

## УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ПЛОДА В СЕМЕЙСТВЕ CELASTRACEAE R. BR. И СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПИРЕНАРИЕВ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ CASSINOIDEAE LOES.

Иван А. Савинов

**Аннотация.** На основе изучения морфологии плодов и анатомического строения перикарпия значительной выборки из семейства Celastraceae (114 видов из 45 родов) установлены уровни их организации (критерии примитивности – продвинутости), проведен анализ их соотношения с базальными и производными филами согласно последним молекулярным данным и сделана реконструкция начальных этапов филогении семейства. Особое внимание уделено разнообразию структуры пиренариев в подсемействе Cassinoideae, занимающем важное положение в семействе.

**Ключевые слова:** Celastraceae, Cassinoideae, морфология, анатомия, плоды, семена, перикарпий, пиренарий, уровни организации, филогения

Московский государственный университет пищевых производств, ул. Талалихина, 33, Москва, 109316, Россия;  
savinovia@mail.ru

Семейство Celastraceae R. Br. (бересклетовые) включает в современном понимании около 100 родов и 1000 видов (Simmons 2004), широко распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях Земли. Представления об его объеме и структуре сформировались в последние годы почти исключительно на основе молекулярно-генетических данных, далеко не всегда совпадающих с результатами сравнительно-морфологических исследований. Так, карпологические признаки исключительно разнообразны и играют решающую роль при решении вопросов систематики и филогении таксона.

Среди морфологических типов плодов нами выделены (Табл. 1):

- 1) листовковидная коробочка, распадающаяся на фрагменты-листочки, незамкнутые по брюшному шву;
- 2) многосеменная локулицидная коробочка;
- 3) олигосеменная локулицидная коробочка;
- 4) односеменная (иногда – нескрывающаяся) коробочка;
- 5) дробная коробочка, распадающаяся на незамкнутые с брюшной стороны многосеменные мерикарпии;
- 6) односеменной ореховидный крылатый плод;
- 7) многосеменной (полимерный) пиренарий;
- 8) односеменной (мономерный) пиренарий;
- 9) многосеменная ягода.

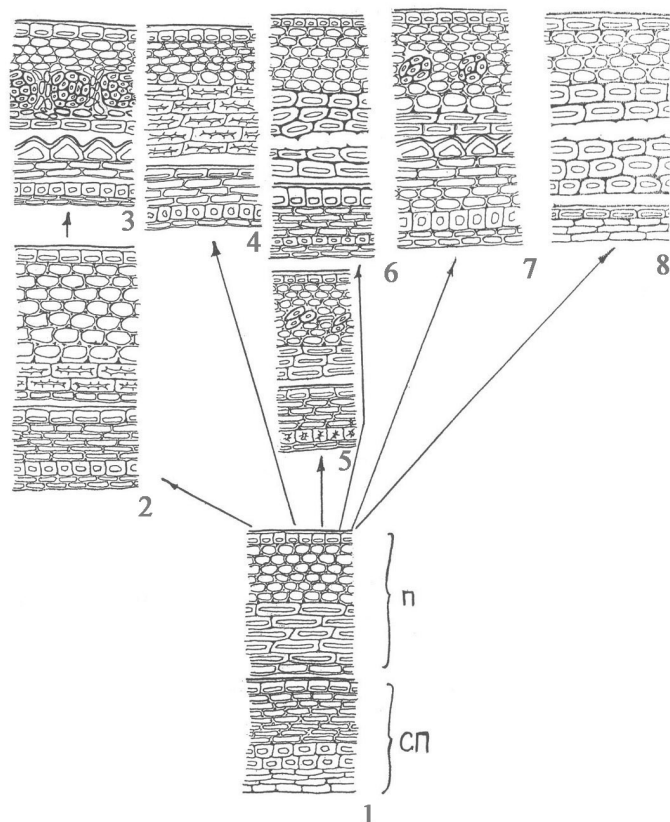
Важно подчеркнуть, что отдельные структурные типы связаны с соответствующей морфологией семян (наличием или отсутствием сочных присемянников, крыловидных выростов).

Очевидно, что изучение анатомического строения перикарпия дает гораздо больше представлений об истинных типах плодов и их разнообразии. Анализируя наиболее значимые анатомические признаки (общее число клеточных слоев, степень дифференциации перикарпия на экзо-, мезо- и эндокарпий, соотношение и топография паренхимной и механической зон, форма склерид или волокон), можно выявить несколько уровней организации плода бересклетовых (с подуровнями, различаемыми на основании числа образующих завязь плодолистиков и, соответственно, гнезд завязи), отражающих степень примитивности-продвинутости разных представителей семейства (Рис. 1).

**Эуонимусный уровень** характеризует локулицидную олиго- или многосеменную коробочку бересклетов и близких родов (например, *Glyptopetalum*), отличающихся довольно многослойным, хорошо дифференцированным перикарпием, в котором механическая ткань формирует эндокарпий.

**Microtropis-уровень** характеризуется мощными группами (островками) склерид в мезокарпии.

**Древогубцевый (целаструсовый) уровень** свойственен локулицидной олигомерной



**Рис. 1.** Возможные пути специализации структуры перикарпия и спермодермы в семействе Celastraceae (ориг.). 1 – анцестральный тип структуры перикарпия и спермодермы, 2 и 3 – типы структуры перикарпия и спермодермы в подсемействе Celastroideae, 4 – тип структуры перикарпия и спермодермы в подсемействе Tripterygioidae, 5 и 6 – типы структуры перикарпия и спермодермы в подсемействе Cassinoideae, 7 – тип структуры перикарпия и спермодермы в подсемействе Hippocrateoideae, 8 – тип структуры перикарпия и спермодермы в подсемействе Siphonodontoideae, П – перикарпий, СП – спермодерма.

**Fig. 1.** Possible trends of specialization of pericarp and spermoderm structure in the Celastraceae (orig.). 1 – ancestral type of structure of the pericarp and spermoderm, 2 and 3 – pericarp and spermoderm types in subfamilies Celastroideae, 4 – pericarp and spermoderm type in subfamily Tripterygioidae, 5 and 6 – pericarp and spermoderm types in subfamilies Cassinoideae, 7 – pericarp and spermoderm type in subfamily Hippocrateoideae, 8 – pericarp and spermoderm type in subfamily Siphonodontoideae, П – pericarp, СП – spermoderm.

кожистой двух- или трехстворчатой коробочке родов родства *Celastrus* (*Maytenus*, *Gymnosporia*, *Catha*, *Lydenburgia*, *Pterocelastrus*, *Putterlickia* и др.). Весьма специфична анатомическая структура перикарпия в родах *Polycardia* и *Denhamia*.

**Триптеригиевый уровень:** гинецей обычно олигомерный, завязь 2-3-гнездная, из 2 (реже 4-9) семязачатков в каждом гнезде (при этом наблюдается тенденция к недоразвитию гнезд). Плоды – однокрылатки (односеменные, редко двусеменные – *Ptelidium*, иногда недоразвитое второе семя можно видеть у *Plenckia*), ореховидные с 3-5 крыловидными выростами. Перикарпий малослойный, с выраженной

внутренней механической зоной (тяжем).

Далее, существуют **гиппократеевый уровень** карпологической структуры (триба Hippocrateae) и **салациевый уровень** (триба Salacieae). Первый из них характеризует дробные крылатые олигоспермные коробочки с малослойным перикарпием, группами склерид в мезокарпии и слабо выраженной внутренней механической зоной; второй – многослойные мясистые пиренарии и ягоды.

Был выделен **предгиппократеевый уровень** структуры плода, характерный для представителей трибы Lophopetaleae. Они имеют много общих черт (общий генезис!) с представителями подсемейства Hippocrateoideae

Табл. 1. Основные типы плодов в разных таксонах семейства Celastraceae.

Table 1. General fruit types in different taxa of the Celastraceae.

Подсемейства	Трибы	Типы плодов
Celastraceae	Euonymaceae	Локулицидные многосеменные (реже односеменные) коробочки
	Celastraceae	Локулицидные многосеменные коробочки
Cassinioideae	Cassineae	Пиренарии, редко коробочки
	Perrottetiaeae	Ягоды
Tripterygioideae		1(2)-семенные ореховидные
Hippocrateoideae	Campylostemoneae, Hippocrateaeae, Helictonemateae	Дробные коробочки
	Salacioneae	Пиренарии, ягоды
	Lophopetaleae	Листовковидная коробочка, распадающаяся на фрагменты-листочки, незамкнутые по брюшному шву
Sarawakodendroideae		Локулицидная многосеменная коробочка с листовковидными фрагментами
Siphonodontoideae		Полимерный пиренарий

(3-гнездная завязь с многочисленными семязачатками в каждом гнезде, распадающиеся плоды-коробочки с группами склереид в мезокарпии, крупные крылатые семена с массивным зародышем, без эндосперма). Представители трибы отличаются от подсемейства Hippocrateoideae пентамерными цветками (у гиппократеевых трехмерные андроцей и гинецей), многослойным перикарпием и довольно мощным механическим эндокарпием. Принципиальное отличие двух уровней организации плода – характер расположения семян: у представителей трибы Lophopetaleae семена прикрепляются к средней части створки и расположены в двух рядах, в подсемействе Hippocrateoideae (триба Hippocrateaeae) семена в мерикарпии несколько (реже 1-2) и расположены они крылом к основанию плода, при этом мерикарпий (= плодолистик) вскрывается по средней жилке.

По-видимому, самым специфическим уровнем карпологической организации в семействе Celastraceae следует признать **сифнодонтовый** (монотипное подсемейство Siphonodontoideae). Плод – мясистый полимерный пиренарий, развивается из пентамерного гинецея с многогнездной завязью (причем семязачатки расположены в гнездах по одному) и в зрелом состоянии заключен

в разросшийся нектарный диск, и имеет небольшое отверстие на верхушке (хорошо заметно в развивающемся плоде, в зрелом – оно практически зарастает). Внутри расположены односеменные многочисленные косточки. Перикарпий очень многослойный, паренхимно-склеренхимный.

Теперь остановимся на особенностях структуры перикарпия у некоторых архаичных представителей семейства.

У *Evonymopsis humbertii* Н. Perr. плод – двухгнездная многосеменная ягода. Перикарпий кожистый, сформирован примерно 90 слоями клеток, слабо дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий. Экзокарпий однослойный, представлен мелкими квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками. В мезокарпии выделяются 3-4 слоя очень мелких, флобафен-содержащих паренхимных клеток и около 85 слоев крупных паренхимных клеток, среди которых диффузно разбросаны «острова» механической ткани. В верхних слоях мезокарпия также выявлены крупные схизогенные полости. Эндокарпий однослойный, образован мелкими, равномерно утолщенными клетками.

У *Dicarpellum pancheri* (Baill.) A.C. Sm. плод, обычно, описывается как многосеменная локулицидная коробочка. Особенности дифференциации перикарпия, состоящего из

Табл. 2. Разнообразие пиренариев в подсемействе Cassinoideae.

Table 2. Pirenarium diversity in the Cassinoideae.

Структурные подтипы пиренариев по числу косточек и семян	Названия родов
Полимерный	<i>Elaeodendron</i> Jacq.
Олигомерный (с 4 косточками)	<i>Crocoxydon</i> Eckl. et Zeyh.
Димерный	<i>Elaeodendron</i> Jacq.
	<i>Crossopetalum</i> P. Browne
	<i>Schaefferia</i> Jacq.
	<i>Cassine</i> L. (incl. <i>Hartogia</i> Thunb. ex L.f.)
	<i>Crossopetalum</i> P. Browne
Мономерный	<i>Gyminda</i> Sarg.
	<i>Mortonia</i> A. Gray
	<i>Myginda</i> Jacq.
	<i>Mystroxydon</i> Eckl. et Zeyh.
	<i>Orthosphenia</i> Standl.
	<i>Pleurostylium</i> Wight et Arn.

23-24 слоев клеток, скорее свидетельствуют о том, что его следует признать ореховидным, невскрывающимся (по просмотренным образцам в К). Клетки экзо- и мезокарпия склерифицированы и формируют 11 слоев. Ниже следуют 12 слоев слегка сдавленных крупных паренхимных клеток, толщина такого эндокарпия примерно в 1,5 раза превышает склерифицированную часть.

У *Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou плод – многосеменная локулицидная трехстворчатая коробочка. Перикарпий сформирован 35-40 слоями клеток. Экзокарпий однослойный и представлен мелкими утолщенными клетками. Мезокарпий состоит из 10 слоев очень мелких, компактно расположенных паренхимных клеток и 15 слоев крупных паренхимных клеток, расположенных рыхло. Среди последних встречаются довольно многочисленные астеросклерейды. Эндокарпий состоит из 5-7 слоев компактно расположенных склерейд, формирующих механический тяж. Все три рода имеют семена с присемянником.

Клады, поддержанные в ходе кладистического анализа морфологических признаков и данных молекулярной филогенетики (SIMMONS & HEDIN 1999; SIMMONS *et al.* 2001), далеко не всегда совпадают с выделенными здесь уровнями организации плода. Очевидно, это связано с тем, что эти уровни отражают степень эволюционной подвижности (или примитивности), но не конкретные таксоны. В тоже время, некоторые

уровни характеризуют круг близкого родства (отдельные трибы, как *Euonymaceae*, *Celastraceae*, *Cassineae*).

К подсемейству *Cassinoideae* Loes. относятся около 20 родов и 140 видов, распространенных в Америке, Африке, тропической Азии и Австралии. Гинецей из 2-3 (4-5) плодолистиков, завязь 2-3 (4)-гнездная, с (1) 2-3 (до 8) семязачатками в каждом гнезде. Иногда гинецей псевдомономерный и тогда завязь 1-гнездная вследствие недоразвития (абортации) второго гнезда (*Pleurostylium*). Включает две трибы: *Cassineae* Loes. с плодами-пиренариями (исключение – *Canotia holacantha* Torr. с ее олигомерной, трехсеменной коробочкой) и монотипную трибу *Perrottetieae* Loes. с плодами-ягодами, перикарпий которых состоит из 22-27 слоев. Триба *Cassineae* интересна тем, что среди отдельных ее представителей наблюдаются различные структурные подтипы плода-пиренария: полимерный, олигомерный, димерный, мономерный, с разным числом косточек и семян (Табл. 2). Анатомическое строение перикарпия изученных видов хорошо различается по форме и характеру расположения клеток, формирующих косточку (склерейд и волокон), наличием небольших групп склерейд, дериватов проводящих пучков или клеток, содержащих темные включения, в мезокарпии.

Такое структурное разнообразие пиренариев в трибе *Cassineae* заставляет сделать следующее предположение. В соответствии с принципом экономной эволюции можно считать наиболее вероятным путь формирования 1(2)-семенных ореховидных плодов в семействе *Celastraceae* (подсемейство *Tripterygioidae*) от невскрывающихся сухих пиренариев *Cassineae*-типа через редукцию числа семян до одного и развитие крыловидных выростов.

При реконструкции филогении важно учитывать, что существуют необратимые линии и возможность реверсий по отдельным признакам. Необратимым можно считать формирование на основе сухих мономерных пиренариев (как в подсемействе *Cassinoideae*) односеменных ореховидных невскрывающихся плодов с малослойным перикарпием в подсемействе *Tripterygioidae*. В качестве реверсий можно привести формирование бескрылых шаровидных коробочек в нескольких группах рода *Euonymus* (Савинов 2011).

**Цитируемые источники**

- САВИНОВ И.А. 2011. Основные модулы морфологической эволюции в порядке Celastrales. *Turczaninowia* **14** (3): 53–61.
- SIMMONS M.P. 2004. Celastraceae. In: KUBITZKY K. (ed.). The families and genera of flowering plants. VI. Flowering plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales: 29–64. Springer Verlag, Berlin.
- SIMMONS M.P., CLEVINGER C.C., SAVOLAINEN V., ARCHER R.H., MATHEWS S., DOYLE J.J. 2001. Phylogeny of the Celastraceae inferred from phytochrome B gene sequence and morphology. *Amer. J. Bot.* **88** (2): 313–325.
- SIMMONS M.P. & HEDIN J.P. 1999. Relationships and morphological character change among genera of Celastraceae sensu lato (incl. Hippocrateaceae). *Ann. Mis. Bot. Gard.* **86** (3): 723–757.

**THE LEVELS OF FRUIT ORGANIZATION IN CELASTRACEAE  
AND STRUCTURAL DIVERSITY OF PIRENARIUMS IN CASSINOIDEAE**

IVAN A. SAVINOV

**Abstract.** The levels of fruit organization are determined for the Celastraceae family on the basis of fruit morphology and anatomical study of pericarp (114 species from 45 genera). Analysis of their correlation with basal and derivative lineages according to the last molecular data is conducted and reconstruction of initial stages of the family phylogeny is presented. Special focus to structural diversity of pirenarium in Cassinoideae subfamily is spared.

**Key words:** Celastraceae, Cassinoideae, morphology, anatomy, fruit, seed, pericarp, pirenarium («drupe»), levels of fruit organization, phylogeny

*Moscow State University of Food Production, Talalichina Str., 33, Moscow, 109316, Russia; savinovia@mail.ru*