



УДК 582.931.4 (581.47 + 581.8)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ *COMORANTHUS* И *SCHREBERA* (OLEACEAE)

А.В. Филоненко¹

А.Н. Ефремов²

¹Московский педагогический государственный университет,
129243, г. Москва,
ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5,
кафедра ботаники

e-mail: avfilonenko@yandex.ru

²Омский государственный педагогический университет,
644099, наб. Тухачевского, д. 14,
кафедра ботаники

e-mail: stratiotes@yandex.ru

В настоящей статье представлены результаты изучения структуры плодов и анатомии перикарпия представителей родов *Comoranthus* и *Schrebera*. В ходе исследования нами установлено, что механические элементы в перикарпии развиваются исключительно из мезофилла карпелл, в то время как эндокарпий на протяжении всего периода развития плодов продолжает оставаться паренхимным. Данное обстоятельство позволяет рассматривать плоды *Comoranthus* и *Schrebera* как коробочки *Forsythia*-типа. Полученные результаты подтверждают мнение о близком родстве *Comoranthus* и *Schrebera*, вместе с тем указывая на обособленное положение данных таксонов в семействе *Oleaceae*.

Ключевые слова: *Comoranthus*, *Schrebera*, *Oleaceae*, перикарпий, морфогенез плодов, коробочка *Forsythia*-типа.

На сегодняшний день не существует общепринятого мнения относительно родства таких таксонов как *Comoranthus* Knobl. и *Schrebera* Roxb., вместе с тем не существует и единого мнения о положении этих родов в семействе *Oleaceae* [1, 2]. Род *Schrebera* описан в 1798 г. на основе такого признака, как вскрывающиеся многосемянные плоды, но до 1957 г. рассматривался в составе трибы *Syringae* подсемейства *Oleoideae* [3, 4, 5]. Описанный только в 1934 году род *Comoranthus*, хотя и демонстрировал значительное морфологическое сходство с видами рода *Schrebera*, тем не менее, был помещен в трибу *Oleineae* [6]. Пожалуй, единственным аргументом, который приводил L. A. S. Johnson в пользу рассмотрения *Comoranthus* в рамках *Oleineae*, служил тот факт что представители данного рода характеризуются простыми листьями, в отличие от *Schrebera* [6]. Вместе с тем, *Comoranthus* и *Schrebera* сильно отличаются от остальных таксонов принимаемых в рамках подсемейства *Oleoideae* по такому значимому признаку как число чашелистиков и лепестков. У *Comoranthus* и *Schrebera* число чашелистиков варьирует от 4 до 7, а число лепестков от 4 до 9, в то время как подавляющее большинство родов *Oleoideae* имеет константные тетрамерные цветки [7]. Данное обстоятельство послужило причиной для перемещения *Comoranthus* и *Schrebera* в составе трибы *Schrebereae* в подсемейство *Jasminoideae*, которое характеризуется весьма многочисленными и полиморфными цветками [6]. Однако, более поздние авторы, принимая во внимание кариологические и «молекулярные» данные, склонны рассматривать трибу *Schrebereae* в составе подсемейства *Oleoideae* [1, 2]. Включение данных родов в состав подсемейства *Oleoideae* нельзя назвать вполне оправданным и, очевидно, для уточнения положения трибы *Schrebereae* в семействе *Oleaceae* требуется привлечение новых признаков не рассматривавшихся ранее.

В настоящий момент, в рамках рода *Comoranthus* принимают 3 вида (*Comoranthus madagascariensis* H. Perrier, *C. minor* H. Perrier и *C. obconicus* Knobl.) достаточно крупных вечнозеленых деревьев распространенных на Мадагаскаре и Коморских островах [1, 2]. Род *Schrebera* объединяет 4 вида вечнозеленых или полулистопадных деревьев и кустарников широко распространенных в странах экваториальной Африки (*Schrebera platyphylla* Gilg, *S. trichoclada* Welw., *S. macrocarpa* Gilg et Schellenb., *S. welwitschii* Gilg), 1 вид произрастающий в Индии (*Schrebera swietenoides* Roxb.) и 1 вид из Перу (*Schrebera americana* Gilg) [1, 2].

В рамках изучения плодов представителей семейства *Oleaceae* с целью определения морфогенетического типа плода, выявления особенностей гистогенеза перикарпия и механизма вскрывания нами изучены плоды представителей родов *Comoranthus* и *Schrebera*. Материал для исследования был получен из Карпологической коллекции

Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) и Гербария БИН РАН (LE), Missouri Botanical Garden (MO) (St. Louis, MO, USA), New York Botanical Garden (NY) (Bronx, NY, USA), Kirstenbosh National Botanical Garden (Cape Town, Western Cape, Republic of South Africa). Перед проведением анатомического исследования сухие плоды выдерживали в смеси Страсбургера (90 % этиловый спирт – глицерин – дистиллированная вода = 1 : 1 : 1) в течение 10–30 суток (в зависимости от размеров). Свежий материал фиксировали в 70 %-ом этиловом спирте. Затем плоды заключали в парафин без проводки. С помощью салазочного микротома изготавливали поперечные срезы плодов толщиной 7–15 мкм. Одревеснение клеточных стенок в различных гистогенетических зонах перикарпия определяли по реакции с флороглюцином и соляной кислотой; гистохимические реакции проводили по стандартным методикам [8, 9].

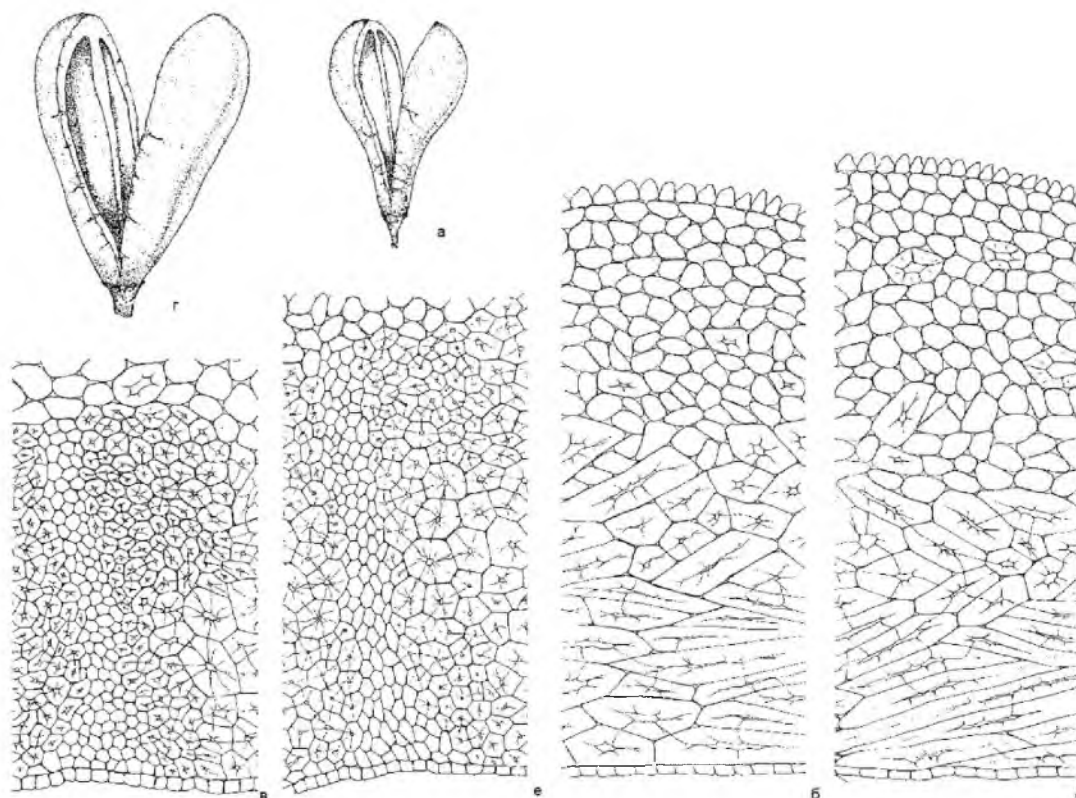


Рис. 1. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Comoranthus* и *Schrebera*:

а – внешний вид вскрывшегося плода *C. minor*; б – анатомия перикарпия *C. minor* на латеральной поверхности; в – анатомия перикарпия *C. minor* в зоне вскрывания; г – внешний вид вскрывшегося плода *S. macrocarpa*; д – анатомия перикарпия *S. macrocarpa* на латеральной поверхности; е – анатомия перикарпия *S. macrocarpa* в зоне вскрывания.

Виды рода *Comoranthus* имеют в каждом гнезде верхней димерной синкарпной завязи по 4 семязачатка. Число и размеры развитых семян сильно варьируют. Развитые плоды обратнойцевидные, притупленные или заостренные на верхушке, незначительно сжатые с боков, достигают до 26 мм длиной и до 16 мм в диаметре. При созревании плоды *Comoranthus* высыхают и вскрываются локулицидно, высвобождая крылатые семена. Вскрывшиеся плоды очень твердые, и продолжают оставаться на ветвях в течение долгого времени, постепенно теряя темную окраску.

На поперечном срезе плоды *Comoranthus* округлые или округло-ромбические, слегка уплощенные, с хорошо развитой септой. На дорзальных сторонах карпелл хорошо заметно истончение стенки плода, соответствующее месту вскрывания. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных сосочковидных клеток. На



поверхности незрелых плодов обнаруживается очень мощная, заполняющая все пространство между сосочковидными клетками, кутикула. Мезокарпий *Comoranthus* дифференцирован на периферическую и внутреннюю топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия (до 25 слоев клеток) сложена крупными изодиаметрическими паренхимными клетками (многие из которых содержат темный пигмент), а также единичными или собранными в небольшие группы изодиаметрическими склереидами с сильно утолщенными одревесневшими стенками. Внутренняя зона мезокарпия насчитывает около 30 (у *Comoranthus obconicus* до 50) слоев клеток, сложена изодиаметрическими (более мелкими, чем во внешней зоне мезокарпия) и вытянутыми в различной степени волокнистыми склереидами, которые ориентированы преимущественно тангентально. Паренхимные тяжи, на дорзальных сторонах карпелл и в центральной части септы, проходящие через склеренхиму мезокарпия, обеспечивают локулицидное вскрывание плодов. Кроме того, в мезокарпии, на границе паренхимной и склеренхимной зон, проходят многочисленные мелкие проводящие пучки, как правило, без механической обкладки. Эндокарпий *Comoranthus* представлен однослойной эпидермой, сложенной из кубических или уплощенных тонкостенных клеток.

Изученные виды рода *Schrebera* имеют также в каждом гнезде верхней димерной синкарпной завязи по 4 семязачатка, из которых обычно развивается 2–3 крылатых семени (все 4 семязачатка получают развитие в исключительных случаях, при этом часто семена, особенно крылья, имеют дефекты). Развитые плоды обратнойцевидные, обычно притупленные сверху, едва заметно сжатые с боков, достигают до 65 мм длиной и до 32 мм в диаметре. По мере созревания плоды *Schrebera* высыхают и вскрываются локулицидно двумя створками, высвобождая крылатые семена. После диссеминации плоды долго сохраняются на ветвях.

На поперечном срезе плоды *Schrebera* имеют округло-ромбические очертания; септа очень мощная, достигающая наибольшей толщины в центре плода. Место вскрывания плода на поверхности не обнаруживается. Экзокарпий у изученных видов рода *Schrebera* представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных клеток, с выступающими в различной степени наружными стенками. На поверхности плодов обнаруживается довольно мощная кутикула. Мезокарпий *Schrebera* дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны. Внешняя зона мезокарпия (обычно около 30 слоев клеток) образована паренхимными клетками и единичными или собранными в группы изодиаметрическими склереидами с сильно утолщенными одревесневшими стенками. Такие же клетки образуют прерывистые тяжи склеренхимы в местах вскрывания плода. Внутренняя зона мезокарпия обычно насчитывает около 10 (у *Schrebera macrocarpa* до 30) слоев полигональных и удлиненных в различной степени склеренхимных клеток (на дорзальных сторонах карпелл преобладают изодиаметрические склереиды), которые ориентированы преимущественно тангентально. Кроме того, в мезокарпии, проходят многочисленные проводящие пучки, а на дорзальных сторонах карпелл и в центральной части септы проходят паренхимные тяжи, обеспечивающие вскрывание плодов. Эндокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной преимущественно из уплощенных тонкостенных клеток. У некоторых видов (*Schrebera platyphylla*, *S. swietenioides*) на внутренней поверхности эндокарпия обнаруживается кутикула, однако менее мощная, нежели на поверхности экзокарпия.

На основании полученных данных и в соответствии с принятой нами классификацией [10], морфогенетический тип плодов *Comoranthus* и *Schrebera* следует определить как коробочка *Forsythia*-типа. Данный морфогенетический тип плодов характеризуется наличием механических элементов только во внутренней зоне мезокарпия; эндокарпий при этом на протяжении всего своего развития остается паренхимным. Сходство в структуре плодов *Comoranthus* и *Schrebera* позволяет говорить о близком родстве данных таксонов, вместе с тем своеобразие плодов *Comoranthus* и *Schrebera* свидетельствует о неправомерности включения данных родов как в подсемейство *Jasminoideae*, так и в подсемейство *Oleoideae*.



Список литературы

1. Wallander E., Albert V. A. phylogeny and classification of *Oleaceae* based on rps16 and trnL-F sequence data // *American Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 87, 12. – P. 1827–1841.
2. Green P. S. *Oleaceae* // *The families and genera of vascular plants* / Ed. K. Kubitzki. Heidelberg, 2004. – Vol. VII. – P. 296–306.
3. Bentham G. *Oleaceae* // *Genera Plantarum* / Ed. G Bentham, J. D. Hooker. London, 1876. – Vol. II. – P. 672–680.
4. Knoblauch E. *Oleaceae* // *Die naturlichen Pflanzenfamilien* / Ed. A. Engler. – Leipzig, 1895. – Vol. IV. – P. 1-16.
5. Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // *Brittonia*. – 1945. – Vol. 5. – P. 337–367.
6. Johnson L. A. S. A review of the family *Oleaceae* // *Contribution New South Wales National Herbarium*. – 1957. – Vol. 2. – P. 396–418.
7. Weber G. 1928. Vergleichend-morphologische untersuchengen uber die oleaceenblute // *Planta* – Vol. 6. – P. 591–658.
8. O'Brien T. P., McCully M. E. *The study of plant structure: principles and selected methods*. – Melbourne, 1981. – 342 p.
9. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г. и др. *Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы*. – М.: МГУ, 2004. – 312 с.
10. Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М., 2009. – 400 с.

COMPARATIVE CARPOLOGY OF GENERA *COMORANTHUS* AND *SCHREBERA* (OLEACEAE)

A.V. Filonenko¹

A.N. Efremov²

¹*Moscow State Pedagogical University, 129243, Moscow, Kibal'chicha st., 6-5, Department of Botany*

e-mail: avfilonenko@yandex.ru

²*Omsk State Pedagogical University, 644099, Moscow, Tukhacevskogo emb., 14, Department of Botany*

e-mail: stratiotes@yandex.ru

In this article we present the results of our study of *Comoranthus* and *Schrebera* fruits structure. It is with unified methodology that we first studied fruits structure and the pericarp anatomy of *Comoranthus* and *Schrebera* representatives. We demonstrated that mechanical tissues of the pericarp develop only from the inner zone of the carpel mesophyll. Also, we showed that the endocarp doesn't undergo changes and remains monolayered throughout its development. Based on our data we determined morphogenetic type of fruits of *Comoranthus* and *Schrebera* as *Forsythia*-type capsule, which is characterized by mechanical tissues localized only in the inner part of the mesocarp. We considered possible directions of fruits evolution in *Oleaceae* family and analyzed phylogenetic relationships of taxa in *Oleaceae* family with the help of our carpology data.

Keywords: *Comoranthus*, *Schrebera*, *Oleaceae*, pericarp, morphogenesis, *Forsythia*-type capsule.