей семейства Celastraceae R. Br. // *Turczaninowia*, 2015. Т. 18, вып. 1. С. 60–66). DOI: 10.14258/turczaninowia.18.1.7

Schulz B. 2006. Studien zu den Früchten und Samen ausgewählter *Euonymus* – Arten. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 91: 127–145.

Sprague T. A. 1908. The prickly-fruited species of *Euonymus*. *Bull. Miscel. Inform. (Royal Botanic Gardens, Kew)* 1(1908): 29–36. DOI: 10.2307/4114868

Trusov N. A. 2010. *Morfologo-anatomicheskoye stroeniye plodov predstaviteley semeystva Celastraceae R. Br. v svyazi s ikh maslichnostyu [Morphological and anatomical structure of the fruits of representatives of the family Celastraceae R. Br. in connection with their oil content: autoabstract the dissertation ... of the doctor of biological sciences]*. Moscow, 20 pp. [In Russian] (**Трусов Н.А.** Морфолого-анатомическое строение плодов представителей семейства Celastraceae R. Br. в связи с их масличностью: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2010. 20 с.)

Trusov N. A., Sozonova L. I., Solomonova E. V. 2010. Trends of evolution of the fruits shape of *Euonymus* L. In: *A. L. Takhtadzhyan i razvitie botanicheskoy nauki v Armenii [A. L. Takhtajan and development of the Botany in Armenia: Theses of reports, dedicated to the 100th anniversary of the birth of A. L. Takhtajan]*. Erevan, 63–65 pp. [In Russian] (**Трусов Н. А., Созонова Л. И., Соломонова Е. В.** Направления эволюции формы плодов *Euonymus* L. // А. Л. Тахтаджян и развитие ботанической науки в Армении: Тезисы докл. междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А. Л. Тахтаджяна (Ереван, 6–8 октября 2010 г.). Ереван, 2010. С. 63–65).

Zheng Yan-Chao, Mu Xian-Yun, Li Yan-Nan, Tu Qiang, Zhang Zhi-Xiang. 2012. A Numerical taxonomic study of the *Euonymus* section *Echinococcus* (Celastraceae). *Acta Bot. Yunnanica* 3: 271–286. DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.11183