

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SYMPLOCOS* JACQ. (SYMPLOCACEAE)

COMPARATIVE CARPOLOGY OF *SYMPLOCOS* JACQ. (SYMPLOCACEAE) REPRESENTATIVES

Аннотация. Проведены сравнительно-карпологические исследования представителей рода *Symplocos* из монотипного семейства Symplocaceae. Плоды представляют собой синкарпные нижние полимерные (*S. japonica*) или псевдомономерные пиренарии (остальные изученные роды). Перикарпий обычно многослойный. Экзокарпий однослойный. Мезокарпий обычно дифференцирован на две, реже на три зоны (*S. glauca*). В наружной зоне мезокарпия встречаются одиночные склереиды. Эндокарпий дифференцирован на две зоны: наружная состоит из слоев сильно утолщенных склереид, а внутренняя представлена одним слоем тонкостенных клеток. По выявленным карпологическим признакам семейство Symplocaceae занимает довольно обособленное положение, если включать его в порядок Ericales sensu APG III.

Ключевые слова: плод, структура, морфология, перикарпий, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий, анатомия, ультраструктура, систематика, вид, *Symplocos*, Symplocaceae.

Summary. Comparative carpological researches of representatives of the genus *Symplocos*, which belong to monotypic family Symplocaceae are carried out. These fruits are considered as syncarpic inferior polymeric (*S. japonica*) or pseudomonomeric pyrenarium (all the rest of investigated genera). The pericarp is usually multilayered. The exocarp is single-layered. The mesocarp is usually differentiated into two, rarely three zones (*S. glauca*). In outer zone of mesocarp, single sclereids can be found. The endocarp is differentiated into two zones – the outer consists of layers of strongly thickened sclereids, and the inner one is represented by one layer of thin-walled cells. According to these carpological features the family Symplocaceae has rather isolated position within the order Ericales sensu APG III.

Key words: fruit, structure, morphology, pericarp, exocarp, mesocarp, endocarp, anatomy, ultrasculpture, systematics, species, *Symplocos*, Symplocaceae.

Введение. Согласно обстоятельной монографии Nooteboom (1975), семейство Symplocaceae состоит из единственного рода *Symplocos*, включающего около 400 видов. Эту точку зрения поддерживали многие авторы систем классификации покрытосеменных растений (Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997; Thorne, 2000). Однако, согласно последним данным по морфологии и молекулярной филогении, состав семейства ограничен 300–325 видами, относящимся уже к двум родам – *Symplocos* (примерно 300 видов) и выделенного из него рода *Cordyloblaste*, к которому относят от одного (*Cordyloblaste confusa* Hatus) до семи видов (Fritsch et al., 2008). Представители семейства распространены в тропических и субтропических областях Восточной Азии, Австралии, Новой Каледонии, Северной и Южной Америки, но отсутствуют в Африке, Западной Азии и Европе (Трифенова, 1981). Многочисленные ископаемые виды рода *Symplocos* (на основе материалов

сохранившихся косточек плодов и отпечатков цветков) известны с Нижнего Эоцена, когда они произрастали на всех континентах и занимали различные экологические ниши (Nooteboom, 1975). Все симплоковые – листопадные или вечнозеленые невысокие деревья и кустарники, образующие подлесок лесов (Трифенова, 1981), в то время как в Третичном периоде виды *Symplocos* образовывали низкоствольные “симплоковые леса” (Nooteboom, 1975).

Гинецей симплоковых синкарпный (Плиско, 1991; Hutchinson, 1973) или, по мнению Nooteboom’a (1975), вторичносинкарпный, из 2–5 плодолистиков, с тонким столбиком, заканчивающимся головчатым или 2–5-лопастным рыльцем. Завязь нижняя или полунижняя, 2–5-гнездная, с 2–4 висячими семязачатками в каждом гнезде на осевых (Плиско, 1991) или, как считает Nooteboom (1975), на интрузивных париетальных плацентах. Семязачатки анатропные, тенуинуцеллятные, унигемальные (Тахтаджян, 1966; Hutchinson, 1973).

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Ботаническая ул., 4; 127276, Москва, Россия; e-mail: szolkin@mail.ru

Main Botanical Garden of RAS, Botanicheskaya str., 4; 127276, Moscow, Russia

Плод костянквидный, увенчанный остающимися долями чашечки, с одним семенем в каждом гнезде; часто фертильным является семязачаток только в одном гнезде завязи и тогда в плоде развивается единственное семя (Плиско, 1991; Тахтаджян, 1966).

Семена удлинённые или округлые, морщинистые или гладкие, с обильным эндоспермом и с прямым или согнутым зародышем (Плиско, 1991; Тахтаджян, 1966). Семенная кожура очень тонкая, неспециализированная; клеточные слои сматы, деформированы (Corner, 1976).

Семейство Symplocaceae, согласно последней, третьей версии таксономической системы классификации цветковых растений APG III, разработанной «Группой филогении покрытосеменных» (Angiosperm Phylogeny Group, APG), помещается в большой порядок Ericales рядом с семейством Styracaceae и недалеко от семейства Theaceae. В этой системе порядок Ericales рассматривается очень широко, с включением в него 26 семейств из бывших порядков Ericales s. str., Ebenales и Theales. Стоит отметить, что и до разработки таксономической системы APG, основанной на кладистическом анализе последовательностей ДНК трех генов (двух генов хлоропластов и одного гена, кодирующего рибосомы), в предыдущих основных таксономических системах (базирующихся на интегральных принципах доказательства родственных связей между таксонами) одни ученые помещают представителей Symplocaceae рядом с семейством Styracaceae (Cronquist, 1981; Hutchinson, 1973) в порядок Ebenales (Cronquist, 1981) или Styracales (Hutchinson, 1973), а другие (Goldberg, 1986; Thorne, 1992) относят их к порядку Theales, ставя вблизи Theaceae.

Задачей этого исследования являлось изучение морфологии, анатомии и ультраскульптуры плодов представителей Symplocaceae с целью выявления карпологических признаков, которые вместе с другими диагностическими особенностями можно будет использовать для выяснения систематических связей этого семейства.

Материалы и методы. Материалом для данной работы послужили плоды 6 видов *Symplocos* – *S. chinensis* (Lour.) Druce, *S. dryophila* C.B. Clarke, *S. japonica* A. DC., *S. glauca* (Thunb.) Koidz., *S. paniculata* Miq., *S. stellaris* Brand.

Плоды были получены из:

1. Фонда по обмену растительным материалом Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН;

2. Карпологической коллекции БИН РАН им. В.Л. Комарова;

3. Карпологической коллекции кафедры высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова.

Собранный материал в дальнейшем хранился в сухом виде в бумажных пакетиках или фиксировался в 70% этиловом спирте. Так как большая часть материала была получена из гербария, то для восстановления естественной клеточной структуры плоды размягчались в термостате в смеси Страсбургера: 70% этилового спирта, глицерина и воды в равных соотношениях.

Для описания морфологии плодов применялся бинокляр, с помощью которого изучалось внешнее и отчасти внутреннее строение плодов.

Анатомия плодов была изучена на приготовленных временных препаратах. Для этой цели изготавливались поперечные срезы, а иногда для уточнения структуры и продольные срезы плодов. Резка плодов производилась при помощи микротомы с первоначальной заливкой материала в парафиновые блоки или от руки с помощью бритвы. На полученных срезах (20–30 мкм толщиной) проводились реакции с флороглюцином и соляной кислотой для обнаружения лигнина в клеточных стенках. Для более ясного понимания природы различных включений, а также химического состава клеточных структур проводились реакции окрашивания раствором I-KI и суданом III, согласно стандартной анатомической методике (Прозина, 1960). Приготовленные срезы заключались в глицерин под покровное стекло. Для лучшего сохранения избранных препаратов края покровных стекол были окантованы лаком.

Приготовленные препараты рассматривались в световом микроскопе Биолам, и были сделаны зарисовки анатомического строения плодов с помощью рисовального аппарата (РА-4) при различных увеличениях.

При помощи электронного сканирующего микроскопа HITACHI S-405A были проведены исследования ультраскульптуры поверхности плодов и сделаны микрографии.

Карпологическое описание

Symplocos chinensis (Lour.) Druce

Плод – нижний синкарпный псевдомомерный пиренарий, широкояйцевидной или почти шаровидной формы, до 4,5 мм в диаметре, увенчанный сохраняющимися лопастями ча-

шечки и тонким маленьким столбиком, буровато-черного цвета (рис. 1а). Плод развивается из 1–3-гнездной нижней завязи и содержит обычно одно семя дисковидной формы до 3,5 мм в диаметре.

Перикарпий образован 23–24 слоями клеток (рис. 2а).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных клеток, вытянутых в тангентальном направлении.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона слагается из 12–17 слоев изодиаметрических паренхимных клеток. В этой зоне встречаются одиночные склереиды, вытянутые в тангентальном направлении, и дериваты проводящих пучков, располагающиеся преимущественно во внутренних слоях клеток. В паренхимных клетках замечены капли жирного масла.

Вторая зона состоит из 3–5 слоев прямоугольных клеток, содержащих флобафены.

Эндокарпий делится на две зоны:

Первая зона состоит из 6–10 слоев склереид с сильно утолщенными пористыми оболочками.

Вторая зона представлена одним слоем тонкостенных прямоугольных клеток, вытянутых в тангентальном направлении и содержащих флобафены.

Ультраскульптура поверхности морщинистая. Кутикула струйчатая. Эпикуткулярный воск в виде мелких гранул и чешуй (рис. 3а).

Symplocos dryophila C.B. Clarke

Плод – нижний синкарпный псевдомономерный пиренарий эллипсоидной формы, 5–10 мм длиной и до 5 мм в диаметре, увенчанный сохраняющимися лопастями чашечки и тонким маленьким столбиком, голубой окраски (рис. 1б). В каждой кисти обычно много созревающих плодов. Плод развивается из 1–3-гнездной нижней завязи и содержит обычно одно семя U-образной или V-образной формы до 3,5 мм в диаметре.

Перикарпий складывается из 36–52 слоев клеток (рис. 2б).

Экзокарпий состоит из одного слоя прямоугольных клеток со слегка утолщенными стенками за счет целлюлозы.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона слагается 14–21 слоем изодиаметрических паренхимных клеток. В этих клетках замечены капли жирного масла. По всей

зоне разбросаны одиночные склереиды, содержащие флобафены в полостях. Во внутренних слоях клеток встречаются дериваты проводящих пучков.

Вторая зона состоит из 5–8 слоев изодиаметрических клеток, содержащих флобафены.

Эндокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона состоит из 15–21 слоев склереид с сильно утолщенными пористыми оболочками.

Вторая зона представлена одним слоем тонкостенных клеток, вытянутых в тангентальном направлении.

Ультраскульптура поверхности ребристая. Кутикула сплошная. Различимы отдельные устьица. Эпикуткулярный воск в виде мелких гранул (рис. 3б).

Symplocos japonica A. DC.

Плод – нижний синкарпный полимерный пиренарий цилиндрической формы, 8–15 мм длиной и до 5 мм в диаметре, увенчанный сохраняющимися лопастями чашечки, темно-синей окраски (рис. 1в). Плод развивается из 1–3-гнездной нижней завязи и содержит обычно два семени (реже одно), имеющих U-образную (в 1–2-гнездных плодах) или V-образную (в 3-гнездных плодах) форму, до 2 мм в диаметре.

Перикарпий образован 54–74 слоями клеток (рис. 2в).

Экзокарпий однослойный, состоит из квадратных или прямоугольных, слегка вытянутых в радиальном направлении клеток. Оболочки клеток утолщены за счет целлюлозы. В полостях клеток наблюдаются флобафены.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона слагается 27–33 слоями паренхимных клеток изодиаметрической формы, между которыми встречаются одиночные склереиды. В полостях склереид присутствуют флобафены. Во внутренних частях этой зоны встречаются дериваты проводящих пучков.

Вторая зона состоит из 8–14 слоев овальных тонкостенных клеток, содержащих флобафены. Между клетками наблюдаются заметные межклетники.

Эндокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона состоит из 17–25 слоев каменистых клеток. Одни склереиды с сильно утолщенными пористыми оболочками, другие – с

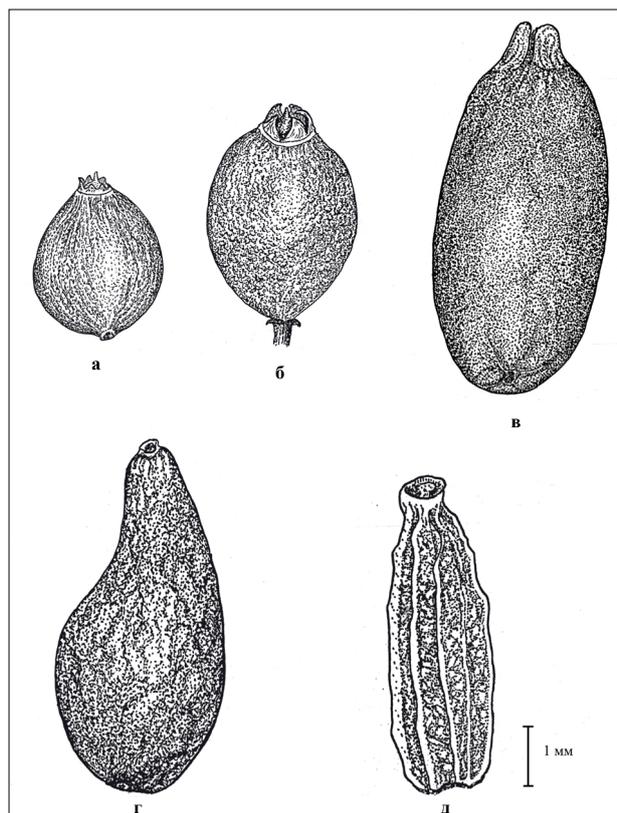


Рис. 1. Морфология плодов: а – *Symplocos chinensis*; б – *S. dryophila*; в – *S. japonica*; г – *S. glauca*; д – *S. stellaris*.

менее утолщенными стенками и содержат в полостях флобафены.

Вторая зона состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, вытянутых в тангентальном направлении и содержащих флобафены.

Ультраскульптура поверхности струйчато-бугристая. Кутикула сплошная, формирует тяжи. Эпикуткулярный воск откладывается обычно в виде тяжей, иногда – гранул и чешуй (рис. 3в).

Symplocos glauca (Thunb.) Koidz.

Плод – нижний синкарпный псевдомонотерный пиренарий от цилиндрической до узкояйцевидной формы, 10–18 мм длиной и до 8 мм в диаметре, темно-синей окраски (рис. 1г). Лопастии чашечки рано опадающие. Семя одно, продолговато-яйцевидной формы, 5–8 мм длиной и до 3 мм в диаметре.

Перикарпий состоит из 30–50 слоев клеток (рис. 2г).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных клеток. Стенки клеток, особенно наружные, утолщены за счет целлюлозы. В полостях клеток содержатся флобафены.

Мезокарпий дифференцирован на три зоны:

Первая зона сформирована 16–23 слоями изодиаметрических тонкостенных клеток, между которыми встречаются одиночные или в небольших группах склереиды. В полостях склереид присутствуют флобафены. Во внутренних частях этой зоны присутствуют проводящие пучки.

Вторая зона состоит из 3–9 слоев мелких тонкостенных клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении. В оболочках, реже полостях клеток присутствуют флобафены.

Третья зона состоит из 1–2 слоев округлых клеток, тонкостенных или слегка колленхиматозно утолщенных. В стенках клеток содержатся флобафены.

Эндокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона состоит из 8–14 слоев склереид изодиаметрической формы с сильно утолщенными пористыми оболочками. Некоторые каменистые клетки с менее утолщенными стенками содержат в полостях флобафены.

Вторая зона состоит из одного слоя мелких тонкостенных прямоугольных клеток, вытянутых в тангентальном направлении и содержащих флобафены.

Ультраскульптура поверхности струйчато-бугристая. Кутикула сплошная, формирует тяжи. Эпикуткулярный воск в виде чешуй и гранул (рис. 3г).

Symplocos stellaris Brand

Плод – нижний синкарпный псевдомонотерный пиренарий удлиненно-цилиндрической формы, с выраженными продольными ребрами, 6–12 мм длиной и до 2,5 мм в диаметре, увенчанный едва заметными лопастями чашечки и тонким маленьким столбиком, сероватой окраски (рис. 1д). В каждом колосе обычно 1 или 2 плода, редко много (часто все цветки стерильны), с остающимися при основании опушенными брактеолями. Плод развивается из 1–3-гнездной нижней завязи и содержит обычно одно семя удлиненной формы до 5 мм длиной и до 1 мм в диаметре.

Перикарпий образован 24–40 слоями клеток в ребрах и 21–32 слоями клеток в межреберных пространствах (рис. 2д).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении, с утолщенными цел-

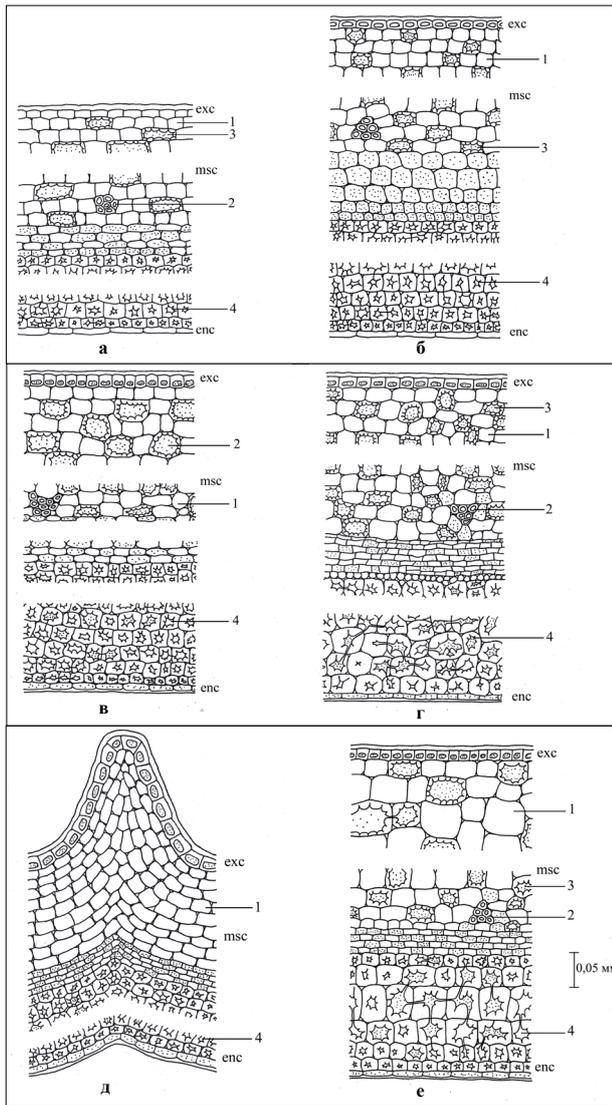


Рис. 2. Анатомия плодов: а – *Symplocos chinensis*; б – *S. dryophila*; в – *S. japonica*; г – *S. glauca*; д – *S. stellaris*; е – *S. paniculata*; 1 – паренхима мезокарпия, 2 – дериваты проводящих пучков, 3 – склереиды, 4 – зона лигнифицированных клеток (склеренхима),  – обычные клетки или специализированные идиобласты, содержащие в полостях флобафены.

люлозными стенками, особенно наружными. В полостях клеток содержатся флобафены.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона состоит из 9–13 слоев тонкостенных удлиненных клеток. Склереиды не обнаружены. Между двумя ребрами в межреберном пространстве находится только один проводящий пучок.

Вторая зона образована 4–7 слоями мелких прямоугольных клеток. Некоторые из клеток, особенно из наружных слоев, содержат флобафены и поэтому окрашены в рыжеватый цвет.

Эндокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона состоит из округлых склереид, располагающихся или в 6–10 слоев в межре-

берных пространствах, или в 9–18 слоев в ребрах. Одни склереиды сильно утолщены, другие слабее. В полостях последних, часто имеющих овальные очертания, содержатся флобафены.

Вторая зона представлена одним слоем тонкостенных прямоугольных клеток, вытянутых в тангентальном направлении и содержащих флобафены.

Ультраскульптура поверхности волнистая. Кутикула сплошная. Заметны мелкие поровидные участки. Эпикуткулярный воск в виде редких мелких гранул (рис. 3д).

Symplocos paniculata Miq.

Плод – нижний синкарпный псевдомономерный пиренарий широкояцевидной формы, 4–8 мм длиной и до 5 мм в диаметре, увенчанный сохраняющимися лопастями чашечки, от синей до темно-коричневой окраски. Плод развивается из 2-гнездной нижней завязи, первоначально содержащей по 4 семязачатка в каждом гнезде, а в дальнейшем в семя развивается всего лишь один семязачаток из разросшегося гнезда. Семя плоское, U-образной формы, гладкое, до 2,5 мм в диаметре.

Перикарпий образован 27–42 слоями клеток (рис. 2е).

Экзокарпий однослойный, состоит из квадратных на срезе клеток, с утолщенными за счет целлюлозы оболочками, особенно наружными. В полостях клеток содержатся флобафены.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны:

Первая зона образована 18–25 слоями изодиаметрических паренхимных клеток, между которыми встречаются одиночные или реже в небольших группах склереиды, со слабо утолщенными лигнифицированными оболочками. В полостях склереид содержатся флобафены. Во внутренних частях этой зоны встречаются мелкие проводящие пучки, окруженные паренхимными клетками, иногда содержащими в полостях флобафены.

Вторая зона состоит из 2–5 слоев мелких тонкостенных прямоугольных клеток, содержащих в полостях флобафены.

Эндокарпий разделяется на две зоны:

Первая зона состоит из 5–10 слоев каменистых клеток, имеющих в основном изодиаметрическую форму. В полостях некоторых склереид накапливаются флобафены.

Вторая зона представлена одним слоем тонкостенных прямоугольных клеток, вытяну-

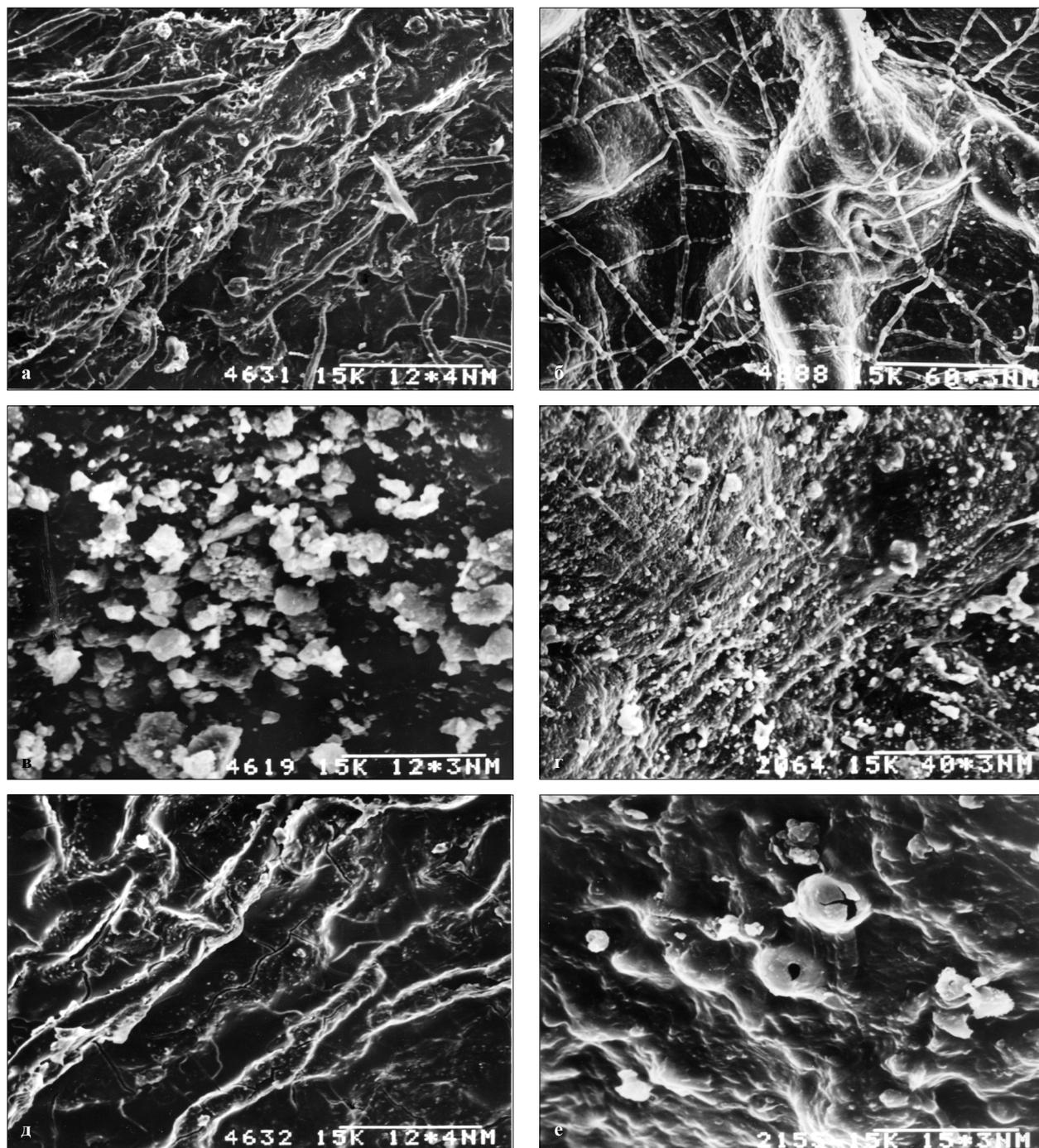


Рис. 3. Ультраскульптура плодов: а – *Symplocos chinensis*; б – *S. dryophylla*; в, г – *S. japonica*; д – *S. glauca*; е – *S. stellaris*; ж – *S. paniculata*.

тых в тангентальном направлении и содержащих флобафены.

Ультраскульптура поверхности струйчатая. Кутикула сплошная, формирует тяжи. Заметны мелкие устьица. Эпикуткулярный воск в виде гранул (рис. 3е).

Обсуждение и выводы. Плоды изученных видов *Symplocos* представляют собой синкарпные нижние полимерные (*S. japonica*) или псевдомономерные пиренарии (остальные виды). Используемый здесь термин “пиренарий”, предложенный З.Т. Артюшенко (Артю-

шенко, Фёдоров, 1986), представляется более точным, чем ранее употреблявшиеся термины “костянка” и “костянквидный плод”. В пределах *S. japonica* заметна тенденция к переходу от полимерных пиренариев, содержащих два семени, к псевдомономерным пиренариям, включающих только одно семя. Плоды видов *Symplocos* (табл. 1) обычно небольшие по размеру, широкояйцевидные (*S. chinensis*, *S. paniculata*), эллипсоидальные (*S. dryophylla*) или цилиндрические (*S. glauca*, *S. japonica*, *S. stellaris*), обычно без краевых продольных ребер, реже с ними (*S. stel-*

laris). По результатам проведенных нами исследований поперечных срезов плодов видов *Symplocos* не была обнаружена центральная полость, возникающая при неполном срастании в самом центре плодолистиков, которую описывал Nootboom (1975), утверждая, что гинецей симпlocосовых вторичносинкарпный. Поэтому мы на основании наших наблюдений принимаем точку зрения Hutchinson'a (1973) и М.А. Плиско (1991) о синкарпной природе гинецея *Symplocos*, и описываем плод как синкарпный.

Анатомическое строение плодов видов *Symplocos* тоже интересно (табл. 1). Перикарпий обычно многослойный. Экзокарпий представлен одним слоем клеток, обычно утолщенных за счет целлюлозы, реже тонкостенных (*S. chinensis*), содержащих (*S. glauca*, *S. japonica*, *S. paniculata*, *S. stellaris*) или не содержащих (*S. chinensis*, *S. dryophylla*) в своих полостях флобафены. Мезокарпий четко дифференцирован на две зоны, реже на три (*S. glauca*). Первая зона состоит из паренхимных клеток, не содержащих в полостях флобафены. В этой зоне присутствуют дериваты проводящих пучков и одиночные склереиды, содержащие в своих полостях флобафены. У *S. stellaris*, имеющего наиболее простое строение перикарпия, склереиды в первой зоне не представлены. Вторая зона состоит из более мелких паренхимных клеток (за исключением *S. dryophylla*, у которого довольно крупные клетки), содержащих флобафены в полостях. У *S. glauca* нечетко выражена третья зона мезокарпия, состоящая из 1–2 слоев округлых клеток, тонкостенных или слегка колленхиматозно утолщенных, содержащих в стенках флобафены. Эндокарпий всех видов *Symplocos* дифференцирован на две зоны: первая состоит из слоев склереид, имеющих сильно утолщенные, лигнифицированные, пористые оболочки, и иногда содержащих флобафены в своих полостях, а вторая зона состоит из одного слоя вытянутых в тангентальном направлении тонкостенных клеток, содержащих флобафены.

Признак типа ультраскульптуры поверхности плодов обычно рассматривается на уровне вида. У изученных представителей *Symplocos* ультраскульптура поверхности плодов самая разная – струйчатая (*S. paniculata*), струйчато-бугристая (*S. japonica*, *S. glauca*), волнистая (*S. stellaris*), ребристая (*S. dryophylla*), морщинистая (*S. chinensis*). Зато кутикула плодов у всех рассмотренных таксонов толстая, сплошная. Для ряда видов (*S. dryophylla*, *S. japonica*) характерны различимые маленькие устьица в кутикуле.

Наличие устьиц в кутикуле, их форма и размер можно рассматривать как стойкий признак определенного вида. Эпикутикулярный воск откладывается обычно в виде гранул, реже – тяжей и чешуй.

Типом плода – нижним синкарпным пиренарием – виды *Symplocos* четко отделяются от представителей других семейств порядка Theales (по системам Goldberg, 1986; Thorne, 1992) и большинства семейств порядка Ericales s. l. (в объеме APG III), для которых характерны в основном плоды, развивающиеся из верхней завязи. По совокупности признаков к симпlocосовым наиболее близки представители семейства Styracaceae. Из объединяет распространение (преимущественно в субтропических и тропических областях Восточной Азии и Северной Америки, отсутствие в Африке), сохраняющаяся чашечка при плодах, развитие семени в плоде только из одного семязачатка и редукция остальных, основным типом плода – пиренарием (хотя у совсем небольшого числа стирасовых есть коробочки и ягоды). Однако от Styracaceae виды Symplocaceae отличаются формой пыльников, морфологией спородермы, отсутствием звездчатых волосков, обычно паразитными устьицами и деталями строения древесины (Тахтаджян, 1966). Пиренарии видов Styracaceae обычно сухие, иногда ребристые, реже – с крыловидными выростами (роды *Pterostyrax*, *Halesia*), развивающиеся из верхней, почти верхней, полунижней и нижней завязей, в то время как у всех представителей Symplocaceae пиренарии сочные, гладкие, очень редко ребристые (*Symplocos stellaris*), и развиваются из нижней завязи. По типу строения перикарпия у видов *Symplocos* стоит отметить, что его трудно вывести из какого-нибудь другого типа, характерна для представителей других семейств порядка Ericales sensu APG III. У представителей Styracaceae во всех зонах перикарпия могут присутствовать механические ткани, особенно в мезокарпии, представленные не только отдельными склереидами, но и механическими волокнами. Одиночными склереидами в мезокарпии виды Symplocaceae похожи на представителей трибы *Theae* (сем. Theaceae), но отличаются от них структурой эндокарпия (Золкин, 1998). Таким образом, по карпологическим признакам семейство Symplocaceae занимает довольно обособленное положение как при включении его в порядок Theales, так и в пределах порядка Ericales s. l.

Подводя итоги, стоит отметить, что в пределах Ericales s. l. (в объеме APG III) представители Symplocaceae отличаются отсутствием прилистников, актиноморфными цветками, сростнолепестными чашечкой и венчиком, нижней завязью, унитегмальными семязачатками, плодами – сочными пиренариями, обычно двухзональным паренхимным мезокарпием с одиночными склереидами в его наружной зоне и двухзональным эндокарпием, состоящем из наружной многослойной зоны склереид и внутренней зоны однослойных тонкостенных

клеток. По этим признакам, а также согласно новым данным молекулярно-филогенетических исследований и морфологии листьев (Fritsch et al. 2006, 2008; Schönenberger et al. 2005; Wang et al. 2004) можно предположить, что Symplocaceae представляет собой отдельную монофилетическую группу в составе Ericales s. l.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность Н.С. Петруниной за оформление оригинальными рисунками по морфологии плодов.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З.Т., Фёдоров А.А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Ленинград: Наука, 1986. – 392 с.
- Золкин С.Ю.** Основные направления эволюции плодов представителей семейств порядка Theales // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов II (X) съезда Русского ботанического общества. – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 37.
- Плиско М.А.** Семейство Symplocaceae // Сравнительная анатомия семян. – Л.: Наука, 1991. – Т. 3. – С. 195–196.
- Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 206 с.
- Тахтаджян А.Л.** Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
- Трифонов В.И.** Семейство симплоковые (Symplocaceae) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – С. 100–101.
- Angiosperm Phylogeny group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants; APG III // Botanical Journal of the Linnean Society, 2009. – Vol. 161, № 2. – P. 105–121.
- Corner E.J.H.** The seeds of Dicotyledons. – London etc., 1976. – Vol. 1–2. – 863 p.
- Cronquist A.** An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press, 1981. – 1262 p.
- Fritsch P.W., Cruz B.C., Almeda F., Wang Y., Shi S.** Phylogeny of *Symplocos* based on DNA sequences of the chloroplast *trnC-trnD* intergenic region // Systematic Botany, 2006. – Vol. 31. – P. 181–192.
- Fritsch P.W., Kelly L.M., Wang Y., Almeda F., Kriebel R.** Revised infrafamilial classification of Symplocaceae based on phylogenetic data from DNA sequences and morphology // Taxon, 2008. – Vol. 57. – P. 823–852.
- Goldberg A.** Classification, evolution and phylogeny of the families of Dicotyledons. – Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. – 315 p.
- Hutchinson J.** The families of flowering plants. Ed. 3. – Oxford: Clarendon Press, 1973. – 968 p.
- Nooteboom H.** Revision of the Symplocaceae of the Old World, New Caledonia excepted // Leiden: Universitaire Pers, 1975. – 335 p.
- Schönenberger J., Anderberg A.A., Sytsma K.J.** Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales // International Journal of Plant Sciences, 2005. – Vol. 166, № 2. – P. 265–288.
- Takhtajan A.** Diversity and classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press, 1997. – 642 p.
- Thorne R.F.** Classification and geography of flowering plants // Botanical Review, 1992. – Vol. 58, № 3. – P. 225–348.
- Thorne R.F.** The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae) // Botanical Review, 2000. – Vol. 66. – P. 441–647.
- Wang Y., Fritsch P.W., Shi S., Almeda F., Cruz B.C., Kelly L.M.** Phylogeny and infrageneric classification of *Symplocos* (Symplocaceae) inferred from DNA sequence data // American Journal of Botany, 2004. – Vol. 91. – P. 1901–1914.