

УДК 582.931 (581.47 + 581.8)

**А.В. Филоненко<sup>1</sup>, А.Н. Ефремов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет (г. Москва)

<sup>2</sup>ЗАО «Проектный институт реконструкции и строительства объектов нефти и газа» (г. Омск)

## **МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Menodora* (*Oleaceae*)**

Представлены результаты изучения развития плодов и формирования перикарпия у трех представителей рода *Menodora* Vornl. (*Oleaceae*). Показано, что плоды *Menodora* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея, а экстракарпеллярные элементы не принимают участие в формировании плода. Перикарпий четко дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой. Мезокарпий сформирован паренхимными клетками, в районе вскрывания преобладают клетки с незначительно утолщенными клеточными стенками. Эндокарпий, так же как и экзокарпий, образован однослойной эпидермой. На основании полученных данных морфогенетический тип плодов *Menodora* определен как коробочки *Galanthus*-типа. С привлечением карпологических признаков уточнено систематическое положение рода *Menodora*, обоснованы филогенетические связи.

**Ключевые слова:** перикарпий; морфогенез плодов; *Menodora*.

### **Введение**

Род *Menodora* Vornl. насчитывает около 20 видов кустарников, произрастающих в Северной и Южной Америке, а также в Южной Африке [1, 2]. Систематика рода *Menodora* довольно сильно запутана, несмотря на многочисленные попытки введения внутривидовых таксономических единиц, ревизии и региональные флористические обработки [3–5]. Во многом такое положение объясняется полиморфностью видов принимаемых в рамках рода *Menodora* и их слабой морфологической обособленностью от видов рода *Jasminum* L. [6–8]. В системе семейства *Oleaceae* род *Menodora*, совместно с родом *Jasminum*, всегда занимал обособленное положение и рассматривался в составе трибы *Jasmineae* подсемейства *Jasminoideae* [9–14]. Основным критерием для выделения данной трибы (а также подсемейства) послужил тот факт, что плоды у *Menodora* и *Jasminum* явственно двулопастные, выглядящие как две сросшиеся в основании сферы. В соответствии с системой, предложенной J.A. Steyermark [1], род *Menodora* включает два подрода: subgen. *Menodora*, объединяющий виды, лишенные колючек и имеющие трансверсально вскрывающиеся плоды, и subgen. *Duogyne*, включающий единственный вид – *Menodora spinescens* A. Gray, – имеющий выраженные шипы и плоды, вскрывающиеся дорзально или нерегулярно.

Плоды *Menodora* неоднократно становились предметом специальных исследований [6, 7], однако J. Rohrer уделял большее внимание морфологиче-

ским признакам плодов (цвет и консистенция перикарпия, характер вскрывания), а также анатомическому строению спермодермы (в особенности структуре саркотесты), нежели анатомии перикарпия. Вероятно, это связано с тем, что перикарпий у представителей *Menodora* редко насчитывает более 10 слоев клеток, чаще всего 3–4, в то время как саркотеста может насчитывать до 20 слоев многообразных клеток.

Целью настоящего исследования явилось изучение морфологии и анатомии плодов и гистогенеза перикарпия некоторых представителей рода *Menodora*.

### Материалы и методики исследования

В рамках карпологического исследования представителей семейства *Oleaceae* изучены в развитии морфология плодов и анатомия перикарпия трех видов рода *Menodora*: *M. spinescens* A. Gray (subgen. *Duogyne*); *M. africana* Hook., *M. mexicana* A. Gray. (subgen. *Menodora*). Материал для исследования был получен из гербариев и карпологических коллекций: карпологической коллекции Ботанического музея Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), Гербария БИН РАН (LE) (Санкт-Петербург, РФ), Миссурийского ботанического сада (МО) (Сент-Луис, США), Нью-Йоркского ботанического сада (NY) (Нью-Йорк, США), Национального ботанического сада Кирстенбош (NBG) (Кейптаун, ЮАР).

Перед проведением анатомического исследования сухие плоды выдерживали в смеси Страсбургера в течение 10–20 сут [15]. Свежий материал фиксировали в 70%-ном этаноле. Парафиновые блоки изготавливались без предварительной проводки. Срезы плодов толщиной 7–15 мкм выполнены с помощью салазочного микротомы «МС-2» (Россия). Для выявления лигнифицированных участков в различных гистогенетических зонах перикарпия проводили реакцию с флороглюцином и соляной кислотой; гистохимические реакции выполнены по стандартным методикам [15]. Микрофотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе «Hitachi S-405A» (Япония). Зарисовка гистологических препаратов сделана от руки методом прямой проекции. С целью определения характера гистогенеза перикарпия плоды изучались на разных стадиях развития: от опыленной карпеллы до зрелого плода. Термины «экзокарпий», «мезокарпий» и «эндокарпий» используются ниже в строго гистогенетическом смысле: как производные наружной эпидермы карпеллы, мезофиллы и внутренней эпидермы карпеллы соответственно [16].

### Результаты исследования и обсуждение

В результате карпологического исследования установлено, что плоды *Menodora* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея, характерного для всех представителей семейства *Oleaceae* [13]. В каждом гнезде завязи закладывается по 2 (subgen. *Duogyne*) или 4 анатропных семязачатка (subgen. *Menodora*); плацентация субмаргинальная. Зрелые плоды двулопастные, сухие, вскрывающиеся дорзально (subgen. *Duogyne*) или трансверзально

(subgen. *Menodora*). Число развитых семян обычно соответствует числу семязачатков.

Экзокарпий у всех изученных видов рода *Menodora* образован однослойной эпидермой, сложенной из мелких, незначительно уплощенных, тонкостенных клеток. К моменту созревания клетки экзокарпия, как правило, сильно уплощаются. На поверхности экзокарпия обнаруживается мощная кутикула (рис. 1, а, б, на вклейке).

Мезокарпий *Menodora* насчитывает 2–4 слоя тонкостенных, уплощенных или изодиаметрических клеток на вентральных поверхностях и до 10 слоев аналогичных клеток на латеральных поверхностях в районе вскрывания. На дорзальных поверхностях карпелл в толще паренхимы мезокарпия обнаруживаются единичные клетки с утолщенными, но нелигнифицированными стенками (рис. 2, а, б, на вклейке). В районе вскрывания плода такие клетки наиболее многочисленны, при этом клетки внутренних слоев мезокарпия имеют наиболее мощные утолщения (рис. 1, б, на вклейке; рис. 2, в, на вклейке). Механическое напряжение, нарастающее по мере высыхания перикарпия, обуславливает вскрывание плодов. В толще паренхимы проходят многочисленные проводящие пучки, лишенные механической обкладки. Эндокарпий, так же как и экзокарпий, представлен однослойной эпидермой, однако клетки эндокарпия более крупные и более сильно уплощенные (рис. 2, а–в, на вклейке).

На основе полученных данных, в соответствии с принятой терминологией, морфогенетический тип плодов *Menodora* соответствует коробочке *Galanthus*-типа [16]. Данный морфогенетический тип характеризуется полным отсутствием лигнификации тканей перикарпия. Плоды всех изученных видов рода *Menodora* имеют общий с представителями рода *Jasminum* план строения и дифференциации тканей перикарпия, что подтверждает близкое родство данных родов. На близость этих таксонов также указывают морфологические [12], кариологические [11] и молекулярно-генетические данные [13]. Выявленные структурные особенности плодов изученных таксонов не позволяют четко разграничить роды *Menodora* и *Jasminum*, на что уже указывалось ранее [18]. Напротив, анатомические признаки вскрывающихся плодов ряда видов *Jasminum* дают основание рассматривать их как в составе рода *Jasminum*, так и в составе рода *Menodora*. В структуре плодов всех изученных видов *Menodora* выявлен однослойный паренхимный эндокарпий. Данный признак характеризует семейство *Oleaceae* наравне с таким важным систематическим признаком, как верхний димерный синкарпный гинецей [19, 20].

Основываясь на том, что при зрелых плодах *Menodora* сохраняется чашечка, высказывалось предположение об участии экстракарпеллярных элементов в формировании стенки плодов [1]. Однако выполненные исследования показывают, что стенка плода у всех изученных видов *Menodora* сформирована исключительно тканями карпелл. Хотя при плодах и сохраняется чашечка, при этом весьма гипертрофированная, однако в процессе диссеминации она не участвует. Вероятно, чашечка выполняет защитную функцию, предохраняя плоды от поедания, так как имеет интенсивное железистое опушение.

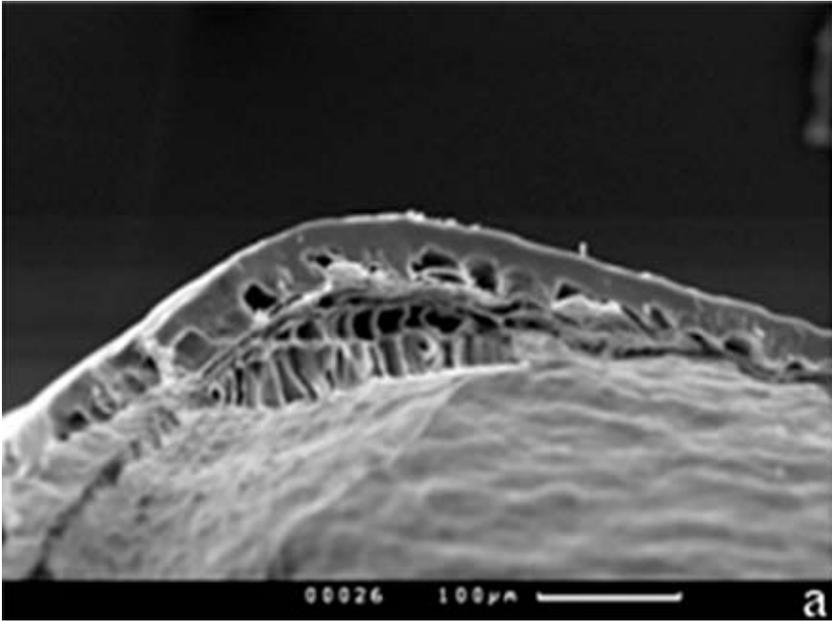


Рис. 1. Анатомическое строение перикарпия видов рода *Menodora* (СЭМ):  
а – *M. africana* (× 300); б – *M. africana* (× 1000)

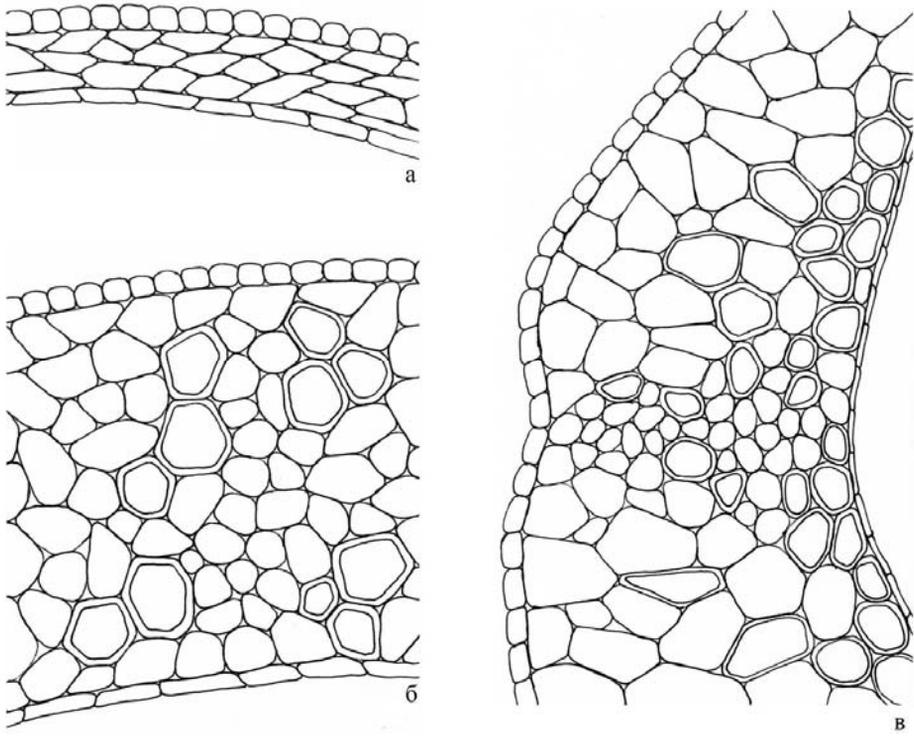


Рис. 2. Анатомическое строение перикарпия видов рода *Menodora* ( $\times 250$ ):  
*a* – перикарпий *M. africana* на вентральной поверхности; *б* – перикарпий *M. africana*  
на латеральной поверхности; *в* – перикарпий *M. africana* на дорзальной поверхности –  
зона вскрывания (радиальный срез)

Вскрытие плодов *Menodora* происходит в результате механического напряжения тканей перикарпия, происходящего при высыхании, что также является основной причиной вскрытия плодов у представителей различных таксономических групп [21]. В случае с *Menodora* механическое напряжение вызывается разнородностью клеток паренхимы мезокарпия. Наличие паренхимных клеток, сильно отличающихся по размерам и форме, а также присутствие в зоне вскрытия большого числа клеток с утолщёнными (но нелигнифицированными) стенками обеспечивают неравномерное сжатие перикарпия при высыхании, что в свою очередь провоцирует его разрыв. У таксонов, характеризующихся регулярно вскрываемыми плодами, перикарпий имеет четко очерченную зону гетероцеллюлярной паренхимы, которая и становится зоной вскрытия. В случае нерегулярного вскрытия перикарпий, как правило, не имеет подобной зоны, а содержит диффузно распределенные клетки с утолщенными стенками и группы мелких паренхимных клеток. Тот участок перикарпия, где таких клеток больше, и будет местом вскрытия. Важно отметить, что плоды *Menodora*, имеющие наиболее тонкий перикарпий (3–5 слоев клеток) на вентральных поверхностях в дистальной части плодов, практически никогда не вскрываются вентрально, напротив, у регулярно вскрываемых плодов вскрытие происходит в районе наиболее мощного перикарпия (до 15 слоев клеток). Аналогичная ситуация наблюдается и у представителей рода *Jasminum* [18, 22].

Механизм вскрытия плодов других представителей семейства (*Forsythia* Vahl, *Comoranthus* Knobl., *Schrebera* Roxb. и *Syringa* L.) хотя и основан на тех же принципах, что и у *Menodora* и *Jasminum*, однако более сложно организован и оформлен в виде четко обособленной гистологической зоны. Такие структурные различия позволяют говорить о независимом возникновении вскрываемых плодов в различных эволюционных ветвях семейства *Oleaceae*. В качестве исходного типа плодов для семейства *Oleaceae* мы склонны рассматривать коробочки *Forsythia*-типа [16], характерные для *Forsythia*, *Comoranthus*, *Schrebera* и *Syringa*. От коробочек *Forsythia*-типа путем «стандартных» морфогенетических преобразований выводятся пиренарии *Olea*-типа (с всевозможными модификациями: сочные с несколькими односемянными косточками, сочные с одной односемянной косточкой, сухие крылатые односемянные), характерные для подавляющего большинства представителей семейства *Oleaceae* [19, 20]. «Стандартные» преобразования включают комплекс структурных изменений, направленный на формирование эффективной односемянной диаспоры, с различными адаптациями к диссеминации [23]. В рамках «стандартных» модусов эволюционных преобразований плодов также лежат преобразования коробочек *Forsythia*-типа в коробочки *Galanthus*-типа. В первом случае имеют место полимеризация слоев мезокарпия и усложнение структуры перикарпия, а во втором напротив – редукция слоев мезокарпия и упрощение структуры перикарпия. При этом сравнительно простая структура плодов *Menodora* вторична и носит адаптивный характер, и рассматривать ее как показатель примитивности таксона некорректно.

Проведенные исследования позволяют заключить, что эволюционная ветвь *Menodora* и *Jasminum* довольно сильно изолирована и весьма подвину-

та, что подтверждается также данными сравнительной морфологии, кариологии и сиквенса нуклеотидных последовательностей [11–14]. В связи с этим рассмотрение *Menodora* и *Jasminum* в рамках трибы *Jasmineae* подсемейства *Jasminoideae* представляется нам вполне оправданным.

### Литература

1. Steyermark J. A revision of the genus *Menodora* // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1932. Vol. 19. P. 87–176.
2. Turner B.L. An overview of North American species of *Menodora* (*Oleaceae*) // Phytologia. 1991. Vol. 71. P. 340–365.
3. Verdoorn I.C. The *Oleaceae* of Southern Africa // Bothalia. 1956. Vol. 6. P. 549–639.
4. Turner B.L. *Menodora gypsophyla* (*Oleaceae*), a new species from near Galeana, Nuevo Leon, Mexico // Phytologia. 1995. Vol. 79. P. 8–9.
5. van Devender T.R., Turner B.L. A new species of *Menodora* (*Oleaceae*) from the Sierra Madre Occidental in eastern Sonora, Mexico // Phytologia. 1997. Vol. 82. P. 269–272.
6. Rohwer J.G. Fruit and seed structures in *Menodora* (*Oleaceae*): a comparison with *Jasminum* // Botanica Acta. 1995. Vol. 108. P. 163–168.
7. Rohwer J.G. The fruits of *Jasminum mesnyi* (*Oleaceae*), and the distinction between *Jasminum* and *Menodora* // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1997. Vol. 84. P. 848–856.
8. Lee H.-L., Jansen R.K., Chumley T.W., Kim K.-J. Gene Relocations within Chloroplast Genomes of *Jasminum* and *Menodora* (*Oleaceae*) Are Due to Multiple, Overlapping Inversions // Molecular Biology and Evolution. 2007. Vol. 24. P. 1161–1180.
9. Bentham G. *Oleaceae* // Genera plantarum / Eds. by G. Bentham, J.D. Hooker. London, 1876. Vol. 2. P. 672–680.
10. Knoblauch E. *Oleaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. by A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1895. IV, 2. P. 1–16.
11. Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // Brittonia. 1945. Vol. 5. P. 337–367.
12. Johnson L.A.S. A review of the family *Oleaceae* // Contribution New South Wales National Herbarium. 1957. Vol. 2. P. 396–418.
13. Wallander E., Albert V.A. Phylogeny and classification of *Oleaceae* based on rps 16 and trn L-F sequence data // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87, № 12. P. 1827–1841.
14. Green P.S. *Oleaceae* // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzki. Heidelberg, 2004. Vol. VII. P. 296–306.
15. O'Brien T.P., McCully M.E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termacarphy Pty. Ltd., 1981. 342 p.
16. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: URSS, 2009. 400 с.
17. Rohwer J.G. Die frucht- und samenstrukturen der *Oleaceae*. Stuttgart: G. Borntraeger, 1996. 184 p.
18. Филоненко А.В., Бобров А.В. Сравнительная карпология и филогенетические связи представителей родов *Menodora* и *Jasminum* (*Oleaceae*) // Материалы региональной научной конференции «Ботанические исследования на Урале». Пермь, 2009. С. 367–370.
19. Меликян А.П., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Olea* L. (*Oleaceae*) // Материалы Международной научной конференции «Актуальные проблемы ботаники в Армении». Ереван, 2008. С. 131–134.
20. Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Fraxinus* L. (*Oleaceae*) // Материалы Международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения». Пенза, 2008. С. 82–84.
21. Левина П.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Наука, 1957. 359 с.

22. 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. С. 263–264.
23. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных растений. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.

Поступила в редакцию 15.02.2011 г.

Andrew V. Filonenko<sup>1</sup>, Andrew N. Efremov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup>JSC «Design Institute for Oil and Gas Projects Construction and Rehabilitation»,  
Omsk, Russia

### THE MORPHOLOGY AND ANATOMY OF *Menodora* (*Oleaceae*) GENUS FRUITS

The analysis of fruits ontogenesis and pericarp development of three representatives of *Menodora* Bonpl. genus (*Oleaceae*) is presented in this article. This genus demonstrates quite close relationships with genus *Jasminum* L. and at the same time occupies a rather isolated position within a family. That's how the goal of this research emerged. The current sources quite commonly treat *Menodora* and *Jasminum* fruits as berries, which is caused by incorrect interpretation of the nature of fleshy tissues fruits. We showed that *Menodora* fruits develop from upper dimerous syncarpous gynoecium, but extercarpellary elements don't participate in fruit formation. The pericarp of *Menodora* is clearly differentiated into exo-, meso- and endocarp and consists of no more than 15 cell layers. Earlier the pericarp parenchymal tissues were confused with massive sarcotesta, which is 5 and more times thicker than pericarp. Exocarp consists of single-layer epidermis of mainly flattened thin-walled cells. Heterocellular mesocarp is formed mainly by parenchymal cells, but in dehiscent area cells with slightly thickened walls prevail. As the heterocellular parenchymal tissues of the mesocarp dry the mechanical stress increases and causes fruits dehiscence. Exocarp is presented by one-layered epidermis. Mesocarp is formed by parenchymal cells, in the place of dehiscence cells with insignificant incrassation of cellular walls prevail. Endocarp as well as exocarp is formed by one-layered epidermis. All *Menodora* species fruit structure we studied exhibit single-layered parenchymal endocarp. This feature is characteristic for the *Oleaceae* family together with the important systematic feature such as upper dimerous syncarpous gynoecium. Based on the data we obtained the morphogenetic fruit type of *Menodora* is defined as capsules of *Galanthus*-type that can transform into nuts of *Physena*-type as they lose the dehiscence mechanism. Bringing carpological features into consideration we refined the systematic position of the *Menodora* genus, discussed its phylogenetic relationships. From this we conclude that the evolutionary line of *Menodora* and *Jasminum* is quite separate and developed. This is also confirmed by the data of comparative morphology, karyology, and nucleotide sequences. Therefore we suggest considering *Menodora* and *Jasminum* as belonging to *Jasminoideae* subfamily.

**Key words:** pericarp; morphogenesis of fruits; *Menodora*.

Received February 15, 2011