

УДК 581.4+581.766

Структура и механизм вскрывания плодов некоторых представителей подсемейства *Hippocrateoideae* и трибы *Lophopetaleae* (Celastraceae R. Br.)

И. А. Савинов, Е. В. Соломонова, Т. Д. Ноздрина

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

Ключевые слова: дробные коробочки, мерикарпии, плодолистики, листовковидные коробочки, механизм вскрывания плода, пиренарии, ягоды, семя, спермодерма, семейство Celastraceae, подсемейство *Hippocrateoideae*, триба *Lophopetaleae*.

Аннотация. Рассмотрены морфология и анатомическое строение плодов и семян некоторых представителей подсемейства *Hippocrateoideae* s.l. (включая *Salacioideae*) и трибы *Lophopetaleae* семейства Celastraceae (всего 8 видов из 6 родов). Для представителей подсемейства *Hippocrateoideae* (за исключением тех из них, которые имеют сочные плоды) характерны дробные 3-гнездные коробочки с уплощенными мерикарпиями, образованными отдельными плодолистиками, и крылатые семена (крыло образуется с базального конца семени). Для видов трибы *Lophopetaleae* характерны листовковидные 3-гнездные коробочки, и крылатые семена (крыло в форме диска вокруг тела семени, либо апикального выроста от него). Яркий признак, свойственный представителям обеих групп – наличие групп склереид (дериватов проводящих пучков) в толще мезокарпия (включая представителей с сочными плодами!). У всех изученных видов в зрелой семенной коже хорошо выражены только слои тесты. Особое внимание уделено механизмам вскрывания сухих плодов. Имея ряд общих признаков, представители обеих групп отличаются особенностями формирования и диссеминации своих плодов-коробочек, а также характером расположения крылатых семян в гнездах плода.

The structure and mechanism of fruit dehiscence of some representatives of the *Hippocrateoideae* and *Lophopetaleae* (Celastraceae R. Br.)

I. A. Savinov, E. V. Solomonova, T. D. Nozdrina

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

Key words: divided capsules, mericarps, carpels, follicle-like capsules, the mechanism of fruit dehiscence, pirenariums, berries, seed, spermoderm, Celastraceae, *Hippocrateoideae*, *Lophopetaleae*.

Summary. The morphology and anatomy of fruits and seeds of some representatives of the subfamily *Hippocrateoideae* s.l. (incl. *Salacioideae*) and tribe *Lophopetaleae* of the family Celastraceae (8 species from 6 genera) are discussed. For representatives of the subfamily *Hippocrateoideae* (except those from them which have the fleshy fruits) divided 3-nested capsules with a flattened mericarps formed by separate carpels, and winged seeds (the wing is formed from the basal end of the seed) are typical. The species of the tribe *Lophopetaleae* have follicle-like 3-nested capsules and winged seeds (the wing in the form of a disc around the body of the seed, or apical outgrowth from it). A common character, typical for representatives of both groups is the presence of groups of sclereids (derivatives of conducting bundles) in the thick of mesocarp (including representatives with fleshy fruits!). In the mature of spermoderm all studied species have well defined layers of testa only. Special focus to mechanism of dry fruit dissection is attended. Having a number of common characters, both groups are distinguished by features of formation and dissemination of their fruit-capsules, and the arrangement of winged seeds in the nests of fruit.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на существенные успехи в области карпологии, многие детали морфологии, анатомии и механизмов вскрывания плодов у представителей разных групп покрытосеменных остаются недостаточно изученными. Кроме того, получение и анализ нового фактического материала в области морфологии и анатомии цветковых растений представляет особый интерес ввиду последних данных молекулярной филогенетики, проливших свет на родственные отношения ряда таксонов, традиционно относимых к «проблемным». К числу таких таксонов принадлежат подсемейство *Hippocrateoideae* и триба *Lophopetaleae* семейства *Celastraceae* (Coughenour et al., 2010, 2011). Споры об их систематическом положении не утихают последние 200 лет, с момента описания семейства *Hippocrateaceae* A. Jussieu (начало XIX века) и установления трибы *Lophopetaleae* в пределах подсемейства *Celastroideae* монографом таксона – Th. Loesener (1942). Следует также упомянуть монографические работы французского ботаника N. Hallé (1962 et al.) по семейству *Hippocrateaceae*, особенно его африканским представителям. Им учтены признаки морфологии цветка и плода, а также структуры семян и особенностей их прорастания. Недавние исследования американских авторов (Simmons, Hedin, 1999) показали, что в пределах семейства *Celastraceae* s. l. в качестве монофилетических групп можно признать как раз эти два таксона; однако родство их друг с другом остается предметом дискуссии. При этом в обзоре M. P. Simmons (2004) вместо единого таксона рангом семейства либо подсемейства (*Hippocrateaceae* или *Hippocrateoideae* s. l.) принимаются два самостоятельных подсемейства – *Hippocrateoideae* (Juss.) Lindl. (19 родов) и *Salacioideae* N. Hallé (6 родов), хорошо отличающиеся своими плодами (сухими дробными коробочками или сочными пиренариями и ягодами соответственно), однако при этом характеризующиеся 3-членными андроцеом и гинецеом и наличием андрогинифора, – т. е. нетривиальными для типичных бересклетовых признаками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы плодов и семян для настоящего исследования были получены из карпологических коллекций и гербариев (LE, МНА), а затем фиксированы в 70% этаноле. Было изучено по несколько (3–5) образцов плодов и семян каждого вида; изготовлено около 30 анатомических пре-

паратов. Анатомическое строение перикарпия и спермодермы было изучено по общепринятой методике (Прозина, 1960) на поперечных срезах зрелых органов в средней их части с приготовлением временных препаратов. Изучение микропрепаратов проводили с использованием световых микроскопов. При составлении карпологических описаний авторы следовали словарю А. П. Меликяна и А. Г. Девятова (Melikjan, Devjatov, 2001), при описании анатомического строения семян – терминологии, предложенной Е. J. N. Corner (1976). Были изучены плоды и семена 6 родов и 8 видов растений: *Kokoona* (1 вид), *Lophopetalum* (3 вида), *Cheiloclinium* (1 вид), *Hippocratea* (1 вид), *Loeseneriella* (1 вид), *Reissanthia* (1 вид). Один образец из рода *Lophopetalum*, полученный из карпологической коллекции БИН РАН, не удалось идентифицировать до вида, однако детали структуры его плодов и семян дают представление о разнообразии признаков в роде. Исходя из вышесказанного, здесь принимается традиционное понимание подсемейства *Hippocrateoideae*, с включением в него и подсемейства *Salacioideae*.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Триба *Lophopetaleae* Loes.

Род *Kokoona* Thwait. in Hook. 1853

K. zeylanica Thus. (рис. 1а–б, 2а, 3а, 4а)

Плод – деревянистая трехстворчатая крупная многосеменная листовковидная коробочка. Перикарпий из 20–25 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен прямоугольными на поперечном срезе, сильно утолщенными клетками. Мезокарпий формируется многочисленными группами (по 5–10 клеток) изодиаметрических склерид, окруженных крупными, флобафенсодержащими паренхимными клетками (10–15 слоев). Эндокарпий образован 6–7 слоями макросклерид, удлиненными в тангентальном направлении.

Семя крупное, крылатое, лишенное присемянника. Крыло отходит от апикального конца семени. Семенная кожура из 12–14 слоев. Экзотеста представлена одним слоем некрупных, почти квадратных на поперечном срезе, клеток с утолщенными стенками. Кутикула маломощная. Мезотеста образована 10–12 слоями крупных паренхимных клеток, с большими межклетниками. Между ними расположены мощные дериваты проводящих пучков, несущие механическую

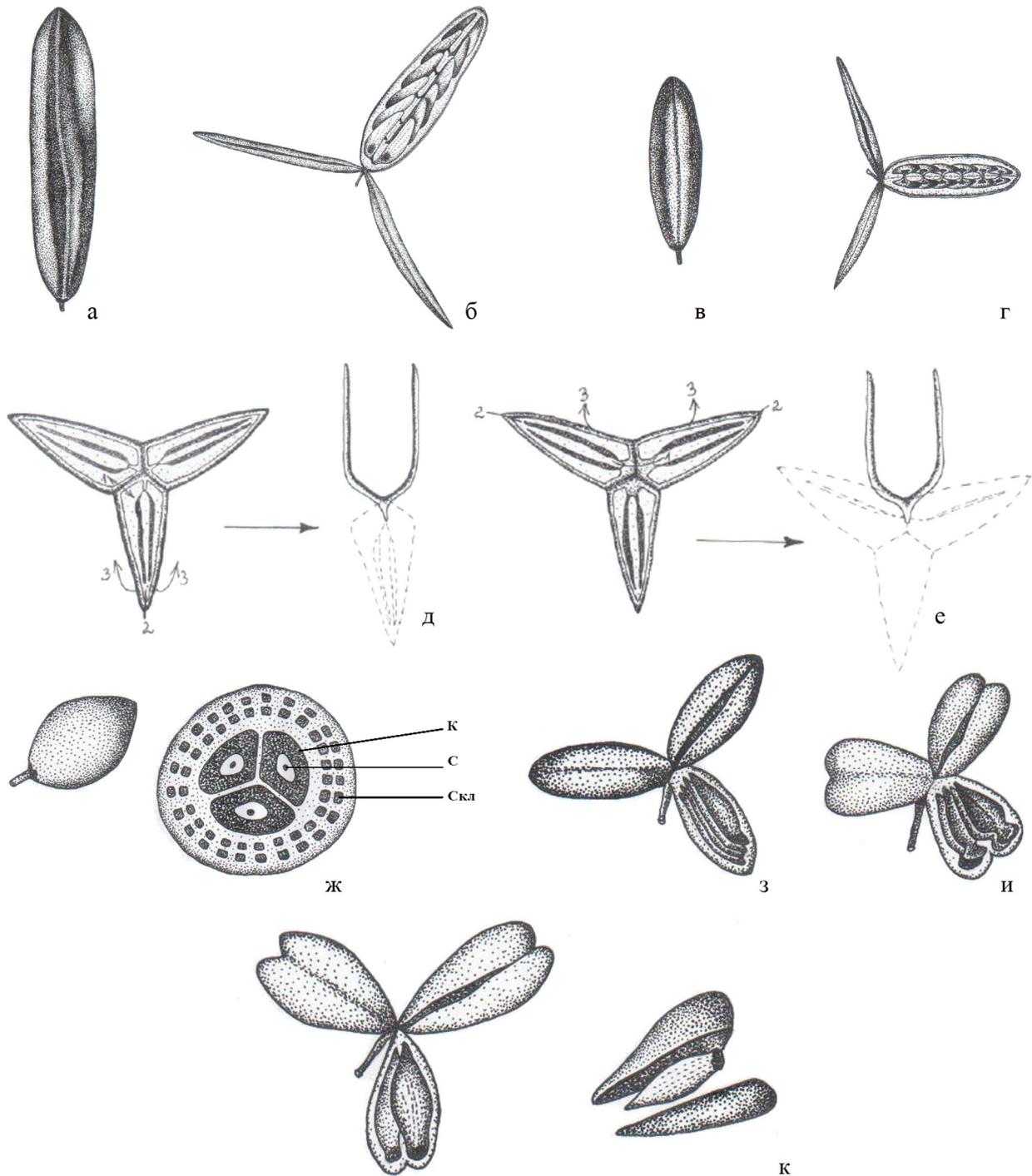


Рис. 1. Морфология плодов изученных представителей подсемейства *Hippocrateoideae* и трибы *Lophopetaleae*: **а–б** – *Kokoona zeylanica* (внешний вид и вскрывшаяся тремя створками коробочка, показана только одна раскрывшаяся створка, схематизировано), **в–г** – *Lophopetalum javanicum* (внешний вид и вскрывшаяся тремя створками коробочка, показана только одна раскрывшаяся створка, схематизировано), **д** – возможная схема механизма вскрывания плода у представителей трибы *Lophopetaleae* по версии 1 (пунктиром показано изначальное положение створки): 1 – разъединение гнезд коробочки, 2 – вскрывание по спинной жилке, 3 – расхождение половинок створки, отдельная створка коробочки с вывернутой наружу стенкой и местом прикрепления семян (пунктиром показано гнездо коробочки с семенами), **е** – возможная схема механизма вскрывания плода у представителей трибы *Lophopetaleae* по версии 2: 1 – расщепление стенки соседних гнезд, 2 – вскрывание по средней жилке плодолистика, 3 – расхождение половинок створки, отдельная створка с вывернутой наружу стенкой и местом прикрепления семян (пунктиром показаны гнезда коробочки с семенами), **ж** – *Cheiloclinium cognatum* (внешний вид и схема поперечного среза), **з** – *Hippocratea volubilis* (один мерикарпий вскрыт и показаны семена), **и** – *Loeseneriella africana* (один мерикарпий вскрыт и показаны семена), **к** – *Reissantia indica* (один мерикарпий вскрыт и показаны семена, вскрывшийся мерикарпий с семенем).

функцию. Эндотеста однослойная, состоит из слегка утолщенных клеток. Тегмен практически полностью разрушается в зрелой спермодерме. Семена лишены эндосперма.

Род *Lophopetalum* Wight. emend. Loes. 1839

L. javanicum (Zoll.) Turcz. (рис. 1, в–г; 3б; 3б; 4б)

Плод – деревянистая трехстворчатая многосеменная листовковидная коробочка. Отдельные

створки ее в виде листовковидных фрагментов. Перикарпий из 25 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен крупными прямоугольными клетками с утолщенными наружными и боковыми стенками. Они флорафен-содержащие. Снаружи плод покрыт редкими одноклеточными трихомами. Мезокарпий состоит из 13–14 слоев крупноклеточной паренхимы, среди которой расположены крупные группы склереид и дериваты проводящих пучков. Эндокарпий образован

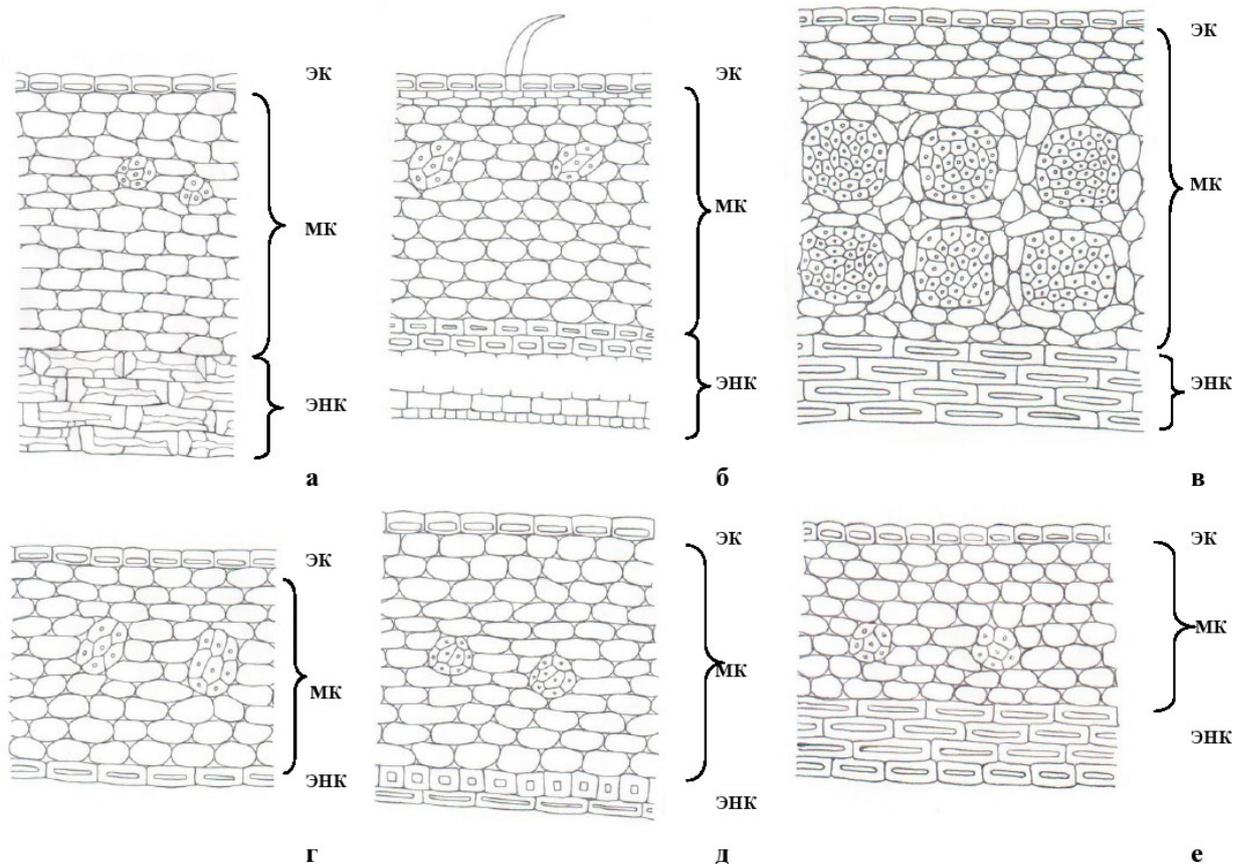


Рис. 2. Анатомическое строение перикарпия изученных представителей подсемейства *Hippocrateoideae* и трибы *Lophopetaleae*: а – *Kokoona zeylanica*, б – *Lophopetalum javanicum*, в – *Cheiloclinium cognatum*, г – *Hippocratea volubilis*, д – *Loeseneriella africana*, е – *Reissantia indica*.

Условные обозначения: К – косточка, С – семя, Скл – склереиды, ЭК – экзокарпий, МК – мезокарпий, ЭНК – эндокарпий, Т – теста, ТГ – тегмен, ЭТ – экзотеста, МТ – мезотеста, ЭТГ – экзотегмен, МТГ – мезотегмен.

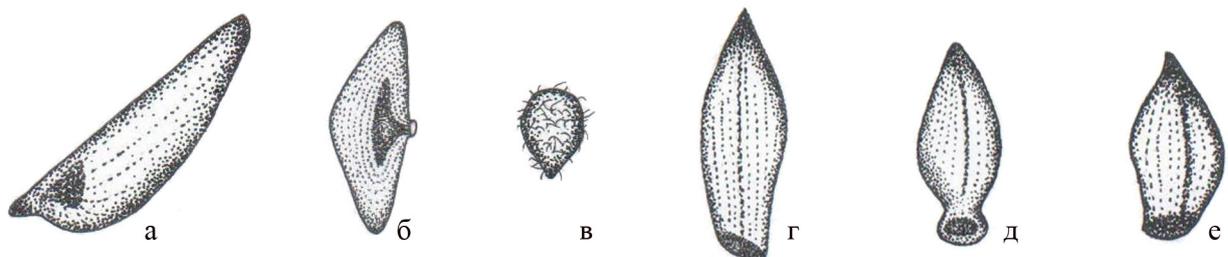


Рис. 3. Морфология семян изученных представителей подсемейства *Hippocrateoideae* и трибы *Lophopetaleae*: а – *Kokoona zeylanica*, б – *Lophopetalum javanicum*, в – *Cheiloclinium cognatum*, г – *Hippocratea volubilis*, д – *Loeseneriella africana*, е – *Reissantia indica*.

10–12 слоями крупных, почти изодиаметрических склереид. Внутренние его слои вытянуты в тангентальном направлении.

Семена крылатые, без эндосперма. Присемянник отсутствует. Семенная кожура из 11–12 слоев. Экзотеста однослойная, представлена довольно крупными сосочковидными клетками. Наружные стенки их утолщены. Слой кутикулы небольшой. Мезотеста образована 7–8 слоями тонкостенных, почти изодиаметрических паренхимных клеток. Эндотеста состоит из 1–2 слоев таблитчатых, слегка равномерно утолщенных клеток. Тегмен в зрелом семени практически разрушен.

L. sp.

Плод – деревянистая трехстворчатая многосеменная листовковидная коробочка. Перикарпий из 22–23 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен некрупными, прямоугольными на поперечном срезе клетками с утолщенными наружными и боковыми стенками. В эпидерме небольшие одноклеточные трихомы. Мезокарпий образован 13–14 слоями крупноклеточной паренхимы, среди которой расположены крупные группы склереид. Эндокарпий состоит из 8 слоев коротких макросклереид.

Семя крупное, крылатое, коричневого цвета. Присемянник отсутствует. Семенная кожура из 12 слоев. Экзотеста однослойная, представлена довольно крупными, несколько тангентально вытянутыми, флобафен-содержащими сосочковидными клетками, с утолщенными наружными стенками. Кутикула в 1/4 их высоты. Мезотеста образована 5 слоями слегка тангентально удлинённых и 2–3 слоями изодиаметрических, равномерно утолщенных паренхимных клеток. Под ними расположены 2(3) слоя мелких клеток эндотесты и почти разрушенные слои тегмена. Эндосперм отсутствует.

L. wallichii Kurg. (рис. 4в)

Семя крупное, с дисковидным крыловидным выростом, облегающим его, при этом тело семени (без крыла) небольшое (в сравнении с такими видами, как *L. duppreanum* и особенно – с *L. wightianum*). Присемянник отсутствует. Семенная кожура из 12 слоев. Экзотеста представлена одним слоем крупных, почти равномерно утолщенных (наружная стенка чуть более утолщена), сосочковидных клеток. Мезотеста образована 2(3) слоями крупных, тангентально удлинённых, флобафен-содержащих, и 6–7 слоями почти изо-

диаметрических, слегка равномерно утолщенных, паренхимных клеток. Эндотеста состоит из 2 слоев некрупных паренхимных клеток. Тегмен полностью разрушается. Эндосперм отсутствует.

Подсемейство *Hippocrateoideae* (A.Juss.) Lindl. (*Hippocrateae* Hook. f. 1862 in Benth. et Hook.; *Hippocrateae* Baill. 1877 in *Celastraceae*) (incl. *Campylostemonoideae* Loes.)

Род *Cheiloclinium* Miers 1873

C. cognatum (Miers) A.C. Smith. (рис. 1ж; 2в; 3в; 4г)

Плод – олигомерный пиренарий, с 3 односеменными косточками. Перикарпий из 23–24 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен мелкими, квадратно-прямоугольными на поперечном срезе, клетками с утолщенными наружными и боковыми стенками. Мощность слоя кутикулы – в половину высоты клеток экзокарпия. Мезокарпий многослойный (18 слоев), паренхимосклеренхимный, образован мелкими паренхимными клетками, среди них расположены идиобласты с темными включениями (небольшими группами по несколько клеток), и группами по 12–14 изодиаметрических склереид, идущими строго в два ряда, разделенные между собой паренхимными влагалищами. Эндокарпий состоит из 4 слоев коротких макросклереид.

Семя овально-яйцевидное, густо покрыто короткими трихомами. Семенная кожура из 20–22 слоев, хорошо выражена саркотеста («пульпа»). Экзотеста однослойная, представлена крупными прямоугольными, флобафен-содержащими клетками. Кутикула в 1/3 высоты клеток экзотесты. Мезотеста (паренхотеста) образована 17–18 слоями мелких паренхимных клеток. Эндотеста не выражена. Экзотегмен состоит из одного слоя некрупных, сильно утолщенных клеток (склереид). Остальные 2 слоя паренхимных клеток тегмена слегка сдавлены.

Род *Hippocratea* L. 1753

H. volubilis L. (syn. *H. scandens* Jacq.) (рис. 1з; 2г; 3г; 4д)

Плод – дробный, распадающийся на 3 олигосеменных мерикарпия. Каждый из них до 15 мм шириной и до 40–50 мм длиной. Перикарпий из 15–16 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен прямоугольными на поперечном

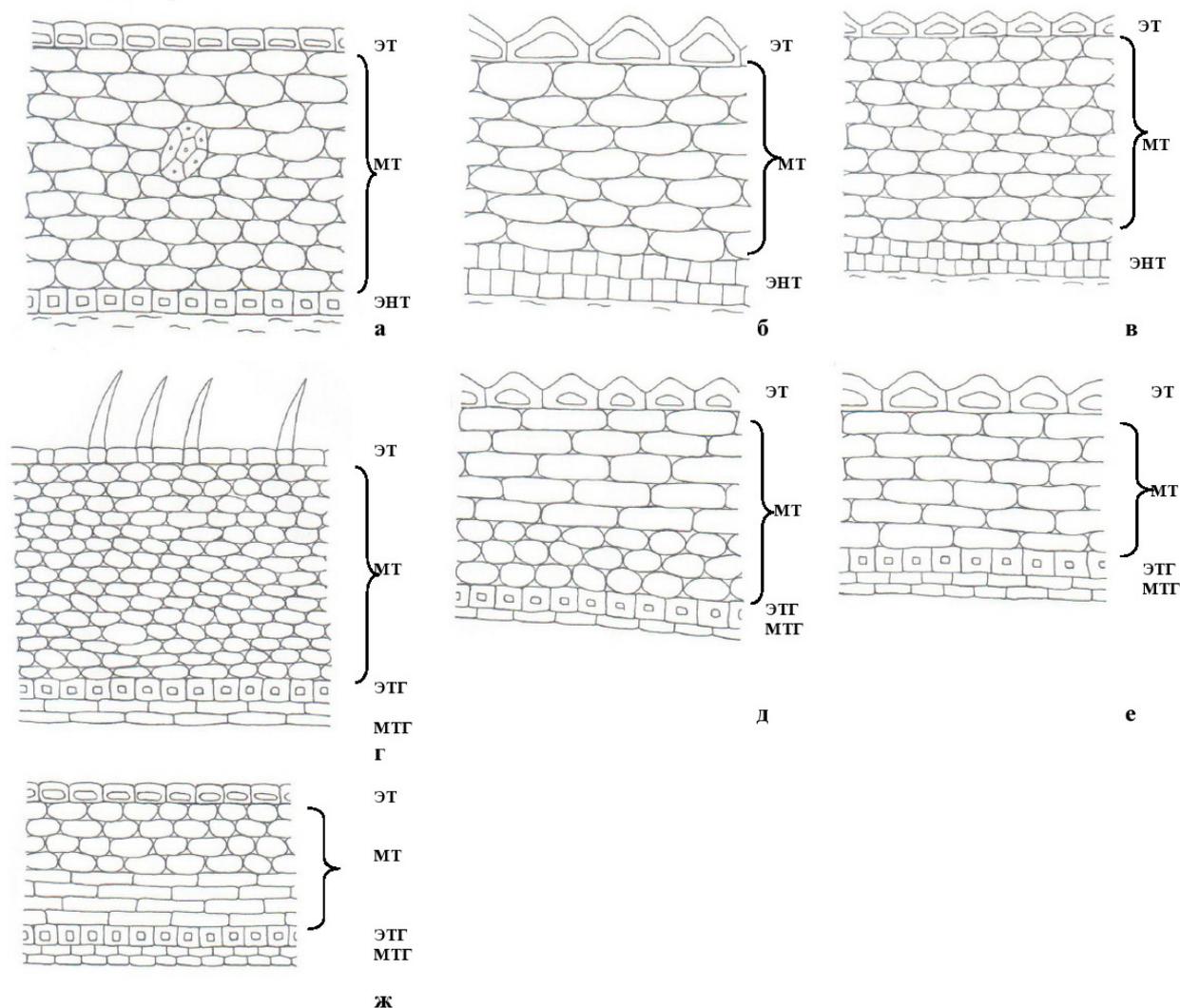


Рис. 4. Анатомическое строение семенной кожуры изученных представителей подсемейства *Hippocrateoideae* и трибы *Lophopetaleae*: а – *Kokoona zeylanica*, б – *Lophopetalum javanicum*, в – *L. wallichii*, г – *Cheiloclinium cognatum*, д – *Hippocratea volubilis*, е – *Loeseneriella africana*, ж – *Reissantia indica*.

Условные обозначения: К – косточка, С – семя, Скл – склереиды, ЭК – экзокарпий, МК – мезокарпий, ЭНК – эндокарпий, Т – теста, ТГ – тегмен, ЭТ – экзотеста, МТ – мезотеста, ЭТГ – экзотегмен, МТГ – мезотегмен.

срезе клетками с утолщенными наружными и боковыми стенками. Они флобафенсодержащие. Мезокарпий состоит из 10–13 слоев мелких паренхимных клеток. Среди них расположены крупные группы (по 10–12 клеток) склереид. Эндокарпий представлен волокнистыми клетками. Внутренняя его зона образована одним слоем крупных эпидермальных клеток.

Семена крупные, крылатые, яйцевидные по форме. Размер тела семени – 3–4 мм шириной и до 8–9 мм длиной, крыловидных выростов – до 12–13 мм шириной и до 38–45 мм длиной. Крылья имеют хорошо выраженные проводящие жилки (пучки). Семенная кожура из 10–12 слоев. Экзотеста однослойная, представлена квадратными на поперечном срезе клетками с

утолщенными наружными стенками. Они содержат флобафены. Мезотеста дифференцирована на 2 зоны. Наружняя образована 4–5 слоями утолщенных, почти изодиаметрических клеток, а внутренняя – 3–4 слоями вытянутых в тангентальном направлении тонкостенных паренхимных клеток. Экзотегмен состоит из одного слоя некрупных склереид. Остальные слои тегмена (3–4 слоя) представлены мелкими паренхимными клетками. Среди них выражен наружный слой мезотегмена (темные клетки).

Ультраскульптура поверхности семян. Клетки экзотесты прямоугольные и квадратные, с вдавленными клеточными стенками. Их тангентальные стенки утолщены, а периклиальные образуют углубления. Снаружи они покрыты

плотным слоем кутикулы, на местах соединения соседних клеток заметны отдельные ее тяжи.

Род *Loeseneriella* N. Hallé

L. africana (Willd.) N. Hallé (syn. *Hippocratea obtresifolia* Roxb.) (рис. 1и; 2д; 3д; 4е)

Плод – дробный, распадающийся на 3 олигосеменных мерикарпии. Мерикарпии широко-овальной формы. Перикарпий из 14–15 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен прямоугольными на поперечном срезе, тангентально удлиненными, флобафен-содержащими клетками с утолщенными стенками. Слой кутикулы равен им по высоте. Мезокарпий дифференцирован на один слой темных клеток гиподермы и 10(11) слоев тангентально удлиненных паренхимных клеток. Во внутренней зоне мезокарпия среди паренхимных клеток расположены крупные группы («островки») брахисклерид (по 6–10 клеток). Эндокарпий в виде 1(2) слоев утолщенных, веретеновидных клеток.

Семя крупное, крылатое. Семенная кожура из 12 слоев. Экзотеста однослойная, представлена некрупными сосочковидными клетками. Мезотеста довольно многослойная (около 8 слоев), образована удлиненными в тангентальном направлении равномерно утолщенными (3 слоя) и тонкостенными (5 слоев) паренхимными клетками. Эндотеста не выражена. Экзотегмен в виде одного слоя некрупных таблитчатых склерид. Остальные слои тегмена (2 слоя) почти полностью разрушены.

Род *Reissantia* N. Hallé

R. indica (Willd.) N. Hallé (syn. *Hippocratea indica* Willd.) (рис. 1к; 2е; 3е; 4ж)

Плод – дробный, распадающийся на 3 олигосеменных мерикарпии. Мерикарпии удлиненно-линейной формы. Перикарпий из 20–21 слоя. Экзокарпий однослойный, представлен мелкими прямоугольными клетками, флобафен-содержащими. Мезокарпий состоит из 10–15 слоев мелких паренхимных клеток, среди которых расположены большие группы склерид. Эндокарпий волокнистый, образован 5 слоями вытянутых в тангентальном направлении клеток.

Семена крылатые. Семенная кожура из 12–13 слоев. Экзотеста однослойная, образована почти квадратными на поперечном срезе клетками, с утолщенными наружными и боковыми стенками. Мезотеста состоит из 4 слоев несколько утолщенных, почти изодиаметрических, и 5 слоев тонкостенных, вытянутых в тангентальном

направлении, паренхимных клеток. Экзотегмен однослойный, представлен мелкими склереидами. Под ним расположены 1–2 слоя сдавленных тонкостенных клеток тегмена.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Морфология плодов. Плоды – дробные 3-гнездные коробочки (*Hippocrateoideae*), причем разросшиеся в дорсо-вентральном направлении (аксиальной плоскости) плодолистики (= мерикарпии) свободны на всем протяжении плода и срстаются только в основании (рис. 1, з–к), или крупные 3-гнездные листовковидные коробочки (*Lophopetaleae*, рис. 1, а–г). Исключение – сочные плоды некоторых *Hippocrateoideae* (*Cheiloclinium*, *Salacia*, и некоторые др.), которые являются пиренариями или ягодами (рис. 1ж). В классификации плодов Р. Е. Левиной (Levina, 1987) выделена группа ценокарпных многосеменных сухих распадающихся плодов, к которым отнесена дробная коробочка, являющаяся переходной структурой между вскрывающимися и распадающимися плодами. При этом существуют варианты дробных плодов, распадающихся по продольной оси (Melikjan, Devjatov, 2001) на незамкнутые односеменные или даже многосеменные части (=мерикарпии). К этой группе мы относим плоды гиппократеевых.

Механизм вскрывания плодов. Специфичен в каждой из двух групп. Дробные коробочки гиппократеевых имеют комбинированный механизм вскрывания (рис. 1, з–к): они распадаются септицидно на 3 доли (по числу гнезд, соответствующих числу плодолистиков), каждая из которых вскрывается дорсидно-вентрицидно, т. е. по средней жилке плодолистика и вентральному шву. Таким образом каждый мерикарпий разваливается на две половинки и высвобождаются несколько крылатых семян (некоторое время они остаются прикрепленными основанием своего крыла к оси плода). У лофопеталовых 3-гнездная локулицидная коробочка вскрывается продольно вдоль мест срастания краев плодолистиков, при этом каждый листовковидный многосемянный фрагмент широко раскрывается вдоль оси плода. Это происходит еще на материнском растении. После высыхания створки коробочки выворачиваются «наизнанку», выпячивая наружу ребро, к которому прикреплялись семена. По терминологии Р. Е. Левиной (Levina, 1987), в первом случае (у *Hippocrateoideae*) мы имеем дело с септицидно-дорсально-ламинальным вскрыванием пло-

да, а во втором (у *Lophopetaleae*) – сутурально-дорсальным с разделением по гнездам, соответствующим отдельным плодолистикам (версия 1, **рис. 1д**), или по половинкам гнезд, составляющих вместе створку (версия 2, **рис. 1е**). Для подтверждения механизма вскрывания своеобразных коробочек у видов *Lophopetalum* и *Kokoona* необходимы наблюдения в природе в условиях тропического леса, поскольку они представляют собой высокоствольные крупные деревья (до 30 м высотой и более), а натуралисты обычно собирают на земле отдельные створки, уже лишенные семян. Ребро створки коробочки представляет собой по версии 1 видоизмененную плаценту (место прикрепления семян к оси плода), по версии 2 – часть стенки между двумя соседними гнездами.

Структура перикарпия. Перикарпий обычно немногослойный, с выраженными однослойным экзокарпием, иногда с трихомами на поверхности (*Lophopetalum*), обычно малослойным паренхимным мезокарпием (8–15 слоев) и склеренхимным эндокарпием. Яркий признак, свойственный представителям обеих групп – наличие групп склереид (дериватов проводящих пучков) в толще мезокарпия (**рис. 2**). Заметим, что этот важный признак объединяет принимаемые Simmons (2004) подсемейства *Hippocrateoideae* и *Salacioideae*, а также трибу *Lophopetaleae* Loes.

Структура семян. Семена крылатые, причем крыло в форме диска вокруг тела семени (*Lophopetalum*, *Perypterigia*), апикального выроста от него (*Kokoona*), либо базального выроста (у представителей *Hippocrateoideae*, за исключением тех, что имеют сочные плоды, **рис. 3**). Спермодерма хорошо дифференцирована на многослойную тесту, в которой хорошо выделяется один слой крупных клеток экзотесты с сосочковидными выростами и паренхимная мезотеста, и малослойный тегмен (более разрушены слои тегмена у представителей *Lophopetaleae*), в котором выражен один слой склереид экзотегмена (**рис. 4**). О разрушении слоев тегмена (производных внутреннего интегумента семязачатка) в процессе развития семени у *Lophopetalum* писал еще E. J. H. Corner (1976). Зародыш крупный, эндосперм отсутствует.

Некоторые детали морфогенеза плодов. У *Hippocrateoideae* плод развивается из олигомерного синкарпного гинецея, образованного срастанием 3 (редко 2 или 5) плодолистиков. Синасцидиатная зона выражена в базальной части гинецея (на примере *Hippocratea barbata*: Matthews,

Endress, 2005). В области завязи наблюдаются 3 (редко 2 или 5) гнезда, с 2–10 семязачатками в каждом гнезде (нередко сидят в два ряда). При формировании плода плодолистки становятся, вероятно, вторично свободными. Их разрастание в дорсо-вентральном направлении приводит к появлению своеобразных крылатых лопасти дробных плодов гиппократеевых, соответствующих мерикарпиям. У *Lophopetaleae* плоды развиваются из олигомерного синкарпного гинецея из 3 плодолистиков и 3-гнездной завязью с 6–16 (4–18) семязачатками в каждом гнезде, расположенных в 2 ряда. Остается открытым вопрос, соответствует ли каждая створка крупных листовковидных плодов у *Lophopetaleae*, несущая два ряда крылатых семян, отдельному плодолистiku (как отдельные мерикарпии плодов представителей *Hippocrateoideae*), либо образована половинками двух соседних плодолистиков.

Несмотря на то, что нами были изучены плоды представителей лишь нескольких родов (6 из 28), сходные детали их морфологии (преобладание жизненной формы лиан, структура цветка, семена с саркотестой либо с крыловидными выростами) позволяют экстраполировать полученные результаты практически на всю группу. В молекулярно-филогенетическом анализе (Coughenour et al., 2010, 2011) подсемейства *Hippocrateoideae*, *Salacioideae* и триба *Lophopetaleae* образуют соседние, сестринские клады. У представителей всех этих таксонов наблюдаются такие признаки, как: расположение семязачатков в 2 рядах, малослойность перикарпия и наличие групп склереид в паренхиме мезокарпия, крылатые семена, часто сосочковидная поверхность спермодермы, отсутствие эндосперма. При этом для представителей *Hippocrateoideae* характерны настоящие дробные коробочки, распадающиеся на вскрывающиеся мерикарпии, в то время как для *Lophopetaleae* – не совсем «типичные» локулицидные коробочки. Процесс олигомеризации гинецея и числа семязачатков и семян в дробных плодах *Hippocrateoideae* не дошел до логического финала, а именно формирования односемянных невскрывающихся (замкнутых) мерикарпиев. Последнее имеет место у представителей *Stackhousioideae*.

Важно подчеркнуть, что дробные плоды представителей Celastrales в современной понимании (по молекулярным данным) возникали, как минимум, дважды, причем на разной структурной основе (т.е. имеют разную морфологическую природу): у представителей подсемейств *Hippocrateoideae* и *Stackhousioideae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для подсемейства *Hippocrateoideae* (A. Juss.) Lindl. и трибы *Lophopetaleae* Loes. характерен ряд общих признаков: 1) олигомерный гинецей (из 3 плодолистиков), и тенденция к редукции числа семязачатков в каждом гнезде завязи; 2) 3-гнездные сухие плоды типа коробочки (дробные или локулицидно вскрывающиеся); 3) сходная зональность перикарпия (относительная малослойность и наличие групп склерид в мезокарпии) и спермодермы (в частности, относительная многослойность тесты, форма клеток экзотесты); 4) крылатые семена, лишённые ариллуса, а также эндосперма. В то же время, они отличаются особенностями формирования

и диссеминации своих плодов-коробочек, а также характером расположения крылатых семян в гнездах плода. Изученные таксоны (за исключением тех из них, которые имеют сочные плоды) демонстрируют различные варианты становления анемохории, адаптациями к которой могут служить уплощенная крыловидная форма мерикарпия у *Hippocrateoideae*, крылатые семена в обеих группах.

Благодарности

За полезное обсуждение полученных в данном исследовании результатов авторы приносят благодарность профессору И. И. Шамрову (РГПУ им. А. И. Герцена, БИН РАН).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Corner E. J. H.** 1976. The seeds of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England. IX + 311 pp.
- Coughenour J. M., Simmons M. P., Lombardi J. A., Cappa J. J.** 2010. Phylogeny of Celastraceae subfamily *Salacioideae* and tribe *Lophopetaleae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid Genes. *Syst. Bot.* 35(2): 358–367.
- Coughenour J. M., Simmons M. P., Lombardi J. A., Yakobson K., Archer R. H.** 2011. Phylogeny of Celastraceae subfamily *Hippocrateoideae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid loci. *Molec. Phylog. Evol.* 59: 320–330.
- Hallé N.** 1962. Monographie des Hippocrateacees d' Afrique occidentale. *Mem. de l' Inst. Francais d' Afrique Noire* 64: 1–245.
- Levina R. E.** 1987. *Morfologija i jekologija plodov.* Nauka, Leningrad. 160 pp. [In Russian]. (Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.).
- Loesener T.** 1942. Celastraceae In: Engler A. et Prantl K. (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien.* Leipzig: Wilhelm Engelmann, 20b. S. 87–197.
- Matthews M. L., Endress P. K.** 2005. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 149: 129–194.
- Melikjan A. P., Devjatov A. G.** 2001. *Osnovnye karpologicheskie terminy. Spravochnik [Main carpological terms. Handbook].* Moscow, Tovareschestvo nauchnykh izdaniy KMK, 47 pp. [In Russian]. (Меликян А. П., Девятков А. Г. Основные карпологические термины. Справочник. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2001. 47 с.).
- Prozina M. N.** 1960. *Botanicheskaya mikrotekhnika [Botanical microtechnique].* Moscow, Vysshaya shkola. 206 pp. [In Russian]. (Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с.).
- Simmons M. P.** 2004. Celastraceae. In: K. Kubitzki (ed.): *The families and genera of vascular plants.* Berlin: Springer 6: 29–64.
- Simmons M. P., Hedin J. P.** 1999. Relationships and morphological character change among genera of Celastraceae sensu lato (incl. Hippocrateaceae). *Ann. Mis. Bot. Gard.* 86(3): 723–757.