

УДК 582. 931

Филоненко А.В.

Московский педагогический государственный университет

ГИСТОГЕНЕЗ ПЕРИКАРПИЯ И СТРУКТУРА ПЛОДОВ *FONTANESIA* (*OLEACEAE*) В СВЯЗИ С СИТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ РОДА

A. Filonenko

Moscow State Pedagogical University

PERICARP HYSTOGENESIS AND FRUIT STRUCTURE OF *FONTANESIA* (*OLEACEAE*) IN RELATION WITH ITS SYSTEMATIC POSITION

Аннотация. В рамках карпологического исследования представителей семейства *Oleaceae* нами изучены плоды представителей рода *Fontanesia*. Впервые описан гистогенез перикарпия *F. phillyraeoides*. Установлено, что склеренхима мезокарпия развивается из самого внутреннего слоя мезофилла карпеллы, что характерно и для других представителей семейства. В структуре перикарпия *Fontanesia*, *Abeliophyllum* и *Fraxinus* выявлены признаки, характерные для всех представителей *Oleaceae* (например, немногослойный паренхимный эндокарпий). На основании полученных нами данных определен морфогенетический тип плода *Fontanesia* – пиренарий *Olea*-типа. Протестированы возможные филогенетические связи *Fontanesia*, *Abeliophyllum* и *Fraxinus* с привлечением карпологических данных.

Ключевые слова: перикарпий, морфогенез плодов, систематика, филогения, *Fontanesia*, *Oleaceae*.

Abstract: Within our carpological study of the family *Oleaceae*, we have examined the fruits of the genus *Fontanesia*. For the first time we have described the pericarp hystogenesis of *F. phillyraeoides*. We have found that sclerenchyma of the mesocarp develops from the internal layer of the ovary wall's mesophyll, which is typical for other members of the family. The pericarp structure of *Fontanesia* and *Abeliophyllum* shows characteristic features of all members of the *Oleaceae* (e.g. the parenchymatous endocarp). The obtained results allow us to define a morphogenetic type of fruit *Fontanesia* as *Olea*-type pyrenarium. We have also checked possible phylogenetic relationships of *Fontanesia* with *Abeliophyllum* and *Fraxinus* based on carpological data.

Key words: pericarp, fruit morphogenesis, systematics, phylogeny, *Fontanesia*, *Oleaceae*.

Род *Fontanesia* включает два вида: *F. phillyraeoides* Labill. (распространенный в Западной Азии) и *F. fortunei* Carrigre (произрастающий в Китае); последний рассматривают иногда в ранге подвида *F. phillyraeoides* subsp. *fortunei* (Carrigre) Hegi. На протяжении всей истории изучения *Oleaceae* род *Fontanesia* занимает довольно обособленное положение в системе семейства. Так, G. Bentham [7, 672-670] поместил *Fontanesia* совместно с родом *Fraxinus* в трибу *Fraxineae*, основываясь на том, что плоды у представителей этих родов снабжены крылом. E. Knoblauch [11] принял предложенное Bentham деление *Oleaceae* на трибы, отнеся *Fraxineae* к подсемейству *Oleoideae*, ссылаясь на тот факт, что плоды *Fontanesia* цельные, в то время как у родов, относимых к подсемейству *Jasminoideae*, плоды явственно двулопастные. Напротив, H. Taylor [14, 337-367], основываясь на результатах изучения хромосомных чисел представителей семейства *Oleaceae*, поместил *Fontanesia* ($n = 13$) и *Abeliophyllum* ($n = 14$) в трибу *Fontaneseae* подсемейства *Jasminoideae*, которое характеризуется хромосомными числами $n = 11, 13, 14$, в то время как подсемейство *Oleoideae* характеризуется $n = 23$. Позднее L. Johnson [10, 396-418] вывел род *Abeliophyllum* из состава трибы *Fontaneseae*, таким образом сделав ее

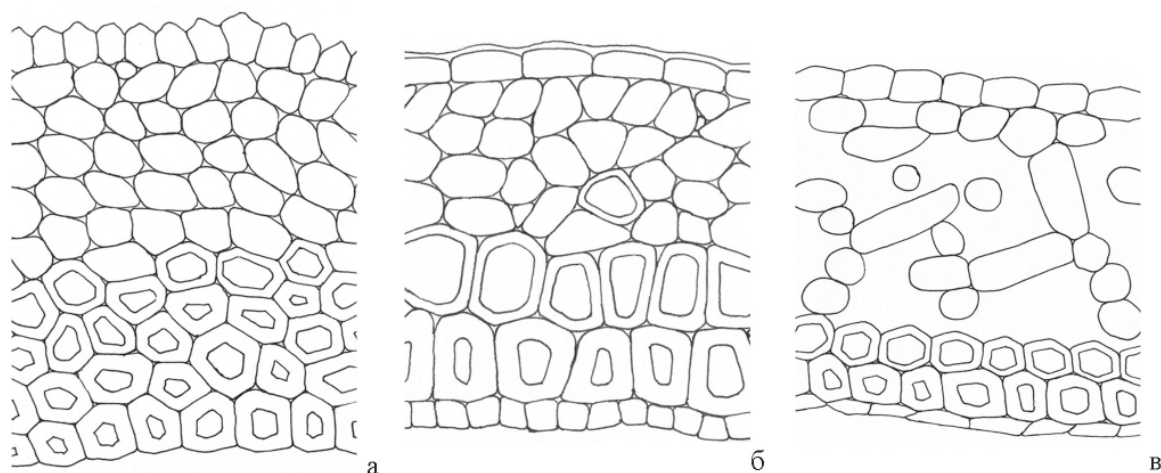


Рис. 1. Анатомия перикарпия представителей родов *Fontanesia*, *Abeliophyllum* и *Fraxinus*: а – *Fontanesia phillyraeoides*; б – *Abeliophyllum distichum*; в – *Fraxinus excelsior*.

монотипной. Впоследствии эту точку зрения принимали и другие исследователи, основываясь на данных сиквенса нуклеотидных последовательностей [8, 296-306; 15, 1827-1841].

Морфологические признаки плодов *Fontanesia* неоднократно привлекали внимание в качестве источника систематически значимой информации и использовались для решения систематических задач. Структура перикарпия *Fontanesia* ранее уже становилась предметом исследований [13], однако нами, в рамках изучения плодов представителей семейства *Oleaceae*, исследована структура плодов обоих видов *Fontanesia* на различных стадиях развития. Мы убеждены, что только изучение плодов в онтогенезе позволяет достоверно определить гистогенетические зоны перикарпия зрелого плода, выявить закономерности его развития и установить филогенетически значимые признаки [1].

Материал для исследования был собран в Субтропическом ботаническом саду Кубани, кроме того, ряд образцов был любезно предоставлен сотрудниками Карпологиической коллекции Ботанического музея БИН РАН и Гербария БИН РАН (LE). Перед проведением анатомического исследования сухие плоды выдерживали в смеси Страсбургера (90 % этиловый спирт – глицерин – дистиллированная вода = 1:1:1) в течение 10-20 суток (в зависимости от размеров). Свежий материал

фиксируют в 70 % этиловом спирте. Затем плоды заключали в парафин без проводки. С помощью салазочного микротомы получали поперечные срезы плодов толщиной 7–15 мкм. Для определения степени одревеснения клеточных стенок в различных гистогенетических зонах перикарпия проводили реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой; гистохимические реакции проводили по стандартным методикам [12].

Плоды *Fontanesia* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея, типичного для представителей семейства *Oleaceae* [2, 131-134; 3, 82-84; 5, 263-264; 3]. Завязь двугнездная, с одним анатропным семязачатком в каждом гнезде; зрелые плоды содержат два (реже одно) развитых семени (рис. 2 б, в, г). Зрелые плоды сухие, уплощенные с латеральных сторон, округлые в очертаниях (рис. 2 а).

Перикарпий *Fontanesia* дифференцирован на три гистогенетические зоны; под гистогенетическими зонами (экзо-, мезо- и эндокарпий) мы понимаем те зоны перикарпия, которые развиваются из наружной эпидермы, мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы соответственно [1]. Под топографическими зонами перикарпия мы понимаем гистологически разнородные зоны перикарпия, фактически – различные ткани, например, паренхима и склеренхима мезокарпия [1]. В

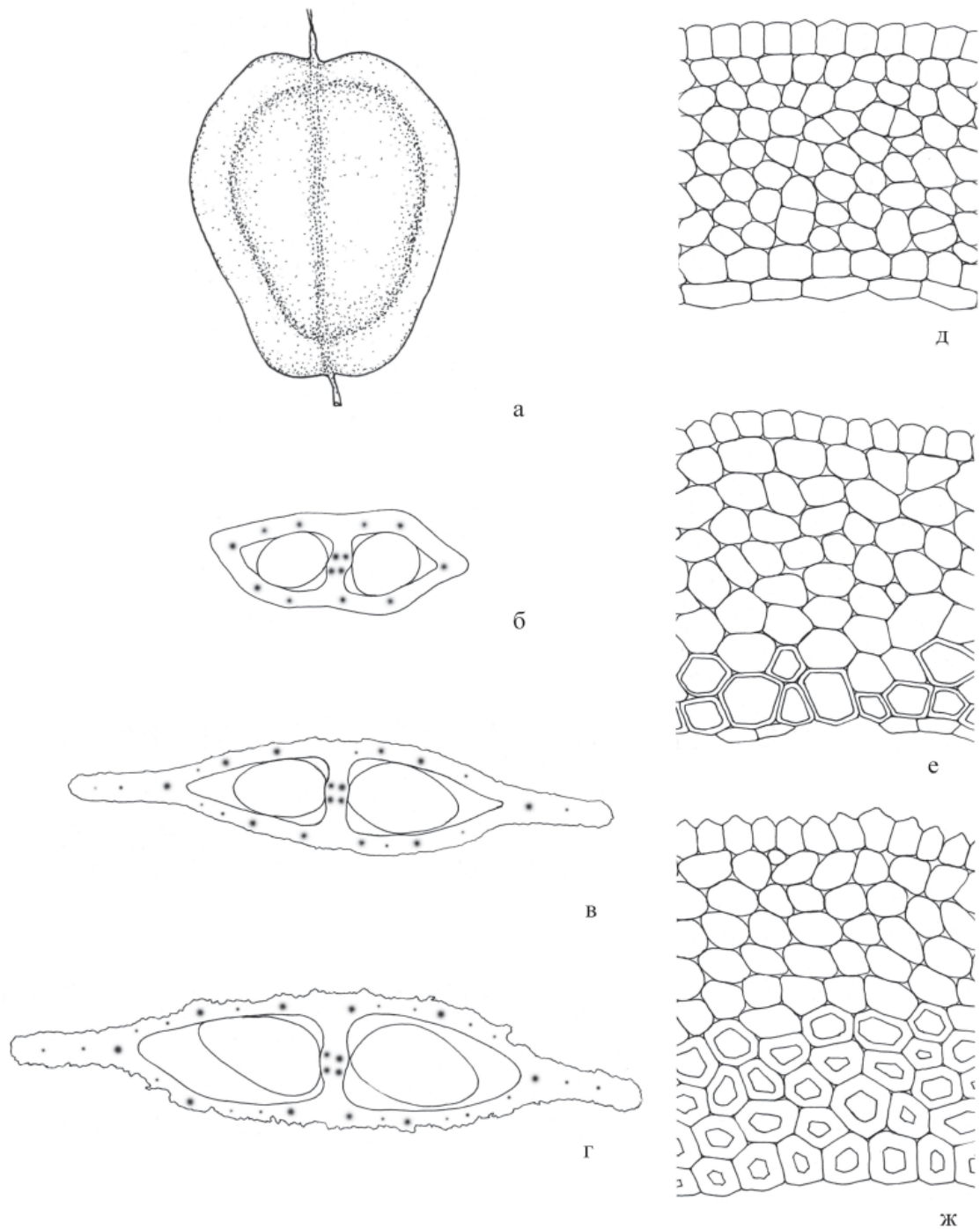


Рис. 2. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Fontanesia phillyraeoides* на разных стадиях развития: а – зрелый плод (вид сбоку); б, в, г – схемы поперечных срезов плодов на разных стадиях развития; д, е, ж – схемы анатомического строения перикарпия на последовательных стадиях созревания.

целом перикарпий *Fontanesia* немногослойный, насчитывает не более 15 слоев клеток, что характерно для анемохорных диаспор разных таксонов [4; 6; 9].

Экзокарпий *Fontanesia* представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных кубических клеток, внешняя стенка которых иногда выпячивается наружу в не-

значительной мере (рис. 2 д, е, ж). У *F. fortunei*, по сравнению с *F. phillyraeoides*, клетки экзокарпия более мелкие, кроме того, у *F. fortunei* на поверхности экзокарпия обнаруживаются более многочисленные устьица. На поверхности незрелых плодов присутствует довольно мощная кутикула, которая почти полностью утрачивается к моменту созревания и высыхания плодов.

Мезокарпий обоих видов *Fontanesia* дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия образована довольно крупными паренхимными клетками (рис. 2 д, е, ж). В клетках паренхимы зрелых плодов *F. phillyraeoides* изредка обнаруживаются игольчатые кристаллы. Внутренняя зона мезокарпия сложена склеренхимными клетками (рис. 2 е, ж), вытянутыми в тангентальном направлении (на поперечном срезе имеющими округлые очертания). Склеренхима мезокарпия развивается из самого внутреннего слоя мезофилла карпеллы (рис. 2 д) несколько позднее паренхимы мезокарпия. Лигнификация клеток внутренней зоны мезокарпия начинается во внутренних слоях, внешние слои клеток лигнифицируются позднее (рис. 2 е). На границе внешней и внутренней зон мезокарпия проходят многочисленные мелкие проводящие пучки, придающие прочность крыловидным выростам. Мощность как внешней, так и внутренней зон мезокарпия варьирует от 3 до 10 слоев клеток; наиболее многослойный мезокарпий обнаруживается в центральной части плода, в районе септы, наименее мощный мезокарпий наблюдается в дистальных частях – крыловидных выростах (рис. 2 в, г).

Эндокарпий *Fontanesia* представлен одним слоем сильно уплощенных клеток (рис. 2 д, е). На поздних стадиях созревания, после того, как сформирована склеренхима мезокарпия, эндокарпий дегенерирует и перестает выявляться (рис. 2 ж).

На основании полученных нами результатов, в соответствии с принятой нами классификацией морфогенетических типов плодов [1], плоды *Fontanesia* нами определены как сухие пиренарии *Olea*-типа. Пиренарий

Olea-типа – наиболее многообразный и часто встречающийся тип плодов в семействе *Oleaceae*. Так, например, у *Olea*, *Chionanthus*, *Noronia* и ряда других родов формируются крупные зоохорные плоды, с паренхимной (сочной) наружной зоной мезокарпия и склеренхимной внутренней зоной (образующей очень мощную косточку). Также сочные плоды развиваются у представителей рода *Ligustrum*, однако они содержат не одну косточку, а две; перикарпий *Ligustrum*, тем не менее, также имеет внешнюю паренхимную (сочную) зону и склеренхимную внутреннюю (образующую две мощные косточки). Анемохорные плоды *Fraxinus*, занимающего обособленное положение в семействе, также характеризуются паренхимной (хотя и сухой) наружной зоной мезокарпия и склеренхимной внутренней [2, 131-134; 5, 263-264]. Таким образом, видно, что пиренарий *Olea*-типа характеризуется наличием склеренхимы во внутренней зоне мезокарпия и полным отсутствием склеренхимных элементов в эндокарпии. Присутствие в склеренхимной зоне мезокарпия паренхимных тяжей (проходящих по дорзальным сторонам карпелл) у всех указанных выше родов, а также наличие переходных типов плодов в пределах рода *Ligustrum* позволяет предположить, что пиренарии *Olea*-типа являются производным типом от коробочек *Forsythia*-типа, которые характерны для наименее специализированных таксонов, возможно, являющихся анцестральными в данной группе [1].

По структуре плодов *Fontanesia* довольно сильно отличается от *Abeliophyllum* и *Fraxinus*, с которыми некоторые авторы сближали этот род. У *Abeliophyllum*, так же как и у *Fontanesia*, закладывается по одному семезачатку в каждом гнезде завязи, плоды сплюснуты и снабжены крылом, однако внешняя зона мезокарпия представлена очень рыхлой аэренхимой, образованной трабекулярными клетками (рис. 2 а, б, в). В завязи *Fraxinus* закладывается по два семезачатка в каждом гнезде, но, как правило, развитие получает только один [3, 82-84]. Выявленные различия подтверждают правомерность выделе-

ния *Fontanesia* в самостоятельную трибу [15, 1827-1841]. Вместе с тем такой признак, как наличие паренхимного эндокарпия, хотя и эфемерного, свидетельствует о правомерности включения рода *Fontanesia* в семейство *Oleaceae*, так как все изученные представители семейства характеризуются паренхимным эндокарпием [2, 131-134; 5, 263-264].

Реконструкция морфогенеза плодов представителей семейства *Oleaceae* представляет большой интерес для выявления филогенетических связей между различными таксонами семейства.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009.
2. Меликян А.П., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Olea* L. (*Oleaceae*) // Матер. Межд. науч. конф. "Актуальные проблемы ботаники в Армении". Ереван, 2008.
3. Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Fraxinus* L. (*Oleaceae*) // Матер. Межд. науч. конф. "Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения". Пенза, 2008.
4. Филоненко А.В., Бобров А.В. Анатомия и морфология анемохорных диаспор представителей семейства *Malpighiaceae* // Матер. Межд. науч. конф. "Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений". Ульяновск, 2008.
5. Филоненко А.В., Меликян А.П. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Jasminum azoricum* L. (*Oleaceae*) // Материалы Международной научной конференции "Актуальные проблемы ботаники и экологии". Каменец-Подольский, 2008.
6. Филоненко А.В., Меликян А.П., Пескова И.М. К вопросу об изменчивости анатомической структуры плодов (на примере *Hiptage benghalensis* (L.) Kurz., *Malpighiaceae*) // Матер. IV Межд. науч. конф. "Биологическое разнообразие. Интродукция растений". СПб., 2007.
7. Bentham G. *Oleaceae* // *Genera plantarum* 2 / Eds. G. Bentham, J.D. Hooker. London, 1876.
8. Green P.S. *Oleaceae* // *The families and genera of vascular plants* / Eds. K. Kubitzki. Vol. VII. Heidelberg, 2004.
9. Filonenko A.V., Bobrov A.V., F. Ch., Romanov M. S. Comparative carpology in the genus *Tetrapteryx* (*Malpighiaceae*) // Proc. IV Intern. Conf. "Plants in Monsoon Climate". Vladivostok, 2007.
10. Johnson L.A.S. A review of the family *Oleaceae* // *Contr. New South Wales Natl. Herb.* 1957. Vol. 2.
11. Knoblauch E. *Oleaceae* // *Die natürlichen Pflanzenfamilien* / Eds. A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1895. IV, 2. P.
12. O'Brien T.P., McCully M.E. *The study of plant structure: principles and selected methods.* Melbourne, 1981.
13. Rohwer J.G. *Die frucht- und samenstrukturen der Oleaceae.* Stuttgart, 1996.
14. Taylor H. *Cyto-taxonomy and phylogeny of the Oleaceae* // *Brittonia.* 1945. № 5.
15. Wallander E., Albert V.A. phylogeny and classification of *Oleaceae* based on rps16 and trnL-F sequence data // *Am. J. Bot.* 2000. Vol. 87. № 12.