



УДК 582.931.4 (581.47 + 581.8)

ИЗУЧЕНИЕ РАЗВИТИЯ И СТРУКТУРЫ ПЛОДОВ *FORSYTHIA* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ *OLEACEAE*

А.В. Филоненко

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

e-mail:
avfilonenko@yandex.ru

В настоящей статье представлены результаты изучения развития и структуры плодов представителей рода *Forsythia* Vahl. Впервые по единой методике изучена структура плодов и анатомия перикарпия большинства видов данного рода. Установлено, что в ходе онтогенеза, механические ткани перикарпия развиваются только из внутренней зоны мезофилла карпеллы. Также установлено, что эндокарпий *Forsythia* в ходе онтогенеза не претерпевает никаких изменений, и на протяжении всего времени остается однослойным. На основании полученных данных определен морфогенетический тип плода *Forsythia* как коробочка *Forsythia*-типа, которая характеризуется наличием механических элементов только во внутренней зоне мезокарпия. Рассмотрены возможные пути эволюции плодов и основные эволюционные модусы в рамках семейства *Oleaceae*. Проанализированы филогенетические связи таксонов родового и надродового ранга с привлечением карпологических данных.

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

Род *Forsythia* Vahl (syn. *Rangium* Juss.) объединяет 10 видов некрупных кустарников, распространенных в Китае, Корее и Японии и один европейский вид – *Forsythia europaea* Degen et Baldacci [1, 2]. Систематическое положение данного рода на протяжении достаточно длительного периода продолжает оставаться предметом дискуссии. Так, Е. Knoblauch [3], на основании внешнего сходства плодов, рассматривал *Forsythia*, совместно с *Syringa* L., в рамках трибы *Syringaceae*. Более поздний монограф семейства Н. Taylor [4] предложил рассматривать *Forsythia* в составе самостоятельной трибы *Forsytheae*. Позднее, на основании морфологического сходства цветков, L. A. S. Johnson [5] поместил в трибу *Forsytheae*, совместно с *Forsythia*, род *Abeliophyllum* Nakai. На сегодняшний день, вполне сформированных представлений о систематическом положении рода *Forsythia* нет, однако, вместе с тем, ряд авторов указывает на то, что по совокупности признаков вегетативной сферы, данный род является наиболее примитивным в рамках семейства *Oleaceae*. Что, в свою очередь, дает основания рассматривать его в качестве анцестрального таксона по отношению к другим родам *Oleaceae* [6, 7].

В рамках изучения плодов представителей семейства *Oleaceae*, с целью определения морфогенетического типа плода, выявления особенностей гистогенеза перикарпия и структуры механизма вскрывания, нами изучены плоды 8 видов *Forsythia*. Материал для исследования был собран в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН, Субтропическом ботаническом саду Кубани, Botanická zahrada Univerzita Karlova, (Praha, Česká republika), Alter Botanischer Garten (Zürich, Switzerland), кроме того, ряд образцов был любезно предоставлен сотрудниками 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). 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 салязочного микротомы изготавливали поперечные срезы плодов толщиной 7–15 мкм. Для определения степени одревеснения клеточных стенок в различных гистогенетических зонах перикарпия проводили реакцию с флороглюцином и соляной кислотой; гистохимические реакции проводили по стандартным методикам [8, 9].

Плоды *Forsythia* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея, имеющего двугнездную завязь и двулопастное рыльце (рис. 1 б). В каждом гнезде завязи, на аксиальной плаценте располагаются анатропные семязачатки, в числе от 1 до 10; у *F. europaea* семязачатков в каждом гнезде завязи редко более 2 (у садовых форм данного вида число семязачатков часто более 10). Зрелые плоды округло-яйцевидные, с оттянутой заостренной верхушкой, часто уплощенные с боков, до 1,8 см длиной и до 1,2 см шириной (рис. 1 а). При высыхании плоды *Forsythia* вскрываются локулицидно – двумя створками, высвобождая крылатые семена. Вскрывшиеся плоды имеют светло- или темно-коричневую окраску и продолжают оставаться на ветвях в течение долгого времени. На поперечном срезе плоды *Forsythia* округло-овальные, слегка уплощенные, с хорошо выраженной септой. На дорзальных сторонах карпелл имеются заметные сужения стенки плода, соответствующее местам вскрывания (рис. 1 в).

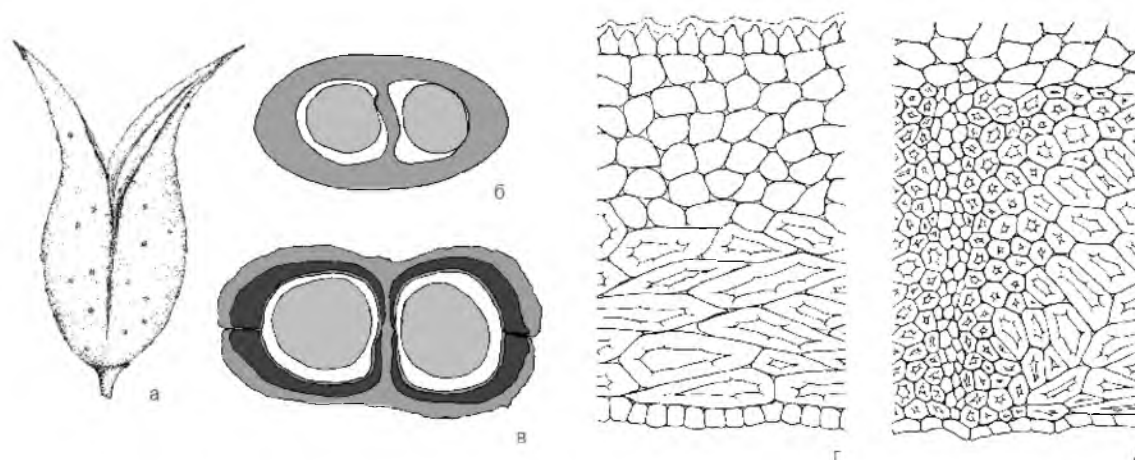


Рис. 1. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Forsythia europaea*:

а – внешний вид вскрывшегося плода; б – поперечный срез гинецея (показаны семязачатки и паренхимные ткани карпелл); в – поперечный срез плода (показаны семена, светлым обозначены паренхимные ткани перикарпия, темным – склеренхимные); г – анатомия перикарпия на латеральной поверхности; д – анатомия внутренней части перикарпия на дорзальной поверхности (механизм вскрывания).

В формировании стенки плода *Forsythia* экстракарпеллярные элементы не участвуют. Перикарпий у всех изученных видов *Forsythia* дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий; гистогенетические зоны формирующиеся из наружной эпидермы карпелл, мезофилла карпелл и внутренней эпидермы карпелл соответственно.

К моменту раскрытия венчика (начало–середина мая) у большинства изученных видов мезофилл карпелл насчитывает 6–8 слоев изодиаметрических паренхимных клеток, у *F. viridissima* Lindl. мезофилл карпелл наиболее мощный и насчитывает до 12 слоев аналогичных клеток. Сразу после цветения, у всех изученных видов начинается активное деление клеток стенок карпелл (которое, вероятно, инициируется одновременно с началом развития семязачатков). При этом клетки внешней и внутренней эпидерм карпелл подвергаются антиклинальным делениям (что является необходимым условием для формирования однослойных экзо- и эндокарпия), а в мезофилле карпелл наблюдаются как антиклинальные, так и периклиналильные деления, последние превалируют во внутренних слоях паренхимы мезофилла карпелл. В результате множественных антиклинальных делений клеток периферических слоев паренхимы мезофилла карпелл, клетки внутренних слоев мезофилла вытягиваются в тангентальном направлении. В большинстве случаев, у всех изученных видов к середине июля плоды достигают своих максимальных размеров (в значительной мере на скорость развития и сроки созревания плодов влияют погодные условия). На данной стадии со-



зрелания деление клеток перикарпия прекращается, в то время как деление клеток семени усиливается. Усиление интенсивности деления клеток зародыша и эндосперма обычно сопряжено с началом лигнификации внутренних слоев клеток мезофилла карпелл, наиболее поздняя лигнификация наблюдается у *F. suspensa* Vahl, что можно объяснить приуроченностью данного вида к наиболее северным областям Китая. Обычно, лигнификации подвергаются 4–8 внутренних слоев клеток паренхимы мезокарпия (у *F. giraldiana* Lingelsh. число слоев склереид достигает 15), кроме того, в периферической зоне паренхимы мезокарпия лигнифицируются единичные или собранные небольшими группами клетки. Число и степень лигнификации таких клеток в значительной мере зависит от погодных условий. Есть основания полагать, что при более засушливом и жарком периоде вегетации, число единичных склереид и степень их лигнификации выше, в то время как число слоев склереид слагающих внутреннюю зону мезокарпия весьма константно. К началу сентября, как правило, склереиды мезокарпия бывает полностью сформирована. Окончание процесса лигнификации сопряжено с началом высыхания перикарпия. Из-за неоднородности перикарпия процесс высыхания идет неравномерно, вследствие чего создается механическое напряжение в тканях склереиды мезокарпия, которое приводит к вскрыванию плодов.

Зрелый перикарпий у всех изученных видов *Forsythia* имеет однотипное строение, что вполне ожидаемо, учитывая отсутствие каких-либо принципиальных различий в структуре гинецея и ходе развития плодов (рис. 1 г, д). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных кубических (*F. giraldiana*, *F. suspensa*, *F. viridissima*) или сосочковидных клеток (*F. europaea*). Мезокарпий *Forsythia* дифференцирован на две топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия образована мелкоклеточной паренхимой и насчитывает 4–12 слоев клеток, у *F. viridissima* часто более 15 слоев клеток. Внутренняя зона мезокарпия сложена вытянутыми в различной степени волокнистыми склереидами. В районе вскрывания преобладают мелкие изодиаметрические склереиды. Механизм вскрывания представлен двумя радиальными тяжами паренхимы (2–3 ряда клеток), проходящими через внутреннюю зону мезокарпия на дорзальных сторонах карпелл, а также паренхимным тяжем в центральной части септы (рис. 1 д). В мезокарпии, на границе внешней и внутренней зон, проходят многочисленные мелкие проводящие пучки, как правило, лишённые механической обкладки. Эндокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной из уплощенных или кубических (*F. europaea*) тонкостенных клеток (рис. 1 г, д). Довольно часто к моменту вскрывания плодов эндокарпий частично или полностью разрушается.

Таким образом, нами установлено, что у *Forsythia* механические ткани закладываются и развиваются только во внутренних слоях мезокарпия. Такая топография механических элементов в перикарпии весьма своеобразна, что послужило основанием для выделения плодов *Forsythia* в качестве самостоятельного морфогенетического типа – коробочка *Forsythia*-типа [10]. Особенно важным нам представляется тот факт, что на протяжении всего своего развития эндокарпий *Forsythia* остается однослойным и не подвергается лигнификации. Однослойный (редко до 5 слоев клеток) паренхимный эндокарпий – признак, характеризующий семейство *Oleaceae*, наряду с таким признаком как верхний димерный синкарпный гинецей. Вполне вероятным представляется тот факт, что плоды *Forsythia* – коробочки *Forsythia*-типа, являются наиболее примитивным типом плодов в рамках семейства *Oleaceae*. Такие признаки как немногослойный, слабо дифференцированный перикарпий, сравнительно слабо выраженный механизм вскрывания плодов и сильно варьирующее число семязачатков свидетельствуют в пользу данной точки зрения. Используя стандартные модусы эволюционных преобразований плодов, в первую очередь, такие как полимеризация слоев перикарпия, редукция механизма вскрывания и числа семязачатков можно предположить трансформацию коробочек *Forsythia*-типа в пиренарии *Olea*-типа. При этом пиренарии *Olea*-типа в подавляющем большинстве случаев характеризуются достаточно мощным перикарпием с хорошо выраженной сочной периферической зоной и очень

мощной склеренхиматизированной внутренней зоной мезокарпия, формирующей косточку. У *Fraxinus* L., *Abeliophyllum* и *Fontanesia* Labill. напротив, имеет место олигомеризация слоев перикарпия, связанная с анемохорной диссеминацией. Иные трансформации перикарпия, такие как сильная редукция мезокарпия (как паренхимной, так и склеренхимной зон) привели к формированию коробочек *Galanthus*-типа, которые отличаются почти полным отсутствием механических элементов в перикарпии, но при этом сохраняют функцию вскрывания.

Список литературы

1. Hebb R. S. The story of *Forsythia* // *Arnoldia*. – 1971. – V. 31. – P. 41–63.
2. Kim K. J. Molecular phylogeny of *Forsythia* (*Oleaceae*) based on chloroplast DNA variation // *Plant Systematic and Evolution*. – 1999. – V. 218. – P. 113–123.
3. Knoblauch E. *Oleaceae* // *Die naturlichen Pflanzenfamilien* / Ed. A. Engler. – Leipzig, 1895. – Vol. IV. – P. 1–16.
4. Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // *Brittonia*. – 1945. – Vol. 5. – P. 337–367.
5. Johnson L. A. S. A review of the family *Oleaceae* // *Contribution New South Wales National Herbarium*. – 1957. – Vol. 2. – P. 396–418.
6. Цвелев Н. Н. К систематике семейства *Oleaceae* в Восточной Европе // *Новости систематики высших растений*. – 2002. – Т. 34. – С. 138–150.
7. 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.
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.

STUDY OF *FORSYTHIA* FRUITS DEVELOPMENT AND STRUCTURE IN CONNECTION WITH SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

A.V. Filonenko

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

e-mail: avfilonenko@yandex.ru

In this article we present the results of our study of *Forsythia* Vahl fruits development and structure. It is with unified methodology that we first studied fruits structure and the pericarp anatomy of major part of genus 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 *Forsythia* 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.

Key words: *Forsythia*, *Oleaceae*, pericarp, morphogenesis, *Forsythia*-type capsule.