



УДК 582.766:581.47+575.86

Структура коробочек с крыловидными выростами видов подрода *Kalonymus* рода *Euonymus* (Celastraceae)

И. А. Савинов^{1*}, Е. В. Соломонова¹, Н. А. Трусов², Т. Д. Ноздрин¹

¹ ФГБОУ ВО «Московский государственный университет пищевых производств», Волоколамское шоссе, д. 11, г. Москва, 125080, Россия. *E-mail: savinovia@mail.ru

² ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН», ул. Ботаническая, д. 4, г. Москва, 127276, Россия. E-mail: n_trusov@mail.ru

* Автор для переписки

Ключевые слова: диссеминация, коробочки с крыловидными выростами, перикарпий, плод, подрод *Kalonymus*, псевдоанемохория, семенная кожура, семя, Celastraceae, *Euonymus*.

Аннотация. В статье приведены результаты детального исследования структуры плодов и семян 10 видов бересклетов подрода *Kalonymus*, обладающих крыловидными выростами на своих плодах-коробочках (за исключением *Euonymus oxurphyllus* и *E. nipponicus*). Общими для всех изученных видов являются следующие признаки: округлая или бочонкообразная форма плода (без крыльев), наличие крыловидных выростов на поверхности зрелых коробочек, V-образное расположение слоев эндокарпия в области вскрывания перикарпия, локулицидно-септицидное вскрывание плода, сильное развитие паренхимных слоев мезокарпия (его клетки часто с флобафенами и/или друзами оксалата кальция), крупные семена, обычно полностью покрытые ариллусом, крупные клетки экзотесты. Важно подчеркнуть, что участки растрескивания коробочки находятся в крыльях, со стороны вершины плода. Для всех представителей подрода *Kalonymus*, в отличие от видов подрода *Euonymus*, характерен иной тип вскрывания коробочки – локулицидно-сутуральное и центральная зона остается в виде «колонки», в то время как в подрode *Euonymus* оно локулицидно-сутуральное и центральная зона не сохраняется. При этом коробочки *E. oxurphyllus*, лишённые крыловидных выростов, вскрываются аналогично всем представителям подрода *Kalonymus*. Виды различаются формой коробочки и ее крыловидных выростов, числом клеточных слоев в перикарпии и семенной кожуре, формой клеток отдельных слоев и характером их утолщения. Эти признаки можно использовать при разграничении близких видов. Приведены аргументы в пользу псевдоанемохорного распространения крылатых коробочек у видов подрода *Kalonymus* и несущественного участия ветра в расселении зачатков. Показано, что формирование крыловидных выростов плодов некоторых бересклетов (подрод *Kalonymus*) происходит независимо от формирования шиповидных выростов плодов в секции *Echinococcus*.

Structure of capsules with winged appendages in the species of *Euonymus* subgenus *Kalonymus* (Celastraceae)

I. A. Savinov¹, E. V. Solomonova¹, N. A. Trusov², T. D. Nozdrina¹

¹ Moscow State University of Food Production, Volokolamskoye shosse, 11, Moscow, 125080, Russian Federation

² Main Botanical Garden of Russian Academy of Science, Botanicheskaya str., 4, Moscow, 127276, Russian Federation

Keywords: capsules with winged appendages, Celastraceae, dissemination, *Euonymus*, fruit, pericarp, pseudo-anemochory, seed, spermoderm, subgenus *Kalonymus*.

Summary. The article presents a detailed study of the structure of fruits and seeds of 10 species of the *Euonymus* subgenus *Kalonymus*, with winged appendages on its fruit-capsules (excepted *E. oxyphyllus* and *E. nipponicus*). Common characters for all studied species are followed: round or barrel-shaped fruit (without wings), the presence of winged appendages on the surface of mature capsules, V-shaped arrangement of endocarp layers in the area of pericarp opening, loculicidal-septicidal opening of the fruit, strong development of parenchymal layers in the mesocarp (its cells are very often with phlobaphenes and/or druses crystals of calcium oxalate), large seeds, usually completely covered by aril, large cells of exotesta. It is important to emphasize that the areas of cracking of the capsule are nested in the wings, from the top of the fruit. For all representatives of the subgenus *Kalonymus*, in contrast to the species of the subgenus *Euonymus*, a different type of opening of the capsule is characterized – loculicidal-septicidal, the central zone remains in the form of a “column”, while in the *Euonymus* subgenus it is loculicidal-sutural and the central zone is not preserved. At the same time, the capsules of *E. oxyphyllus*, devoid of winged appendages, are opened similarly to all members of the subgenus *Kalonymus*. The species differs by the shape of the capsule and its winged appendages, the number of cell layers in the pericarp and seed coast, the shape of the cells of the individual layers and the characters of their thickening. These characters may be use for species identification in closely related groups. Arguments in favor of the pseudo-anemochore dissemination of winged capsules in the species of subgenus *Kalonymus* and the insignificant participation of the wind in the dispersal of diaspores are given. It is shown that the formation of wing-like appendages of fruit of the subgenus *Kalonymus* occurs independently from the formation of prickly appendages of fruit in the section *Echinococcus*.

Введение

Род *Euonymus* L. (бересклет) включает, по данным разных авторов, от 130 до 200 видов, широко распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях Старого и Нового Света, преимущественно в Северном полушарии. Его представители отличаются большим структурным разнообразием плодов-коробочек, которые бывают шаровидными, слабо- или глубоко-лопастными, с разным числом гнезд (от 3 до 5), бескрылыми или крылатыми, голыми или опушенными, иногда несущими шиповидные выросты. Варьируют также признаки окраски зрелой коробочки и особенности ее вскрывания.

Одно из давних таксономических решений в роде *Euonymus* – выделение двух подродов – *Euonymus* и *Kalonymus* Beck. Главные отличительные особенности двух групп бересклетов – мерность цветка, наличие/отсутствие тычиночных нитей, число гнезд пыльников и тип их вскрывания, характер прикрепления семязачатков, форма коробочки и наличие на ней выростов, форма и размер зимующих почек – оказались устойчивым комплексом признаков, имеющих не только важное диагностическое значение, но также связанным с рядом существенных деталей биологии и экологии конкретных видов, входящих в их состав. Представители подрода *Kalonymus* (= секция *Kalonymus* в понимании иностранных авторов) отличаются формированием крыловидных выростов на своих коробочках и вместе с секцией *Echinococcus* Nakai, виды которой несут шиповидные выросты на плодах, получили хорошую поддержку в качестве моно-

филетических, близкородственных субклад в пределах одной клады в сопряженном морфологическом и молекулярно-филогенетическом анализе рода *Euonymus* (Li et al., 2014). Многими специалистами обе группы признаются в качестве реальных, естественных таксонов (Loesener, 1942; Prokhanov, 1949; Blakelock, 1951; Leonova, 1974; Ma, 2001; Savinov, Baikov, 2007), хотя обособленность *Kalonymus* от других бересклетов иногда слабо поддерживается молекулярными данными (Simmons et al., 2012).

Развитие крылатых или шиповидных выростов в ходе формирования плодов-коробочек у ряда представителей семейства Celastraceae R. Br., относящихся к разным филогенетическим линиям (например, у *Euonymus*, *Pterocelastrus*), – интересное и малоизученное явление их биологии (Savinov et al., 2015; Savinov, Solomonova, 2017). Детали морфологии и анатомического строения таких плодов практически не изучались. В отношении работ, довольно подробно описывающих внешнюю морфологию плодов и семян 8 видов из подрода *Kalonymus*, можно назвать лишь статью В. Schulz (2006). Имеющиеся в литературе (Ma, 2001; Ma, Funston, 2008) описания формы, размеров, ориентации крыловидных выростов коробочек бересклетов неполны и противоречивы, из-за чего до сих пор не решен вопрос о количестве видов и их диагностических признаках. Так, J.-S. Ma (2001) приводит только 16 видов этой группы; Т. Г. Леонова (Leonova, 1974) – 21, а R. Blakelock (1951) – 30 видов; все они распространены в Старом Свете. Более подробное и тщательное описание морфологических и морфометрических особенностей

крылатых коробочек представителей подрода *Kalonymus* дано в сводке Т. Г. Леоновой (Леонова, 1974), однако она не изучала анатомическое строение таких плодов.

Материал и методы

Нами были изучены морфология плодов и семян, а также детали анатомического строения перикарпия и семенной кожуры у 10 видов подрода *Kalonymus*. Образцы были получены из дендрария Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (*Euonymus latifolius* (L.) Mill., *E. macropterus* Rupr., *E. maximowiczianus* Prokh., *E. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim., *E. oxyphyllus* Miq.), карпологической коллекции кафедры высших растений МГУ (*E. leiophloeus* Stev.), Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE, *E. cornutus* Hemsl., *E. dasydictyon* Loes. et Rehd., *E. monbeigii* W.W. Smith, *E. nipponicus* Maxim.) или собраны в природных условиях (*E. macropterus* Rupr.) и фиксированы 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). Промеры крыловидных выростов были осуществлены на стадии зрелых коробочек. 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, Биолам и Биомед С-2. Фотографии выполнены фотокамерами Canon PowerShot A95 и Canon EOS 650D. 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*. Система подрода *Kalonymus* принята нами по Т. Г. Леоновой (Леонова, 1974).

При характеристике крыловидных выростов коробочек мы считаем важным учитывать следующие параметры (рис. 1):

- форма основания и верхушки крыла;
- положение крыла относительно оси плода (горизонтальное – прямое, отклоненное к верхушке или к основанию плода);
- размеры крыла (показатели x и y);
- край крыла;
- крыловидная кайма по краю крыла (если есть);
- геометрическая форма крыла.

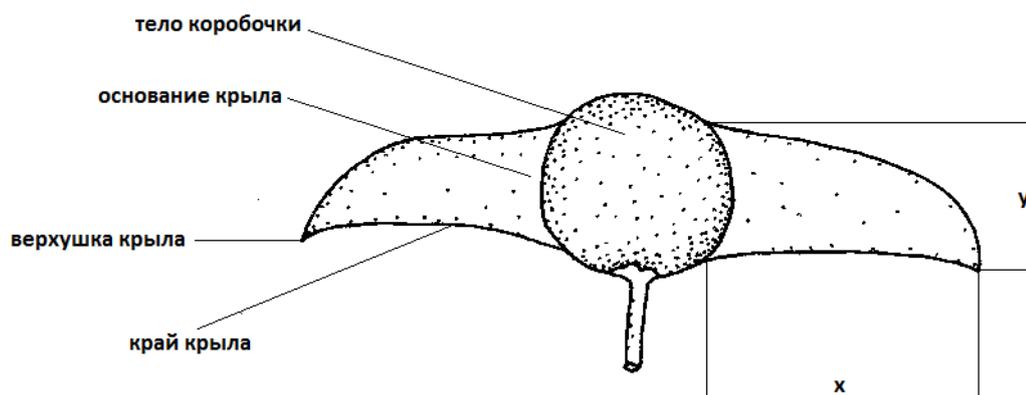


Рис. 1. Морфологические и морфометрические параметры крыльев коробочек (схематизировано): x , y – размерные характеристики крыла (отношение длины к ширине) (авторы – И. А. Савинов, Е. В. Соломонова).

В качестве дополнительных признаков можно привлекать характеристики верхушки, края и основания крыла по аналогии с морфологией листовой пластинки (ровный или изрезанный; закругленный или заостренный и т. п.).

Результаты

Подрод *Kalonymus* G. Beck
Секция *Uniloculares* Rouy et Fouc. (= *Kalonymus*)

Ряд *Latifoliae* (Prokh.) Leonova
Euonymus latifolius (L.) Mill. (Бересклет ши-
роколистый).

Плод – (4)–5-гнездная коробочка, лопастная, 0,8–1,0 см в диаметре, пурпурово- или карминово-красная, голая. Крылья на лопастях плода трапециевидные, широкие, но короткие, суживающиеся на конце. Размеры крыльев: 0,4–0,8 × 0,7–1,3 см. Перикарпий из 17–19 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен клетками эпидермы небольшого размера, с утолщенными наружными стенками. Далее следуют от 10(12)

до 14–16(20) слоев клеток мезокарпия, среди которых дериваты проводящих пучков. Эти клетки мелкие, паренхимные. В клетках мезокарпия наблюдаются друзы. В клетках мезокарпия крыльев – многочисленные хлоропласты. Эндокарпий дифференцирован на две зоны. Зона, прилегающая к мезокарпию, образована 1(2) слоем довольно крупных макросклерид, идущих параллельно эпидерме. Наружная зона эндокарпия состоит из одного слоя небольших клеток, с утолщенными наружными стенками (рис. 2а, 3а, 4а, 6а).

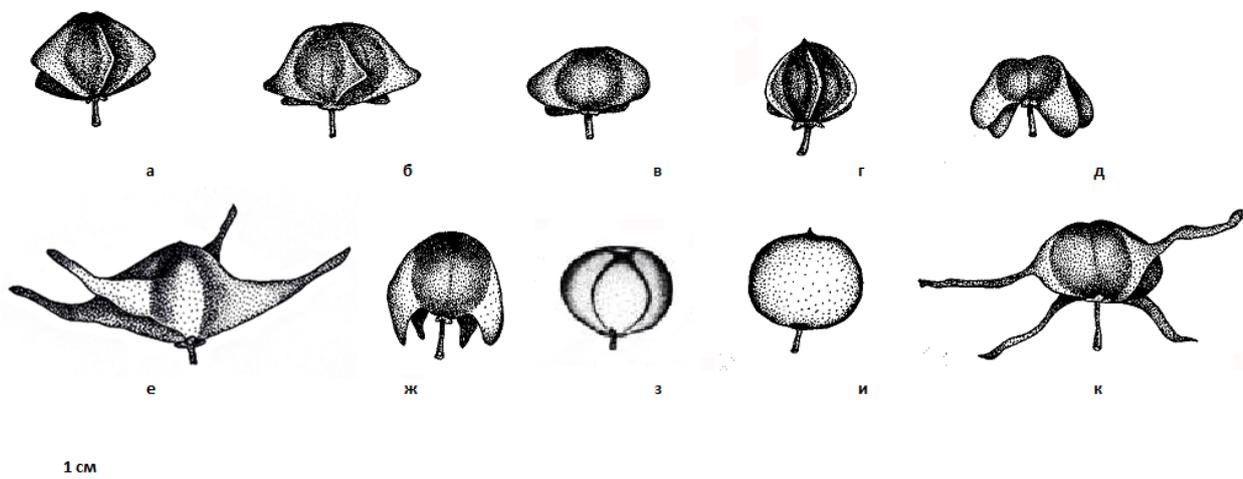


Рис. 2. Внешний вид плодов: а – *Euonymus latifolius*; б – *E. maximowiczianus*; в – *E. dasydictyon*; г – *E. monbeigii*; д – *E. leiophloeus*; е – *E. macropterus*; ж – *E. sachalinensis*; з – *E. oxyphyllus*; и – *E. nipponicus*; к – *E. cornutus*. Масштабная линейка = 1 мм (авторы – И. А. Савинов, Е. В. Соломонова, Т. Д. Ноздрина).

Семена овальные, 6–7 мм длиной, коричневатые. Ариллус (ариллодий) цельный, бокаловидный, складчатый, покрывает семя не целиком, оставляя небольшое «окошечко», многослойный. Семенная кожура из 8–10 слоев. Экзотеста однослойная, из утолщенных, прямоугольных на поперечном срезе клеток. Снаружи они имеют толстый слой кутикулы, который расположен в виде глыбок. Мезотеста представлена от 4–5 до 8–9 слоев несколько вытянутых в тангентальном направлении паренхимных клеток, заполненных флорафенами. Эндотеста обычно не выражена. В тегмене можно хорошо различить один слой крупных склерид с поровыми каналцами (экзотегмен) и слой мелких тангентально уплощенных клеток (эндотегмен). Крупные клетки эндосперма с бурыми включениями (рис. 7а, 8а, 9а).

E. maximowiczianus Prokh. (Б. Максимовича).

Плод – округло-шаровидная, 5-гнездная коробочка, от 0,7 до 1,2 см в диаметре, снаб-

женная короткими крыльями. Она темно-малиново-красная, слабо опушенная, крылья ее закругленно-треугольные, всегда короче половины диаметра плода. Размеры крыльев: 0,2–0,4 × 0,1–0,2 см. Перикарпий из 21–28 слоев. Экзокарпий однослойный, состоящий из равномерно утолщенных, почти квадратных на поперечном срезе, бесцветных клеток, со слабо выраженной кутикулой и эпикутикулярным воском на их поверхности. В составе эпидермы маленькие железистые волоски и чечевичкообразные дыхальца. Мезокарпий дифференцирован на две зоны. Наружная зона представлена 3–4-слойной гиподермой, состоящей из почти прямоугольных на поперечном срезе слегка пигментированных клеток. Стенки их равномерно утолщены. Внутренняя зона мезокарпия состоит из 14–20(24) слоев тонкостенных паренхимных, бесцветных клеток, причем наиболее крупные из них располагаются в середине. В клетках мезокарпия наблюдаются друзы. В мезокарпии расположены

многочисленные дериватные, некрупные проводящие пучки, ориентированные в различных направлениях. Эндокарпий представлен 2–3 слоями клеток. Непосредственно к мезокарпию прилегают 1–2 слоя макросклерид, удлиненных в тангентальном направлении. Наружный слой эндокарпия состоит из почти изодиаметрических, бесцветных, тонкостенных паренхимных клеток (рис. 2б, 3г, 4г, 6б).

Семена яйцевидно-трехгранные, до 7 мм длиной, буроватые. Ариллус (ариллодий) желто-оранжевый, цельный, бокаловидный, склад-

чатый, покрывает семя не целиком, оставляя небольшое «окошечко». Семенная кожура из 8–10 слоев. Экзотеста однослойная, представлена крупными квадратными эпидермальными клетками с сильно утолщенными стенками. Сверху они имеют тонкий слой кутикулы. Мезотеста состоит из тонкостенных паренхимных клеток, от 4–6 до 10 слоев. Эндотеста не выражена. Экзотегмен однослойный, образован склереидами с поровыми каналцами. Эндотегмен однослойный, клетки мелкие, уплощенные тангентально (рис. 7г, 8г, 9б).

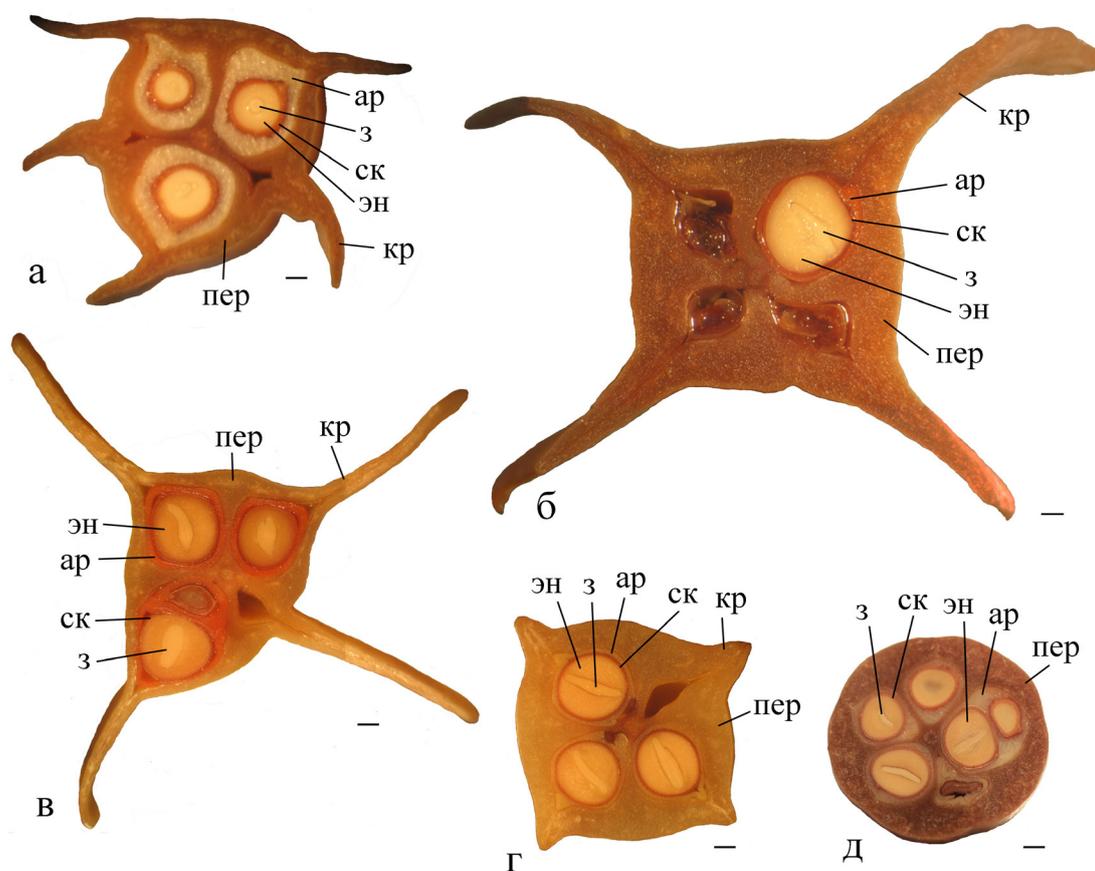


Рис. 3. Поперечные срезы коробочек в средней части плода: а – *Euonymus latifolius*; б – *E. sachalinensis*; в – *E. macropterus*; г – *E. maximowiczianus*; д – *E. oxypyllus*. Условные обозначения: ар – ариллус; з – зародыш; кр – крыловидный вырост; пер – перикарпий; ск – семенная кожура; эн – эндосперм. Масштабная линейка = 1 мм (автор – Н. А. Трусов).

E. dasydiction Loes. et Rehd. (Б. густосетчатый).

Плод – четырехгранная и четырехгнездная коробочка, около 1,0 см в диаметре, с 4 короткими крыловидными выростами. Размеры крыльев: 0,6 × 0,7 см. Перикарпий из 31–37 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками. Мезокарпий состоит из 3–4 слоев мелких

и 25–30 слоев крупных паренхимных клеток, среди которых расположены дериваты проводящих пучков. Эндокарпий слабо выражен, образован 2 слоями склереид (рис. 2в, 6в).

Семя яйцевидное, черное, целиком одето оранжевым ариллусом. Семенная кожура мало-слойная, из 4–5(6) слоев. Сочные, вытянутые в радиальном направлении крупные клетки экзотесты формируют саркотесту. Мезотеста обра-

зована 2–3 слоями слегка сдавленных паренхимных клеток. Экзотегмен состоит из одного слоя мелких склереид. Мезо- и эндотегмен не выражены (рис. 9в).

Ряд *Macrogenium* (Nakai) Blakel.

E. monbeigii W.W. Smith (Б. Монбея).

Плод – сплюснутая 4-гнездная коробочка, 1,0–1,4 см в диаметре, коричневого цвета, с ко-

роткими килеватыми крыльями. Размеры крыльев: 0,2–0,3 × 0,5–1,0 см. Перикарпий из 12–14 слоев. Экзокарпий однослойный. Мезокарпий представлен 8–10 слоями мелких паренхимных клеток. Эндокарпий состоит из 3 слоев макросклереид, вытянутых в тангентальном направлении и слоя равномерно утолщенных клеток внутренней эпидермы, имеющих прямоугольную форму (рис. 2г, 6г).

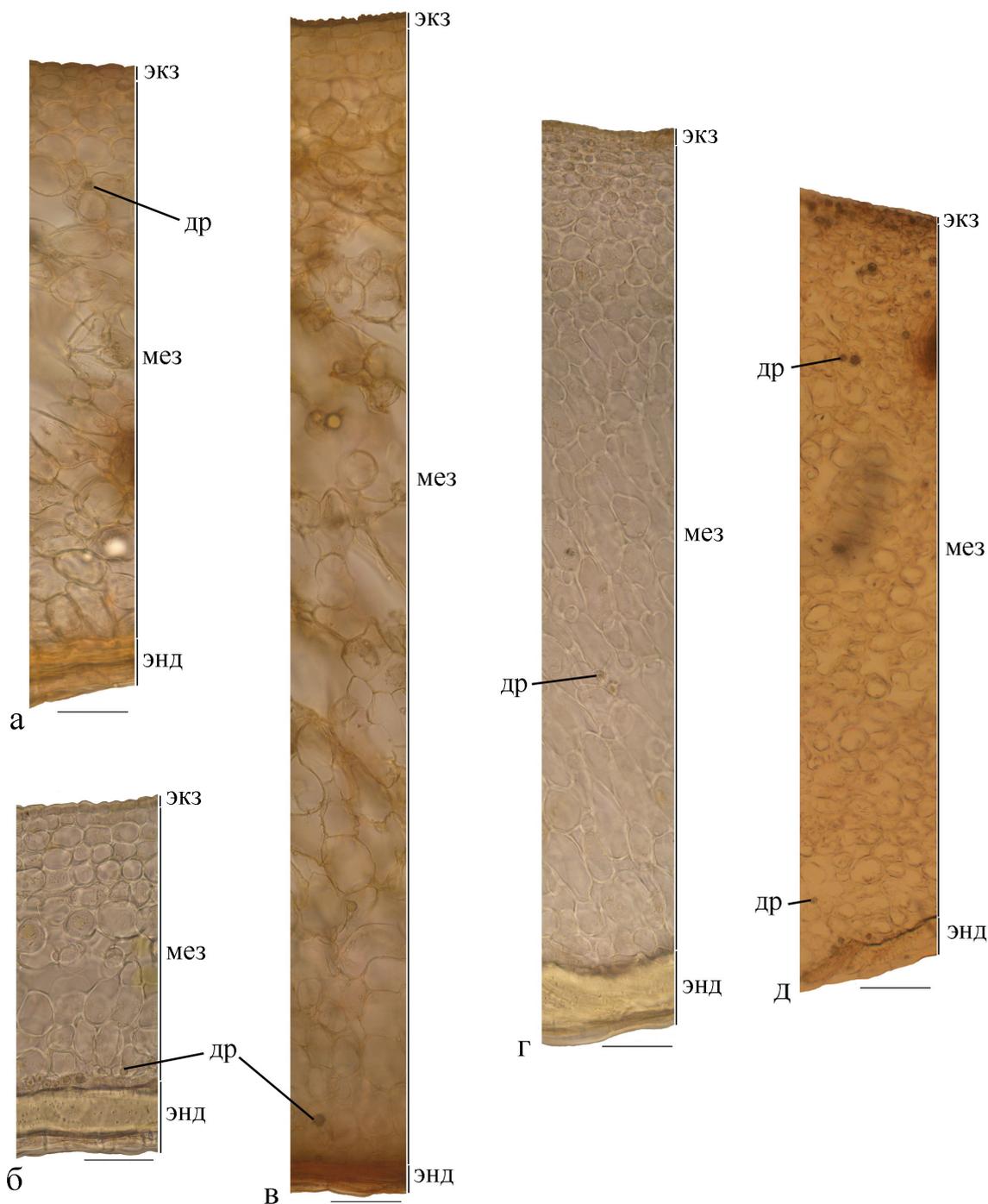


Рис. 4. Строение перикарпия на поперечном срезе: а – *Euonymus latifolius*; б – *E. macropterus*; в – *E. sachalinensis*; г – *E. taximowiczianus*; д – *E. oxuphyllus*. Условные обозначения: мез – мезокарпий; экз – экзокарпий; энд – эндокарпий. Масштабная линейка = 0,1 мм (автор – Н. А. Трусов).

Семя обратнойцевидное, коричневое, 3–4 мм длиной, целиком одето в желтый многослойный ариллус. Семенная кожура из 6–7 слоев, причем все слои флобафен-содержащие. Экзотеста однослойная, представлена крупными, квадратными на поперечном срезе клетками. Слой ку-

тикулы на их поверхности ровный, небольшой. Мезотеста состоит из 4–5 слоев мелких, вытянутых в тангентальном направлении паренхимных клеток. Экзотегмен образован одним слоем квадратных по форме склереид. Эндосперм довольно скудный, зародыш не крупный (рис. 9г).

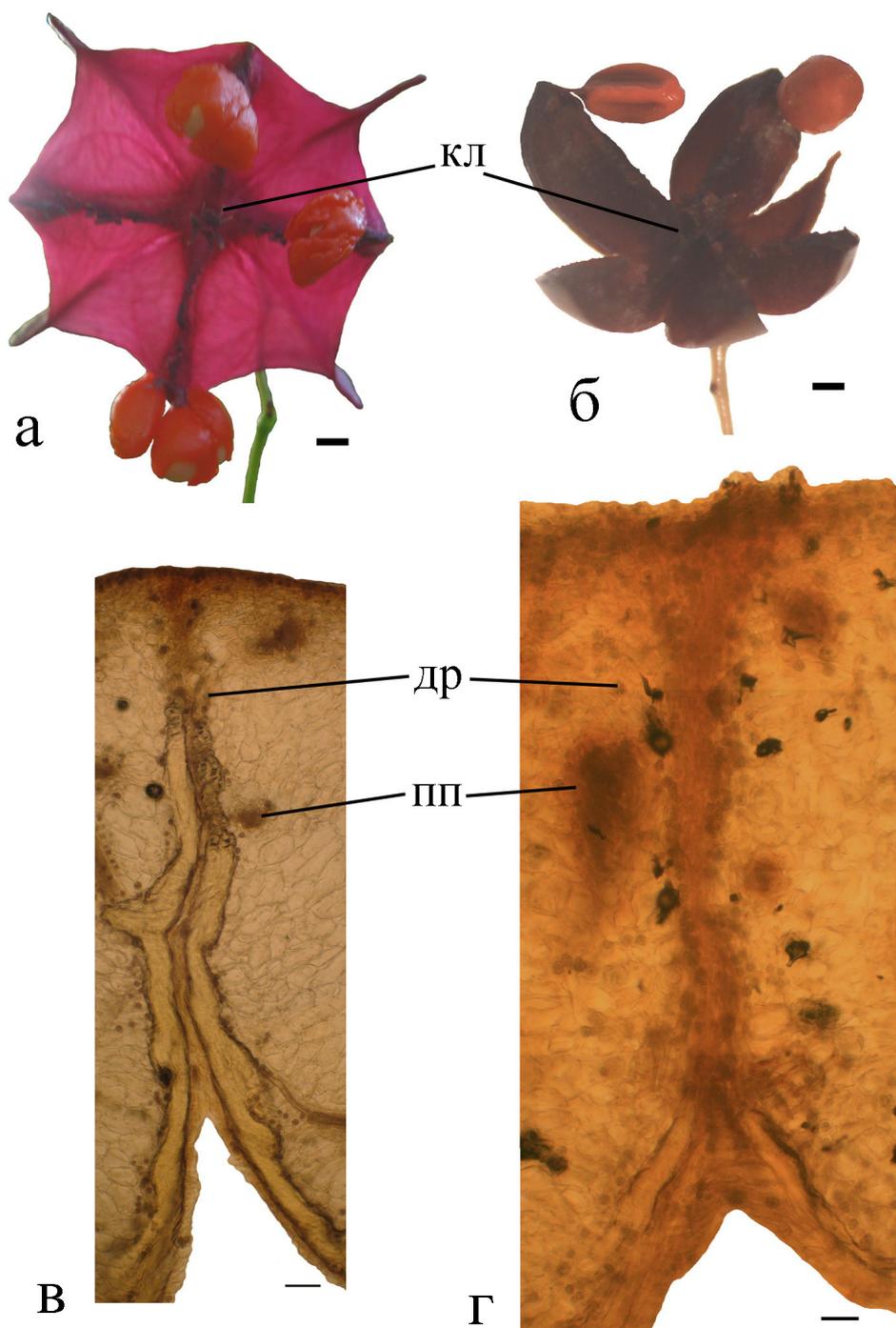


Рис. 5. Особенности вскрывания плодов *Kalonymus*: а – вскрывшийся плод *E. macropterus*; б – вскрывшийся плод *E. oxuphyllus*; в – поперечный срез стенки перикарпия в месте вскрывания плода *E. maximowiczianus*; г – поперечный срез стенки перикарпия в месте вскрывания плода *E. oxuphyllus*. Условные обозначения: др – друза; кл – «центральная колонка»; пп – дериваты проводящих пучков. Масштабная линейка = 1 мм (а, б), 0,1 мм (в, г) (автор – Н. А. Трусов).

E. leiophloeus Stev. (Б. гладкокорый).

Плод – 4-лопастная коробочка, до 1 см в диаметре. Она красновато-розовая, лопасти ее с узкими и длинными крыльями, прямыми или слегка отклоненными к основанию плода. Размеры крыльев: 0,8–1,7 × 0,4–0,5 см. Перикарпий из 17–20 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен прямоугольными на поперечном срезе клетками. Они имеют утолщенные стенки и содержат флобафены. На его поверхности имеется неравномерный слой кутикулы в виде крупных глыбок. Мезокарпий слабо дифференцирован. Сразу под экзокарпием лежат 3–4 слоя мелких,

слегка сдавленных паренхимных клеток. Далее следуют 6–7 слоев более крупных паренхимных клеток, плотно прилегающих друг к другу. Поэтому между ними практически отсутствуют межклетники. Эндокарпий состоит из двух зон. Прилегающая к мезокарпию зона представлена 2–3 слоями нешироких, но сильно удлиненных в тангентальном направлении макросклерид. Их боковые стенки несколько скошены. Наружная зона образована одним слоем квадратных на поперечном срезе паренхимных клеток, со слегка утолщенными наружными стенками и заполненными флобафенами (рис. 2д, бд).

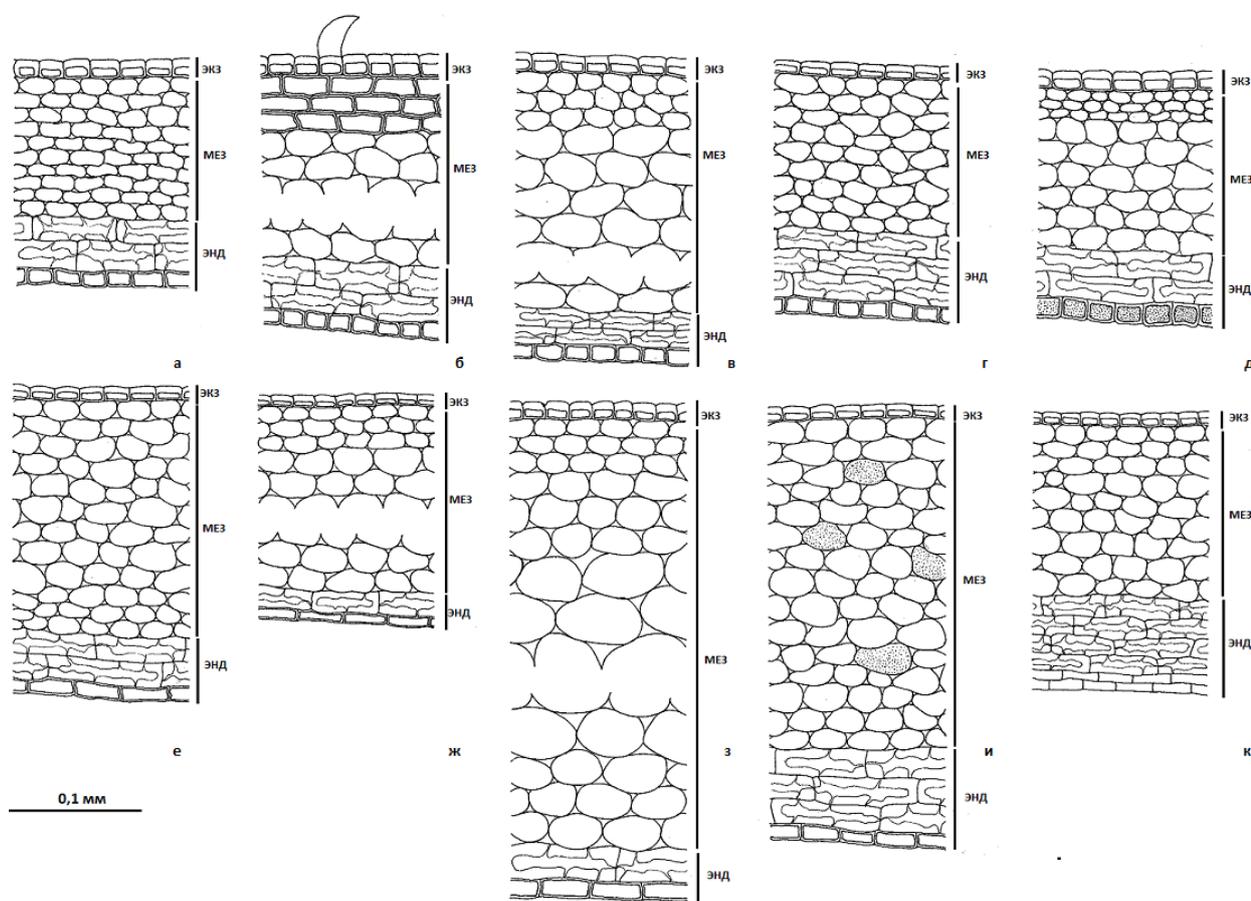


Рис. 6. Строение перикарпия на поперечном срезе плода (схематизировано): а – *Euonymus latifolius*; б – *E. maximowiczianus*; в – *E. dasydictyon*; г – *E. monbeigii*; д – *E. leiophloeus*; е – *E. macropterus*; ж – *E. sachalinensis*; з – *E. oxiphyllus*; и – *E. nipponicus*; к – *E. cornutus*. Условные обозначения: мез – мезокарпий; экз – экзокарпий; энд – эндокарпий. Масштабная линейка = 0,1 мм (авторы – И. А. Савинов, Е. В. Соломонова, Т. Д. Ноздрина).

Семена почти округлые, 5 мм длиной, светло-коричневые, блестящие, целиком покрыты мясистым ариллусом. Семенная кожура из 9–11 слоев. Экзотеста однослойная, образована прямоугольными на поперечном срезе клетками с утолщенными наружными стенками. Слой кутикулы на ее поверхности равномерный. Мезоте-

ста 3–4-слойная. Клетки ее довольно крупные, флобафенсодержащие. Эндотеста не выражена. Экзотегмен из 1 слоя несколько вытянутых в радиальном направлении склерид. Клетки мезо- и эндотегмена (всего 4–5 слоев) сохраняются довольно хорошо, слегка сдавлены и вытянуты в тангентальном направлении (рис. 9д).

E. macropterus Rupr. (Б. большекрылый)

Плод – 4-лопастная коробочка 0,8–1,0 см в диаметре, с длинными б. м. горизонтальными крыльями. Размеры крыльев: 1,1–2,0 × 0,2–0,4 см. Перикарпий содержит от 13–14 слоев до 19–24 слоев клеток. Экзокарпий однослойный, образован довольно мелкими прямоугольными клетками с утолщенными наружными стенками. Мезокарпий из 9–12 (в участках растрескивания) или 15–20 слоев (в средней области плодолистиков) крупных паренхимных клеток, часть из которых содержит друзы оксалата кальция. В клетках мезокарпия крыльев – многочисленные хлоропласты. Эндокарпий дифференцирован на 1–2 слоя макросклерид и один слой внутренней эпидермы, представленной крупными прямоугольными клетками с равномерно утолщенными стенками (рис. 2е, 3в, 4б, 6е).

Семена яйцевидные, 5–7 мм длиной. Ариллус цельный, бокаловидный, складчатый, покрывает семя не целиком, оставляя небольшое «окошечко». Ткань ариллуса малослойная (5–6 слоев, внешняя и внутренняя эпидерма и 3 слоя паренхимных, слегка сдавленных клеток). Семенная кожура из 5–6 слоев. Экзотеста образована

очень крупными, почти квадратными клетками с утолщенными наружными стенками. Мезотеста из 3–4(5) слоев слегка сдавленных паренхимных клеток. Экзотегмен представлен одним слоем склерид. Остальные слои тегмена не выражены (разрушаются) (рис. 7в, 8в, 9е).

Ряд *Sachalinenses* (Prokh.) Leonova*E. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim. (Б. сахалинский)

Плод – 4–5(иногда 3)-лопастная и (3)4–5-гнездная коробочка 1,0–1,3 см в диаметре с крыльями, отклоненными к основанию плода. Размеры крыльев: 0,5–0,7 × 0,3–0,5 см. Перикарпий из 23–28 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен мелкими таблитчатыми клетками, б. м. равномерно утолщенными. Мезокарпий образован от 20–25 до 26–30 слоев рыхло расположенных, мелких и крупных паренхимных клеток. В клетках внутренних слоев мезокарпия наблюдаются друзы. Эндокарпий дифференцирован на 1–2 слоя макросклерид и слой внутренней эпидермы, представленной крупными прямоугольными клетками (рис. 2ж, 3б, 4в, 6ж).

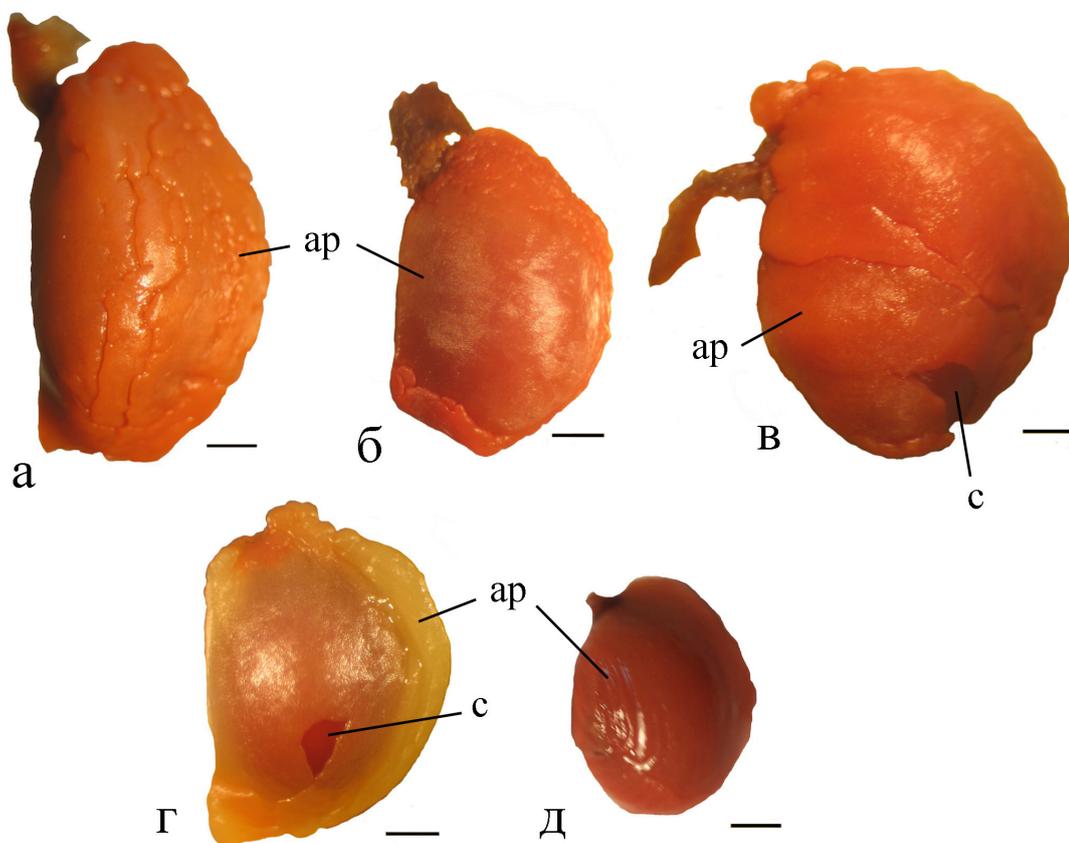


Рис. 7. Внешний вид семян: а – *Euonymus latifolius*; б – *E. sachalinensis*; в – *E. macropterus*; г – *E. maximowiczianus*; д – *E. oxuphyllus*. Условные обозначения: ар – ариллус; с – семя. Масштабная линейка = 1 мм (автор – Н. А. Трусов).

Семена округло-яйцевидные. Ариллус цельный, бокаловидный, складчатый, покрывает семя целиком. Семенная кожура довольно многослойная (7–9 слоев). Клетки экзотесты крупные, с утолщенными наружными стенками, пропитаны флорафенами. Мезотеста образована 5–6(8) слоями слегка сдавленных, вытянутых в тангентальном направлении паренхимных клеток. Экзотегмен представлен 1 слоем склереид, остальные слои тегмена не выражены (рис. 7б, 8б, 9ж).

Ряд *Oxuphyllae* Leonova

E. oxuphyllus Miq. (Б. остролистный)

Плод – (4)–5-гнездная коробочка, бескрылая, шаровидная, около 1,0 см в диаметре, розоватая, голая. Перикарпий из 40–43 слоев. Экзокарпий однослойный, клетки мелкие, таблитчатые, с

густой цитоплазмой и с кутикулой. Мезокарпий из около 40 слоев паренхимных клеток с межклетниками. Клетки срединных слоев более крупные. В клетках мезокарпия наблюдаются друзы, особенно многочисленные в наружных и внутренних слоях. В мезокарпии дериваты проводящих пучков. Мезокарпий в участках растрескивания сокращается до около 30 слоев мелких клеток, богатых цитоплазматическим содержимым. Клетки вытянуты вдоль плода. В прилегающих клетках мезокарпия обильны друзы. Эндокарпий из двух слоев тангентально вытянутых клеток. Внутренний слой – эпидерма – тонкостенные клетки, богатые цитоплазмой, к мезокарпию прилегают склереиды. В участках растрескивания число слоев тонкостенных клеток увеличивается до 3–4 (рис. 2з, 3д, 4д, 6з).

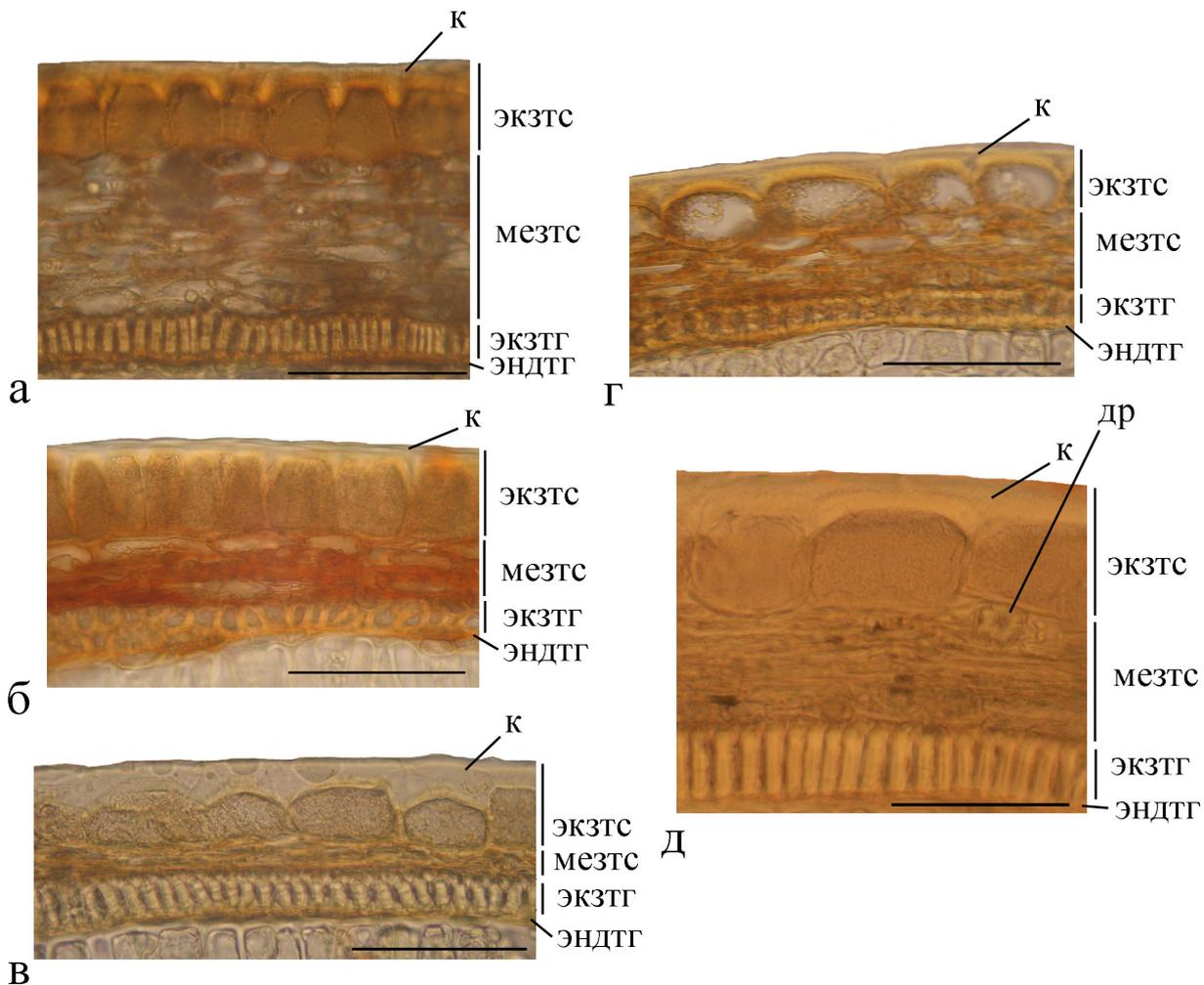


Рис. 8. Анатомическое строение семенной кожуры некоторых видов на поперечных срезах: а – *Euonymus latifolius*; б – *E. sachalinensis*; в – *E. macropterus*; г – *E. maximowiczianus*; д – *E. oxuphyllus*. Условные обозначения: др – друза; к – кутикула; мезтс – мезотеста; экзтг – экзотегмен; экзтс – экзотеста; эндтг – эндотегмен. Масштабная линейка = 0,1 мм (автор – Н. А. Трусов).

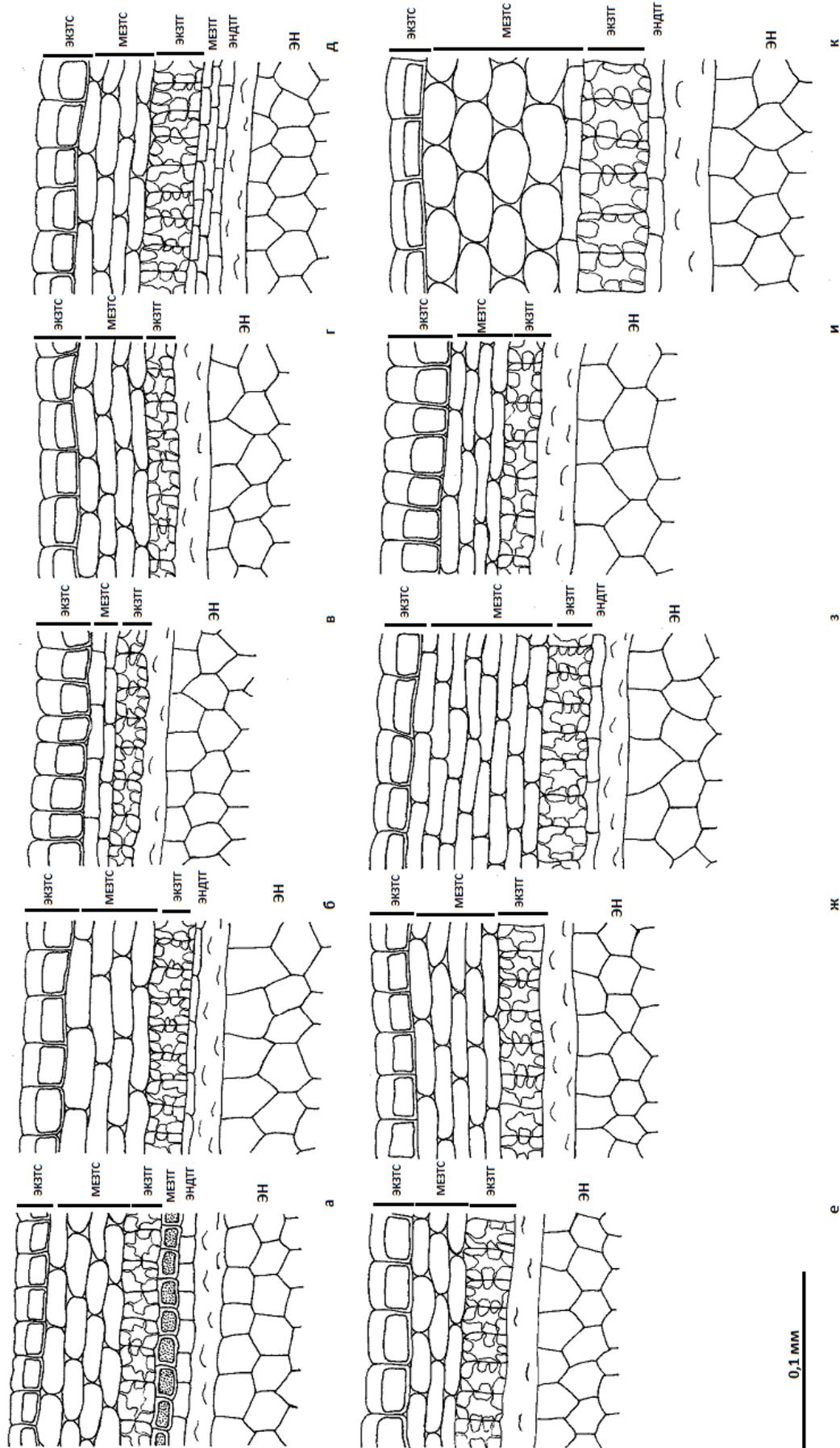


Рис. 9. Строение семенной кожуры на поперечном срезе семени (схематизировано): а – *Elyonurus latifolius*; б – *E. maximowiczianus*; в – *E. dasycarpus*; г – *E. tonbeigii*; д – *E. leiophloeus*; е – *E. macrotergus*; ж – *E. sachalinensis*; з – *E. oxurphyllus*; и – *E. pironicus*; к – *E. согитиус*. Условные обозначения: экзтс – мезотеста; мезтг – мезотегмен; экзтг – экзотегмен; экзтс – экзотеста; эн – эндосперм; эндтг – эндотегмен. Масштабная линейка = 0,1 мм (авторы – И. А. Савинов, Е. В. Соломонова, Т. Д. Ноздрина).

Семена овальные, около 6 мм длиной, коричневатые. Ариллус (ариллодий) цельный, бокаловидный, складчатый, покрывает семя целиком, многослойный. Семенная кожура из 9–11 слоев. Экзотеста однослойная, из крупных, слегка уплощенных тангентально клеток, с мощной кутикулой. Мезотеста представлена 6–8 слоями сильно уплощенных тангентально паренхимных клеток, заполненных флобафенами. В клетках мезотесты редко обнаруживаются друзы. Эндотеста не выражена. Тегмен двухслойный: экзотегмен на поперечном срезе семени представляется радиально вытянутыми, относительно крупными склереидами; эндотегмен – из мелких тангентально уплощенных клеток (рис. 7д, 8д, 9з).

E. nipponicus Maxim. (Б. ниппонский).

Плод – округлая, почти шаровидная бескрылая кожистая коробочка, 0,7–0,8 см в диаметре. Она красного цвета. Перикарпий из 34–35 слоев. Экзокарпий однослойный, представлен мелкими, квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками. Мезокарпий очень многослойный, образован 30 слоями слегка сдавленных тонкостенных паренхимных клеток. Среди них расположены многочисленные идиобласты с флобафенами, а также малое количество дериватов проводящих пучков. Эндокарпий дифференцирован на 2–3 слоя макросклереид, вытянутых в тангентальном направлении, и один слой небольших клеток внутренней эпидермы (рис. 2и, би).

Семя небольшое, яйцевидное. Семенная кожура из 6–7 слоев. Экзотеста однослойная, состоит из довольно крупных, слегка вытянутых в радиальном направлении клеток с утолщенными наружными и боковыми стенками. Клетки заполнены флобафенами. Мезотеста образована 4(5) слоями вытянутых в тангентальном направлении паренхимных клеток. Экзотегмен однослойный, представлен небольшими склереидами. Остальные слои тегмена не выражены. Зародыш довольно крупный, эндосперм обильный (рис. 9и).

Секция *Cornutae* Loes.

E. cornutus Hemsl. (Б. рогатый).

Плод – четырехгранная кожистая коробочка, около 0,9–1,0 см в диаметре, с 4 узкими длинными (размеры: 1,2–2,0 × 0,15 см) крыловидными выростами. Она светло-зеленая. В коробочке 4 гнезда с многочисленными семенами. Перикарпий из 13–14 слоев. Экзокарпий однослойный,

представлен мелкими, почти квадратными на поперечном срезе, равномерно утолщенными клетками. Мезокарпий состоит из 8–9 слоев некрупных паренхимных клеток. Эндокарпий образован 3–4 слоями вытянутых в тангентальном направлении, но коротких склереид. Внутренняя зона эндокарпия в виде 2 слоев тонкостенных клеток (рис. 2к, бк).

Семя обратнойцевидное, около 5 мм длиной, светло-коричневое, целиком одето оранжевым ариллусом. Семенная кожура из 8 слоев. Экзотеста однослойная, представлена вытянутыми в тангентальном направлении, прямоугольными на поперечном срезе клетками с утолщенными наружными и боковыми стенками. Мезотеста образована 4 слоями некрупных паренхимных клеток, обильно заполненных флобафенами. Эндотеста в виде одного слоя мелких тонкостенных клеток. Экзотегмен состоит из одного слоя некрупных склереид. Эндотегмен образован одним слоем мелких клеток (рис. 9к).

Обсуждение

Настоящее исследование охватило 10 видов бересклетов, имеющих крыловидные выросты на своих плодах (за исключением *E. oxyphyllus*, *E. nipponicus*). Особенности морфологии коробочек с крыловидными выростами и детали анатомического строения перикарпия и семенной кожуры у видов подрода *Kalonymus* рода *Euonymus*, вместе с рядом общих признаков, свойственных таксону, 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 или бочонкообразная форма плода (без крыльев), наличие крыловидных выростов на поверхности зрелых коробочек, V-образное расположение слоев эндокарпия в области вскрывания перикарпия, локулицидно-септицидное вскрывание плода, сильное развитие паренхимных слоев мезокарпия (его клетки часто с флобафенами и/или друзами оксалата кальция), крупные семена, обычно полностью покрытые ариллусом, крупные клетки экзотесты. Важно подчеркнуть, что участки растрескивания коробочки находятся в крыльях, со стороны вершины плода. Для всех представителей подрода *Kalonymus*, в отличие от видов подрода *Euonymus*, характерен иной тип вскрывания коробочки –

локулицидно-септицидный (Trusov, Sozonova, 2011), центральная зона остается в виде «колонок», в то время как у второго оно локулицидно-сутуральное и центральная зона не сохраняется (рис. 5). При этом коробочки *E. oxyphyllus*, лишённые крыловидных выростов, вскрываются аналогично всем представителям подрода *Kalonymus*. Виды различаются формой коробочки и ее крыловидных выростов, числом клеточных слоев в перикарпии и семенной кожуре, формой клеток отдельных слоев и характером их утолщения. Установленные нами карпологические признаки можно использовать для разграничения близких видов подрода, особенно учитывая неопределенность в количестве видов в понимании разных авторов.

Развитие крыловидных выростов коробочек у представителей подрода *Kalonymus*, достигающих иногда весьма существенных размеров (соотношении x/y 1,1–2,0 на 0,15–0,4 см при диаметре тела коробочки 0,8–1,0 см у *E. macropterus* и *E. cornutus*, а также *E. schensianus*, см. табл.), заставляет некоторых специалистов рассматривать этот факт «как приспособление к неосуществленному еще переходу от распространения семян птицами к распространению целых коробочек ветром» (Leonova, 1974, p. 118). В то же время другие ботаники считают, что предложение о том, что крылатые коробочки бересклетов являются адаптацией к распространению плодов ветром, кажется скорее сомнительным (Blakelock, 1951). Не меняет существенно этой неопределенной ситуации и версия о том, 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). Лётные свойства зачатков при анемохории обозначаются понятием «парусность», количественно выражающимся коэффициентом K , определяемым отношением площади наибольшего сечения зачатка в $см^2$ к его весу в граммах. Он будет тем выше, чем больше площадь сечения зачатка и чем меньше его вес. Лётные свойства зачатков с крыловидными придатками определяются, в первую очередь, размерами крыла относительно размеров собственно плода, а также нахождением центра тяжести всего снаряда и его положением относительно геометрического центра (Levina, 1957). Дополнительно важны такие характеристики, как продолжительность полета, характер самого полета (парящий, винтовой и т. п.), его дальность. Простые расчеты и серия опытов с коробочками видов *Kalonymus* показывают несуще-

ственное участие ветра в расселении зачатков. Семена у изученных видов довольно крупные, в числе от 2–3 до 4–5 на коробочку, а тело плода массивное (бочонкообразное или округлое) в сравнении с размерами крыльев. Центр тяжести плода совпадает с его геометрическим центром, оба находятся в районе тела плода, что скорее способствует вертикальному падению коробочки с материнского растения (которая к тому времени уже вскрывается). Сила ветра или его порывы вряд ли существенно меняют здесь ситуацию в отношении дальности полета зачатков. Тем более удивительным воспринимается факт отсутствия крыльев на коробочках *E. oxyphyllus* и *E. nipponicus* (а также *E. yakushimensis*): что это – изначальный, анцестральный признак, или результат утраты крыльев? В ходе нашего исследования не было обнаружено следов редукции крыльев у этих видов, что заставляет присоединиться к точке зрения о том, что их следует считать первично бескрылыми. Очень похожую форму коробочек (округлую, не лопастную) без крыльев имеют представители секции *Ilicifolia* Nakai подрода *Euonymus*, которая считается близкой к анцестральным формам рода в целом (Leonova, 1974; Savinov, Baikov, 2007).

Согласно данным Р. Е. Левиной (Levina, 1957), рассмотренные выше плоды следует относить к группе псевдоанемохоров, поскольку ветер способствует только их обсеменению, но зачатки не разносятся с помощью воздушных течений. В завершении этой темы важно отметить явную недостаточность непосредственных наблюдений в природе над процессом диссеминации этих видов.

В связи со всем изложенным выше, мы присоединяемся к выдвинутой Н. А. Трусовым с соавторами (Trusov et al., 2010) гипотезе о том, что формирование лопастей, бугорчатых и крыловидных выростов, продольное вытягивание плода можно рассматривать как приспособление для увеличения площади фотосинтезирующей поверхности коробочки (в шипах и крылья у незрелых плодов хорошо развита ассимиляционная ткань), влекущие за собой увеличение поступления ассимилятов в семя для питания зародыша. Кроме того, яркоокрашенные выросты плодов (вместе с сочным ариллусом) привлекают птиц – основных их распространителей. Таким образом, крылатые коробочки усиливают визуальную аттракцию (видимость) плода для птиц. Важно учитывать и тот факт, что плоды вскрываются еще на материнском растении.

Таблица

Характеристика крыловидных выростов коробочек изученных видов подрода *Kalonymus*

Перечень видов	Диаметр тела коробочки	Форма крыльев	Размер крыльев (соотношение x/y)
<i>E. latifolius</i>	0,8–1,0 см	трапециевидные, широкие, но короткие, суживающиеся на конце	0,4–0,8 × 0,7–1,3 см
<i>E. maximowiczianus</i>	0,7–1,2 см	закругленно-треугольные, всегда короче половины диаметра плода	0,2–0,4 × 0,1–0,2 см
<i>E. dasydiction</i>	1,0 см	дельтовидные, короткие	0,6 × 0,7 см
<i>E. monbeigii</i>	1,0–1,4 см	серповидные, короткие килеватые	0,2–0,3 × 0,5–1,0 см
<i>E. leiophloeus</i>	до 1 см	изогнуто-дельтовидные, узкие и длинные, прямые или слегка отклоненными к основанию плода	0,8–1,7 × 0,4–0,5 см
<i>E. macropterus</i>	0,8–1,0 см	узколанцетные, длинные горизонтальные	1,1–2,0 × 0,2–0,4 см
<i>E. sachalinensis</i>	1,0–1,3 см	полусерповидные, резко отклоненные к основанию плода	0,5–0,7 × 0,3–0,5 см
<i>E. oxyphyllus</i>	0,8–1,0 см	отсутствуют	
<i>E. nipponicus</i>	0,7–0,8 см	отсутствуют	
<i>E. cornutus</i>	0,9–1,0 см	линейные, с расширенным основанием, длинные и узкие	1,2–2,0 × 0,15 см

По мнению Н. А. Трусова (Trusov, 2010), вероятной причиной эволюционных изменений плодов *Euonymus* (включая виды подрода *Kalonymus*) является обеспечение поступления наибольшего количества питательных веществ именно в семя, для чего необходимо сокращение расхода ассимилятов на формирование перикарпия и ариллуса. 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 подрода *Kalonymus* (как и виды секции *Echinococcus*, имеющие шиповидные выросты коробочек) являются относительно древней и филогенетически обособленной, с целым «букетом» архаических черт, группой бересклетов. Такое мнение согласуется с выводами основных монографов

рода (Blakelock, 1951; Leonova, 1974; Ma, 2001; Savinov, Baikov, 2007), а также подтверждается современными филогенетическими исследованиями (Li et al., 2014).

Мы присоединяемся к неоднократно высказанной в литературе точке зрения о независимом (параллельном) формировании двух типов выростов (крыльев и шипов) на коробочках у бересклетов, что отчасти подтверждают и результаты молекулярно-филогенетического анализа (Li et al., 2014). Представители подрода *Kalonymus* четко отличаются большим комплексом признаков от всех остальных бересклетов, включая описанные выше особенности морфологии крыловидных выростов коробочек, анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры, иной механизм вскрывания плодов, характер прикрепления семян, что заставляет нас считать верным таксономическое решение, принятое в ряде публикаций отечественных и иностранных специалистов (Prokhanov, 1949; Blakelock, 1951; Leonova, 1974; Ma, 2001; Savinov, Baikov, 2007), но нередко игнорируемое в современных молекулярных построениях.

Благодарности

Авторский коллектив благодарит А. П. Соломонову за помощь в технической подготовке иллюстративного материала.

REFERENCES /ЛИТЕРАТУРА

- Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhililova Kh. Kh., Il'ina G. M., Chubatova N. V.** 2000. *Osnovy mikrotekhnicheskikh issledovaniy v botanike. Spravochnoe rukovodstvo* [Basics of microtechnical research in botany. Reference manual]. Moscow. 127 pp. [In Russian] (**Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков 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
- Leonova T. G.** 1974. The genus *Euonymus* L. of the USSR and neighbouring countries. Leningrad: Nauka. 132 s. [In Russian] (**Леонова Т. Г.** Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1974. 132 с.).
- Levina R. E.** 1957. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* [How to disseminate fruits and seeds]. Moscow: Moscow University Press. 358 pp. [In Russian] (**Левина Р. Е.** Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. 358 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*. 20b. Eds. A. Engler, K. Prantl. Leipzig, Berlin. S. 87–197.
- Ma J.-S.** 2001. A revision of *Euonymus* (Celastraceae). *Thaiszia – J. Bot.* 11(1-2): 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. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. Pp. 440–463.
- Melikiyan A. P., Devyatov A. G.** 2001. *Osnovnyye karpologicheskiye terminy. Spravochnik* [Basic carpological terms. Handbook]. Moscow: КМК. 47 pp. [In Russian] (**Меликян А. П., Девятков А. Г.** Основные карпологические термины. Справочник. М.: Товарищ. научн. изд. КМК, 2001. 47 с.).
- Prokhanov Ya. I.** 1949. Celastraceae Lindl. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 14. Ed. V. L. Komarov. Moscow & Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Pp. 552–577. [In Russian] (**Проханов Я. И.** Семейство Celastraceae Lindl. // Флора СССР. Т. 14. Под ред. В. Л. Комарова. М.-Л.: АН СССР, 1949. С. 552–577).
- Savinov I. A., Baikov K. S.** 2007. Analiz filogeneticheskikh svyazei v rode *Euonymus* L. (Celastraceae R.Br.) s pomoshch'yu metoda SYNAP. *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., Solomonova E. V.** 2017. Structure of capsules with prickly appendages of the species of *Euonymus* section *Echinococcus* (Celastraceae). *Turczaninowia* 21, 1: 188–197. [In Russian] (**Савинов И. А., Соломонова Е. В.** Структура коробочек с шиповидными выростами видов секции *Echinococcus* рода *Euonymus* (Celastraceae) // *Turczaninowia*, 2017. Т. 21, вып. 1. С. 188–197). DOI: 10.14258/turczaninowia.21.1.19
- 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.
- Simmons M. P., McKenna M. J., Bacon C. D., Yakobson K., Cappa J. J., Archer R. H., Ford A. J.** 2012. Phylogeny of Celastraceae tribe *Euonymieae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Mol. Phylog. Evol.* 62(1): 9–20.
- Trusov N. A.** 2010. *Morfologo-anatomicheskoye stroeniye plodov predstaviteley semeystva Celastraceae R. Br. v svyazi s ikh maslichnostyu* [Morphological and anatomical structure of the fruit of the Celastraceae R family. Br. in connection with their oiliness]. Dissertation abstract. 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.** 2011. Fruit dehiscence in representatives of the genus *Euonymus* (Celastraceae). In: *Carpology and reproductive biology of higher plants: Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of professor A. P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. Moscow. Pp. 225–227. [In Russian] (**Трусов Н. А., Созонова Л. И.** Вскрытие плодов у представителей *Euonymus* (Celastraceae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти проф. А. П. Меликяна (18–19 октября 2011 г., г. Москва). М., 2011. С. 225–227).

Trusov N. A., Sozonova L. I., Solomonova E. V. 2010. Directions of evolution of the fruit form of *Euonymus* L. In: *A. L. Takhtajan and development of botanical science in Armenia: Theses of reports of the international conference devoted to the 100th anniversary of A. L. Takhtajyan's birth (6–8 October 2010, Erevan)*. Erevan. Pp. 63–65. [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 (6–8 октября 2010 г., г. Ереван). Ереван, 2010. С. 63–65).