



УДК 581.145.2-267 + 582.67 + 575.86:582.67

## МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЛОДОВ АРХАИЧНЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

**М. С. Романов**

Главный ботанический сад  
им. Н. В. Цицина РАН,  
127276, г. Москва,  
ул. Ботаническая, 4

e-mail:

romanovmikhail@hotmail.com

Установлены морфогенетические типы плодов представителей всех родов архаичных цветковых растений. Для них характерны апокарпные и ценокарпные листовки, винтерины и ягоды, костянки *Prunus*- и *Laurus*-типов, орешки, пиренарии *Butia*- и *Plex*-типов, а также коробочки *Galanthus*-, *Lilium*-, и *Hamamelis*-типов. Для ряда таксонов характерно формирование уникальных среди цветковых синкарпных плодов со спиральным расположением гнезд.

Ключевые слова: плод, анатомия перикарпия, морфогенетический тип плода, архаичные цветковые.

### Введение

Архаичные цветковые растения – древнейшие покрытосеменные, занимающие базальное положение в современных системах, основанных как на морфологических и отчасти биохимических признаках [1-3], так и построенных по результатам сиквенса отдельных участков ДНК [4]. С точки зрения классической систематики рассматриваемая группа не имеет четких границ, и включает в себя ряд таксонов, имеющих неодинаковый ранг в системах разных авторов и входящих в состав преимущественно подкласса *Magnoliidae*. В последней «молекулярной» системе Angiospermae [4] архаичные цветковые, называемые Cole и Hilger [5] «early angiosperms» – ранними цветковыми, включают грады ANITA и Magnoliids. Базальное положение архаичных цветковых по отношению к остальным покрытосеменным делает актуальным изучение из репродуктивных структур, особенно плодов, обладающих высокой эволюционной консервативностью, для выявления их морфологического и анатомического разнообразия, определения архаичных и подвинутых черт их строения, и установления основных направлений их морфогенеза. Цель настоящей работы – определить морфогенетические типы плодов представителей всех родов архаичных цветковых растений согласно APG-III [4]. Некоторые семейства мы рассматриваем в более узком смысле, чем это предложено авторами «молекулярной системы» [4]: признается независимость семейств *Illiciaceae*, *Peperomiaceae*, *Idiospermaceae*, *Gyrocarpaceae* и *Liriodendraceae*.

### Объекты и методы

Материал для исследований был собран в природе и в ботанических садах России и ряда стран мира, а также получен из крупнейших карпологических коллекций и гербариев мира. Все исследования проводились по стандартным методикам [6]. Используется терминология, предложенная Бобровым, Меликяном и Романовым [7].

### Результаты и их обсуждение

Нами проведено сравнительно-карпологическое исследование около 275 представителей архаичных цветковых растений, а также проанализированы литературные данные. Выявлено значительное разнообразие строения плодов в разных группах ранних цветковых. Детальные данные по строению плодов некоторых представителей семейств были опубликованы нами ранее.

Плоды единственного представителя семейства Amborellaceae – *Amborella trichopoda* Baill. – олигомерные костянки *Prunus*-типа [8]. Многослойная косточка сло-



жена преимущественно внутренней зоной мезокарпия, ее поверхность покрыта незакономерно расположенными ребрами, в которых толщина косточки существенно больше.

Для родов *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* характерно развитие винтерин [9] – верхних, полимерных и апокарпных у *Brasenia* и *Cabomba*, верхних, полимерных и синкарпных у *Nuphar*, полунижних полимерных и синкарпных у *Nymphaea* s. l., нижних, полимерных и синкарпных у *Euryale* и *Victoria*, нижних, олигомерных и синкарпных у *Barclaya* [10]. Плоды представителей *Hydatellaceae* следует относить к паракарпным коробочкам *Galanthus*-типа (*Trithuria*) и производным от них паракарпным ягодам (*Hydatella*) с очень тонким перикарпием [7, 11].

У *Austrobaileya* (*Austrobaileyaaceae*) развиваются верхние апокарпные олигомерные винтерины, мезокарпий которых дифференцирован на наружную паренхимную зону, содержащую группы склерид и группы секреторных клеток, и внутреннюю паренхимную зону с отдельными секреторными клетками [12]. Плоды *Schisandra* и *Kadsura* (*Schisandraceae*) – верхние апокарпные полимерные ягоды, колосовидные или головковидные соответственно [13]. У видов *Illicium* (*Illiciaceae*) развиваются спиральные (ложноциклическое) апокарпные полимерные многолисточковые с паренхимным мезокарпием и однослойным эндокарпием, образованным палиссадными склеренхимными клетками [13, 14]. Для изученных представителей семейства *Trimeniaceae* характерно развитие мономерных апокарпных ягод [15].

Мономерные апокарпные ягоды характерны и для большинства *Chloranthaceae*, за исключением *Hediosmum*, плоды которого орешки [16, ориг. данные].

Плоды *Canellaceae* – паракарпные олигомерные винтерины [17]. К винтеринам также относятся плоды *Winteraceae*, полимерным, олигомерным и мономерным апокарпным (*Bubbia*, *Belliolum*, *Drimys*, *Tasmannia*), полимерным и олигомерным гемисинкарпным (*Exospermum*, *Pseudowintera*), полимерным синкарпным (*Zygogynum*) и димерным паракарпным (*Takhtajania*) [18, 19].

У представителей *Aristolochiaceae* развиваются полунижние олигомерные гемисинкарпные листовки с паренхимным эпи-мезокарпием и слабоодвевесневающим эндокарпием (*Saruma*), нижние ценокарпные ягоды (*Pararistolochia*) и нижние ценокарпные коробочки *Galanthus*-, *Lilium*-, и *Hamamelis*-типов (*Asarum*, роды *Aristolochioideae*) (ориг. данные). Плоды *Hydrogaceae* описываются как ценокарпные ягоды, которые могут нерегулярно трескаться при созревании, однако детальные данные о структуре перикарпия отсутствуют [7]. Трехлисточковые *Lactoridaceae*, характеризуются развитием однослойного склеренхимного эндокарпия [20]. А в пределах семейства *Piperaceae* наблюдается постепенный переход от псевдомономерных ягод *Chavica*, *Ottonia*, *Piper* p. p. и *Sarcorrhachis* [21], к пиренариям *Ilex*-типа (*Piper*, *Pothomorphe*) [21, 22]. У некоторых *Piperaceae* стенки клеток всех зон перикарпия слабо и равномерно утолщены (*Muldera*, *Piper* p. p., *Zippelia bagoniaefolia* Schult. & Schult. fil.) [22], что позволяет относить такие плоды к орехам *Physena*-типа. Плоды представителей *Persea* с сильно редуцированным перикарпием [23] мы относим к монолауринам (мономерным костянкам *Laurus*-типа). В семействе *Saururaceae* наблюдается постепенная трансформация гемисинкарпных многолисточковых *Saururus* в верхние апикально вскрывающиеся коробочки *Lilium*-типа (*Houttuynia*) и аналогичные полунижние коробочки (*Gymnotheca*), а затем и в полунижние пиренарии *Ilex*-типа (*Ane-mopsis*) [23].

Для семейства *Atherospermataceae* характерно развитие плодов, погруженных в чашевидное цветоложе, – полимерных костянок *Laurus*-типа (*Doryphora*, *Laurelia* p. p., *Laureliopsis*, *Dryadodaphne*) и апокарпных полимерных ягод (*Atherosperma*, *Daphnandra*, *Laurelia* p. p., *Nemuaron*) [24, 25, ориг. данные]. Перикарпий в семействе *Atherospermataceae* сильно редуцирован, а плодики покрыты многочисленными длинными многоклеточными волосками. У всех представителей *Calycanthaceae* s. str также развиваются погруженные полимерные костянки *Laurus*-типа – отдельные плодики располагаются по спирали на внутренней поверхности кубковидного цвето-



ложа. Эндокарпий образован очень сильно радиально удлиненными палисадными склереидами, а на вентральной стороне плодика сохраняется рудиментарный механизм вскрывания [26, 27]. Плоды *Idiospermum* (Idiospermaceae) сильно отличаются анатомически от плодов Calycanthaceae s. str. – перикарпий, сростающийся с семенной кожурой, сложен исключительно паренхимными клетками, сминаемыми при созревании разрастающимися семядолями [28, ориг. данные]. Плоды *Idiospermum* мы относим к мономерным (редко – димерным) апокарпным ягодам, погруженным в сферическое цветоложе.

Нижние олигомерные (спиральные) или псевдомономерные пиренарии *Butia*-типа формируются у *Gomortega* (Gomortegaceae). Косточка (многогнездная в случае олигомерного плода) сложена преимущественно многочисленными брахисклереидами внутренней зоны мезокарпия, а эндокарпий однослойный [29, ориг. данные]. Для представителей семейства Hernandiaceae характерно развитие нижних мономерных костянок *Laurus*-типа, эндокарпий которых образован крупными палисадными склереидами [30, 31, ориг. данные]. Для плодов Hernandiaceae характерны различные придатки: у *Hazomalania* брактеоли разрастаются, формируя два латеральных плёнчатых крыла, для *Hernandia* также характерны разросшиеся брактеоли, которые у многих видов срстаются, окружая плод целиком (исключая апикальную часть), у видов *Illigera* на плоде за счёт разрастания эпикарпия образуются продольные крылья [7]. Нижние мономерные костянки *Laurus*-типа развиваются и у обоих родов Gyrocarpaeae, причем эндокарпий также сложен радиально удлинёнными склереидами [32, 33, ориг. данные]. На плодах *Gyrocarpus* развиваются два равных крупных апикальных крыла (разрастающиеся сегменты перианта); плоды *Sparattanthelium* лишены каких-либо придатков.

Для подавляющего большинства представителей Lauraceae характерна однотипная дифференция перикарпия на паренхимный мезокарпий с отдельными склереидами и секреторными клетками и характерный однослойный эндокарпий, сложенный палисадными склереидами [26, 36, 35, 36]. Таким образом, плоды большинства Lauraceae – верхние мономерные костянки *Laurus*-типа, располагающиеся на разрастающейся в процессе формирования плода плодоножке, а иногда и частично окруженные цветочной трубкой; у некоторых таксонов плоды полностью окружены цветочной трубкой (*Cassytha*, *Cryptocarya*, *Ravensara*, *Dahlgrenodendron*, *Aspidostemon* [37]). У *Eusideroxylon* и *Potoxylon* развиваются полунижние, а у *Hypodaphnis* – нижние плоды с аналогичной дифференциацией перикарпия [7].

Плоды представителей Monimiaceae развиваются частично или полностью внутри кубковидного цветоложа, которое растрескивается и выворачивается при созревании [38]. Для подавляющего числа родов Monimiaceae характерно формирование спиральных полимерных костянок *Laurus*-типа с очень многослойным эндокарпием, сложенным изодиаметрическим склереидами (*Monimia*, *Palmeria*, *Peumus*), либо с эндокарпием, образованным всего несколькими слоями склереид (*Hortonia*, *Mollinedia*, *Kibaropsis*), или однослойным эндокарпием, образованным типичными палисадными склереидами с сильно извитыми стенками (*Hedycarya*, *Hennecartia*, *Levieria*, *Matthaea*, *Tetrasynandra*, *Wilkiea*). Плоды видов *Tetrasynandra* и *Wilkiea* с сильно редуцированным эндокарпием рассматриваются как переходный тип к апокарпной полимерной ягоде, обнаруженной у *Steganchera* и *Kibara* [38]. Своеобразные нижние «апокарпные» полимерные костянки *Laurus*-типа с немногослойным склеренхимным эндокарпием формируются у представителей рода *Tambourissa*: каждый отдельный плодик развивается из карпеллы, погруженной в цветоложе и сростшейся с ним, однако, карпеллы и плодики не срстаются друг с другом, оставаясь разделенными тканью цветоложа [38].

Для Siparunaceae характерно развитие полимерных костянок *Prunus*-типа, развивающихся внутри практически замкнутого сочного цветоложа, растрескивающегося при созревании плодиков на несколько неравных лопастей [7, 30]. У *Siparuna* многослойный косточка образована брахисклереидами внутренней зоны мезокарпия



и однослойным склеренхимным эндокарпием. На поверхности косточки развиваются многочисленные незакономерно расположенные ребра, частично рассекающие наружную сочную зону мезокарпия [30, 39].

Плоды *Degeneria* (Degeneriaceae) – мономерные винтерины, дифференциация перикарпия которых сходна с таковой в плодах *Austrobaileya*: паренхимный мезокарпий дифференцирован на наружную зону, в которой встречаются многочисленные группы склереид, секреторные и флорафенсодержащие клетки, и внутреннюю зону с отдельными секреторными клетками [18]. Для Eupomatiaceae характерно развитие полимерных нижних синкарпных спиральных ягод [40], характерной особенностью которых является дифференциация многочисленных групп склереид в эпикарпии и полностью паренхимные мезо- и эндокарпий (ориг. данные). Эндокарпий *Eupomatia laurina* R. Br. сложен одним слоем тонкостенных сильно радиально удлиненных паренхимных клеток, но не мелкими компактно расположенными паренхимными клетками, как указывает Mohana Rao [40]. У всех представителей семейства Magnoliaceae развиваются многолисточки – полимерные или редко олигомерные апокарпные шишковидные (*Manglietia*, *Magnolia* s. str., *Parakmeria*) или колосовидные (*Alcimandra*, *Elmerrillia*, *Michelia*, *Yulania*), полимерные гемисинкарпные шишковидные (*Dugandiodendron*, *Talauma*, р. р.) и полимерные или олигомерные синкарпные шишковидные (*Aromadendron*, *Paramichelia*, *Pachylarnax*, *Talauma* р. р., *Tsoongiodendron*, *Woonyoungia*) [13, 18, 41]. Многослойный перикарпий дифференцирован на экзокарпий, паренхимный мезокарпий с крупными группами склереид и секреторными клетками и многослойный склеренхимный эндокарпий, образованный волокновидными склереидами. Сходная с Magnoliaceae дифференциация перикарпия выявлена в невскрывающихся плодах – синкарпных пиренариях *Ilex*-типа *Galbulimima* (Himantandraceae) [42, 43, ориг. данные]. Для *Liriodendron* (Liriodendraceae) характерны полимерные многоорешки с полностью склеренхимным перикарпием [44]. Подобная некоторым Magnoliaceae архитектура шишковидных плодов характерна также и для ряда Annonaceae с апокарпными, полимерными гемисинкарпными или эусинкарпными ягодами (*Annona*, *Rollinia*, etc), полимерные, олигомерные и мономерные апокарпные ягоды, образованные плодиками, располагающимися на уплощенном или выгнутом цветоложе также развиваются у подавляющего большинства представителей Annonaceae; для *Isolona* и *Monodora* характерны паракарпные олигомерные ягоды, а у *Anaxagorea* и *Xylopia* развиваются многолисточки со склеренхимным и паренхимным эндокарпием соответственно [45, 46, ориг. данные]. Представители Myristicaceae характеризуются однолисточками с паренхимным перикарпием; в мезокарпии располагаются отдельные группы склереид и секреторные клетки (ориг. данные.).

### Заключение

Таким образом, для подавляющего большинства представителей «ранних цветковых» характерно развитие апокарпных плодов – листовок, винтерин, костянок *Prunus*- и *Laurus*-типов, ягод и орешков. На базе апокарпных листовок и костянок у представителей разных семейств формируются ценокарпные листовки, винтерины, пиренарии и ягоды. Анатомическая дифференциация перикарпия синкарпных плодов у большинства архаичных цветковых сходна с таковой в апокарпных плодах. Для ряда таксонов отмечены уникальные среди цветковых синкарпные плоды со спиральным расположением плодиков – листовок (Magnoliaceae р. р.), винтерин (*Zygodunum*), пиренариев *Butia*-типа (*Gomortega*), пиренариев *Ilex*-типа (*Galbulimima*) и ягод (Annonaceae р. р.). Наиболее подвинутые плоды – коробочки разных анатомических типов – обнаружены у представителей семейств Aristolochiaceae и Saururaceae. По-видимому, плоды Nudnорaceae следует относить к весьма специализированным ягодам, анатомическое строение которых еще только предстоит изучить.



## Благодарности

Автор выражает благодарность А. В. Боброву (МГУ) за обсуждение рукописи и многим коллегам, любезно предоставившим материал для исследований.

## Список литературы

1. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press, 1981. – 1262 p.
2. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press, 1997. – 643 p.
3. Takhtajan A. Flowering plants. Second edition. – Springer. 2009. – xlv+871 p.
4. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III //Bot. J. Linnean Soc. – 2009. – Vol. 161, №2. – P. 105-121.
5. Cole T.C.H., Hilger H.H. Angiosperm phylogeny. Flowering plant systematics. – Poster. 2010. – <http://www2.biologie.fu-berlin.de/susbot/poster/poster1.pdf>
6. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая Школа, 1960. – 206с.
7. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. – 400 с.
8. Bobrov A.V.F.Ch., Endress P.K., Melikian A.P., Romanov M.S., Sorokin A.N., Palmarola Bejerano A. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) //Bot. J. Linn. Soc. – 2005. – Vol. 148, № 3. – P. 265-274.
9. Яценко И.О., Меликян А.П., Бобров А.В., Романов М.С. Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение *Nymphaeaceae* s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая *Amborella*) //Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2011. – Т. 116, вып. 5. – в печати.
10. Винтер А.Н., Батыгина Т.Б. Семейство *Barclayaceae* //Тахтаджян А.Л. (ред.). Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – С. 147-152.
11. Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Conran J.G., Davis J.I., Macfarlane T.D., Stevenson D.W. Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage //Am. J. Bot. – 2007. – Vol. 94, № 7. – P. 1073-1092.
12. Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V.F.Ch. Fruit structure in *Austrobaileya* C. T. White (*Austrobaileya*) //Материалы I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске “Перспективы развития и проблемы современной ботаники”. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2007. – С. 279-282.
13. Романов М.С. Сравнительная карпология и филогения представителей надряда *Magnoliana*: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: ГБС РАН. – 2004. – 366 с.
14. Романов М.С., Бобров А.В. Сравнительная карпология и филогения порядка *Illiciales*. //Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Материалы международной конференции, посвященной 60-ти летию основания ГБС РАН. – М.: ГБС РАН, 2005. – С. 430-431.
15. Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P., Romanov M.S., Sorokin A.N. Comparative carpology and systematic of *Trimeniaceae* //Тезисы докладов II международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб.: БИН РАН, 2002. – С. 202.
16. Endress P.K. The Chloranthaceae: reproductive structures and phylogenetic position //Bot. Jahrb. Syst. – 1987. – В. 109, №2. – S. 153-226.
17. Романов М.С., Бобров А.В. Сравнительная карпология семейства *Canellaceae* //Бюлл. Главн. бот. сад. – 2006. – Вып. 192. – С. 100-106.
18. Романов М.С., Меликян А.П., Пальмарола Бехерано А., Бобров А. В. О типе плода *Degeneria vitiensis* I. W. Bailey et A.C. Sm. (*Degeneriaceae*) и родственных таксонов архаичных цветковых //Бюлл. Главн. бот. сад. – 2006. – Вып. 191. – С. 101-120.
19. Derooin T. Notes on the vascular anatomy of the fruit of *Takhtajania* (*Winteraceae*) and its interpretation //Ann. Mo. Bot. Gard. – 2000. – Vol. 87, №3. – P. 398-406.
20. Carlquist S. Morphology and relationships of Lactoridaceae //Aliso. – 1961. – Vol. 5, №4. – P. 421-435.
21. Меликян А.П., Пальмарола Бехерано А. Карпология рода *Piper* L. (*Piperaceae*) // II конф. по анатом. и морфол. раст. – СПб.: БИН РАН, 2002. – С. 163.



22. Меликян А.П., Пальмарола Бехерано А. Систематическое положение рода *Zippelia* Blume (*Piperaceae*) на основе карпологических данных // Ботан. исследов. в Азиатской России. – Новосибирск: НГУ, 2003. – С. 268-269.
23. Пальмарола Бехерано А. Сравнительная карпология и систематика представителей порядка *Piperales* Dumortier. Дипл. раб. п/р А. П. Меликяна. М.: МГУ, 2003. – 44с.
24. Бобров А.В., Сорокин А.Н., Романов М.С. История расселения семейства *Atherospermataceae* по палеоботаническим и сравнительно-карпологическим данным // В чтении памяти А. Н. Криштофовича. – СПб.: БИН РАНБ 2004. – С. 9-11.
25. Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P., Romanov M.S., Sorokin A.N. Fruit structure and phylogenetic relationships of *Atherospermataceae* // Ботан. исследов. в Азиатской. России. – Новосибирск: НГУ, 2003. – С. 240-241.
26. Романов М.С., Бобров А.В. Структурная эволюция плодов базальных групп *Magnoliophyta* // Бюлл. Главн. ботан. сад. – 2008. – Вып. 194. – С. 150-169.
27. Романов М.С., Бобров А.В., Зайцева Е.С. Родственные связи семейства *Calycanthaceae* по данным строения плодов // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. – Сухуми: АНА, 2006. – С. 493-496.
28. Blake S.T. *Idiospermum* (Idiospermaceae), a new genus and family for *Calycanthus australiensis* // Contrib. Queensland Herb. – 1972. – № 12. – P. 1-37.
29. Doweld A.V. Carpology and phermatology of *Gomortega* (*Gomortegaceae*) systematic and evolutionary implications // Acta Bot. Malacitana. – 2001. – Vol. 26. – P. 19-37.
30. Corner E.J.H. The seeds of dicotyledons. – Cambridge: University Press. – 1976. – Vol. 1-2. – 552 p.
31. Федотова Т.А. Семейство *Hernandiaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.). Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – С. 69-72.
32. Федотова Т.А. 1988. Семейство *Gyrocarpaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.). Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – С. 84-86.
33. Mohana Rao P.R. Seed and fruit anatomy in *Gyrocarpus americanus* with a discussion of the affinities of *Hernandiaceae* // Isr. J. Bot. – 1986. – Vol. 35, № 2. – P. 133-152.
34. Меликян А.П., Джалилова Х.Х. Сравнительная карпология лавровых: предварительные результаты // Международн. конф. по системат. раст. – М.: МГУ. – 2002. – С. 72-73.
35. Меликян А.П., Джалилова Х.Х. Морфология, анатомия и ультраструктура плодов представителей лавровых (*Lauraceae*) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2003. – Т. 108, № 5. – С. 63-69.
36. Vaughan J.G. The structure and utilization of oil seeds. – London: Chapman & Hall LTD. – 1970. – 279 p.
37. Rohwer J.G. Lauraceae // Kubitzky K. (ed.). The families and genera of vascular plants. – Berlin, etc.: Springer. – 1993. – Vol. 2. – P. 366-391.
38. Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P., Palmarola Bejerano A. Fruit structure and systematics of *Monimiaceae* s.s. (*Laurales*) // Bot. J. Linnean Soc. – 2007. – Vol. 153, № 2. – P. 265-285.
39. Kimoto Y., Tobe H. Embriology of Siparunaceae (*Laurales*): characteristics and character evolution // J. Plant Res. – 2003. – Vol. 119, № 4. – P. 281-294.
40. Mohana Rao P.R. Seed and fruit anatomy of *Eupomatia laurina* with a discussion of the affinities of *Eupomatiaceae* // Flora, Abt. B. – 1983. – B. 173, № 2. – S. 311-319.
41. Романов М.С., Бобров А.В. Структура плода и филогенетические связи *Pachylarnax* Dandy (*Magnoliaceae*) // Бюлл. Главн. бот. сад. – 2005. – Вып. 189. – С. 240-244.
42. Buchheim G. Beobachtungen über den Bau der Frucht der *Himantandraceae* // Sitzungsber. Gesell. Naturforsch. Freun. Berlin, N. F. – 1962. – B. 2. – S. 78-82.
43. Doweld A.V., Shevrygova N.A. Carpology, seed anatomy and taxonomic relationships of *Galbulimima* (*Himantandraceae*) // Ann. Bot. – 1998. – Vol. 81, № 2. – P. 337-347.
44. Романов М.С. Сравнительная карпология рода *Liriodendron* L. (*Magnoliaceae* s. str.) в связи с его положением в филогенетической системе // Бюлл. Главн. бот. сад. – 2004. – Вып. 188. – С. 147-155.
45. Романов М.С., Бобров А.В., Романова Е.С. Анатомия перикарпия *Anaxagorea* A. St.-Hil. (*Annonaceae*) // Фундамент. и прикладн. проблемы ботаники в начале XXI века. Мат. всероссийской конф. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. – Ч. 1. – С. 76-79.
46. Романов М.С., Бобров А.В., Романова Е.С. Сравнительная карпология *Monodora* (*Annonaceae*-*Monodoroideae*) // Тез. Докл. междунар. конф. «А. Л. Тахтаджян и развитие бота-



нической науки в Армении», посвящ. 100-летию со дня рожд. А. Л. Тахтяджяна. – Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2010. – С. 49-51.

## MORPHOGENETIC FRUIT TYPES OF ARCHAIC ANGIOSPERMS

**M. S. Romanov**

*N.V. Taitcin Main Botanical  
Garden RAS,  
Botanicheskaya st., 4,  
Moscow, 127276, Russia*

*e-mail:*

*romanovmikhail@hotmail.com*

The morphogenetic fruit types are determined for all genera of archaic angiosperms. Apocarpous and coenocarpous follicles, winterinas and berries, drupes of the *Prunus*- and *Laurus*-types, nutlets, pyrenariums of the *Butia*- and *Ilex*-types, and capsules of the *Galanthus*-, *Lilium*-, and *Hamamelis*-types are found within these groups. A number of taxa has spiral syncarpous fruits unique among angiosperms.

Key words: fruit, pericarp anatomy, morphogenetic fruit type, archaic angiosperms.