

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**Карпунина Полина Владимировна**

**СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И  
ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА В КРИТИЧЕСКИХ ГРУППАХ  
ПОРЯДКА APiales**

Специальность 1.5.9 – ботаника

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н., чл.-корр. РАН  
Д. Д. Соколов

Москва, 2023

## Оглавление

<i>Введение</i> .....	4
<i>Глава 1. Обзор литературы</i> .....	21
1.1. Общие закономерности строения гинецея покрытосеменных растений.....	21
1.2. Явление мономерии и псевдомономерии гинецея .....	28
1.3. Представители порядка Ariales, имеющие гинецей с одной фертильной семяпочкой.....	39
1.4. Морфология и систематика представителей рода <i>Pennantia</i> (Pennantiaceae) .....	44
1.5. Морфология и систематика представителей рода <i>Griselinia</i> (Griselinaceae).....	47
1.6. Морфология и систематика представителей рода <i>Melanophylla</i> (Torricelliaceae) .....	49
1.7. Морфология и систематика некоторых представителей рода <i>Polyscias</i> (Araliaceae) .....	51
<i>Глава 2. Материалы и методы</i> .....	55
<i>Глава 3. Результаты</i> .....	68
3.1. <i>Pennantia corymbosa</i> (Pennantiaceae) .....	68
3.1.1. Морфология соцветий.....	68
3.1.2. Морфология цветка.....	69
3.1.3. Развитие цветка.....	72
3.1.4. Васкулатура цветка.....	76
3.2. <i>Melanophylla</i> (Torricelliaceae) .....	99
3.2.1. Морфология соцветия .....	99
3.2.2. Морфология цветка.....	99
3.2.3. Развитие цветка.....	102
3.2.4. Васкулатура цветка.....	103
3.3. <i>Griselinia littoralis</i> (Griselinaceae) .....	120
3.3.1. Морфология соцветия.....	120
3.3.2. Морфология функционально женского цветка .....	120
3.3.3. Развитие функционально женского цветка .....	125
3.3.4. Васкулатура функционально женского цветка .....	126
3.4. <i>Polyscias diversifolia</i> (Araliaceae) .....	158
3.4.1. Строение цветка и плода.....	158
3.4.2. Развитие цветка.....	160
3.4.3. Васкулатура цветка.....	160
3.5. <i>Polyscias cf. schultzei</i> (Araliaceae) .....	171
3.5.1. Строение цветка и плода.....	171
3.5.2. Развитие цветка.....	172
3.5.3. Васкулатура цветка.....	173
3.6. Анатомическое строение плода <i>Polyscias schultzei</i> .....	180
3.7. <i>Polyscias compacta</i> (Araliaceae) .....	183

3.7.1. Строение цветка и плода.....	183
3.7.2. Развитие цветка.....	184
3.7.3. Васкулатура цветка.....	185
3.8. <i>Polyscias australiana</i> (Araliaceae).....	194
3.8.1. Морфология цветка.....	194
3.8.2. Васкулатура цветка.....	194
3.9. Морфология цветка <i>Polyscias aubrevillei</i> (Araliaceae).....	198
3.10. Морфология цветка <i>Polyscias andraerum</i> (Araliaceae).....	204
3.11. Морфология и развитие цветка <i>Polyscias schatzii</i> (Araliaceae).....	212
3.12. Морфология цветка <i>Polyscias duplicata</i> (Araliaceae).....	218
3.13. Молекулярно-филогенетическое исследование рода <i>Polyscias</i> .....	220
<b>Глава 4. Обсуждение результатов</b> .....	<b>223</b>
4.1. Сравнение структуры соцветий Pennantiaceae, Torricelliaceae, Griselinaceae и Araliaceae ( <i>Polyscias</i> ).....	223
4.2. Особенности морфологии цветоножки у представителей Apiales.....	225
4.3. Обоснование интерпретации одногнездных гинецеев <i>Polyscias</i> (Araliaceae) как истинно мономерных.....	229
4.4. Особенности строения мономерного гинецея <i>Polyscias</i> .....	233
4.5. Гинецей из одного плодолистика появлялся в эволюции <i>Polyscias sensu lato</i> как минимум четыре раза.....	237
4.6. Варьирование плана строения цветка у представителей рода <i>Polyscias sensu lato</i> .....	239
4.7. Интерпретация структуры гинецея у <i>Pennantia corymbosa</i> (Pennantiaceae).....	242
4.8. Особенности псевдомономерного гинецея у <i>Pennantia corymbosa</i> (Pennantiaceae).....	247
4.9. Интерпретация структуры гинецея у <i>Griselinia littoralis</i> (Griselinaceae).....	249
4.10. Особенности псевдомономерного гинецея у <i>Griselinia littoralis</i> (Griselinaceae).....	253
4.11. Особенности организации цветка <i>Melanophylla</i> .....	254
4.12. Особенности псевдомономерного гинецея <i>Melanophylla</i> (Torricelliaceae).....	261
4.13. Разнообразие вариантов строения гинецеев с одной фертильной семязпочкой в порядке Apiales.....	263
<b>Заключение</b> .....	<b>267</b>
<b>Выводы</b> .....	<b>271</b>
<b>Список литературы</b> .....	<b>272</b>

## Введение

### *Актуальность темы исследования и степень ее разработанности*

Одним из актуальных вопросов ботаники является изучение эволюционных преобразований структуры цветка (например, Endress, 2011; Sauquet et al., 2017; Sokoloff et al., 2018a). Цветок – ключевое эволюционное приобретение покрытосеменных растений, быстрая диверсификация которых в меловом периоде изменила облик нашей планеты. Становление современного разнообразия покрытосеменных напрямую связано с эволюцией признаков строения цветка. Наиболее сложно организованной частью цветка можно считать гинецей, состоящий из плодолистиков, содержащих семязачатки (Endress, 2011). Сложность изучения эволюции гинецея определяется уже его загадочным происхождением: все гипотезы о возникновении и возможных гомологиях плодолистика покрытосеменных основаны на косвенных данных и предположениях (Соколов, Тимонин, 2007; Doyle, 2008; Becker, 2020). Взаимное положение, число и организация плодолистиков в разных группах покрытосеменных различны. При наличии нескольких плодолистиков они могут быть свободными или срастаться друг с другом. Такое срастание может быть конгенитальным или постгенитальным. Конгенитальное срастание принципиально невозможно наблюдать как процесс в ходе индивидуального развития организма, а вывод о его наличии можно сделать только с использованием сравнительного метода (Verbeke, 1992; Sokoloff et al., 2018b; Phillips et al., 2020). Мы будем придерживаться системы терминов, в рамках которой все гинецеи с конгенитальным срастанием между плодолистиками рассматриваются как синкарпные (например, Endress, 1982; Тимонин и др., 2009). Такая трактовка синкарпного гинецея близка к ценокарпному гинецею в понимании А.Л. Тахтаджяна (1966), однако в понятие «ценокарпия» у А.Л. Тахтаджяна также включаются случаи с постгенитальным объединением плодолистиков. Термин «апокарпия» мы используем для гинецеев без конгенитального срастания между плодолистиками (Endress, 1982; Тимонин и др., 2009). Установление числа плодолистиков в синкарпном гинецее может

вызывать затруднения, связанные с отсутствием видимых границ между ними. Одним из самых сложных вопросов в этой связи является морфологическая интерпретация гинецеев с единственной плацентой как мономерных либо псевдомономерных (например, Baumann-Bodenheim, 1955; Кедров, 1969; Philipson, 1985; Stauffer, Endress, 2003; Sokoloff et al., 2013). Мономерный гинецей состоит из одного-единственного плодолистика, а в псевдомономерном гинецее наряду с фертильным плодолистиком (иногда двумя, имеющими одну общую плаценту, например: González, Rudall, 2010) присутствуют следы в различной степени редуцированных стерильных плодолистиков (или плодолистика). Таким образом, псевдомономерный гинецей представляет собой частный случай гинецея с диморфизмом плодолистиков.

Редукция стерильных плодолистиков в псевдомономерном гинецее чаще всего рассматривается как постепенный процесс, поэтому при крайней форме такой редукции его сложно отличить от истинно мономерного (Philipson, 1985). Мономерия чаще рассматривается как результат уменьшения числа плодолистиков в полимерном апокарпном гинецее до одного (Кедров, 1969; Тахтаджян, 1980; Endress, Doyle, 2009).

Вопрос о том, мог ли в результате варьирования числа плодолистиков без каких-либо промежуточных стадий из синкарпного гинецея возникнуть гинецей с одним-единственным плодолистиком, остается спорным (Кедров, 1969; Волгин, 1986; Remizowa et al., 2010; Соколов и др. 2017). Некоторые авторы считали, что подобный переход синкарпного гинецея с несколькими плодолистиками к истинно мономерному гинецею из единственного плодолистика невозможен (например, Eyde, 1975; Endress, 2011). По мнению Г.Б. Кедрова (1969), если в гинецее из двух или более сросшихся плодолистиков редукция стерильных плодолистиков заходит далеко, возникший гинецей следует считать псевдомономерным. В случае полной редукции следов стерильных плодолистиков возникшую структуру, по

мнению Г.Б. Кедрова, можно считать мономерно-ценокарпным гинецеом, который является вариантом псевдомономерного.

Тем не менее, существуют примеры истинно мономерных гинецеов, возникших на базе синкарпного гинецея. Например, С.А. Волгин (1986) в работе, посвященной *Trichostigma peruvianum* H.Walter (Petiveriaceae, Caryophyllales), на основании данных о строении гинецея и сравнения с родственными группами делает вывод, что гинецей этого вида развился путем резкого сокращения числа плодолистиков до одного в синкарпном гинецее, который является исходным для порядка Caryophyllales.

Таким образом, гинецеи с одной плацентой в различных группах покрытосеменных могут быть внешне схожи, но в то же время обладать важными различиями в особенностях анатомического строения и развития, которые представляют таксономический и эволюционный интерес. Выявление псевдомономерной природы гинецея не всегда представляет собой тривиальную задачу. Если стерильный плодолистик сильно редуцирован и при этом конгенитально прирос к фертильному, его обнаружение требует глубокого и взвешенного использования сравнительного метода в филогенетическом контексте.

В то время как для большинства крупных групп высших двудольных и однодольных характерен стабильный план строения цветка и, в частности, гинецея, в некоторых порядках произошел вторичный возврат к большому разнообразию планов строения (Ronse De Craene, 1994, 2016; Endress, 2010; Remizowa et al., 2010). Одним из примеров такой группы является порядок Apiales, который относится к группе астерид – одной из крупных клад высших двудольных. Для астерид характерен ряд апоморфных тенденций: в целом относительно бóльшая стабильность плана строения цветка, чем в другой крупной кладе высших двудольных (розиды), наличие унитегмальных и тенуинуцеллятных семяпочек и спайнолепестного венчика (Endress, 2001, 2010). Традиционно структуре цветка отводилась важная роль в систематике и филогенетике Apiales (например, Тахтаджян, 1966; Philipson, 1967, 1970;

Cronquist, 1988; Грушвицкий, 1981; Грушвицкий, Скворцова, 1985). Тем не менее, конкретные сценарии эволюции цветка *Ariales* и набор исходных для порядка особенностей его строения не были определены (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Takhtajan, 1997; Schlessman et al., 1990, 2010; Lowry et al., 2001), так как объем порядка был существенно меньшим до появления молекулярных данных. R.H. Eyde и C.C. Tseng (1971) предполагали, что предок *Araliaceae* имел умеренно полимерный цветок, и далее в пределах семейства реализовывались два эволюционных пути: большая часть таксонов приобрела пентамерные цветки, в то время как в некоторых группах имела место дополнительная полимеризация цветка. При этом авторы не выделяют конкретных признаков общего предка *Araliaceae* и *Apiaceae*, близкое родство которых уже было установлено на тот момент. По мнению M.A. Schlessman et al. (1990) для общего предка *Araliaceae* и *Apiaceae* была характерна андромоноэция, однако в работе M.A. Schlessman et al. (2010) исходной для порядка *Ariales* предложено считать двудомность на основании строения цветков представителей базальной грады порядка. Однако в этой работе указывается, что для всех представителей базальной грады характерна именно двудомность, что не совсем верно (см. далее). В работе P.P. Lowry et al. (2001) предложено считать димерный гинецей исходным для *Ariales*, однако на тот момент в порядок еще не включали ряд важных семейств, которые по современным данным занимают в нем базальное положение. Еще одной сложностью на пути выявления исходного типа цветка в порядке является то, что, несмотря на интенсивные исследования цветков *Ariales*, для многих таксонов, в том числе для представителей семейств базальной грады порядка все еще отсутствуют данные по развитию, анатомическому строению и, в частности, васкулатуре цветка.

По современным представлениям, в порядок *Ariales* входит семь семейств (APG IV, 2016), среди которых можно выделить крупную кладу из четырех семейств (*Apiaceae*, *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Pittosporaceae*, суммарно более 6000 видов) и три небольших семейства (*Pennantiaceae*,

Toricelliaceae и Griselinaceae, суммарно 22 вида), образующих базальную граду (Kårehed, 2001, 2003; Tank, Donoghue, 2010; Beaulieu et al., 2013; Nicolas, Plunkett, 2014; Dillon, 2018; Lowry, Plunkett, 2018; Plunkett et al., 2018a,b,c; Potgieter, 2018; Lowry et al., 2019; Maurin, 2020; Zhang et al., 2020). Представители крупнейших семейств порядка, Apiaceae (Umbelliferae) и Araliaceae, распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, и включают большое число важных для человека видов. Семейства базальной грады (Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae) имеют намного более узкие ареалы (например, Nicolas, Plunkett, 2014). Несмотря на плодотворную работу нескольких поколений специалистов, разнообразие крупных семейств порядка еще далеко от полного описания на видовом, а отчасти и на родовом уровне (например, Frodin et al., 2010; Pimenov et al., 2011; Lowry et al., 2020).

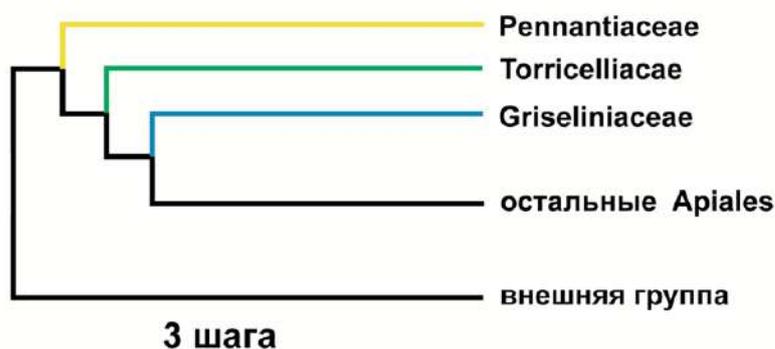


**Рисунок 1.** Семейства порядка Apiales и их родственные связи (Tank, Donoghue, 2010; Flowering Plants. Eudicots: Apiales..., 2018).

Абсолютное большинство представителей порядка Apiales обладают актиноморфными тетрациклическими пентамерными цветками с синкарпным гинецеем и нижней или полунижней завязью, каждый плодолистик содержит одну фертильную семяпочку. Однако некоторые представители порядка отклоняются от данного плана строения. Встречаются как представители с верхней завязью (Pennantiaceae, Pittosporaceae), так и с нижней или полунижней (Apiaceae, Araliaceae, Myodocarpaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae). Крайне велико разнообразие меризма гинецея: есть виды с высокополимерным гинецеем (например, Sokoloff et al., 2007; Нуралиев и др., 2017) и те, у кого в завязи присутствует единственное фертильное гнездо с одной фертильной семяпочкой. Последний вариант строения характерен для



Эта гипотеза не укладывается в традиционные (хотя и редко формулируемые в явном виде) представления о необратимости перехода к псевдомономерии в эволюции покрытосеменных. Исходя из этого, критически важным является изучение представителей базальной грады *Apiales* для выявления возможных гомологий и аналогий в строении цветка и, в частности, гинецея. В случае значимых отличий в строении гинецея базальной грады можно будет предположить независимое возникновение псевдомомерии в каждом из трех семейств (Рис. 3).



**Рисунок 3. Сценарий эволюции гинецея в порядке *Apiales* с независимым возникновением псевдомономерного гинецея в семействах базальной грады *Apiales*.** В рамках этого сценария гинецей без диморфизма плодолистиков, характерный для большинства современных видов *Apiales*, унаследован от ближайшего общего предка порядка. Если предполагать, что внешняя группа исходно не имела псевдомомерии, то этот сценарий включает три события и не является оптимальным в рамках метода максимальной экономии. Желтым, зеленым и голубым обозначены разные случаи возникновения псевдомономерного гинецея, черным обозначен гинецей без стерильных плодолистиков.

Семейство *Pennantiaceae* включает один род, распространенный на востоке Австралии и в Новой Зеландии. До появления молекулярных данных *Pennantia* J.R.Forst. et G.Forst. никогда не сближали с основными семействами порядка – *Apiaceae*, *Araliaceae* и *Pittosporaceae* (Kårehed, 2001). Его относили к семейству *Icacinaeae* s.l., которое по молекулярно-филогенетическим данным оказалось полифилетическим (Kårehed, 2001; Bremer et al., 2002; Lens et al., 2008). Молекулярно-филогенетические данные указывают на сестринское положение *Pennantiaceae* по отношению к кладе, включающей все остальные семейства *Apiales* (Kårehed, 2001, 2003; Nicolas, Plunkett, 2014). В литературе гинецей представителей этого рода описывается как имеющий одно крупное фертильное гнездо со следами присутствия трех плодолистиков в виде трех

рылец (Gardner, Lange, 2002; Kårehed, 2003; Potgieter, 2018), но данные о следах стерильных плодолистиков в области завязи противоречивы, что не дает уверенно установить структуру гинецея без дополнительного анализа.

В семейство Torricelliaceae входят три рода: *Aralidium*, *Melanophylla* и *Toricellia* (Plunkett et al., 2004b, APG IV, 2016; Plunkett et al. 2018c). Единственный вид рода *Aralidium* Miq. – *A. pinnatifidum* (Jungb. et de Vriese) Miq. распространён в Южном Таиланде, Сингапуре, на Малайском полуострове, Суматре и Борнео (Philipson, Stone, 1980), *Toricellia* DC. включает два вида, произрастающих в Юго-Восточной Азии, включая Бутан, Китай, северную Индию, Непал (Xiang, Boufford, 2005); род *Melanophylla* Baker включает 8 видов, эндемичных для Мадагаскара (Schatz et al. 1998; Lowry et al., 2019). Для всех представителей Torricelliaceae характерно наличие трех гнезд в завязи, лишь в одном из которых присутствует единственная фертильная семяпочка, свисающая в полость гнезда (Keraudren, 1958a,b; Philipson, Stone, 1980; Manchester, 2017; Plunkett et al. 2018c). До наших работ данные по структуре и морфогенезу цветка Torricelliaceae были фрагментарными, а данные по ориентации фертильного гнезда были получены при изучении плодов и несколько различаются в разных работах (Тахтаджян, 1970; Keraudren 1958a,b; Yembaturova, Konstantinova, 2013).

Семейство Griseliniaceae включает один род и семь видов, произрастающих в Новой Зеландии и Южной Америке. Как и *Melanophylla*, некоторые исследователи относили *Griselinia* G.Forst. к Cornaceae (Taubert, 1892). В работе W. Wangerin (1910) *Griselinia* и *Melanophylla* даже были объединены в одну трибу в пределах семейства Cornaceae. В более поздних работах *Griselinia* относили к отдельному порядку Griselinales (Takhtajan, 1997). Современное положение в порядке Apiales семейство Griseliniaceae получило уже на основании молекулярных данных (Plunkett, 2001). Детальные данные о морфологии, развитии и анатомии цветка в литературе отсутствуют, а данные по строению гинецея противоречивы (Horne, 1914; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Takhtajan, 2009; Dillon, 2018).

Данные, полученные в рамках этого исследования, должны позволить установить, есть ли принципиальные различия в структуре псевдомономерного гинецея в семействах базальной грады порядка *Apiales*, позволяющие говорить о неоднократном возникновении псевдомомерии в этом порядке. Кроме того, наша работа должна пролить свет на вопрос о морфологической природе одногнездных гинецеев в семействе *Araliaceae*. Для представителей этого семейства характерно большое разнообразие меризма цветка, среди которого встречаются и представители с одним гнездом завязи и одной фертильной семяпочкой (например, Plunkett et al., 2018b). Морфологическая интерпретация одногнездных гинецеев *Araliaceae* неодинакова в разных литературных источниках (Baumann-Bodenheim, 1955; Philipson 1967, 1970, 1985). Несмотря на обилие разнообразных интерпретаций, развитие одногнездных гинецеев *Araliaceae* никогда специально не изучалось, также недостаточно подробно изучено их анатомическое строение.

## ***Цели и задачи***

**Цель и задачи исследования.** Целью работы стало детальное изучение цветков, имеющих гинецей с единственной фертильной семязпочкой, у представителей семейства Araliaceae и базальной грады порядка Apiales и уточнение путей эволюции гинецея в порядке.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить морфологическое и анатомическое строение, а также развитие цветка у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae), *Griselinia littoralis* (Griselinaceae) и двух видов рода *Melanophylla* (Torricelliaceae).
2. Провести комплексное сравнительное изучение цветков с различными вариантами строения гинецея у представителей рода *Polyscias* s.l. (Araliaceae) и интерпретировать результаты в контексте молекулярно-филогенетических данных.
3. Обобщить данные о разнообразии мономерных и псевдомономерных гинецеев в порядке Apiales.

## ***Научная новизна***

Впервые проведено детальное сравнительное изучение одногнездных гинецеев в порядке Apiales. Были получены новые данные о морфолого-анатомическом строении цветка для ряда представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) и семейств базальной грады Apiales: Pennantiaceae, Griselinaceae, Torricelliaceae. Для изученных в работе представителей семейства Araliaceae и представителей базальной грады Apiales впервые получены данные о развитии цветка, документированные с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Полученные данные позволили впервые сделать вывод о том, что псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae имеют одинаковый общий план строения гинецея, с семязпочкой, прикрепленной в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-

морфологических особенностей не дает доказательств независимого возникновения псевдомономерии в каждом из семейств базальной грады, а наоборот выявляет множество общих признаков. Показано, что у всех изученных представителей базальной грады *Apiales* фертильный плодолистик расположен на радиусе одного из лепестков.

В рамках данной работы впервые было показано, что фертильный плодолистик *Melanophylla* расположен в трансверзальном положении относительно кроющего листа (а не медианном, как считалось ранее) и может быть справа или слева от него, что всегда скоррелировано с типом симметрии венчика и андрцея и в конечном итоге определяется относительным временем заложения левой и правой брактеолы. Впервые показано, что венчик *Melanophylla* имеет скрученное почкосложение. Ранее среди астерид скрученный венчик был отмечен только для группы ламиид, а случай *Melanophylla* стал первым для кампанулид (второй крупной клады в составе астерид). Важным отличием *Melanophylla* от ламиид является непостоянное направление скрученности венчика.

Полученные в работе данные позволяют сделать вывод об истинно мономерной природе одногнездных гинецеев *Polyscias* (*Araliaceae*). С привлечением оригинальных молекулярно-филогенетических данных впервые показано, что мономерные гинецеи возникали в пределах *Polyscias* как минимум четыре раза. Впервые показано, что представители *Polyscias* независимо от числа плодолистиков характеризуются непостоянной ориентацией гинецея относительно других органов цветка и кроющего листа. Для цветков с разным числом плодолистиков в составе гинецея отмечено варьирование меризма всех кругов цветка.

## *Теоретическая и практическая значимость работы*

Полученные данные имеют важное значение для понимания эволюции порядка Apiales и покрытосеменных в целом и могут быть использованы в учебных курсах по морфологии, эволюции и биологии развития растений. Выводы данной работы вскрывают конвергентное сходство одногнездных гинецеев семейства Agaliaceae (род *Polyscias*) и ряда других семейств Apiales и подчеркивают важность всестороннего анализа внешне сходных дефинитивных структур цветка с целью выявления гомологий. Существенно уточненные сведения об анатомическом строении репродуктивных органов ключевых в эволюционном отношении представителей порядка Apiales будут полезны для интерпретации палеоботанического материала.

Методы анализа и сравнения псевдомономерных гинецеев, использованные в данной работе, могут быть применены в других группах покрытосеменных, например, в близком к Apiales порядке Dipsacales, где тримерные гинецеи с одним гнездом завязи и одной фертильной семяпочкой встречаются у разных представителей, а вопрос об их морфологической природе остается открытым. Разработаны подходы к количественному анализу варьирования размеров органов цветка на ранних стадиях развития, которые могут быть использованы при изучении других групп растений.

Результаты работы нашли отражение в обработке порядка Apiales для важной сводки «The families and genera of vascular plants» (Kadereit, Bittrich, 2018) и монографии L. P. Ronse De Craene «Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution», посвященной разнообразию планов строения цветка покрытосеменных (Ronse De Craene, 2022), обсуждаются в работах отечественных и зарубежных авторов (например, Aliscioni et al., 2019; Fomichev et al., 2019; Bachelier, Fay, 2020; Tölke et al., 2021; Basso-Alves, Teixeira, 2022; Ronse De Craene, 2022; Severova et al., 2022; Xie et al., 2022).

В рамках данной работы в ходе экспедиции на Мадагаскар был собран материал по малоизученным видам, переданный в гербарии Биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова (MW) и Национального музея естественной истории в Париже (P).

### ***Методология и методы исследования***

Основным методом работы был сравнительно-морфологический. Для выполнения работы были использован комплекс дополняющих друг друга методик. Всего в работе было изучено двенадцать представителей порядка *Apiales*. Из семейства *Araliaceae* изучены восемь представителей рода *Polyscias*, типовой вид из монотипного семейства *Pennantiaceae*, один вид из монотипного семейства *Griselinaceae* и два вида *Melanophylla* из семейства *Toricellaceae*.

Часть материала для данной работы была любезно предоставлена Алексеем Асафьевичем Оскольским (Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Россия) и Керри Форд (Allan Herbarium, New Zealand), материал по роду *Melanophylla* и некоторым видам *Polyscias* был собран автором совместно с коллегами во время экспедиции на Мадагаскар в 2015 г., также в работе был использован материал из гербариев Национального музея естественной истории в Париже (P) и Ботанического института имени В.Л. Комарова Российской академии наук (LE).

Изучение микроморфологии и развития цветка проводили при помощи сканирующей электронной микроскопии в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Анатомическое строение репродуктивных органов изучали с помощью световой микроскопии после изготовления серийных поперечных и продольных микротомных срезов.

При изучении развития цветка *Pennantia corymbosa* мы имели возможность получить и обработать количественные данные по характеру варьирования относительных размеров зачатков органов разного типа.

Филогенетическое положение почти всех изученных в работе объектов надежно установлено с использованием молекулярных данных в ходе более ранних исследований порядка Apiales (Plunkett, 2001; Kårehed, 2003; Plunkett et al., 2004b; Lowry, Plunkett, 2010). Эти данные были важны для обсуждения наших результатов. Однако имевшиеся в литературе данные по филогенетике рода *Polyscias* содержали некоторые существенные для нас пробелы, в том числе – в отношении предположительно нового для науки таксона, который был детально изучен нами в морфолого-анатомическом отношении. Для восполнения этих пробелов были получены оригинальные молекулярно-филогенетические данные по трем ДНК-маркерам: пластидному участку trnL-trnF и ядерным участкам ITS и ETS. Реконструкцию филогенетических деревьев проводили с учетом опубликованных ранее сиквенсов методом Байеса и методом максимальной экономии.

### ***Положения, выносимые на защиту***

1. Псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей семейств Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae имеют общий план строения, включающий прикрепление семяпочек в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-морфологических особенностей не дает доказательств независимого возникновения псевдомомерии в каждом из семейств базальной грады.
2. Одногнездные гинецеи изученных представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) являются истинно мономерными, возникшими при резком уменьшении меризма в синкарпном гинецее. Мономерный гинецей возникал не менее четырех раз в пределах рода *Polyscias*.

### ***Степень достоверности и апробация результатов***

Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием соискателя. Результаты были получены с использованием современных методов ботаники. По теме диссертации опубликовано четыре статьи в международных журналах (в том числе 3 – в высокорейтинговых), глава в коллективной монографии, а также десять тезисов докладов по теме диссертации. Статьи были опубликованы в рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ изданиях по специальности 1.5.9. – Ботаника:

- 1) **Karpunina P.V.**, Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Lowry P.P., Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Sokoloff D.D. Gradual vs. abrupt reduction of carpels in syncarpous gynoecia: A case study from *Polyscias* subg. *Arthrophyllum* (Araliaceae: Apiales) // American Journal of Botany. – 2016. – Vol. 103, N 12. – P. 2028-2057.
- 2) Sokoloff D.D., **Karpunina P.V.**, Nuraliev M.S., Oskolski A.A. Flower structure and development in *Melanophylla* (Torricelliaceae: Apiales): lability in direction of corolla contortion and orientation of pseudomonomerous gynoecium in a campanulid eudicot // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2018. – Vol. 187, N 2. – P. 247-271.

3) **Karpunina P.V.**, Ford K.A., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. Flower structure and development in Pennantiaceae: uncovering diversity of pseudomonomerous gynoecia in the basal grade of the order Apiales // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2021. – Vol. 198. N 2. P. 131-164.

4) Nuraliev, M.S., Sokoloff, D.D., **Karpunina, P.V.**, Oskolski, A.A. Patterns of diversity of floral symmetry in angiosperms: a case study of the order Apiales //Symmetry. – 2019. – Vol. 11, N 4. – P. 473.

Глава в коллективной монографии:

5) **Karpunina P.V.**, Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D. Transference of positional information from bracteoles and sepals to petals in species with labile handedness of contort corolla: mechanical forces or prepatterning? //Asymmetry in Plants / ed.: B. Bahadur et al. Boca Raton: CRC Press, 2019. – P. 285-300.

Результаты, вошедшие в диссертационную работу, были доложены автором на семи конференциях: XIII Московском совещании по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера (Москва, 2–6 февраля 2015)»; V международной Школе для молодых ученых, посвященной памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной (Санкт-Петербург, 9–14 октября 2016); Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2016» (Москва, 11–15 апреля 2016); IX Apiales Symposium (Guangzhou, 31 July – 2 August 2017); XIX International Botanical Congress (Shenzhen, 23–29 July 2017); International Symposium dedicated to the 90<sup>th</sup> anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova (Москва, 16–22 сентября 2019); V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022).

### ***Структура и объем диссертации***

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы. Список литературы включает 278 работ (из них 27 на русском и 251 на иностранных языках). Общий объем диссертации – 300 страниц. Диссертация включает 106 иллюстраций и 8 таблиц.

## *Благодарности*

Я глубоко благодарна своему научному руководителю Д.Д. Соколову за всестороннюю поддержку, ценные комментарии и советы на всем протяжении работы. А.А. Оскольскому и М.С. Нуралиеву за помощь в интерпретации результатов и помощь в организации и проведении экспедиции на Мадагаскар, К. Ford и G.M. Plunkett за предоставленный материал, P.P. Lowry II за помощь в организации экспедиции, обсуждение результатов исследования и помощь в работе в гербарии Национального музея Парижа, S. Nadot за помощь в работе с молекулярными методами и поддержку во время подготовки диссертации, А.С. Беэру и А.Г. Платоновой за помощь и советы по изготовлению срезов и световой микроскопии, К.М. Вальехо-Роман, Т.Х. Самигуллину, Г.В. Дегтяревой и Е. И. Терентьевой за помощь в работе с молекулярными методами, М.Г. Пименову, А.И. Константиновой и Е.Ю. Ембатуровой за полезное обсуждение полученных результатов и ценные советы на разных этапах подготовки работы, Ю.О. Копылову-Гуськову за помощь со статистикой и всем сотрудникам кафедры высших растений за знания и поддержку полученные в годы обучения и работы на кафедре.

Я очень благодарна А.Г. Богданову, С.В. Полевой, Г.Н. Давидовичу, В.С. Рылеевой и М.М. Широян за помощь в работе в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1. Общие закономерности строения гинецея покрытосеменных растений

Одна из важнейших особенностей покрытосеменных растений – наличие гинецея, структурными единицами которого являются плодолистики, содержащие семязпочки (Тахтаджян, 1964; Endress, 2011). Выделяют несколько морфологических типов плодолистиков (Troll, 1932; Bailey, Swamy, 1951; Endress, 2011): кондупликатный, полностью асцидиатный и сочетающий в себе признаки полностью асцидиатного (в основании) и пликатного (в своей верхней части). Кондупликатный плодолистик закладывается в виде подковообразного валика, а затем в ходе развития выглядит как сложенная вдоль пластинка, края которой затем постгенитально срастаются между собой с образованием брюшного шва (Bailey, Swamy, 1951; Тахтаджян, 1980). Постгенитальное срастание представляет собой срастание поверхностей органов, которое можно непосредственно наблюдать в ходе индивидуального развития (Verbeke, 1992; Sokoloff et al., 2018b). Полностью асцидиатный плодолистик в начале развития имеет вид кольцевого зачатка, а в ходе дальнейшего роста принимает вид кувшина, лишённого брюшного шва (Troll, 1932; Takhtajan, 1991). У многих растений плодолистик сочетает в себе черты полностью асцидиатного и кондупликатного. В этом случае дистальную часть с брюшным швом называют пликатной, а нижнюю, лишённую брюшного шва, – асцидиатной (Волгин, Тихомиров, 1980; Weberling, 1989; Endress, 1994; Leins, Erbar, 2010). Такой плодолистик может закладываться в виде кольцевого примордия, у которого затем из-за сильного роста на спинной стороне отверстие становится вертикальным и затем постгенитально зарастает с образованием брюшного шва. Другой вариант заключается в том, что примордий такого плодолистика изначально имеет подковообразную форму, а затем ниже него в результате интеркалярного роста формируется мешковидная замкнутая часть (Тахтаджян, 1980). В литературе термин «асцидиатный плодолистик» используется как для плодолистиков, вообще не

имеющих брюшного шва, так и для плодолистиков, имеющих хорошо развитые пликатную и асцидиатную зону. Одни авторы считают примитивным асцидиатный плодолистик (Волгин, Тихомиров, 1980; Endress, Igersheim, 2000; Endress 2011), другие – кондупликатный (Bailey, Swamy, 1951; Имс, 1964; Тахтаджян, 1980; Cronquist, 1988).

Семяпочки в плодолистике или синкарпном (ценокарпном) гинецее расположены в завязи. Выделяют три варианта положения завязи (Тахтаджян, 1980; Endress, 2011; Тимонин и др., 2009):

- 1) Верхняя завязь расположена выше уровня прикрепления элементов андроцея и околоцветника (при наличии свободного от завязи гипантия, к которому прикрепляются элементы околоцветника и андроцея, завязь также верхняя) и при этом завязь не срастается с другими элементами цветка;
- 2) Нижняя завязь расположена ниже уровня прикрепления элементов андроцея и околоцветника, которые прикрепляются у ее вершины;
- 3) Полунижняя завязь расположена таким образом, что элементы андроцея и околоцветника отходят ниже ее верхушки, но выше основания.

На верхушке плодолистика располагается рыльце, между ним и завязью может находиться стилодий – удлиненная часть плодолистика, лишенная семяпочек (Тахтаджян, 1966). В ходе эволюции отдельные стилодии могут срастаться между собой с образованием столбика (Тахтаджян, 1966). Плодолистики в составе гинецея могут быть свободными или срастаться между собой. А. Л. Тахтаджян называл гинецей из свободных плодолистиков апокарпным, а из сросшихся – ценокарпным (Тахтаджян, 1980).

Более примитивным традиционно считается апокарпный гинецей, состоящий из свободных плодолистиков, расположенных по спирали (Тахтаджян 1966, 1980; Endress, Doyle, 2009; Endress, 2011). В работе H.Sauquet et al. (2017) был проведен анализ строения цветка у большого числа групп цветковых растений с использованием молекулярно-филогенетических данных, и в результате была получена теоретическая реконструкция предковой формы цветка. Согласно этой реконструкции, у предкового цветка

было более пяти свободных плодолистиков, расположенных по спирали, а органы околоцветника и андроеца были организованы в круги (Sauquet et al., 2017). В данной работе, однако, приводится лишь четыре современных вида, у которых андроецей и гинецей имеют разный филлотаксис. У этих видов спиральное расположение тычинок сочетается с циклическим расположением плодолистиков, примеры же цветков со спиральным гинецеем и циклическим андроецем среди современных покрытосеменных неизвестны (Sokoloff et al., 2018a). Возможно, у предкового цветка все органы были организованы в круги (Sokoloff et al., 2018a), хотя у некоторых сохранившихся до наших дней базальных цветковых, таких как *Amborella* Baill. и *Austrobaileya* C.T.White, плодолистки расположены по спирали. После проведения повторного анализа матрицы признаков Н. Sauquet et al. (2018) пришли к выводу, что филлотаксис андроеца и гинецея предкового цветка действительно, по всей вероятности, был одинаковым: либо циклическим, либо спиральным.

Плодолистки в гинецее могут срастаться как конгенитально, так и постгенитально. При конгенитальном срастании объединенные части с самого начала представляют собой единое целое, а сам процесс срастания невозможно наблюдать напрямую (Verbeke, 1992; Sokoloff et al., 2018b). При полном конгенитальном срастании невозможно увидеть свободные части сросшихся органов ни на одной стадии развития, а при неполном помимо исходно общего основания присутствуют также свободные части органов. Срастание плодолистиков в гинецее может быть и постгенитальным. Этот вариант многие авторы рассматривают как частный случай апокарпии (Leinfellner, 1950; Weberling, 1989; Endress, 2011). В частности, W. Leinfellner (1950) относил к апокарпным не только гинецеи со свободными плодолисточками, но и с постгенитально сросшимися. Логика этого подхода связана с тем, что степень выраженности постгенитального срастания очень разная у разных объектов. На практике невозможно провести ясную границу между постгенитальным срастанием и прилеганием плодолистиков друг к другу. Часто формирование зрелого гинецея происходит за счет обоих типов

срастания. Например, гинецей *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. и других представителей Brassicaceae является продуктом как конгенитального, так и постгенитального срастания (Boeke, 1971). Рассматривая гинецеи, в которых имеют место как конгенитально, так и постгенитально сросшиеся части, необходимо четко разделять срастание между разными плодолистиками и срастание между частями одного и того же плодолистика. Так, в примере с гинецеем крестоцветных срастание между двумя плодолистиками на всем его протяжении только конгенитальное и гинецей является синкарпным в понимании W. Leinfellner и его последователей. Постгенитальное срастание в гинецее крестоцветных связано с образованием так называемой ложной перегородки, которое не имеет отношения к срастанию между плодолистиками.

В классификации А.Л. Тахтаджяна (1964), выделяются три типа ценокарпных гинецеев: синкарпный (в его понимании этого термина), паракарпный и лизикарпный. Синкарпный гинецей характеризуется тем, что замкнутые плодолистки срастаются своими боковыми поверхностями, и каждый плодолистик формирует отдельное гнездо завязи. В паракарпном гинецее края плодолистиков раскрыты и срастаются между собой, формируя общее гнездо завязи, в таком гинецее плацентация постенная, а плаценты расположены вдоль линий срастания плодолистиков. Последний тип гинецея – лизикарпный – также обладает единственным гнездом завязи, но с центральной колончатой плацентацией. Отнесение гинецея из сросшихся плодолистиков к одному из этих трех типов может не отражать важных признаков строения гинецея, значимых для систематики и филогенетики (Волгин, Тихомиров, 1980).

Более полное отражение индивидуальных особенностей гинецея из сросшихся плодолистиков возможно при использовании терминологии, предложенной W. Leinfellner (1950), которая учитывает вертикальную зональность гинецея. В рамках этой терминологии все гинецеи из конгенитально сросшихся плодолистиков предложено называть

синкарпными. Таким образом, понятие «синкарпный гинецей» в понимании W. Leinfellner и А.Л. Тахтаджяна имеет разные значения, которые лишь частично перекрываются. В данной работе мы обозначаем гинецеи с конгенитальным срастанием плодолистиков как синкарпные, а без него – как апокарпные.

В синкарпном гинецее было предложено выделять несколько продольных зон (Leinfellner, 1950):

1. синасцидиатная – исходно в индивидуальном развитии многогнездная зона, в которой число гнезд равно числу плодолистиков. Эта зона образуется за счет конгенитального срастания асцидиатных частей плодолистиков;
2. симпликатная – исходно одногнездная зона, которую образуют конгенитально сросшиеся участки пликатных частей плодолистиков;
3. асимпликатная – самая верхняя зона синкарпного гинецея. Она представлена самыми верхними участками плодолистиков, которые не срастаются между собой. При этом брюшные края плодолистиков в этой области обычно зарастают с образованием брюшных швов. Это постгенитальное зарастание краев может проходить таким образом, что никакой полости (канала) плодолистика в области асимпликатной зоны ко времени цветения нет. Постгенитальное зарастание брюшных швов в многих растений происходит и в симпликатной зоне гинецея, которая в результате становится многогнездной или ко времени цветения оказывается совсем не имеющей каких-либо полостей.

Переход от асимпликатной зоны к симпликатной у некоторых растений происходит постепенно. Для этой области перехода W. Leinfellner предложил использовать отдельный термин «гемисимпликатная зона». В ней конгенитальное срастание между плодолистиками имеет место только на периферии гинецея.

В симпликатной зоне гинецея обычно располагается компитум – важное эволюционное приобретение покрытосеменных, возникшее в связи с переходом к гинецею из сросшихся плодолистиков (Endress, 1982, 2011).

Компитум – это место перераспределение пыльцевых трубок, проросших на разных рыльцах (Carr, Carr, 1961; Endress, 1982). Функция компитума заключается в обеспечении равного распределения пыльцевых трубок между плодолистиками в гинецее из сросшихся плодолистиков и предоставлении возможности для конкуренции между всеми пыльцевыми трубками (Endress, 1982; Endress, Igersheim, 2000; Endress, 2011). У большинства покрытосеменных растений проводниковая ткань, в которой идет рост пыльцевых трубок, возникает в области постгенитального зарастания брюшных швов плодолистиков (Endress, 2011).

В синкарпном гинецее могут присутствовать либо все зоны, описанные в работе W. Leinfellner (1950), либо только часть из них. Варианты возможных сочетаний этих зон описаны в работе С.А. Волгина и В.Н. Тихомирова (1980):

1. синасцидиатная + асимпликатная (например, *Tetragonia echinata* Aiton, Aizoaceae; *Nigella* L., Ranunculaceae; *Pereskia pititache* Karw. ex Labou., Sactaceae).
2. синасцидиатная + симпликатная (+гемисимпликатная) + асимпликатная – вероятно, один из наиболее широко распространенных типов. Характерен для многих семейств, в том числе для Ариaceae (Magin, 1977).
3. симпликатная + асимпликатная (например, Нурерасеae).
4. синасцидиатная + симпликатная.
5. только синасцидиатная.
6. только симпликатная (например, Violaceae).

Авторы указали четвёртый и пятый типы как теоретически возможные. Но на данный момент известен пример четвертого типа в семействе Myrtaceae (Volgin, Stepanova, 2006). Реальное существование гинецея пятого типа, казалось бы, сложно предположить, так как он исключает возможность формирования компитума эпидермальной природы – основного структурного преимущества синкарпии (Степанова, 2006). Тем не менее, именно такой гинецей описан для семейства кувшинковые (Endress, 2001; El at al., 2020).

При описании гинецея также важно отметить, какая (или какие) из его зон несет семяпочки (Волгин, Тихомиров, 1980). Если в плодолистике одна семяпочка, то часто она прикреплена к брюшной стороне на границе асцидиатной и пликатной зон – в поперечной зоне (Endress, 1994). Например, в порядке *Apiales* в двух крупнейших семействах порядка – *Apiaceae* и *Araliaceae* семяпочка прикрепляется в поперечной зоне и свисает в полость гнезда. Таким образом, у *Apiaceae* и *Araliaceae* именно синасцидитная зона обычно содержит семяпочки. В другом семействе этого порядка – *Pittosporaceae* – фертильными могут быть как симпликатная, так и синасцидиатная зоны. Например, у представителей *Pittosporum* Banks ex Gaertn. фертильна симпликатная зона (Narayana, Radhakrishnaiah, 1982; Zhou et al., 2005), а синасцидиатная зона фертильна у рода *Aurantiarpa* L.Cayzer, Crisp et I.Telford, представителей которого ранее также относили к *Pittosporum* (Cayzer et al., 2000).

## 1.2. Явление мономерии и псевдомономерии гинецея

Среди разных групп покрытосеменных число плодолистиков в гинецее может сильно варьировать. В то время как подсчет плодолистиков в апокарпном гинецее обычно не составляет трудности, в синкарпном гинецее возможен ряд сложностей. Одним из наиболее сложных и спорных вопросов в изучении эволюции цветка является практическое различие мономерного и псевдомономерного гинецея в разных таксонах. Под псевдомономерным традиционно понимали гинецей, возникший в результате крайней редукции числа плодолистиков в синкарпном гинецее (Кедров, 1969; Тахтаджян, 1964, 1991; Philipson, 1985; Endress, 2011). Редуцированные плодолистики синкарпного гинецея было предложено называть «плотными» (Saunders, 1925; Имс, 1964), так как часто на всем своем протяжении они лишены полости. Такие плодолистики зачастую можно идентифицировать лишь по проводящим пучкам. Важно отметить, что по мнению большинства авторов (не всегда сформулированному в явном виде), процесс редукции стерильных плодолистиков псевдомономерного гинецея является постепенным (например, Philipson, 1985). Следствием постепенной редукции является то, что псевдомономерный гинецей наряду с фертильным плодолистиком содержит следы в различной степени редуцированных стерильных плодолистиков (Baumann-Bodenheim, 1955; Кедров, 1969; Philipson, 1985; Ronse De Craene, 2002; Stauffer, Endress, 2003; Sokoloff et al., 2013; Соколов и др., 2017). Чаще всего к этому типу относят синкарпные гинецеи с единственным фертильным плодолистиком или иногда с единственной плацентой, общей для двух плодолистиков. Последний вариант, по данным F. González a. P. J. Rudall (2010), имеет место у *Metteniusa* H.Karst. (Metteniusaceae).

Г.Б. Кедров (1969) рассматривал псевдомономерию как результат процессов редукции в гинецее, состоящем из нескольких сросшихся плодолистиков (полимерно-ценокарпном гинецее, по терминологии этого автора). В таком гинецее остается один единственный фертильный

плодолистик, а стерильные в разной степени редуцированы. При этом Г.Б. Кедров подчеркивает тот факт, что срастание плодолистиков между собой является необходимым условием для перехода завязи в нижнее или полунижнее состояние. В тех случаях, когда плодолистики не срастаются, отсутствует и срастание с другими частями цветка, и завязь остается свободной. Таким образом, апокарпный гинецей всегда имеет верхнюю завязь и никогда нижнюю, а ценокарпный может иметь как нижнюю или полунижнюю, так и верхнюю завязь. Ценокарпный гинецей, в котором в ходе эволюции сохранился лишь один фертильный плодолистик и следы в разной степени редуцированных стерильных плодолистиков является псевдомономерным. Если в ходе эволюции следы редуцированных плодолистиков полностью исчезли, было предложено использовать термин мономерно-ценокарпный гинецей, являющийся, по мнению Г.Б. Кедрова, вариантом псевдомономерного.

Вопрос о том, мог ли без промежуточных стадий на базе синкарпии возникнуть мономерный гинецей, поднимается во многих работах (Кедров, 1969; Rudall, Bateman, 2006; Remizowa et al., 2010). Как уже упоминалось ранее, Г.Б. Кедров (1969) полагал, что мономерно-ценокарпный гинецей мог возникнуть только путем постепенной полной редукции стерильных плодолистиков в псевдомономерном гинецее. Более интересным является случай резкого изменения меризма гинецея, без промежуточных стадий. Г.Б. Кедров отмечает, что все растения с истинно мономерным гинецеем (мономерно-апокарпным) имеют верхнюю завязь. По мнению Г.Б. Кедрова, только в случае наличия верхней завязи можно считать гинецей истинно мономерным, а псевдомономерный гинецей может иметь как верхнюю, так и нижнюю завязь, что осложняет определения конкретного варианта в случае верхней завязи (Кедров, 1969). По мнению других авторов, можно не учитывать апокарпное или же синкарпное происхождение гинецея, а считать возможным происхождение мономерного гинецея и на базе синкарпного гинецея (например, Волгин, 1986; Соколов, 2015; Соколов и др., 2017).

Существование «ограничений» на возникновение нижней завязи в апокарпном гинецее во многом связано не с морфогенетическими запретами, а с существующим пониманием объема терминов «ценокарпия» и «апокарпия» (Соколов, 2015). Если отдельные плодолистики апокарпного гинецея оказываются погружены в цветоложе и срастаются с ним (хотя бы дорзальными частями), образуя нижнюю завязь, возникает единая структура, и такой гинецей уже считается ценокарпным, так как нельзя быть уверенным, что плодолистики срастаясь с цветоложем не срастаются между собой. Помимо этого, существуют морфогенетические запреты на существование полимерных апокарпных гинецеев, связанные не с терминологией, а с особенностями развития. Первый запрет – наличие нижней завязи в гинецее из единственного кондупликатного плодолистика, так как в этом случае исчезает брюшной шов. Брюшной шов имеет важное значение в определении позиции заложения семязачатков при маргинальной и производных от нее типах плацентации. Вторым запретом – запрет на радиальное срастание отдельных плодолистиков с тычинками или элементами околоцветника без срастания этих групп между собой, причины которого остаются менее ясными (Соколов, 2015). Важно отметить, что плодолистики в синкарпном гинецее могут закладываться в виде отдельных примордиев, а конгенитально сросшиеся участки появляются на более поздних стадиях развития гинецея. При таком способе закладывания нет никаких принципиальных запретов на варьирование числа плодолистиков в составе синкарпного гинецея и на их редукцию вплоть до одного (Соколов и др., 2017).

Хотя чаще псевдомономерия возникает в результате стерилизации всех плодолистиков, кроме одного в гинецее с конгенитальным срастанием между ними, в редких случаях псевдомономерный гинецей может развиваться на базе гинецея с постгенитальным срастанием плодолистиков. Такое строение гинецея можно встретить у некоторых пальм, например *Geonoma* Willd. (Uhl, Moore, 1971; Stauffer, Endress, 2003).

В отличие от псевдомономерного гинецея, мономерный состоит из одного-единственного плодолистика, так что его возникновение можно рассматривать как частный случай варьирования числа плодолистиков в гинецее (Кедров 1969; Takhtajan, 1991; Соколов и др., 2017). Он может возникнуть как из апокарпного (Takhtajan, 1991), так и на базе синкарпного гинецея при уменьшении числа плодолистиков в гинецее до одного без каких-либо переходных форм (без сохранения следов стерильных плодолистиков) (Волгин, 1986; Соколов, 2015; Соколов и др., 2017).

Псевдомономерный гинецей можно считать частным случаем гинецея со структурно-функциональным диморфизмом плодолистиков, проявляющегося в стерилизации и постепенной редукции всех плодолистиков, кроме одного (Соколов и др., 2017). В некоторых случаях такой диморфизм проявляется в наличии нескольких фертильных плодолистиков, сросшихся со стерильными. В работе P.K. Endress а. A. Rapini (2014) предложено интерпретировать гинецей *Emmotum* Ham. (Icacinaceae) как псевдотримерный с тремя фертильными плодолистиками на одной стороне и двумя редуцированными плодолистиками на другой стороне. Стерильные плодолистики в данном случае не имеют собственных гнезд и рылец, а доказательство их присутствия авторы видят в ассиметричном положении гнезд фертильных плодолистиков и особенностях васкулатуры. Интересным в этом отношении является и гинецей *Psilopeganum sinense* Hemsl. (Rutaceae). Для этого растения характерен синкарпный гинецей, который начинает развиваться как тетрамерный, но в зрелом цветке выглядит как димерный, в том числе имеет два рыльца и двугнездную в своей фертильной части завязь (Wei et al., 2011). При этом в гинецее отмечено четыре дорзальных и четыре вентральных пучка, а также в нижней трети завязи (несколько ниже плацент) каждое из гнезд раздваивается. Типичный тетрамерный гинецей характерен для близкого к *Psilopeganum* рода *Ruta* L.

Процесс редукции стерильных плодолистиков может идти разными путями, с сохранением разных следов редуцированных плодолистиков (Имс,

1964). Часто происходит редукция гнезд завязи стерильных плодolistиков, а число стилодиев и рылец при этом не изменяется (Magin, 1977, 1980).

Одним из способов выявления стерильных плодolistиков при их крайней редукции может стать анализ васкулатуры гинецея. При этом интерпретация только на основании числа проводящих пучков может быть ложной. Так, по мнению Н. Р. Linder (1992), подтверждением псевдомономерной природы гинецея *Hopkinsia* Fitzg. (Restionaceae) являются три проводящих пучка в завязи, указывающие на исходно тримерную природу гинецея. Однако в работе К. I. Fomichev et al. (2019) было показано, что три пучка гинецея в данном случае являются дорзальным и раздвоившимся в верхней части завязи вентральным пучками. В этой работе на основании совокупных данных морфологии и анатомии цветка делается вывод о мономерности гинецея.

Редукция рылец в псевдомономерных гинецеях может идти разными путями. В некоторых рыльце присутствует только у стерильного плодolistика (*Lagoecia* L., Apiaceae: Magin, 1980) или у нескольких стерильных плодolistиков (*Buchanania* Spreng., Anacardiaceae: Bachelier, Endress, 2009). В гинецее большинства злаков фертильный плодolistик формирует гнездо завязи и семяпочку, но лишен рыльца, а два стерильных плодolistика формируют рыльца (Kircher, 1986; Sokoloff et al., 2022b).

Иногда как фертильный, так и стерильный плодolistик (или плодolistики) имеют рыльце, но у стерильного плодolistика оно мельче. Такой диморфизм рылец встречается, например, в семействе Acanthaceae, подсемействе Thunbergioideae (Schönenberger, Endress, 1998). Для большинства представителей Acanthaceae характерен синкарпный гинецей из двух плодolistиков с двулопастным рыльцем (Schönenberger, Endress, 1998). У некоторых Acanthaceae наблюдается в разной степени выраженная редукция адаксиального плодolistика: так у *Thunbergia* Poit. гнездо адаксиального плодolistика немного меньше гнезда абаксиального, но оба плодolistика имеют фертильные семяпочки, а у *Mendoncia* Vell. ex Vand. фертильно только

абаксиальное гнездо, в то время как адаксиальное практически незаметно и содержит только рудиментарные семяпочки (Schönenberger, Endress, 1998; Borg, Schönenberger, 2011). У обоих родов абаксиальное рыльце крупнее и шире адаксиального (Schönenberger, Endress, 1998). Примечательно, что среди Acanthaceae у некоторых видов *Avicennia* L. диморфизм плодолистиков проявляется только в длине рылец (Borg, Schönenberger, 2011). В псевдомономерных гинееях Ulmaceae и Cannabaceae фертильный плодолистик превосходит по размеру стерильный, но оба плодолистика имеют рыльца (Leme et al., 2018, 2020, 2021). При этом у представителей Ulmaceae в зрелом цветке оба рыльца примерно одинакового размера, а у некоторых Cannabaceae (*Cannabis sativa* L.) рыльце фертильного плодолистика превосходит в размере рыльце стерильного (Leme et al., 2018, 2020, 2021).

Не всегда фертильный плодолистик в псевдомономерном гинеее превосходит в размере стерильные. Так, в гинеее *Tricomaria* Hook. et Arn. (Malpighiaceae) два стерильных плодолистика крупнее фертильного (Aliscioni et al., 2019). Обычно в гинеее *Tricomaria* каждый из трех плодолистиков имеет гнездо с семяпочкой, но семя формируется лишь в переднем плодолистике. При этом степень развития стилодия и рыльца у этого плодолистика варьирует от почти равной с таковыми у двух стерильных плодолистиков до почти полностью редуцированного, что является более распространенным вариантом. По мнению авторов, строение гинеея *Tricomaria* представляет собой промежуточный этап на пути к стабильному диморфизму плодолистиков и полному разделению их функции. Примечательно, что в Carolus-кладе Malpigiaceae, куда относится *Tricomaria*, явно заметна тенденция к диморфизму плодолистиков, но он может быть выражен по-разному. Например, у *Hiptage* Gaertn. все три плодолистика фертильны, но стилодий и рыльце развивается только у одного из них (Aliscioni et al., 2019). У *Flabellariopsis* R. Wilczek плод содержит одно крупное гнездо с семенем и два абортивных, но при этом каждый плодолистик имеет развитые стилодий и рыльце (Wilczek, 1955, 1959; Anderson et al., 2006).

Иногда у редуцированных плодолистиков могут появиться новые функции. Так, у *Bouchea* Cham. (Verbenaceae: Weberling, 1989) стерильный плодолистик стал выполнять роль «карпофора».

В случае сильной редукции стерильного плодолистика доказать его наличие может быть очень сложно и для этого необходимо применять данные по развитию и анатомическому строению (в том числе васкулатуре) (например, Baumann-Bodenheim, 1955; González, Rudall, 2010). Для *Ceratophyllum* L. (Ceratophyllaceae) характерен одногнездный гинецей с единственной ортотропной семязпочкой. Разные авторы интерпретировали его как мономерный, состоящий из одного асцидиатного плодолистика (Igersheim, Endress, 1998; Endress, Doyle, 2009, 2015) либо как псевдомномерный (de Klercker, 1885, Шамров, 2009; Sokoloff et al., 2022a). В качестве аргументов в пользу интерпретации гинецея *Ceratophyllum* как псевдомномерного приводятся данные тератологии, например, случаи с двухгнездной завязью и/или двумя дистальными выростами гинецея (Шамров, 2009; Sokoloff et al., 2022a), а также интерпретацию завязи *Ceratophyllum* как нижней (Sokoloff et al., 2022a).

Интерпретация полученных данных не всегда может быть однозначной. Так, И.И. Шамров и Л.Ф. Яндовка (2008) интерпретируют гинецей *Cerasus vulgaris* Mill. (Rosaceae) как псевдомномерный, состоящий из двух плодолистиков, лишь один из которых фертилен. В большинстве цветков гинецей этого вида имеет одно гнездо завязи, расположенное эксцентрично, но попадаются цветки, у которых оба плодолистика имеют гнездо завязи и фертильны. Проблема состоит в том, как убедиться, что такие необычные цветки действительно указывают нам на псевдомномерную природу гинецея, а не относятся к области тератологии (Соколов, 2015). Сравнение с предыдущим примером (*Ceratophyllum*) указывает на концептуальные сложности использования тератологических данных в установлении гомологий. По мнению P. Rudall (2013), в случае *C. vulgaris*

имеет место не псевдомономерия, а эпизодическая неполная фасциация в обычном мономерном гинецее.

Еще одна сложность заключается в выявлении синасцидиатной и симпликатной зон псевдомономерного гинецея. Обычно эти зоны могут быть выявлены в раннем индивидуальном развитии как многогнездная или одногнездная, соответственно (Endress, 1994; Leins, Erbar, 2010). Процесс стерилизации плодолистиков в гинецее может затрагивать разные зоны исходного гинецея. В работе А.В. Степановой (2006) рассмотрено два разных пути формирования гинецея с одним гнездом завязи и одной фертильной семязпочкой на базе димерного синкарпного гинецея, включающего синасцидиатную и симпликатную зоны с париетальной и центрально-угловой плантацией. В первом случае идет редукция всех нижних центрально-угловых плацент, синасцидиатной зоны и дальнейшая стерилизация и редукция одной из париетальных плацент. В этом случае оба плодолистика будут принимать участие в образовании общей париетальной плаценты и гинецей будет димерным. Второй путь подразумевает постепенную редукцию всех париетальных плацент, симпликатной зоны и всех плодолистиков, кроме одного. В этом случае полученный гинецей, по мнению автора, будет мономерным.

В случае псевдомономерного гинецея симпликатная и синасцидиатная зоны иногда хорошо различимы: например, у *Arctopus echinatus* L. (Apiaceae) в синасцидиатной зоне наряду с фертильным гнездом присутствует и стерильное (Magin, 1980). В качестве примера со сложным разграничением зон в гинецее можно привести *Pistacia* L. (Anacardiaceae) (Bachelier, Endress, 2007). Псевдомономерный гинецей *Pistacia* состоит из трех плодолистиков. В нем дистальная часть столбика представлена симпликатной зоной, а проксимальная синасцидиатной, гнездо в завязи одно и сформировано фертильным плодолистиком. Использование термина «синасцидиатная зона» в данном случае представляется спорным, так как гнездо в завязи только одно,

хотя при этом и установлено, что оно сформировано именно асцидиатной зоной фертильного плодолистика (Bachelier, Endress, 2007).

В целом, при отсутствии отдельных гнезд стерильных плодолистиков в псевдомономерном гинецее поиск границы пликатной и асцидиатной зон (поперечной зоны) фертильного плодолистика может быть очень сложен. В решении этого вопроса могут помочь данные морфогенеза, сравнительного анализа и детальное изучение васкулатуры. Например, при помощи изучения развития гинецея удалось определить строения гинецея у *Zelkova* (Ulmaceae). В данном случае вопрос о плацентации и природе гнезда в псевдомономерном гинецее из двух плодолистиков оставался спорным, так как для *Zelkova*, как и в целом для Ulmaceae, характерно присутствие лишь одного гнезда в завязи. Было показано, что семяпочка закладывается на радиусе между двумя развивающимися рыльцами, то есть в париетальном положении (Okamoto et al., 1992). Таким образом можно сделать вывод, что само гнездо завязи сформировано симпликатной зоной гинецея.

Иногда решить вопрос о границе симпликатной и синасцидиатной зон псевдомономерного гинецея бывает практически невозможно, как в крайне редуцированном и специфическом гинецее Poaceae (Sokoloff et al., 2022b).

Степень редукции проводящей системы стерильного плодолистика также может быть очень разнообразна. Например, среди разных семейств порядка Rosales в псевдомономерном гинецее, возникшем на базе димерного, можно встретить разные варианты васкулатуры. Иногда стерильный плодолистик может сохранять дорзальный и вентральный пучки (Ulmaceae: Bechtel, 1921; Omori, Terabayashi, 1993; Leme et al., 2018). Чаше наблюдается редукция вентрального пучка стерильного плодолистика. У некоторых Ulmaceae (*Ampelocera glabra* Kuhl., *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino), а также семействах Cannabaceae и Moraceae гинецей содержит суммарно три пучка: дорзальный пучок стерильного плодолистика + дорзальный и вентральный пучки фертильного (Okamoto et al., 1992; Leme et al., 2018, 2020, 2021). В случае крайней степени редукции, в семействе Urticaceae, стерильный

плодолистик полностью лишен пучков и васкулатура гинецея представлена лишь пучками фертильного плодолистика (Pedersoli et al., 2020; Pedersoli, Teixeira, 2020). На основании разнообразия строения васкулатуры псевдомономерных гинецеев Rosales, для этого порядка можно предположить независимое происхождение псевдомономерного гинецея от димерного синкарпного (Leme et al., 2021).

По мнению некоторых авторов, псевдомомерия может быть выявлена как по данным о строении и развитии цветка, так и на основании сравнения с близкими группами (Baumann-Bodenheim, 1955; González, Rudall, 2010). Так, *Erismadelphus* Mildbr. и *Erisma* Rudge из семейства Vochysiaceae обладают гинецеем с одним гнездом завязи, при этом у *Erismadelphus* в развитии различимы следы 1–2 редуцированных плодолистиков, которые отсутствуют у *Erisma*. Этот пример демонстрирует онтогенетический и филогенетический способы выявления псевдомомерии соответственно (Litt, Stevenson, 2003).

Обобщая сказанное выше, можно сделать вывод, что псевдомономерные гинецеи в различных группах покрытосеменных могут быть внешне очень схожи, но в то же время обладать важными различиями в особенностях анатомического строения и развития, которые представляют таксономический и эволюционный интерес. В связи с этим ряд авторов предлагают считать термин «псевдомомерия» сугубо описательным и не отражающим гомологии между структурами (Litt, Stevenson, 2003; Rudall et al., 2007). А.Л. Тахтаджян (1964) предложил классифицировать псевдомономерные гинецеи на основании числа плодолистиков в исходном гинецее, но такой подход полностью не отражает большое разнообразие вариантов структуры в таком гинецее. Можно рассматривать каждый отдельный случай псевдомомерии как набор некоторых признаков, при помощи которых эти случаи можно описывать и сравнивать между собой (González, Rudall, 2010):

- 1) число закладывающихся плодолистиков
- 2) изменения в характере симметрии в ходе развития

- 3) относительное время (постзиготическое или предзиготическое) редукции/модификации плодолистиков
- 4) тип срастания плодолистиков (апокарпия, паракарпия, синкарпия в узком смысле)
- 5) число и положение стерильных плодолистиков
- 6) выполнение редуцированным плодолистиком какой-либо функции («карпофор», ложное рыльце, сочная структура для распространения и другие)
- 7) степень редукции стерильных плодолистиков
- 8) число стерильных/фертильных семязпочек в гнездах.

Для случаев, когда в гинецее происходит значительная утрата индивидуальности отдельных плодолистиков, делающая невозможным отнесение семязпочек или единственной семязпочки к конкретному плодолистiku в работе Д. Д. Соколова с соавторами (2017) предложен термин «миксомерия». К этому случаю можно отнести гинецеи Polygonaceae, Sauraceae и Piperaceae, в которых единственная базальная семязпочка закладывается строго в центре гинецея с одногнездной завязью и двумя или большим числом рылец.

### **1.3. Представители порядка *Apiales*, имеющие гинецей с одной фертильной семяпочкой**

По современным представлениям, в порядок *Apiales* входит семь семейств (APG IV, 2016), среди которых можно выделить крупную кладу из четырех семейств (*Apiaceae*, *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Pittosporaceae*) и три небольших семейства (*Pennantiaceae*, *Torricelliaceae* и *Griselinaceae*), образующих базальную граду (Kårehed, 2001, 2003; Tank, Donoghue, 2010; Beaulieu et al., 2013; Nicolas, Plunkett, 2014; Dillon, 2018; Lowry, Plunkett, 2018; Plunkett et al., 2018a,b,c; Potgieter, 2018; Lowry et al., 2019; Maurin, 2020; Zhang et al., 2020). Представители порядка распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, а представители двух самых крупных семейств *Apiaceae* и *Araliaceae* включают большое число важных для человека видов.

Абсолютное большинство представителей порядка *Apiales* обладает актиноморфными тетрациклическими цветками с пентамерными околоцветником и андроцеом и с синкарпным гинецеом с нижней или полунижней завязью, где каждый плодолистик содержит одну фертильную семяпочку. Однако многие представители отклоняются от данного строения. Так, в порядке отмечено большое разнообразие вариантов организации гинецея. Встречаются как представители с верхней завязью (*Pennantiaceae*, *Pittosporaceae*), так с нижней и полунижней (*Apiaceae*, *Araliaceae*, *Myodocarpaceae*, *Torricelliaceae* и *Griselinaceae*). Необычной особенностью в рамках порядка *Apiales* является наличие у *Pittosporaceae* нескольких фертильных семяпочек в плодолистике (Carolin, Bittrich, 2018).

Самое большое разнообразие плана строения цветка в порядке встречается в семействе *Araliaceae* (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Грушвицкий, 1981; Нуралиев и др., 2017). Для этого семейства характерны различные варианты меризма кругов, структуры околоцветника, числа кругов андроцея и соотношения числа элементов в различных кругах (Eyde, Tseng, 1971; Грушвицкий, 1981; Takhtajan, 2009; Nuraliev et al., 2010; Нуралиев и др., 2017). Число плодолистиков в гинецее также значительно варьирует в

пределах семейства. В то время как для большинства представителей семейства характерен синкарпный гинецей из 2–5 плодолистиков, у некоторых их число может достигать до 200 (Нуралиев и др., 2009; Nuraliev et al., 2014). В целом серьезная полимеризация андроцея и/или гинецея происходила в этом семействе как минимум четыре раза (Plunkett et al., 2004a; Нуралиев и др., 2017).

Помимо высокополимерных гинецеев в этом семействе встречаются представители с одногнездной завязью, которые ранее относили к родам *Arthrophyllum* Blume и *Cuphocarpus* Decne. et Planch. По современным данным все представители с одногнездным гинецеем семейства Araliaceae включены в состав большого рода *Polyscias* (Lowry, Plunkett, 2010). M.G. Baumann-Bodenheim (1955) в обширной работе, посвященной классификации плодов Ариацеае и Аралиацеае (куда на тот момент относили и представителей выделяемого сейчас семейства Myodocarpaceae) относил одногнездные плоды представителей родов *Arthrophyllum* и *Cuphocarpus* к группе псевдомономерных с самой крайней степенью редукции, то есть без видимых следов второго плодолистика. Никакие из проводящих пучков в плодах этих растений не трактуются им как следы редуцированных плодолистиков, хотя для *Polyscias diversifolia* (Blume) Lowry et G.M.Plunkett (= *Arthrophyllum diversifolium* Blume) лопасти рыльца отмечены как возможные следы редуцированных плодолистиков (Baumann-Bodenheim, 1955). Примечательно, что автор не отвергал возможность мономерной природы для гинецеев этой группы, но из теоретических соображений (на основании сравнения с родственными видами) считал ее крайне мало вероятной для Ариаляс в целом и для *Arthrophyllum* и *Cuphocarpus* в частности (Baumann-Bodenheim, 1955).

W.R. Philipson (1967) изучил строение проводящей системы цветка *Polyscias diversifolia* в контексте его обширного исследования гинецеев различных таксонов высших двудольных с одним гнездом завязи и единственной фертильной семязпочкой. Он считал, что гинецей этого вида состоит из пяти плодолистиков, лишь один из которых фертилен. Пять

спинных пучков от них хорошо различимы в столбике. Он считал, что пять лопастей на верхушке столбика также указывают на наличие пяти отдельных плодолистиков, а спинные пучки – единственные следы редуцированных плодолистиков в васкулатуре. В дальнейшем при изучении новых образцов данного вида он, однако, пришел к выводу, что гинецей в данном случае включает два плодолистика: фертильный и стерильный. Стерильный плодолистик, по мнению автора, может быть обнаружен по наличию рудиментарного вентрального пучка (Philipson, 1970).

В работе R.H. Eyde a. C.C. Tseng (1971) отсутствует интерпретация одногнездных гинецеев *Arthrophyllum* как мономерных или псевдомономерных, однако отмечается, что отсутствует отдельный от периферических пучков дорзальный пучок плодолистика и присутствует один вентральный пучок.

A. Cronquist (1981) и A.L. Takhtajan (2009) отмечают возникновение псевдомомерии у *Araliaceae*, в роде *Arthrophyllum*, при этом случаев момерии для данного семейства они не указывают. В работах по филогенетике и систематике рода *Polyscias* гинецеи с одним гнездом завязи и одной фертильной семяпочкой описываются как состоящие из одного плодолистика (Plunkett et al., 2004a; Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett, Lowry, 2010).

Представители семейства *Ariaceae* характеризуются актиноморфными тетрациклическими пентамерными цветками с синкарпным гинецеем из двух плодолистиков, расположенных в медианной плоскости (Baumann-Bodenheim, 1955; Magin, 1977, 1980; Erbar, Leins, 1997; Leins et al., 2004). Для некоторых представителей семейства характерен псевдомономерный гинецей с одним фертильным плодолистиком и в различной степени редуцированным вторым (Baumann-Bodenheim, 1955; Magin, 1977, 1980). Так, у *Petagnaea* Caruel редуцированный плодолистик не имеет семяпочки, а у *Lagoecia* L. в стерильном плодолистике присутствует рудиментарная семяпочка (Magin, 1980). При этом в гинецее *Lagoecia* только стерильный плодолистик имеет

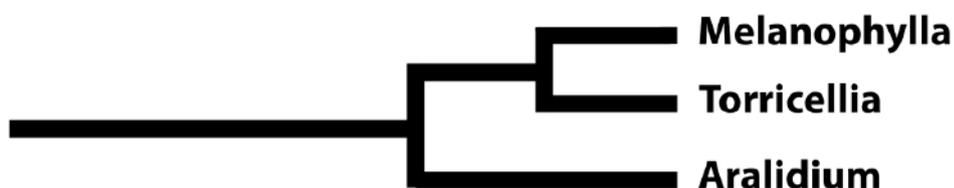
стилодий и рыльце (Magin, 1980). Наличие стилодия и рыльца у обоих плодолистиков в псевдомономерном гинецее отмечено у *Actinotus helianthii* Labill., при этом гинецей этого вида одногнездный с одной фертильной семязпочкой (Magin, 1977). Гнездо стерильного плодолистика сохраняется в гинецее *Arctopus echinatus* L. (Magin, 1980). Важно отметить, что ориентация псевдомономерных гинецеев зонтичных постоянна на уровне вида: фертильный плодолистик может занимать адаксиальное (*Lagoecia*) или абаксиальное (*Arctopus* L., *Petagnaea*) (Magin, 1980).

Для всех представителей семейств базальной грады порядка Apiales (Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae) характерен синкарпный гинецей из трех (у *Griselinia* редко четырех) плодолистиков, два (три) из которых в различной степени редуцированы (Keraudren, 1958a,b; Philipson, 1967, 1985; Philipson, Stone, 1980; Gardner, Lange, 2002; Kårehed, 2003; Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004b; Takhtajan, 2009; Yembaturova, Konstantinova, 2013; Manchester et al., 2017).

По молекулярно-филогенетическим данным семейство Pennantiaceae с единственным родом *Pennantia* является сестринским ко всем остальным представителям порядка Apiales (Kårehed, 2001, 2003). Чаще всего гинецей представителей этого рода описывается как одногнездный с единственной фертильной семязпочкой и тремя рыльцами (Gardner, Lange, 2002; Kårehed, 2003; Potgieter, 2018). При этом данные о наличии стерильных гнезд в гинецее *Pennantia* противоречивы (Gardner, de Lange, 2002; Plunkett et al., 2004b; Константинова, Нилова, 2014; Manchester et al., 2017; Potgieter, 2018).

Другое семейство базальной грады, Torricelliaceae, включает три рода: *Aralidium*, *Melanophylla* и *Torricellia* (Рис. 4; Plunkett et al., 2004b). Для представителей этих родов характерно сохранение всех трех гнезд в завязи, лишь в одном из которых присутствует фертильная семязпочка (Keraudren, 1958a,b; Philipson, Stone, 1980; Manchester et al., 2017). У *Torricellia* и *Melanophylla* в ходе развития плода стерильные гнезда, расположенные по бокам от фертильного, становятся больше последнего, а у *Aralidium*

фертильное гнездо отодвигает стерильные на периферию (Manchester, 2017). В работах J. Baker (1886) и W. Wangerin (1910) описываются цветки *Melanophylla* с двумя рыльцами и двумя гнездами в завязи, но изображение завязи такого цветка отсутствует. Для *Toricellia* помимо трехгнездных плодов описаны случаи с двумя и четырьмя гнездами, но все равно только одно из них содержит семя (Yembaturova, Konstantinova, 2013). Ориентация гинецея описана только для *Melanophylla* и *Aralidium*: фертильное гнездо занимает дорзальное положение (Keraudren, 1958a,b; Philipson, Stone, 1980). Для *Toricellia* такие данные в литературе отсутствуют.



**Рисунок 4.** Филогенетическое дерево семейства **Toricelliaceae** (на основании Fig. 1 в работе Plunkett et al., 2004b).

Другим представителем базальной грады порядка является монотипное семейство *Griselinaceae*. Несмотря на то, что разные авторы отмечают для *Griselinia* наличие одной фертильной семяпочки, данные по числу гнезд завязи, стилодиев и рылец варьируют (Horne, 1914; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Takhtajan, 2009; Dillon, 2018).

#### 1.4. Морфология и систематика представителей рода *Pennantia* (Pennantiaceae)

Небольшое семейство Pennantiaceae представлено единственным родом *Pennantia*, включающим четыре вида. Типовой вид рода – *Pennantia corymbosa* произрастает в Новой Зеландии, *P. cunninghamii* Miers – в Австралии (Новый Южный Уэльс и Квинсленд), *P. endlicheri* Reissek – на острове Норфолк к северо-западу от Новой Зеландии и *P. baylisiana* (W. R. B. Oliv.) G. T. S. Baylis растет только на островах Три-Кингс, расположенных к северу от Новой Зеландии (например, Maurin, 2020). Последний вид был открыт в 1945 г. и в дикой природе представлен единственным деревом, которое считают женским (Baylis, 1977; Murray, de Lange, 1995; Webb, 1996).

Традиционно *Pennantia* относили к семейству Icacinaceae, однако по молекулярно-филогенетическим данным его поместили в состав Apiales как монотипное семейство, сестринское к остальным Apiales (Kårehed, 2001, 2003; Chandler, Plunkett, 2004; Soltis et al., 2011; Nicolas, Plunkett, 2014; Li et al., 2019). Интересно, что при анализе, основанном лишь на данных ядерных маркеров Pennantiaceae может занимать и другие положения, близкие к порядку Apiales (Chandler, Plunkett, 2004; Stull et al., 2020), хотя в других исследованиях с более полным набором таксонов все же занимает базальное положение в Apiales (например, Keeling et al., 2004). Необходимо отметить, что при сочетании ядерных и пластидных маркеров Pennantiaceae занимают свое место в основании Apiales (например, Chandler, Plunkett, 2004).

Интересно, что *P. baylisiana* изначально относили к монотипному роду *Plectromirtha* W. R. B. Oliv. в составе Anacardiaceae (Oliver, 1948; Allan, 1961). Однако затем на основании данных о вегетативной анатомии и морфологии цветка этот вид отнесли к *Pennantia* сначала в качестве синонима *P. endlicheri* (Sleumer, 1970), а затем уже в качестве самостоятельного вида (Gardner, de Lange, 2002; Maurin, 2020)

Представители Pennantiaceae – это небольшие вечнозеленые деревья с очередными простыми листьями с перистым жилкованием (Kårehed, 2003;

Potgieter, 2018). Небольшие белые пентамерные цветки собраны в терминальные метельчатые соцветия. В литературе цветки *Pennantia* описываются как функционально однополые (Baylis, 1977; Godley, 1979; Gardner, de Lange, 2002; Potgieter, 2018). В мужских цветках *P. corymbosa* имеется небольшая коническая структура, которая считается рудиментарным гинецеом (Gardner, de Lange, 2002). Тычинки женских (точнее, функционально женских) цветков производят пыльцевые зерна, но с относительно утолщенной спородермой и нефункционирующими апертурами (Baylis, 1977; Godley, 1979). Однако в случае с культурными клонами единственного дерева *P. baylisiana* это сложно сказать однозначно (Murray, de Lange, 1995; Webb, 1996). Здесь в цветках формируются вскрывающиеся тычинки, содержащие большое количество пыльцевых зерен. Есть данные о том, что они имеют утолщенную стенку и плохо развитую апертуру, как и в функционально женских цветках *P. corymbosa* (Moar, 1994). Тем не менее как клоны, так и исходное дерево с острова Три-Кингс формируют плоды (Wright, 1989). В.G. Murray а. P.J. De Lange (1995) предположили, что, поскольку сеянец, выращенный из семени единственного известного дикого дерева *P. baylisiana*, появился в результате нормального полового процесса, так как в его клетках было столько же хромосом, сколько и в клетках материнского растения. По мнению авторов «это должно поставить под сомнение сообщения о том, что этот вид является двудомным и что единственное дикое растение – женское». Однако описание пола растений осложняется рядом факторов. Растения каждый сезон производят новые половые структуры и имеют множественные, а не единичные наборы репродуктивных структур. Это допускает тонкие вариации в выражении пола в рамках одного растения, вариации пола среди растений популяции или вида и даже вариации от года к году для отдельной особи или популяции. По этим причинам, чтобы описание пола растений было точным и содержательным, оно должно основываться на количественных методах, а не на случайных наблюдениях за морфологией (Lloyd, 1980). Наличие лишь редких зрелых плодов и множества цветков, не формирующих

плоды (Wright, 1989), безапертурные пыльцевые зерна и сходство морфологии цветков и пыльцевых зерен единственного дикого дерева *P. baylisiana* с женскими растениями *P. corymbosa* дают основания полагать, что *P. baylisiana* является функционально двудомным растением, но с редким появлением функциональных пыльцевых зерен на женском растении.

Как уже было сказано выше, обычно гинецей функционально женских цветков *Pennantia* описывается как состоящий из трех плодолистиков на основании формы завязи и наличия трех рылец (Gardner, de Lange, 2002; Plunkett et al., 2004b; Potgieter, 2018). В работе Gardner a. de Lange (2002) указано, что стерильные гнезда в завязи отсутствуют, но в работе G.M. Plunkett et al. (2004) сообщается о двух стерильных гнездах по бокам от фертильного. В более поздних работах гинецей *Pennantia* снова описан как одногнездный (Константинова, Нилова, 2014; Manchester et al., 2017; Potgieter, 2018). Таким образом, вопрос о наличии стерильных гнезд в завязи остается дискуссионным.

## 1.5. Морфология и систематика представителей рода *Griselinia* (*Griselinaceae*)

Семейство *Griselinaceae* включает один род и семь видов, из которых два произрастают в Новой Зеландии, а пять на юге Южной Америки. Таксономическое положение *Griselinia* менялось несколько раз. Его относили к *Araliaceae* (Endlicher, 1850). Позднее его поместили в *Cornaceae* (Taubert, 1892; Thorne, 1968; Dahlgren, 1980), куда также некоторое время относили и другого представителя базальной грады *Apiales* – *Melanophylla* на основании наличия одного гнезда в завязи, что по большинству литературных данных все же не соответствует действительности (Wangerin, 1910). Первым подверг сомнению такое положение *Griselinia* W.R. Philipson (1967), отмечая большое число общих черт *Griselinia* с *Araliaceae* и *Escalloniaceae*. В качестве отличий от *Cornaceae* он указывал различные особенности строения вегетативной сферы (например, очередное листорасположение и нодальную анатомию), а также особенности строения цветка и, в частности, одногнездную завязь.

А.Л. Тахтаджян (1980) выделял *Griselinia* в монотипное семейство, близкое к *Garrya Douglas ex Lindl.* (*Garryaceae*), а затем выделил *Griselinia* в отдельный порядок *Griseliniales* (Takhtajan, 1997). Выделение *Griselinia* за пределы *Cornales* поддерживали и другие авторы в более поздних работах (Thorne, 1968; 2000; Eyde, 1987; Yembaturova, Konstantinova, 2013). Современное положение в порядке *Apiales* семейство *Griselinaceae* получило на основании молекулярных данных (Plunkett, 2001; Soltis et al., 2011).

Представители *Griselinaceae* – вечнозеленые деревья и кустарники с простыми листьями, расположенными очередно (Dillon, 2018). Мелкие цветки собраны в соцветия (Dillon, 2018). Соцветия, согласно приведенной в литературе характеристике, от кистевидных до метельчатых, верхушечные или пазушные, прицветники опадающие (Dillon, 2018). Структурные особенности соцветий в литературе с необходимой подробностью не описаны.

Цветки функционально однополые, актиноморфные, пентамерные, чашелистики и лепестки свободные (Dillon, 2018). У *G. lucida* (J.R.Forst. et G.Forst.) G.Forst. лепестки отсутствуют в женских цветках. В мужских цветках пять тычинок с прямыми тычиночными нитями. Тычинки тетраспорангиатные, дорзификсные. В функционально женских цветках *G. littoralis* и *G. lucida* могут присутствовать небольшие рудименты тычинок – стаминодии (Horne, 1914).

Завязь нижняя, с одной фертильной семяпочкой (Wangerin, 1910; Horne, 1914; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Takhtajan, 2009; Dillon, 2018). Несмотря на то, что разные авторы отмечают для *Griselinia* наличие одной фертильной семяпочки, данные по числу гнезд завязи, стилодиев и рылец варьируют. Например, в ревизии рода (Dillon, Muñoz-Schick, 1993) завязь женского цветка *Griselinia* описывается как двугнездная, где лишь одно гнездо содержит семяпочку, при этом присутствуют три стилодия и одно рыльце (описание, которое уже само по себе вызывает вопросы). Это противоречит данным о том, что завязь *Griselinia* одногнездная (Endlicher, 1850; Wangerin, 1910; Horne, 1914; Philipson 1967; Константинова, Нилова, 2014). При этом К. Kubitzki (1963) для женских цветков *Griselinia* отмечает, что завязь в нижней части одногнездная, а в верхней трехгнездная, что цитирует М.О. Dillon (2018) в недавней характеристике семейства. В таком описании не до конца понятно, имеет ли он под словами «верхняя» и «нижняя» зона завязи синасцидиатную и симпликатную зоны гинецея, а соответствующая иллюстрация не приведена. При этом плод описывается как одногнездный, а число стилодиев, судя по описанию, может быть разным: 2–3, редко 4. Данные по васкулатуре цветка *Griselinia* не менее противоречивы (Philipson, 1967; Horne, 1914).

## 1.6 Морфология и систематика представителей рода *Melanophylla* (*Torricelliaceae*)

Род *Melanophylla* является эндемиком Мадагаскара, на данный момент к нему относят восемь видов (Schatz et al., 1998; McPherson, Rabenantoandro, 2002; Lowry et al., 2019). Традиционно этот род помещали в семейство *Cornaceae* (Baker, 1886; Keraudren 1958a,b; Тахтаджян, 1966). В более поздних работах его относили к *Montiniaceae* (Thorne, 2000) или выделяли в отдельное семейство *Melanophyllaceae* (Тахтаджян, 1970; Shaw, 1972; Cronquist, 1988; Schatz, 1988). А.Л. Тахтаджян (1970) выделял этот род в отдельное семейство на основании следующих отличий от *Cornaceae*: свободные стилодии (2–3) с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне, своеобразные железистые волоски со сферическими головками, а также биохимические особенности – части растения чернеют при высыхании (что определило название рода). На основании молекулярных данных в настоящий момент род *Melanophylla* вместе с *Torricellia* и *Aralidium* помещен в семейство *Torricelliaceae* (Plunkett et al., 2004b; APG III, 2009; APG IV, 2016), в рамках базальной грады порядка *Apiales*. От *Cornaceae* *Melanophylla*, помимо ранее упомянутых признаков, отличается рядом черт, таких как очередное расположение листьев (редкое для представителей *Cornaceae*); основание черешка, отчетливо окружающее стебель; наличие головчатых, а не раздвоенных железок; цветки пентамерные, а не тетрамерные; стилодии не срастаются; в синкарпном гинецее 2–3 гнезда, лишь одно из которых фертильное и несет в себе единственную семяпочку, в то время как у *Cornaceae* два гнезда завязи, в каждом по одной семяпочке (Schatz et al., 1998).

Род *Melanophylla* представлен деревьями или кустарниками с очередным листорасположением (Plunkett et al., 2018c). Небольшие цветки собраны в кисти (Plunkett et al., 2018c). В основании каждой цветоножки расположена брактя, а ближе к цветку, в верхней части цветоножки находятся две брактеолы (Plunkett et al., 2018c). Цветки пентамерные, обоеполые (Keraudren, 1958a,b). Чашелистики срастаются в удлиненную трубку, на вершине которой

остается пять коротких свободных зубцов (Plunkett et al., 2018c). Венчик из пяти скрученных в почкосложении лепестков (Keraudren, 1958a,b). Тычинок пять, их длина сопоставима с длиной лепестков или чуть меньше (Keraudren, 1958b). Завязь нижняя, с двумя–тремя гнездами, единственная семяпочка свисает в полость фертильного гнезда, расположенного, как указано в литературе, дорзально, а в стерильных гнездах семяпочки отсутствуют (Keraudren, 1958a,b; Трифонова, 2000; Константинова, Нилова, 2014). В зрелом цветке стерильные гнезда превосходят фертильное по размеру (Manchester, 2017). Примечательно, что в работе A.S. Horne (1914) указано, что наиболее распространенным является гинецей с двумя гнездами и двумя стилодиями, а не с тремя. Цветки с двумя гнездами отмечены также в других работах (Baker, 1886; Wangerin, 1910). На некоторых изображениях цветка различных представителей рода стилодии выглядят скрученными (Keraudren, 1958b).

## 1.7. Морфология и систематика некоторых представителей рода *Polyscias* (Araliaceae)

По современным представлениям (Lowry, Plunkett, 2010), все представители Araliaceae с единственным гнездом завязи и одной фертильной семяпочкой относят роду *Polyscias* J.R.Forst. et G.Forst. Этот род (в его широком понимании) насчитывает более 130 видов и занимает по численности второе место в семействе Araliaceae. Первое место долгое время занимал род *Schefflera* J.R.Forst et G.Forst, включавший более 600 видов (например, Frodin, Govarts, 2003). Сравнение этих родов, однако, не совсем корректно, так как род *Schefflera* представлял собой полифилетическую группу (например, Wen et al., 2001, Plunkett et al., 2004a, 2005), которая на данный момент разделена на несколько самостоятельных родов (Frodin et al., 2010; Plunkett, Lowry, 2012; Lowry et al. 2013, 2017; 2020; Gostel et al., 2017). Так, представители двух Афро-Малагасийских субклад *Schefflera* были выделены в два самостоятельных рода *Astropanax* Seem. и *Neocussonia* (Harms) Hutch. (Lowry, 2017), а самым крупным из выделенных родов и самым крупным родом в семействе Araliaceae стал *Heptapleurum* Gaertn., в который вошли более 300 видов (Lowry, Plunkett, 2020). Отдельную сложность в сравнении всех этих родов представляет большое количество неописанных таксонов, для некоторых родов превосходящее 200 видов (например, Lowry et al., 2020).

Род *Polyscias* был описан I.R. Forster и G. Forster на основании единственного образца, собранного ими на островах южной части Тихого океана во время второго плавания капитана Джеймса Кука (Forster, Forster, 1776). Типовым видом для рода является *Polyscias pinnata* J.R.Forst et G.Forst, который в дальнейшем оказался синонимом *Polyscias scutellaria* (N.L. Burm.) Fosberg (Lowry, Plunkett, 2010). Признаками, отличающими *Polyscias* от других родов Araliaceae, известных в то время (в основном это описанные К. Линнеем роды *Aralia* L., *Hedera* L. и *Panax* L.), Форстеры считали наличие 6–8 лепестков, 3 или 4 стилодиев и округлых сочных плодов, содержащих 4 семени. За последующие девяносто лет объем рода оставался неизменным (то

есть в него включали только один вид, описанный Форстерами), однако за это время было описано более шестидесяти новых видов Araliaceae, в основном в составе рода *Panax*, которые в настоящее время перенесены в *Polyscias* (Lowry, Plunkett, 2010). В период 1865–1894 в составе *Polyscias* было описано всего 8 новых видов, в первую очередь с Маскаренских островов (Lowry, Plunkett, 2010).

В XIX веке к роду *Polyscias* относили все виды Araliaceae с непарноперистыми листьями, метельчатыми соцветиями, в которых элементарная единица представлена зонтиком, а также обладающие выраженным сочленением между цветком и цветоножкой и 5–8-мерными цветками (Bentham, 1867). Н. Harms (1894–1897) относил к этому роду 41 вид, большинство из которых были перенесены из состава рода *Panax*. В последующие десятилетия лишь немногие авторы признавали понимание этого рода в таком объеме (Lowry, Plunkett, 2010). Значительное изменение понимания объема рода началось в XX веке. В работах ботаников того времени (Bernardi, 1966; Philipson, 1978, 1979; Lowry, 1989) признак меризма цветка был исключен из списка важных. С учетом этих изменений в состав *Polyscias* были включены многие признававшиеся ранее роды аралиевых: *Bonnierella* R. Vid., *Botryopanax* Hutch., *Eupteron* Mig., *Geliba* Hutch., *Kissodendron* Seem., *Notopanax* Miq., *Palmervandenbroekia* R. Vig. (Bernardi, 1971; Lowry, 1989), четыре из которых (*Eupteron*, *Geliba*, *Kissodendron* и *Palmervandenbroekia*) вошли в состав рода в качестве подсекций (Philipson, 1978). Другие таксоны (например, род *Cuphocarpus*) оставались, однако, самостоятельными, несмотря на большую схожесть с представителями рода *Polyscias* в широком смысле.

Работы по молекулярной филогенетике (Plunkett et al., 2001; Wen et al. 2001; Plunkett et al., 2004a; Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett, Lowry, 2010) показали, что в принимавшемся к концу XX века объеме род *Polyscias* представлял собой группу, парафилетическую по отношению к *Arthrophyllum*, *Cuphocarpus*, *Gastonia* Comm. ex Lam., *Munroidendron* Sherff, *Reynoldsia* A.

Gray и *Tetraplasandra* A. Gray, причем некоторые из этих родов (*Cuphocarpus*, *Gastonia* и *Reynoldsia*) сами по себе оказались полифилетическими. Таким образом, в этих работах была показана необходимость пересмотра объема родов с целью выделения монофилитических групп и создания классификации, которая будет наиболее точно, по мнению авторов, отражать эволюционные взаимоотношения. Один из возможных подходов – выделение большинства основных клад данной группы как отдельных родов, однако подобное решение повлекло бы за собой большое число трудностей. Многие из групп, которые могли бы быть приняты в качестве потенциальных родов, крайне сложно описать на основании морфологии, так как синапоморфных признаков у них мало или вообще нет (Lowry, Plunkett, 2010). Кроме того, это требовало бы значительного пересмотра сложившейся номенклатуры. Авторы пришли к выводу о гораздо большей целесообразности широкого понимания рода *Polyscias* (Lowry, Plunkett, 2010). Это позволило избежать трудностей с видами, которые на основании морфологии и молекулярных данных не удастся однозначно поместить в какую-нибудь группу и отнести их к отдельному роду, если понимать эти роды узко (например, *P. nodosa* Seem, *P. murrayi* (F.Muell.) Harms, *P. purpurea* C.T. White и *P. mollis* (Benth.) Harms), а также с большим числом неописанных видов с Мадагаскара и Новой Каледонии (Lowry, Plunkett, 2010). В принятой сейчас системе все крупные клады признаны на уровне подродов широко понимаемого рода *Polyscias* (Lowry, Plunkett, 2010). Соотношение между кладами, выделяемыми в составе *Polyscias* s.l. (Plunkett, Lowry, 2010), и подродами в составе этой группы (Lowry, Plunkett, 2010) приведено в таблице 1.

Для большинства видов данного рода характерно наличие 2–5 плодолистиков в синкарпном гинецее, однако имеет место как полимеризация гинецея вплоть до 10 плодолистиков у *Polyscias duplicata* (Thouars ex Baill.) Lowry et G.M.Plunkett, так и его олигомеризация. Виды с единственным гнездом завязи ранее включали в состав *Cuphocarpus* и *Arthrophyllum* (вкл. *Eremopanax* Baill.). В настоящий момент виды бывшего рода *Arthrophyllum*

вместе с некоторыми представителями *Polyscias* s.str. образуют Австрало-Малазийскую кладу (Australo-Malesian clade), а пять видов из бывшего рода *Cuphocarpus* теперь входят в состав клады Бассейна Индийского Океана (Indian Ocean Basin clade), четыре в состав субклады Малагасийских видов и один вид – *Polyscias aculeata* Harms (*Cuphocarpus aculeatus* Decne. et Planch.) образует собственную субкладу (Lowry, Plunkett, 2010).

В данной работе изучены три представителя рода *Polyscias* с одногнездными гинцеями. Один из них традиционно относился к *Arthrophyllum*, другой – к *Cuphocarpus*, а третий можно отнести к секции *Kissodendron* (Seem.) Philipson рода *Polyscias*. Для сравнения были изучены представители того же рода с различным меризмом цветка и полимерного гинцея. Это сравнение было необходимо для обсуждения гипотезы о параллельной олигомеризации гинцея в разных линиях эволюции рода.

**Таблица 1.** Соотношение между кладами и подродами, выделяемыми в составе *Polyscias* sensu lato (Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett, Lowry, 2010).

Название клады	Соответствующий подрод
Section Polyscias clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Polyscias</i>
Indian Ocean Basin (IOB) clade/ Mascarenes subclade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Grotenfendia</i>
IOB clade/ Malagasy subclade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Maralia</i>
Australo-Malesian clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Arthrophyllum</i>
IOB clade/Cuphocarpus subclade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Cuphocarpus</i>
New Guinea-Polynesia clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Tetraplasandra</i>
<i>Polyscias nodosa</i> clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Eupteron</i>
IOB clade/ <i>P. fulva</i> clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Sciadopanax</i>
Tieghemopanax clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Tieghemopanax</i>
Seychelles clade	<i>Polyscias</i> subg. <i>Indokingia</i>

## Глава 2. Материалы и методы

Материал для двух видов *Melanophylla* (*Melanophylla aucubifolia* Baker и *Melanophylla alnifolia* Baker) и по некоторым представителям рода *Polyscias* был собран автором совместно с коллегами в 2015 году в ходе экспедиции на Мадагаскар, в Национальный парк Марожежи, расположенный на северо-востоке страны. Часть материалов по роду *Polyscias* была любезно предоставлена А.А. Оскольским. Образцы плодов *Polyscias schultzei* были получены в гербарии Национального музея естественной истории в Париже.

В анатомо-морфологических исследованиях в работе были изучены следующие виды из двух подродов *Polyscias*:

### ***Polyscias* subg. *Arthrophyllum*** (Blume) Lowry et G. M. Plunkett

1. *Polyscias australiana* (F.Muell. ) Philipson
2. *Polyscias diversifolia* (Blume) Lowry et G.M.Plunkett
3. *Polyscias schultzei* Harms

### ***Polyscias* subg. *Maralia*** (Thouars) Lowry et G. M. Plunkett

1. *Polyscias andraerum* Bernardi
2. *Polyscias aubrevillei* (Bernardi) Bernardi
3. *Polyscias compacta* Lowry et G. M. Plunkett
4. *Polyscias duplicata* (Thouars ex Baill.) Lowry et G.M.Plunkett
5. *Polyscias* “*schatzii*” Lowry, ined.

Соцветия *Pennantia corymbosa* и *Griselinia littoralis* были собраны нашей коллегой Керри Форд во время полевых работ в Новой Зеландии и любезно предоставлены нам для дальнейшего исследования. Для каждого дерева был собран один гербарный ваучер и серия спиртовых образцов, собранных в разные даты, для анализа развития цветка. Весь материал фиксировался и хранился в 70% этаноле.

Список образцов для анатомо-морфологических исследований и их происхождение предоставлен в Таблице 2.

**Таблица 2.** Материал для анатомо-морфологических исследований и его происхождение.

<b>Вид</b>	<b>Предмет изучения</b>	<b>Данные гербарного ваучера</b>
<i>Pennantia corymbosa</i> J.R.Forst. et G.Forst.	Соцветие, морфология, развитие и анатомия цветка.	New Zealand, Canterbury Land District, Kaituna Valley, 04.12.2017, <i>K. Ford</i> (CHR 639466).
		New Zealand, Hawke's Bay Land District, Urewera National Park, 10.12.2017, <i>K. Ford</i> (CHR 639463).
		New Zealand, Canterbury Land District, Kaituna Valley, 19.10.2017, <i>K. Ford</i> (CHR 666670).
<i>Melanophylla alnifolia</i> Baker	Соцветие, морфология, развитие и анатомия цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 16.10.2015, <i>П.В. Карпунина и др.</i> PK241 (MW0582177).
<i>Melanophylla aucubifolia</i> Baker	Соцветие, морфология, развитие и анатомия цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 19.10.2015, <i>П.В. Карпунина и др.</i> PK 263 (MW0582183).
<i>Griselinia littoralis</i> (Raoul) Raoul	Соцветие, морфология, развитие и анатомия цветка.	New Zealand, Canterbury Land District, Sign of the Bell Bird, below Cass Peak, Port Hills, 24.02.2021, <i>K. Ford</i> 914/21 (CHR).
		New Zealand, Nelson Land District, Hope Lookout, Big Bush, Pinchback Range, 28.09.2021, <i>K. Ford</i> 967/21 (CHR).
<i>Polyscias andraerum</i> Bernardi	Морфология, развитие и анатомия цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 17.10.2015, <i>П.В. Карпунина и др.</i> (MW0582491).

<i>Polyscias aubrevillei</i> (Bernardi) Bernardi	Морфология и развитие цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 17.10.2015, П.В. Карпунина и др. 245, 246 (MW0975164).
<i>Polyscias australiana</i> F.Muell.	Морфология и анатомия цветка.	Australia, Queensland, near Bellenden Ker Park, 03.01.1997, G.M. Plunkett 1500 (MO, NY).
<i>Polyscias compacta</i> Lowry et G.M.Plunkett	Морфология и анатомия цветка и плода, развитие цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 15.10.2015 (PK 220, MW0582196), 17.10.2015 (PK 229 MW0582193 и PK 254 MW0582486), П.В. Карпунина и др.
<i>Polyscias diversifolia</i> (Blume) Lowry et G.M.Plunkett	Морфология и анатомия цветка и плода, развитие цветка.	Малайзия, рядом с Куала-Лумпуром, 06.08.2009, А. А. Оскольский 10-09 (LE).
<i>Polyscias duplicata</i> (Thouars ex Baill.) Lowry et G.M.Plunkett	Морфология и анатомия плода.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 15.10.2015, П.В. Карпунина и др. PK 209 (MW0582499).
<i>Polyscias shatzii</i> Lowry, ined.	Морфология и анатомия цветка.	Мадагаскар, провинция Антсиранана, Область Сава, район Андапа, Национальный парк Марожежи, 15.10.2015, П.В. Карпунина и др. PK 217 (MW0975173).
<i>Polyscias</i> cf. <i>schultzei</i>	Морфология и анатомия цветка и плода, развитие цветка.	Индонезия, провинция Папуа, 23.02.2012, А.А. Оскольский 18-12 (LE).
<i>Polyscias schultzei</i> Harms	Анатомия плодов.	Indonesia, Irian Jaya: Napua, 14.04.1973, J. Raynal (P03508437).

Карпунина и др. = Карпунина П.В., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Равелонариво Д., Разафиндрахая В., Тункакина Д. Х.

Для изучения анатомического строения цветков и плодов были изготовлены серии поперечных срезов толщиной 15  $\mu\text{m}$  по стандартной методике (Барыкина и др., 2004) с небольшими изменениями,

закрывающимися в замене ксилола на среду Bioclear. Перед изготовлением срезов объекты заключали в парапласт. Серии срезов были изготовлены при помощи микротомы HM 355S Automatic Microtome (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Окрашивание полученных препаратов проводили карболовым фуксином и пикроиндигокармином по методу Аксенова (Аксенов, 1967). Готовые препараты заключали в среду Biomount. Альтернативным методом изготовления срезов было заключение объектов в среду Histo-Technovit 7100 (Igersheim, Cichocki, 1996). В этом случае полученные срезы были толщиной 3-5  $\mu\text{m}$ , а в качестве красителя использовали толуидиновый синий. Готовые срезы заключали в среду Biomaunt. Гербарный материал перед изготовлением срезов был помещен на неделю в смесь вода:глицерин:этанол (1:1:1) при температуре 54 °C .

С полученных срезов были сделаны фотографии при помощи световых микроскопов (СМ) Zeiss Axioplan 2 (Carl Zeiss, Göttingen, Germany), Olympus BX 53 (Olympus, Tokyo, Japan), Olympus VC50 (Olympus, Tokyo, Japan) и VS120 (Olympus, Tokyo, Japan). Для обработки полученных фотографий использовали Adobe Photoshop. После анализа фотографий были нарисованы схемы, отражающие расположение проводящих пучков в цветке. Схемы строения цветков были нарисованы с использованием программы CorelDraw X9. Строение васкулатуры цветка описывали снизу вверх.

Особенности морфологии соцветия и морфогенеза цветка изучали с помощью сканирующих электронных микроскопов (СЭМ) в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Для этого части соцветий, цветы и плоды были обезвожены в 96% этаноле, после чего материал переводился в 100% ацетон. Затем образцы высушивали в критической точке при помощи прибора HITACHI Critical Point Dryer (Tokyo, Japan) HCP-2. Высушенные образцы монтировали на металлические столики с использованием двусторонней липкой ленты и лака для ногтей. После этого образцы напыляли золотом в устройстве EIKO IB-3 ion-coater (Tokyo, Japan) и далее материал изучался при помощи CamScan-

S2 (Cambridge Instruments, UK). Пыльца была изучена без использования напыления при помощи Quattro S SEM (Thermo Fisher Scientific, USA). Полученные с помощью СЭМ изображения сохраняли в электронном виде и обрабатывали в программе Adobe Photoshop.

Для проверки гипотезы о корреляции между размером плодолистиков и рылец в цветке *Pennantia corymbosa* размер тычинок (пыльников) и плодолистиков (рылец) был измерен с использованием фотографий с СЭМ. Для этого были отобраны фотографии 14 развивающихся функционально женских цветков с типичным планом строения цветка, включающим в себя пять тычинок и три рыльца. Следующий протокол использовали для индивидуализации тычинок и плодолистиков для последующего сравнения данных, полученных для разных цветов. Сначала в цветке выявляли наименьший плодолистик (рыльце) и обозначали его А. Плодолистик, расположенный против часовой стрелки от плодолистика А, обозначали В, а третий плодолистик – С. Затем тычинку, расположенную против часовой стрелки от плодолистика с наименьшим рыльцем (плодолистик А) обозначали А. Остальные четыре тычинки цветка были последовательно обозначены как В, С, D и Е в том же направлении вокруг цветка (то есть от плодолистика с наименьшим рыльцем), так что тычинка, ближайшая по часовой стрелке к наименьшему плодолисту (плодолистик А) была отмечена как Е. Для устранения влияния различий в стадиях развития в разных цветках абсолютную ширину тычинки и плодолистика (рыльца) нормировали на ширину самой большой тычинки и самого большого плодолистика (рыльца), соответственно. Средние значения и 95%-ые доверительные интервалы были рассчитаны с использованием Statistica, v.10 (StatSoft, 2011) для каждого из пяти положений тычинок и каждого из трех положений плодолистиков.

Образец *Oskolski 18-12* по определительному ключу во Flora Malesiana определяется как *Polyscias schultzei* (Philipson, 1979), но обладает одним гнездом завязи, а не двумя, что описано для этого вида (Harms, 1921; Philipson 1979, 1985). Ввиду того, что данный образец по набору признаков не похож ни

на один ранее описанный вид, то в работе он обозначен как *Polyscias* cf. *schultzei*. Для разрешения вопроса о положении *P.* cf. *schultzei* (Oskolski 18-12) на филогенетическом дереве *Polyscias* sensu lato было проведено секвенирование и филогенетический анализ трех ДНК-маркеров: пластидного участка trnL-trnF и ядерных участков ITS и ETS.

ITS1 и ITS2 – части транскрипционной единицы ярдНК, отделяющие ген 5,8S от генов 18S и 26S и не входящие в состав зрелых рибосом. Спейсеры ITS1 и ITS2 считаются наиболее информативными для исследования родственных отношений таксонов низкого ранга, так как, будучи некодирующими, имеют достаточно высокую скорость накопления замен (Шнеер, 2005). Участок ETS (состоит из 2 регионов: 3'ETS и 5'ETS, разделенных нетранскрибирующимся регионом (NTS). 5'ETS с 5' конца граничит с 18S геном) также подходит для анализа отношений между видами и родами и с успехом используется для изучения филогении сложных таксономических групп (Baldwin, Markos, 1998; Markos, Baldwin, 2001). Более того, в ряде исследований показано, что данный участок имеет большую скорость эволюции нежели ITS, и анализ по ETS может быть более эффективным для выяснения таксономических отношений (Poczai, Nyvonen, 2010). Спейсер trnL-trnF (включающий гены транспортной РНК лейцина – tRNA-Leu – и фенилаланина – tRNA-Phe – и расположенный между ними межгенный спейсер) нередко используют для изучения родственных связей между видами крупных родов и семейств покрытосеменных растений (Шнеер, 2005).

Выбор этих маркеров обусловлен также тем, что их пригодность для изучения филогении данной группы была показана в ряде предыдущих работ (Plunkett et al., 2004a; Plunkett, Lowry, 2010). В этих работах были представлены филогенетические деревья для рода *Polyscias*, основанные на репрезентативных наборах изученных видов. Поэтому мы считали достаточным для установления филогенетического положения интересующего нас проблемного образца добавить его последовательности к

опубликованным данным. В силу характера интересующих нас вопросов мы не включали в анализ все полученные предыдущими исследователями последовательности для видов рода *Polyscias*, но, убедившись в принадлежности проблемного образца к одной из крупных клад, далее составили выборку таксонов с акцентом именно на эту кладу. Кроме того, пользуясь наличием материала, мы добавили в дерево два ранее не изученных вида рода, также относящихся к этой кладе. Для выделения ДНК был использован материал, предоставленный А.А. Оскольским.

Информация о видах и образцах, включенных в молекулярно-филогенетический анализ, представлена в Таблице 3. Всего для филогенетического анализа было использовано 29 видов. Для выделения ДНК были использованы предварительно высушенные в силикагеле образцы листьев и цветков, а для получения ДНК у образцов *Polyscias royenii* был использован спиртовой материал, который в случае этого вида оказался более пригодным. Последовательности других видов были отобраны из международной базы последовательностей GenBank.

**Таблица 3.** Образцы, использованные для молекулярно-филогенетического анализа. Сиквенсы, выполненные для данной работы, обозначены (\*).

Виды	Источники и ваучеры	Номер GenBank
<i>Polyscias macranthum</i> (Philipson) Lowry et G.M.Plunkett ( <i>Arthrophyllum macranthum</i> Philipson)	А.А. Оскольский № 23-12(LE), Индонезия, Папуа, муниципалитет Панаи, 25.02.2012.	*trnL-trnF: KX012931 *ITS: KX012925 *ETS: KX012928
<i>Polyscias</i> cf. <i>schultzei</i> Harms	А.А. Оскольский № 18-12 (LE), Индонезия, провинция Папуа. 23.02.2012.	*trnLtrnF: KX012929 *ITS: KX012923 *ETS: KX012926
<i>Polyscias royenii</i> Philipson	А.А. Оскольский № 26-12 (LE), Индонезия, Папуа, муниципалитет Панаи, 25.02.2012.	*trnL-trnF: KX012930 *ITS: KX012924 *ETS: KX012927

<i>Polyscias</i> “ <i>abrahamiana</i> ” Lowry, ined.	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004b) <b>ITS:</b> Plunkett et al. (2001) <b>ETS:</b> Plunkett et al. (2004b)	trnL-trnF: AF382148 ITS: AF229686 ETS: GQ267625
<i>Polyscias aculeata</i> (Decne.et Planch.) Harms ( <i>Cuphocarpus aculeatus</i> Decne. et Planch.)	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004a) <b>ITS:</b> Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF393920 ITS: AF229737 ETS: GQ267608
<i>Polyscias australiana</i> F.Muell.	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004a) <b>ITS</b> Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF396410 ITS: AF229688 ETS: GQ267632
<i>Polyscias</i> cf. <i>belensis</i> Philipson	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004a) <b>ITS</b> <b>ETS:</b> Plunkett, Lowry (2010)	trn-LtrnF: AF393910 ITS: AF393874 ETS: GQ267637
<i>Polyscias bellendenkerensis</i> (F.M. Bailey) Philipson	<b>trnL-trnF</b> Plunkett et al. (2004a) <b>ITS:</b> Plunkett et al. (2001) <b>ETS:</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF396411 ITS: AF229691 ETS: GQ267638
<i>Polyscias briquetiana</i> (Bernardi) Lowry et G. M. Plunkett ( <i>Cuphocarpus briquetianus</i> Bernardi)	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267559 ITS: GQ267581 ETS: GQ267611
<i>Polyscias carolorum</i> Bernardi	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004b) <b>ITS</b> <b>ETS</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AY430392 ITS: AF393880 ETS: GQ267643
<i>Polyscias chapelieri</i> (Drake) Harms ex R. Vig. ( <i>Polyscias tennantii</i> Bernardi)	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004b) <b>ITS:</b> Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF393914 ITS: AF229720 ETS: GQ267644
<i>Polyscias crassa</i> (Philipson) Lowry et G. M. Plunkett [ <i>Gastonia crassa</i> (Hemsl.) F. Friedmann]	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267562 ITS: GQ267584 ETS: GQ267615
<i>Polyscias dichroostachya</i> Baker	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004b) <b>ITS:</b> Plunkett et al. (2004b)	trnL-trnF: AY430393 ITS AY430381 ETS GQ267648

	<b>ETS</b> Plunkett, Lowry (2010)	
<i>Polyscias diversifolia</i> (Blume) Lowry et G.M.Plunkett	<b>trnL-trnF</b> : Plunkett et al. (2004a) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2004a) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AY393708 ITS: AY389027 ETS: GQ267604
<i>Polyscias elegans</i> (C. Moore et F. Muell.) Harms	<b>trnL-trnF</b> : Eibl et al. (2001) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF382175 ITS: AF229698 ETS: GQ267650
<i>Polyscias fulva</i> (Hieron.) Harms	<b>trnL-trnF</b> : Plunkett et al. (2004b) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF382150 ITS: AF229699 ETS: GQ267655
<i>Polyscias humbertiana</i> (Bernardi) Lowry et G. M. Plunkett ( <i>Cuphocarpus humbertianus</i> Bernardi)	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267560 ITS: GQ267582 ETS: GQ267613
<i>Polyscias macgillivrayi</i> (Seem.) Harms	<b>trnL-trnF</b> : Plunkett et al.(2004a) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF396412 ITS: AF229702 ETS: GQ267660
<i>Polyscias nodosa</i> (Blume) Seem.	<b>trnL-trnF</b> : Plunkett et al. (2004b) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2004b) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AY430399 ITS: AY430387 ETS: GQ267672
<i>Polyscias “regalis”</i> Bernardi ex Lowry, ined.	<b>trnL-trnF</b> : Eibl et al. (2001) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF382183 ITS: AF229712 ETS: GQ267678
<i>Polyscias samoensis</i> (A. Gray) Harms	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267575 ITS: GQ267596 ETS: GQ267682
<i>Polyscias schultzei</i> Harms (1)	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267576 ITS: GQ267597 ETS: GQ267684
<i>Polyscias schultzei</i> Harms (2)	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267577 ITS: GQ267598 ETS: GQ267685
<i>Polyscias scopoliae</i> (Baill.) Lowry	<b>trnL-trnF</b> : Eibl et al. (2001) <b>ITS</b> : Plunkett et al. (2001) <b>ETS</b> : Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AF382185 ITS: AF229715 ETS: GQ267686

<i>Polyscias vieillardii</i> (Baill.) Lowry et G. M. Plunkett subsp. <i>balansae</i> (Baill.) Lowry et G. M. Plunkett [ <i>Arthropodium balansae</i> (Baum.-Bod.) Philipson]	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267556 ITS: GQ267580 ETS: GQ267603
<i>Polyscias willmottii</i> (F. Muell.) Philipson	Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: GQ267579 ITS: GQ267599 ETS: GQ267691

<b>Внешняя группа</b>		
<i>Meryta tenuifolia</i> A.C. Sm.	Plunkett et al. (2004a)	trnL-trnF: AY393739 ITS: AY389041 ETS: AY746584
<i>Schefflera elegantissima</i> (Veitch ex Masters) Lowry et Frodin	<b>ITS:</b> Plunkett et al. (2004a) Tronchet et al. (2005) <b>trnL-rtnF:</b> Mitchell et al. (2012)	ITS: AY389050 ETS: AY746587 trnL-trnF: JX106218
<i>Pseudopanax arboreus</i> (L.f.) K. Koch	<b>ITS, trnL-trnF:</b> Mitchell et al. (2012) <b>ETS:</b> Tronchet et al. (2005)	trnL-trnF: JX106207 ITS: JX106289 ETS: AY746585
<i>Pseudopanax linearis</i> (Hook. f.) K. Koch	<b>trnL-trnF:</b> Plunkett et al. (2004a). <b>ITS:</b> Mitchell, Wagstaff (1997) <b>ETS:</b> Plunkett, Lowry (2010)	trnL-trnF: AY393763 ITS: U63178 ETS: GQ267600

Условия проведения полимеразной цепной реакции, амплификации ДНК и секвенирование последовательностей для участка ITS 1-2 (включая расположение и характеристики праймеров) были заимствованы из работы Valiejo-Roman et al. (2002). Для амплификации участка *trnL-trnF* был использован набор универсальных праймеров и условия проведения ПЦР, указанные в работе Taberlet et al. (1991); для участка ETS были использованы

праймеры, указанные в работах Linder et al. (2000) и Tronchet et al. (2005). Характеристики использованных праймеров приведены в Таблице 4.

**Таблица 4.** Характеристики праймеров, использованных при проведении молекулярно-филогенетического анализа

Название праймера	Последовательность 5'-3'	Участок генома
Jap L	TCCACTGAACSTTATCATTTAG	ITS 1, 2
Jap 4	CCATGCTTAAACTCAGCGGGT	ITS 1, 2
ETS- 430F	GCGCGTGAGTGGTGCTTGGCATGTC	ETS
18S-2L R	TGACTACTGGCAGGATCAACCAG	18S ETS
cB49317F	CGAAATCGGTAGACGCTACG	<i>trnL</i> -F
fA50272R	ATTTGAACTGGTGACACGAG	<i>trnL</i> -F

Выделение ДНК, амплификация участков и очистка ДНК были выполнены на базе лаборатории геносистематики высших растений НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ. Выделение ДНК проводили с использованием набора для выделения растительной ДНК NucleoSpin Plant isolation kit (Machrey-Nagel, Германия), следуя стандартному протоколу производителя. Амплификацию ДНК производили с использованием набора для ПЦР Encyclo PCR kit (Евроген, Россия). Реакцию проводили в объеме 10 мкл в стерильных микроцентрифужных пробирках на 0,2 мл в приборе «Thermocycler 300» фирмы Biometra. Амплификацию проводили в следующем режиме:

- начальная денатурация ДНК 95°C, 3 мин. – 1 цикл
- денатурация ДНК 95°C, 20 сек., отжиг праймеров (ITS 56 °C, ETS 56 °C, *trnL-trnF*- 49 °C) 20 сек., синтез ДНК 72°C, 50 сек. – 30 циклов
- финальная элонгация 72°C, 3 мин. – 1 цикл

Далее производилась очистка ПЦР-продукта с использованием набора фирмы Цитокин (Россия), следуя протоколу производителя. Концентрацию полученного после очистки ПЦР-продукта оценивали визуально по яркости

флюоресценции бромистого этидия после электрофореза в горизонтальном 1%-ном агарозном геле. Для секвенирования искомым фрагментов концентрация матрицы подбиралась в пределах 5-20 нанограмм на реакцию. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator с последующим анализом продуктов на автоматическом секвенаторе продуктов ДНК ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Для всех участков были прочитаны и прямые, и комплементарные последовательности.

Полученные нуклеотидные последовательности были выровнены в автоматическом режиме при помощи программы MUSCLE (Edgar, 2004) и затем корректировались вручную в программе BioEdit (Hall, 1999). Реконструкцию филогенетических деревьев проводили методом Байеса и методом максимальной экономии. В качестве внешней группы были выбраны *Meryta tenuifolia* A.C. Sm., *Schefflera elegantissima* (Veitch ex Masters) Lowry et Frodin, *Pseudopanax arboreus* (L.f.) K. Koch, *Pseudopanax linearis* (Hook. f.) K. Koch, которые были ранее использованы в работе Lowry, Plunkett, 2010 (Таблица 4).

Филогенетический анализ методом максимальной экономии проводили с помощью программы PAUP версии 4.0b8 (Swofford, 2003), со следующими установками. Алгоритм поиска максимально экономного дерева - эвристический, оптимизация топологии проводилась при помощи алгоритма реассоциации деревьев (tree bisection- reconnection, TBR). Было проведено 1000 поисков с неупорядоченным добавлением таксонов. Значения бутстреп поддержки были рассчитаны по данным 1000 бутстреп реплик, при обработке одной реплики проводили единичный поиск с неупорядоченным добавлением таксонов и сохраняли не более 1000 лучших деревьев.

Байесовская реконструкция филогении (Bayesian inference) была проведена при помощи программы MrBayes 3.2.5 (Ronquist et al. 2012). Наиболее адекватная модель эволюции последовательностей была выбрана

при помощи информационного критерия Акаике (AIC) с использованием программы MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004). Для данных по участку ETS была выбрана НКУ+G модель, в то время как для остальных маркеров и объединенных последовательностей была выбрана модель GTR+G. Для построения искомого дерева было проведено 2 одновременных запуска по 4 Марковских цепи в каждом запуске, каждая цепь стартовала со случайного дерева. Всего было задано 25 миллионов генераций, отбиралось каждое тысячное дерево. Первые 100 деревьев были исключены как стадия стабилизации Марковских цепей, из оставшихся деревьев было построено консенсусное дерево большинства. Число генераций, которые должны быть исключены, определялось при помощи анализа динамики значений логарифма правдоподобия с использованием программы Tracer 1.6 (Rambaut et al., 2014).

## Глава 3. Результаты

### 3.1. *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae)

#### 3.1.1. Морфология соцветий

Для женских и мужских соцветий характерно наличие терминального метельчатого соцветия, которое организовано как монотелическая синфлоресценция (Рис. 5А, Б, Д, 6А). Филлотаксис главных осей спиральный, в крупных базальных боковых осях (паракладиях) первого порядка декуссатный (накрест-супротивный), а в остальных боковых осях – неустойчивый, промежуточный между спиральным и декуссатным.

Мужские и женские соцветия, доступные в нашем материале, имели оси ветвления четырех порядков, а степень ветвления и числа узлов уменьшалась от проксимальных паракладиев первого порядка к дистальным. Паракладии последнего порядка несут цветки без каких-либо предшествующих филломов (т. е. без прицветничков / профиллов). Оси всех порядков заканчиваются терминальными цветками. Кроющие листья самых нижних паракладиев первого порядка похожи на вегетативные листья, но меньше (5–7 см длиной) и почти цельнокрайние. Кроющие листья остальных боковых осей представляют собой узкие гипсофиллы длиной 2–4 мм. Абаксиальная сторона покрыта трихомами у всех кроющих листьев (кроме таковых у самых нижних паракладиев), а адаксиальная сторона не опушена (Рис. 7А, 8А–Е).

Для всех кроющих листьев в соцветии характерна рекаулесценция: они смещены на свои боковые оси, обычно до уровня первого узла боковой оси. Этот сдвиг менее выражен на осях последнего порядка, чем на осях более низких порядков (Рис. 5Д). Вегетативные почки и побеги *P. corymbosa* занимают нормальное пазушное положение, без каких-либо выраженных смещений (Рис. 5Г).

### 3.1.2. Морфология цветка

У *P. corymbosa* можно выделить функционально мужские (Рис. 5Б, В) и функционально женские (Рис. 5Д, Е) цветки<sup>1</sup>, которые располагаются на разных растениях. Нами было изучено морфологическое строение 100 женских цветков и 50 мужских.

Цветоножка имеет небольшое расширение чуть ниже чашечки и явно выраженное сочленение с последней (Рис. 9Г). Это сочленение выглядит как резкое сужение цветоножки, которое более выражено у зрелого цветка, чем у развивающихся, а также у зрелых женских цветков, более чем у зрелых мужских. Это сочленение остается заметным и на стадии созревания плода, но не является местом опадения плода.

#### *Околоцветник*

Оба типа цветков обладают одинаковым строением околоцветника. Чашечка имеет форму небольшого воротничка, различить отдельные чашелистики невозможно ни на одной из доступных нам стадии развития (Рис. 5Е, 7В, Г, 9Г). Венчик представлен пятью свободными белыми лепестками, на абаксиальной стороне которых есть редкие розовые точки (Рис. 5Б, В, Д, Е).

В бутоне лепестки прикрывают внутренние круги цветка, а при цветении они отогнуты наружу. На абаксиальной поверхности лепестков есть устьица, на адаксиальной стороне они отсутствуют.

#### *Андроцей*

Большинство из изученных мужских и женских цветков имели пять одинаковых тычинок, чередующихся с лепестками (Рис. 5Б, 11). Редко среди женских цветков встречались варианты с четырьмя тычинками (Рис. 8В) или шестью (Рис. 5Б). Пыльники в мужских цветках почти латрорзные (Рис. 10Б, 9), в женских от интрорзных (Рис. 10Д, Е, 12А, Б) до почти латрорзных (Рис. 10Г). В обоих типах цветков пыльники с двумя теками, чаще всего

---

<sup>1</sup> Для сокращения функционально мужские и функционально женские цветки в дальнейшем описании обозначаются как мужские и женские, соответственно.

тетраспорангиатные, сагитатные (две теки отделены друг от друга в относительно короткой нижней части пыльника; Рис. 10А, 11А–В), дорзификсные, но тычиночная нить прикрепляется прямо над проксимальным краем связника. Тычиночная нить выгнута наружу перед распусканием цветка (Рис. 9А, 10Б). В зрелых мужских цветках тычиночные нити длиннее пыльников в три или более раз (Рис. 5Б). В женских цветках пыльники и тычиночные нити короче таковых в мужских, здесь тычиночная нить лишь незначительно длиннее пыльника (Рис. 5Е). Связник узкий и имеет один проводящий пучок. Перегородка между двумя микроспорангиями каждой теки узкая у основания пыльника (Рис. 10А), но в тычинках мужских цветков часто довольно широкая на большей части длины пыльника (Рис. 10Б, В), поэтому пыльцевые мешки разных микроспорангиев одной теки вскрываются независимо друг от друга.

Строение пыльников иногда варьирует даже среди тычинок одного цветка. Мужской цветок с четырьмя нормальными тычинками и одной атипичной тычинкой показан на рисунке 11. В атипичной тычинке два дорзальных микроспорангия, принадлежащих разным текам, соединяются ниже уровня прикрепления тычиночной нити, так что этот пыльник четко дорзификсный. В зрелых бутонах мужских цветков один или несколько пыльников могут быть согнуты, деформированы давлением в бутоне или могут иметь аберрантную форму, по-видимому, из-за плотного расположения тычинок в бутоне (Рис. 7Д, Е).

Изменчивость пыльников в женских цветках связана с частичным или полным подавлением развития вентральных микроспорангиев. При наличии всех четырех микроспорангиев дорзальные обычно длиннее вентральных (Рис. 9А, В). Частичное подавление вентральных пыльцевых мешков можно увидеть в пыльнике на Рис. 10Д, Е. Одна из тычинок в цветке на Рис. 9В, по-видимому, биспорангиатная из-за полного подавления вентральных микроспорангиев. Два микроспорангия иногда соединяются друг с другом в дистальной части теки у женских цветков (Рис. 12; следует обратить внимание,

что вентральная пара микроспорангиев смыкается на более низком уровне). Тычинки женских цветков имеют очень короткий апикальный вырост связника (Рис. 9А, В), который в мужских цветках может как присутствовать, так и отсутствовать (Рис. 7Г–Е).

И мужские, и женские тычинки производят обильную пыльцу. Пыльцевые зерна мужских цветков трехбороздно-орозная (Рис. 13А, Б), а пыльцевые зерна женских не имеет развитой апертуры (Рис. 13В, Г).

### *Гинецей*

В центре мужского цветка присутствует стерильный рудиментарный гинецей (Рис. 5В, 7Г, 14Д, Е, 15Д, Е). В большинстве случаев он представляет собой небольшую (не более 0,4 мм в высоту) цельную коническую структуру без каких-либо гнезд и проводящих пучков. В некоторых цветках встречался более дифференцированный гинецей. В этом случае присутствовало цельное или трехлопастное рыльце (нам не удалось выявить диморфизм рылец, подобный таковому у женских цветков, см. ниже); гнездо завязи могло присутствовать или его не было. Если гнездо все-таки было развито, то оно было очень маленьким, в нижней части узкоэллиптическим в поперечном сечении и трехлучевым в верхней части. Эти гинецеи обладали в разной степени развитой васкулатурой. Важно отметить, что во всех упомянутых вариантах в гинецее мужских цветков не развивались семязачатки.

Для женских цветков *P. corymbosa* характерен синкарпный гинецей из трех плодолистиков (в одном цветке их было четыре), срастающихся с образованием бочковидной верхней завязи с коротким столбиком и тремя подковообразными рыльцами (Рис. 5Д, Е, 9А–В). Завязь округло-треугольная в поперечном сечении. Одно рыльце расположено почти на радиусе лепестка и между радиусами двух тычинок, два других расположены на радиусах тычинок (Рис. 8Д, Е, 3).

Завязь женского цветка одногнездная, гнездо в сечении треугольное, причем углы расположены на радиусах рылец (Рис. 16, 17). Гнездо обычно содержит единственную висячую семяпочку (Рис. 9Д, 16Б, 17Б, 18А, 19А),

хотя редко может присутствовать и вторая висючая семяпочка, которая намного меньше первой (Рис. 20Е, 21Е). Семяпочка (или семяпочки) прикрепляется на стороне, противоположной рыльцу на радиусе между тычинками, то есть на стороне между двумя рыльцами на радиусах тычинок (Рис. 18, 19, 20Ж–М, 21Ж–М). Непосредственно над уровнем прикрепления семязачатка гнездо полностью постгенитально зарастает к цветению и область зарастания, различимая на поперечных срезах, имеет трехлучевую форму с лучами по радиусам рылец (Рис. 16В–Д, 17В–Д, 18Г–Ж, 19Г–Ж, 20Ж–Л, 21Ж–Л). Проводниковая ткань располагается вдоль участков постгенитального срастания. За этой областью следует короткая переходная зона к свободным рыльцам (Рис. 16Е, 17Е, 18И, 19И, 20М, 21М).

### **3.1.3. Развитие цветка**

Развитие мужских и женских цветков очень сходно между собой. На самой ранней из доступных стадий развития чашечка представляет собой небольшой ободок чуть ниже основания лепестков (Рис. 8А). На более поздних стадиях развития трубка чашечки также лишена каких-либо признаков отдельных чашелистиков. На ранних стадиях лепестки прижаты друг к другу и полностью закрывают развивающиеся тычинки. Расположение лепестков (почкосложение) створчатое. На ранних стадиях развития тычинки в мужском цветке немного различаются по размеру (Рис. 7А, Б), но к моменту формирования пыльника эти различия нивелируются (Рис. 7Д). При изучении функционально мужских цветков не выявлено закономерных различий в размерах тычинок. В женском цветке тычинки также значительно отличаются по размеру в начале развития (см. далее; таблица 5). Различия в размерах тычинок обычно исчезают к моменту цветения. Как в мужских, так и в женских цветках тычиночные нити удлиняются после формирования пыльников.

**Таблица 5.** Ширина тычинок в развивающихся цветках *Pennantia corymbosa*, нормализованная к размеру самой широкой тычинки в каждом цветке. Тычинки обозначены А–Е в соответствии с их положением относительно моносимметричного гинецея (Рис. 22В).

Цветок	А	В	С	Д	Е
1	1.00	0.79	1.00	0.61	1.00
2	0.88	0.88	1.00	1.00	0.94
3	0.90	0.77	1.00	0.48	0.84
4	0.95	0.84	1.00	0.84	0.74
5	1.00	0.77	0.91	0.95	0.52
6	0.81	0.84	1.00	0.81	0.74
7	0.92	0.56	1.00	0.80	0.68
8	0.81	0.84	1.00	0.81	0.74
9	0.97	0.79	1.00	0.56	0.97
10	0.76	0.95	1.00	0.57	0.76
11	0.79	0.66	1.00	0.72	0.83
12	0.86	0.79	1.00	-	0.83
13	0.85	0.89	0.81	0.56	1.00
14	0.90	0.76	0.86	0.71	1.00

Стерильный рудиментарный гинецей в мужских цветках становится заметным вскоре после появления всех тычинок и достигает своих окончательных размеров (0,4 мм) к моменту формирования пыльников, но до удлинения тычиночных нитей.

В женских цветках закладывается три плодолистика (Рис. 8В). Зачатки плодолистиков шире в тангенциальном направлении, чем в радиальном. Два из них заметно крупнее третьего (Рис. 8В–И). Меньший плодолистик (плодолистик А) всегда расположен на радиусе лепестка, между тычинками (Рис. 8Г–З, 22Б; Таблица 6). Большие плодолистки (В и С) находятся на радиусах тычинок (Рис. 8Д–З, 22Б).

**Таблица 6.** Размер плодолистиков, измеренный как рыльце в развивающемся цветке и нормализованный к размеру самого широкого рыльца в каждом цветке. Плодолистики обозначены А–С в направлении против часовой стрелки начиная с плодолистика с наименьшим рыльцем (Рис. 22В).

Цветок	А	В	С
1	0.77	1.00	0.90
2	0.67	0.90	1.00
3	0.57	0.97	1.00
4	0.76	1.00	1.00
5	0.69	0.88	1.00
6	0.60	1.00	0.86
7	0.58	0.96	1.00
8	0.72	1.00	0.88
9	0.76	1.00	0.96
10	0.73	0.97	1.00
11	0.80	1.00	0.97
12	0.49	1.00	0.93
13	0.67	1.00	1.00
14	0.80	1.00	1.00
15	0.57	0.97	1.00

Единственная часть плодолистиков, заметная в начале развития гинецея, это будущие рыльца (Рис. 8). После начального роста плодолистики приобретают подковообразную форму с выраженной щелью на вентральной стороне. Меньший из плодолистиков (плодолистик А) приобретает эту форму немного позже двух других (Рис. 8В–Е). После начального роста свободных частей плодолистиков (то есть будущих рылец) появляется одногнездная синкарпная часть гинецея за счет роста в кольцеобразной зоне под ними. На стадии, когда большие плодолистики становятся подковообразными, становится заметна короткая одногнездная зона гинецея (Рис. 8Д), которую мы идентифицируем как симпликатную (см. Обсуждение). На следующем этапе (Рис. 8Е) на радиусе между двумя более крупными рыльцами появляется плацента. Затем в результате активного вставочного роста ниже уровня

плаценты формируется одногнездная завязь (Рис. 8Ж, З). Мы идентифицируем эту часть как асцидиальное гнездо фертильного плодолистика (см. Обсуждение). Одногнездная часть над плацентой (симпликатная зона) остается короткой. Она трехлучевая в поперечном сечении и полностью постгенитально зарастает в результате срастания соседних внутренних поверхностей плодолистиков. Брюшные швы каждого плодолистика постгенитально зарастают в области рылец. Непосредственно перед цветением вдоль области постгенитального срастания дифференцируется проводниковая ткань, и три ее тяжа формируют компитум в симпликатной зоне (Рис. 18Е, Ж). Удлинение цветоножки происходит после дифференциации и раннего развития всех органов цветка. Данные по развитию гинецея показывают, что меньший плодолистик (А) дает начало меньшему рыльцу, а более крупные плодолистики (В и С) формируют большие рыльца в женских цветках (см. Рис. 8Д и 22 для положения плодолистиков А, В и С). Из-за структурного диморфизма плодолистиков (включающего размер рылец и положение плаценты) гинецей *P. corymbosa* моносимметричный, с плоскостью симметрии, проходящей через плодолистик на радиусе между тычинок и между плодолистиками на радиусах тычинок. Так как ориентация гинецея строго фиксирована по отношению к другим кругам цветка и плодолистик на радиусе между тычинками находится также и на радиусе лепестка, то плоскость симметрии гинецея совпадает с плоскостью симметрии всего цветка. Следовательно, весь цветок моносимметричный, и его плоскость симметрии проходит через лепесток, радиус тычинки С и плодолистик, расположенный между тычинками.

Из-за структурного диморфизма плодолистиков (включающего размер рылец и положение плаценты) гинецей *P. corymbosa* моносимметричный, с плоскостью симметрии, проходящей между плодолистиками на радиусах тычинок через плодолистик на радиусе между тычинками. Так как ориентация гинецея строго фиксирована по отношению к другим кругам цветка и плодолистик на радиусе между тычинками находится также и на радиусе

лепестка, то плоскость симметрии гинецея совпадает с плоскостью симметрии всего цветка. Следовательно, весь цветок моносимметричный, и его плоскость симметрии проходит через лепесток, радиус тычинки С и плодolistик, расположенный между тычинками.

Так как женский цветок моносимметричный, мы объединили данные о средних размерах симметрично расположенных тычинок, подразумевая, что у них одинаковые возможности потенциальных взаимодействий с другими элементами цветка в ходе его развития. В первую группу были объединены данные для тычинок, между которыми находится меньшее рыльце (позиции А и Е), а вторая группа включает тычинки, на радиусах которых находятся большие рыльца (позиции В и D) (Рис. 22В).

Обычно самая крупная развивающаяся тычинка находится на максимальном расстоянии от плодolistика, находящегося на радиусе между тычинками (то есть в позиции С). Чаще всего самыми маленькими являются две тычинки, на радиусе которых находятся два плодolistика (положения В и D). Средние по размеру тычинки расположены в положении А и Е, то есть в положении между тычинками двух других групп. 95% доверительные интервалы средних значений всех трех групп тычинок не перекрываются (Рис. 22А).

#### **3.1.4. Васкулатура цветка**

В цветоножке у женских и мужских цветков проходят три проводящих пучка, которые объединяются с образованием кольца проводящих тканей в основании цветка (Рис. 6В–З, 14А, 15А, 20А, 21А). У цветков на осях последнего порядка в соцветии пучок кроющего листа отделяется в основании цветоножки от трех основных пучков и продолжается параллельно с ними вдоль цветоножки до уровня отхождения кроющего листа (Рис. 6Б–Ж). Чашечка в цветках обоих типов лишена проводящих пучков.

На уровне чашечки от общего кольца по радиусам лепестков отделяется пять пучков на радиусах лепестков (Рис. 14Б, 15Б), затем они входят в лепестки, которые, таким образом, однопучковые. Каждый пучок

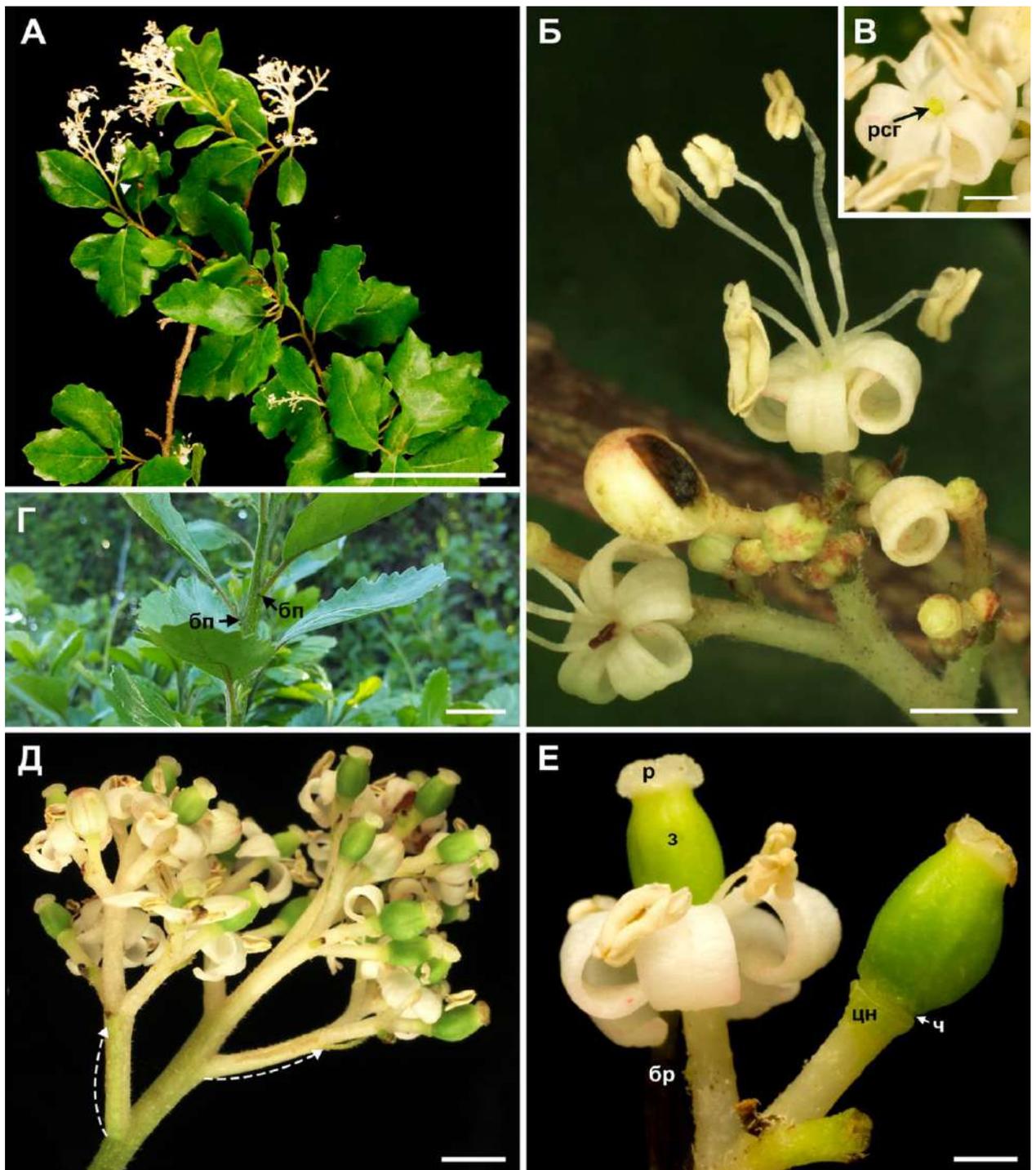
внутри лепестка формирует три (Рис. 14В–Д, 15В–Д) или редко четыре (Рис. 19З, И, 20З, И) ветви. Сразу выше уровня отделения проводящих пучков лепестков от кольца проводящих тканей отделяются пять проводящих пучков занимающих радиусы тычинок и иннервирующие их. У мужских цветков все сосудистое кольцо на этом уровне разделяется на пять тычиночных следов (Рис. 14В, 15В). Рудиментарный гинецей большинства цветков лишен проводящих пучков (Рис. 14Г–Е; 15Г–Е).

В женских цветках оставшееся кольцо проводящих тканей разделяется на шесть коллатеральных пучков (Рис. 20Б, 21Б), в которых ксилема обращена внутрь (Рис. 20Б, В). Трое из этих пучков на радиусах трех рылец проходят вдоль углов треугольного гнезда завязи (Рис. 16А, Б, 17А, Б). В работе эти пучки названы угловыми. Из трех других пучков (чередующихся с угловыми пучками) два, расположенные на радиусах тычинок А и Е, сливаются прямо под гнездом завязи с третьим (на радиусе тычинки С) с образованием большого амфикрибрального пучка (три пучка объединяются ксилемой, а флоэма остается снаружи) (Рис. 20А–Д, 21А–Д). Этот пучок сохраняет свое расположение в радиусе тычинки С и иннервирует семяпочку (Рис. 20Б–Е, 21Б–Е). В нижней части гнезда от каждого из трех угловых пучков ответвляется два небольших пучка (иногда один пучок) в тангенциальном направлении (Рис. 16Б, 17Б). Таким образом, общее количество пучков в стенке завязи прямо под уровнем прикрепления семязачатка (семязачатков) равно десяти (Рис. 20Ж, 21Ж) или иногда восьми, если ветви углового пучка, расположенного напротив пучка, иннервирующего семязачаток, не достигают этого уровня (Рис. 18Б, В, 19Б, В).

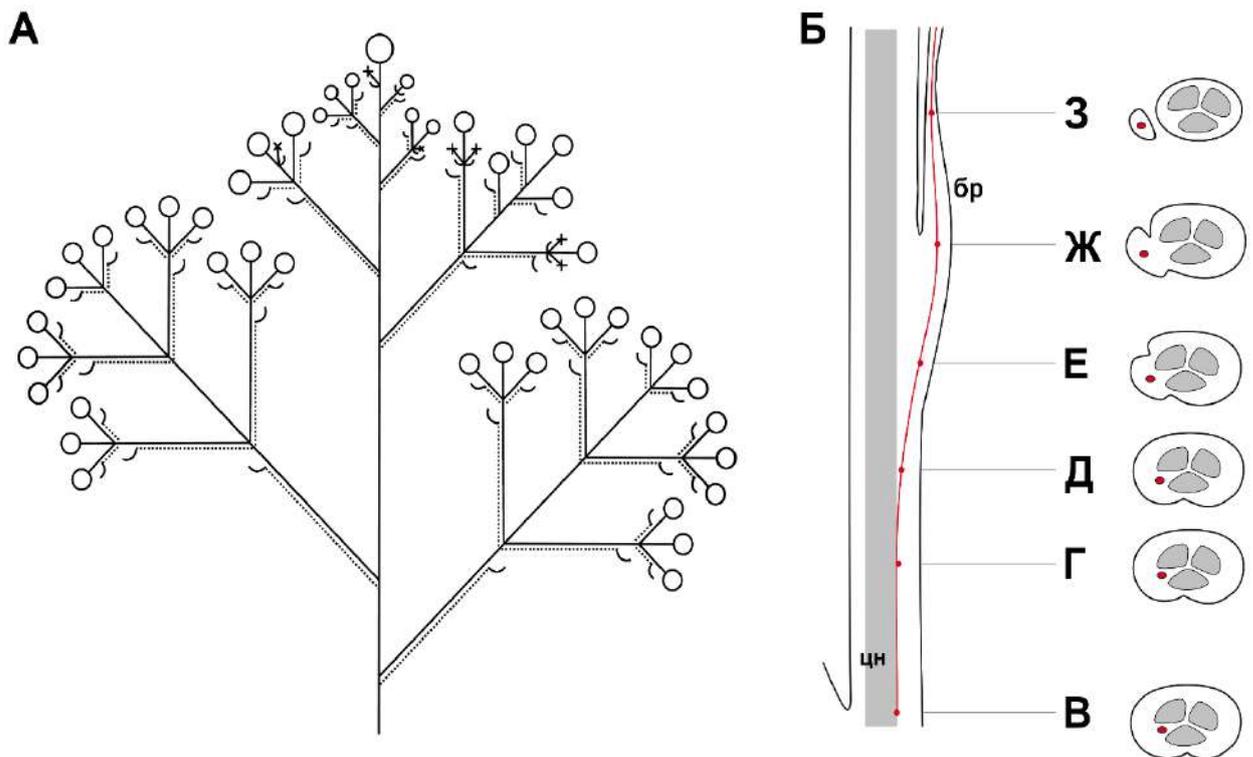
На уровне прикрепления семяпочки (или семяпочек) от крупного амфикрибрального пучка ответвляется непосредственно ветвь семяпочки (Рис. 16В, 17В). В случае двух семяпочек вторая также иннервируется ветвью этого пучка (Рис. 20Ж, 21Ж).

Выше уровня прикрепления семяпочки большой проводящий пучок, участвующий в иннервации семяпочки, разделяется на четыре ветви. Из них

два центральных продолжают выше места ветвления и каждый входит в то рыльце (на радиусе тычинки), на радиусе которого этот пучок проходит (Рис. 16Г, 17Г, 18Д, 19Д). Иногда каждый из этих двух пучков на пути в рыльце сливается с ветвью соседнего углового пучка (Рис. 20И–Л, 21И–Л). Два других оставшихся пучка симметрично проходит вдоль гнезда завязи внутри от двух соседних угловых пучков и каждый из них по пути сливается с ветвью угловых пучков, идущих в рыльца на радиусе между тычинками (Рис. 15Д, 16Д). Иногда каждая ветвь может также сливаться с ветвями угловых пучков, идущих в рыльца на радиусах тычинок (Рис. 20Ж–Л, 21Ж–Л). Затем каждая из двух возникших ветвей разделяется на две: одна из новых ветвей идет в рыльце на радиусе тычинки, а вторая ветвь идет вдоль гнезда завязи в рыльце, которое находится напротив пучка, иннервирующего семяпочку и, соответственно, места прикрепления семяпочки, это рыльце расположено на радиусе между тычинками (Рис. 16Г–Е, 17Г–Е, 18Б–И, 19Б–И, 20Ж–М, 21Ж–М). Каждый из трех угловых пучков входит в рыльце, занимающее тот же радиус. Каждое рыльце иннервируется тремя пучками, но природа этих пучков немного различается. Некоторые рыльца получают угловой пучок и две ветви иннервирующего семяпочку пучка, которые объединены с ветвями угловых пучков (Рис. 18Ж–И, 19Ж–И, 20Л, М, 21Л, М). В другом случае в каждом из двух рылец на радиусе тычинок есть соответствующий угловой пучок и две ветви пучка иннервирующего семяпочку, но одна из них не объединена с ветвью углового (Рис. 16Д, Е, 17Д, Е), а в рыльце на радиусе между тычинками входит один угловой пучок и две ветви пучка иннервирующего семяпочки, объединенные с ветвями углового пучка (Рис. 18З, И, 19З).



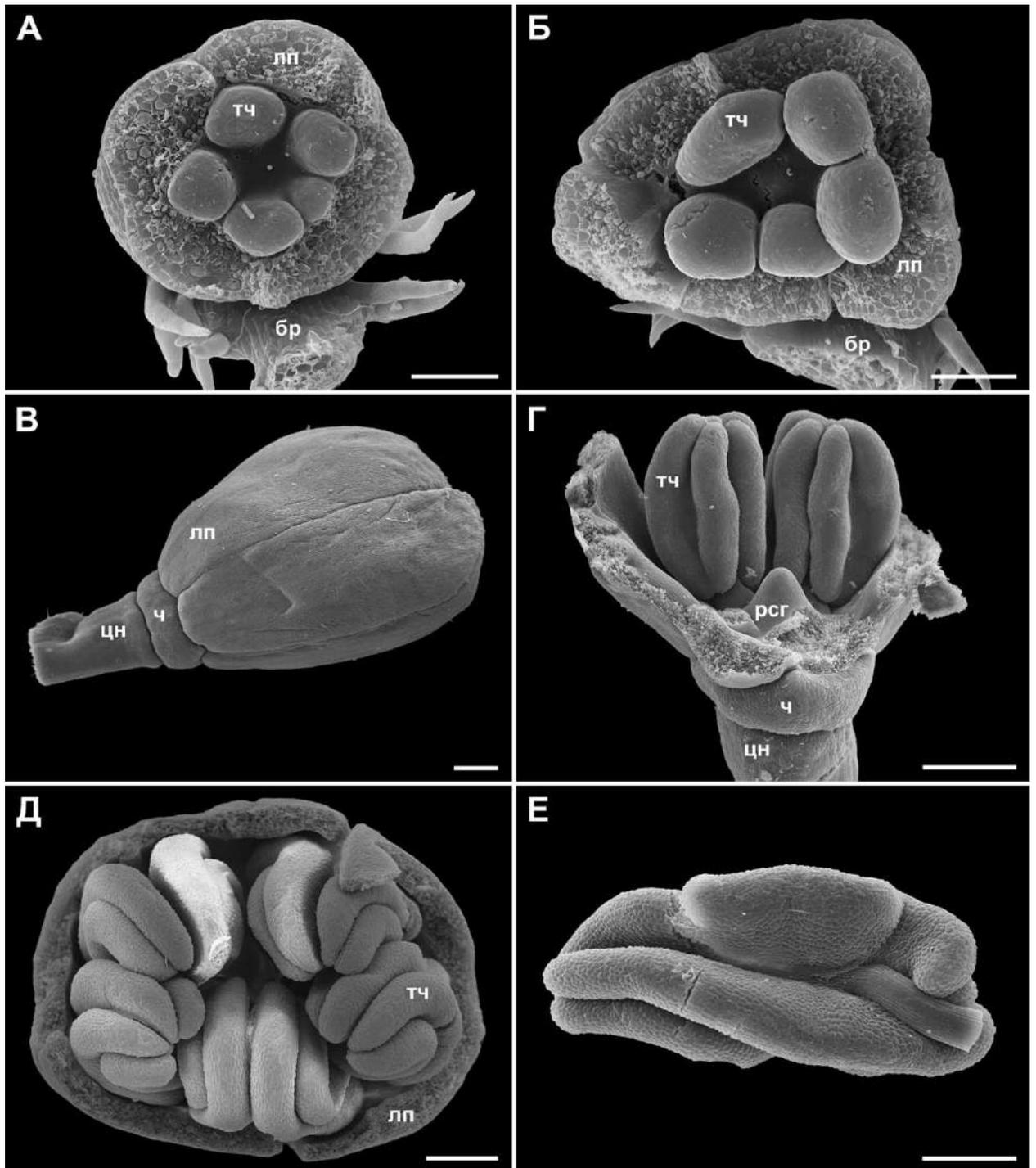
**Рисунок 5. Фотографии *Pennantia corymbosa*, сделанные в природе** (автор снимков: Керри Форд). А – Зрелое соцветие на мужском растении (CHR 666670). Б, В – Зрелые мужские цветки, видно свободные лепестки, длинные тычиночные нити и рудиментарный стерильный гинецей (CHR 666670). Г – Участок вегетативного побега с пазушным положением боковых ветвей (CHR 666670). Д – Зрелое соцветие на женском растении. Е – Зрелые женские цветки, видно чашечку в форме воротника, свободные лепестки, короткие тычиночные нити и верхнюю завязь (CHR 639466). бр – кроющийся лист цветка; бп – вегетативный боковой побег; з – завязь; р – рыльце; рсг – рудиментарный стерильный гинецей; цн – цветоножка; ч – чашечка; белые стрелочки, показывают предполагаемое смещение кроющихся листьев на их пазушные ветви (рекаулесценция). Масштабный отрезок: А – 50 мм; Б – 2 мм; В – 1 мм; Г – 10 мм; Д – 3 мм; Е – 1 мм.



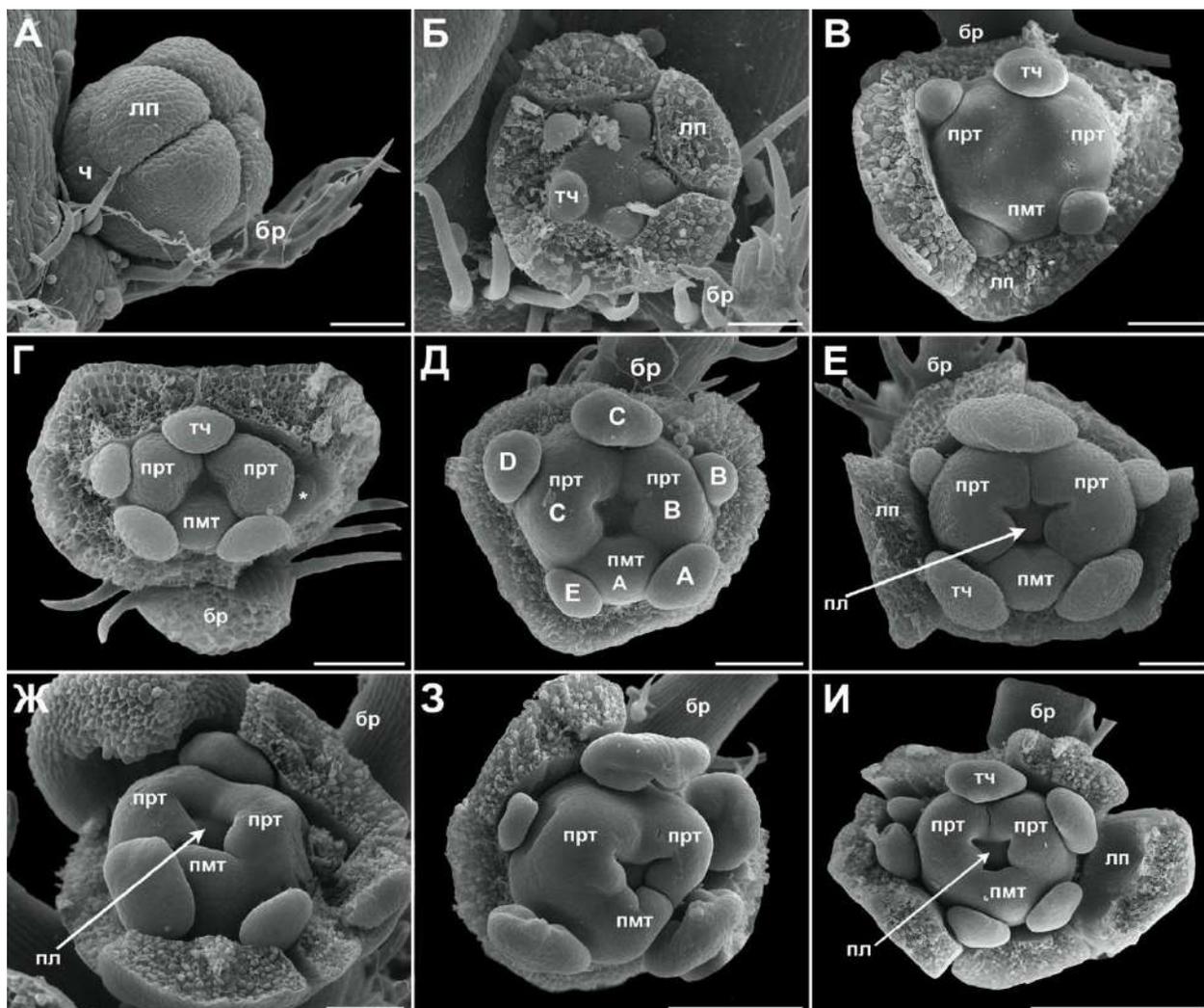
**Рисунок 6. Соцветие *Pennantia corymbosa*.** А – Схема строения соцветия *Pennantia corymbosa*. Б–З – Схема строения проводящей системы в цветоножке и кроющем листе цветка самого высокого порядка ветвления с отсутствующими цветочными профиллами.

Б – Продольный срез цветоножки. В – Поперечный срез основания цветоножки, виден отдельный проводящий пучок кроющего листа цветка. Г – Поперечный срез выше Б и В. Д–Ж – Поперечный срез на уровне прикрепления кроющего листа цветка. З – Поперечный срез выше уровня прикрепления кроющего листа цветка.

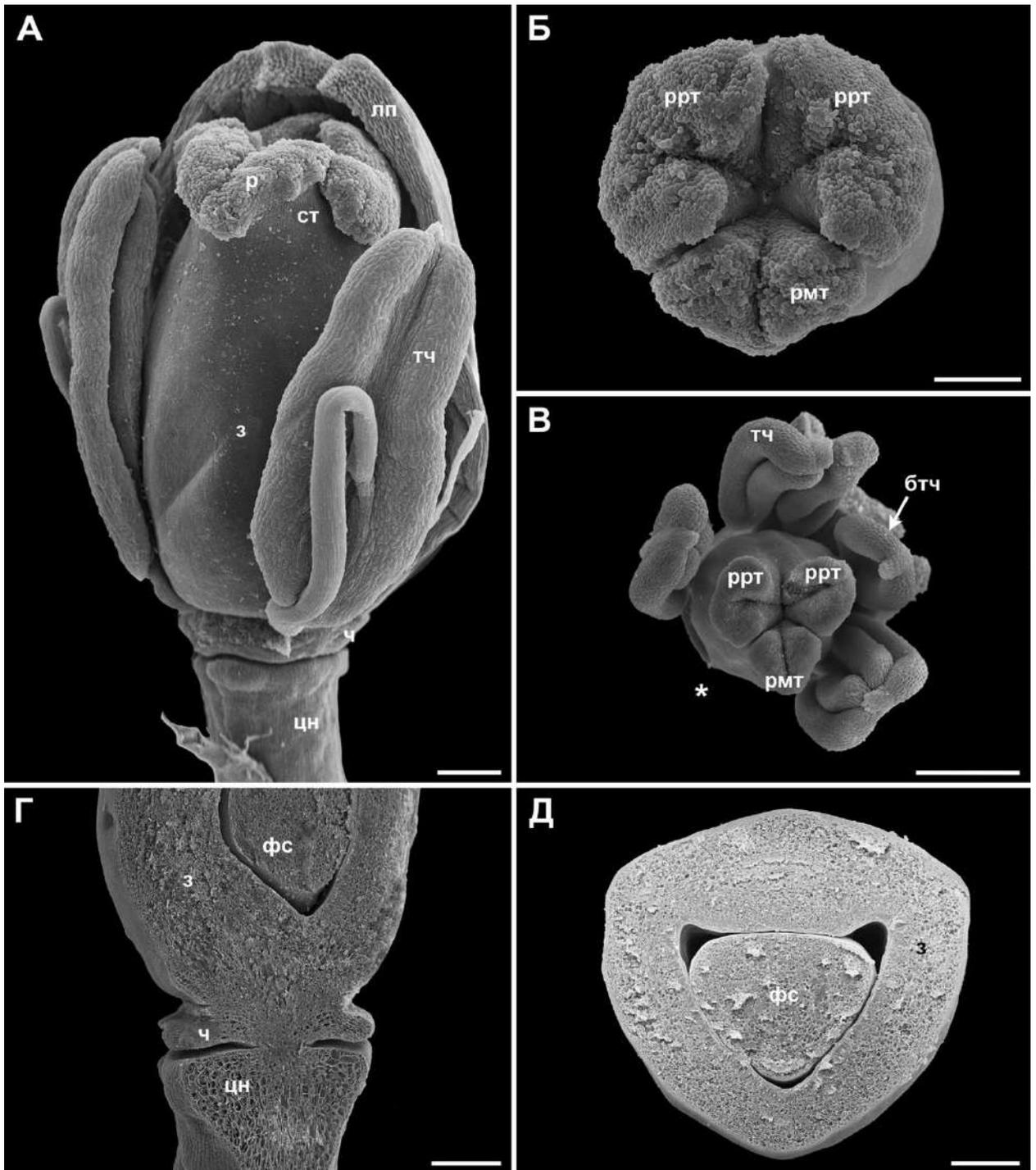
Бр – кроющий лист цветка; цн – цветоножка; красным обозначен проводящий пучок кроющего листа цветка; серым обозначены проводящих пучки цветка; пунктирной линией обозначено смещение кроющих листьев; кругом обозначены цветки; х обозначены удаленные цветки.



**Рисунок 7. Развитие мужского цветка *Pennantia corymbosa* (СЭМ).** А – Цветок с молодыми тычинками, вид сверху (лепестки удалены). Б – Цветок на стадии дифференциации пыльников, вид сверху (лепестки удалены). В – Бутон перед распусканием, вид сбоку. Г – Цветок по поздних стадиях развития с рудиментарным стерильным гинецеем, вид сбоку (лепестки и три тычинки удалены). Д – Цветок на поздней стадии развития, вид сверху (лепестки удалены). Е – Тычинка до удлинения цветоножки, вид с абаксиальной стороны. Бр – крючий лист цветка; лп – лепестки; рсг – рудиментарный стерильный гинецей; тч – тычинка; цн – цветоножка; ч – чашечка. Масштабный отрезок: 100 мкм (А, Б); 300 мкм (В – Е).

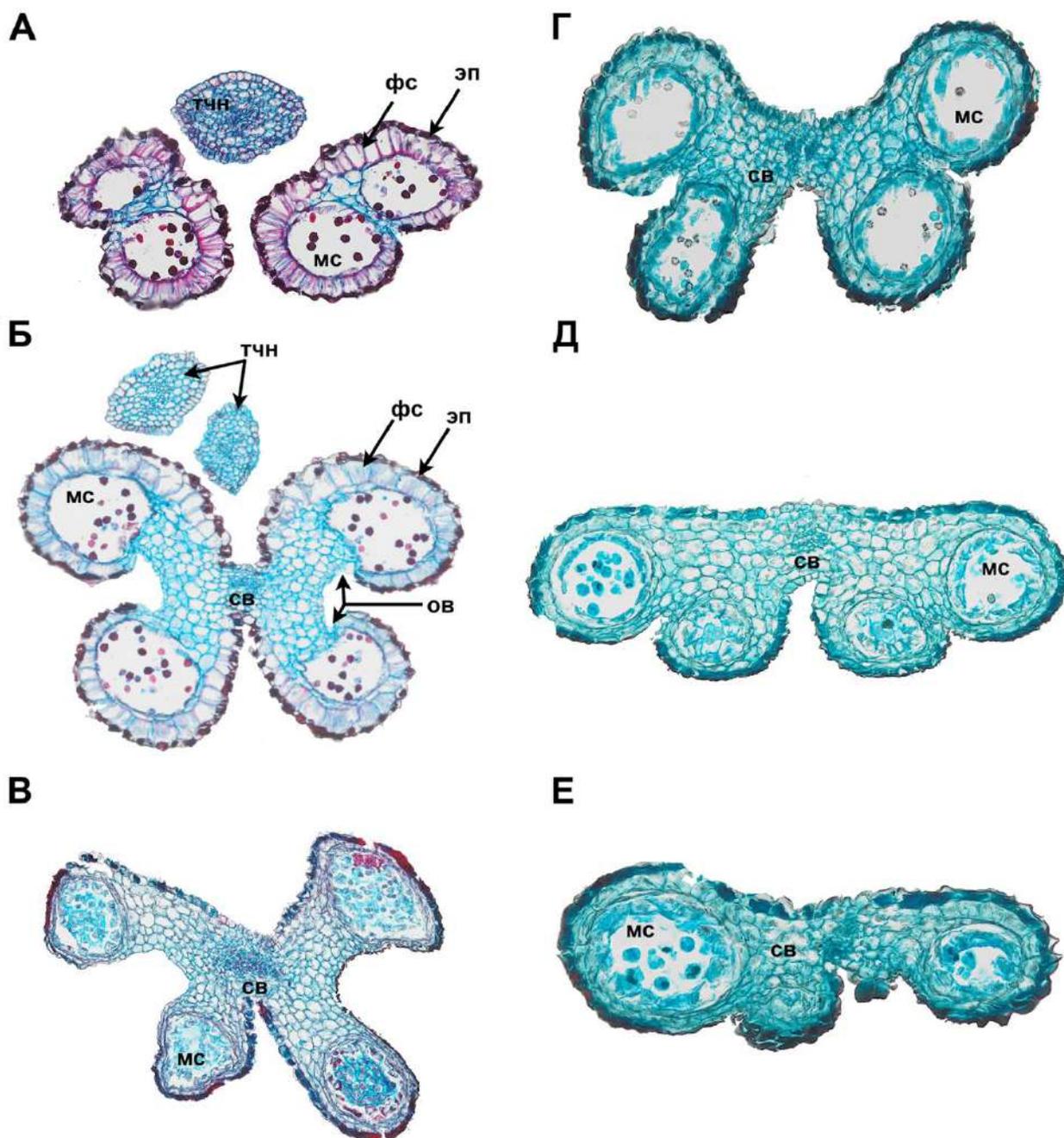


**Рисунок 8. Развитие женского цветка *Pennantia corymbosa* (СЭМ).** А – Цветок с молодыми лепестками и чашечкой в форме воротничка, вид сбоку. Б – Цветок после заложения тычинок, вид сверху (лепестки удалены). В – Цветок на стадии заложения гинецея: видны два больших плодolistика (на радиусе тычинок) и один маленький (на радиусе между тычинками), вид сверху (лепестки удалены). Г–З – Последовательные стадии развития гинецея, вид сверху (лепестки удалены). И – Цветок с шестью тычинками, вид сверху (лепестки удалены). Пмт – плодolistик на радиусе между тычинками; прт – плодolistик на радиусе тычинки; ч – чашечка; бр – кроющий лист цветка; лп – лепесток; пл – плацента; тч – тычинка; звездочка – очень маленькая тычинка. Каждый плодolistик и тычинка обозначены А–С и А–Е в соответствии с Рисунком 22 и Таблицами 5, 6. Масштабный отрезок: 100 мкм (А – Д); 300 мкм (Е, Ж); 550 мкм (З, И).



**Рисунок 9. Женский цветок *Pennantia corymbosa* (СЭМ).** А – Бутон перед раскрытием, вид сбоку (три лепестка удалены). Б – Зрелый гинецей, вид сверху. В – Бутон перед цветением, вид сверху (лепестки и одна тычинка удалены). Г – Продольный срез через цветоножку, чашечку и основание завязи; видно место сочленения между цветоножкой и чашечкой (лепестки и тычинки удалены). Д – Поперечный срез через зрелую завязь.

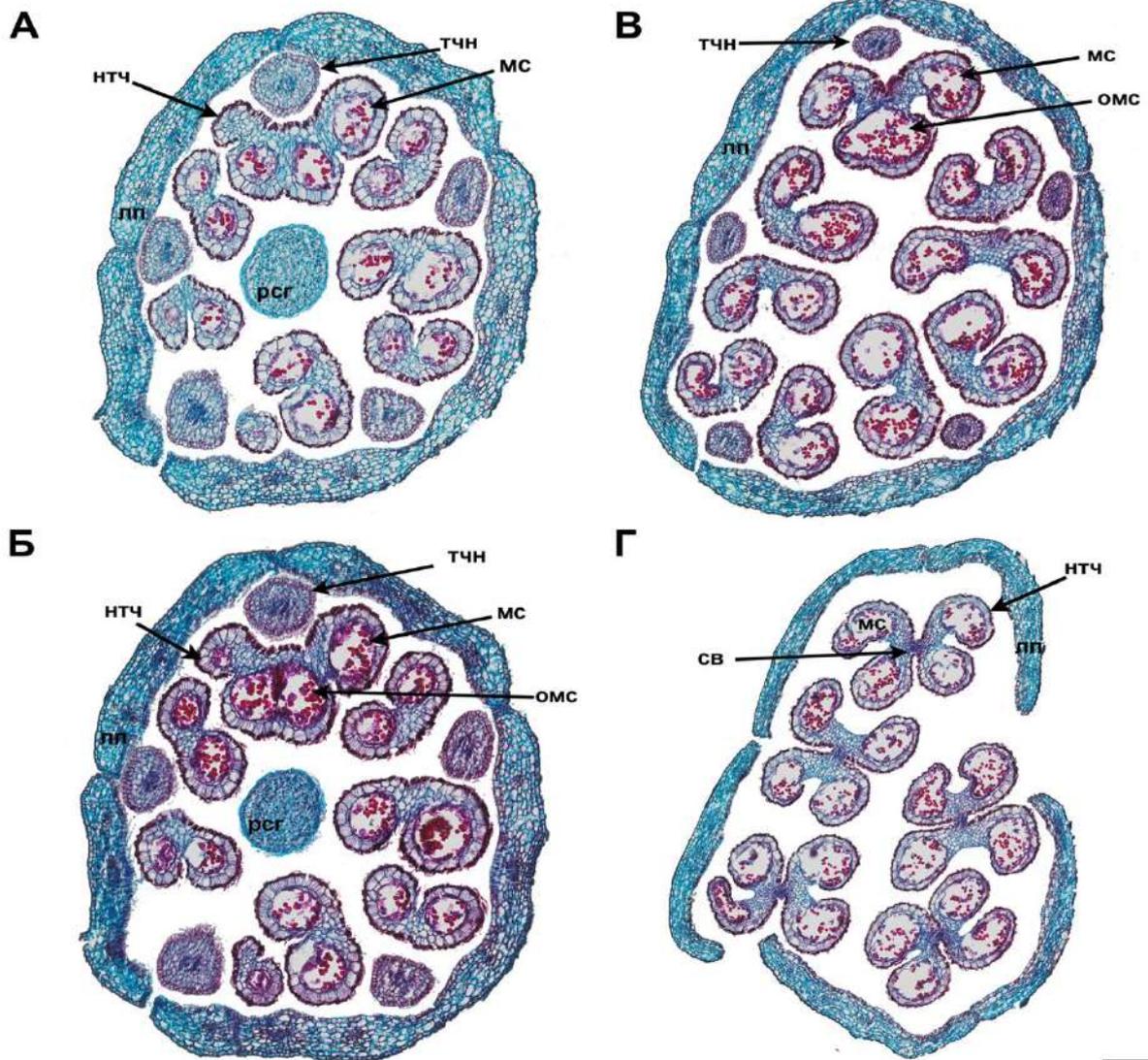
Бтч – биспорангиатная тычинка; з – завязь; р – рыльце; ррт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; ст – столбик; ч – чашечка; бр – кроющий лист цветка; лп – лепесток; пл – плацента; тч – тычинка; фс – фертильная семязпочка; цн – цветоножка; ч – чашечка; звездочка – тычинка, удаленная при работе с цветком. Масштабный отрезок: 300 мкм.



**Рисунок 10.** Поперечные срезы тычинок из мужских (А–В) и женских (Г–Е) цветков *Pennantia corymbosa* (СМ); на всех срезах тычинки ориентированы абаксиальной стороной вниз. А – Срез ниже уровня прикрепления тычиночной нити. Б – Срез тычинки А выше уровня прикрепления тычиночной нити. В – Дистальная часть тычинки (моложе, чем А и В), видно широкое расстояние между микроспорангиями каждой теки. Г – Тычинка нормального строения, все четыре микроспорангия хорошо развиты, пыльник латрорзно-интрозный. Д, Е – Восходящая серия срезов тычинки с частично редуцированными вентральными микроспорангиями.

Св – связник; эп – эпидермис; фс – фиброзный слой (эндотечий; заметен только на А, Б ввиду поздней стадии развития); мс – микроспорангий; ов – область вскрывания; тчн – тычиночная нить.

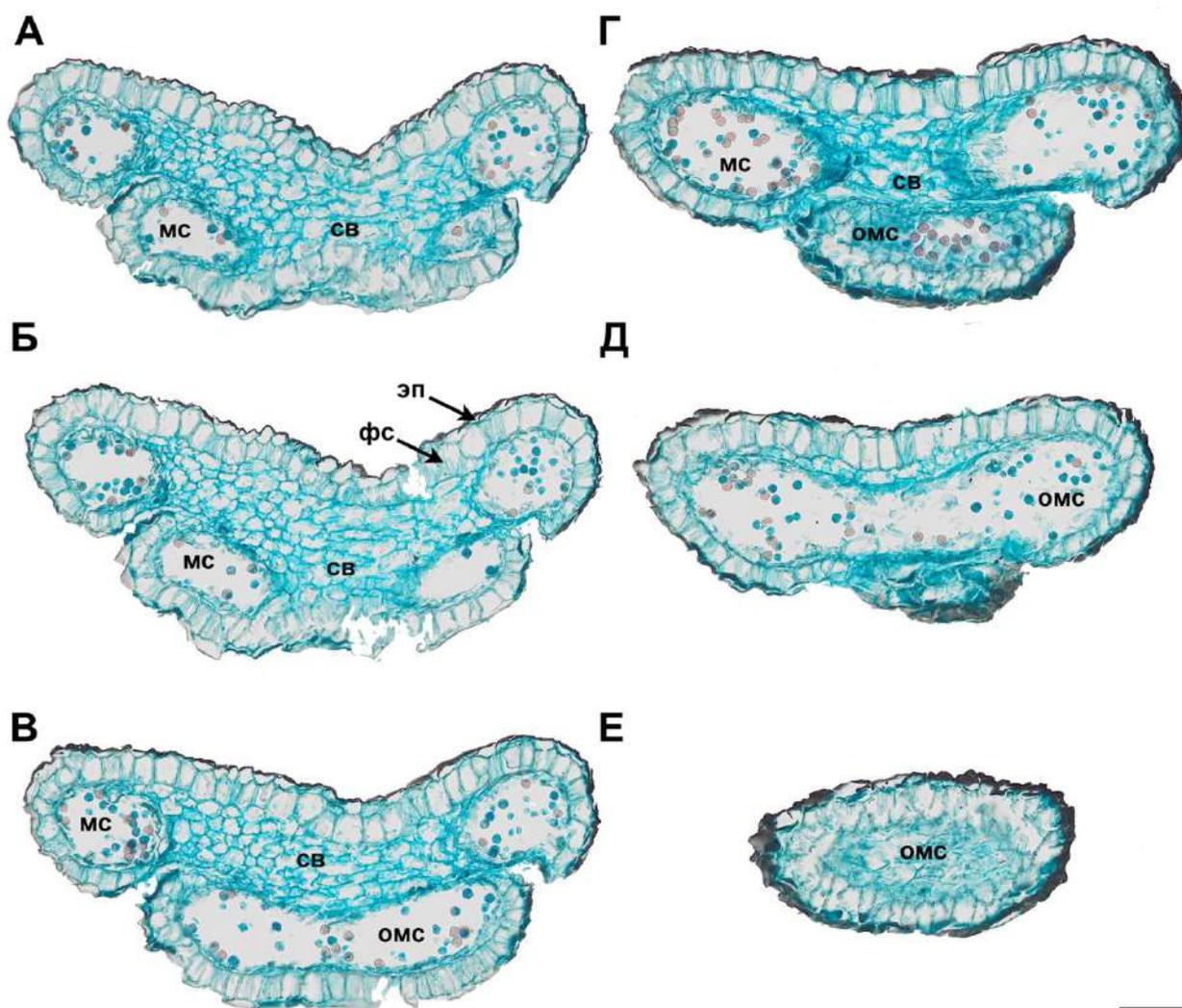
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



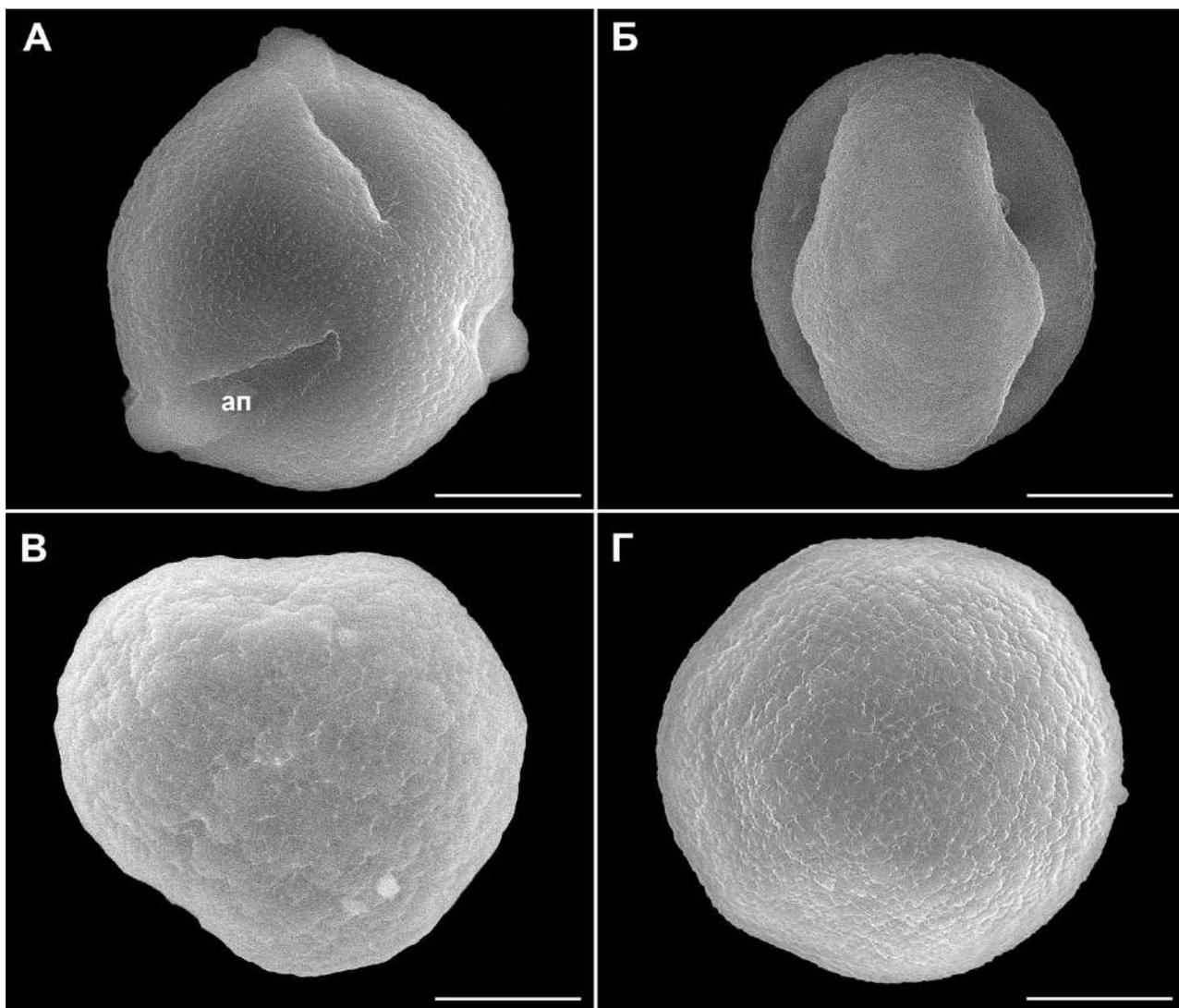
**Рисунок 11. Восходящая серия поперечных срезов мужского цветка *Pennantia corumbosa*, показывающая структуру тычинок (СМ). А – Уровень проксимальной части пыльника. Б, В – Уровень ниже прикрепления тычиночной нити; четыре тычинки обычного строения и одна с двумя полностью объединенными вентральными микроспorangиями. Г – Уровень выше прикрепления тычиночной нити; все пять тычинок с типичной битекатной структурой.**

лп – лепесток; мс – микроспorangий; нтч – тычинка с отличным от остальных строением; омс – объединенные микроспorangии разных тек; рсг – рудиментарный стерильный гинецей; св – связник; тчн – тычиночная нить.

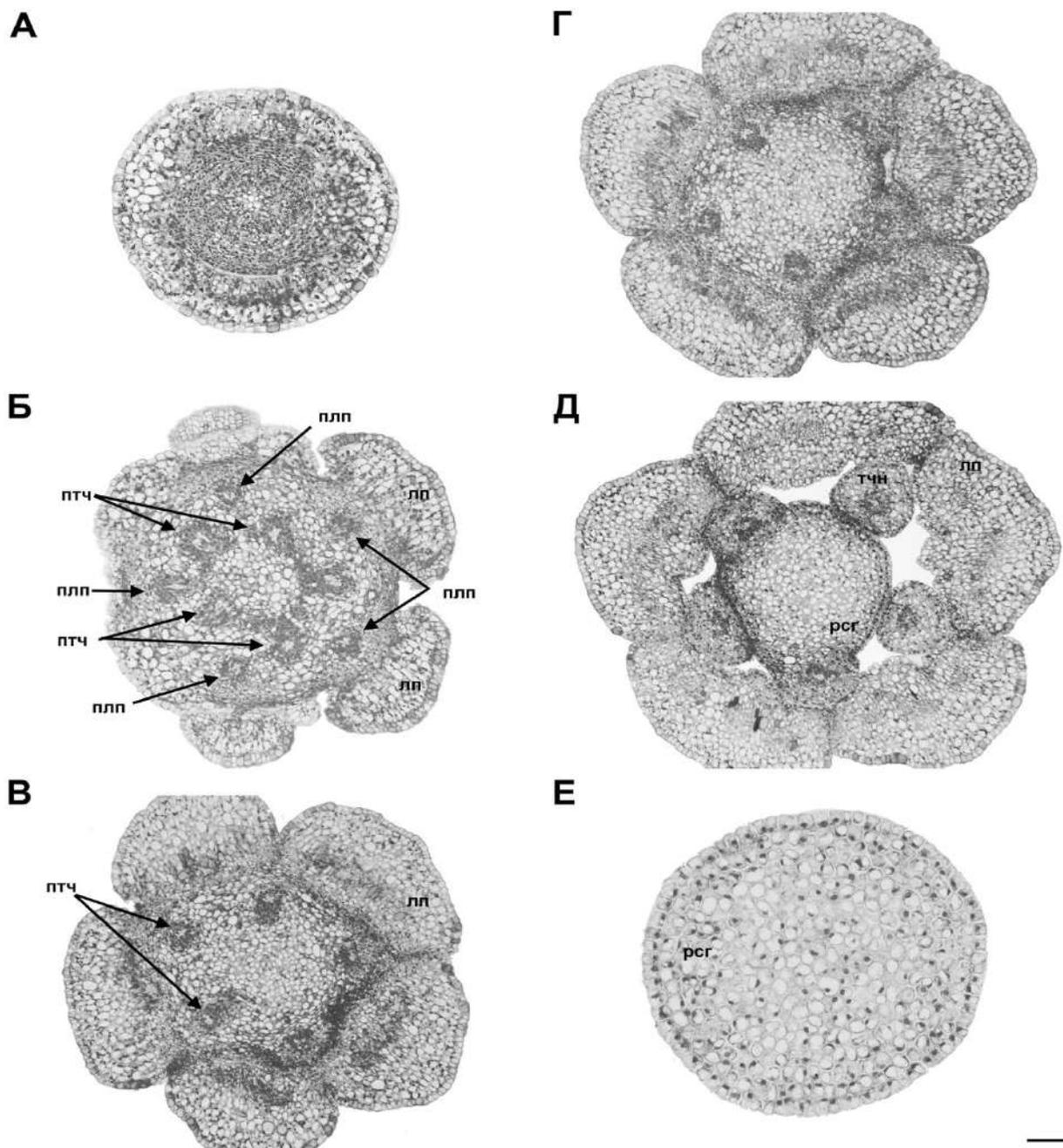
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–В), 250 мкм (Г).



**Рисунок 12.** Восходящая серия поперечных срезов синтекальной тычинки из женского цветка *Pennantia corymbosa* (СМ), на всех срезах тычинка ориентирована абаксиальной стороной вниз. Все срезы выше уровня прикрепления тычиночной нити. А, Б – Две отдельные теки, в каждой по два микроспорангия. В, Г – Вентральные микроспорангии объединены, дорзальные свободны. Д, Е – Объединенные дорзальные микроспорангии. мс – микроспорангий; омс – объединенные микроспорангии разных тек; св – связник; фс – фиброзный слой (эндотений); эп – эпидермис  
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



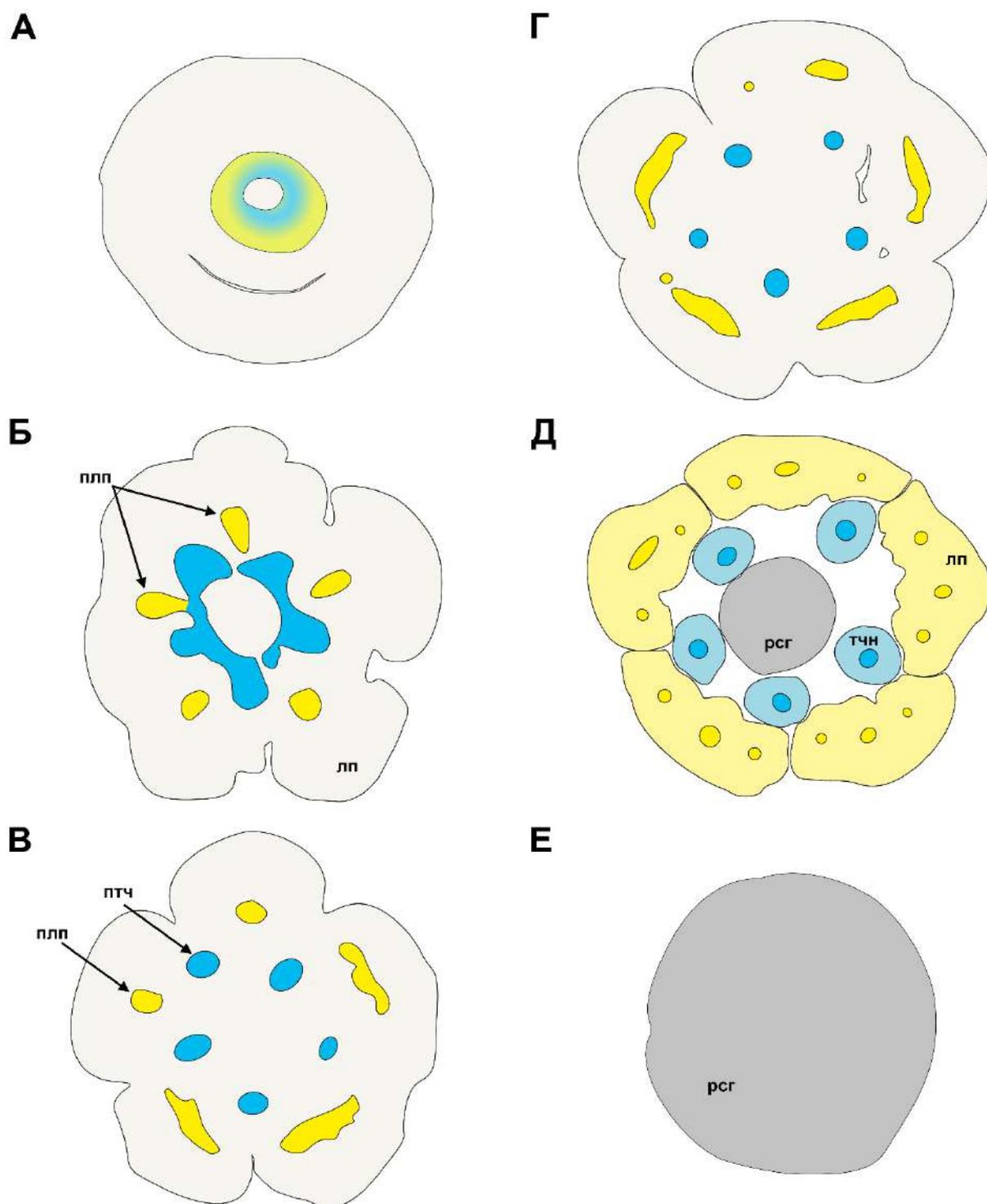
**Рисунок 13.** Пыльцевые зерна *Pennantia corymbosa* (СЭМ). А, Б – Пыльцевые зерна из мужского цветка, полярное и экваториальное положение. В, Г – Пыльцевые зерна из женского цветка, полярное положение. ап – апертура.  
Масштабный отрезок: 3 мкм.



**Рисунок 14.** Восходящая серия поперечных срезов мужского цветка *Pennantia corymbosa* перед цветением (СМ). А – Верхняя часть цветоножки. Б – Уровень прикрепления лепестков. В – Уровень под местом прикрепления тычинок. Г, Д – Уровень прикрепления тычинок. Е – Рудиментарный стерильный гинецей, проводящие пучки отсутствуют.

лп – лепесток; плп – проводящий пучок лепестка; птч – проводящий пучок тычинки; рсг – рудиментарный стерильный гинецей; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить.

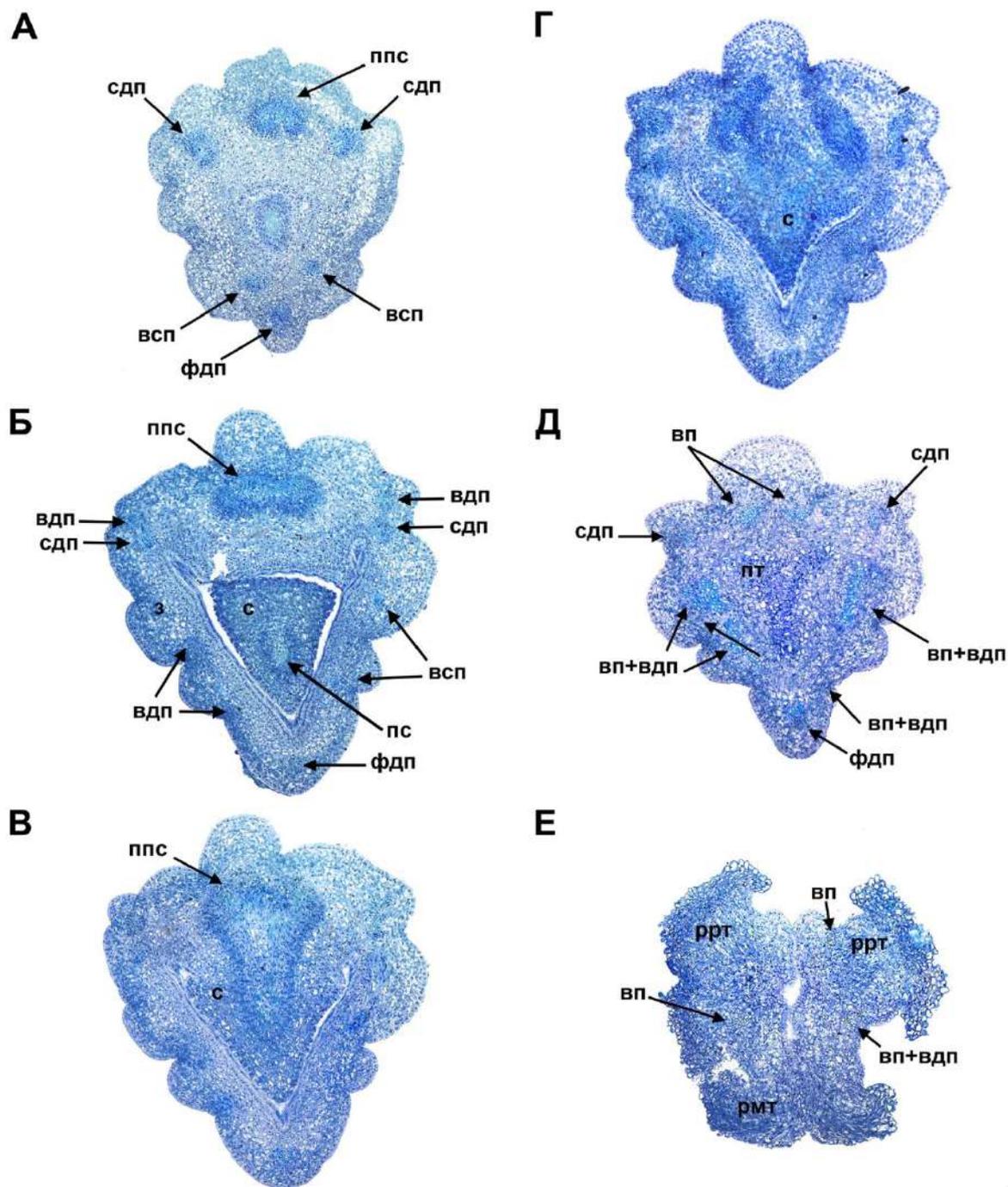
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



**Рисунок 15.** Схемы поперечных срезов восходящая серия поперечных срезов мужского цветка *Pennantia corymbosa* перед цветением с Рисунок 14. А – Верхняя часть цветоножки. Б – Уровень прикрепления лепестков. В – Уровень под местом прикрепления тычинок. Г, Д – Уровень прикрепления тычинок. Е – Рудиментарный стерильный гинецей, проводящие пучки отсутствуют.

**Соответствие цветов:** светло-серый для цветоножки; темно-серый для гинецея; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-голубой для тычинок; голубой для проводящих пучков тычинок.

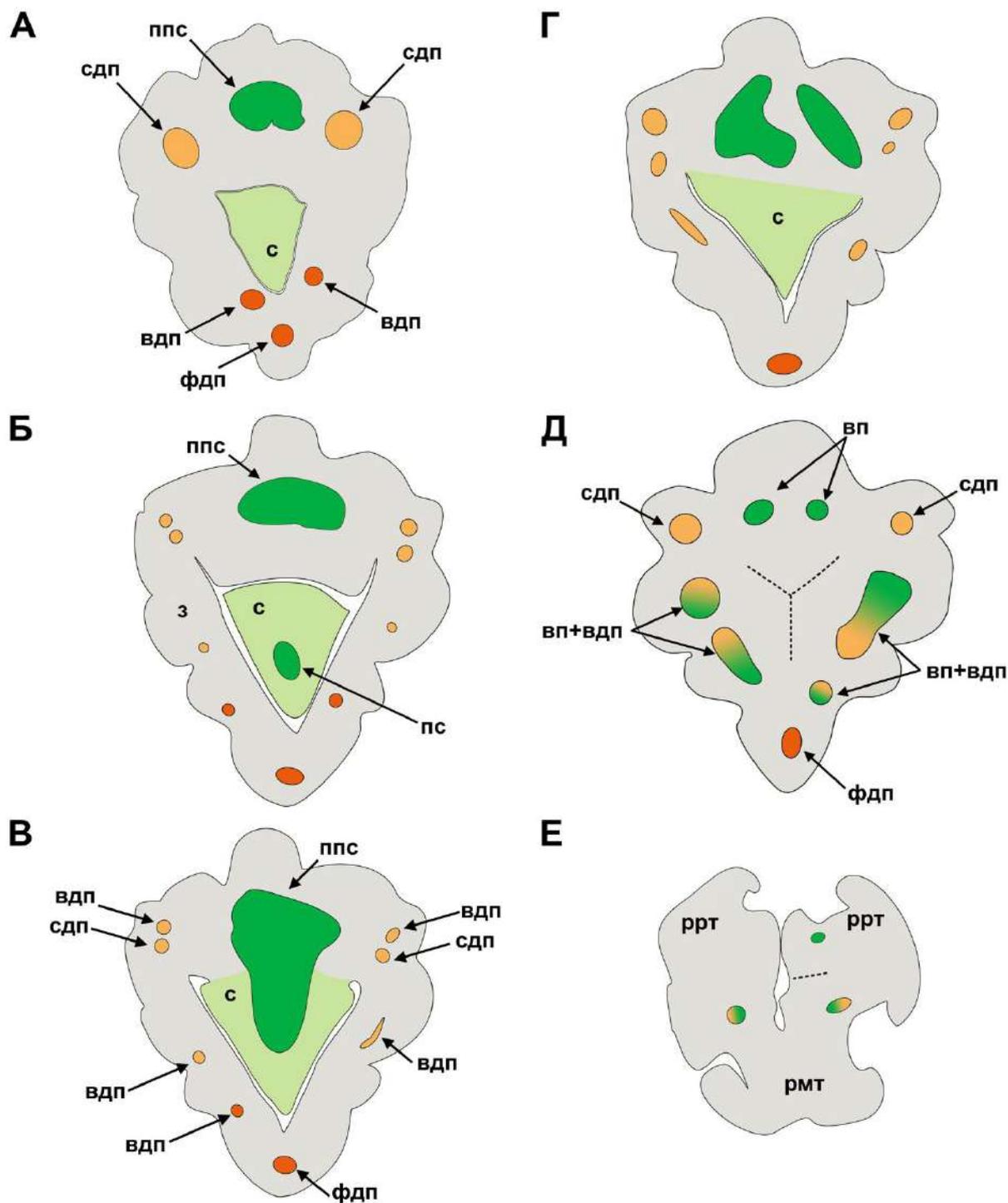
лп – лепесток; плп – проводящий пучок лепестка; птч – проводящий пучок тычинки; рсг – рудиментарный стерильный гинецей; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить.



**Рисунок 16. Восходящая серия поперечных срезов гинецея зрелого женского цветка *Pennantia corymbosa* (СМ). А – Основание завязи с шестью проводящими пучками. Б – Средняя часть завязи с десятью пучками. В, Г – Уровень прикрепления семяпочки (поперечная зона фертильного плодолистика). Д – Симпликатная зона. Е – Переходная зона от столбика к свободным рыльцам (от гемисимпликатной зоны к асимпликатной).**

вп – вентральный пучок (ветви пучка, питающего семяпочку); з – завязь; ппс – пучок, питающий семяпочки (= синвентральный пучок); прп – промежуточный пучок (ветвь дорзального плодолистика); пс – пучок семяпочки; с – семяпочка; пт – проводниковая ткань; рмт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; дорзальный пучок фертильного плодолистика; сдп – дорзальный пучок стерильного плодолистика.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



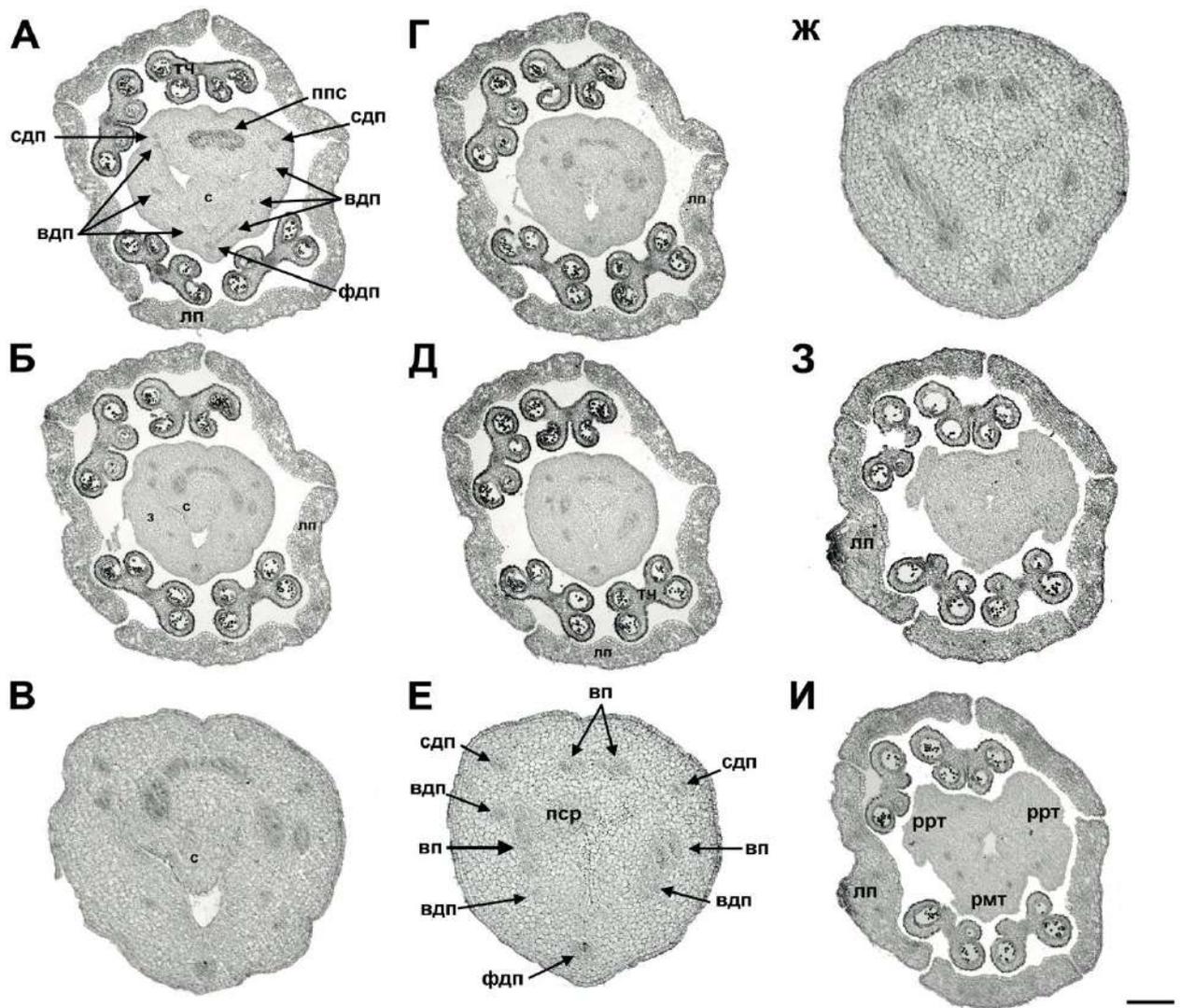
**Рисунок 17.** Схемы восходящей серии поперечных срезов гинецея зрелого женского цветка *Pennantia corymbosa*, основанные на срезах цветка с Рисунка 16. А – Основание завязи с шестью проводящими пучками. Б – Средняя часть завязи с десятью пучками. В, Г – Уровень прикрепления семяпочки (поперечная зона фертильного плодолистика). Д – Симпликатная зона. Е – Переходная зона от столбика к свободным рыльцам (от гемисимпликатной к асимпликатной).

**Соответствие цветов:** светло-серый для цветоножки; темно-серый для гинецея; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-голубой для тычинок; голубой для проводящих пучков тычинок; светло-зеленый для семяпочки.

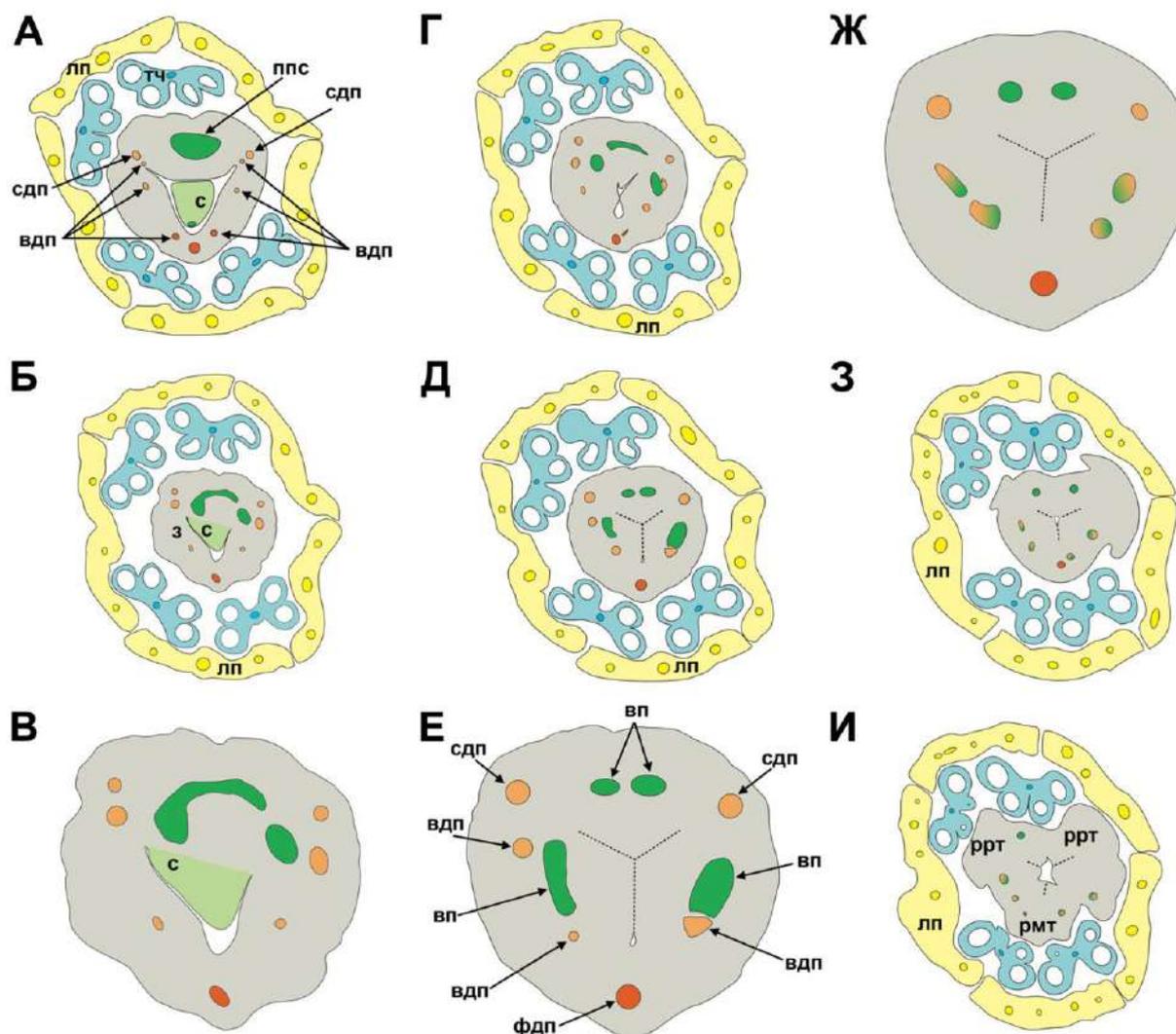
Проводящие пучки гинецея обозначены цветами в соответствии с заключением об их природе (см. Обсуждение: Структура гинецея *Pennantia corymbosa*): темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в рыльце; темно-оранжевый для

дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей.

вп – вентральный пучок (ветви пучка, питающего семязпочку); з – завязь; ппс – пучок, питающий семязпочку (= синвентральный пучок); прп – промежуточный пучок (ветвь дорзального плодолистика); пс – пучок семязпочки; пт – проводниковая ткань; рпт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; дорзальный пучок фертильного плодолистика; с – семязпочка; сдп – дорзальный пучок стерильного плодолистика; пунктирная линия – линия постгенитального срастания.



**Рисунок 18.** Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Pennantia corumbosa* перед распусканием (СМ). А – Средняя часть гнезда завязи. Б – Уровень прикрепления тычинок. В – Детали (Б). Г, Д – Уровень прикрепления семяпочки. Е – Детали (Д). Ж – Симпликатная зона гинецея. З, И – Гемисимпликатная зона гинецея. вп – вентральный пучок (ветви пучка, питающего семяпочку); з – завязь; лп – лепесток; ппс – пучок, питающий семяпочки (= синвентральный пучок); прп – промежуточный пучок (ветвь дорзального плодолистика); пс – пучок семяпочки; пср – постгенитальное срастание; пт – проводниковая ткань; рмт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; дорзальный пучок фертильного плодолистика; с – семяпочка; сдп – дорзальный пучок стерильного плодолистика, тч - тычинка.  
 Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 250 мкм (А, Б, Д, З, И), 125 мкм (В, Е, Ж).



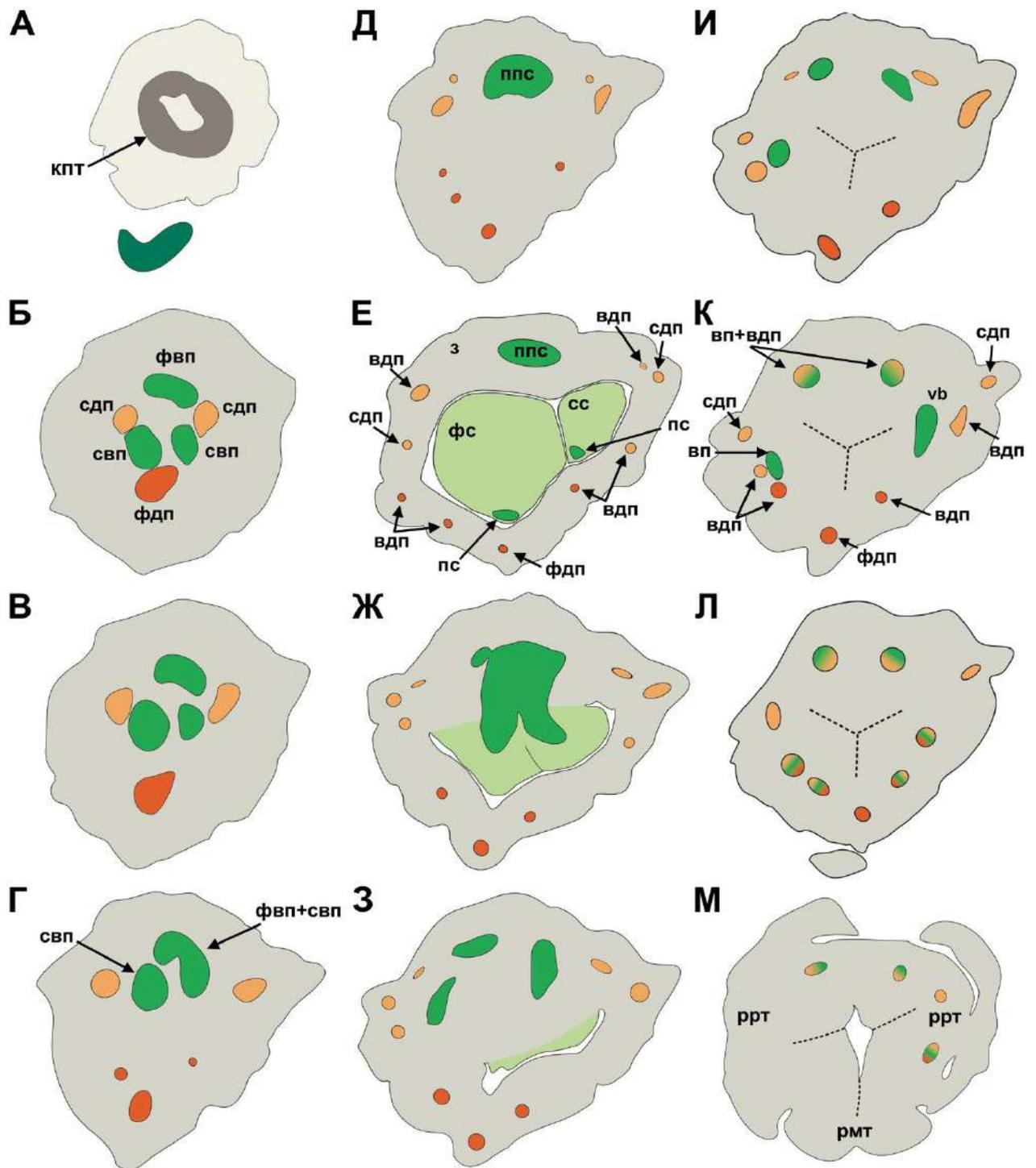
**Рисунок 19.** Схемы восходящей серии поперечных срезов женского цветка, основанные на срезах цветка с Рисунок 18. А – Средняя часть гнезда завязи. Б – Уровень прикрепления тычинок. В – Детали (Б). Г, Д – Уровень прикрепления семяпочки. Е – Детали (Д). Ж – Симпликатная зона гинецея. З, И – Гемисимпликатная зона гинецея.

**Соответствие цветов:** светло-серый для цветоножки; темно-серый для гинецея; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-голубой для тычинок; голубой для проводящих пучков тычинок; светло-зеленый для семяпочки.

Проводящие пучки гинецея обозначены цветами в соответствии с заключением об их природе (см. Обсуждение: Структура гинецея *Pennantia corymbosa*): темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в рыльце; темно-оранжевый для дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей.

вп – вентральный пучок (ветви пучка, питающего семяпочку); з – завязь; лп – лепесток; ппс – пучок, питающий семяпочки (= синвентральный пучок); прп – промежуточный пучок (ветвь дорзального плодолистика); пс – пучок семяпочки; пср – постгенитальное срастание; пт – проводниковая ткань; рпт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; фдп – дорзальный пучок фертильного плодолистика; с – семяпочка; сдп – дорзальный пучок стерильного плодолистика, тч – тычинка; пунктирная линия – линия постгенитального срастания.





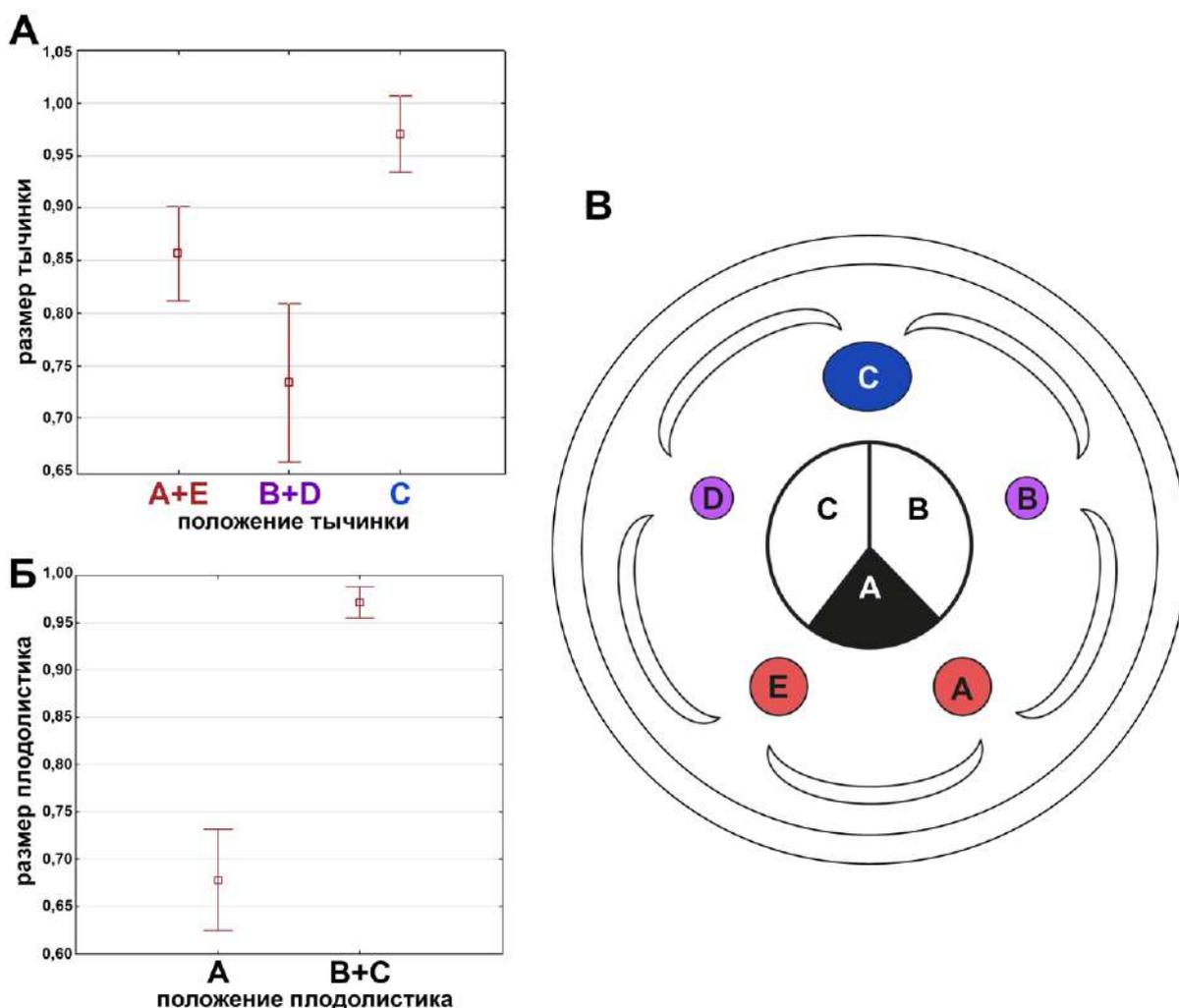
**Рисунок 21.** Схемы восходящей серии поперечных срезов гинецея женского цветка *Pennantia corymbosa* с двумя семяпочками, основанные на срезах цветка с Рисунка 20. А – Основание гинецея. Б, В – Основание гнезда завязи, видно разделение 6 основных проводящих пучков гинецея. Г, Д – Уровень под гнездом завязи, видно формирование пучка, питающего семяпочки. Е – Гнездо завязи с двумя семяпочками. Ж, З – Уровень прикрепления семяпочек. И–Л – Симпликатная зона. М – Гемисимпликатная зона.

**Соответствие цветов:** светло-серый для цветоножки; темно-серый для гинецея; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-голубой для тычинок; голубой для проводящих пучков тычинок; светло-зеленый для семяпочки.

Проводящие пучки гинецея обозначены цветами в соответствии с заключением об их природе (см. Обсуждение: Структура гинецея *Pennantia corymbosa*): темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в рыльце; темно-оранжевый для

дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей.

вп – вентральный пучок (ветви пучка, питающего семяпочку); з – завязь; кпт – кольцо проводящих тканей в основании цветка; ппс – пучок, питающий семяпочки (= синвентральный пучок); прп – промежуточный пучок (ветвь дорзального плодолистика); пс – пучок семяпочки; пт – проводниковая ткань; рпт – рыльце на радиусе между тычинками; ррт – рыльце на радиусе тычинки; дорзальный пучок фертильного плодолистика; свп – вентральный пучок стерильного плодолистика; сдп – дорзальный пучок стерильного плодолистика; сс – стерильная семяпочка; фвп – вентральный пучок фертильного плодолистика; фдп – дорзальный пучок фертильного плодолистика; фс – фертильная семяпочка; пунктирная линия – обозначает линию постгенитального срастания.



**Рисунок 22. Относительный размер и расположение органов функционально женского цветка *Pennantia corymbosa*. В каждом изученном цветке размер самой крупной тычинки и самого крупного плодolistика принят за 1, а размер остальных тычинок и плодolistиков нормализован к этому значению.**

**А** – Средние значения нормализованного размера и их доверительные интервалы для трех категорий тычинок, выделенных согласно их положению относительно плодolistиков.

**Б** – Средние значения нормализованного размера и их доверительные интервалы для двух размерных классов плодolistиков в пределах изученных цветков.

**В** – Диаграмма цветка, на которой цвет тычинок соответствует их размерным группам: синий, группа с самым большим размером (позиция C); красный, промежуточная размерная группа (позиции A, E); фиолетовый, группа с самым маленьким размером (позиции D, B).

## 3.2. *Melanophylla* (Torricelliaceae)

### 3.2.1. Морфология соцветия

Изученные виды являются вечнозелеными кустарниками с простыми черешковыми листьями, расположенными по спирали. Синфлоресценция полителическая: терминальный цветок отсутствует. Главное соцветие (= главная флоресценция) и кофлоресценции представлены кистью. Ниже располагается зона паракладиев первого порядка. У основания соцветия присутствуют и паракладии второго порядка. Главное соцветие обычно короче, чем паракладии.

Каждый цветок имеет кроющий лист и две брактеолы (Рис. 23Г; 25А; 27А, Д). После удлинения цветоножки перед цветением брактеолы оказываются расположены выше удлиненной части, ближе к бутону (Рис. 23Г; 25А). Относительно кроющего листа брактеолы располагаются почти трансверзально. Они немного перекрываются на адаксиальной стороне, их края перекрываются в основании, таким образом можно выделить внешнюю (брактеола 1) и внутреннюю (брактеола 2) (Рис. 25В–Д; 27Д; 30Г, Е; 31Д; 34В). В нижней части брактеолы *M. aucusifolia* на абаксиальной стороне и по краям расположены заостренные одноклеточные волоски. Больше всего их в месте перекрытия двух брактеол, на их верхней части волоски отсутствуют (Рис. 25А, Б; 28Г). У *M. alnifolia* брактеолы покрыты одноклеточными волосками по всей поверхности, особенно их много по краям (Рис. 27А–В, 28Б–Г).

### 3.2.2. Морфология цветка

Цветки обоеполые, с двойным околоцветником (Рис. 23Г–Ж, 25А–Е, Б–Е). Элементы соседних кругов чередуются между собой (Рис. 29Д, Е). Цветки на цветоножках, которые не формируют выраженного сочленения в основании цветка.

#### Околоцветник

Чашечка образована пятью чашелистиками, в основании сросшимися в трубку, несущую на верхушке пять свободных зубцов (Рис. 25А–В, 27Б). Один

чашелистик расположен ближе к первой, внешней брактеоле, два чашелистика ближе ко второй, внутренней брактеоле и два в почти абаксиальном и почти абаксиальном положении (Рис. 25В–Д, 27Д). Свободные зубцы чашечки намного короче трубки чашечки, при этом они относительно длиннее у *M. alnifolia*, чем у *M. aucubifolia*. Чашелистики у *M. alnifolia* с волнистым краем, покрыты с наружной стороны большим числом одноклеточных, заостренных волосков и небольшим числом округлых многоклеточных волосков (Рис. 27Б, Г). Чашечка *M. aucubifolia* покрыта редкими округлыми многоклеточными волосками (Рис. 25Б, Е).

Венчик из пяти лепестков (Рис. 23Г–Ж, 25В). При цветении лепестки белого цвета, не опадают (Рис. 23Г–Ж). Детали организации венчика были изучены у 105 цветков *M. aucubifolia* и 102 цветков *M. alnifolia*. Один из лепестков обращен ко второй брактеоле и два к первой. Лепестки в почкосложении скрученные (Рис. 25В, 27В, Г). Среди изученных цветков *M. alnifolia* у трех цветков два лепестка выбиваются из такого расположения (Рис. 27Г). Были обнаружены цветки с правой и левой скрученностью венчика в бутоне, причем обе формы встречаются в пределах одного соцветия в почти в равных пропорциях и без какой-либо ясной закономерности и приуроченности к части соцветия: 51% правоскрученных и 49% левоскрученных у *M. alnifolia*, 59% левоскрученных и 41% у *M. aucubifolia*.

Направление скрученности венчика коррелирует с расположением брактеол. Если первая брактеола расположена слева относительно кроющего листа, а вторая справа, то лепестки будут скручены влево (Рис. 25Г, 27Г, 33Гб 34, 35). Если наоборот – венчик скручен вправо (Рис. 25В, 27В). В зрелом бутоне лепестки плотно прилегают друг к другу, образуя камеру, в которой плотно расположены тычинки и рыльца.

При рассмотрении бутона из-за скрученного почкосложения виден только один край лепестка, другой закрыт соседним лепестком (Рис. 25В, 27В, Г). У *M. alnifolia* на свободной абаксиальной стороне лепестков располагается большое число округлых одноклеточных волосков, также присутствуют

устьица (Рис. 27Б–Г). В местах перекрытия лепестков располагаются короткие острые одноклеточные волоски (Рис. 30И, 35З, И). Во время цветения лепестки раскрываются и слегка отгибаются вниз (Рис. 23Г–Ж).

### *Андроцей*

Тычинок пять, они чередуются с лепестками. Пыльники тетраспорангиатные, с двумя теками, латрорзные, с относительно широким связником (примерно 0,2 мм шириной) (Рис. 23Д–Ж). Тычиночная нить длиной около 0,6 мм и шириной 0,1–0,2 мм, длиннее пыльника примерно в два раза. Пыльники продолжают ниже места прикрепления тычиночной нити; теки здесь не соединены связником (Рис. 23Г–Е). Уже в бутоне пыльники очень крупные и заходят друг за друга краями, так что образуется скрученное почкосложение (Рис. 25Г, Д, 27Д, 30З, 32З, И, 35Б, Д–З). Направление скрученности андроцея всегда противоположно таковому у венчика в этом же цветке. Было изучено 102 цветка *M. alnifolia*, среди них только у пяти одна или две тычинки выбивались из общего скрученного расположения, помимо этого серия срезов еще одного такого цветка представлена в работе (Рис. 35Е), у *M. aucubifolia* среди 105 изученных цветков таких случаев не было, хотя был найден один цветок с немного отклоняющимся расположением одной из тычинок (Рис. 25Е).

### *Гинецей*

Гинецей из трех плодолистиков, синкарпный с тремя стилодиями и тремя рыльцами (Рис. 23Г, Д). Из трех плодолистиков фертилен один, в нем находится одна висячая семяпочка, которая прикрепляется в поперечной зоне (Рис. 30Г–Е, 31Д, Е, 33Г, 34Г–Е, 37В). Чуть выше места прикрепления фертильной семяпочки в стерильных гнездах расположено по одной стерильной семяпочке (Рис. 31Ж, 33Д, 36Б). Фертильное гнездо располагается на радиусе лепестка, ближайшего ко второй брактеоле (Рис. 24А, Б). Завязь состоит из большой трехгнездной синасцидиатной зоны, за которой следуют короткие симпликатная и гемисимпликатные зоны. В симпликатной зоне плодолистики конгенитально срастаются краями с образованием общего

гнезда, которое имеет трехлучевую форму (Рис. 31Ж, 33Д). Каждый луч обращён к дорзальной части плодолистика. Борозды, которые проходят между двумя стерильными плодолистами, обозначают переход к гемисимплекатной зоне (Рис. 30Е, Ж; 31З, И, 32А–Г, 33, 34Ж–И, 36В). В ней плодолистки соединяются только через стенку нижней завязи, конгенитальное срастание между соседними плодолистами отсутствует. В молодом бутоне гемисимплекатная зона одногнездная, шестилучевая на поперечном срезе (Рис. 31З, И, 33Е). Три луча представляют собой границы между соседними плодолистами, а три других - брюшные швы плодолистиков. Рыльце каринальное, плекатное.

### 3.2.3. Развитие цветка

Первыми появляются две брактеолы (Рис. 26А–Б; 28А). Они обычно различаются по размеру и интенсивности опушения на ранних стадиях развития (Рис. 28А–Г). Первыми появляются волоски на самой верхней части брактеолы. На ранних стадиях брактеолы имеют узкое основание и не перекрываются (Рис. 26А–В, 28А–Д). Из чашелистиков первым появляется почти абаксиальный, расположенный немного косо по отношению к кроющему листу, ближе к первой брактеоле (Рис. 28В–Е). Второй чашелистик – адаксиальный (Рис. 26В, 28В, Д, Е). В ходе развития цветка первые два чашелистика довольно долгое время остаются заметно крупнее остальных трех (Рис. 29В–Е). Третий чашелистик появляется на абаксиальной стороне ближе ко второй брактеоле (Рис. 26Г, 28Д, Е). Трубка чашечки появляется позднее как единое целое (позднее конгенитальное срастание).

Пять зачатков лепестков становятся различимы на стадии трех чашелистиков, в это время цветочный апекс немного вогнут (Рис. 28Е). Первый лепесток – абаксиальный, второй адаксиальный ближе ко второй брактеоле (Рис. 29А). Стадия с одним лепестком документирована у *M. aucubifolia*, для этого вида отмечено асинхронное заложение лепестков (Рис. 26В, Г). К моменту появления пятого чашелистика уже присутствуют все пять зачатков лепестков, на этой стадии они превосходят по размеру

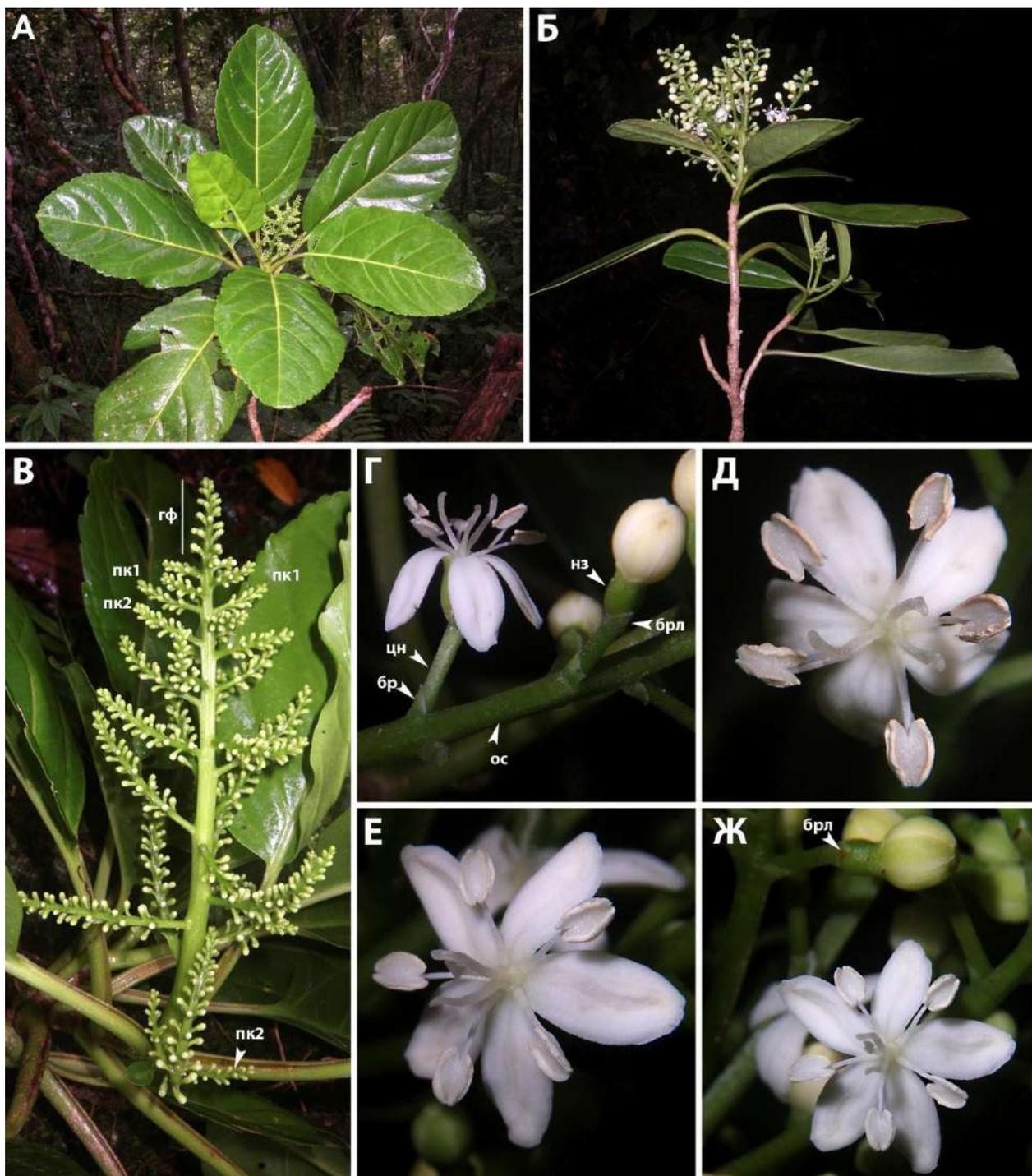
последний, пятый чашелистик (Рис. 29Б–В). Асимметрия в форме молодых лепестков, которая в дальнейшем приводит к формированию скрученного почкосложения, становится заметна почти сразу после появления последнего чашелистика (Рис. 29Г). Затем появляются пять примордиев тычинок, задолго до полного смыкания краев лепестков (Рис. 29Д, Е). Пыльники остаются сидячими вплоть до поздних стадий развития бутона (Рис. 29Е). Тычиночная нить удлиняется за счет интеркалярного роста незадолго до раскрытия бутона (Рис. 27Е). Три плодолистика появляются уже после смыкания венчика, на ранних стадиях развития все три рыльца немного различаются в размере (Рис. 25Е). Брюшной шов постепенно, начиная с середины, постгенитально зарастает в асимпликатной и гемисимпликатной зонах. На фотографиях серии срезов одного цветка (Рис. 31И, А–Е) видно, что в своей верхней и нижней части брюшной шов еще не зарос (Рис. 31И, 32Ж), но уже постгенитально зарос в середине (Рис. 32А–Е). На срезах с более поздней стадией развития гинецея в синасцидиатной зоне брюшной шов постгенитально зарастает (Рис. 35В–Д). Вдоль области зарастания брюшного шва формируется проводниковая ткань (Рис. 32А–Е, 34Ж, И, 35В, Г).

#### **3.2.4. Васкулатура цветка**

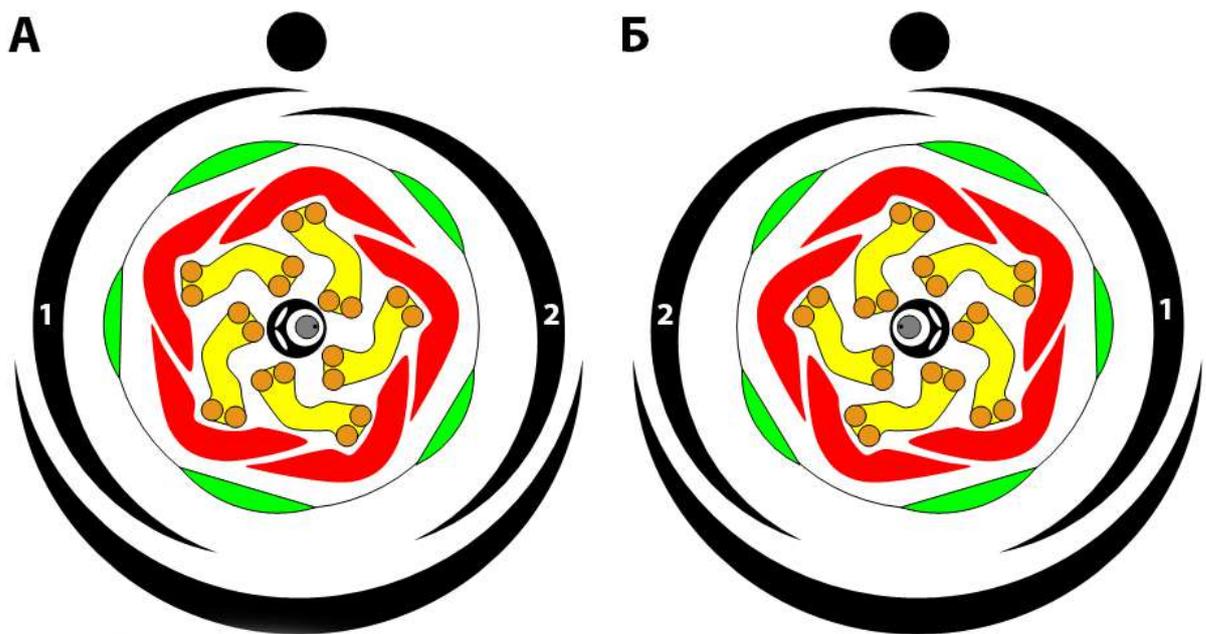
В цветоножку *Melanophylla alnifolia* входит кольцо проводящих тканей, от которого сначала отходят два пучка в брактеолы, а затем это кольцо распадается на десять основных проводящих пучков (Рис. 34А–В, 37А, Б). У *Melanophylla aucubifolia* в цветоножку входит два больших пучка, каждый из которых затем распадается на три (Рис. 30А, 31А, Б, 33А, Б). Два из получившихся пучков уходят в брактеолы, а оставшиеся четыре образуют выше уровня отхождения брактеол кольцо из десяти основных проводящих пучков (Рис. 30Б, В, 31В, Г, 33Б–В). Каждая брактеола иннервируется одним проводящим пучком.

Из десяти проводящих пучков пять иннервируют лепестки, а другие пять делятся пополам в радиальной плоскости (Рис. 30В, 31Д, 33 Д, 34В, 37Б, В). Полученные пучки иннервируют чашелистики и тычинки (Рис. 32А, В,

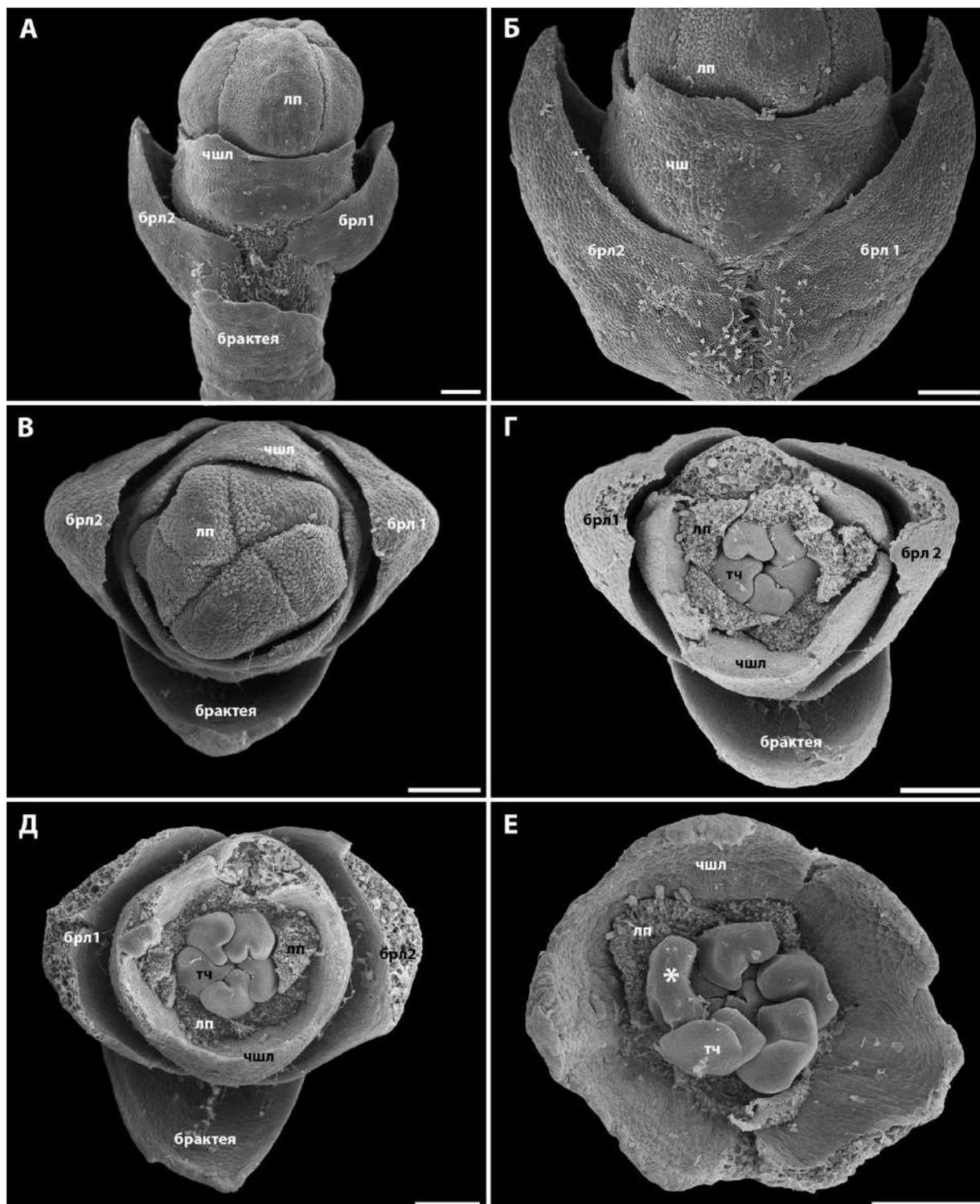
33Ж, 34Ж, 37Г, Д). Также все из десяти изначальных пучков принимают участие в иннервации гинецея (Рис. 33В, Г, 37Б). Перед входом в трубку чашечки пучки чашелистиков делятся в тангентальном направлении на три ветви (Рис. 32В, З, 33Ж–И, 34Ж, З). Центральная продолжается в зубчик чашечки, а боковые соединяются с таковыми от соседних пучков чашечки с образованием круговой комиссуры. В лепесток входит один пучок, который затем разветвляется на несколько (до семи) маленьких пучков (Рис. 30И, 32И, 35А, Б, Д–И, 37Е). В основании цветка от одного из десяти основных пучков ответвляется пучок, который продолжается вверх в перегородке между стерильными гнездами (Рис. 30Г, Е, 31Е, 33Г, 34Д, Е, 37В). Затем он разделяется на три пучка, которые иннервируют фертильную и стерильные семяпочки. В фертильной семяпочке он располагается на стороне ближе к периферии гинецея (Рис. 34Д). У *M. alnifolia* в каждом рыльце может быть по одному проводящему пучку или у одного из рылец стерильных плодолистиков может быть два проводящих пучка (Рис. 34И, 36В, Г). У изученных цветков *M. aucubifolia* рыльце фертильного плодолистика имеет один проводящий пучок, а в каждом рыльце стерильного плодолистика по два пучка (Рис. 32Д, Е, 33З).



**Рисунок 23.** Фотографии *Melanophylla aucubifolia* (А, В) и *Melanophylla alnifolia* (Б–Ж) сделанные в природе до фиксации материала для исследования. Фотографии сделаны М. С. Нуралиевым. А – Растение с соцветием перед цветением. Б – Растение со зрелым соцветием (на этом фото видны только паракладии). В – Соцветие перед цветением. Г–Ж– Раскрытый цветок. брл – брактеола; бр – брактея; ос – ось соцветия; гф – главная флоресценция; пк1 – паракладий первого порядка; пк2– паракладий второго порядка; нз – нижняя завязь; цн – цветоножка.

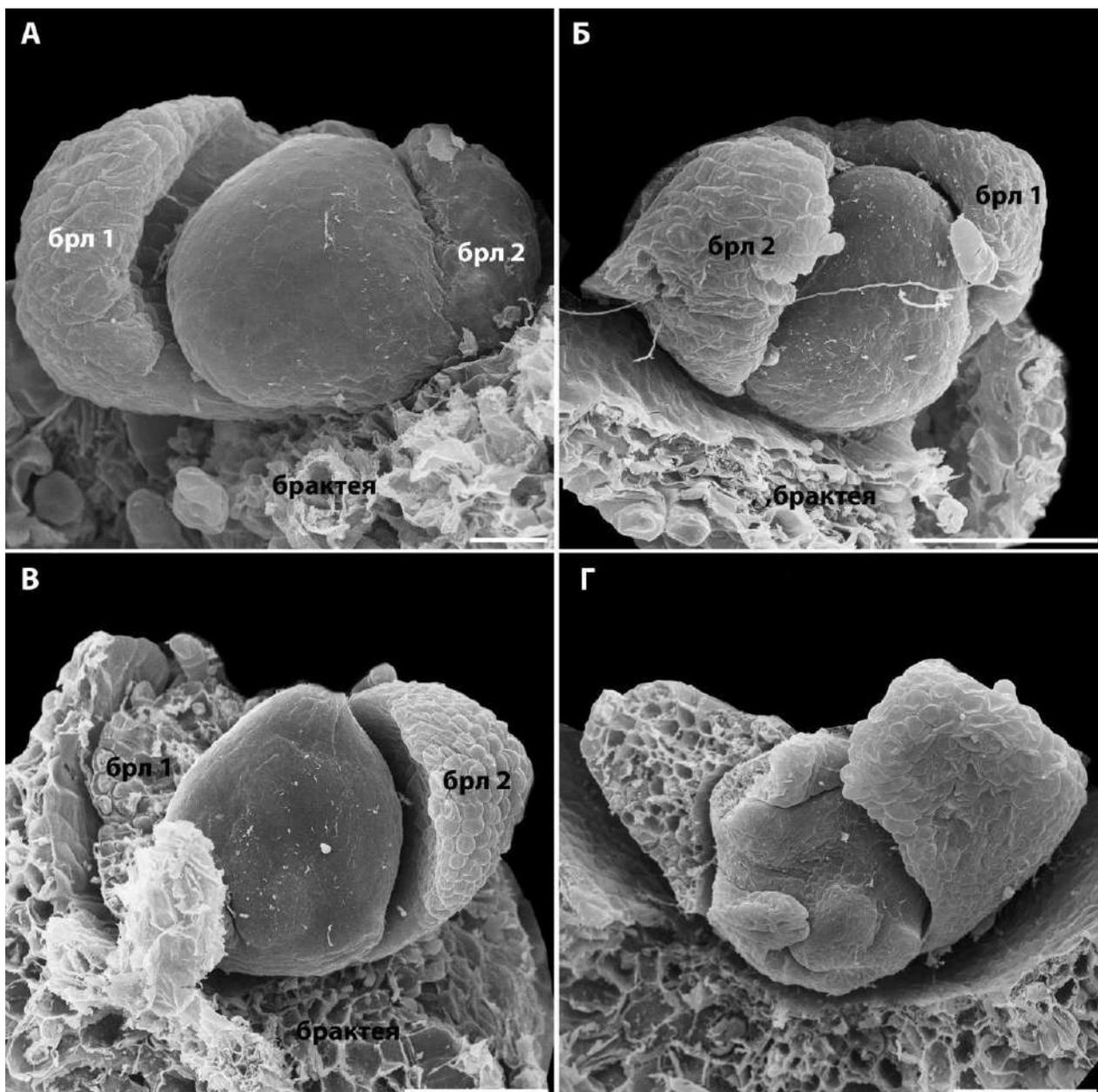


**Рисунок 24.** Диаграммы двух энантиоморфных форм цветка *Melanophylla*, основанные на данных по *Melanophylla aucubifolia* и *Melanophylla alnifolia*. А – Венчик левоскрученный, андроцей правоскрученный. Б – Венчик правоскрученный, андроцей левоскрученный. Черный круг – ось соцветия; черные полукруги – кроющий лист и брактеолы; зеленые полукруги – чашелистики; красные полукруги – лепестки; желтые фигуры с оранжевыми кругами (микроспорангии) – тычинки; черная структура в центре – гинецей; серый круг с черной точкой – фертильная семязпочка и ее проводящий пучок. Согласно общепринятым традициям составления диаграмм цветков, орган каждого типа здесь изображен срезанным на наиболее информативном уровне. Ни один конкретный срез не имеет подобной комбинации очертаний всех органов, особенно учитывая наличие нижней завязи.»



**Рисунок 25.** Морфология цветка *Melanophylla aucubifolia* перед цветением (СЭМ). А – Цветок с абаксиальной стороны с брактеей и двумя брактеолами, первая брактеола справа относительно брактей. Б – Цветок с абаксиальной стороны с брактеей и двумя брактеолами, первая брактеола слева относительно брактей. В – Цветок с брактеей и двумя брактеолами, венчик скручен вправо. Г – Цветок с брактеей и двумя брактеолами, лепестки удалены. Андроцей скручен вправо. Д – Цветок с брактеей и двумя брактеолами, лепестки удалены. Андроцей скручен влево. Е – Цветок с удаленными лепестками, венчик скручен влево, одна из тычинок выбивается из общей организации.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактеола; лп – лепесток; чшл – чашелистик; ао – абортированная ось; тч – тычинка; \* – тычинка с немного отклоняющимся расположением. Масштабные отрезки: 30 мкм (А); 100 мкм (Б–Е).

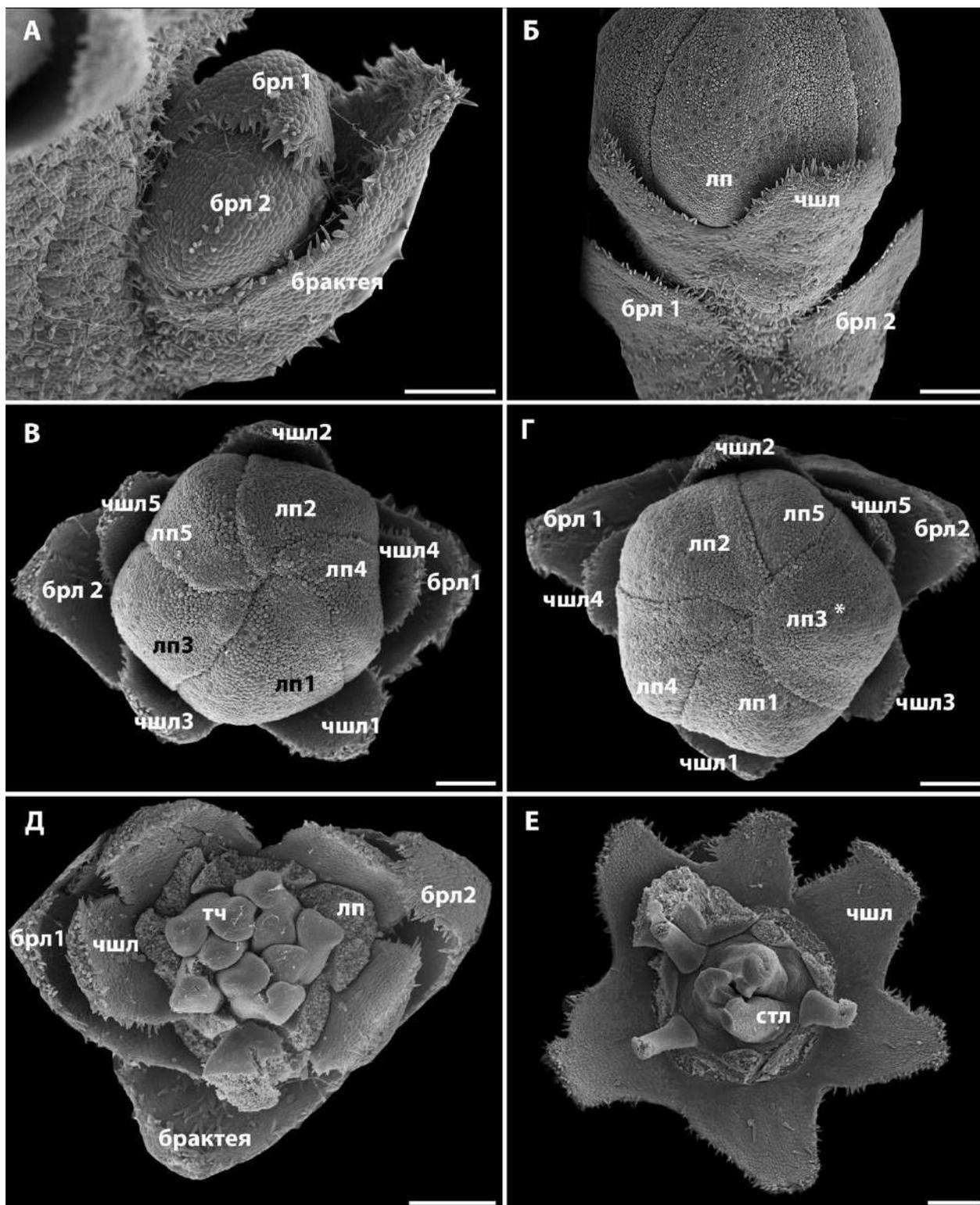


**Рисунок 26. Ранние стадии развития цветка *Melanophylla aucubifolia* (СЭМ).**

А – Примордий цветка с брактеей (внизу) и двумя брактеолами. Б – Примордий цветка с брактеей (внизу) и двумя брактеолами. В – Цветок на стадии заложения двух чашелистиков, начинается разметка первых трех лепестков со стороны брактеолы 1. Г – Цветок с тремя чашелистиками, начинают размечаться лепестки.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактя.

Масштабные отрезки: 30 мкм (А); 100 мкм (Б–Г).



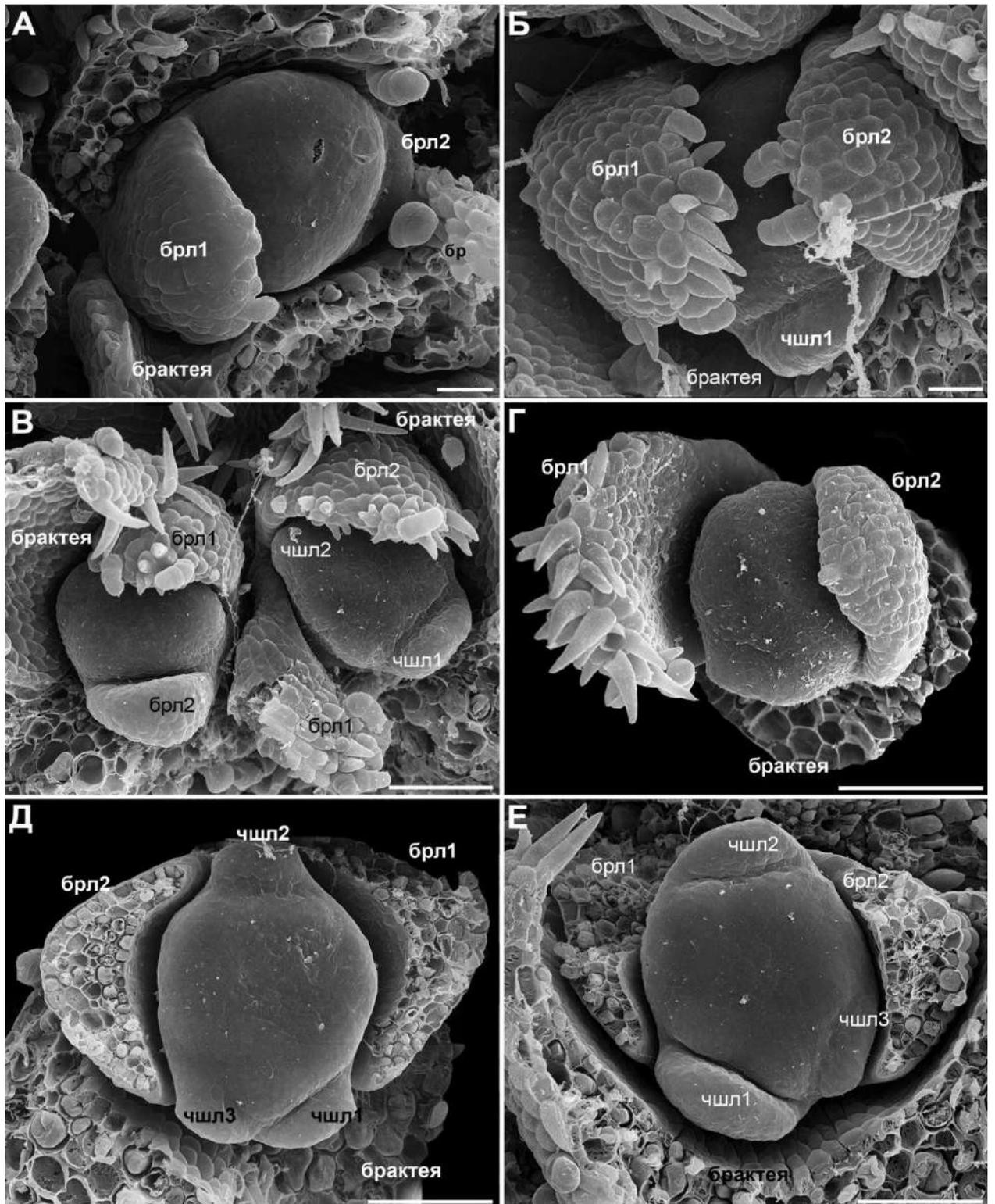
**Рисунок 27. Морфология цветка *Melanophylla alnifolia* перед цветением (СЭМ).**

А – Вид сбоку на цветок, прикрытый брактеолами. Б – Цветок с адаксиальной стороны с двумя брактеолами. В – Вид сверху на цветок с двумя брактеолами; венчик проскрученный.

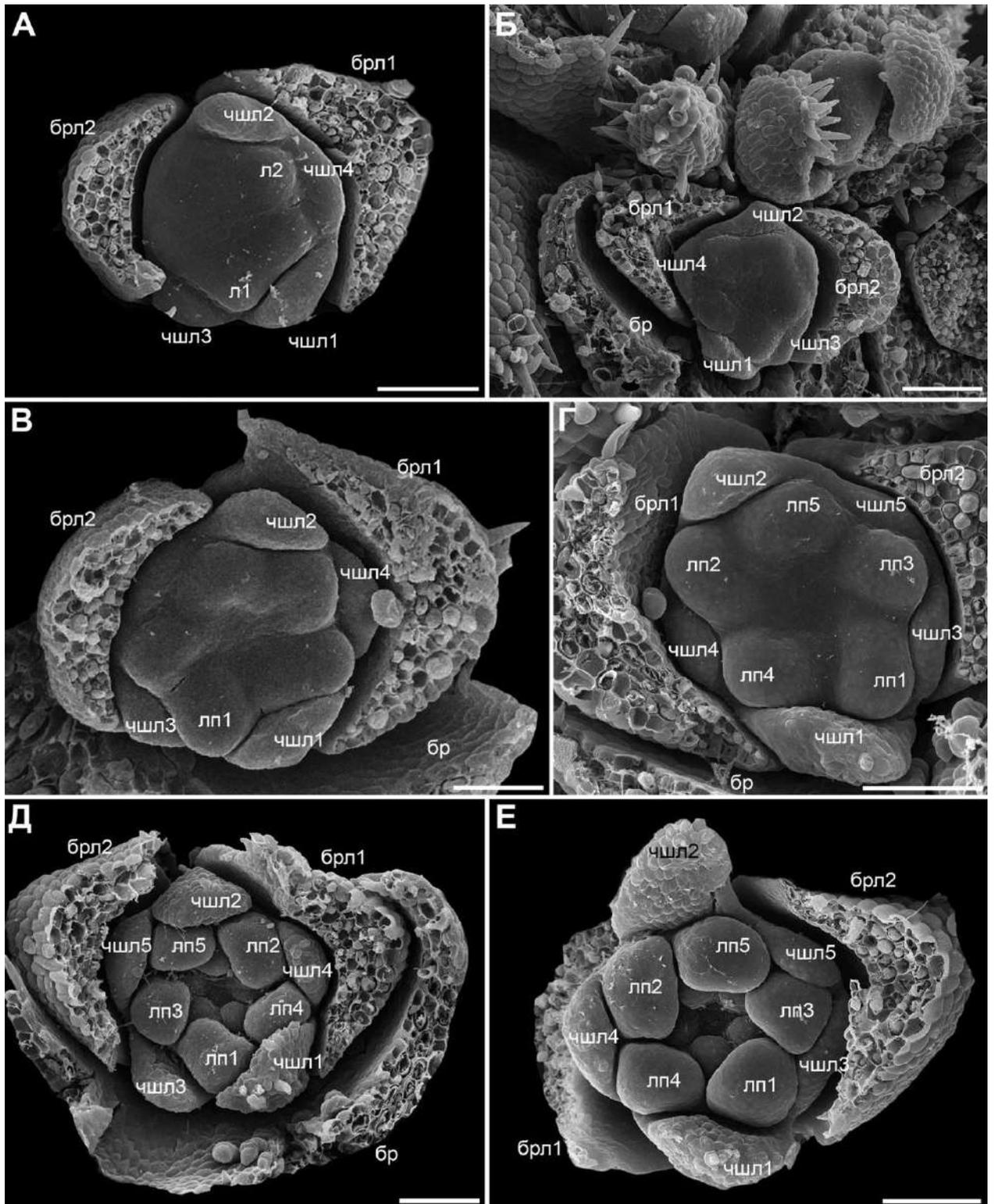
Г – Вид сверху на цветок с двумя брактеолами; венчик левоскрученный; лепесток, отмеченный звездочкой, выбивается из скрученной организации венчика. Д – Цветок с удаленными лепестками, андроцей правоскрученный. Е – Цветок с удаленными лепестками и тычинками; три стилодия немного скручены по часовой стрелке.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактя; лп – лепесток; чшл – чашелистик; тч – тычинка; стл – стилодий.

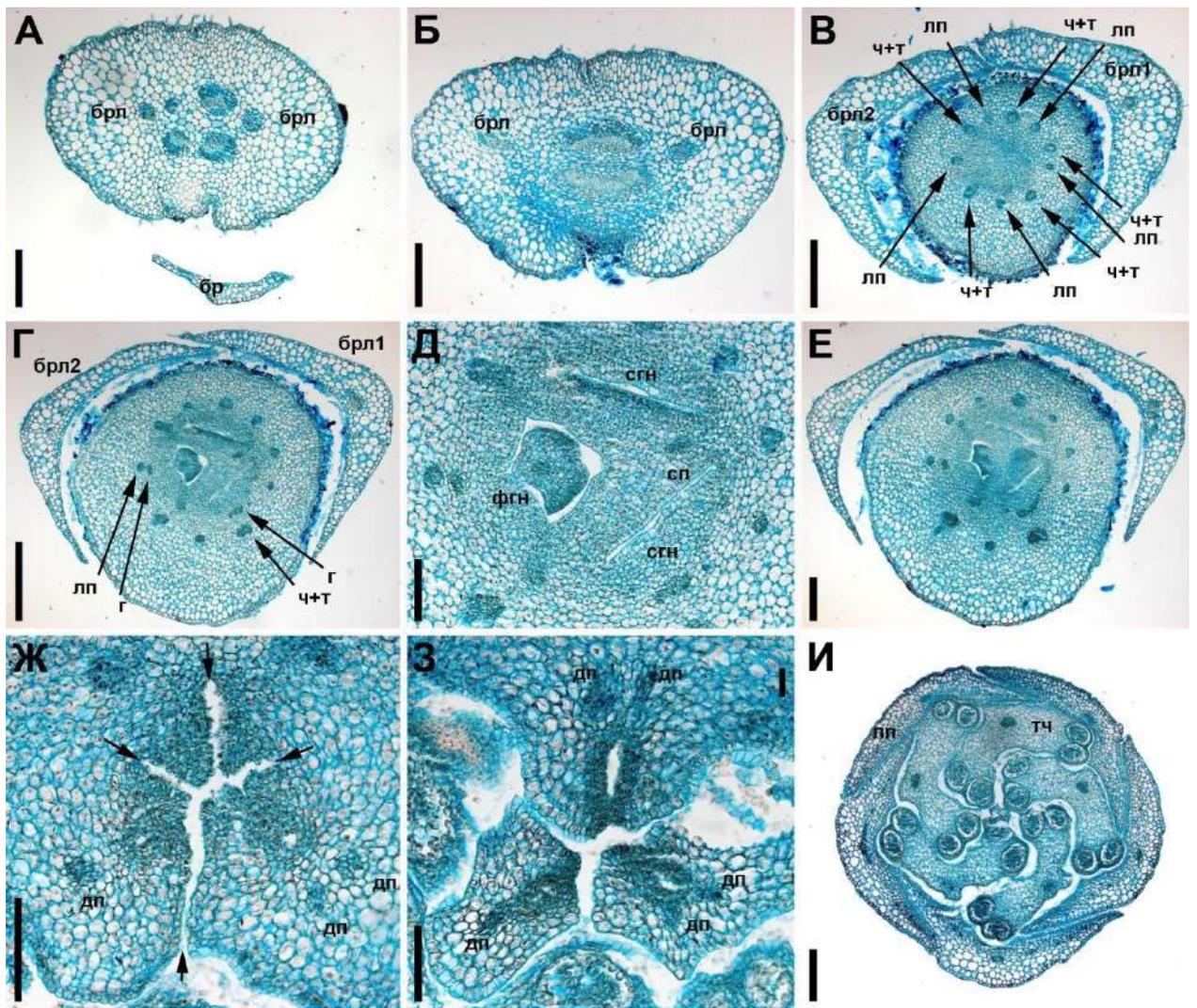
Масштабные отрезки: 300 мкм (А, Г–Е); 100 мкм (Б–В).



**Рисунок 28.** Ранние стадии развития цветка *Melanophylla alnifolia* (СЭМ). А – Зачаток цветка с двумя брактеолами. Б – Стадия заложения первого чашелистика. (В) Левый цветок на чуть более поздней стадии, чем на А, правый на стадии появления второго чашелистика. Г – Примордий цветка перед заложением первого чашелистика. брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактея; лп – лепесток; чшл – чашелистик. Масштабные отрезки: 30 мкм (А, Б); 100 мкм (В–Е).



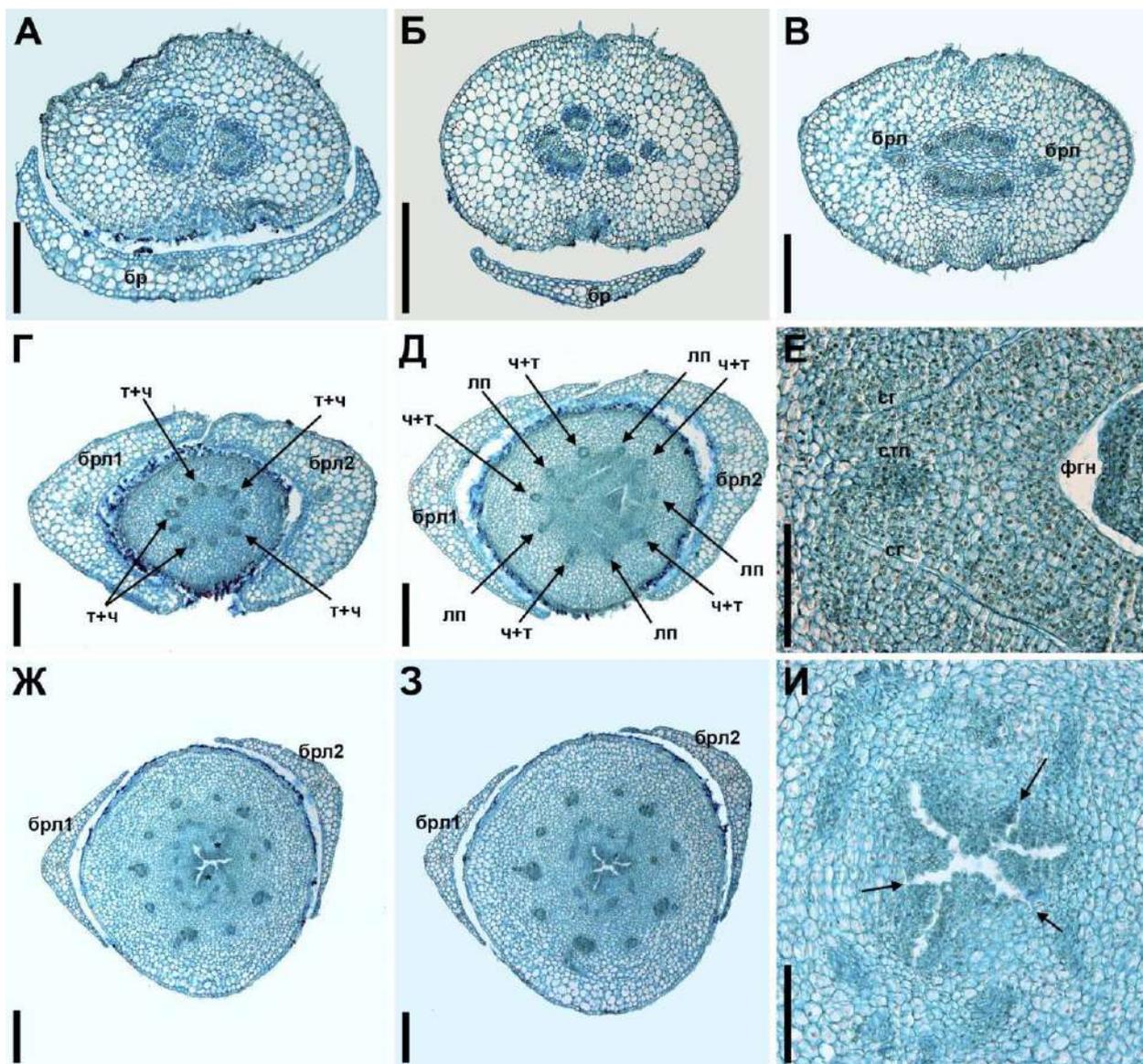
**Рисунок 29.** Ранние стадии развития цветка *Melanophylla alnifolia* (СЭМ). А – Цветок на стадии заложения четырех чашелистиков, двух лепестков, замечен третий лепесток. Венчик правоскрученный. Б – Цветок на стадии заложения четырех чашелистиков, появились зачатки пяти лепестков, венчик левоскрученный. В – Стадия чуть позже, чем на Б, венчик правоскрученный. Г – Цветок с пятью чашелистиками и лепестками, венчик левоскрученный. Д – Цветок на стадии заложения пяти тычинок, венчик правоскрученный. Е – Цветок на стадии заложения пяти тычинок, чуть позже, чем Г; венчик левоскрученный. брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактея; лп – лепесток; чшл – чашелистик. Масштабные отрезки: 100 мкм.



**Рисунок 30. Восходящая серия поперечных срезов молодого цветка *Melanophylla aucibifolia* с правоскрученным венчиком, брактеола 1 справа (СМ).**

А – Верхняя часть цветоножки с шестью проводящими пучками, из которых два относятся к двум брактеолам. Б – Уровень прикрепления брактеол, с большим абаксиальным и адаксиальным пучком с разрывами на радиусе пучков брактеол. В – Нижняя часть брактеол, их основания перекрываются с абаксиальной стороны. Видны десять проводящих пучков. Г – Уровень нижней завязи, синасцидиатной зоны гинецея. Левое гнездо фертильное, два других стерильные. Д – Детали (Г) с гнездами завязи. Е – Срез на уровне прикрепления семяпочки. Ж, З – Два среза на уровне свободных стилодиев (переход от гемисимплекатной зоны к асимплекатной зоне гинецея). И – Правоскрученный венчик и левоскрученный андроцей.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактеола; дп – дорзальный пучок плодолистика; фгн – фертильное гнездо; г – пучок гинецея; лп – пучки лепестков, лепесток (на В отдают пучки в гинецей); сгн – стерильное гнездо завязи; сп – септальный пучок (в перегородке между стерильными гнездами); ч+т – общий пучок тычинки и чашелистика (на В отдают пучки в гинецей); тч – тычинка; стрелочки – граница между плодолистиками. Масштабные отрезки: 500 мкм (А–Г, Е, З); 200 (Д, Ж, З).

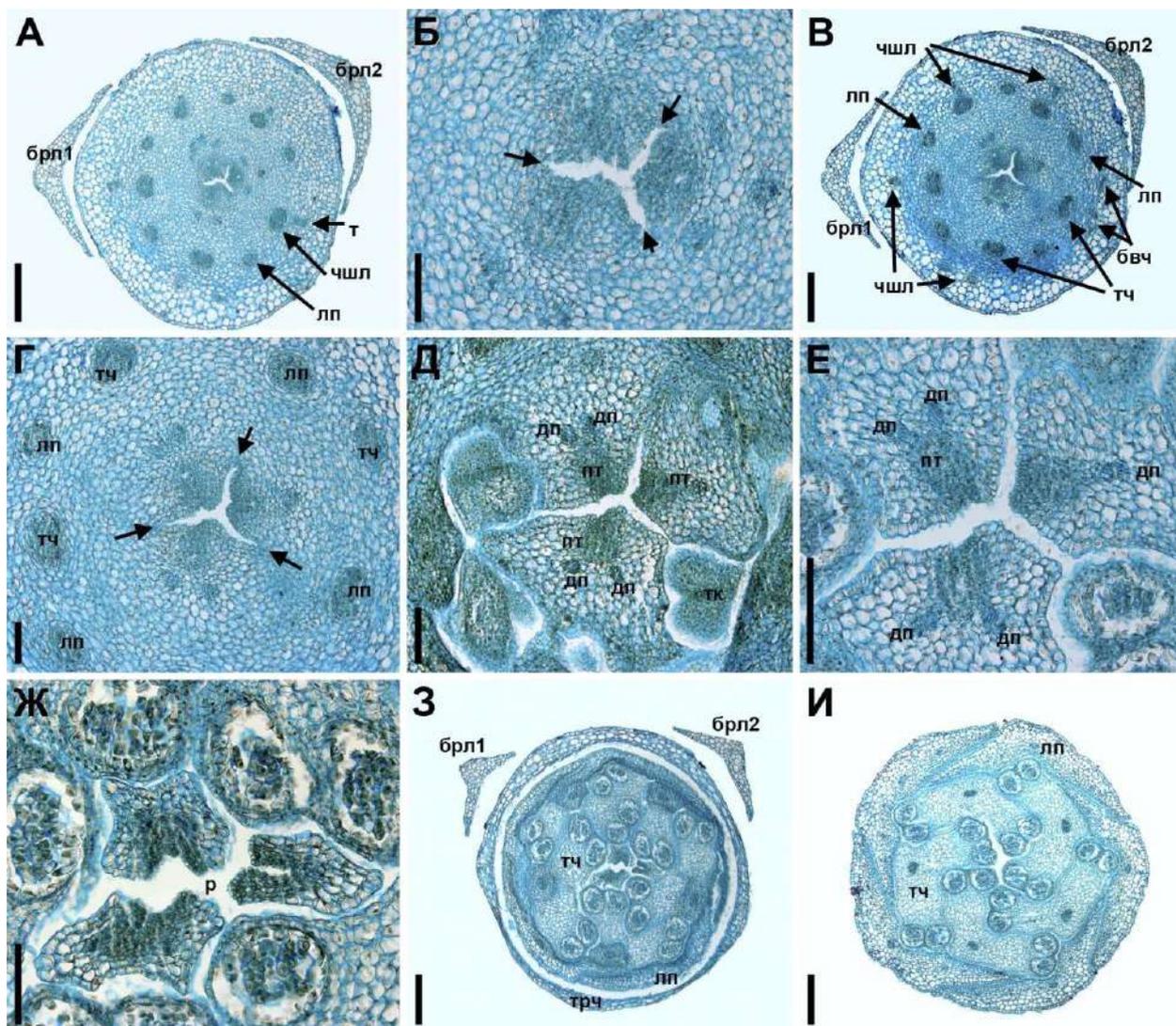


**Рисунок 31. Восходящая серия срезов молодого цветка *Melanophylla aucibifolia* с брактеолой 1, расположенной слева. Продолжение на Рисунке 32 (СМ).**

А – Нижняя часть цветоножки. Б – Верхняя часть цветоножки с шестью пучками. В – Срез перед уровнем прикрепления брактеол. Г – Срез на уровне нижней части брактеол, которые перекрываются краями на абаксиальной стороне. В цветоножке 10 основных проводящих пучков. Д – Срез на уровне синасцидиатной зоны гинецея. Правое гнездо фертильное, два других – стерильные. Е – Другой срез на уровне синасцидиатной зоны с фертильным и стерильными гнездами. Ж – Симпликатная зона гинецея, уровень прикрепления стерильных семян в двух стерильных гнездах. З – Нижняя часть гемисимпликатной зоны гинецея. И – Детали (З), показывающие шестилучевую форму полости гинецея. Три длинных луча на дорзальных радиусах плодолистика. Короткие лучи – границы между плодолистиками.

брл1 – брактеола 1; брл2 – брактеола 2; бр – брактеола; дп – дорзальный пучок плодолистика; фгн – фертильное гнездо; г – пучок гинецея; лп – пучки лепестков, лепесток (на В отдают пучки в гинецей); сгн – стерильное гнездо завязи; стп – пучок семян; ч+т – общий пучок тычинки и чашелистика (на В отдают пучки в гинецей); тч – тычинка; стрелочки – граница между плодолистиками; звездочками отмечены стерильные семяпочки. Пучки т+ч и лп на срезе Г так же учувствуют в иннервации гинецея.

Масштабные отрезки: 500 мкм (А–Д, Ж, З); 200 мкм (Е, И).

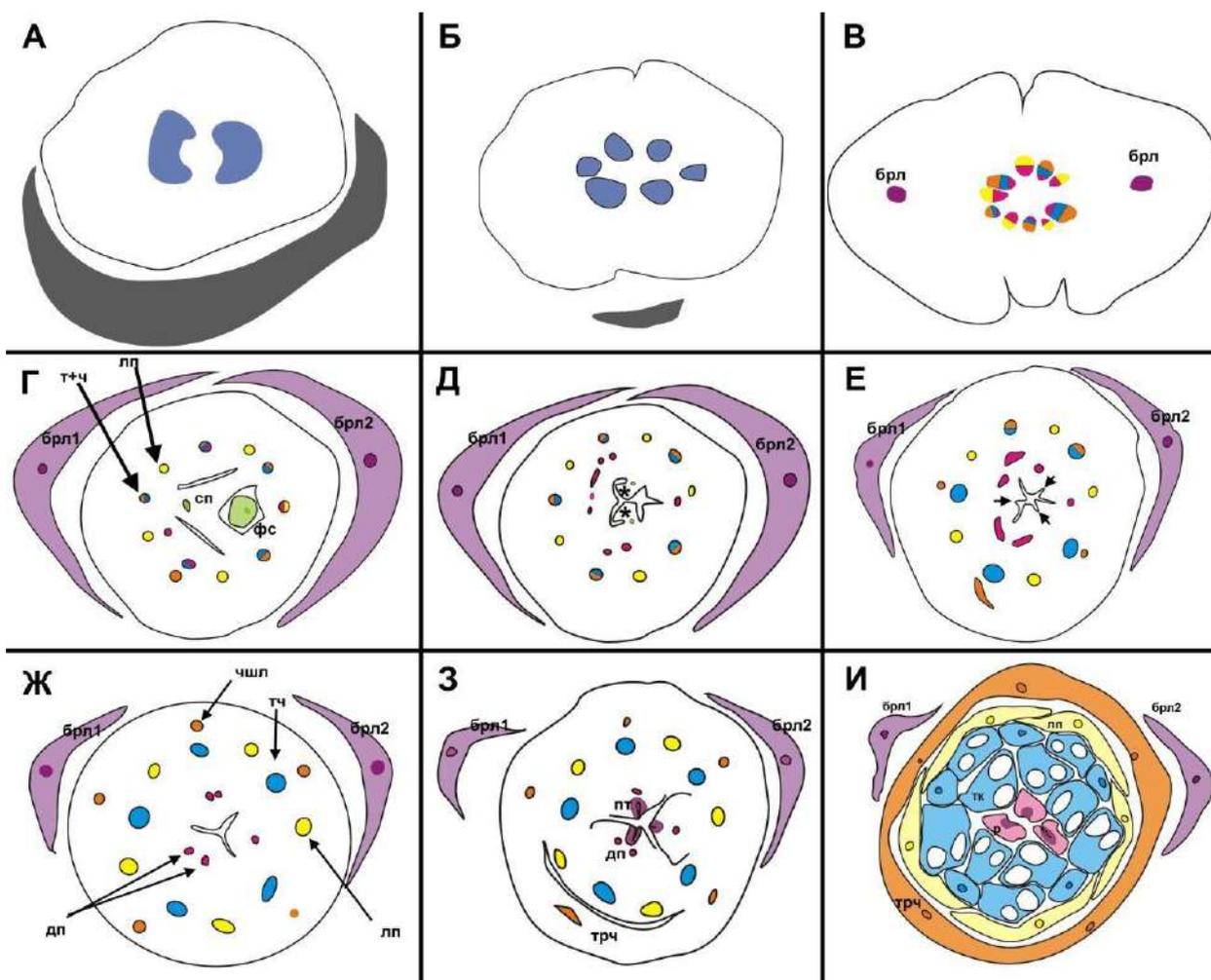


**Рисунок 32.** Восходящая серия поперечных срезов *Melanophylla aucibifolia* с левоскрученным венчиком, продолжение серии на рисунке 31 (СМ).

А – Гемисимплектическая зона гинецея. Б – Детали (А). Плодолистики объединены только через стенку нижней завязи. Брюшные швы постгенитально срастаются. Область зарастания маркирует проводниковая ткань. В – Гемисимплектическая зона гинецея. Г – Увеличенный срез (В), демонстрирующий дорзальные пучки плодолистиков. Д, Е – Переход к трем рыльцам. Рыльце фертильного плодолистика (правый) имеет один дорзальный проводящий пучок, остальные два стерильных имеют по два пучка каждый. Ж – Свободные рыльца с не заросшим брюшным швом. (З) Цветок с двумя брактеолами, левоскрученным венчиком, андроцей правоскрученный, тычинки срезаны на уровне тычиночных нитей и свободные рыльца.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр – брактеола; бвч – боковая ветвь пука чашечки; дп – дорзальный пучок плодолистика; трч – трубка чашечки; лп – лепесток; чшл – чашелистик; р – рыльца; тн – тычиночная нить; тч – тычинка; тк – тека; пт – проводниковая ткань; стрелочки – границы между плодолистиками.

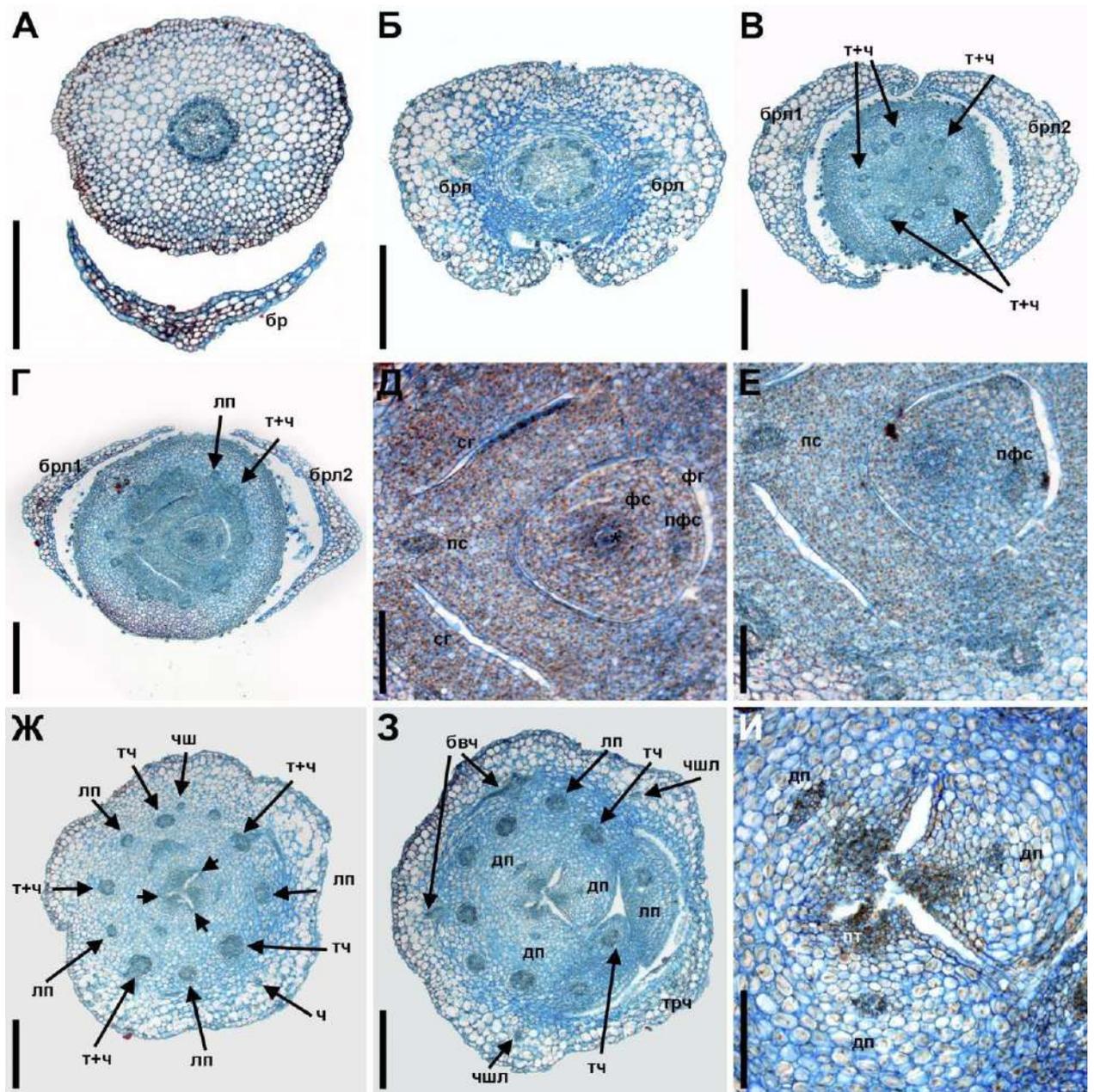
Масштабные отрезки: 500 мкм (А, В, З, И); 200 мкм (Б, Г–Ж).



**Рисунок 33.** Схемы восходящей серии срезов молодого цветка *Melanophylla aucibifolia*, основанные на срезах цветка с Рисунка 31 и 32. А – Нижняя часть цветоножки с двумя проводящими пучками. Б – Верхняя часть цветоножки с шестью пучками; см. рис.31А. В – Сразу под уровнем прикрепления брактеол. В центре- кольцо десяти основных пучков; см. рис. 31Б. Г – Срез на уровне нижней завязи, синасцидиатная зона гинецея. Правое гнездо фертильное с фертильной семяпочкой, другие два стерильные. Д – Симпликатная зона, уровень прикрепления стерильных семяпочек в стерильных гнездах (отмечены звездочками); см. рис. 31Ж. Е – Нижняя часть гемисимпликатной зоны гинецея; см. рис. 31З, И. Ж – Гемисимпликатная зона гинецея; см. рис. 32А, Б. З – Уровень перехода к свободным рыльцам. Рыльце фертильного плодолистика (правый) имеет один дорзальный проводящий пучок, остальные два стерильных имеют по два пучка каждый. И – Цветок с двумя брактеолами, левоскрученным венчиком, андроцей правоскрученный, тычинки срезаны на уровне тычиночных нитей и свободные рыльца; см. рис. 32З.

**Соответствие цветов:** серый цвет – брактеля; темно-синий цвет – пучки цветоножки, до образования десяти основных пучков; темно-фиолетовый и светло-фиолетовый цвет – проводящий пучок брактеи и брактеолы; желтый цвет – лепестки и их проводящие пучки; оранжевый цвет – чашелистики и их пучки; голубой цвет – тычинки и их пучки; зеленый – семяпочки и их проводящие пучки; светло-розовый цвет – гинецей; темно-розовым цветом на рыльцах обозначена проводниковая ткань.

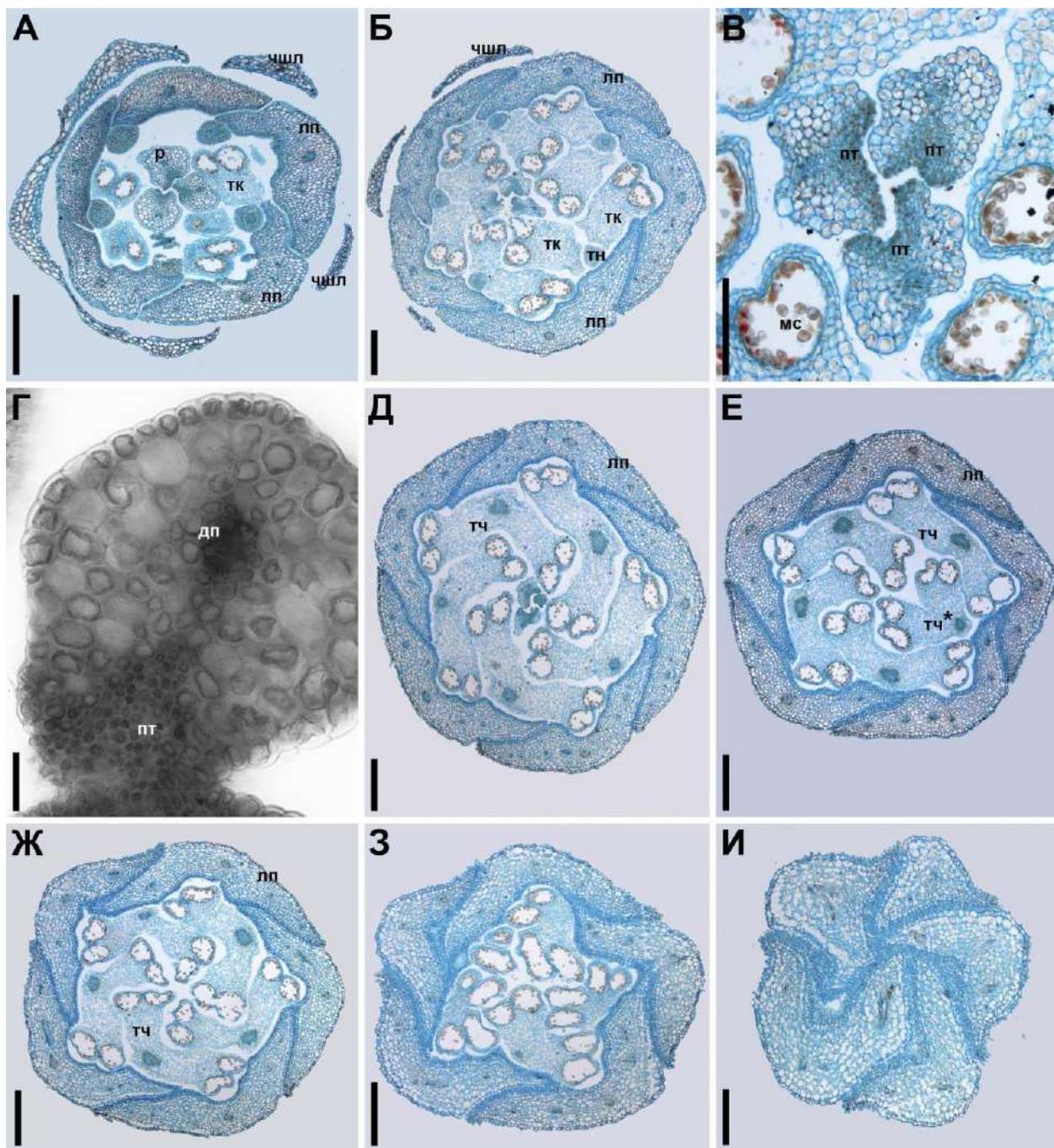
брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; дп – дорзальный пучок плодолистика; фс – фертильная семяпочка; г – пучок гинецея; сп – пучок, который потом разветвляется на три и иннервирует семяпочки; лп – пучки лепестков, лепесток ; ч+т – общий пучок тычинки и чашелистика; трч – трубка чашечки; тч – тычинка и ее пучок; р – рыльце; стрелочки – граница между плодолистиками; звездочками отмечены стерильные семяпочки.



**Рисунок 34. Восходящая серия срезов *Melanophylla alnifolia* с брактеолой 1 слева (СМ).**  
 А – Нижняя часть цветоножки. Б – Уровень прикрепления брактеол. В – Срез на уровне нижней части брактеол, на абаксиальной стороне их края перекрываются. Срез через цветоножку ниже гнезда завязи; видно десять основных пучков. Г–Е – Синасцидиатная зона гинецея, фертильное гнездо справа. Д – Детали (Г), завязь на уровне мегаспоры или материнской клетки мегаспоры. Е – Верхняя часть завязи. Ж – Гемисимплекатная зона гинецея. З – Переход между гемисимплекатной зоной и свободными рыльцами. И – Детали (З), каждый плодолостик с одним дорзальным пучком.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; бр- брактя; дп – дорзальный пучок плодолостика; фс – фертильная семязпочка; г – пучок гинецея; лп – пучки лепестков, лепестков; пс – пучок семязпочек; пт – проводниковая ткань; ч+т – общий пучок тычинки и чашелистика; трч – трубка чашечки; тч – тычинка и ее пучок; р – рыльце; фг – фертильное гнездо завязи; фс – фертильная семязпочка; пфс – пучок фертильной семязпочки; стрелочки – граница между плодолостиком; звездочка – мегаспора или материнская клетка мегаспоры; стрелочки – границы между плодолостиком.

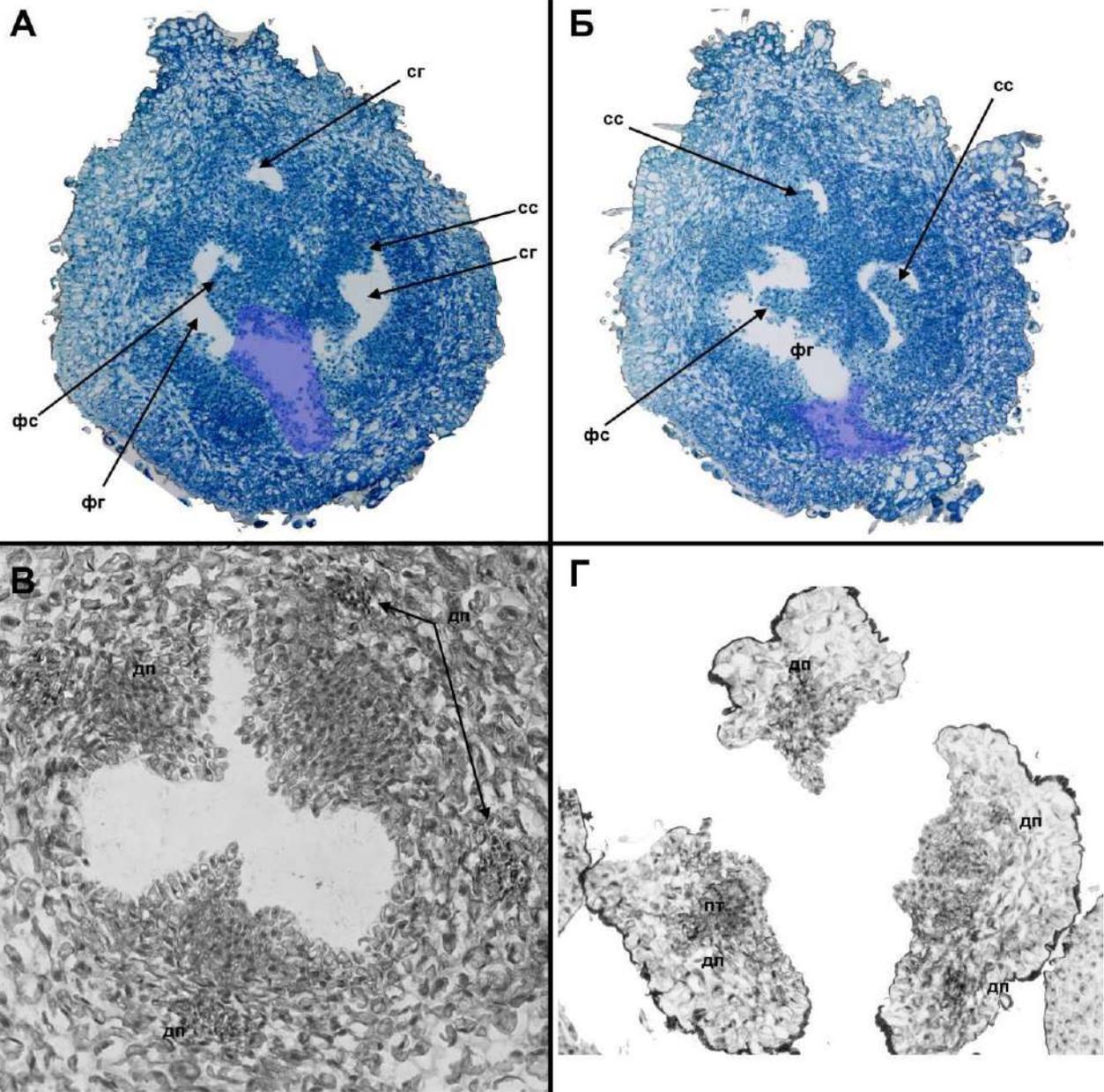
Масштабные отрезки: 500 мкм (А–Г, Ж, З); 200 мкм (Д, Е, И).



**Рисунок 35.** Поперечные срезы цветка *Melanophylla alnifolia* (СМ), срезы (Б, Д, Ж–И) принадлежат цветку с Рисунка 34. А, Б – Срез на уровне тычиночных нитей. В – Рыльца. Г – Срез рыльца, выполненный от руки, демонстрирующий проводниковую ткань. Д – Срез выше чашечки, венчик левоскрученный, андроцей правоскрученный. Е – Срез выше чашечки и гинецея, венчик левоскрученный. На срезе одна тычинка выбивается из общей скрученности андроцея. Четыре тычинки скручены вправо, а одна является внутренней для соседних тычинок. Ж – Выше уровня чашечки и гинецея, венчик левоскрученный, андроцей правоскрученный. З – Срез на уровне верхних частей тычинок. И – Срез на уровне верхней части лепестков, выше тычинок.

дп – дорзальный пучок плодолистика; мс – микроспорангий; лп – лепесток; тн – тычиночная нить; р – рыльце; тч – тычинка; тч\* – тычинка, выбивающаяся из скрученности андроцея; тк – тека (подписаны, где две теки не соединены); пт – проводниковая ткань.

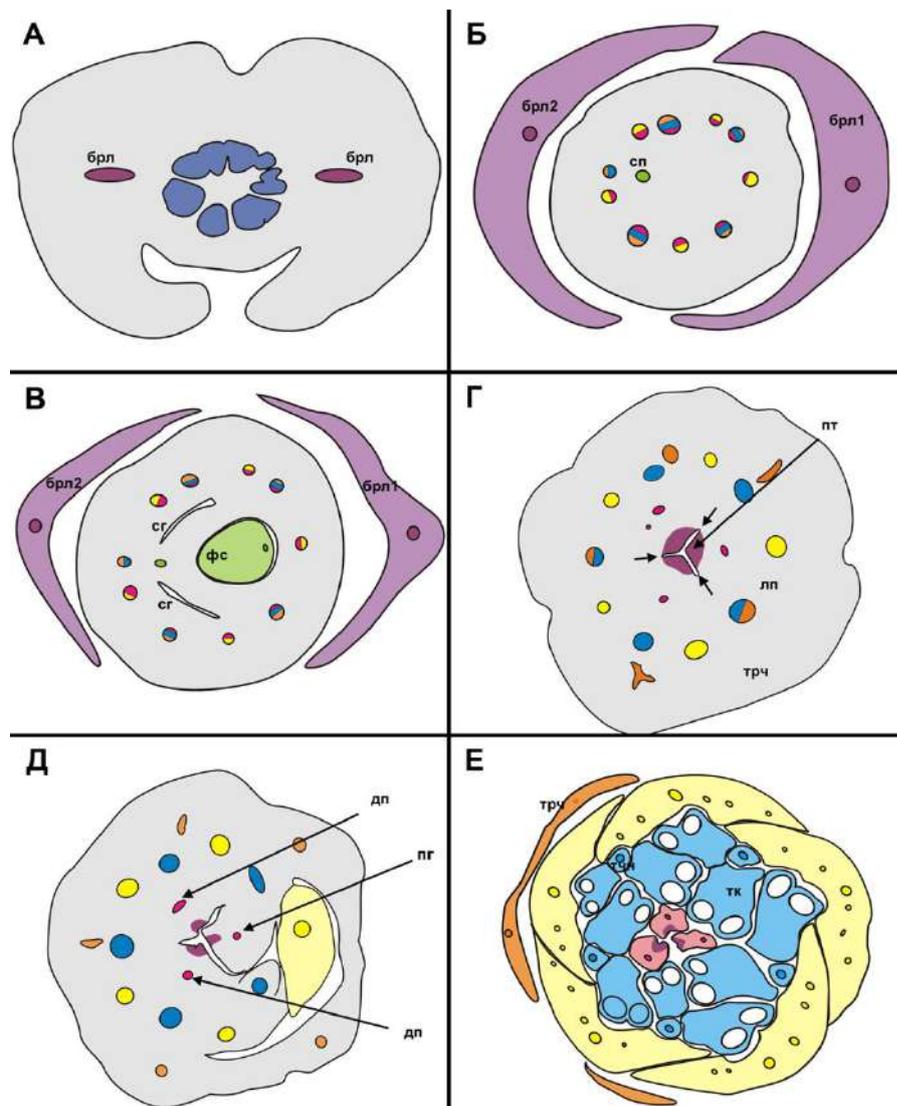
Масштабные отрезки: 500 мкм (А, Б, Д–И); 200 мкм (А, В); 50 мкм (Г).



**Рисунок 36. Поперечные срезы цветка *Melanophylla alnifolia* (СМ).**

А – Асцидиатная зона. Б – Асцидиатная зона, выше (А), видны фертильная и две стерильных семяпочки. В – Срез через гемисимплекатную зону. Г – Срез на уровне свободных рылец.

фг – фертильное гнездо; фс – фертильная семяпочка; сг – стерильное гнездо; сс – стерильная семяпочка; дп – дорзальный пучок плодолистика. Синим отмечены разрывы, возникшие при изготовлении среза и не являющиеся полостями цветка.



**Рисунок 37.** Схема восходящей серии срезов цветка *Melanophylla alnifolia*, основанный на срезах цветка с Рисунка 34 и 35 (Б, Д, Ж–И).

А – Срез чуть ниже отхождения брактеол, в цветоножке присутствует два больших пучка, которые начинают разделяться на десять основных пучков (см. Рис. 34Б). Б – Срез на уровне нижней части брактеол, на абаксиальной стороне их края перекрываются. Срез через цветоножку ниже гнезда завязи; видно десять основных пучков и пучок семяпочек (см. Рис. 34В). В – Синасцидиатная зона гинецея, фертильное гнездо справа (см. Рис. 34Г). Г – Гемисимпликатная зона гинецея (см. Рис. 34Ж). Д – Переход между гемисимпликатной зоной и свободными рыльцами (см. Рис. 34З). Е – Срез на уровне тычиночных нитей и свободных рылец (см. Рис. 35Б).

**Соответствие цветов:** серый цвет – брактеля; темно-синий цвет – пучки цветоножки, до образования десяти основных пучков; темно-фиолетовы и светло-фиолетовый цвет – проводящий пучок брактеолы и брактеола; желтый цвет – лепестки и их проводящие пучки; оранжевый цвет – чашелистики и их пучки; голубой цвет – тычинки и их пучки; зеленый – семяпочки и их проводящие пучки; светло-розовый цвет – гинецей; темно-розовым цветом на рыльцах обозначена проводниковая ткань.

брл1 – брактеола1; брл2 – брактеола 2; дп – дорзальный пучок плодолистика; фс – фертильная семяпочка; г – пучок гинецея; лп – пучки лепестков, лепесток; ч+т – общий пучок тычинки и чашелистика; трч- трубка чашечки; тч – тычинка и ее пучок; сп – пучок, который потом разветвляется на три и иннервирует семяпочки; р- рыльце; стрелочки – граница между плодолистиками.

### **3.3. *Griselinia littoralis* (Griselinaceae)**

#### **3.3.1. Морфология соцветия**

В работе изучены соцветия с функционально женских растений *Griselinia littoralis*. Для них характерно наличие небольших монотелических синфлоресценций со спиральным филлотаксисом на главной оси (Рис. 38, 39, 40, 41). В нашем материале главная ось соцветия длиной 1–2 см и несет от четырех до одиннадцати паракладиев. Большинство изученных соцветий имели паракладии двух порядков, причем лишь два–три нижних паракладия первого порядка имели паракладии второго порядка (Рис. 38, 39, 40, 41). Оси соцветия опушены одноклеточными заостренными трихомами, степень опушения варьирует (Рис. 41А, Б, В, Д).

Кроющие листья боковых осей представляют собой узкие гипсофиллы длиной около 1 мм, опушенные по краю с абаксиальной стороны одноклеточными заостренными трихомами (Рис. 41) На неразветвленных паракладиях первого порядка располагаются один–два филлома, на паракладиях первого порядка, несущих паракладии второго порядка, число филломов может достигать четырех, на паракладиях второго порядка располагаются один–два филлома. Филломы на паракладиях могут быть сильно редуцированы (Рис. 41Г). По отношению к кроющему листу первый филлом находится в трансверзальном положении, последующие, если они есть, расположены в порядке, близком к спиральному. Для одного паракладия первого порядка, имевшего два сильно редуцированных филлома в трансверзальных положениях, было показано отсутствие выраженного кроющего листа (Рис. 40Б, В).

#### **3.3.2. Морфология функционально женского цветка**

У *Griselinia littoralis* можно выделить функционально мужские и функционально женские цветки, которые развиваются на разных растениях. В данной работе было изучено строение и развитие функционально женских цветков. Анатомическое строение было изучено у 50 цветков, каждому из которых был присвоен индивидуальный номер. Эти номера приведены в

работе для тех цветков, чей гинецей имел какие-либо особенности в строении, отличающие его от большинства изученных (Таблица 7).

Завершаясь цветком, каждая ось соцветия формирует явно выраженное сочленение, представленное небольшим расширением вокруг основания цветка и резким сужением оси в месте его присоединения (Рис. 48Д–З, 49).

### ***Околоцветник***

Околоцветник двойной. Чашелистики чередуются с лепестками. Чашечка 0,1–0,3 мм длиной, из пяти чашелистиков, в основании сросшихся с образованием короткой трубки (Рис. 41А, Б, В, Д, 42Б, В, Д, Е). Размер свободных зубцов чашечки может варьировать: они могут быть практически незаметны (Рис. 41В, 42Е) или превышать трубчатую часть в несколько раз (Рис. 41А, Б, Д). Опушение чашелистиков варьирует: они могут нести по краю одноклеточные заостренные трихомы (Рис. 41А, Б, 27Б) или быть совершенно голыми (Рис. 41В, Д, 42В, Е). На трубчатой части чашечки также изредка встречаются трихомы (Рис. 41А, Б).

Венчик представлен пятью свободными лепестками 1,2–1,5 мм длиной (Рис. 41, 42). В бутоне лепестки изогнуты верхушкой внутрь и прикрывают внутренние круги цветка (Рис. 48), а при цветении они широко отогнуты наружу (Рис. 42Г). На абаксиальной поверхности лепестков есть устьица, на адаксиальной стороне они отсутствуют. Лепестки в бутоне могут быть сложены двумя способами. Первый вариант (cochleate): один наружный лепесток налегает краями на два соседних, а каждый из них – на два оставшихся, расположенных рядом друг с другом (Рис. 45А–В, 46А–Б). В другом распространенном варианте почкосложения (quinquencial) выделяются два наружных лепестка, два внутренних и один лепесток с наружным и внутренним краями (Рис. 45Г–Е, 46В–Д). Была изучена ориентация околоцветника относительно кроющего листа у пяти цветков на коротких неразветвленных осях первого порядка (без ветвей второго порядка) и у цветков осей второго порядка. Кроющий лист может располагаться как на

радиусе лепестка (Рис. 46А, Б, Г), так и на радиусе между лепестками (Рис. 46В, Д).

### *Андроцей*

Большинство из изученных функционально женских цветков имели пять миниатюрных стаминодиев, чередующихся с лепестками (Рис. 43Б, В, Д, Е). Встречались цветки с четырьмя стаминодиями. Большинство таких цветков имели пять чашелистиков и пять лепестков (Рис. 42А, Б, Г), но в одном случае околоцветник был тетрамерный (Рис. 43Е).

### *Гинецей*

Для большинства функционально женских цветков *G. littoralis* характерен синкарпный гинецей с тремя рыльцами (например, рис. 41). Встречаются отклонения от такого строения: гинецей может иметь два рыльца (Рис. 43В,Е; 58, 59 – цветок G30; 60, 61 – цветок G36; 62, 63 – цветок G43) или четыре рыльца (Рис. 43Д), а в одном цветке их число достигало пяти (Рис. 64, 65 – цветок G31). В некоторых цветках одно рыльце было заметно меньше двух других (Рис. 42Б, Д, 50И, 51И, 56П, 57П).

Завязь нижняя, в большинстве случаев одногнездная, с единственной висячей анатропной семязпочкой, которая прикрепляется в верхней части гнезда, примерно на уровне основания элементов околоцветника (Рис. 48, 49.). Семязпочка с длинной семяножкой и крупным obturatorом (Рис. 44). Непосредственно над уровнем прикрепления семязпочки внутреннее пространство гинецея полностью постгенитально зарастает к цветению (Рис. 48, 49). Линия его зарастания имеет на поперечных срезах трехлучевую форму с лучами по радиусам рылец, а семязпочка прикрепляется на радиусе между двумя лучами (Рис. 50Д–З, 52 Д–З, 52В–З, 53В–З). Иногда луч напротив места прикрепления семязпочки короче двух других, рыльце на этом радиусе обычно меньше двух других рылец (Рис. 50Ж–И, 51Ж–И). Проводниковая ткань располагается вдоль участков постгенитального срастания (Рис. 48А–В, Е, 49А, Е). За этой областью следует короткая переходная зона к свободным

рыльцам. Крыша завязи покрыта устьицами (Рис. 42Г). В зрелом цветке рыльца отогнуты на дорзальную сторону и покрыты слизью (Рис. 42Г).

В гинецеях с двумя рыльцами постгенитально зарастающая область на поперечном срезе гинецея чаще всего имеет форму линии. В цветке G43 с двумя рыльцами семяпочка отсутствовала, и в этом случае гнездо завязи на поперечном срезе представляло собой небольшой постгенитально зарастающий участок в форме короткой линии в верхней части завязи (Рис. 62, 63). В цветке G36 в гинецее с двумя рыльцами семяпочка развивалась, но сильно редуцированная и присутствовало небольшое гнездо, значительно меньшего размера, чем в гинецеях с тремя рыльцами (Рис. 60, 61). В цветке G30 постгенитально зарастающий участок в верхней части гнезда завязи был в сечении трехлучевой формы, и в этом случае в гинецее были нормально развиты гнездо и семяпочка (Рис. 58, 59). В единственном гинецее с пятью рыльцами (цветок G31) линия постгенитального срастания была вытянута вдоль широкой стороны гнезда (Рис. 64, 65).

В большинстве гинецеев на уровне прикрепления семяпочки присутствуют выросты стенки завязи (Рис. 44Б, В). Они могут располагаться по всему периметру гнезда завязи (Рис. 50Г, 51Г, 54Д, Е, 55Д, Е) или могут присутствовать несколько выростов в разных частях гнезда (Рис. 44Б). Число, форма и положение этих выростов непостоянны.

В четырех из пятидесяти изученных на серийных поперечных срезах цветков в самой нижней части завязи развита перегородка, разделяющая на поперечных срезах гнездо завязи на два. Мы иллюстрируем строение трех из четырех таких цветков: G47 (Рис. 54, 55), G35 (Рис. 56, 57), G31 (Рис. 64, 65). Выше этой перегородки два гнезда соединяются в одно. Перегородка имела длину не более  $1/8$  длины завязи и заканчивалась существенно ниже семяпочки. Один из концов перегородки всегда был на радиусе прикрепления семяпочки, а второй – строго на противоположном радиусе или немного сбоку. В последнем случае перегородка была расположена немного косо, а две части, на которые она подразделяла гнездо завязи, были неравного размера (Рис. 54В,

Г, 55В, Г). Раздвоение основание завязи было также отмечено для цветка G31 с пятью рыльцами. Завязь в этом цветке была шире обычной, гнездо имело овальную форму (Рис. 64Г, Д). В самом основании гнездо завязи было разделено перегородкой на две равные половины, перегородка проходила через радиус прикрепления семяпочки (Рис. 64Б, В, 65Б, В). Эта зона короткая, затем перегородка исчезала и завязь становилась одногнездной (Рис. 64В–Ж, 65Г–Ж).

Наличие перегородки было отмечено и для гинецея без семяпочки в цветке G35 (Рис. 56, 57). В этом случае гинецей был с тремя рыльцами и развитым гнездом завязи, лишенным семяпочки, но с выростами стенки завязи в верхней части гнезда. В этом случае перегородка проходила на радиусе меньшего из трех рылец, далее она укорачивалась и формировала направленный вверх округлый в сечении вырост, который доходил почти до верха гнезда завязи (Рис. 56В–Д, 57В–Д).

Семяпочка у всех изученных цветков, где она была развита, прикрепляется напротив рыльца на радиусе лепестка (например, рис. 50В–И, 51В–И). Иногда это рыльце может быть немного меньше двух других (Рис. 50И, 51И). В гинецее с двумя рыльцами и развитой семяпочкой отсутствовало рыльце напротив места прикрепления семяпочки.

Суммарно для пяти цветков, расположенных на неразветвленных паракладиях, были получены данные о плоскости симметрии гинецея относительно кроющего листа. Во всех случаях плоскость симметрии гинецея ориентирована транверсально по отношению к кроющему листу паракладия (Рис. 46). Семяпочка прикрепляется на радиусе между двумя лепестками (Рис. 50Г, 51Г, 52Г, 53Г).

**Таблица 7.** Особенности строения некоторых изученных женских цветков *Griselinia littoralis* с различными отклонениями от типичного плана строения гинецея.

Номер цветка	G30	G31	G35	G36	G43	G47
Номер рисунка	58, 59	64, 65	56, 57	60, 61	62, 63	54, 55
Число лепестков	5	5	5	5	5	5
Число стаминодиев	5	5	5	5	5	5
Число рылец	2	2	3	2	2	3
Диморфизм рылец	+	–	+	–	–	–
Гнездо завязи	большое	большое	большое	маленькое	очень маленькое	большое
Семяпочка	+	+	–	+	–	+
Перегородка в основании	–	+	+	–	–	+
Число групп вентральных пучков	3	1	?	2	?	3
Число лучей линии постгенитального срастания	3	5?	3	2	2	3

### 3.3.3. Развитие функционально женского цветка

Развитие было изучено только для цветков на неразветвленных паракладиях. В начале развития цветок представляет собой округлый в очертаниях при рассмотрении сверху примордий с уплощенной верхней стороной (Рис. 47А). Первой на цветоложе появляется чашечка (Рис. 47А). Чашелистики закладываются в виде отдельных примордиев. Трубка чашечки формируется позднее и с самого начала представляет собой единое целое (позднее конгенитальное срастание). У изученных цветков чашелистики закладывались асинхронно: примордии чашелистиков, расположенных со стороны кроющего листа, становились заметны только после заложения части лепестков (Рис. 47В).

Лепестки закладываются в виде пяти отдельных примордиев (Рис. 47Б). Заложение лепестков задерживается с той же стороны, что и заложение чашелистиков. Следом за ними появляются тычинки в виде отдельных

бугорков, которые на последующих стадиях закрываются растущими лепестками (Рис. 47Б, Г).

На самых ранних из доступных нам стадий развития гинецея плодолистки выглядят как отдельные подковообразные структуры с щелью на вентральной стороне (Рис. 43). В большинстве изученных на ранних стадиях развития цветков было три плодолистика, но встречались цветки с двумя (Рис. 43В, Е) и четырьмя плодолистиками (Рис. 43Д). В случае с тремя плодолистиками один располагался на радиусе лепестка, между тычинками, а два других на радиусах тычинок, между лепестками (Рис. 43А, Б, В). Плодолистик на радиусе лепестка часто был меньше двух других. Затем под первоначально свободными зачатками отдельных плодолистиков появляется одногнездная часть гинецея за счет роста в кольцеобразной зоне под ними, которая приводит к формированию бокала нижней завязи.

В ходе развития полость гинецея выше уровня прикрепления семяпочки зарастает. Брюшные швы каждого плодолистика постгенитально зарастают в области рылец, оставаясь несросшимися на самой верхушке рыльца (Рис. 50Ж–И, 51Ж–И, 52Е–И, 53Е–И). Непосредственно перед цветением вдоль области постгенитального зарастания дифференцируется проводниковая ткань (Рис. 48А–В, Е, Ж). Удлинение оси соцветия, на которой расположен цветок, происходит после дифференциации и раннего развития всех органов цветка.

#### **3.3.4. Васкулатура функционально женского цветка**

В завязь из цветоножки входят пять пучков (Рис. 52А, 53А), и при движении вдоль серии поперечных срезов снизу вверх можно наблюдать, как в стенке завязи они ветвятся в тангенциальном направлении с образованием кольца из 17–20 пучков, число которых вокруг гнезда может варьировать (Рис. 50А, 51А, 52Б, 53Б, 54Г, 55Г, 56Г, 57Г, 58А, 59А, 60Б, 61Б). В верхней части гнезда завязи, на уровне прикрепления семяпочки обычно расположено 17–20 пучков (Рис. 50Б–Г, 51Б–Г; 52В, Г; 54Д–Ж, 55Д–Ж, 58Б, В, 59Б, В). В верхней части гнезда пять пучков ветвятся в радиальном направлении с образованием

пучка лепестка и пучка гинецея (Рис. 50Б–Г, 51Б–Г, 52В–Д, 53В–Д, 54Д–Ж, 55Д–Ж, 56З–Л, 57З–Л, 60Б–Г, 61Б–Г). После отхождения пучков лепестков остается 14–16 пучков гинецея. Из них можно выделить группы пучков на радиусах рылец и чередующиеся с ними группы пучков (один–два), которые участвуют в иннервации семяпочки (Рис. 50Е–Ж, 51Е–Ж, 52Г–Е, 53Г–Е, 54Ж–И, 55Ж–И, 58Б–Г, 59Б–Г). Один пучок, иннервирующий семяпочку, расположен напротив места ее прикрепления, на радиусе между лепестками, остальные пучки, идущие в семяпочку отделены от предыдущего группами пучков, не принимающих участия в иннервации семяпочки (Рис. 50А–Ж, 51А–Ж; 52Б–Г, 53Б–Г, 54Е, Ж, 55Е, Ж, 58Б, 59Б). На уровне прикрепления семяпочки пучки, участвующие в ее иннервации и расположенные по бокам от места ее прикрепления, обходят гнездо внутри от пучков гинецея, не участвующих в иннервации семяпочки, формируя кольцо проводящих тканей вокруг гнезда (Рис. 50Е, 51Е, 52Д, 53Д, 54З, 55З, 58Б, В, 59Б, В). Пучок на радиусе семяпочки перед вхождением в нее образует две боковые ветви, объединяющиеся с соседними пучками (Рис. 52Д–Ж, 53Д–Ж). Все пучки, питающие семяпочку, сливаются в семяножке. Остальные пучки, не принимающие участие в иннервации семяпочки, загибаются к центру гинецея, также принимая участие в формировании кольца проводящих тканей вокруг гнезда на уровне прикрепления семяпочки (Рис. 50Ж, 51Ж, 52Е, 53Е, 54З–К, 55З–К). Отделить их от ветвей, иннервирующих семяпочку, в кольце проводящих тканей вокруг гнезда на этом уровне невозможно. Они продолжают выше уровня прикрепления семяпочки, формируя группы вокруг лучей линии постгенитального срастания (Рис. 50З, 51З, 52З, 53З, 54М–О, 55М–О, 58Д–Е, 59Д–Е, 60Е, Ж; 61Д, Ж; 62Г, Д, 63Г, Д). Их число постепенно сокращается, и они не достигают свободных рылец (Рис. 50И, 51И, 52И, 53И, 54П, 55П, 56П, 57И, 58И, 60И, 61И, 62Е, 63Е, 64М, 65М).

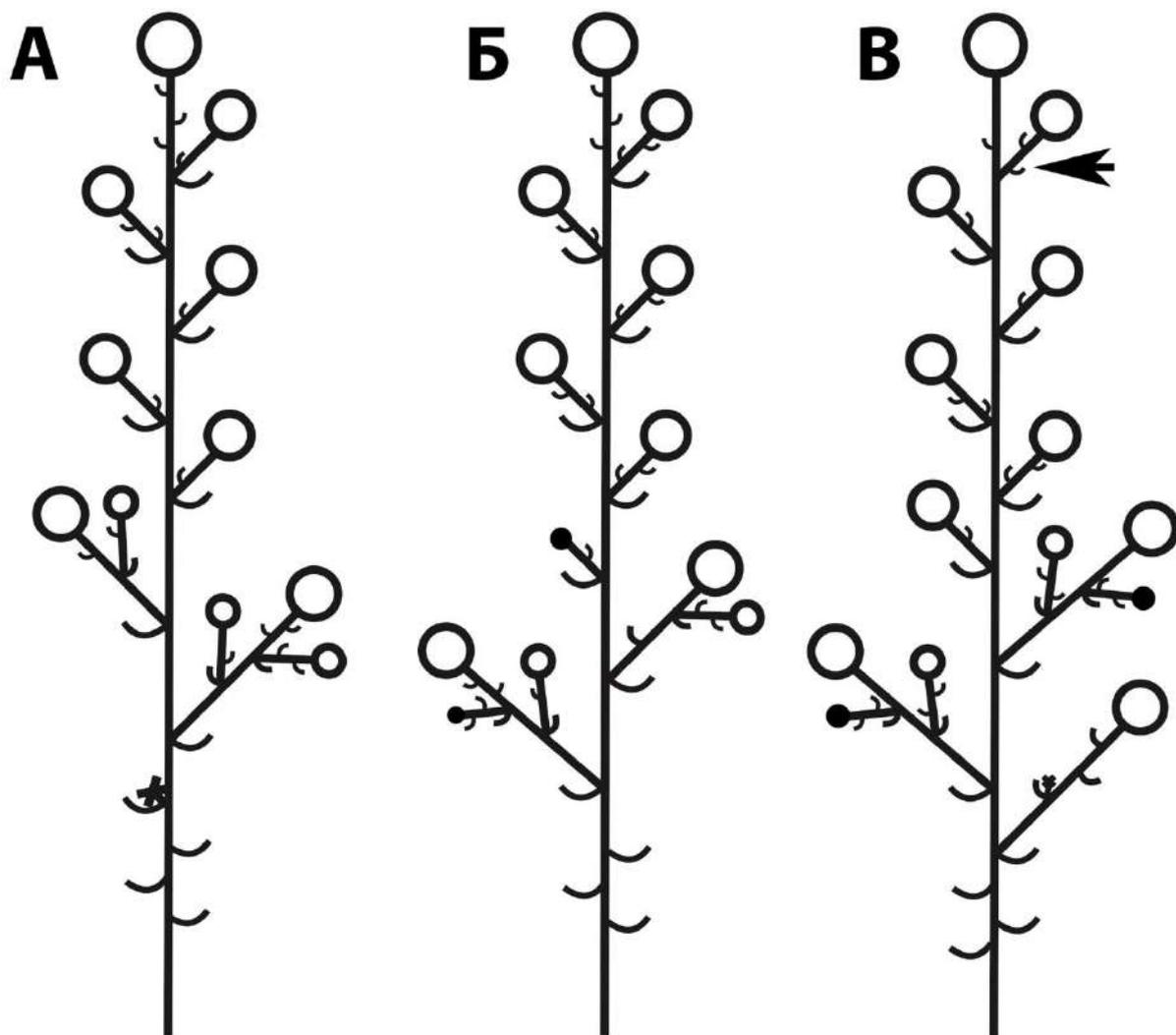
В цветке G30 васкулатура не имела важных отличий от описанного выше, несмотря на отсутствие третьего рыльца (Рис. 58, 59).

В гинецеях с двумя рыльцами и слабо развитым (цветок G36: рис. 60, 61) или редуцированным гнездом (цветок G43: рис. 62, 63) общий паттерн васкуляризации сохранялся, но было лишь два пучка, которые обходили гнездо по кругу и не продолжавшиеся выше этого уровня, а остальные между ними продолжались до верхней части постгенитально зарастающей зоны.

В гинецее цветка G35 с тремя рыльцами, нормально развитым гнездом, но без семяпочки не удается выделить вентральные пучки, однако в верхней части завязи сохраняется паттерн формирования кольцевого анастомоза вокруг гнезда завязи (Рис. 56, 57). В самой нижней части гнездо разделяется на две неравные части, что не влияет на прохождение проводящих пучков (Рис. 56Б, В, 57Б, В).

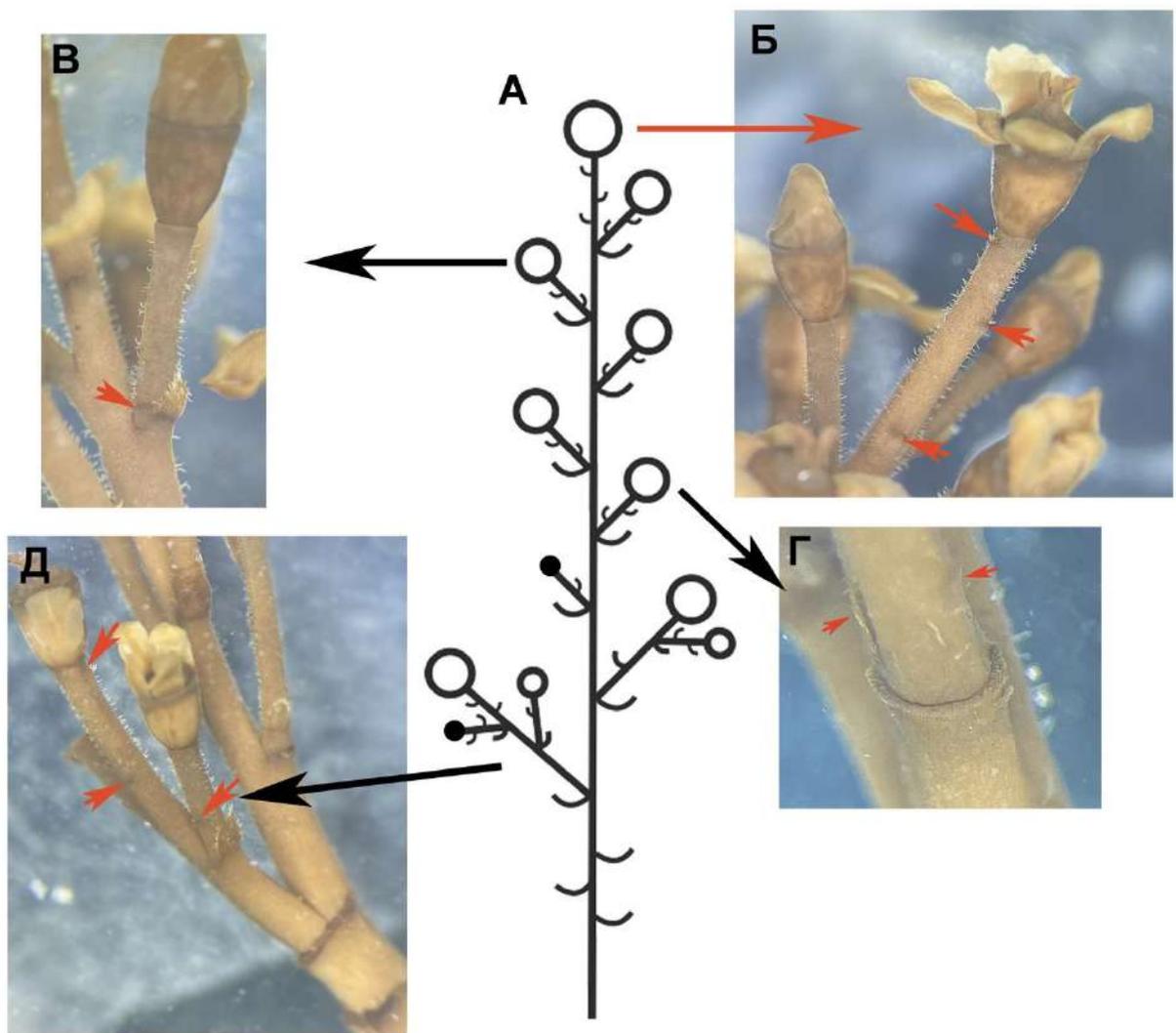
В основании цветка G31 с гинецеем с пятью рыльцами можно выделить 6 пучков, которые ветвятся в тангенциальном направлении, и уже чуть ниже начала завязи можно выделить 11 проводящих пучков: 10 пучков околоцветника, слитые с пучками гинецея, между двумя пучками лепестков – пучок, иннервирующие семяпочку, который на уровне прикрепления семяпочки входят и в семяножку, перед этим в стенке завязи может разделяться на две ветви на коротком протяжении (Рис. 64В–Д, 65В–Д). В стенке завязи вокруг гнезда можно выделить 17–19 пучков, из которых один-два пучка, питающих семяпочку, 10 пучков околоцветника (5 лепестков и 5 чашелистиков), слитые с пучками гинецея и их боковые ветви, представляющие собой пучки гинецея (Рис. 64Г, 65Г). На уровне прикрепления семяпочки вокруг гнезда присутствует примерно 22 пучка (Рис. 64Д, 65Д). На этом уровне пучки околоцветника делятся в радиальном направлении так, что одна ветвь входит в соответствующий элемент околоцветника, а вторая отгибается радиально по направлению к центру гинецея (Рис. 64Е–З, 65Е–З). На уровне вхождения вентрального пучка в семяножку образуется кольцевой анастомоз проводящих тканей (Рис. 64З, 65З). Выше места прикрепления семяпочки он постепенно распадается на отдельные пучки, число которых постепенно сокращается (Рис. 64И–Л, 65И–Л). В столбике чуть ниже отделения свободных рылец на радиусах брюшного

шва четырех из них присутствует один проводящий пучок, в рыльце напротив места прикрепления семязачатка – три (Рис. 64Л, 65Л). До верхушки свободных рылец пучки не доходят (Рис. 64М, 65М).

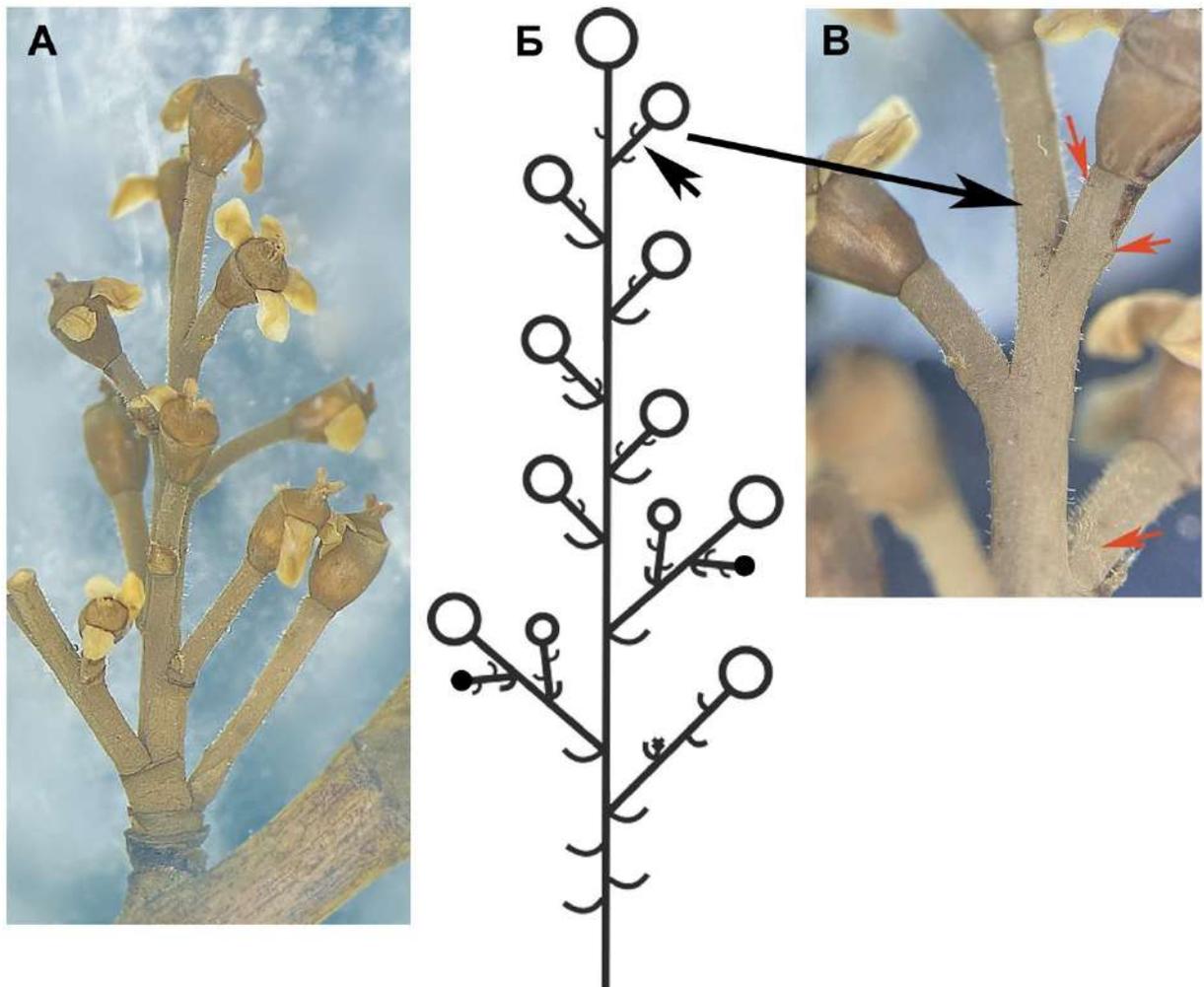


**Рисунок 38.** Схема строения женского соцветия *Griselinia littoralis*.

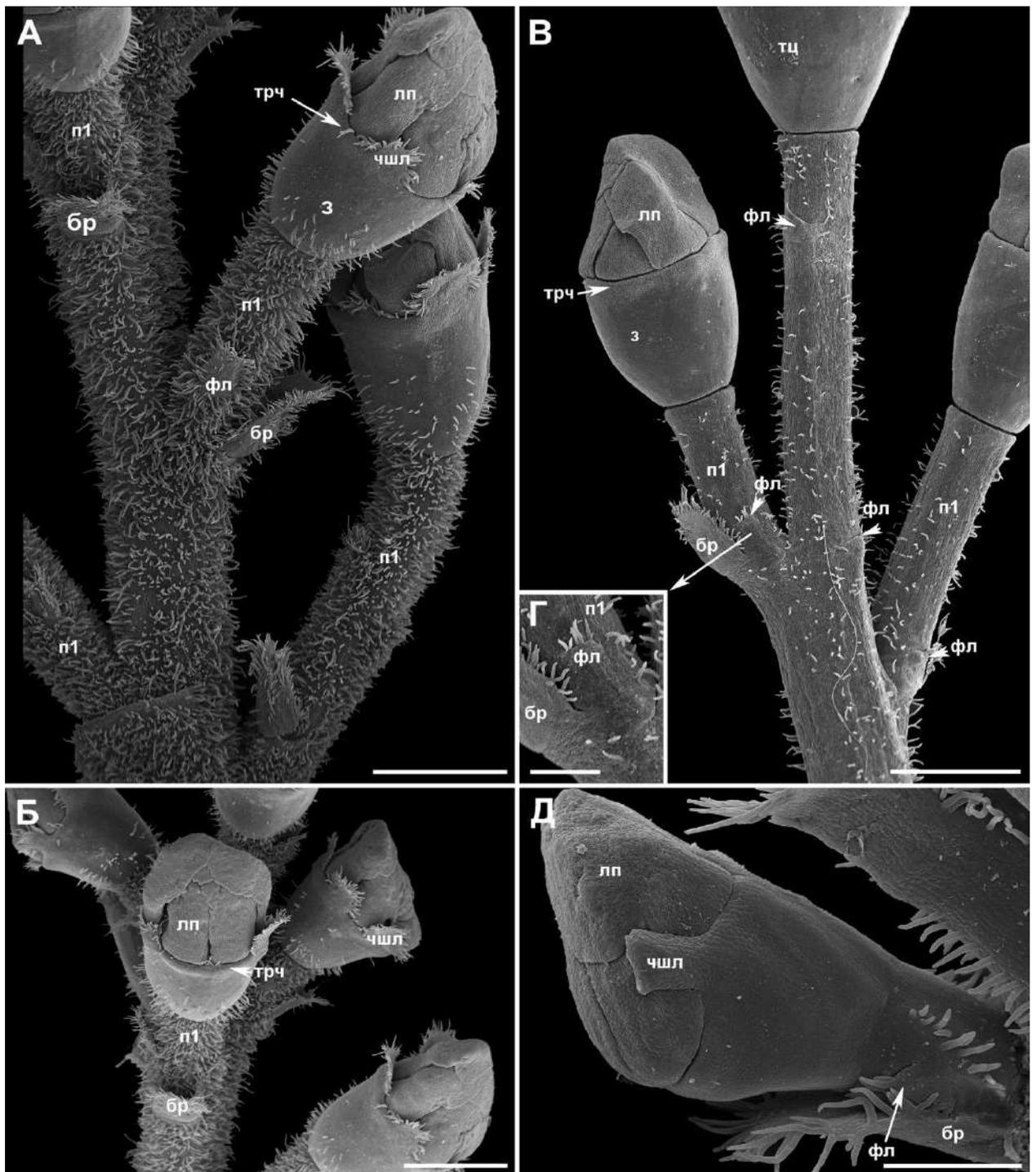
А–В Схемы трех соцветий *Griselinia littoralis*. Белый круг – цветок; черный круг – удаленный цветок; х – удаленный паракладий. Стрелочка указывает на паракладий первого порядка без кроющего листа.



**Рисунок 39.** Женское соцветие *Griselinia littoralis*. А– Схема соцветия 38Б. Б– терминальный цветок. В– паракладий первого порядка, виден первый филлом на оси, расположенный в трансверзальной плоскости по отношению к кроющему листу; Г– паракладий первого порядка, кроющий лист удален, видны два сближенных филлома. Д– детали строения паракладия первого порядка, несущего паракладии второго порядка. Белый круг – цветок; черный круг – удаленный цветок; х – удаленный паракладий. Красные стрелочки указывают на филломы на паракладиях разных порядков.



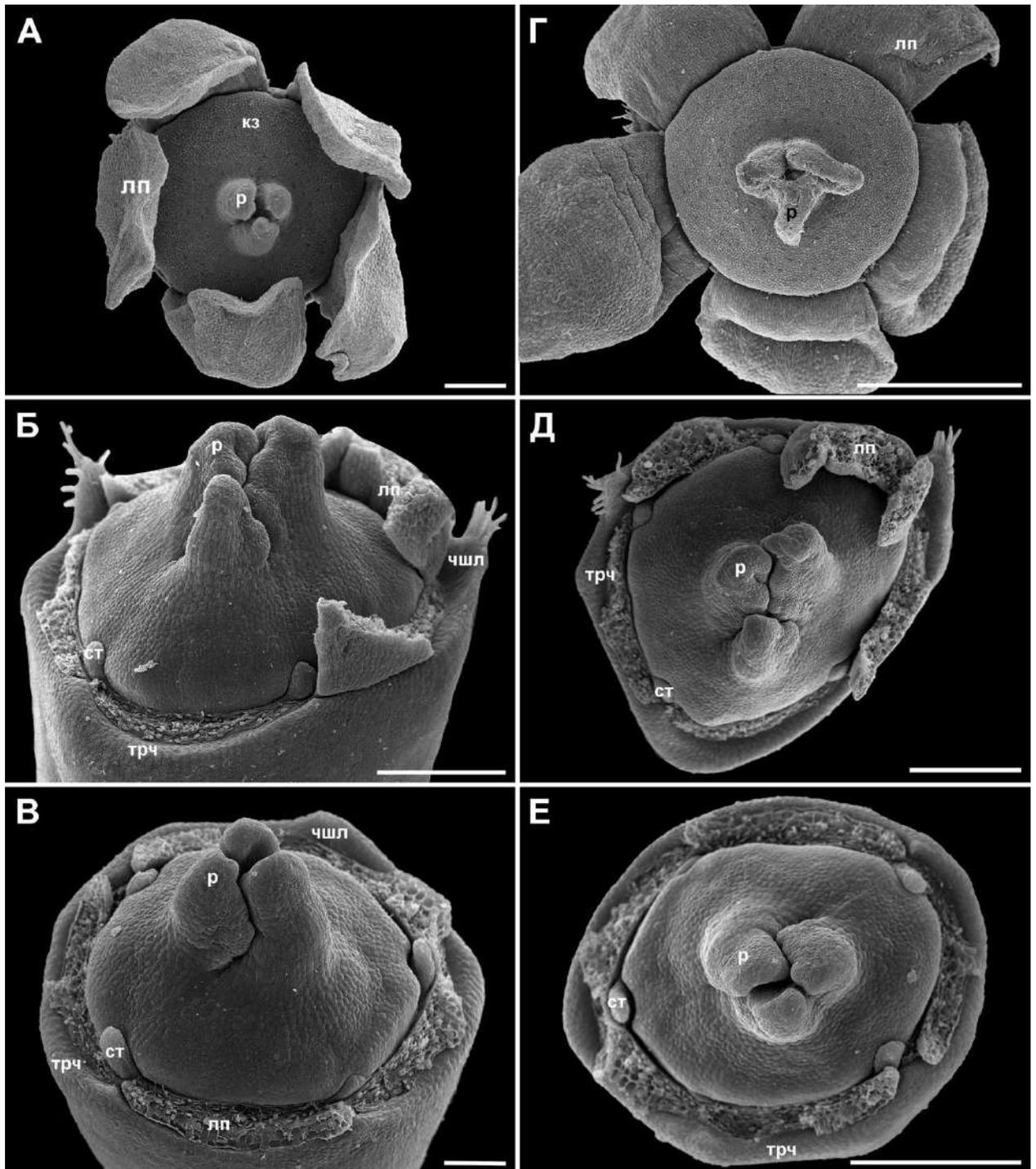
**Рисунок 40.** Женское соцветие *Griselinia littoralis*. А– Фотография соцветия 38В. Б– Схема соцветия 38В. В– фотография паракладия без кроющего листа. Белый круг – цветок; черный круг – удаленный цветок; х – удаленный паракладий. Стрелочка указывает на паракладий без кроющего листа. Красные стрелочки указывают на филломы на паракладиях разных порядков.



**Рисунок 41. Морфология женского соцветия *Griselinia littoralis* (СЭМ).**

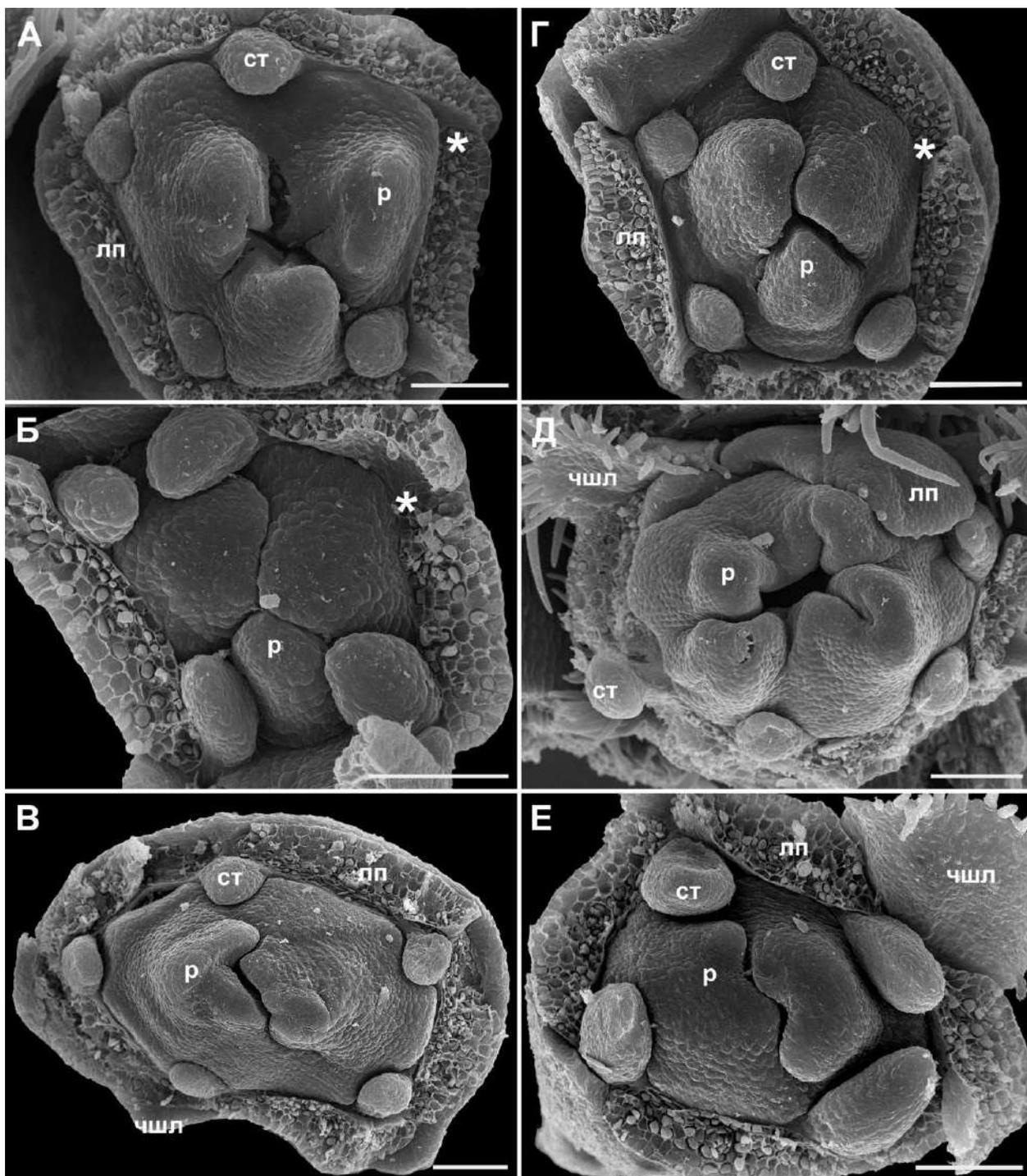
А, Б – детали строения с сильно опушенными паракладиями. В – детали слабо опушенного соцветия. Г – детали соцветия В, виден редуцированный филлом на паракладии первого порядка. Д – паракладий первого порядка.

бр – кроющий лист паракладия; з – завязь; лп – лепесток; п1 – паракладий первого порядка; трч – трубка чашечки; фл – филлом на паракладии; чшл – свободный зубец чашечки. Масштабный отрезок: 1000 мкм (А); 300 мкм (Б–Д).

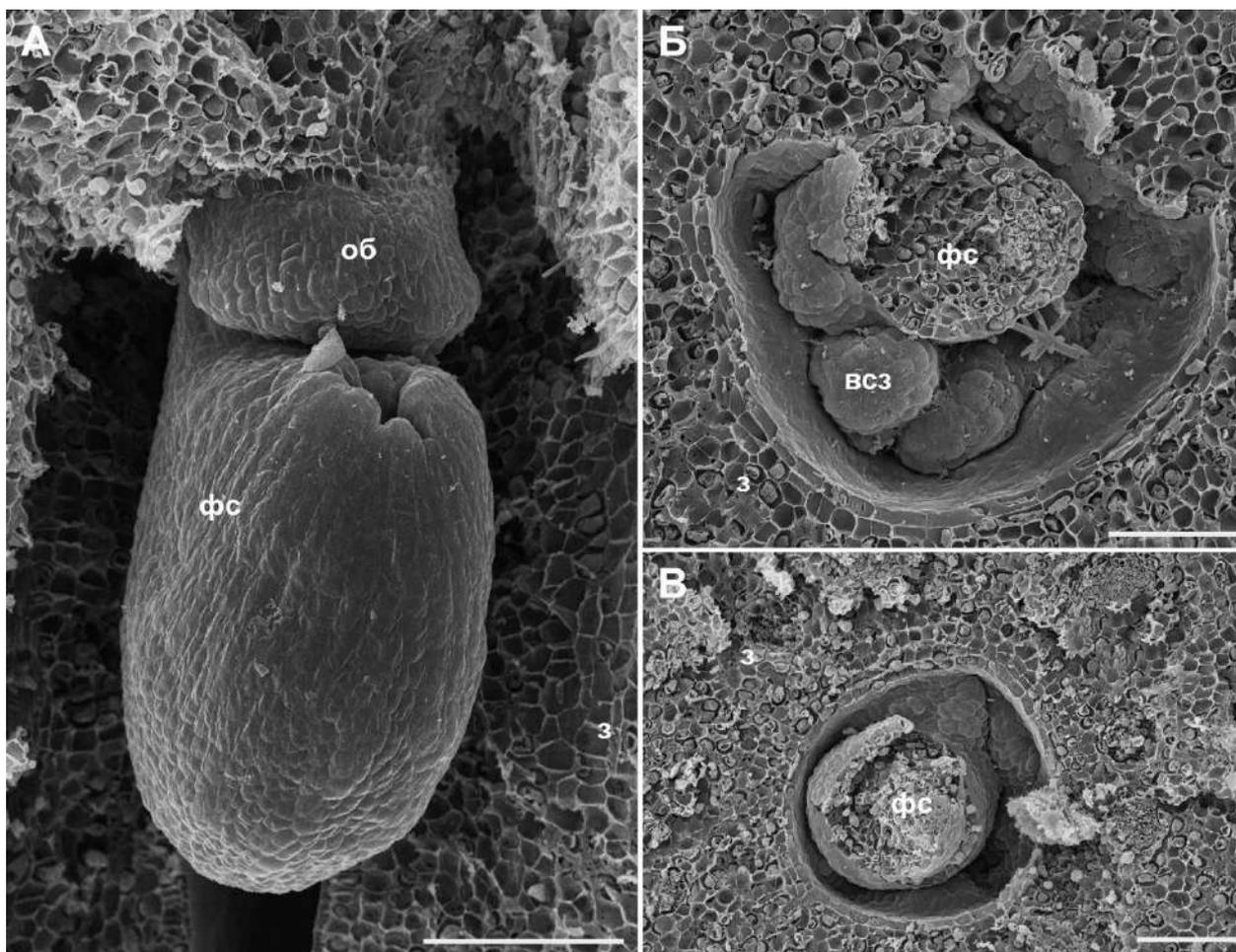


**Рисунок 42. Женский цветок *Griselinia littoralis* (СЭМ).** А – Бутон перед цветением, вид сверху. Б, В – Бутон перед цветением, лепестки удалены. Г – Зрелый цветок, рыльца покрыты слизью. Д – вид сверху на цветок Б. Е – Бутон перед цветением, лепестки удалены. гз – крыша завязи; лп – лепесток; р – рыльце; ст – стаминодий; чшл – свободный зубец чашечки; трч – трубка чашечки.

Масштабный отрезок: 300 мкм (А, Б, Д, Е); 100 мкм (В); 1000 мкм (Г).

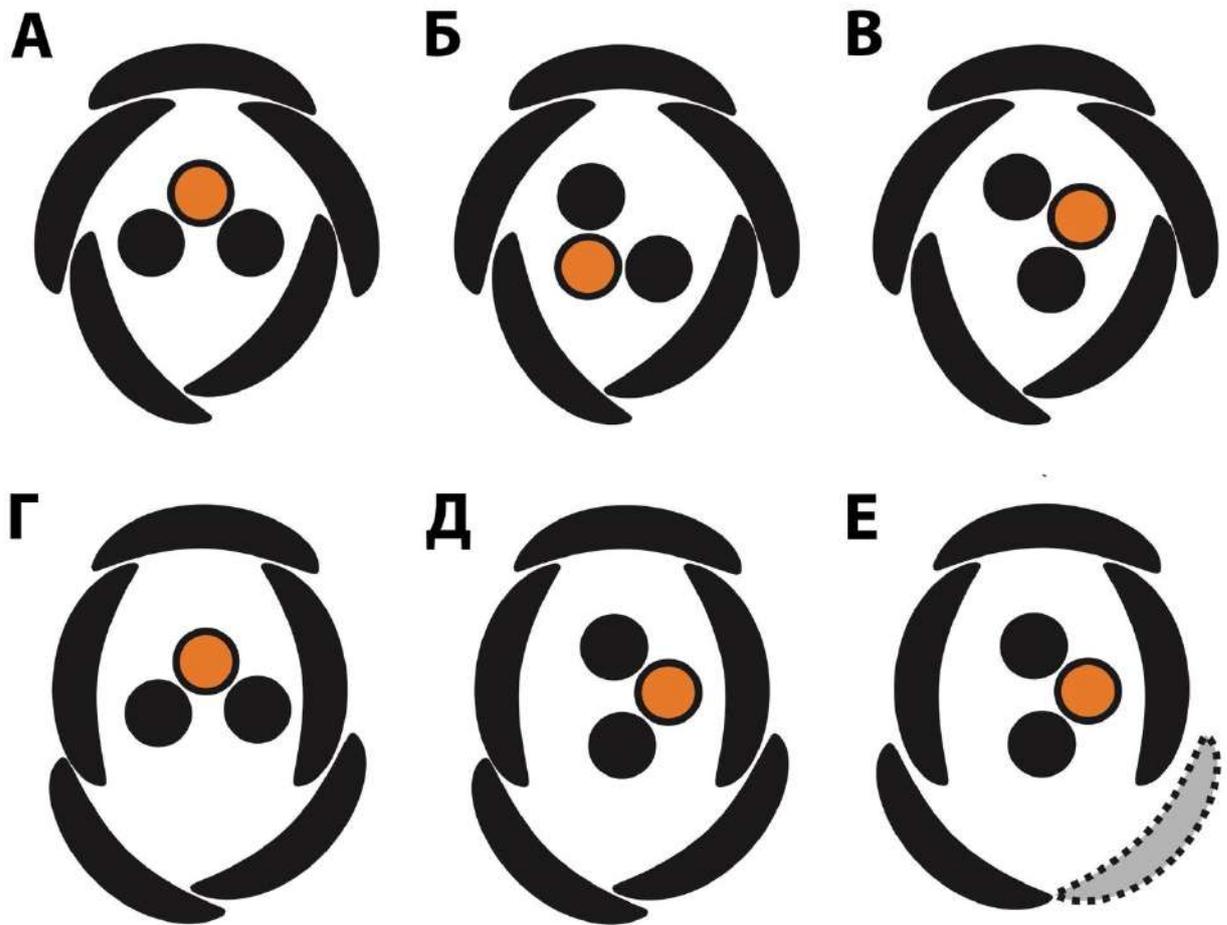


**Рисунок 43. Разнообразие в строении женского цветка *Griselinia littoralis* (СЭМ). А, Б – Развивающийся цветок с тремя рыльцами и четырьмя стаминодиями, лепестки удалены, вид сверху. В – Развивающийся цветок с двумя рыльцами и пятью стаминодиями, лепестки удалены, вид сверху. Г – Развивающийся цветок с тремя рыльцами и четырьмя стаминодиями, лепестки удалены, вид сверху. Д – Развивающийся цветок с четырьмя рыльцами. Е – Развивающийся цветок с двумя рыльцами и четырьмя стаминодиями, лепестки удалены, вид сверху. Масштабный отрезок: 100 мкм.**



**Рисунок 44. Женский цветок *Griselinia littoralis* (СЭМ). А – фертильная семяпочка с крупным обтуратором. Б, В – поперечные срезы через верхнюю часть завязи, видны выросты стенки завязи.**

всз – выросты стенки завязи; з – завязь; об – обтуратор; фс – фертильная семяпочка. Масштабный отрезок: 100 мкм.

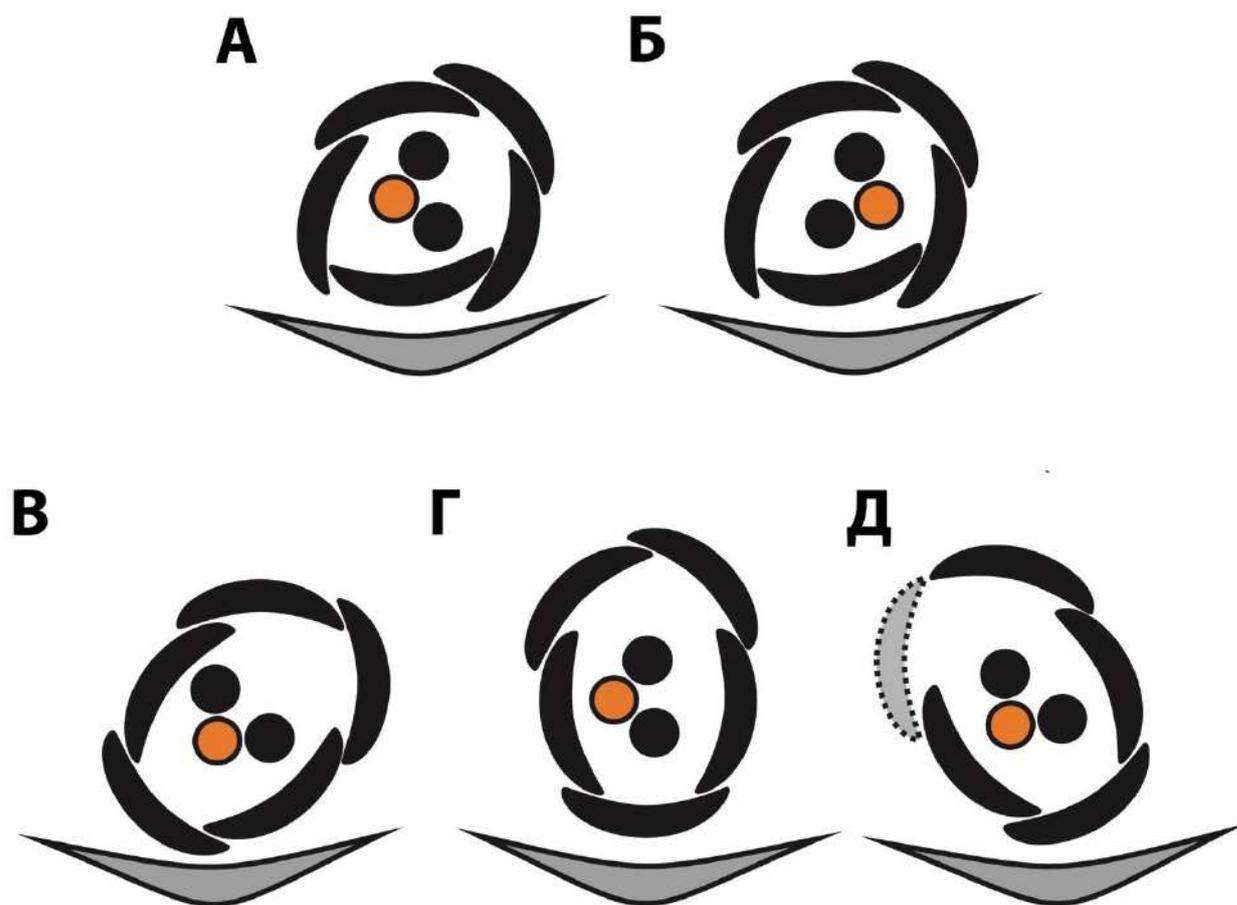


**Рисунок 45. Варианты почкосложение венчика и ориентация рылец относительно венчика для шести женских цветков *Griselinia littoralis*.**

Оранжевым обозначено рыльце напротив места прикрепления семяпочки. Серым обозначен лепесток, отсутствующий в цветке E.

A–B – тип почкосложения венчика «sochleate»: один наружный лепесток налегает краями на два соседних, а каждый из них – на два оставшихся, расположенных рядом друг с другом.

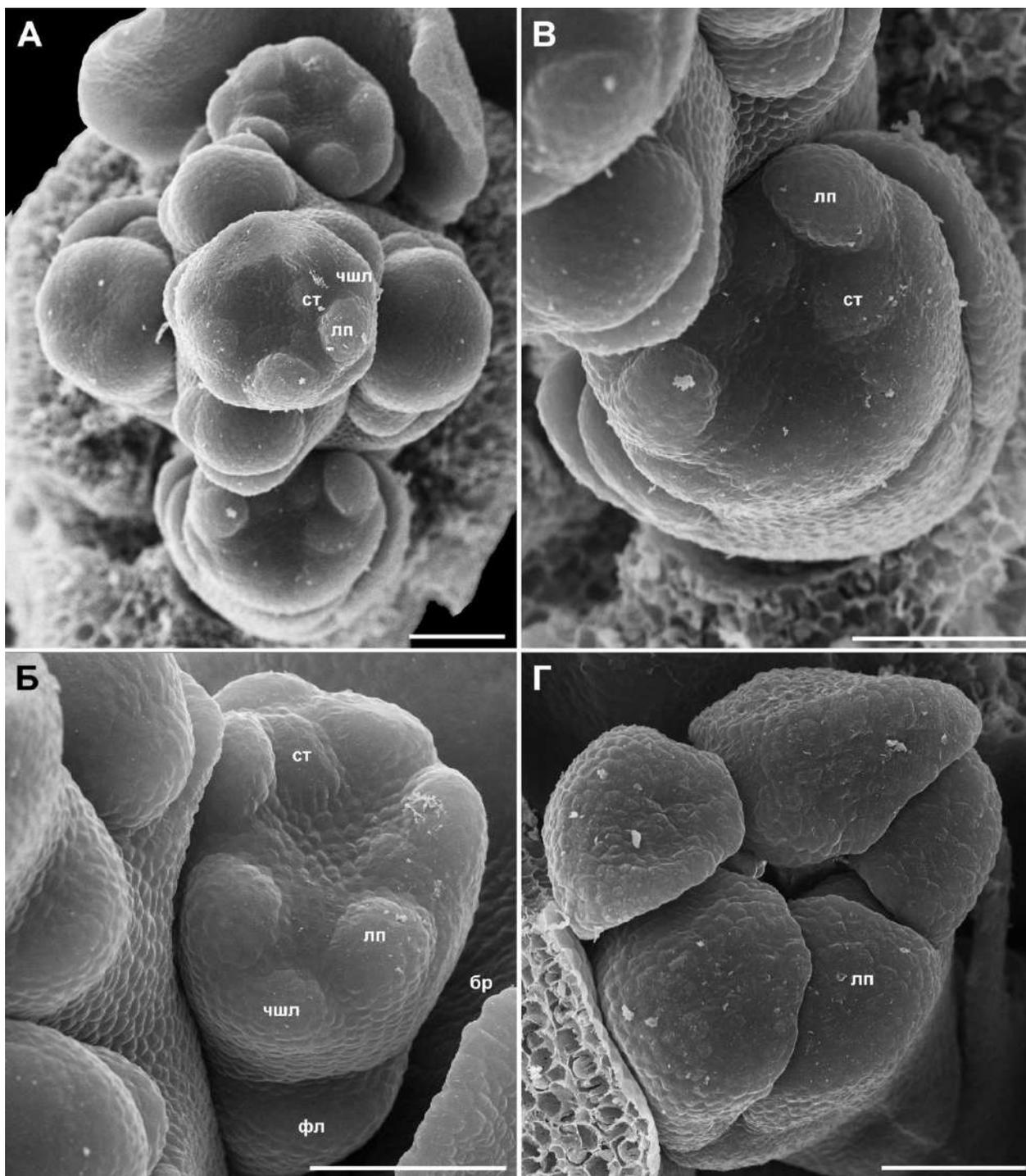
Г–E – тип почкосложения венчика «quincuncial»: два наружных лепестка, два внутренних и один лепесток с наружным и внутренним краями.



**Рисунок 46. Ориентация цветков на неразветвленных паракладиях относительно кроющего листа оси для пяти женских цветков *Griselinia littoralis*.**

Оранжевым обозначено рыльце напротив места прикрепления семяпочки. Серым обозначен лепесток, отсутствующий в цветке Д.

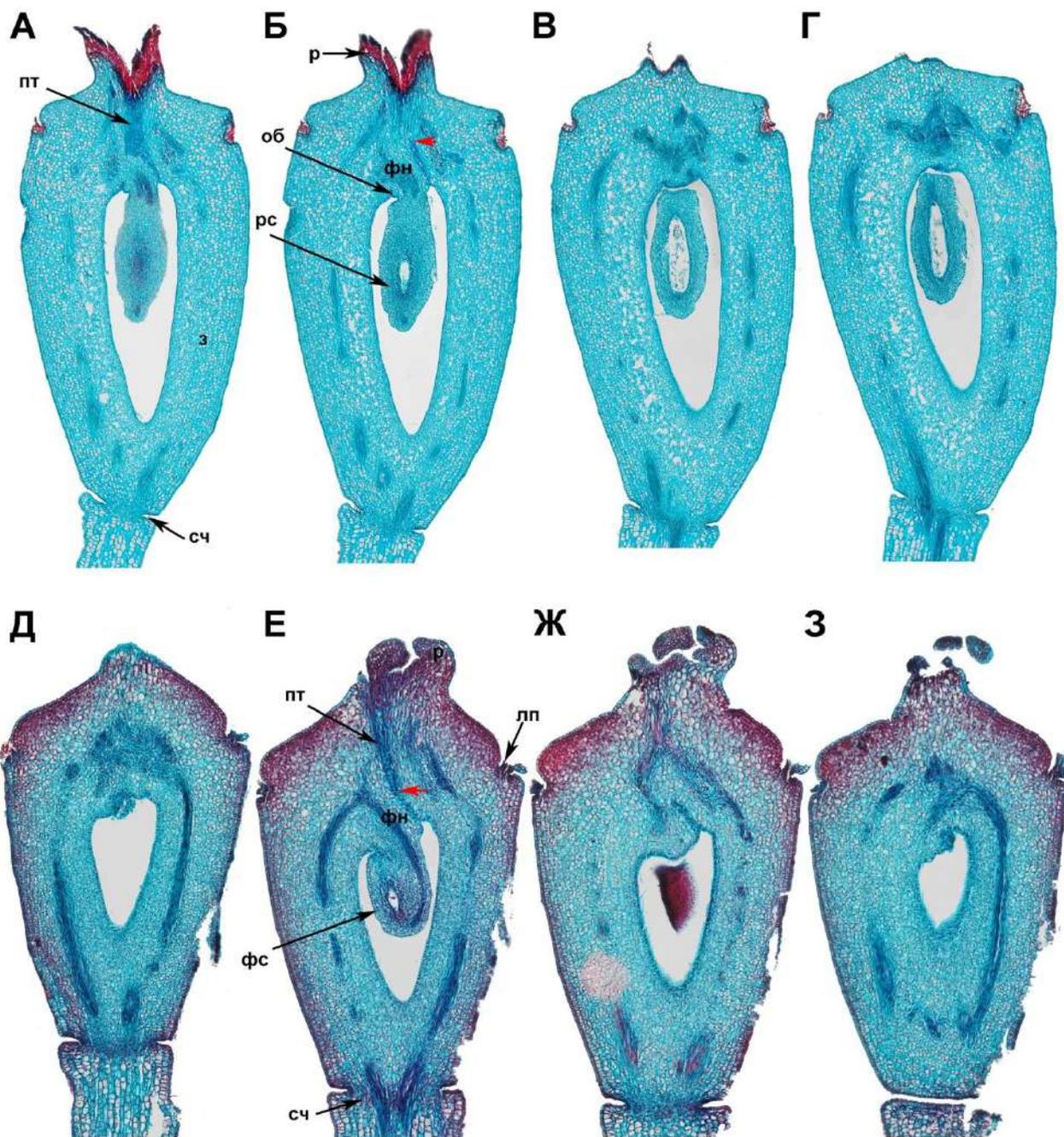
А, Б– тип почкосложения венчика «cochleate». В–Д – тип почкосложения венчика «quincuncial».



**Рисунок 47. Развитие женского цветка *Griselinia littoralis* (СЭМ). А – вид сверху на развивающееся соцветие. Б – Цветок с закладывающимися стаминодиями. В – Цветок с закладывающимися стаминодиями, видно отставание в заложении органов со стороны противоположной оси главной оси соцветия. Г – Цветок после заложения стаминодиев, вид сверху.**

Масштабный отрезок: 100 мкм.



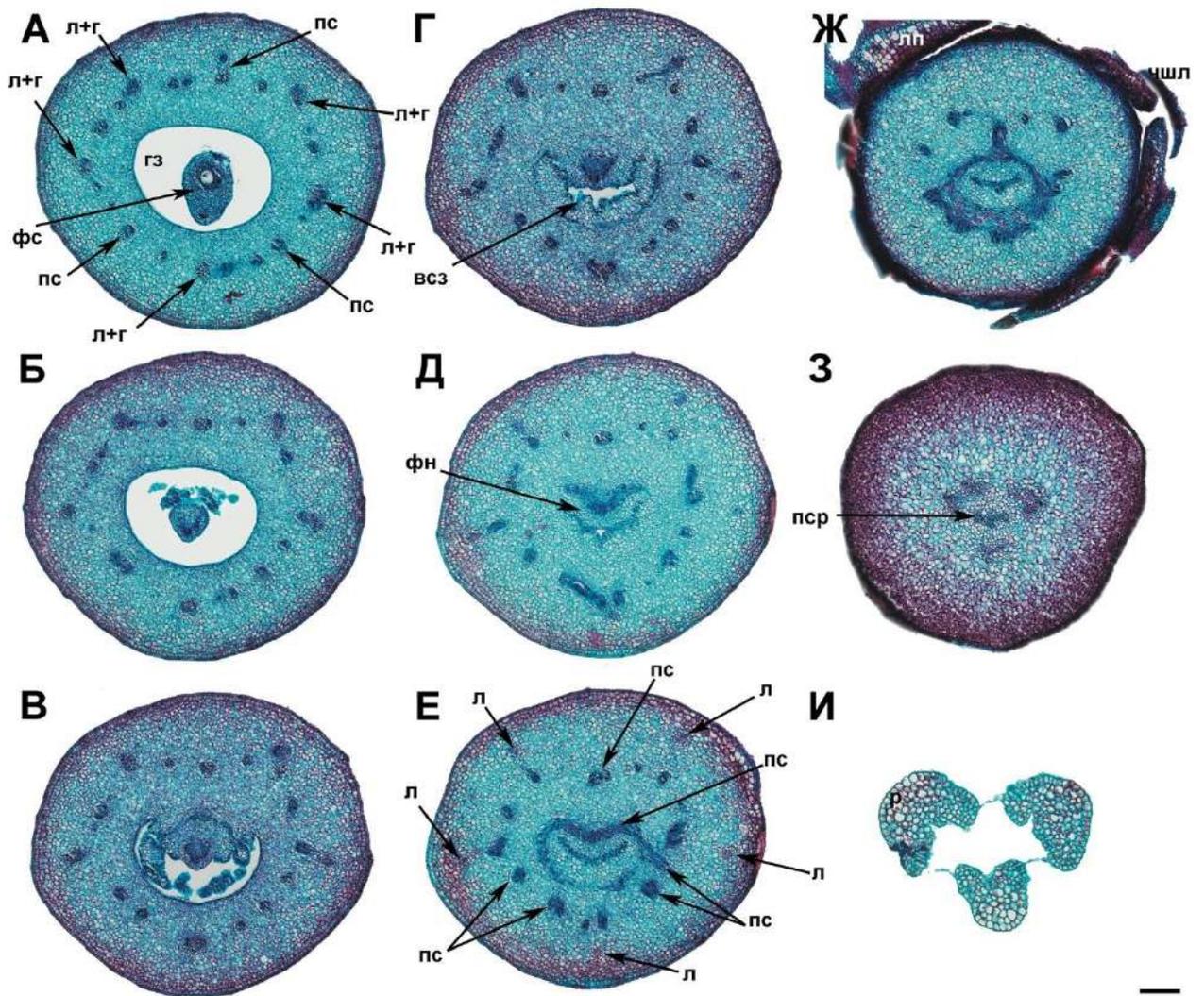


**Рисунок 49. Серии продольных срезов женских цветков *Griselinia littoralis* (СЭМ).**

А–Г – серия продольных срезов цветка, после цветения, демонстрирующая ветвление проводящих пучков выше уровня прикрепления семяпочки. Д–З – серия продольных срезов цветка, демонстрирующая ветвление проводящих пучков выше уровня прикрепления семяпочки.

Красной стрелкой показан верхний уровень прикрепления фуникулуса. гз – гнездо завязи; лп – лепесток; об – obturator; пт – проводниковая ткань; р – рыльце; рс – развивающаяся семя; сч – сочленение оси соцветия с цветком; фн – фуникулус; ч – чашечка.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–Г); 100 мкм (Д–З).



**Рисунок 50. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis*.**  
 А – Средняя часть гнезда завязи. Б – Уровень чуть ниже прикрепления семяпочки. В–Е –  
 Уровень прикрепления семяпочки. Ж – Уровень прикрепления элементов околоцветника. З  
 – Столбик. И – Свободные рыльца.  
 г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пс – пучок,  
 питающий семяпочку пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; фс – фертильная  
 семяпочка; фн – фуникулус; чшл – чашелистик.  
 Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–З); 100 мкм (И).



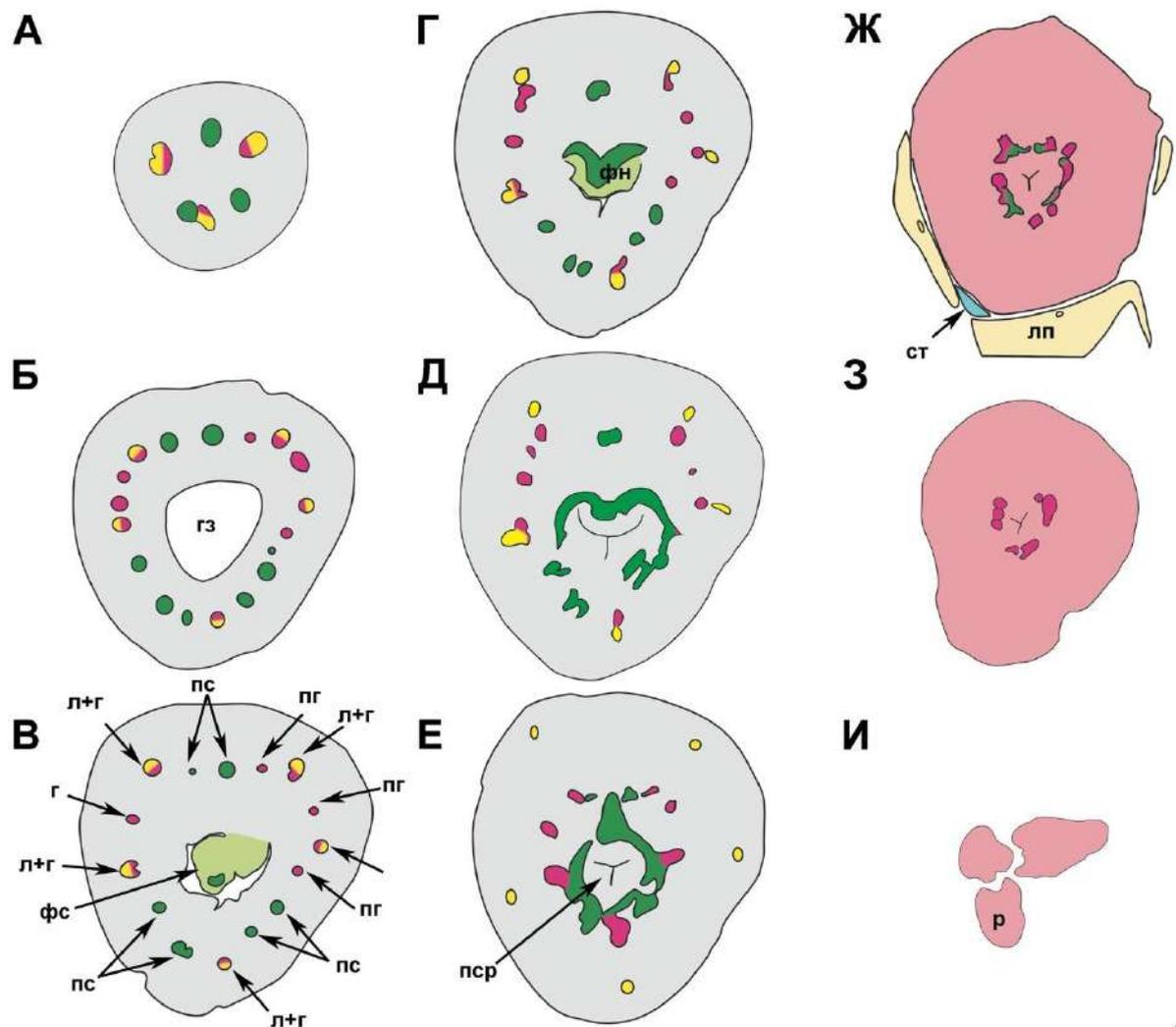


**Рисунок 52. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis*.**

А – Основание завязи с пятью проводящими пучками. Б – Средняя часть гнезда завязи, ниже уровня семяпочки. В–Д – Уровень прикрепления семяпочки. Е – Уровень отделения элементов околоцветника. Ж – Уровень выше отделения элементов околоцветника и стаминодиев. З – Столбик. И – Рыльца.

гз – гнездо завязи; лп – лепесток; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий; фн – фуникулус; фс – фертильная семяпочка.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–З); 50 мкм (И).

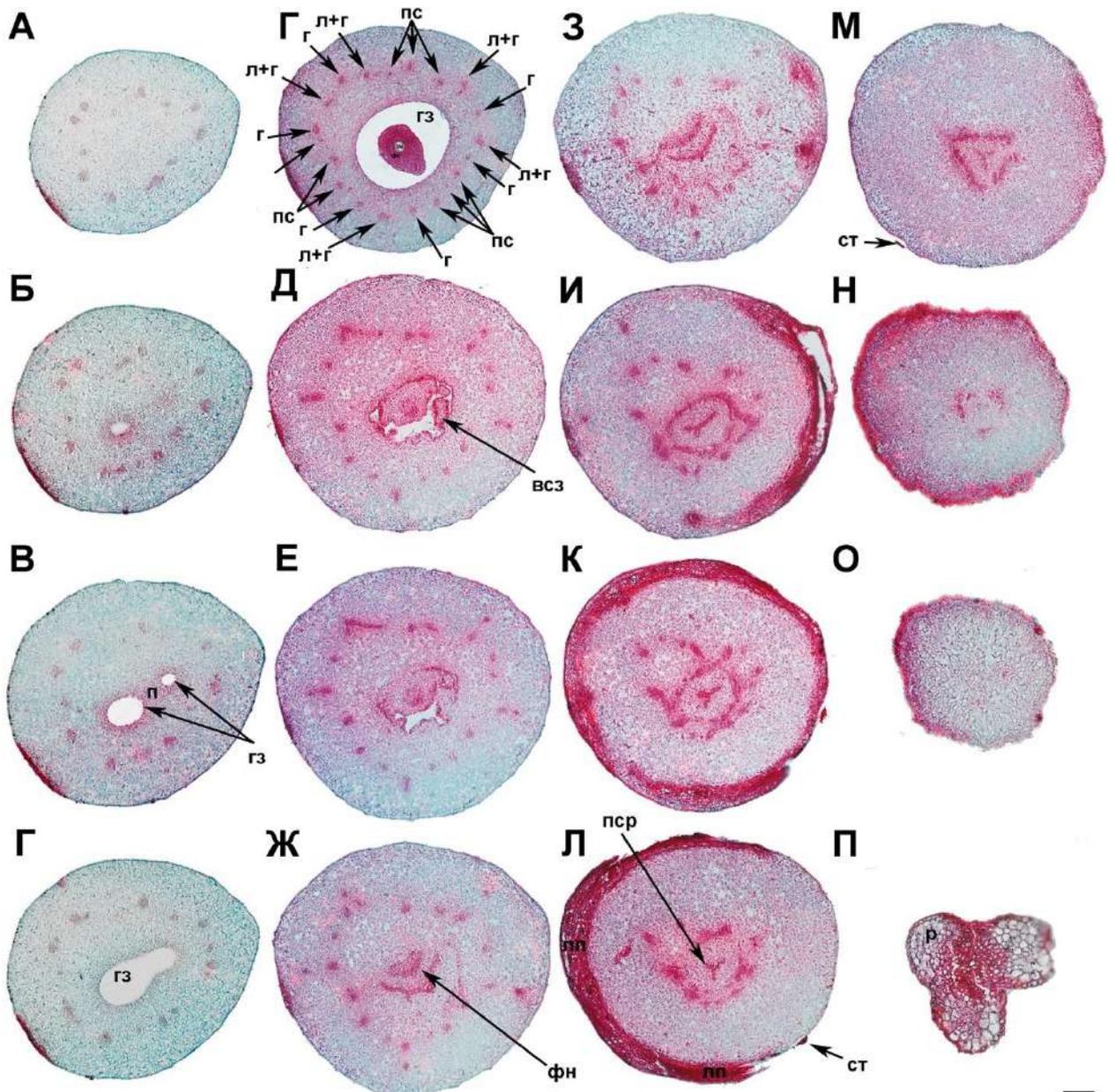


**Рисунок 53.** Схема восходящей серии поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 52. А – Основание завязи с пятью проводящими пучками. Б – Средняя часть гнезда завязи, ниже уровня семяпочки. В–Д – Уровень прикрепления семяпочки. Е – Уровень отделения элементов околоцветника. Ж – Уровень выше отделения элементов околоцветника и стаминодиев. З – Столбик. И – Рыльце.

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; желтый для проводящих пучков лепестков; голубой для стаминодиев; светло-зеленый для семяпочки; красный для зародышевого мешка; зеленый для пучков, питающих семяпочку; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея.

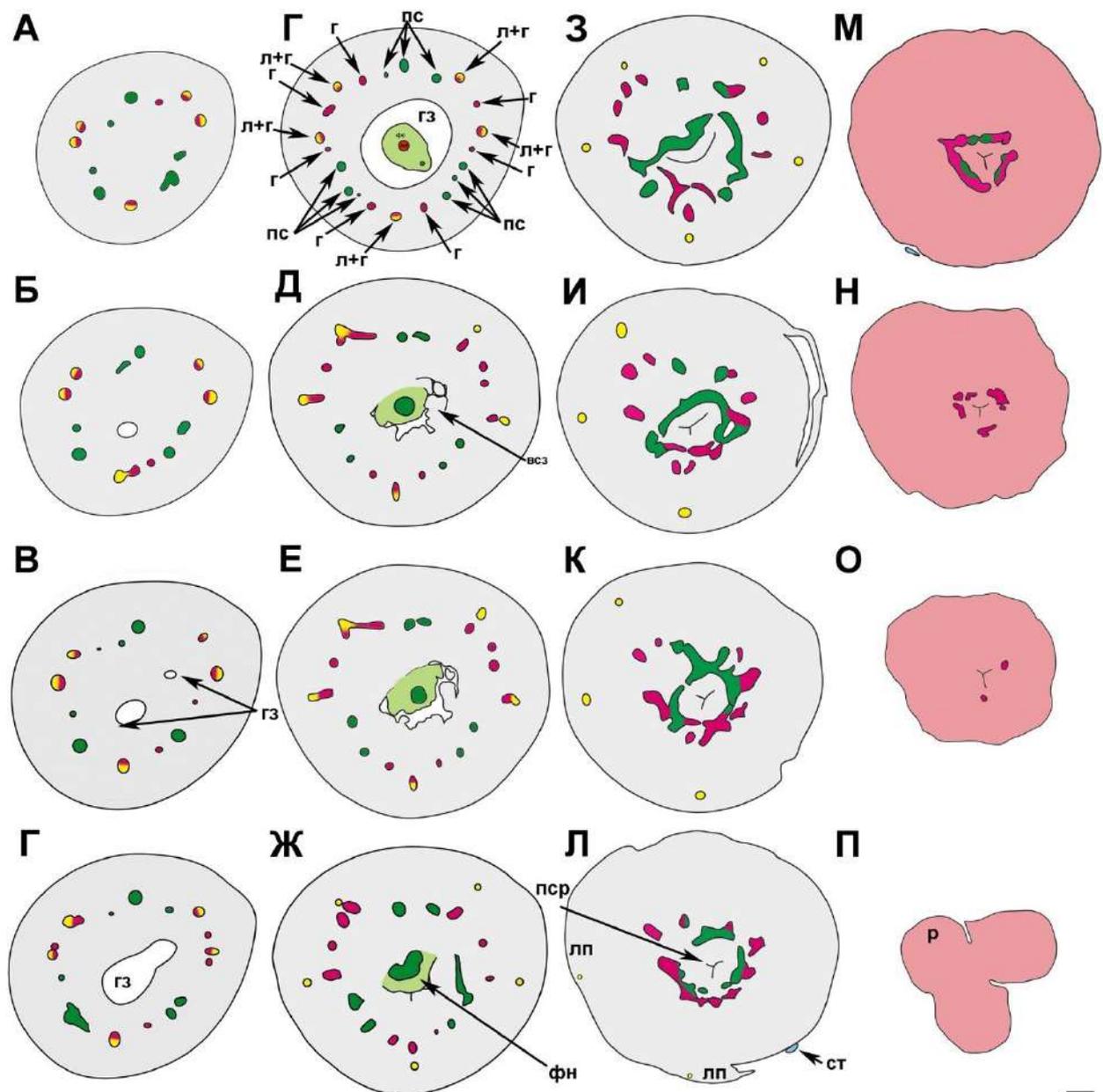
гз – гнездо завязи; лп – лепесток; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий; фн – фуникулус; фс – фертильная семяпочка.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–З); 50 мкм (И).



**Рисунок 54. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* (Цветок G47). А – Основания завязи. Б, Г – Последовательные срезы двугнездного участка завязи. Г – начало одногнездного участка завязи. Д – Средняя часть гнезда завязи. Д – Уровень чуть ниже прикрепления семяпочки. Е–З – Уровень прикрепления семяпочки. И – Уровень прикрепления околоцветника. К–Л – Уровень прикрепления околоцветника и стаминодиев. М–О – Столбик. П – Рыльце.**

всз – выросты стенки завязи; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; п – перегородка в гнезде завязи; пс – пучок, питающий семяпочку пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий; фс – фертильная семяпочка; фн – фуникулус. Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–О); 100 мкм (П).

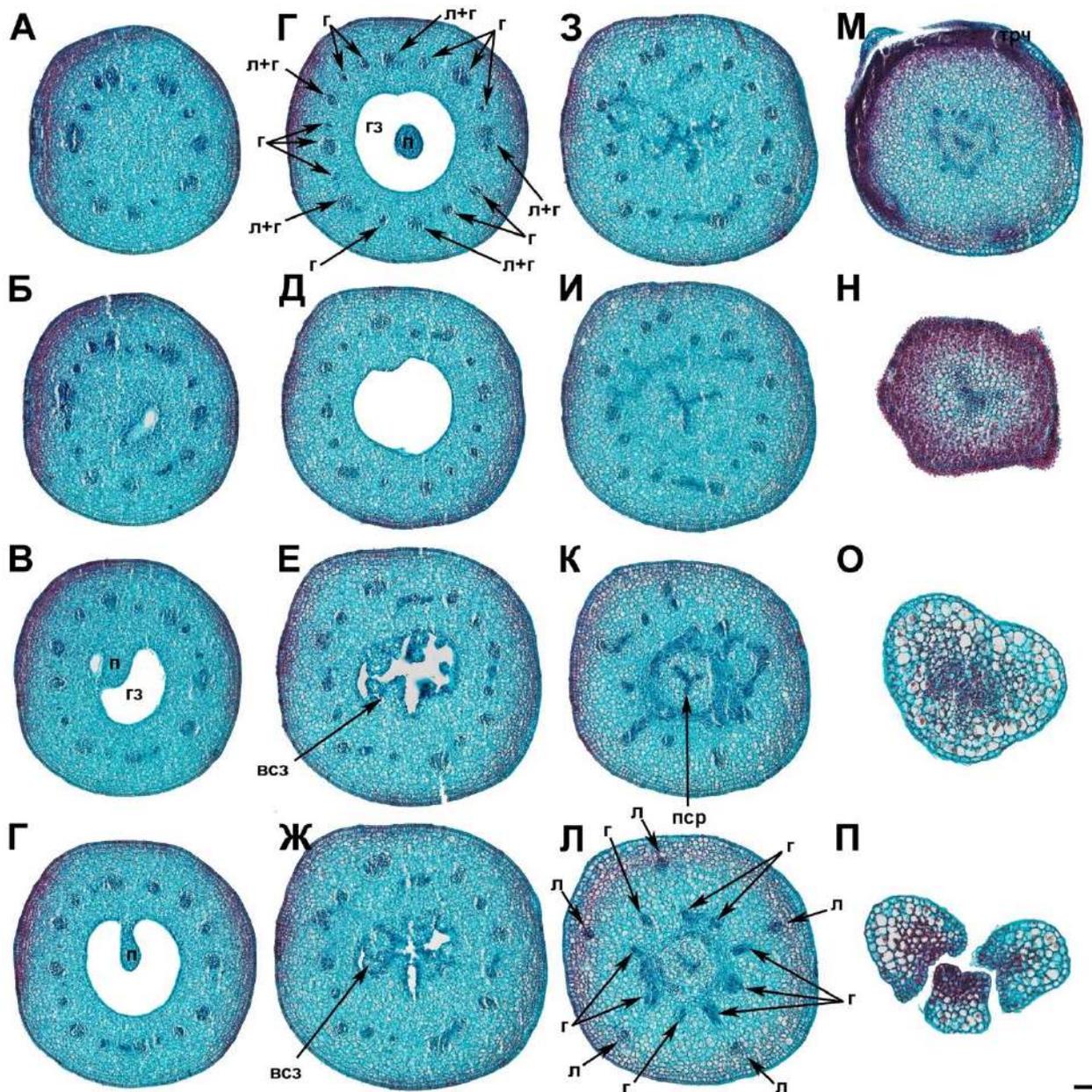


**Рисунок 55.** Схемы восходящей серии поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 54 (Цветок G47). А – Основания завязи. Б, В – Последовательные срезы двугнездного участка завязи. Г – начало одногнездного участка завязи. Д – Средняя часть гнезда завязи. Д – Уровень чуть ниже прикрепления семяпочки. Е–З – Уровень прикрепления семяпочки. И – Уровень прикрепления околоцветника. К–Л – Уровень прикрепления околоцветника и стаминодиев. М–О – Столбик. П – Рыльце.

всз – выросты стенки завязи; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; п – перегородка в гнезде завязи; пс – пучок, питающий семяпочку пср – постгенитальноесрастание; р – рыльце; ст – стаминодий; фс – фертильная семяпочка; фн – фуникулус.

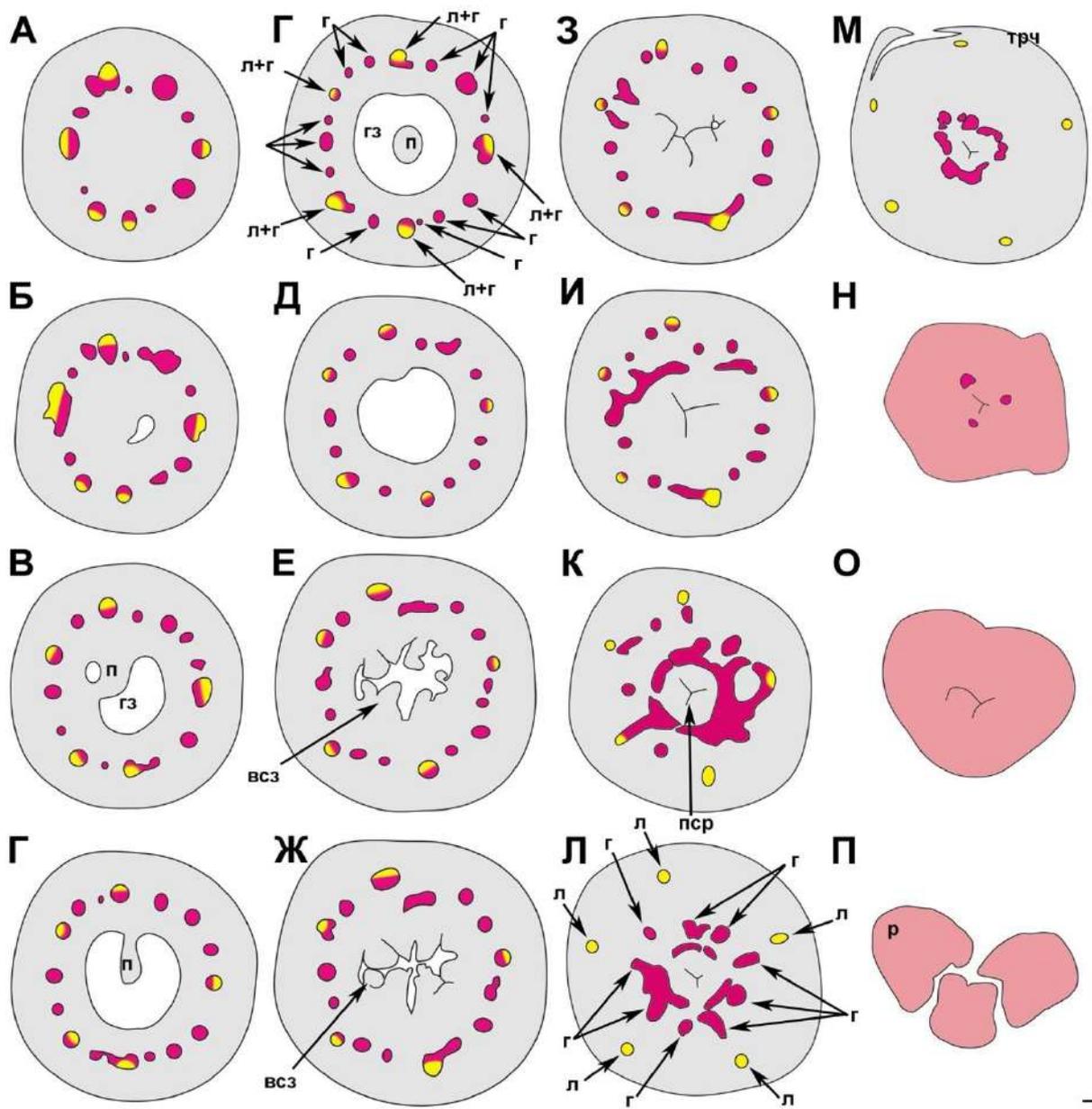
**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; желтый для проводящих пучков лепестков; голубой для стаминодиев; светло-зеленый для семяпочки; красный для зародышевого мешка; зеленый для пучков, питающих семяпочку; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–О); 100 мкм (П).



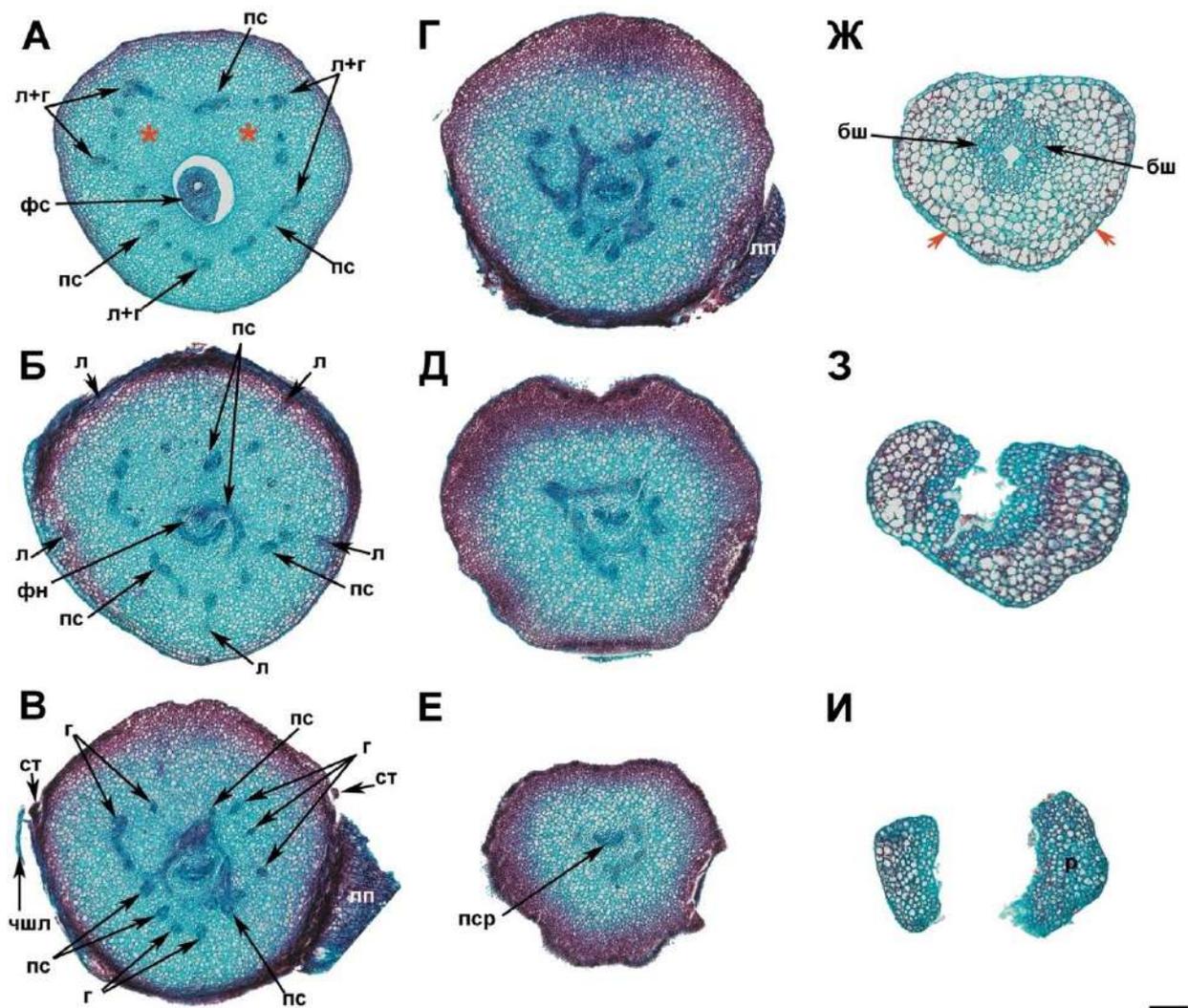
**Рисунок 56.** Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* (Цветок G35). А – Уровень чуть ниже гнезда завязи. Б – Основание гнезда завязи. В – Уровень с двумя неравными гнездами в завязи. Г–З – Одногнездный участок завязи. И–К – Уровень с постгенитально закрытым гнездом завязи. М – Уровень прикрепления околоцветника. Н, О – Столбик. П – Рыльце.  
 всз – выросты стенки завязи; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; п – перегородка в гнезде завязи; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; трч – трубка чашечки.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–Н); 50 мкм (О, П).



**Рисунок 57. Схемы восходящей серии поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 56 (Цветок G35). А – Уровень чуть ниже гнезда завязи. Б – Основание гнезда завязи. В – Уровень с двумя неравными гнездами в завязи. Г–З – Одногнездный участок завязи. И–К – Уровень с постгенитально закрытым гнездом завязи. М – Уровень прикрепления околоцветника. Н, О – Столбик. П – Рыльце. всз – выросты стенки завязи; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; п – перегородка в гнезде завязи; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; трч – трубка чашечки.**

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея. Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–Н); 50 мкм (О, П).

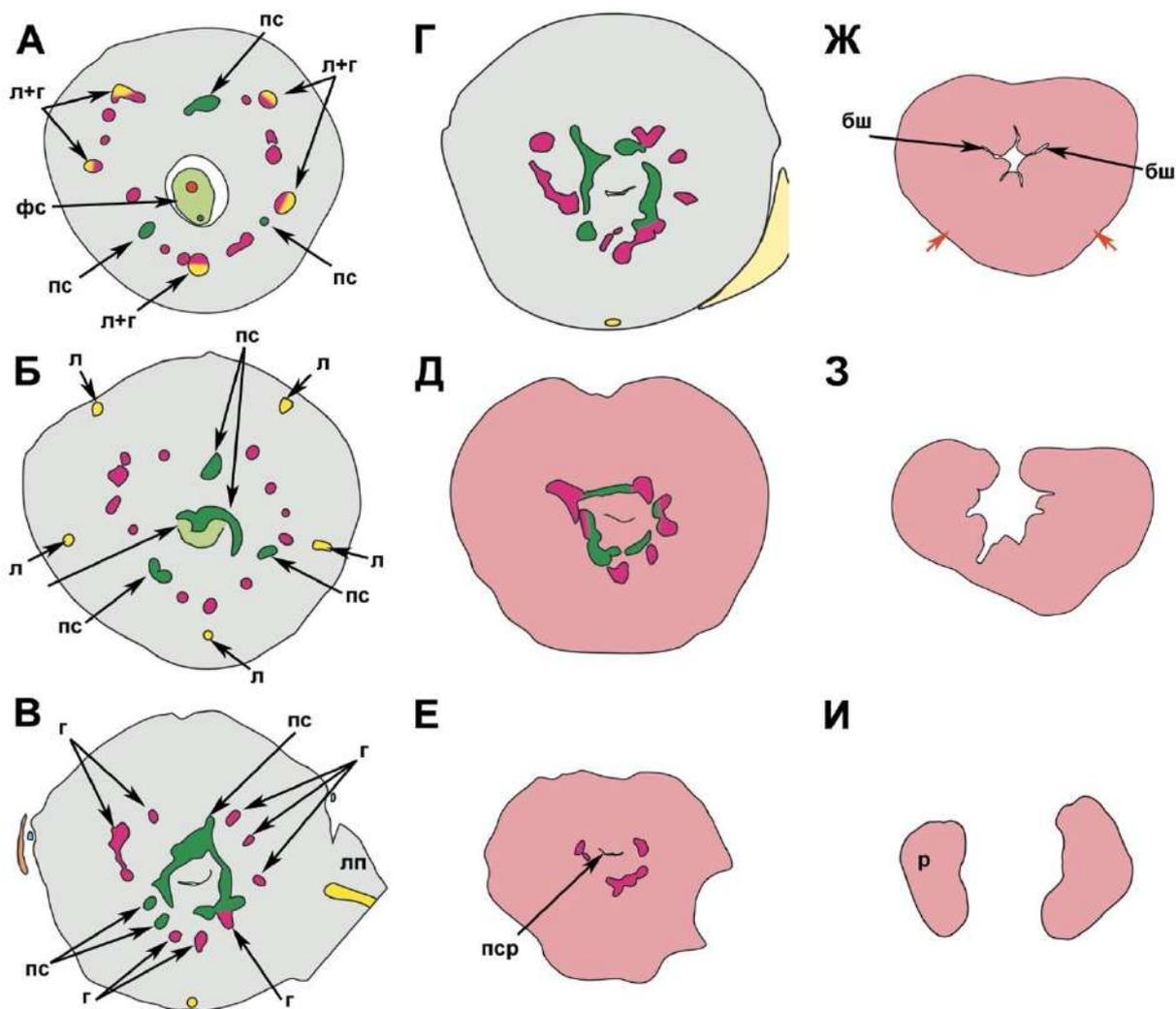


**Рисунок 58. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* (Цветок G30). А – Средняя часть гнезда завязи. Б – Уровень прикрепления семяпочки. В, Г – Уровень прикрепления околоцветника и стаминодиев. Д–Ж – Столбик. З – Переход к свободным рыльцам. И – Рыльца.**

Красные стрелочки обозначают предполагаемые границы тканей плодолистика с редуцированным рыльцем. Звездочками обозначены предполагаемые места редуцированных гнезд.

бш – брюшной шов; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пс – пучок, питающий семяпочку; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; фс – фертильная семяпочка; фн – фуникулус; чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–Е); 100 мкм (Ж–И).



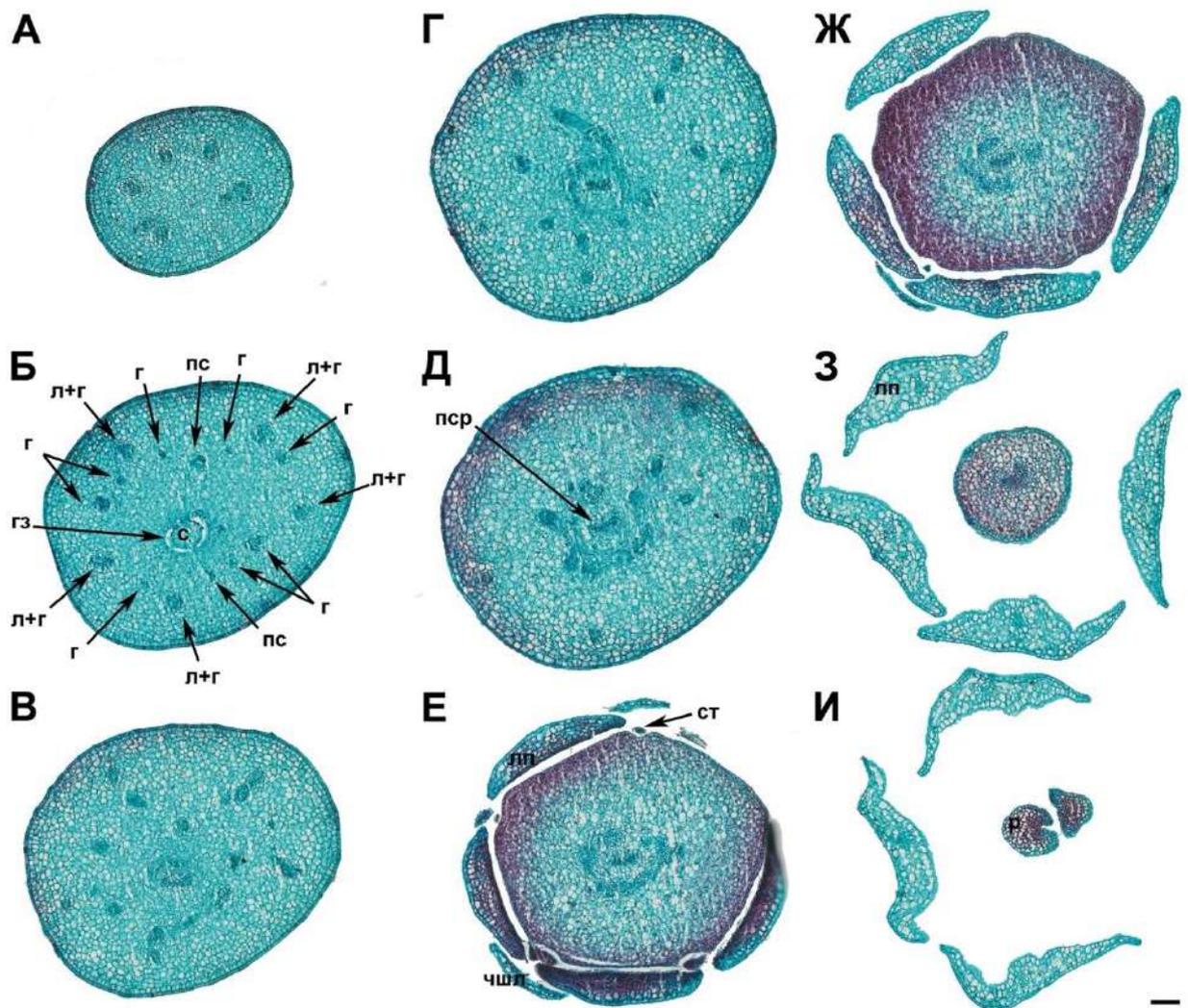
**Рисунок 59.** Схемы восходящей серии поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 58 (Цветок G30). А – Средняя часть гнезда завязи. Б – Уровень прикрепления семяпочки. В, Г – Уровень прикрепления околоцветника и стаминодиев. Д–Ж – Столбик. З – Переход к свободным рыльцам. И – Рыльца.

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; оранжевый для чашечки; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; голубой для стаминодиев; светло-зеленый для семяпочки; красный для зародышевого мешка; зеленый для пучков, питающих семяпочку; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея.

Красные стрелочки обозначают предполагаемые границы тканей плодолистика с редуцированным рыльцем.

бш – брюшной шов; г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пс – пучок, питающий семяпочку; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; фс – фертильная семяпочка; фн – фуникулус; чшл – чашелистик.

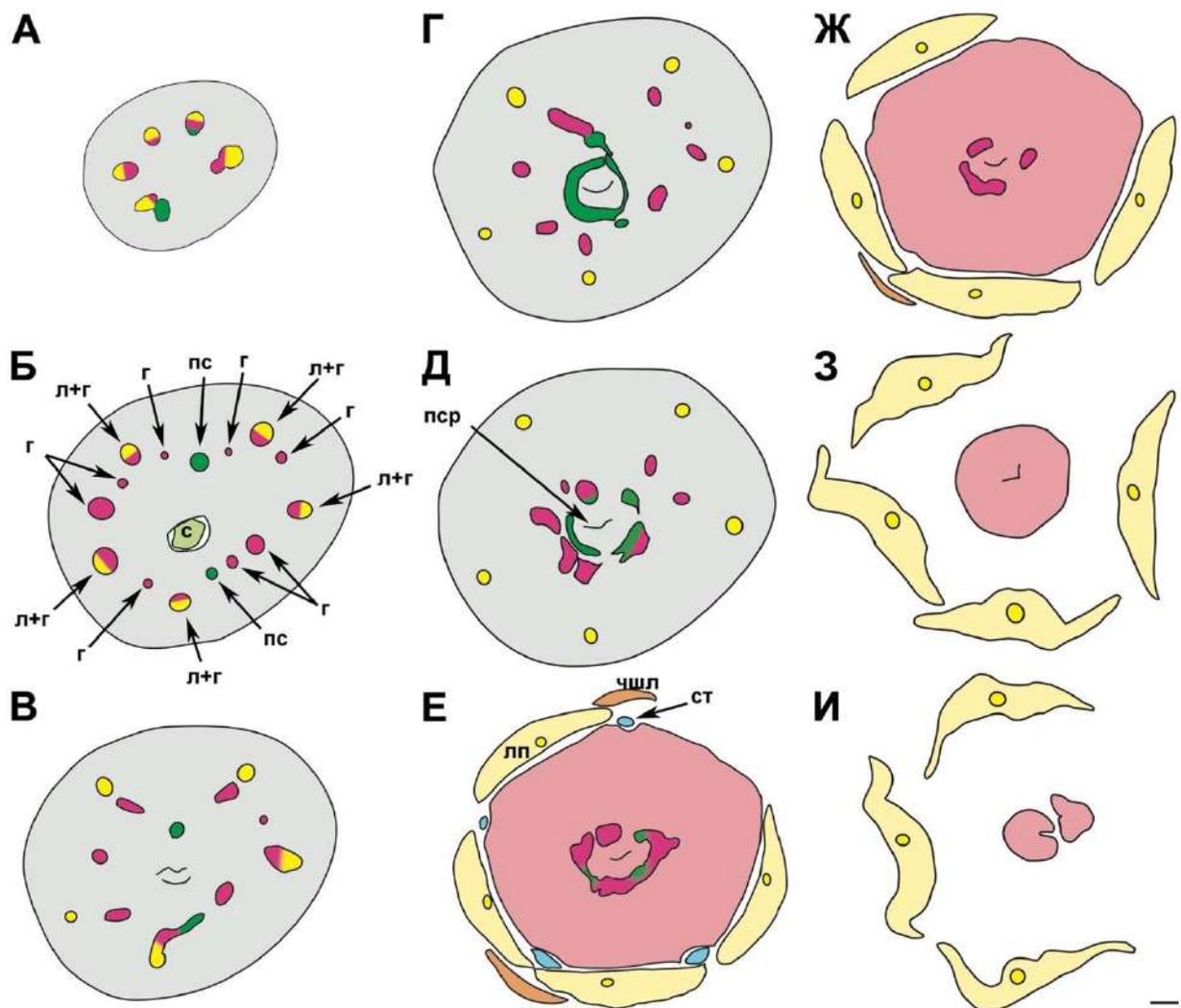
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 200 мкм (А–Е); 100 мкм (Ж–И).



**Рисунок 60.** Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 59 (Цветок G36). А – Основание цветка. Б – Верхняя часть гнезда завязи с редуцированной семяпочкой. В – Уровень прикрепления редуцированной семяпочки. Г, Д – Уровень между прикреплением редуцированной семяпочки и прикреплением околоцветника. Ж – Уровень выше прикрепления элементов околоцветника и стаминодиев. З – Столбик. И – Рыльца.

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пс – пучок, питающий семяпочку; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий; с – редуцированная семяпочка; чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.

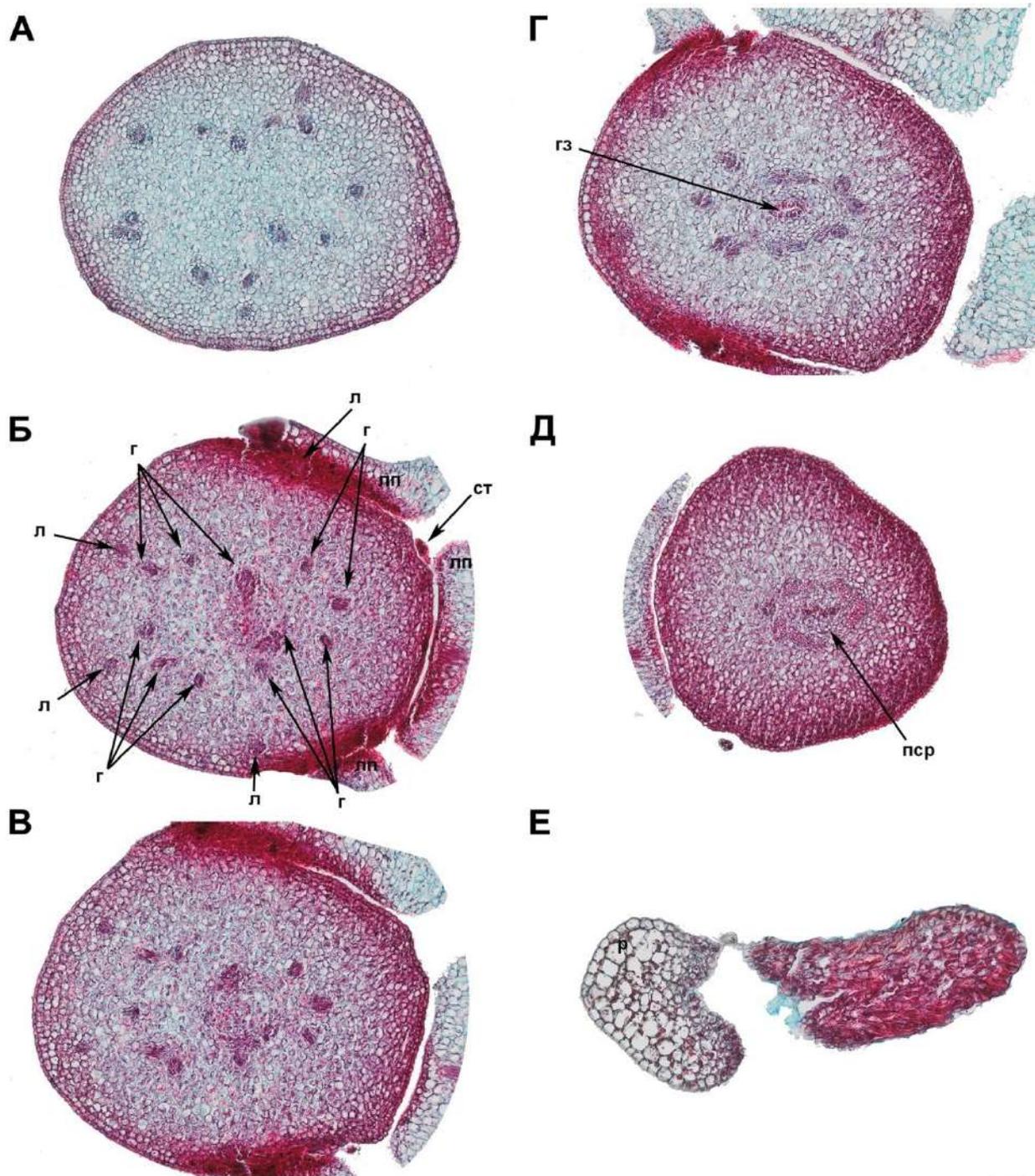


**Рисунок 61.** Схемы восходящей серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с рисунка 60 (Цветок G36). А – Основание цветка. Б – Верхняя часть гнезда завязи с редуцированной семяпочкой. В – Уровень прикрепления редуцированной семяпочки. Г, Д – Уровень между прикреплением редуцированной семяпочки и прикреплением околоцветника. Ж – Уровень выше прикрепления элементов околоцветника и стаминодиев. З – Столбик. И – Рыльца.

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; голубой для стаминодиев; светло-зеленый для семяпочки; зеленый для пучков, питающих семяпочку; красный для зародышевого мешка; розовый для пучков гинецея.

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пс – пучок, питающий семяпочку; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий; с – редуцированная семяпочка; чшп – чашелистик.

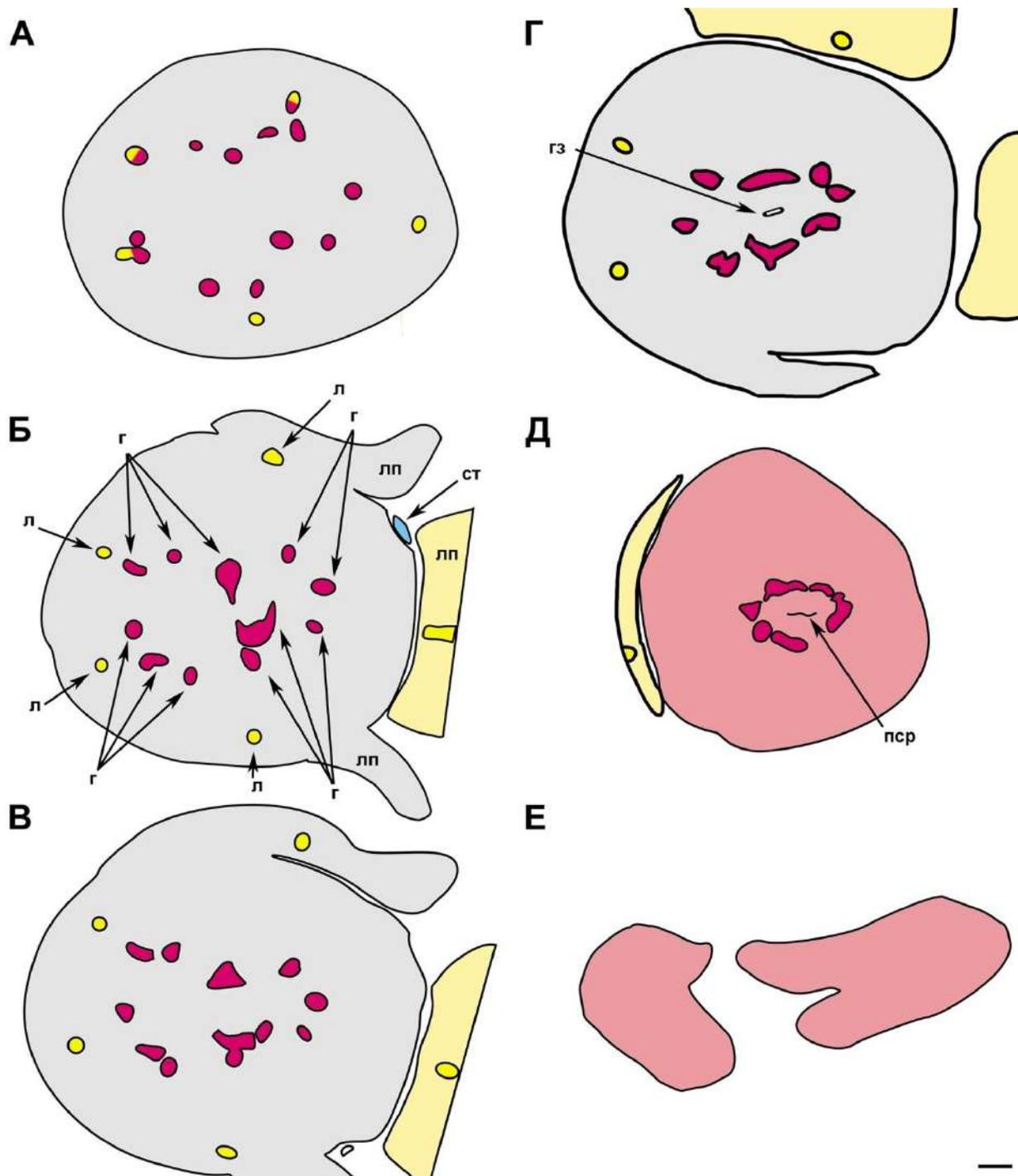
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



**Рисунок 62. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* без гнезда в завязи (Цветок G43). А – Средняя часть завязи. Б, В – Уровень прикрепления элементов околоцветника. Г – Уровень прикрепления стаминодиев. Д – Столбик. Е – Рыльце.**

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–Д); 50 (Е).

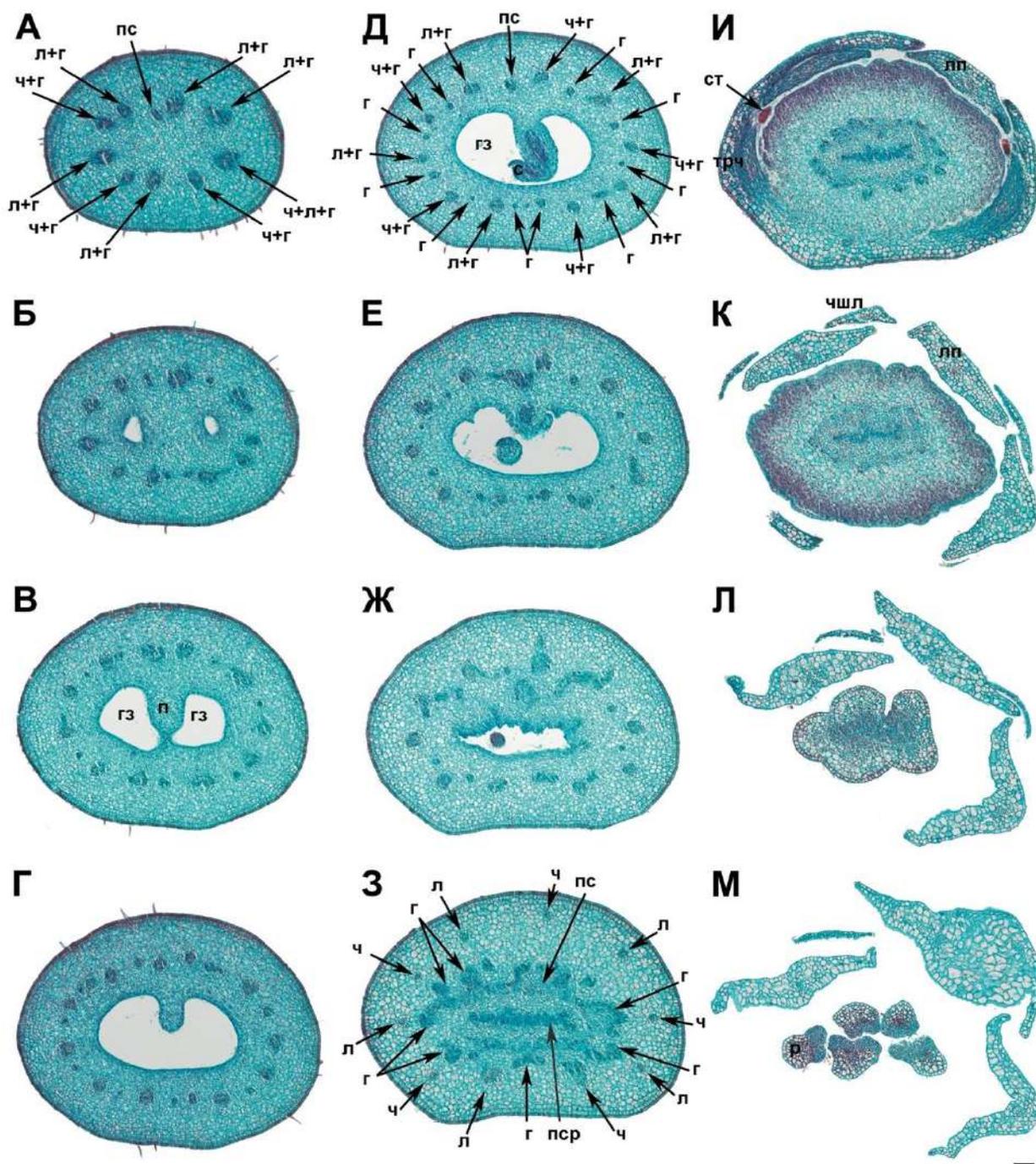


**Рисунок 63. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* без гнезда в завязи с рисунка 62 (Цветок G43). А – Средняя часть завязи. Б, В – Уровень прикрепления элементов околоцветника. Г – Уровень прикрепления стаминодиев. Д – Столбик. Е – Рыльце.**

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; светло-желтый для лепестков; желтый для проводящих пучков лепестков; голубой для стаминодиев; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея.

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; ст – стаминодий.

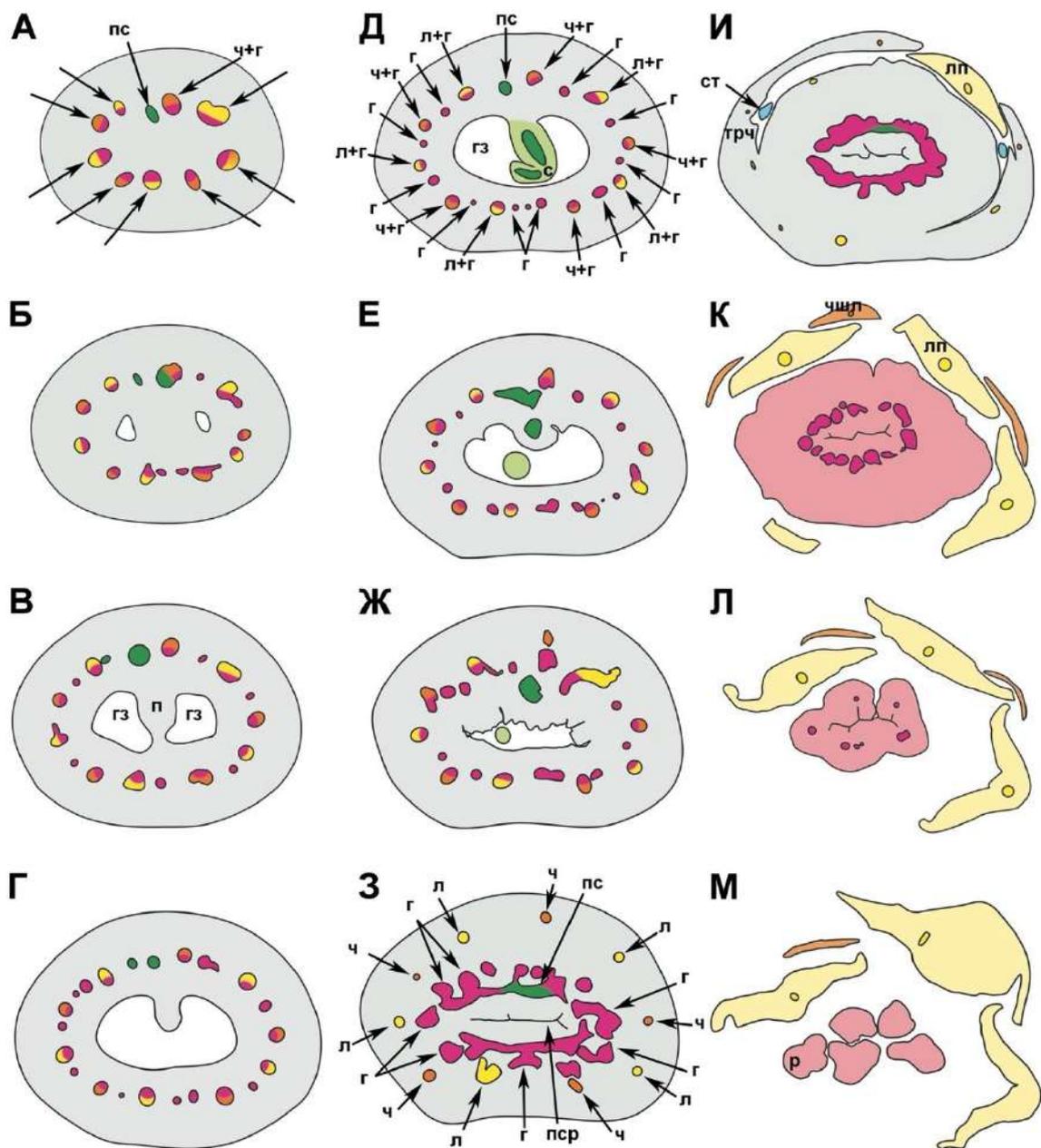
Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм (А–Д); 50 (Е).



**Рисунок 64. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с пятью рыльцами (Цветок G31). А, Б – Основание завязи с двумя гнездами. Г – Одногнездная средняя часть завязи. Д, Е – Уровень прикрепления семяпочки. Ж – Уровень выше прикрепления семяпочки. З – Уровень чуть ниже прикрепления околоцветника, с постгенитальным заросшим гнездом завязи. И – Уровень прикрепления элементов околоцветника и стаминодиев. К, Л – Столбик. М – Рыльца.**

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; п – перегородка; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; с – семяпочка; ст – стаминодий; трч – трубка чашечки; ч – пучок чашечки; чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.



**Рисунок 65. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Griselinia littoralis* с пятью рыльцами с рисунка 64 (Цветок G31). А, Б – Основание завязи с двумя гнездами. В – Одногнездная средняя часть завязи. Д, Е – Уровень прикрепления семяпочки. Ж – Уровень выше прикрепления семяпочки. З – Уровень чуть ниже прикрепления околоцветника, с постгенитальным заросшим гнездом завязи. И – Уровень прикрепления элементов околоцветника и стаминодиев. К, З – Столбик. М – Рыльца.**

**Соответствие цветов:** серый для стенки завязи и органов до отделения; оранжевый для пучков чашечки; светло-оранжевый для чашечки; желтый для проводящих пучков лепестков; светло-желтый для лепестков; голубой для стаминодиев; светло-зеленый для семяпочки; зеленый для пучков, питающих семяпочку; светло-розовый для гинецея; розовый для пучков гинецея.

г – пучок гинецея; гз – гнездо завязи; л – пучок лепестка; лп – лепесток; п – перегородка; пср – постгенитальное срастание; р – рыльце; с – семяпочка; ст – стаминодий; трч – трубка чашечки; ч – пучок чашечки; чшл – чашелистик. Масштабный отрезок (общий для всех изображений): 100 мкм.

### 3.4. *Polyscias diversifolia* (Araliaceae)

#### 3.4.1. Строение цветка и плода

Элементарной единицей соцветия является зонтик из 30–34 цветков. Их развитие идет акропетально, цветки на периферии значительно опережают в развитии центральные. В то время как цветки на периферии представляют собой полностью сформированные бутоны, центральные цветки находятся на стадии заложения гинецея.

Каждый цветок расположен в пазухе кроющего листа, который покрыт звездчатыми, ржаво-коричневыми трихомами. Ориентация цветка может быть разной по отношению к кроющему листу: медианный чашелистик может быть как адаксиальным (изучено 5 цветков), так и абаксиальным (изучено 8 цветков) (Рис. 67А–Г). Цветки обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются друг с другом. Цветки на цветоножке, которая не формирует выраженного сочленения в месте присоединения цветка (Рис. 66Г).

Чашечка и венчик пентамерные (Рис. 66А, В). Чашечка образует трубку с пятью короткими свободными зубцами. Чашечка покрыта звездчатыми ржаво-коричневыми волосками. В зрелом бутоне лепестки значительно превосходят по длине чашелистики (Рис. 66Б). Лепестки закрывают тычинки и гинецей, занимая все доступное пространство в бутоне (Рис. 66В, Г, 72Б, В). Лепестки с устьицами на абаксиальной стороне (Рис. 66Б). Почкосложение венчика створчатое (Рис. 66В, Г).

Андроцей из пяти тычинок, чередующихся с лепестками (Рис. 66А). Лепестки прикрывают их сверху, заходя в пространство между тычинками своими краями (Рис. 66В, Г). Из-за тесного расположения органов в бутоне тычинки оставляют вмятины на гинецее (Рис. 66Д). Тычинки тетраспорангиатные, с двумя теками, интрорзные (Рис. 66А).

Гинецей одногнездный, завязь полунижняя, верхняя часть завязи в несколько раз короче нижней (Рис. 66Г, Д). Дистальная часть гинецея коническая, без полости или канала (из-за полного постгенитального

зарастания внутреннего пространства), несущая на вершукке рыльце, которое имеет разное число небольших лопастей, окружающих небольшое углубление (Рис. 66Г, Е, 72В). Число и форма этих лопастей непостоянны у разных цветков. В углублении на вершукке гинецея заметны небольшие рыльцевые папиллы (Рис. 68А, Б). При анатомическом исследовании следов редуцированных стерильных плодолистиков не обнаружено. Завязь одногнездная с двумя семяпочками: стерильной и фертильной, прикрепляющимися чуть ниже уровня прикрепления чашелистиков, лепестков и тычинок (Рис. 56Г, 68В). Анатропная крупная фертильная семяпочка свисает в полость гнезда завязи, небольшая стерильная расположена выше, на другой стороне плаценты (Рис. 66Г). Она направлена вверх и заполняет узкую дистальную часть гнезда завязи (Рис. 68Г). Стерильная семяпочка занимает всю узкую полость верхней части завязи, плотно прилегая к ее стенкам (Рис. 73Д). Чуть выше места прикрепления стерильной семяпочки на поперечных срезах можно увидеть примыкающую с одной стороны к полости завязи небольшую линию постгенитального срастания, которая уже стенки завязи и поэтому с поверхности гинецея не видна (Рис. 73Д, Е). Выше этого уровня внутреннее пространство гинецея полностью постгенитально зарастает. Область вокруг линии постгенитального срастания занята проводниковой тканью, которая вблизи рыльца занимает большую часть поперечных срезов гинецея (Рис. 73Д).

Плод продолговато-овальный, 6–7 мм длиной, с сохраняющейся чашечкой и дистальной частью гинецея. В свежем состоянии плод темно-фиолетовый, после хранения в 70%-ом спирте приобретает темно-коричневый цвет. На поверхности есть небольшое число морщинок. В стенке плода располагается большое число проводящих пучков, которые в дистальной части образуют два круга вокруг гнезда плода (Рис. 72 Г–Д). В мезокарпии присутствует большое количество одиночных кристаллов и секреторные каналы, эндокарпий тонкий, образован одревесневающими клетками. Плод прикрепляется к цветоножке ассиметрично (Рис. 69А). Семя длиной около 2

мм, имеет мощный руминированный эндосперм, складчатость которого отражается и на складчатости тонкой семенной кожуры (Рис. 69Б, В).

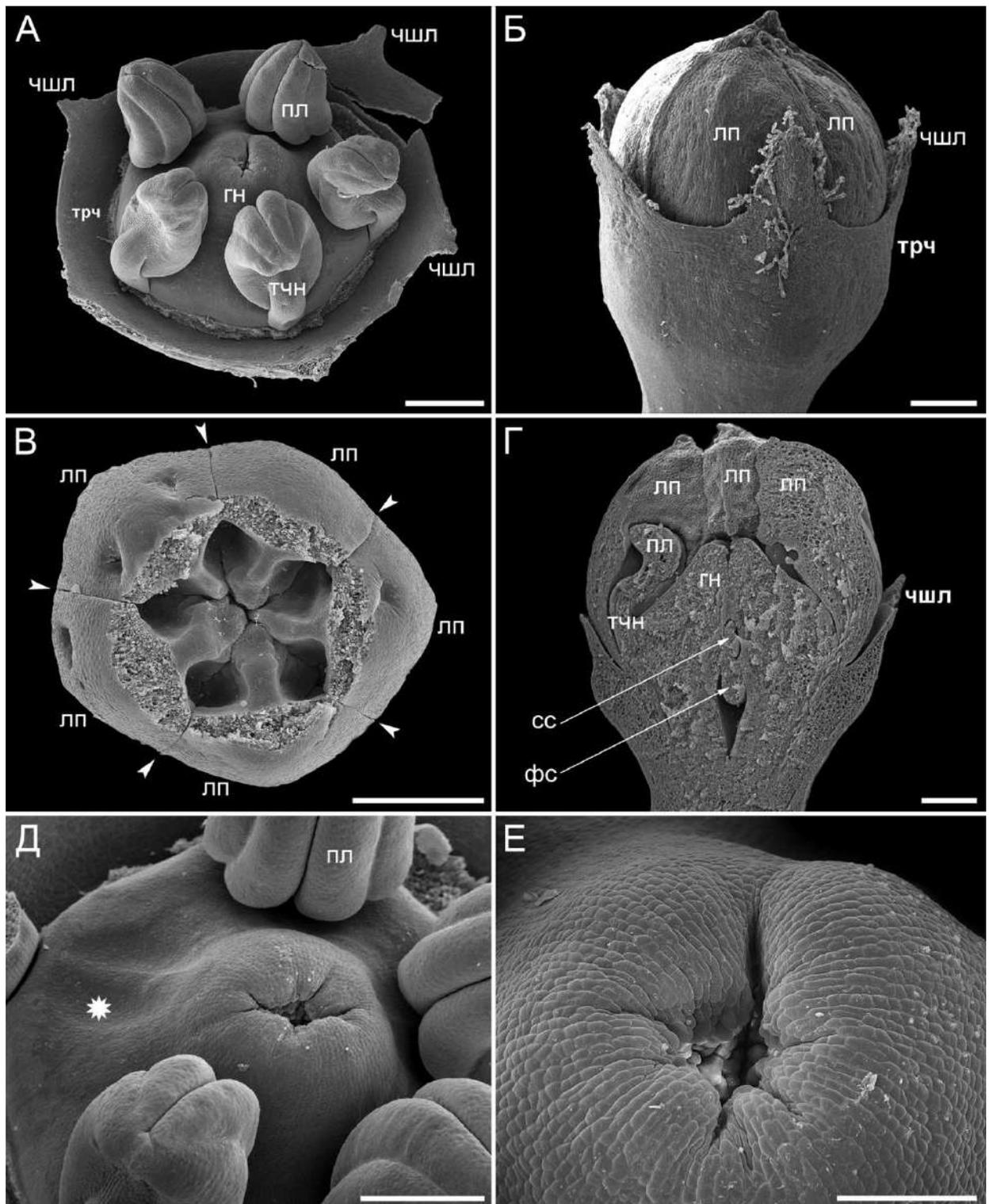
### **3.4.2. Развитие цветка**

Примордий цветка на ранних стадиях округлый. Первыми появляются чашелистики в виде пяти отдельных примордиев. Сначала появляются чашелистики, расположенные с адаксиальной стороны цветка (Рис. 72А, Б). В дальнейшем органы развиваются в акропетальном порядке. На более поздних стадиях развития чашелистики срастаются в основании (позднее конгенитальное срастание), дальнейший рост трубки чашечки происходит за счет интеркалярного роста (Рис. 67Б, 72Б). Венчик закладывается в виде пяти округлых примордиев (Рис. 72В) и вскоре обгоняет в размере чашелистики. В процессе роста лепестки плотно смыкаются, закрывая развивающиеся тычинки, а затем и гинецей (Рис. 66Г). Тычинки закладываются как пять сферических примордиев на радиусе чашелистиков, при этом отдельные примордии не соприкасаются друг с другом (Рис. 68Г). Однако после этого молодые тычинки начинают увеличиваться в диаметре, и соседние тычинки соприкасаются (Рис. 68Д), после чего они начинают расти в длину, при этом увеличивается диаметр цветоложа, что приводит к тому, что тычинки перестают соприкасаться (Рис. 68Е). При развитии гинецея первым становится заметно небольшое округлое углубление – зачаток будущего гнезда завязи (Рис. 71А). Немного позже зачаток гинецея приобретает подковообразную форму. В ходе дальнейшего развития края гинецея постгенитально смыкаются в виде короткого линейного шва, отходящего вниз от его верхушки. Ориентация шва варьирует как по отношению к органам цветка, так и по отношению к кроющему листу (Рис. 71Б–Г). На поздних стадиях развития тычинки очень плотно примыкают к гинецею в бутоне так, что ниже рыльца хорошо различимы вмятины от них (Рис. 71Е).

### **3.4.3. Васкулатура цветка**

В основании цветка хорошо различимы двенадцать проводящих пучков (Рис. 73Б), из которых один позднее разделяется на две ветви, из которых одна

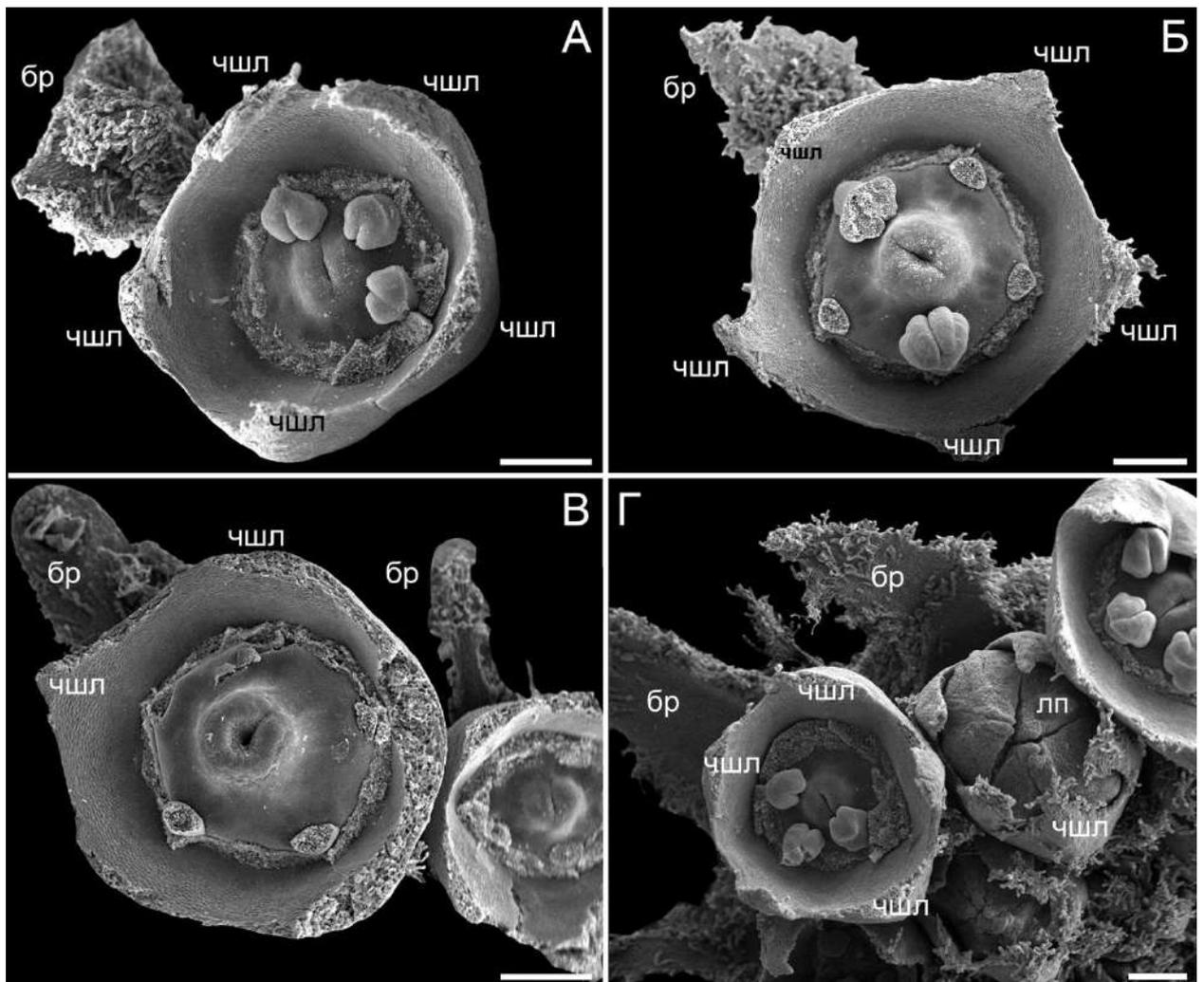
входит в фертильную, а другая – в стерильную семязпочку (Рис. 73Г, 72Д). Остальные пучки дают разветвления, которые затем идут в чашелистики, лепестки, тычинки и в гинецей (Рис. 73Б–Д). В чашелистики входит девять пучков, при этом в каждый чашелистик входит от одного до трех пучков, некоторые из них сливаются между собой. В каждый лепесток входит по одному проводящему пучку, каждый далее разделяется на три (Рис. 73Д, Е), а ближе к верхушке лепестка все три ветви снова сливаются в один пучок (Рис. 72А). Вокруг единственного гнезда завязи формируется кольцо из проводящих пучков, которые продолжают и выше гнезда (Рис. 73Д, Е), заканчиваясь немного ниже рыльца. В крыше завязи эти пучки гинецея резко изгибаются к центру цветка, кривая изгиба различается у разных пучков, почему на некоторых уровнях поперечные срезы выявляют расположение пучков, близкое к двухкруговому.



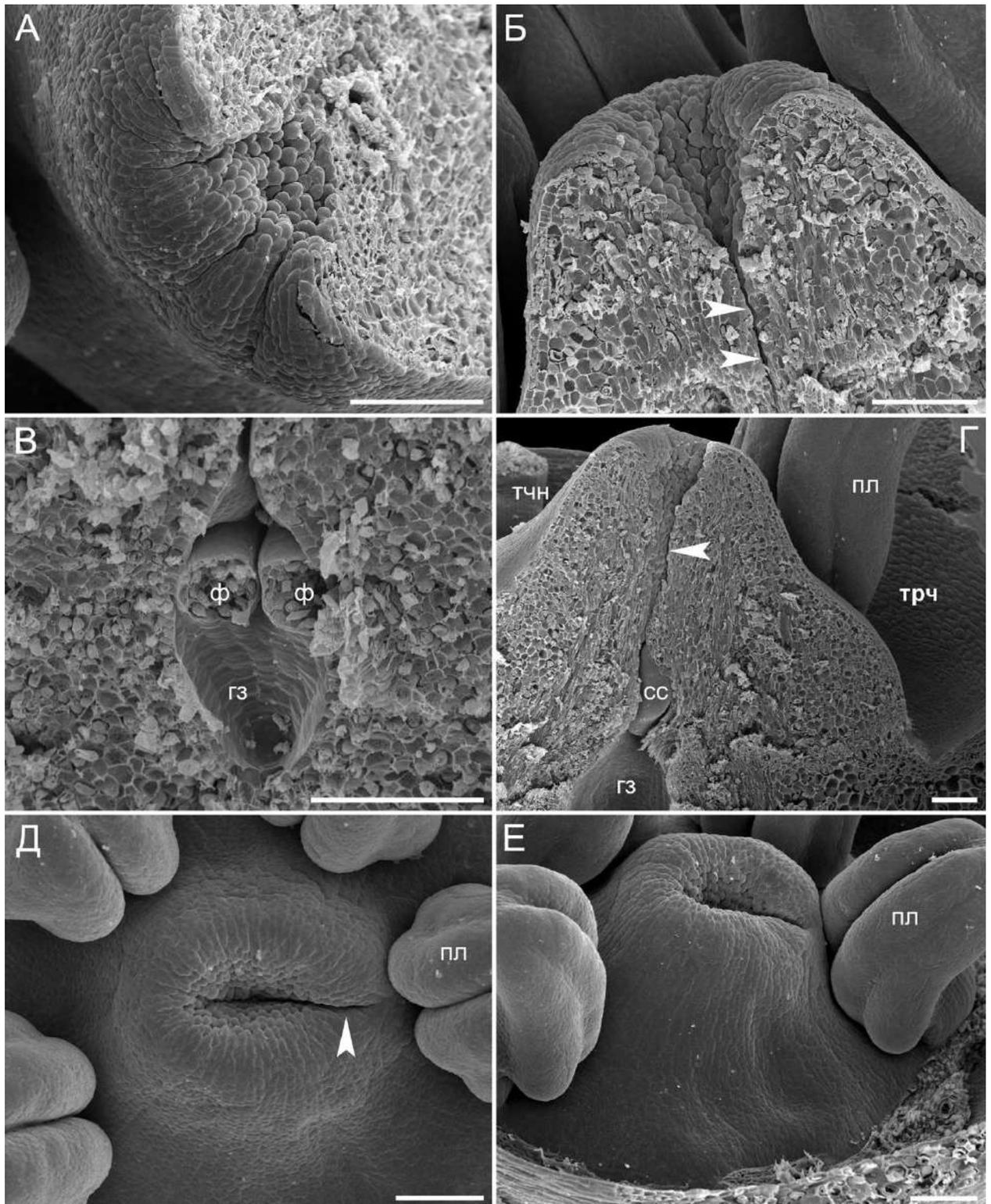
**Рисунок 66. *Polyscias diversifolia*, морфология бутонов на последних стадиях развития (СЭМ). А – Вид сверху на бутон с удаленными лепестками. Б – Вид сбоку на бутон с сохраненными лепестками, чашелистики конгенитально срослись в основании с образованием трубки чашечки. В – Отделенный от цветка венчик, вид с внутренней стороны. Пять углублений указывают на положение пяти тычинок. Г – Продольный срез бутона. Д – Вид на гинецей сверху. Е – Лопастей на верхушке гинецея.**

г – гинецей; лп – лепесток; пл – пыльник; сс – стерильная семязпочка; фс – фертильная семязпочка; трч – трубка чашечки; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелистик; стрелкой указаны границы между лепестками; звездочкой обозначены вмятины от удаленной тычинки.

Масштабный отрезок: 300 мкм (А–Д); 100 мкм (Е).



**Рисунок 67. *Polyscias diversifolia*, варьирование положения чашелистиков по отношению к кроющему листу цветка (СЭМ). Бутоны на поздних стадиях развития, часть тычинок удалена. А, В – Два чашелистика в абаксиальном положении. Б – Медианный чашелистик приближен к абаксиальному положению. Г – У левого цветка один чашелистик занимает абаксиальное положение. У более молодого бутона с сохраненными лепестками два чашелистика симметрично расположены с абаксиальной стороны.**  
 бр – кроющий лист цветка; лп – лепесток; чшл – чашелистик.  
 Масштабный отрезок: 300мкм (А–Г).

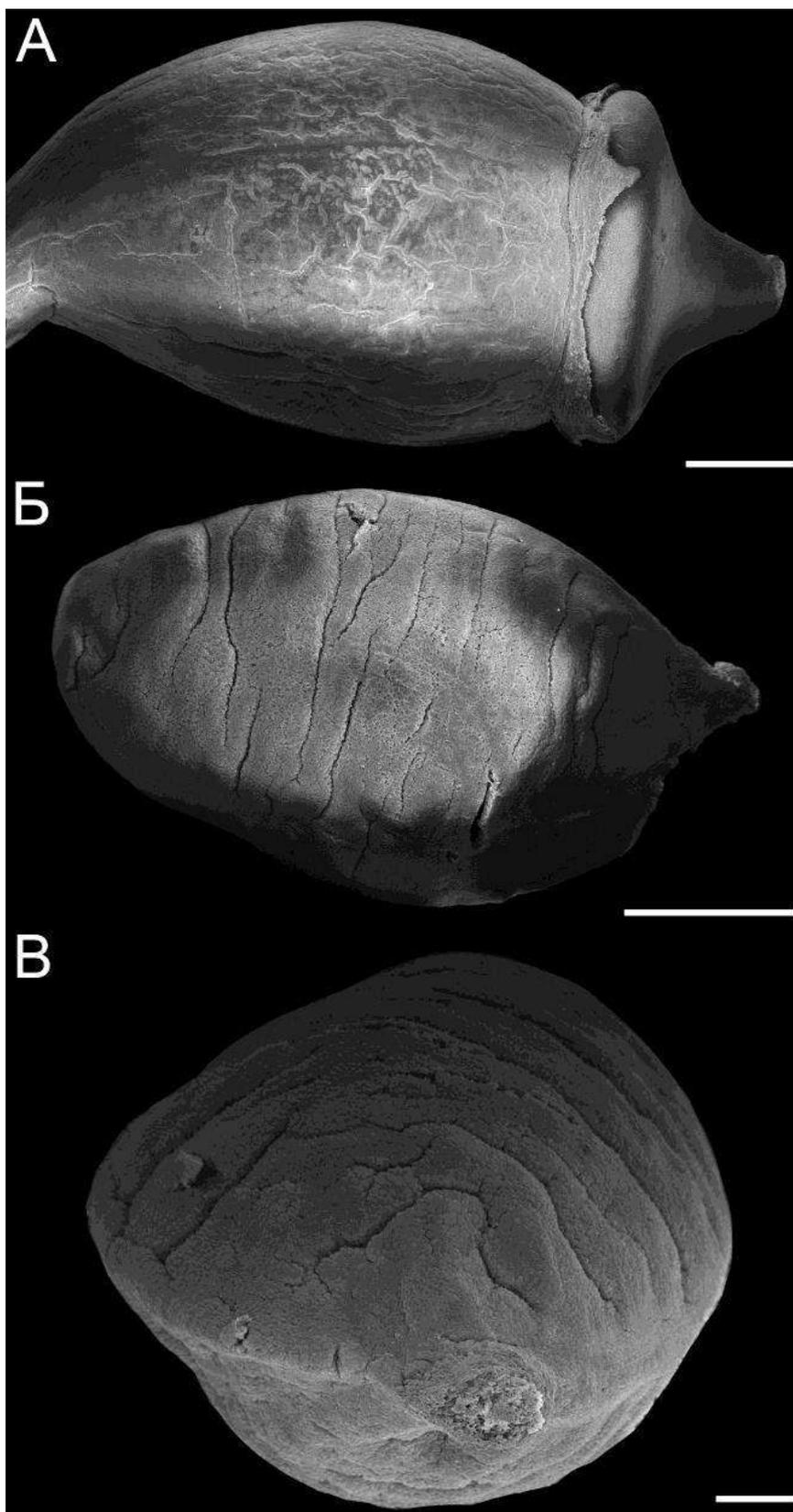


**Рисунок 68.** *Polyscias diversifolia*, морфология гинецея (СЭМ). А, Б – Два изображения продольного среза верхней части гинецея. А – Вид сверху, хорошо заметны несколько неправильных долей и рыльцевые папиллы, расположенные в центре углубления. Б – Вид в плоскости среза, на котором видно углубление в центре верхушки гинецея и постгенитально заросшее внутреннее пространство стилодия. В – Продольный разрез молодого цветка, на котором видно гнездо завязи и места прикрепления семяпочек. Семяпочки прикрепляются на одном уровне и имеют одинаковые фуникулусы, что не позволяет в данной ситуации различить место прикрепления стерильной и фертильной семяпочки. Г – Продольный срез гинецея на последней стадии развития бутона в плоскости, перпендикулярной плоскости на изображении (В). Стерильная семяпочка (направленная

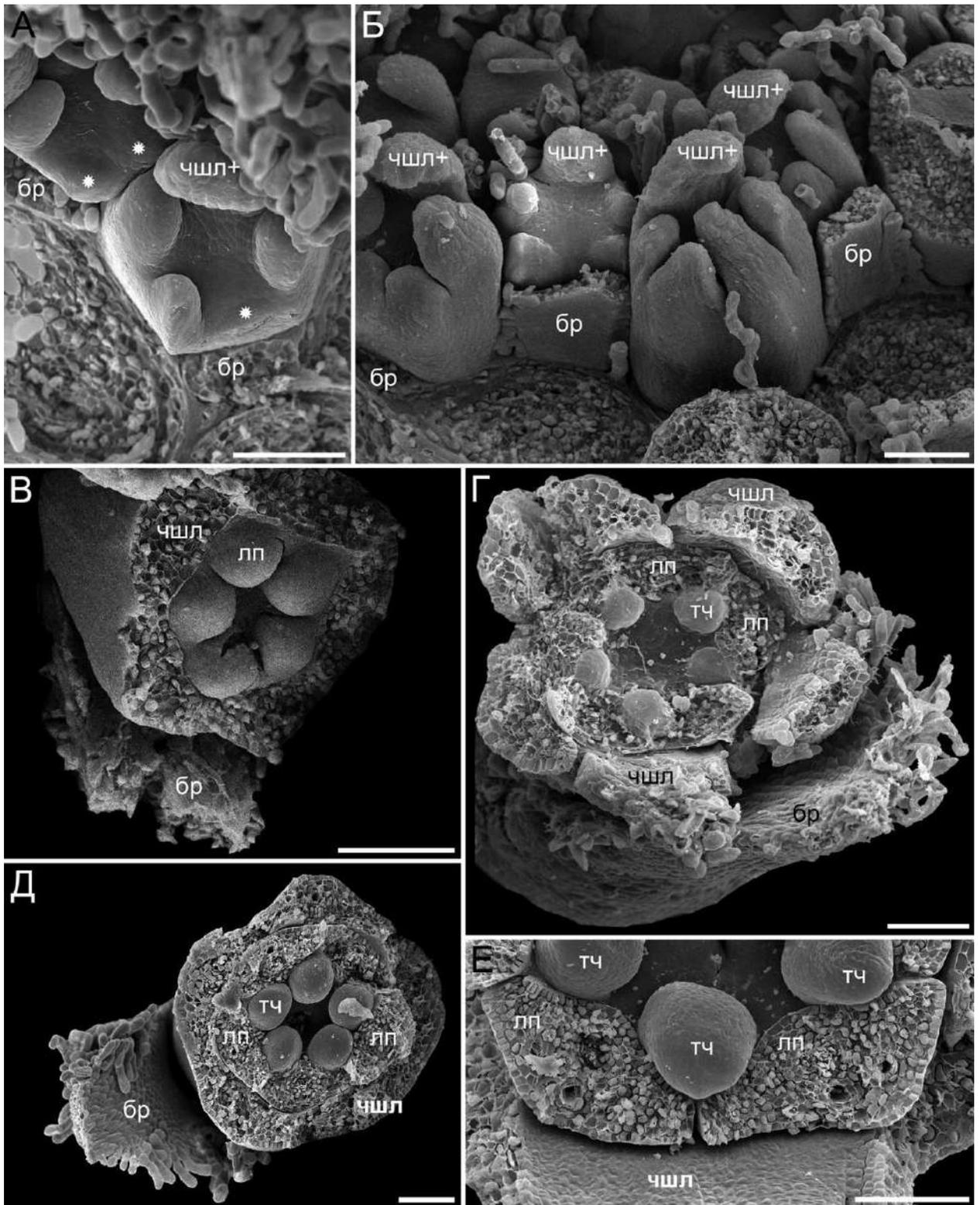
вверх) хорошо различима, в то время как фертильная семяпочка удалена при изготовлении среза. Д, Е – Два изображения дистальной части гинецея на чуть более ранней стадии по сравнению с изображениями А, Б.

гз – гнездо завязи; пл – пыльник; сс – стерильная семяпочка; трч – трубка чашечки; тчн – тычиночная нить; трч – трубка чашечки; ф – фуникулус; стрелка указывает на линию постгенитального зарастания брюшного шва.

Масштабный отрезок: 100 мкм (А–Е).

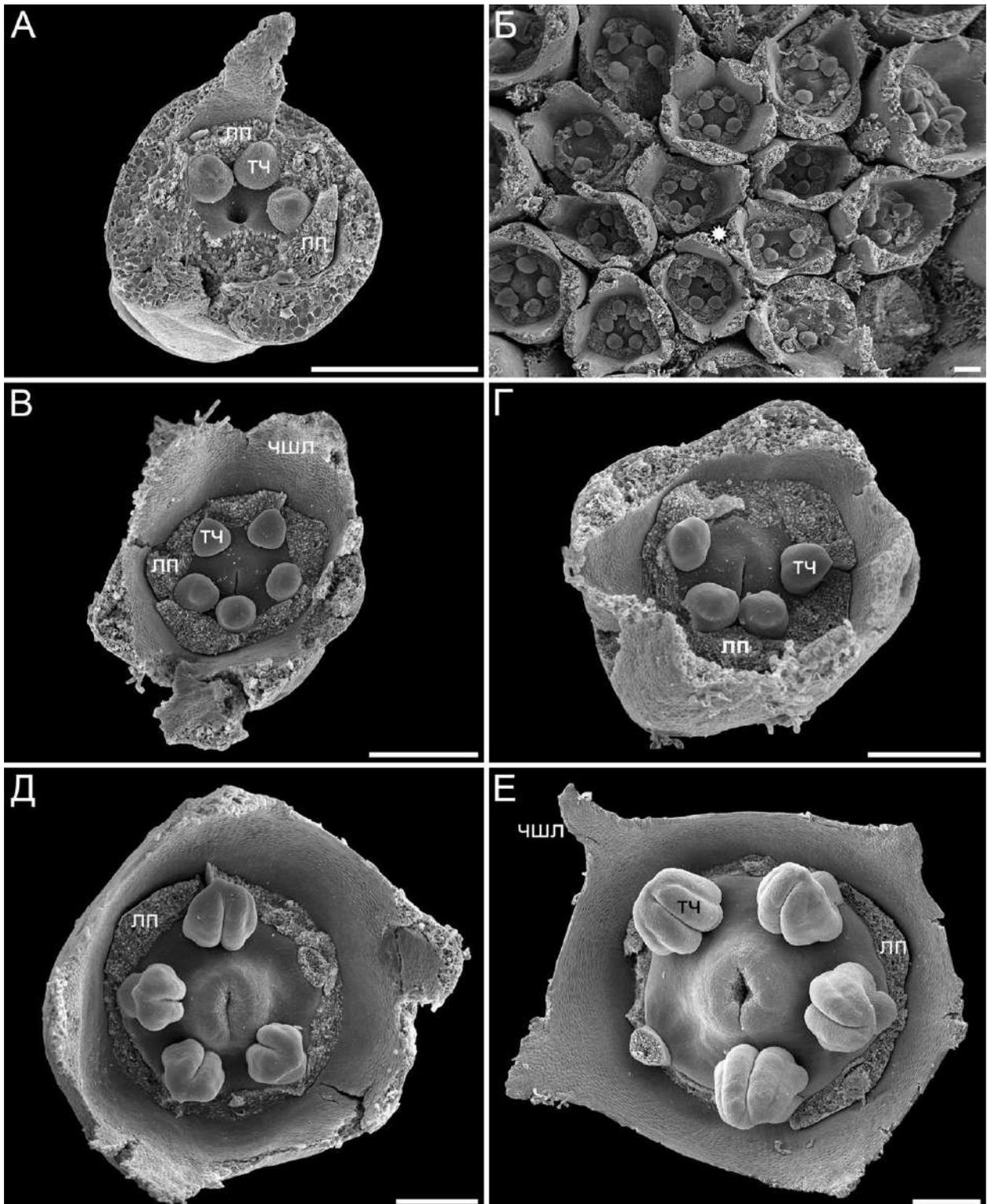


**Рисунок 69.** *Polyscias diversifolia*, плод и семя (СЭМ). А – вид на плод сбоку. Б – Семя, вид сбоку (как на изображении А), рубчик справа. В – Семя, вид на рубчик.  
Масштабный отрезок: 1 мм (А, Б); 300 мкм (В).



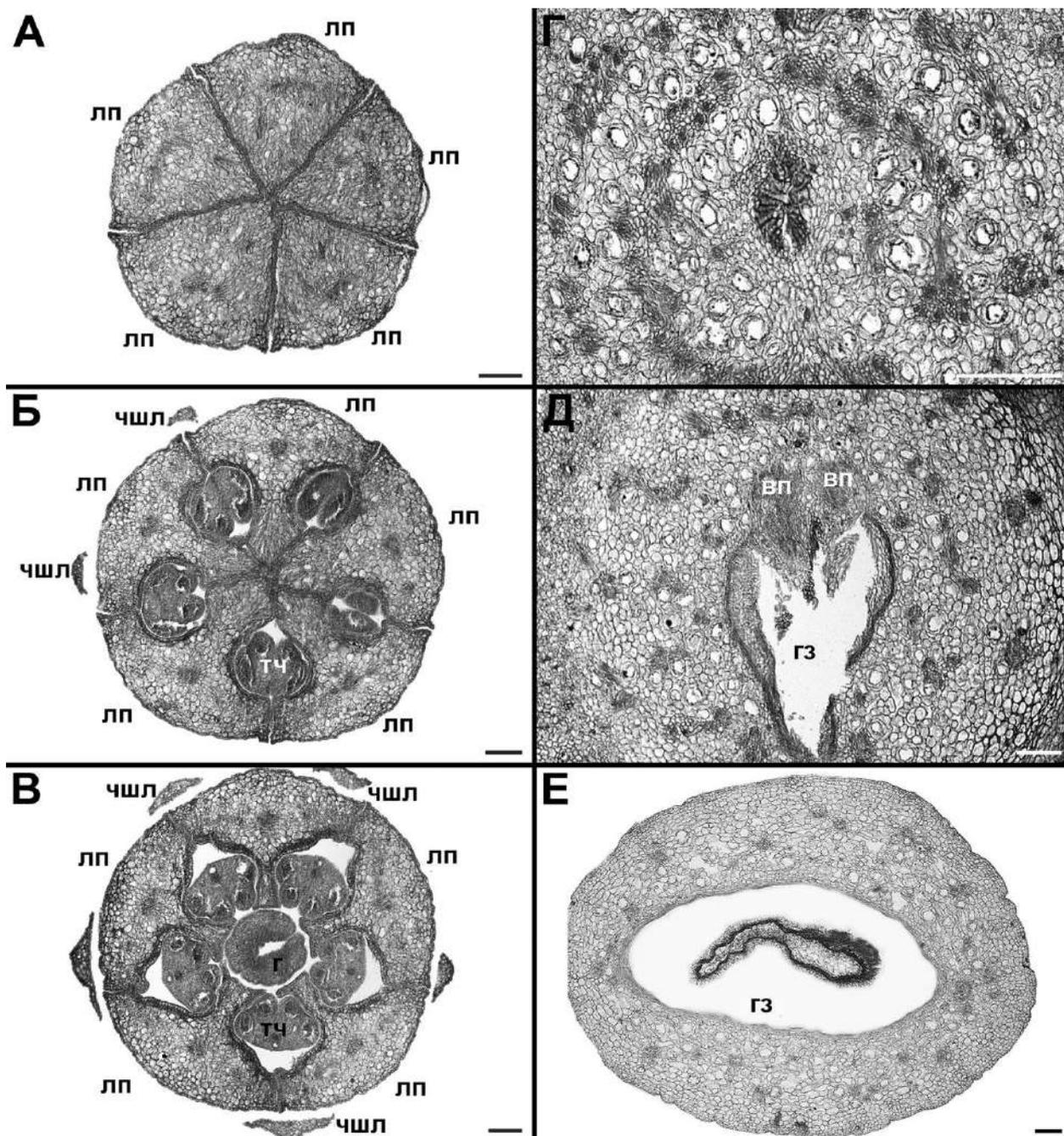
**Рисунок 70. *Polyscias diversifolia*, развитие цветка (СЭМ). А, Б – ранние стадии развития чашечки. В – Цветок с удаленными чашелистиками, чтобы показать пять сферических зачатков лепестков. Г – Цветок, у которого удалены чашелистики и лепестки, видны пять тычиночных примордиев. Д, Е – Цветок с тычинками на двух последовательных этапах развития, видна трубка чашечки и свободные лепестки (удалены).**

бр – кроющий лист цветка; лп – лепесток; трч – трубка чашечки; чшл – чашелистик; чшл+ – самый крупный чашелистик (занимает адаксиальное положение); тчн – тычиночная нить, звездочкой обозначен очень молодой чашелистик или место его будущего развития. Масштабный отрезок: 100 мкм (А–Е).



**Рисунок 71.** *Polyscias diversifolia*, развитие гинецея (СЭМ). А – Ранняя стадия развития, гинецей представляет собой округлое углубление. В – Вид сверху на центр зонтика с очень молодыми цветками на разных стадиях развития. Лепестки удалены. Центр соцветия отмечен звездочкой. Более молодые цветки имеют открытый, с не заросшим отверстием, гинецей, у более зрелых цветков края гинецея постгенитально замкнуты и образуют брюшной шов. Положение брюшного шва относительно центра соцветия заметно варьирует. В, Г – Цветки с гинецеями, края которых срослись с образованием брюшного шва, ориентация брюшного шва варьирует по отношению к тычинкам. Д, Е – Цветки с развитым стилодием и постепенно зарастающим брюшным швом. лп – лепесток; тч – тычинка; чшл – чашелистик.

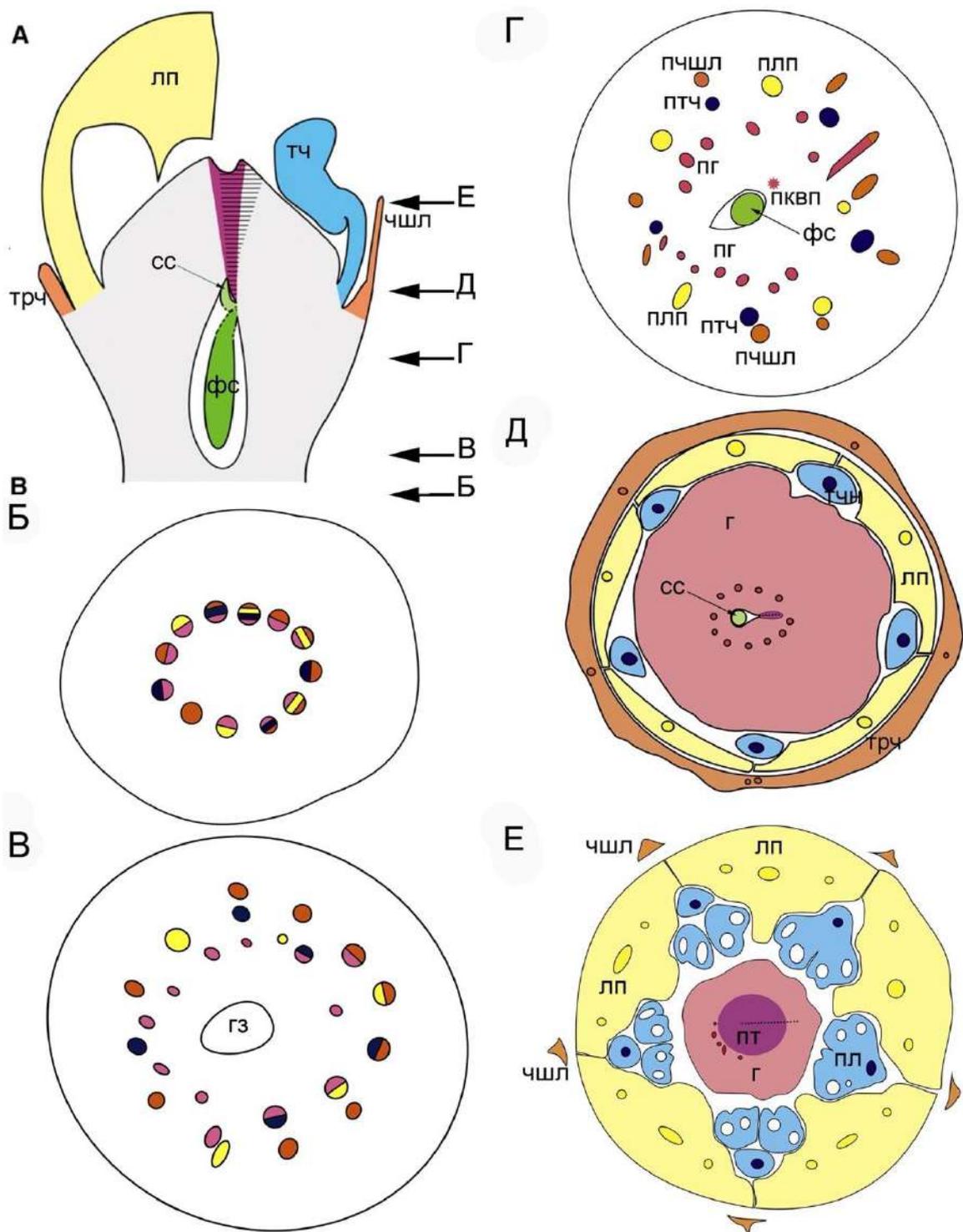
Масштабный отрезок: 300 мкм (А–Е).



**Рисунок 72.** *Polyscias diversifolia*, анатомия цветка (А–В) и плода (Г–Е), поперечные срезы (СМ). А–В – Нисходящая серия поперечных срезов бутона перед цветением. А – Лепестки очень плотно прилегают друг к другу. Б – Срез на уровне дистальной части тычинок. В – Срез на уровне рыльца. Г – Центральная часть поперечного среза через дистальную часть плода (выше уровня стерильной семяпочки). Д – Срез ниже уровня Г, на уровне прикрепления двух семяпочек (одна из которых развилась в семя), видны два вентральных пучка, питающих их. Проводящие пучки на этом уровне расположены в двух кругах. Е – Гнездо плода, изображение повернуто на 90° по часовой стрелке относительно Г и Д.

вп – вентральный пучок; г – гинецей; гз – гнездо завязи; лп – лепесток; тч – тычинка; чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок: 0,5 мм (Г); 0,1 мм (А – В, Д, Е).



**Рисунок 73. *Polyscias diversifolia*, диаграммы продольного (А) и поперечных (Б–Е) срезов бутона перед цветением.** Обозначения: (А) стрелки указывают уровень срезов Б–Е; серым цветом обозначена проводниковая ткань; горизонтальной штриховкой обозначено постгенитальное срастание краев плодолистика. На В–Е проводящие пучки раскрашены в соответствии с органами, которые они иннервируют, использованные цвета обозначены на изображении (Г) пучки, которые ветвятся и иннервируют несколько органов, отмечены несколькими цветами.

пл – пыльник; трч – трубка чашечки; фс – фертильная семяпочка; г – гинецей; пг – проводящий пучок гинецея; гз – гнездо завязи; лп – лепесток; плп – проводящий пучок лепестка; пт – проводниковая ткань; чшл – чашелистик; пчшл – проводящий пучок чашелистика; пквп – прокамбиальный тяж вентрального пучка (обозначен звездочкой); пунктиром обозначено постгенитальное срастание краев плодолистика.

### 3.5. *Polyscias cf. schultzei* (Araliaceae)

#### 3.5.1. Строение цветка и плода

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 6–10 цветков, каждый цветок располагается в пазухе кроющего листа. Кроющий лист покрыт ржаво-коричневыми звездчатыми трихомами. Цветок пентамерный, органы расположены в четырех кругах (Рис. 74А). Крайне редко встречаются гексамерные цветки (Рис. 74Б). Цветки обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются друг с другом. Медианный чашелистик чаще занимает адаксиальное положение (Рис. 76А, В), но у одного цветка абаксиальное (Рис. 76В). Цветки на цветоножке, которая не формирует выраженного сочленения в месте присоединения цветка.

Чашечка представлена кольцом, на верхушке которого остаются пять свободных зубцов чашелистиков (Рис. 74А–В). Она покрыта ржаво-коричневыми простыми волосками, однако встречаются и звездчатые волоски. Чашелистики в зрелом бутоне намного короче лепестков.

Лепестки до цветения закрывают тычинки и гинецей, к которому они плотно прилегают (Рис. 74Г). Почкосложение венчика створчатое (Рис. 74Г).

Все свободное пространство в бутоне занимают пять довольно крупных тычинок, лепестки прикрывают их лишь сверху, не заходя в пространство между тычинками своими краями (Рис. 74А, Г, 78Г). После удаления тычинок на гинецее можно видеть десять вмятин от пыльников (Рис. 74В). Тычиночные нити короче пыльников в два раза. Тычинки тетраспорангиатные, с двумя теками, интрорзные, качающиеся (Рис. 74А).

Завязь полунижняя, одногнездная (Рис. 77А, Б). Единственное гнездо завязи имеет несколько лопастей, которые появляются на поздней стадии развития (Рис. 77А, Б). В ходе анатомического исследования следов редуцированных стерильных плодолистиков обнаружено не было. Фертильная и стерильная семязпочки прикрепляются сильно ниже уровня отхождения остальных органов. На уровне прикрепления стерильной

семяпочки можно видеть проводниковую ткань, примыкающую к гнезду со стороны прикрепления семяпочек, но, в отличие от предыдущего вида, на верхушке проводниковая ткань доходит до края гинецея, а не локализуется только в центре (Рис. 78Б–Е). Брюшной шов в зрелом гинецее проходит через всю верхушку, разделяя рыльце на две половины (Рис. 75Д). Рыльце несет хорошо различимые рыльцевые папиллы (Рис. 75Г, Д).

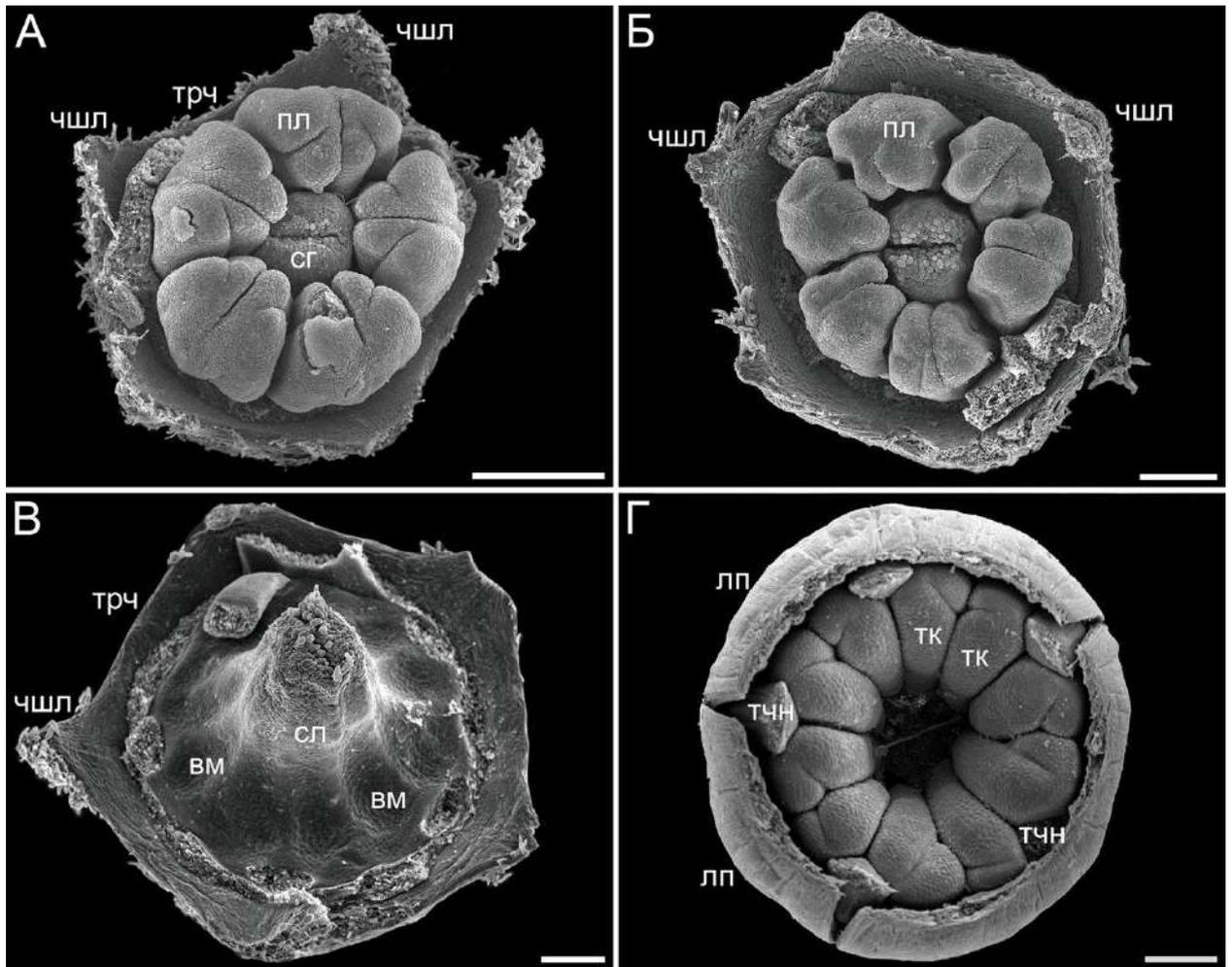
Под округлый 2–3 мм длиной, на верхушке сохраняется трубка чашечки и дистальная часть гинецея. В стенке плода имеется большое количество кристаллоносных клеток. Гнездо плода имеет лопасти. Зрелое семя занимает все доступное пространство, таким образом, на эндосперме присутствуют отчетливые борозды, соответствующие лопастям гнезда плода.

### **3.5.2. Развитие цветка**

На ранних стадиях развития лепестки выглядят как пять сферических зачатков, и несколько превосходят в размерах зачатки пяти чашелистиков; абаксиальный лепесток меньше четырех других (Рис. 76А–В). Вскоре чашелистики обгоняют лепестки в размере. В ходе дальнейшего развития чашелистики конгенитально срастаются с образованием трубки чашечки, несущей пять коротких зубцов (Рис. 74А–В). Уже на ранних стадиях чашелистики покрыты трихомами (Рис. 76А–Г). Тычинки закладываются в виде пяти сферических примордиев (Рис. 76В). Плодолистик на ранних стадиях развития имеет подковообразную форму (Рис. 76В). Следов заложения более чем одного плодolistика нет. Сначала рост столбика идет быстрее с противоположной брюшному шву стороны (Рис. 76Г–Е). Далее шов, проходящий от основания, зарастает почти полностью, немного заходя через центр на противоположную от брюшного шва сторону (Рис. 75А–Д). Ориентация шва по отношению к другим органам цветка может варьировать (Рис. 76Г–Е). На ранней стадии зарастания брюшного шва на верхушке гинецея появляются рыльцевые папиллы, которые заканчивают свое формирование к моменту зарастания шва по длине гинецея (Рис. 75Г–Д).

### 3.5.3. Васкулатура цветка

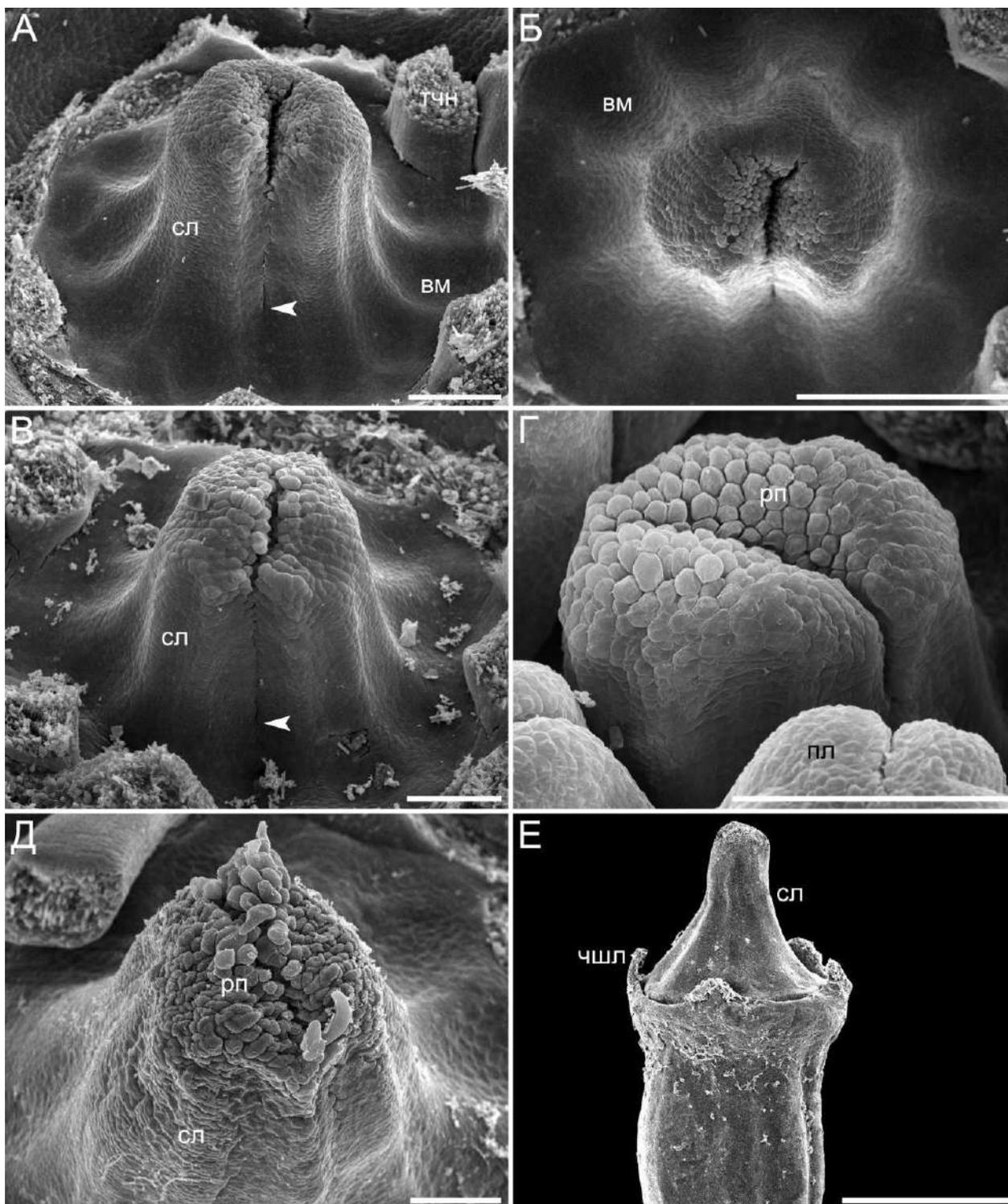
В основании цветка хорошо различимо кольцо из одиннадцати проводящих пучков (Рис. 79Б). Один из них позднее разделяется на два пучка, иннервирующие стерильную и фертильную семяпочки (Рис. 78А, Б, 79 Б–Г). Из остальных десяти пучков пять иннервируют лепестки и столбик, другие пять – чашелистики, тычинки и тоже дают ветвь в столбик. Таким образом, каждый из десяти пучков принимает участие в образовании кольца проводящих пучков в столбике, которые продолжают выше гнезда и заканчиваются, немного не доходя до рыльца (Рис. 77Б–Е, 78А–Е). В каждую тычинку входит один проводящий пучок (Рис. 77Г, Д, 79Е). В лепесток входит один проводящий пучок, который затем разделяется на три (Рис. 77Г–Е, 79Г–Е). В каждый чашелистик входит один проводящий пучок (Рис. 79Д).



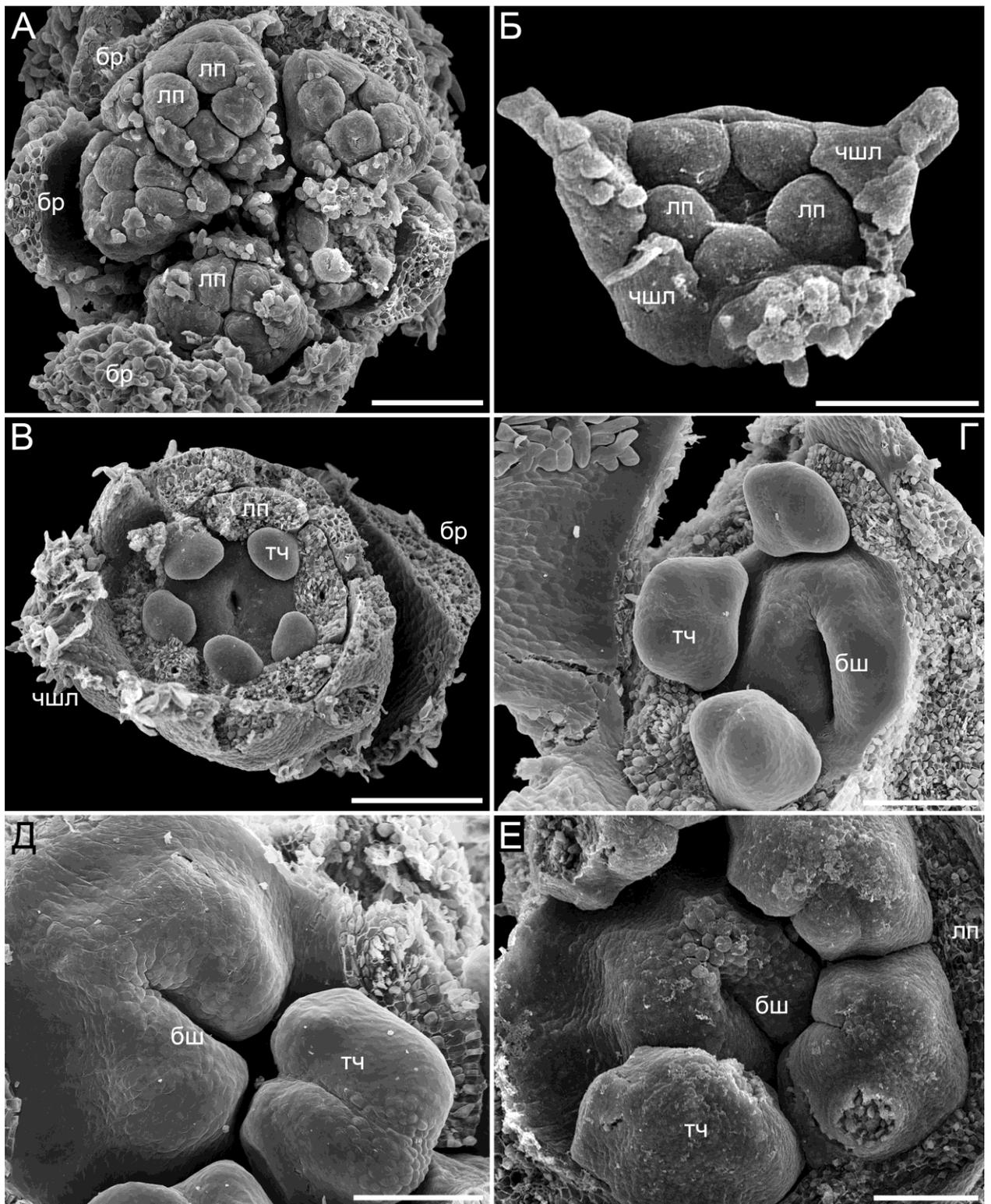
**Рисунок 74.** *Polyscias cf. schultzei*, морфология бутона на поздней стадии развития (СЭМ). А, Б – Вид сверху на цветок с удаленными тычинками. А – Пентамерный цветок (исключая гинецей). Б – Гексамерный цветок (исключая гинецей). В – Цветок с удаленными лепестками и тычинками. Г – Андроцей и венчик, вид со стороны гинецея.

вм – вмятина от плотно прилегающих тек тычинок; р – рыльце; сл – стилодий; тк – тека; трч – трубка чашечки; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок: 500 мкм (А); 200 мкм (Б, В); 300 мкм (Г).



**Рисунок 75.** *Polyscias cf. schultzei*, поздние стадии развития гинецея А–Д и молодой плод Е (СЭМ). А, Б – Вид сбоку и сверху на гинецей с неразвитой вогнутой областью рыльца и зарастающим брюшным швом. В, Г – Гинецей на следующих стадиях, образование рыльцевых папилл на месте углубления. Д – Рыльцевые папиллы на одной из поздних стадиях развития. Е – Вид сбоку на молодой плод, виден длинный стилодий. Масштабный отрезок: 300 мкм (А–В); 100 мкм (Д, Е); 1 мм (Е).



**Рисунок 76.** *Polyscias* cf. *schultzei*, развитие цветка (СЭМ). А – Молодой зонтик с цветками на стадии заложения чашелистиков и лепестков. Б – Цветок на стадии заложения чашелистиков и лепестков, немного более ранняя стадия, чем на изображении (А). В – Цветок с удаленными чашелистиками и лепестками, иллюстрирующий ранние стадии развития тычинок и гинецея. Г–Е – Последовательные стадии развития гинецея, обратите внимание на отличие в ориентации брюшного шва по отношению к тычинкам на изображении Д по отношению к Г и Е. бр – кроющий лист цветка; бш – брюшной шов гинецея; лп – лепесток; тч – тычинка; чшл – чашелистик. Масштабный отрезок: 100 мкм (А–Е).

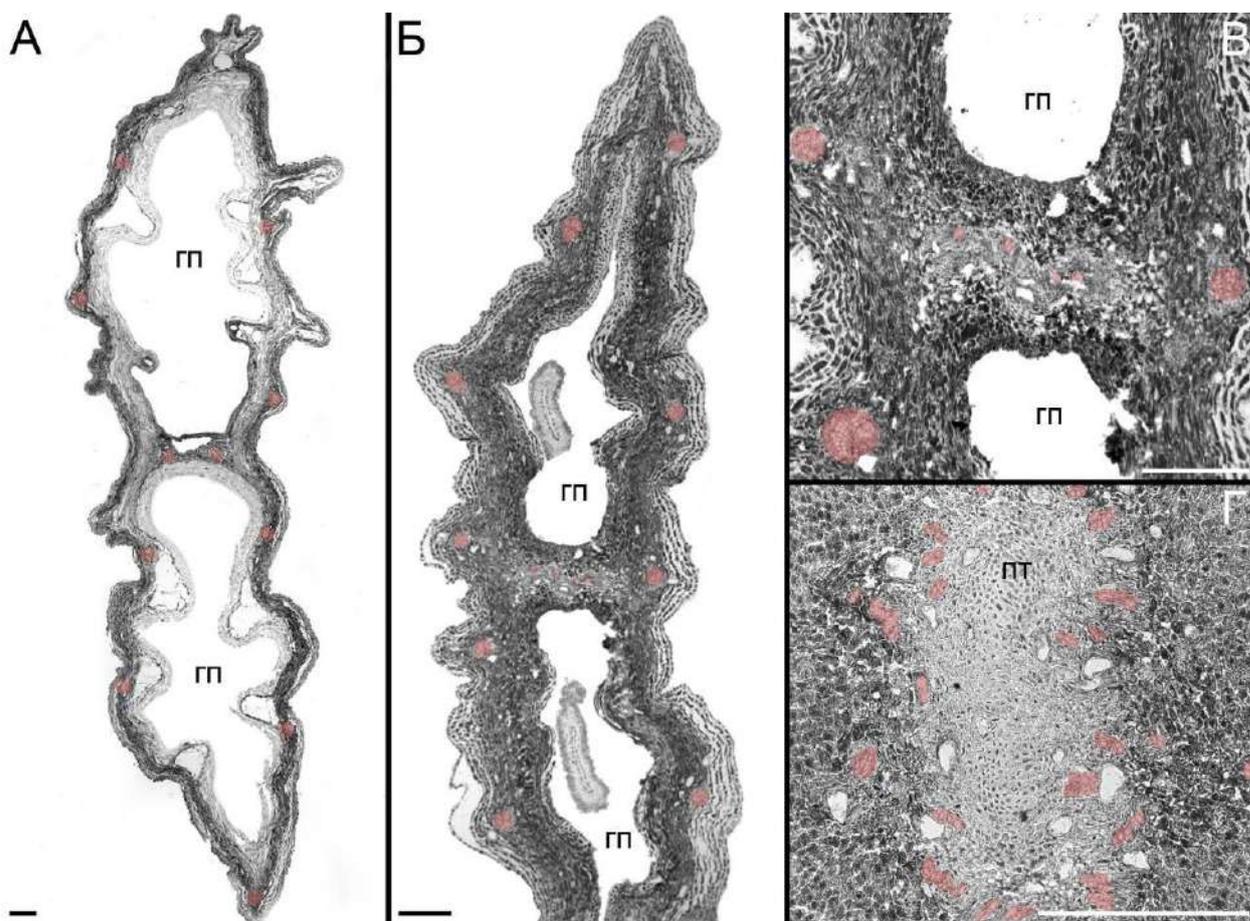






### 3.6. Анатомическое строение плода *Polyscias schultzei*

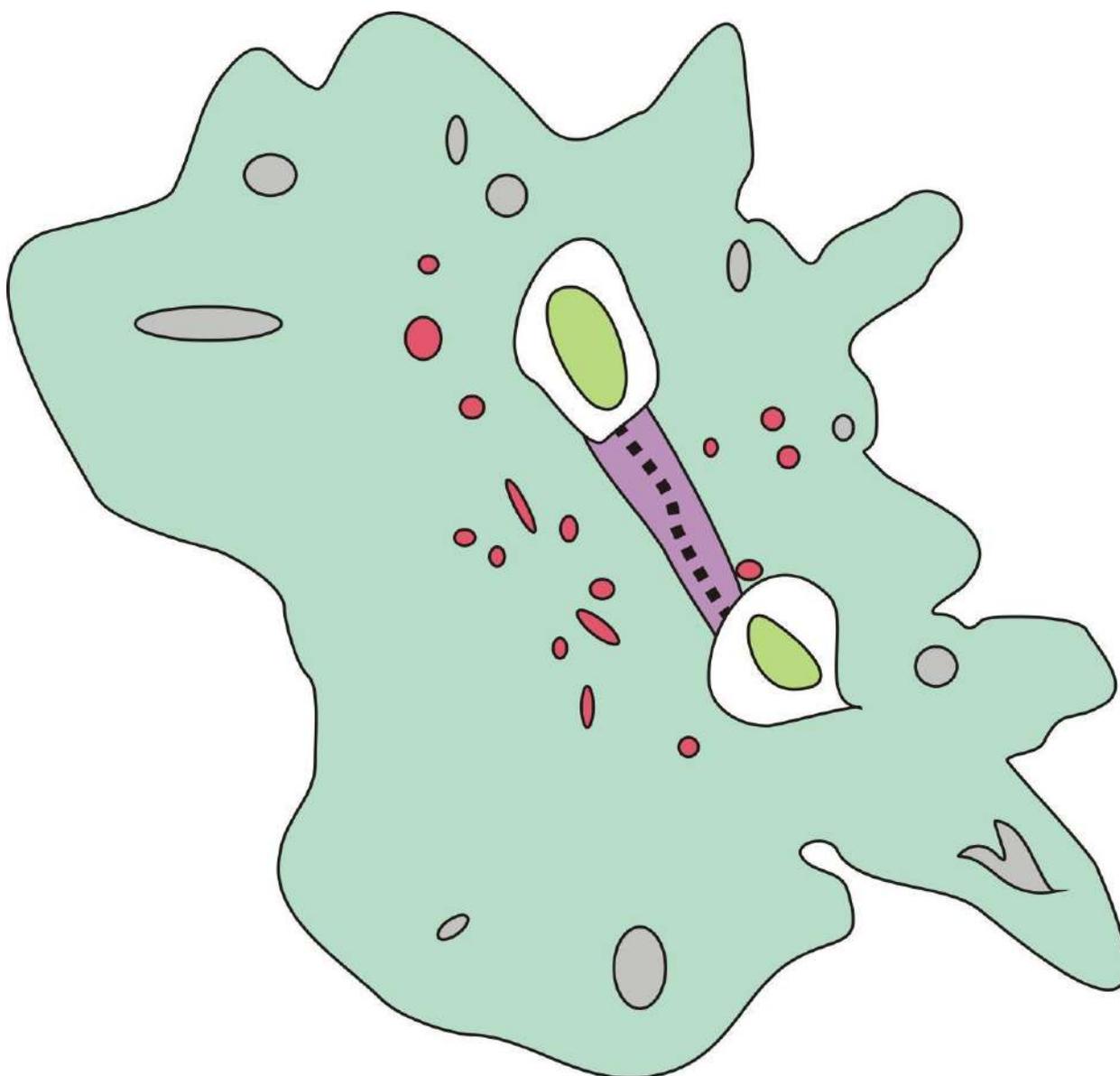
Плод имеет два гнезда, в каждом из которых развивается семя (Рис. 80 А, Б, 81). В дистальной части плода присутствует большое число мелких проводящих пучков, расположенных в центре плода, вокруг деривата проводниковой ткани (Рис. 80Г, 81). В месте постгенитального замыкания краев плодолистиков образуется проводниковая ткань, которая остается заметной и при плоде (Рис. 80Г, 81). В стенке плода присутствуют 10 проводящих пучков, по пять в стенке каждого гнезда (Рис. 80А). Их расположение варьирует так, что на радиусах септы оказывается либо два пучка (Рис. 80Б), либо ни один из них (Рис. 80А). В перегородке между гнездами завязи присутствуют два-три мелких пучка, окруженные проводниковой тканью (Рис. 80А, В). Поверхность перикарпия гладкий, 4–8 слоев клеток. Мезокарпий несет секреторные каналы. Эндокарпий тонкий, малослойный, образован одревесневающими клетками (Рис. 80В).



**Рисунок 80. *Polyscias schultzei*, анатомия плода с двумя гнездами, гербарный материал, поперечные срезы (СМ). А, Б – Срезы двух разных плодов, на которых видны различия в положении проводящих пучков. В – Детали вентральной области со среза на изображении (Б). Г – Поперечный срез плода с изображения (Б), в его верхней части, которая возникает из симпликатной зоны гинецея. Обратите внимание на большое число мелких проводящих пучков в этой области.**

гз – гнездо завязи; пт – производные проводниковой ткани; красным цветом обозначены проводящие пучки.

Масштабный отрезок – 0,1 мм.



**Рисунок 81.** *Polyscias schultzei*, схема поперечного среза в дистальной части симпликатной зоны плода. Розовым цветом обозначены проводящие пучки гинецея. Серым цветом обозначены пучки аппендикулярных органов. Фиолетовым обозначена проводниковая ткань. Салатовым цветом обозначены семена. Пунктирной линией обозначено место постгенитального срастания краев плодолистиков.

### 3.7. *Polyscias compacta* (Araliaceae)

#### 3.7.1. Строение цветка и плода

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 6–10 цветков, каждый из которых располагается в пазухе кроющего листа. Цветки на цветоножках, образующих в основании цветка сочленение, представленное небольшим расширением вокруг основания цветка и резким сужением оси в месте его присоединения. Расширенная часть цветоножки несет по краю множество зубчиков и волосков (Рис. 82А–В). Цветок обоеполый, околоцветник двойной, чашечка и венчик тетрамерные. Элементы соседних кругов чередуются друг с другом (Рис. 82А, Г).

Чашечка представлена кольцом, на верхушке которого остаются четыре свободных зубца чашелистиков (Рис. 82А). Чашелистики не опушены.

Венчик состоит из четырех свободных лепестков, каждый из которых загибается внутрь, после раскрытия цветка эта часть имеет трехлопастную форму (Рис. 82А, 84Е). Почкосложение венчика створчатое. В каждой чашелистике и лепестке хорошо различима крупная полость, которая может быть схизогенным вместилищем выделений (Рис. 86Б, Д, Е).

Андроцей тетрамерный (Рис. 82Г). Тычинки тетраспорангиатные, интродорзные (Рис. 82А, Г). Тычиночная нить немного длиннее пыльника (Рис. 82А).

Гинецей синкарпный, завязь нижняя. В единственном гнезде завязи чуть ниже уровня постгенитального срастания прикрепляются крупная фертильная анатропная семяпочка, направленная вниз, и маленькая стерильная семяпочка, направленная вверх (Рис. 87А, 59Б). Вертикальный участок брюшного шва снаружи не зарастает (Рис. 67Г, Д). Гинецей немного погружен в цветоложе, несущее большое количество устьиц. (Рис. 82Д, Е). В верхней части цветка вокруг маленьких пучков гинецея есть крупные полости, похожие на таковые в элементах околоцветника (Рис. 86Б–Г).

Плод округлый, до 3 мм в длину, в основании заметно подчашие с небольшими зубчиками, на верхушке сохраняется чашечка и дистальная часть

гинецея с рыльцем, рассеченным на две половины. Хорошо заметно большое число устьиц на нектарном диске (Рис. 83А–В).

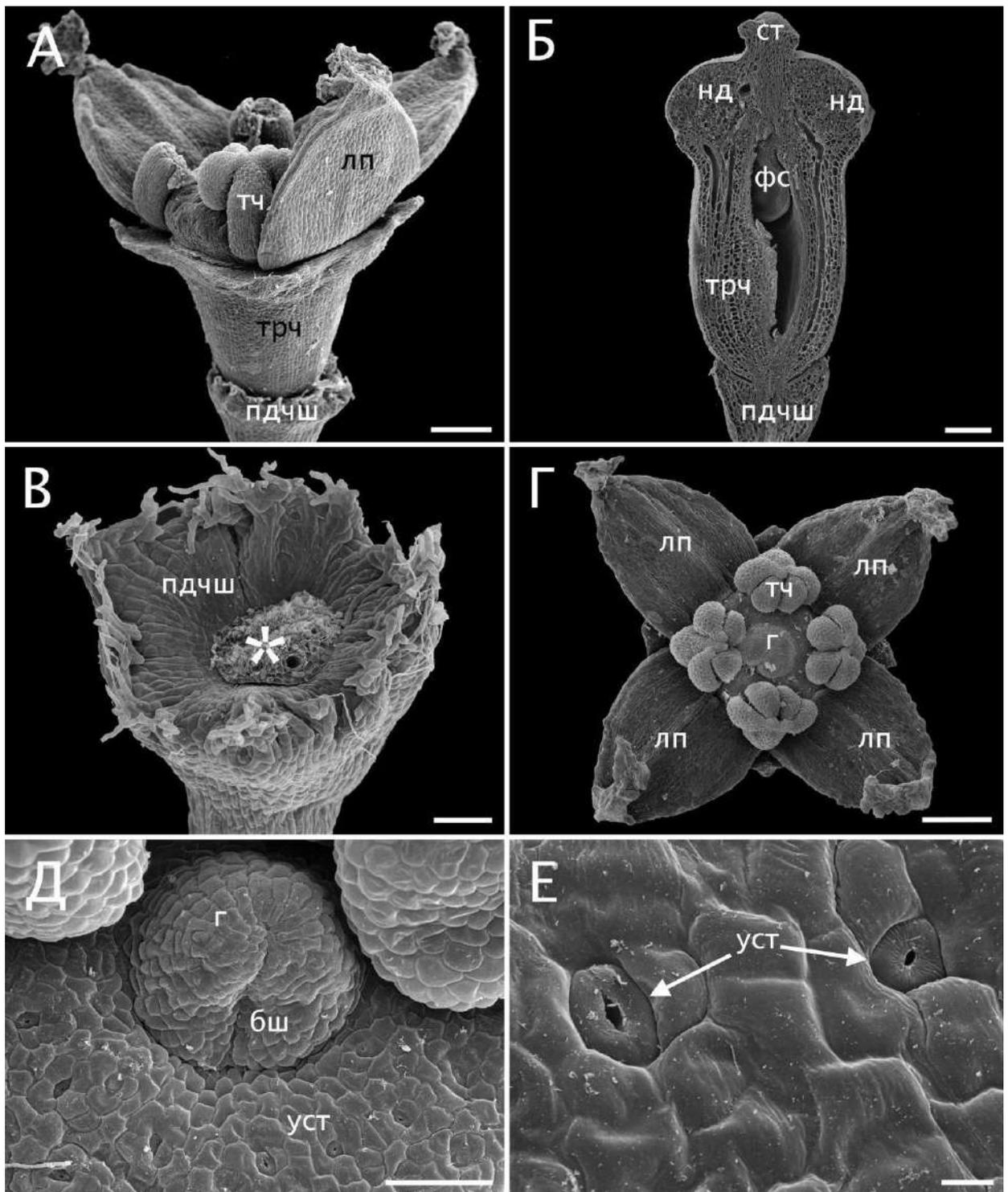
### 3.7.2. Развитие цветка

Каждый цветок развивается в пазухе кроющего листа (Рис. 84А, Д). У центральных цветков в соцветии, однако, кроющий лист становится заметен на более поздних стадиях развития, в то время как у крайних цветков уже на самых ранних стадиях хорошо заметен крупный кроющий лист (Рис. 84А). Примордий цветка округлый при взгляде сверху и немного вытянутый при взгляде сбоку. В самом центре соцветия хорошо различим пучок волосков (Рис. 84А). Первыми в развитии появляются зачатки двух чашелистиков, чаще всего в трансверзальном положении, один из которых чуть опережает другой в развитии (Рис. 70Б). Расположение чашелистиков бывает, однако, не строго трансверзальным, а немного косым по отношению к брактее (Рис. 84А). После этого появляется абаксиальный чашелистик и последним появляется адаксиальный (Рис. 84Б). По мере роста все чашелистики немного срастаются в основании (Рис. 84Е). После формирования чашелистиков сначала закладываются четыре лепестка (Рис. 84В), затем появляются округлые примордии четырех тычинок (Рис. 84Г). В виде исключения, может закладываться пять тычинок (Рис. 84Д). На стадии между развитием лепестков и формированием зачатков тычинок в основании цветка формируется специфическое сочленение, а на нем – выросты, в совокупности формирующие подчашие (Рис. 84В, Г). Морфологически оно выглядит как небольшое чашеобразное образование в основании цветка, имеющее небольшие зубцы и покрытое волосками (Рис. 82А, 84В, Г). На последующих стадиях размер подчашия меняется слабо. В ходе развития лепестки увеличиваются в размере, занимая все доступное пространство внутри бутона (Рис. 84Е). После заложения тычинок в центре цветка появляется небольшое углубление (Рис. 85А). Вскоре после этого в центре цветка закладывается подковообразный примордий гинецея и на ранних стадиях развития заметная снаружи часть гинецея представлена небольшим подковообразным

образованием (Рис. 85Д, Е). Брюшной шов проходит от верхушки до основания выпуклой части гинецея, заходя на ее верхнюю сторону (Рис. 85Б, В). Из всего доступного пространства в центре цветка выпуклая зона с брюшным швом занимает лишь примерно 1/9 часть. В дальнейшем размер выпуклой зоны с брюшным швом увеличивается слабо, при этом основной рост происходит на противоположной брюшному шву стороне (Рис. 85Г–Е).

### **3.7.3. Васкулатура цветка**

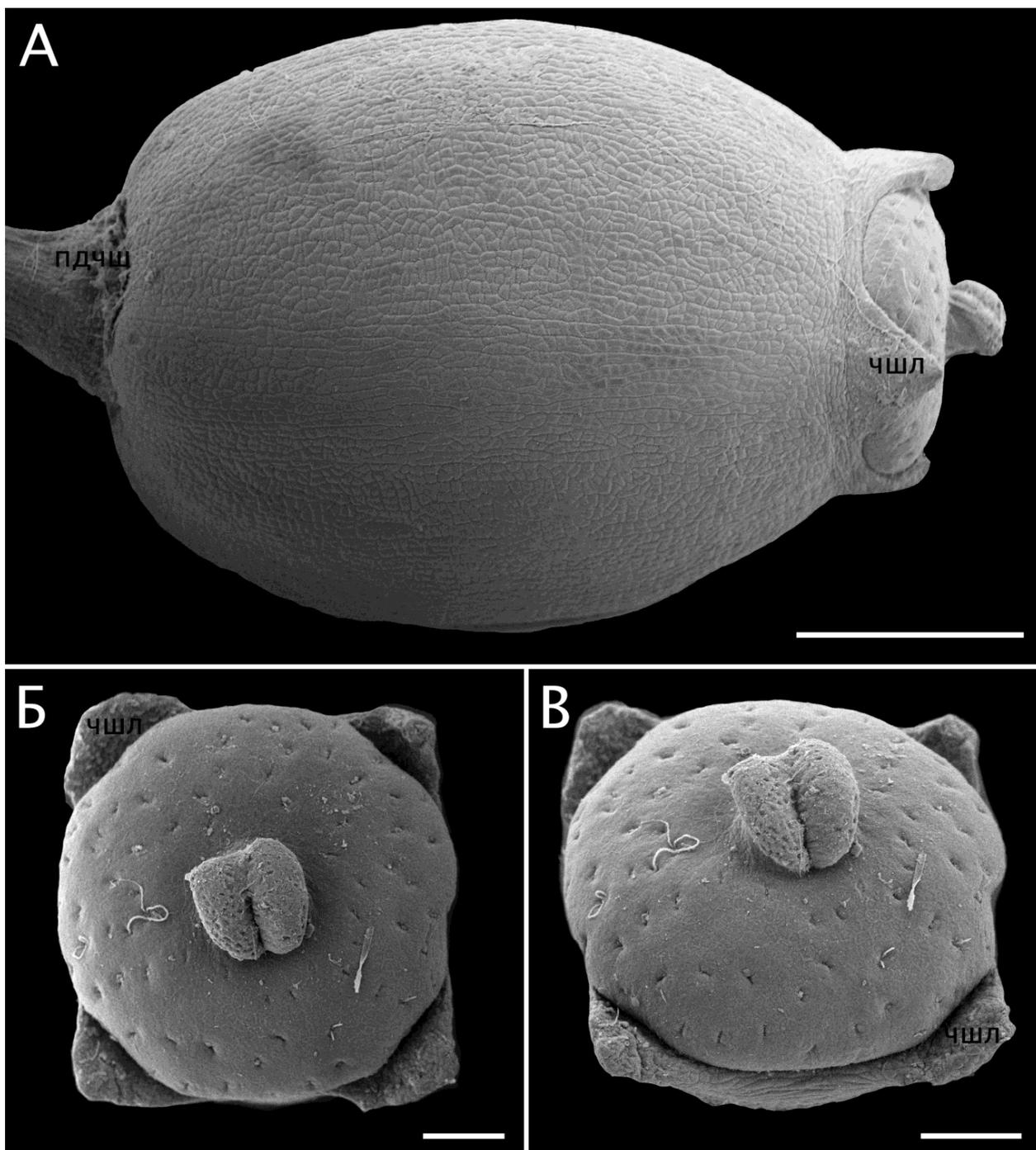
Васкулатура была изучена для двух цветков. В цветоножке присутствует восемь проводящих пучков, один из которых делится на две ветви, одна остается на периферии в общем круге, а вторая идет в центр. Таким образом в основании цветка можно видеть девять проводящих пучков, центральный из которых инвертирует семяпочки (Рис. 87Б, 86А). Другие же либо иннервируют лепесток и гинецей, либо тычинку, чашелистик и гинецей (Рис. 87Б–Е). Все проводящие пучки принимают участие в образовании кольца проводящих пучков в крыше завязи и потом продолжают, немного не доходя до рыльца. В каждую семяпочку входит по одному проводящему пучку. В подчашии проводящие пучки отсутствуют. В каждый чашелистик входит по одному проводящему пучку. Тычинка иннервируется одним проводящим пучком. В основание лепестка входит один проводящий пучок, который затем разделяется на три ветви, продолжающиеся до его верхушки.



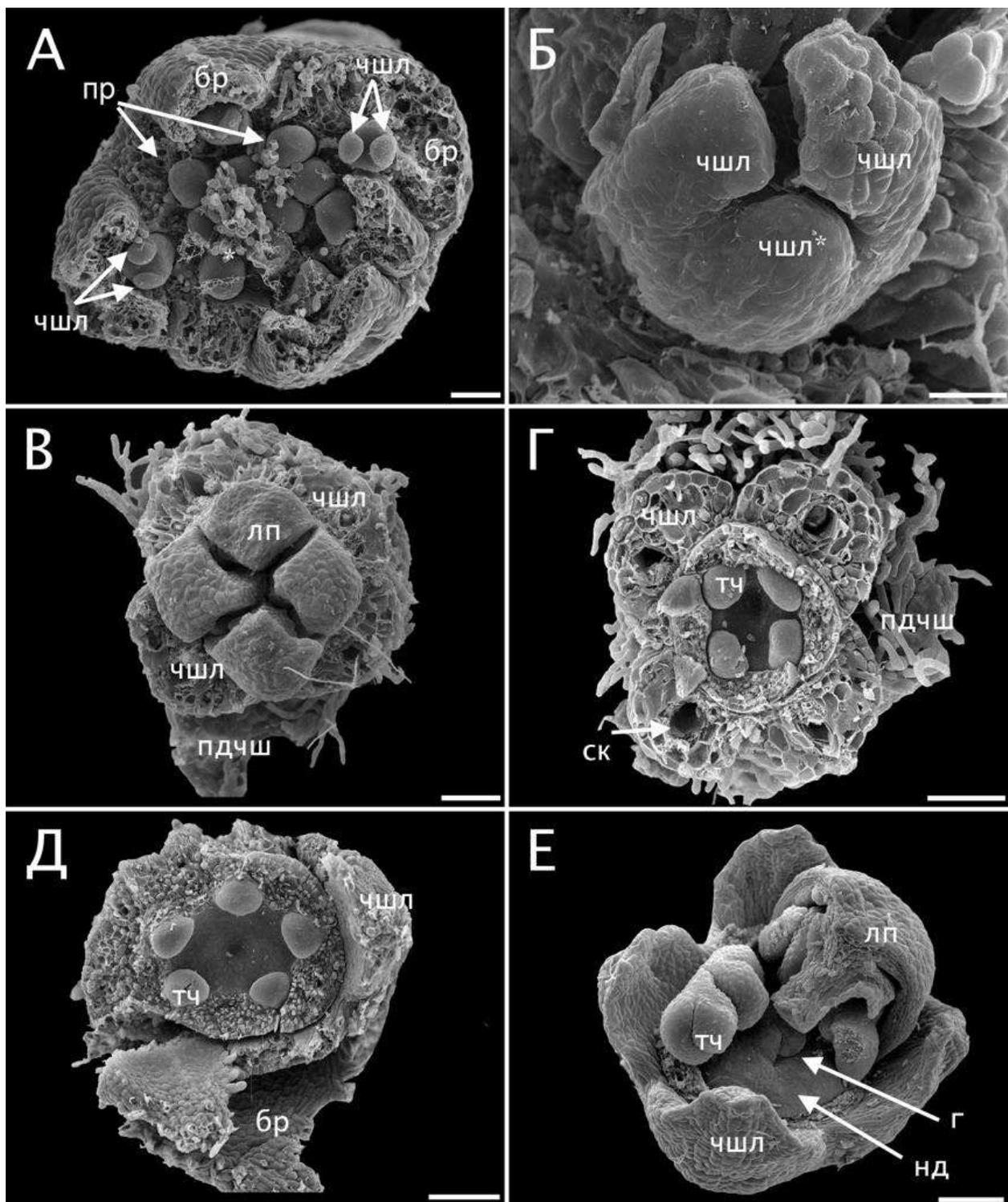
**Рисунок 82. *Polyscias compacta*, морфология зрелого цветка и бутона на последней стадии развития (СЭМ). А – Вид на раскрывшийся цветок сбоку. Б – Продольный разрез через зрелый цветок, лепестки удалены. В – Вид сверху на место сочленения цветка и цветоножки, цветок удален. Г – Вид сверху на раскрывшийся цветок с изображения (А). Д – вид сверху на гинецей на поздних стадиях развития, нектарный диск с множеством устьиц. Е – Устьица нектарного диска с изображения (Д).**

г – гинецей; бш – брюшной шов; лп – лепесток; нд – нектарный диск; пдчш – подчашие; пл – пыльник; ст – силодий; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; уст – устьица; стрелкой обозначена граница брюшного шва Д – звездочкой обозначено место прикрепления удаленного цветка.

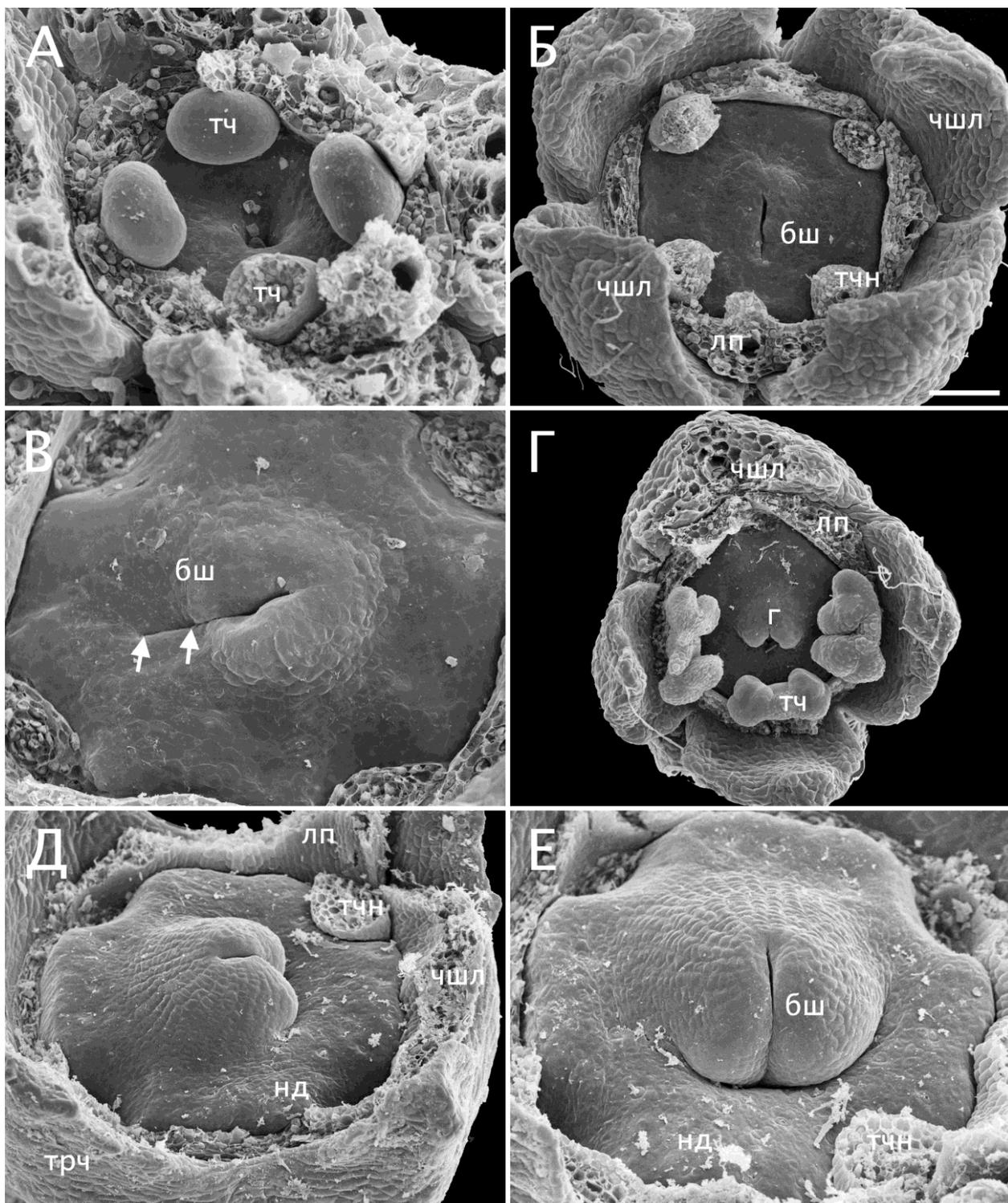
Масштабный отрезок: 300мкм (А, Б, Г), 100 мкм (В, Д), 10 мкм (Е).



**Рисунок 83.** *Polyscias compacta*, морфология плода (СЭМ). А – Вид плода сбоку. Б, В – Вид сверху, хорошо заметны многочисленные устьица.  
пдчш – подчашие, чшл – чашелистик.  
Масштабный отрезок: 1 мм (А), 300 мкм (Б, В).

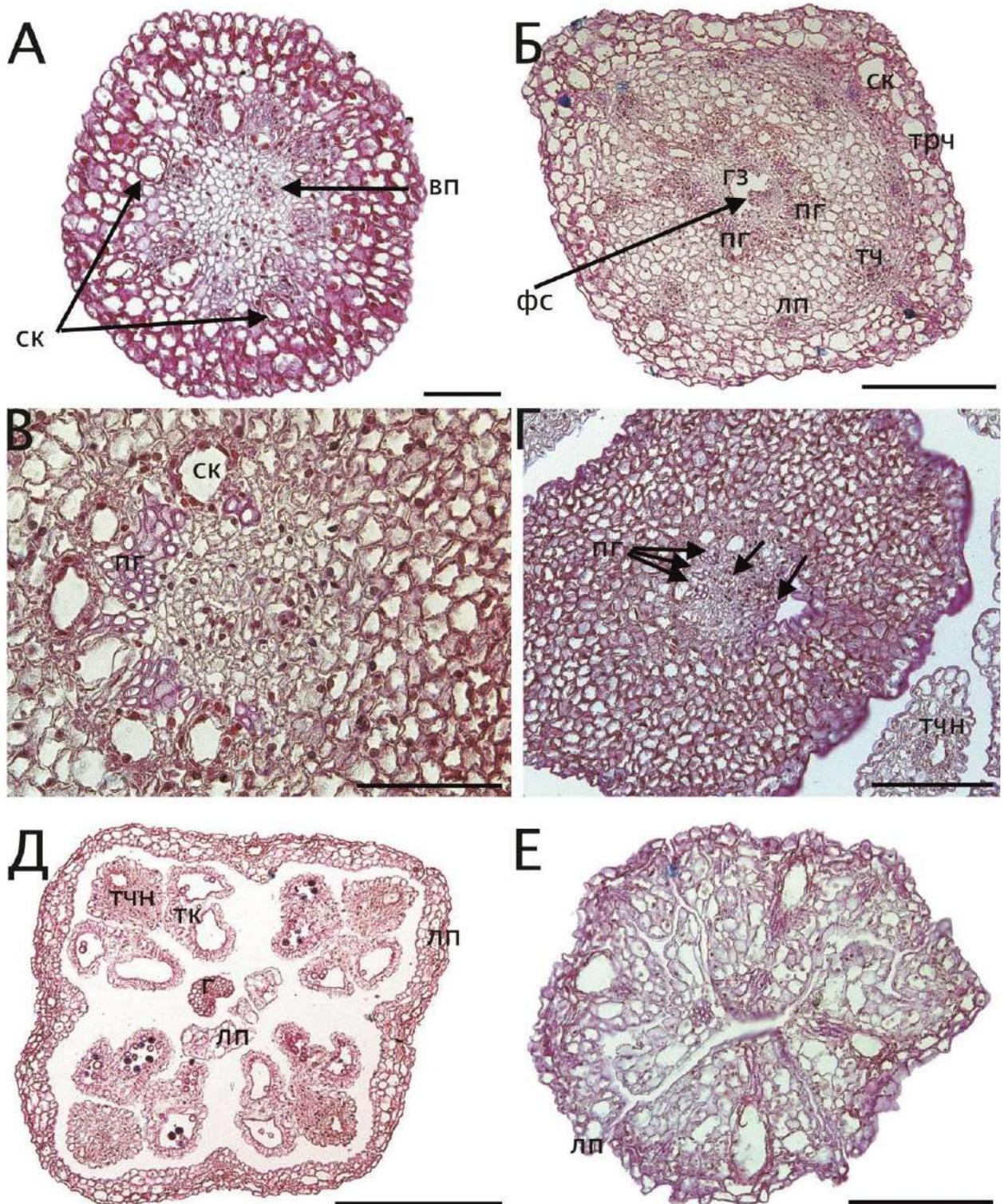


**Рисунок 84.** *Polyscias compacta*, развитие цветка (СЭМ). А – Молодой зонтик с примордиями цветков. Б – Начало заложения чашелистиков, стадия развития трех чашелистиков. В – Начало развития лепестков. Г, Д – Заложение тычинок, начало формирования асцидиатной зоны гинецея. Е – Сформированный бутон. бр – кроющий лист цветка (брактеи); г – гинецей; лп – лепесток; нд – нектарный диск; пр – примордий цветка; чшл – чашелистик; чшл\* – место возникновения третьего чашелистика; пдчш – подчашие; пл – пыльник; тч – тычинка; звездочкой обозначен центр зонтика. Масштабный отрезок: 300 мкм (Е), 100 мкм (А, В – Д), 30 мкм (Б).



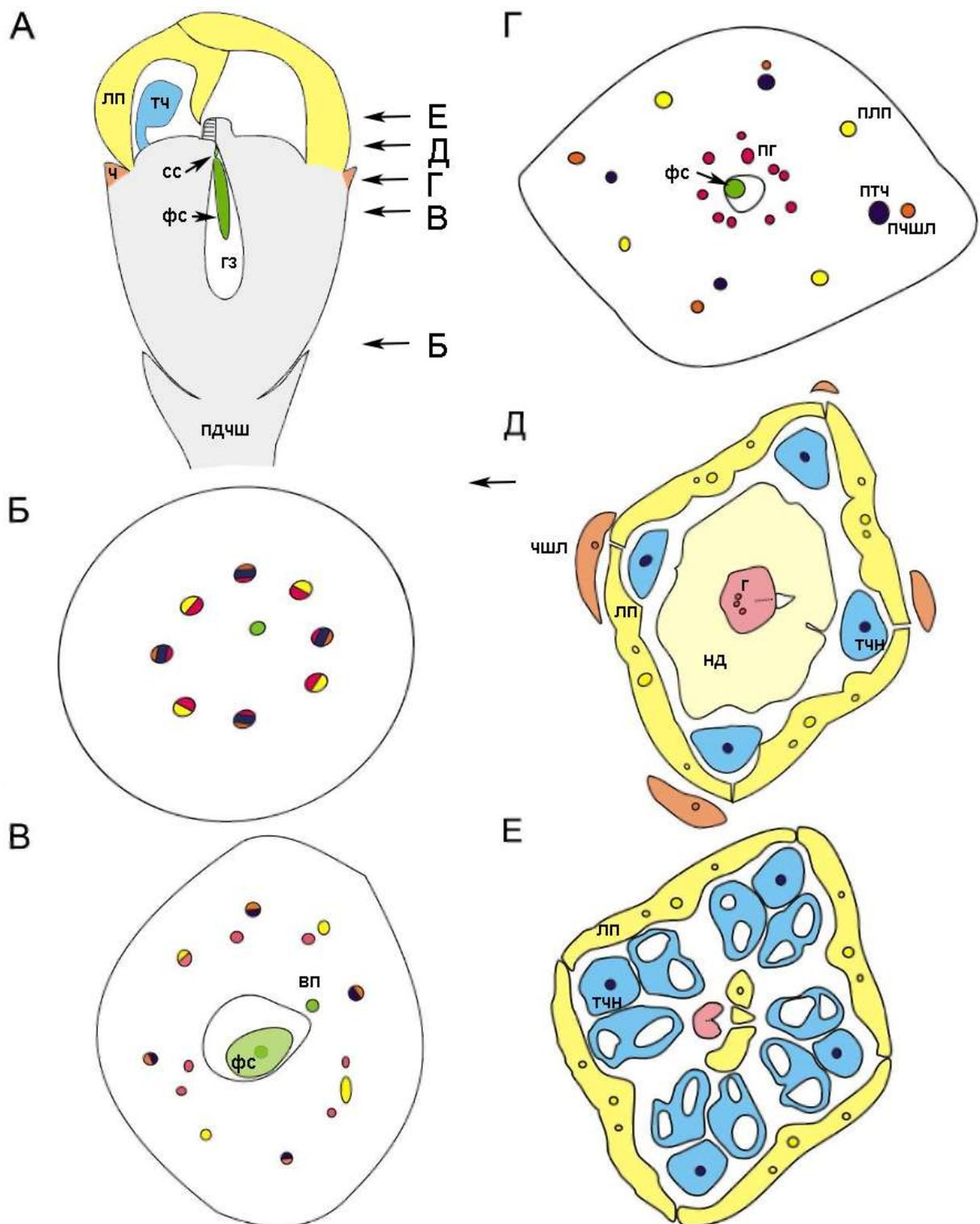
**Рисунок 85. Развитие гинецея *Polyscias compacta* (СЭМ).** А – самая ранняя стадия развития, появление асцидиатной зоны гинецея. Б, В – следующая стадия развития гинецея, брюшной шов имеет уплощенную часть. Г–Е – дальнейшие стадии развития гинецея.

бш – брюшной шов; г – гинецей; лп – лепесток; нд – нектарный диск; пл – пыльник; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; трч- трубка чашечки; чшл- чашелистик; стрелкам обозначена часть брюшного шва, которая зарастет в ходе развития гинецея.



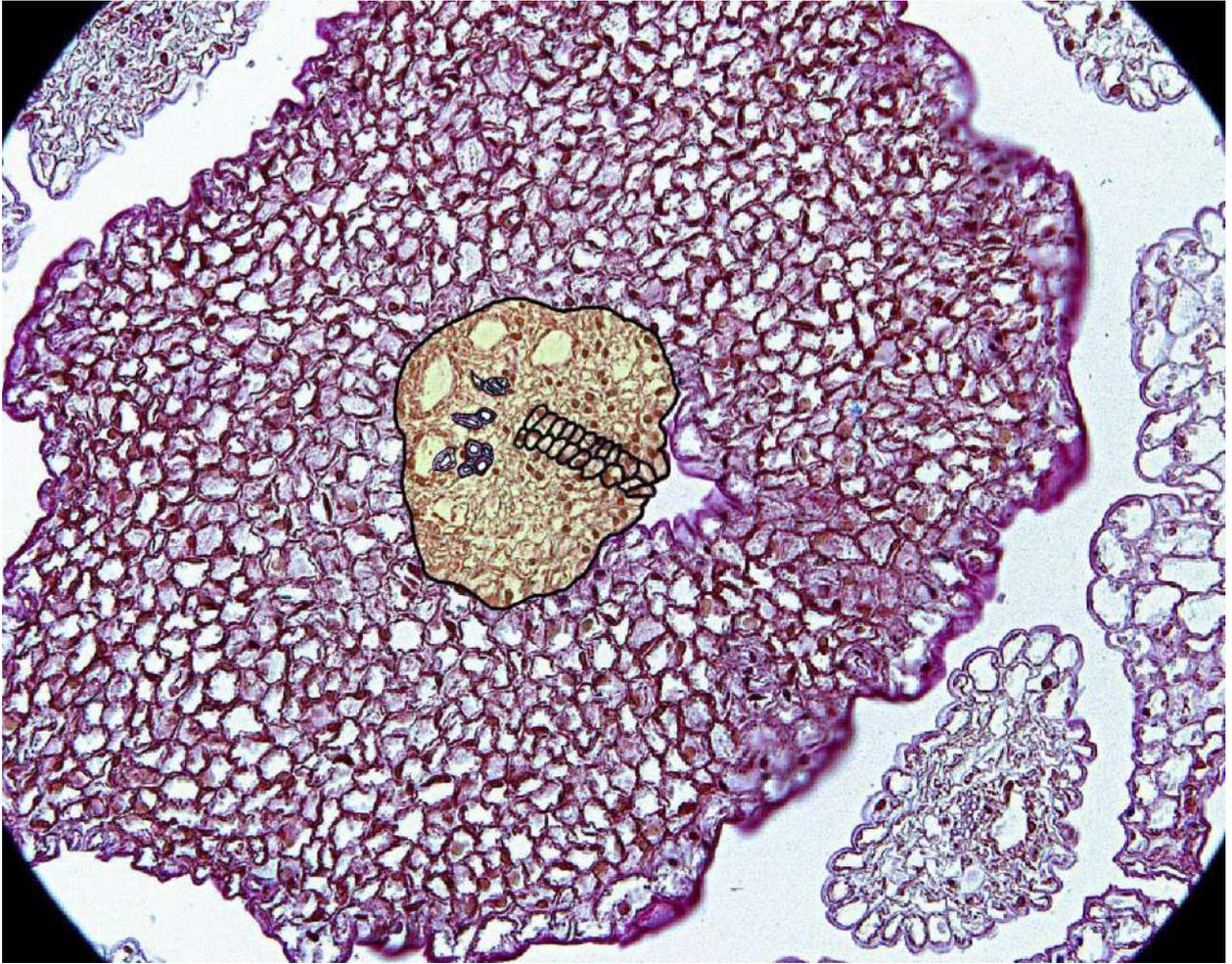
**Рисунок 86.** *Polyscias compacta*, восходящая серия поперечных срезов бутона на поздней стадии развития (СМ). А – Основание цветка. Б – Уровень прикрепления фертильной семяпочки. В – Чуть ниже поперечной зоны. Г – Уровень постгенитального срастания краевплодолистика. Д – Срез цветка на уровне рыльца, видны края лепестков, загнутые в бутон. Е – Верхушка венчика.

вп – вентральный проводящий пучок гинецея; г – гинецей; гз – гнездо завязи; лп – лепесток; нд – нектарный диск; пг – проводящий пучок гинецея; плп – проводящий пучок лепестка; ск – секреторный канал; трч – трубка чашечки; птч – проводящий пучок тычинки; пчшл – проводящий пучок чашелистика; тчн – тычиночная нить; тк – тека  
 Масштабный отрезок: 100 мкм.

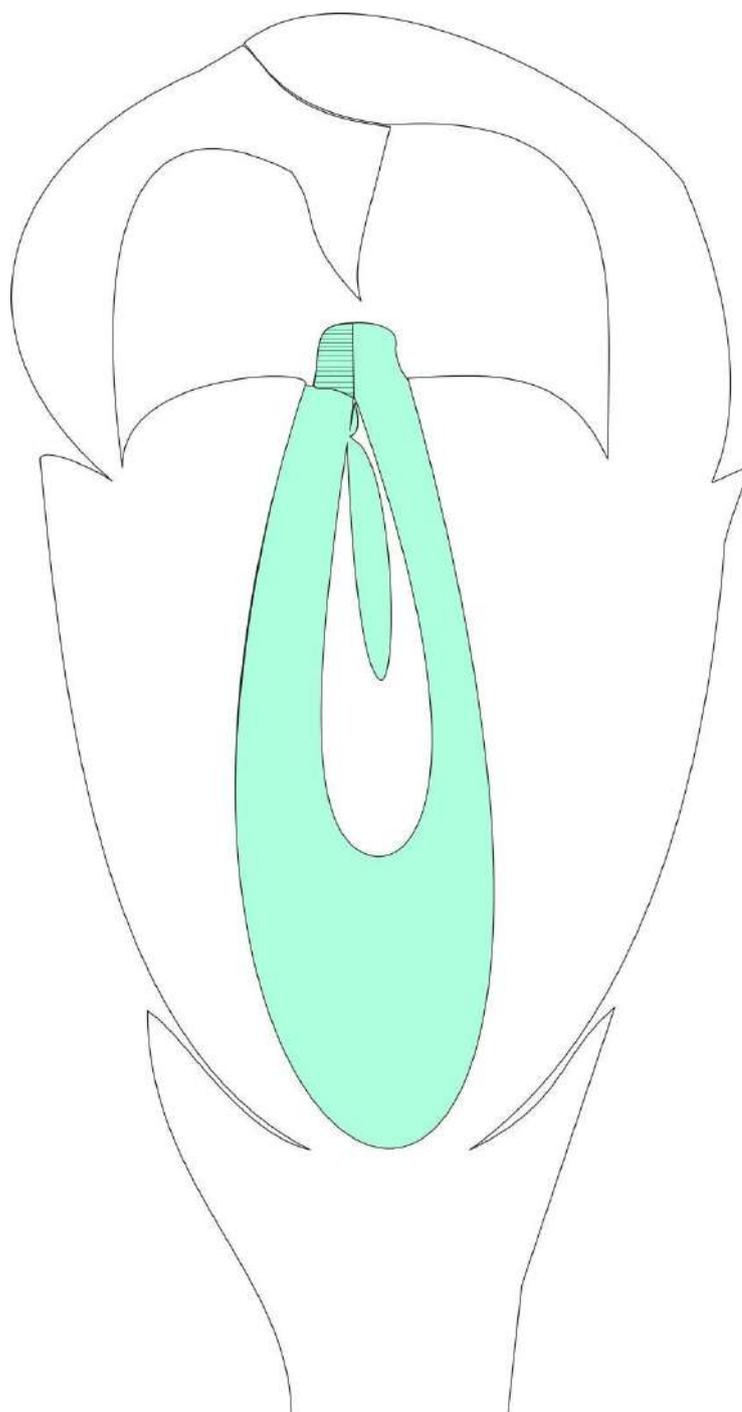


**Рисунок 87. *Polyscias compacta*, схемы продольного и поперечного срезов. А – продольный срез в плоскости лепестков (тычинки в этом случае не видны). Б–В – восходящая серия поперечных срезов бутона на поздней стадии развития. Б – схема среза с рис.86А. Д – схема поперечного среза с рис. 86Г. Е) Схема среза с рис. 86Д. Стрелками на изображении А показан уровень поперечных срезов Б–Е.**

вп – вентральный пучок; гз – гнездо завязи; лп – лепесток; нд – нектарный диск; пг – проводящий пучок гинецея; пдч – подчашие; пп – проводящий пучок лепестка; птч – проводящий пучок тычинки; пчшл – проводящий пучок чашелистика; р – рыльце; сс – стерильная семязпочка; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; фс – фертильная семязпочка; ч – чашечка; чшл – чашелистик.



**Рисунок 88.** Возможные границы ткани плодолистика и цветоложа у *Polyscias compacta* (версия рис. 86 Г, показывающая теоретическую интерпретацию границ плодолистика). Цветом обозначены вероятные границы плодолистика. Проводящие пучки и область постгенитального срастания краев плодолистика дополнительно обведены.



**Рисунок 89.** Возможные границы ткани плодолистика и цветоножа у *Polyscias compacta* (версия рис. 87А, показывающая теоретическую интерпретацию границ плодолистика). Ткань плодолистика обозначена цветом. Горизонтальной штриховкой обозначено место постгенитального срастания краев плодолистика.

### **3.8. *Polyscias australiana* (Araliaceae)**

#### **3.8.1. Морфология цветка**

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 8–12 цветков, каждый из которых располагается в пазухе кроющего листа. Цветок пентамерный (за исключением тримерного гинецея), тетрациклический, обоеполый. Соседние круги чередуются между собой.

Околоцветник двойной, чашелистики сростаются в основании с образованием небольшой трубки, несущей по краю пять зубцов (Рис. 90Д). По краю чашелистики покрыты волосками (Рис. 90Г). Венчик из пяти свободных лепестков (Рис. 91Б). Почкосложение венчика створчатое.

На поздних стадиях развития бутона пять крупных тычинок занимают все свободное пространство. Тычинки дорзификсные, интрорзные тетраспорангиатные, с двумя теками (Рис. 90В). Редко встречаются цветки с четырьмя тычинками (Рис. 90Е). Тычиночная нить короткая и узкая.

Гинецей синкарпный из трех плодолистиков, сростающихся до самой верхушки (Рис. 90А–Е). Три рыльца сидячие, покрыты короткими папиллами (Рис. 90Д). Гинецей имеет длинную синасцидиатную и короткую симпликатную зоны. Завязь нижняя (Рис. 90А, Б). Симпликатная зона в молодом гинецее выглядит как трехлучевой канал (Рис. 90А), который в зрелом цветке постгенитально зарастает (Рис. 91Г). Вокруг области постгенитального срастания дифференцируется проводниковая ткань пыльцевых трубок. Формируется компитум (Рис. 91Г, Д). Синасцидиатная зона трехгнездная (Рис. 91З, И)

Каждый плодолистик имеет две семяпочки: фертильную (направлена вниз) и стерильную (направлена вверх), которые прикрепляются на границе симпликатной и синасцидиатной зон, то есть в поперечной зоне (Рис. 91Д–И).

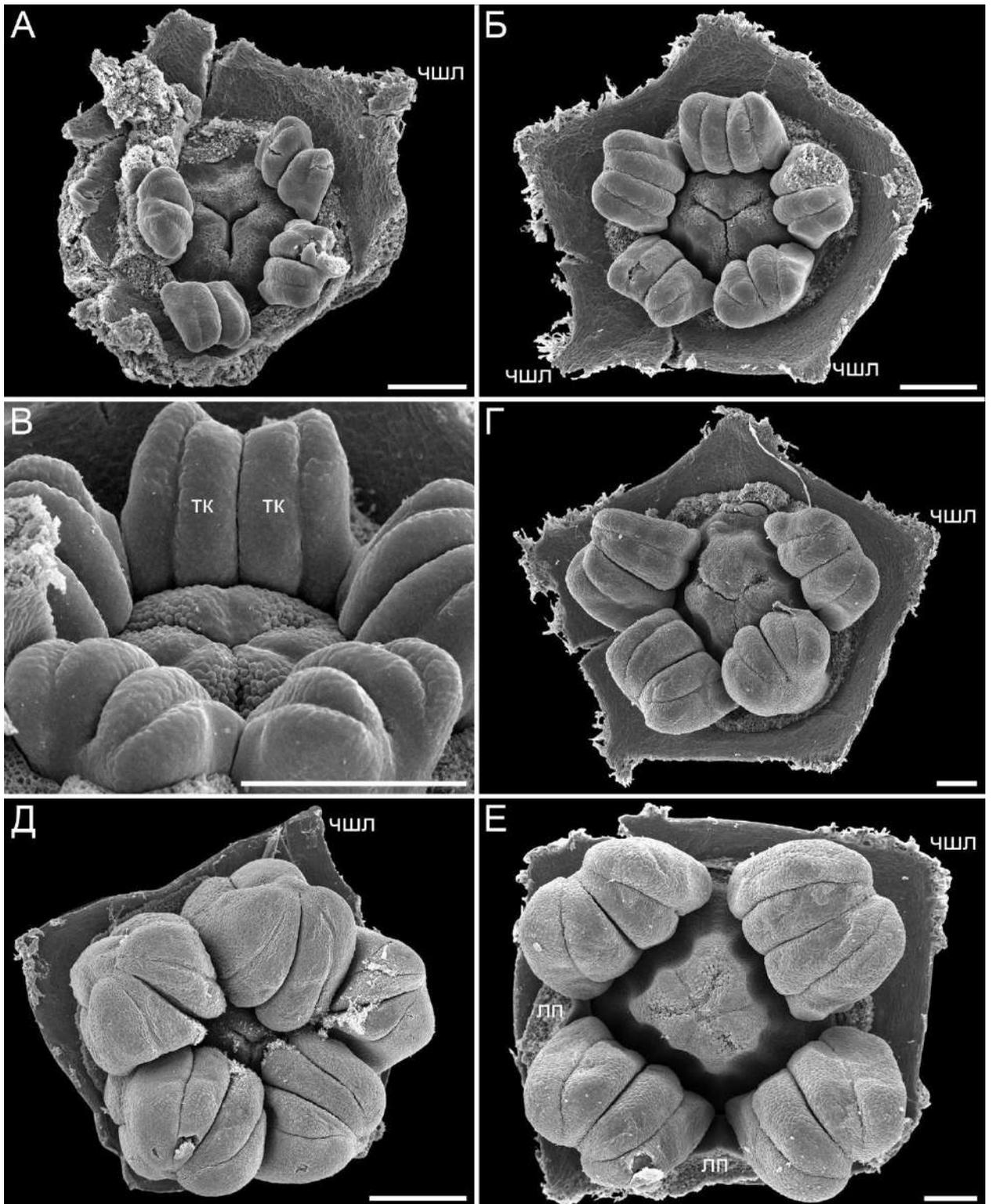
#### **3.8.2. Васкулатура цветка**

В дистальной части синасцидиатной зоны, вокруг гнезд присутствует 10 периферических пучков из которых пять иннервируют лепестки, а остальные чашелистики и тычинки (Рис. 91В). Помимо этих пучков в

перегородках между гнездами располагаются группы из трех пучков (Рис. 91З, И).

На уровне прикрепления семяпочек в центре гинецея присутствует крупный синвентральный пучок, иннервирующий семяпочки (Рис. 91Е). Вокруг гнезд на этом уровне присутствуют многочисленные мелкие пучки, формирующие анастомозы друг с другом (Рис. 91Д, Е).

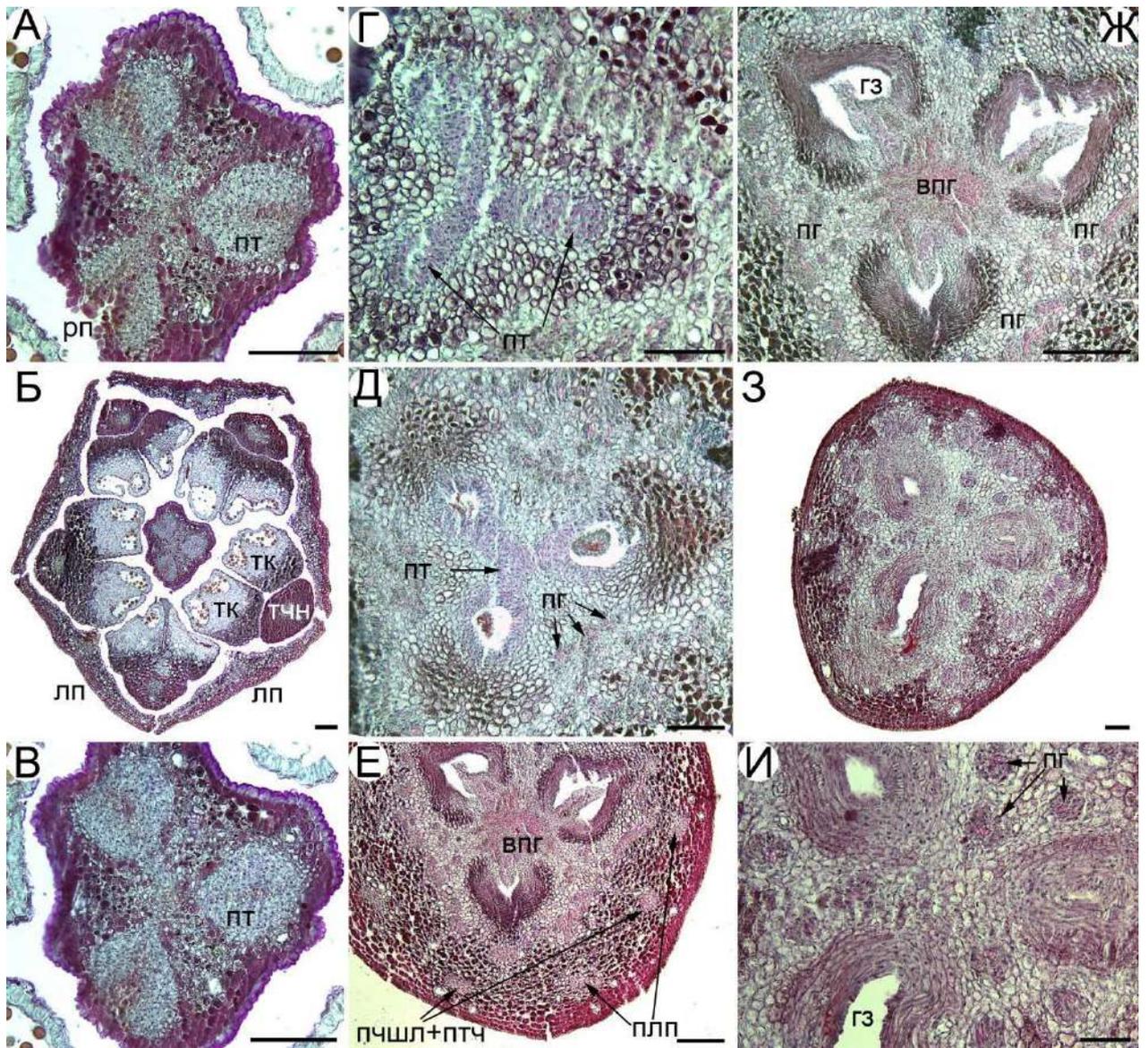
В симпликатной зоне вентральные пучки не различимы, но присутствуют многочисленные мелкие пучки, окружающие область постгенитального срастания и которые не доходят до рылец (Рис. 91А–Г).



**Рисунок 90. Цветок *Polyscias australiana*, лепестки удалены (СЭМ).**

А–Г – Следующие друг за другом поздние стадии развития гинецея, демонстрирующие постгенитальное зарастание в области рыльца. Д – Пентамерный (исключая тримерный гинецей) цветок. Е – Тетрамерный (исключая тримерный гинецей) цветок. лп – основание удаленного лепестка; тк – тека чшл – чашелистик.

Масштабный отрезок: 500мкм (Д); 200 мкм (А, Б, Г, Е); 100 мкм (В).



**Рисунок 91.** Нисходящая серия поперечных срезов полностью сформированного цветочного бутона *Polyscias australiana* (СМ). А–Д – Симпликатная зона гинецея. А – Рыльце. Б – Срез цветка на уровне рыльца. В – Детали изображения Б – Рыльце, хорошо заметны три отдельных тяжа проводниковой ткани. Г – Уровень выше стерильной семяпочки. Д – На уровне стерильной семяпочки. Е – Уровень прикрепления фертильной семяпочки (поперечная зона). Ж – Детали изображения (Е). З – Синасцидиатная зона ниже фертильных семяпочек. И – Детали изображения (З), демонстрирующие группы из трех проводящих пучков в септе.

вп – вентральный проводящий пучок гинецея; гз – гнездо завязи; лп – лепесток; пг – проводящие пучки гинецея (не вентральные); плп – проводящий пучок лепестка; пт – проводниковая ткань; птч – проводящий пучок тычинки; пчшл – проводящий пучок чашелистика; рп – рыльцевые папиллы; тк – тека; тчн – тычиночная нить.

Масштабный отрезок: 1 мм (А–И).

### 3.9. Морфология цветка *Polyscias aubrevillei* (Araliaceae)

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 6–10 цветков, каждый из которых располагается в пазухе кроющего листа. Кроющий лист покрыт длинными волосками по верхнему краю (Рис. 93А–Е). Брактеолы отсутствуют.

В месте сочленения с цветком цветоножка расширяется, облегая основание цветка (Рис. 92А). По краям этого расширения расположено плотное кольцо многоклеточных волосков, проводящих пучков в это расширение не отходит (Рис. 92В, 94А).

Цветки тетрациклические, обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются между собой. Меризм всех кругов может быть разным, число элементов в чашечке, венчике и андроцее всегда равное, а меризм гинецея меняется независимо от других кругов.

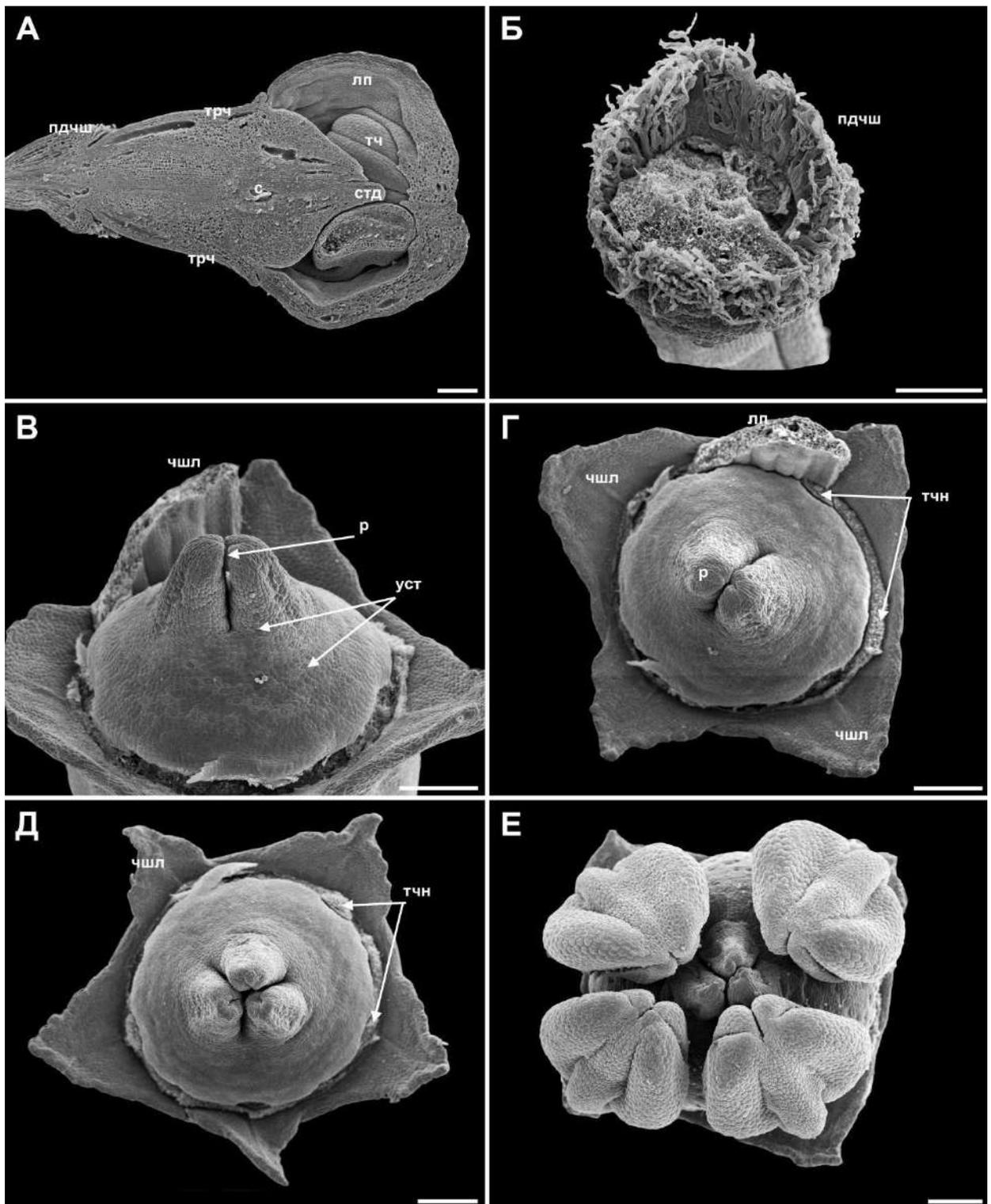
Чашечка образована трубкой, несущей по краю четыре или пять свободных зубцов (Рис. 92Г, Д). Зубцы чашечки намного короче трубчатой части (Рис. 92А). Чашечка не опушена, устьица отсутствуют (Рис. 92В–Е). Как в случае тетрамерной, так и в случае пентамерной чашечки один из чашелистиков всегда занимает медианное абаксиальное положение (Рис. 93В–Е).

Венчик представлен четырьмя или пятью лепестками, чередующимися с чашелистиками (Рис. 93В–Е). В зрелом бутоне лепестки очень плотно прилегают друг к другу, формируя камеру, в которой располагаются тычинки и стилодии (Рис. 92А). При этом в верхней части лепестки немного завернуты в сторону гинецея и таким образом соприкасаются своими абаксиальными поверхностями. Почкосложение венчика в бутоне створчатое. Лепестки зеленого цвета, при цветении сильно отогнуты вниз.

Андроцей из четырех–пяти тычинок, которые чередуются с лепестками (Рис. 93В–Е). Пыльники интрорзные, тетраспорангиатные, с двумя теками, бледно-желтого цвета. Тычиночная нить короткая, узкая (Рис. 92А).

Гинецей синкарпный с нижней завязью. Он может состоять из двух или трех плодолистиков (Рис. 92В–Е, 93А–Е). Каждый плодолистик имеет стилодий и рыльце (Рис. 92В, Д, Е). Были обнаружены тетрамерные цветки с димерным и тримерным гинецеем (Рис. 92Г, Е, 93Г–Е). У пентамерных цветков зафиксирован только тримерный гинецей (Рис. 92Д, 93В). Разные варианты сочетаний могут быть обнаружены в пределах одного соцветия (Рис. 93А, Б). Число гнезд в завязи, стилодиев и рылец соответствует числу плодолистиков в гинецее (Рис. 94Б–В, Д–Е, Ж–И). В каждом гнезде завязи в поперечной зоне прикрепляется одна фертильная (свисающая в полость гнезда) и одна стерильная (направленная вверх) семязпочка (Рис. 94Г, Д, Ж, З). Одна из фертильных семязпочек может быть недоразвита как в тримерном, так и в димерном гинецее (Рис. 94Г, Ж). При этом стерильная семязпочка (направленная вверх) и рыльце у плодолистика с недоразвитой свисающей семязпочкой присутствуют. В основании цветка по периферии расположено кольцо из полостей, которые продолжают вплоть до рылец (Рис. 94В). Ориентация гинецея относительно кроющего листа может быть разной. В случае димерного гинецея два плодолистика могут быть расположены как в медианной, так и в трансверзальной плоскости (Рис. 93Д, Е). В случае тримерного гинецея один плодолистик может быть абаксиальным или адаксиальным (Рис. 93В, Г).

Вокруг стилодиев находится нектарный диск, на котором расположены устьица, доходящие вплоть до основания стилодиев (Рис. 92В).

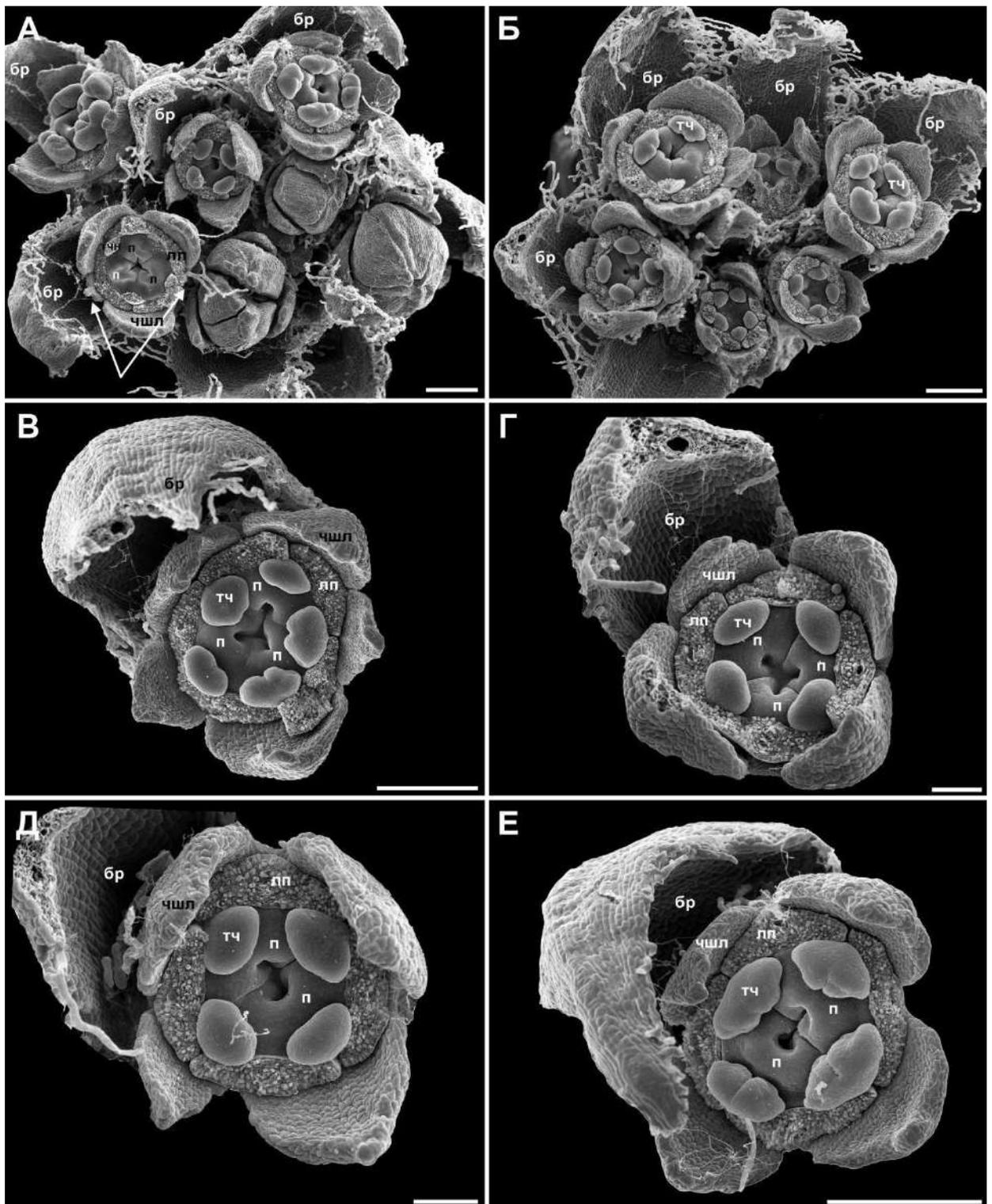


**Рисунок 92. Внешний вид цветка *Polyscias aubrevillei* перед цветением (СЭМ).**

А – Продольный разрез через бутон. Б – Расширение цветоножки, покрытое во краю волосками. В – Тетрамерный цветок с двумя стилодиями; на нектарном диске видны устья. Тычинки и лепестки удалены. Г – Цветок (В), вид сверху. Д – Пентамерный цветок с тримерным гинецеем. Лепестки и тычинки удалены. Е – Тетрамерный цветок с тримерным гинецеем, лепестки удалены.

пдчш – подчашие; чшл – чашелистик; трч – трубка чашечки; тчн – тычиночная нить; тч – тычинка; лп – лепесток; стд – стилодий; р – рыльце; у – устье.

Масштабный отрезок: 300 мкм.

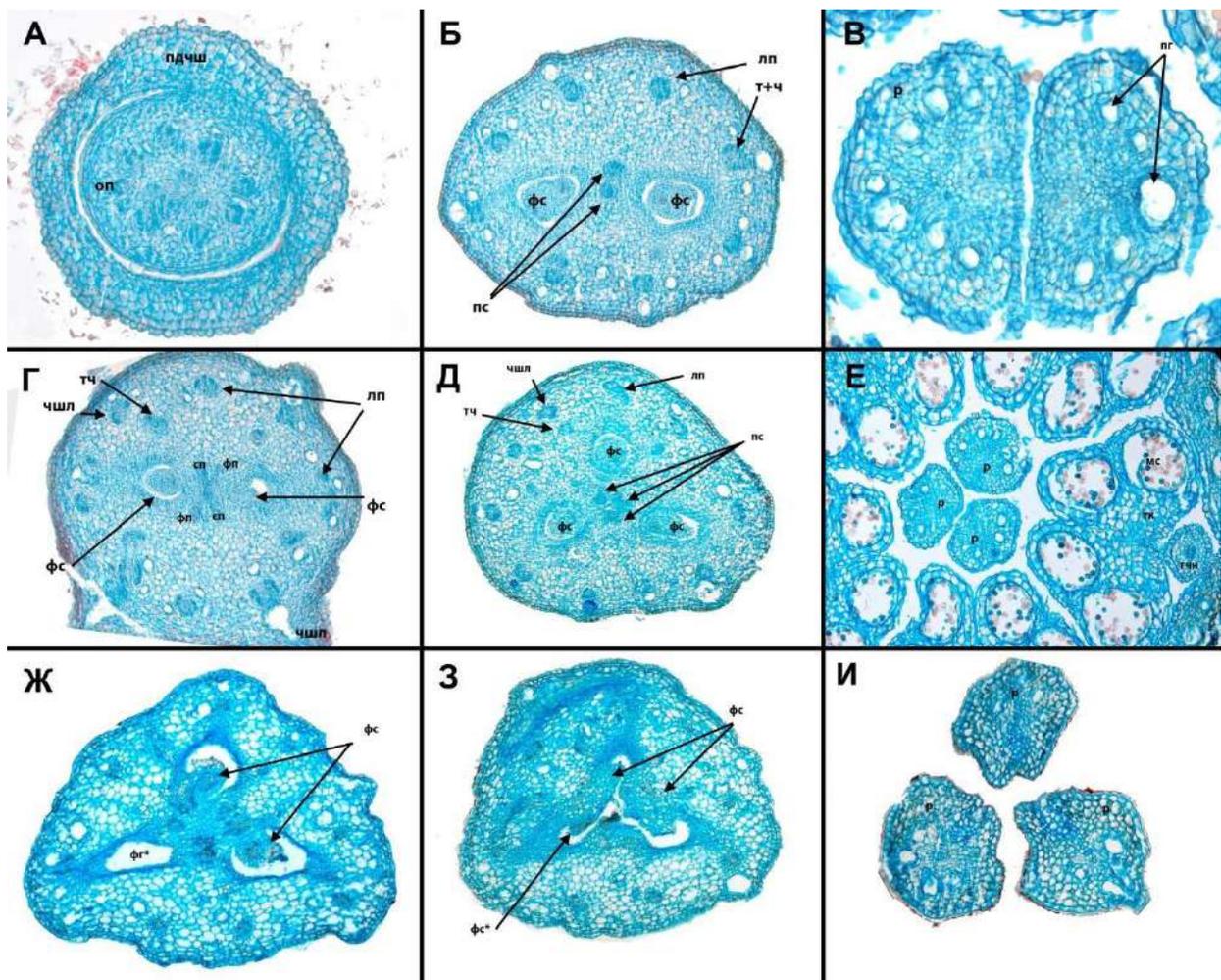


**Рисунок 93. Варианты меризма и ориентации цветка *Polyscias aubrevillei* относительно кроющего листа (СЭМ). А – Соцветие с цветками на разной стадии развития, цветки с разным меризмом встречаются в пределах одного зонтика. Б – Соцветие с цветками на разной стадии развития, цветки с разным меризмом встречаются в пределах одного зонтика. В – Пентамерный цветок с тримерным гинецеем, лепестки удалены. Один чашелистик и два плодолистика абаксиальные, один плодолистик адаксиальный. Г – Увеличенный (Б), тетрамерный цветок с тримерным гинецеем, лепестки удалены. Один чашелистик и один плодолистик абаксиальный, два оставшихся плодолистика адаксиальные. Д – Увеличенный (А). Тетрамерный цветок с димерным гинецеем, лепестки удалены. Один чашелистик абаксиальный, плодолистки расположены в медианной**

плоскости цветка. Е – Увеличенный (А). Тетрамерный цветок с димерным гинецеем, лепестки удалены. Один чашелистик абаксиальный, плодолистики расположены в трансверзальной плоскости.

бр – брактя, кроющий лист; лп – лепесток; п – плодолистик; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелистик; стрелочки указывают у цветка с неправильным расположением чашелистика неправильный чашелистик и место, где он должен быть.

Масштабные отрезки: 300 мкм (А–В, Е); 100 мкм (Г, Д).



**Рисунок 94. Поперечные срезы цветка *Polyscias aubrevillei* с разным строением гинецея (СМ). Срезы А – В принадлежат одному цветку; Г–Е – третьему; Ж–И – четвертому. А – Срез цветоножка на уровне основания подчашья видно кольцо восьми проводящих пучков. Б – Срез на уровне верхней части синасцидиатной зоны димерного гинецея; обе фертильные семяпочки развиты. В – Срез на уровне свободных рылец, в рыльцах видны полости. Г – Срез димерного гинецея в поперечной зоне, правая фертильная семяпочка развита нормально, левая – недоразвита. Д – Срез тримерного гинецея на уровне верхней части синасцидиатной зоны; все фертильные семяпочки развиты нормально. Е – Рыльца цветка (Д). Ж – Срез тримерного гинецея на границе асцидиатной и поперечной зоны, левая нижняя семяпочка недоразвита, остальные развиты нормально. З – Срез чуть выше (Ж), видна недоразвитая семяпочка. И – Рыльца цветка (З).**

пдчш – подчашье; оп – основной пучок, который потом иннервирует лепесток/тычинку+чашелистик и гинецей; фс – фертильная семяпочка; пс – пучок семяпочек, потом разделяется на две ветви, которые идут в стерильную и фертильную семяпочку; лп – пучок лепестка; т+ч – общий пучок тычинки и чашелистика; пг – полость гинецея, которые присутствуют в завязи и продолжают в рыльце; фп – пучок фертильной семяпочки; фг\* – гнездо с недоразвитой фертильной семяпочкой; фс\* – недоразвитой фертильной семяпочкой.

### 3.10. Морфология цветка *Polyscias andraerum* (Araliaceae)

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 7–15 цветков, каждый из которых располагается в пазухе кроющего листа. Цветок расположен в пазухе кроющего листа, покрытого короткими, тонкими волосками по верхнему краю на наружной стороне, в основании кроющего листа на внутренней стороне также иногда встречаются волоски (Рис. 95В, 96Г, 97А–Д). Брактеолы отсутствуют. В месте прикрепления цветка цветоножка расширяется, облегая основание чашечки (Рис. 95Г). По краям этого расширения расположено плотное кольцо волосков. Цветки тетрациклические, обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются между собой. Меризм всех кругов может быть разной (Таблица 7), число элементов в чашечке, венчике и андроцее почти всегда равное (найден один цветок с семью чашелистиками и шестью лепестками и тычинками), а меризм гинецея меняется независимо от других кругов (Рис. 96А–3). Разные варианты сочетаний встречаются в пределах одного соцветия (Рис. 95А, Б, 97А, В, Е).

На большом протяжении чашелистики срастаются между собой, образуя трубку чашечки, несущую на верхушке свободные зубчики (Рис. 95Г). Чашечка не опушена. Число чашелистиков в составе чашечки может варьировать от четырех до семи (Рис. 96А–3). В случае тетрамерной и пентамерной чашечки чашелистики равномерно срастаются между собой в основании, на верхушке чашечки остаются короткие свободные лопасти (Рис. 96В, Е, 97Г, Д). В случае гексамерной чашечки пять чашелистиков образуют трубку, а шестой отходит от общей трубки в самом основании и образует свободный зубец, продолжающийся вдоль трубки чашечки с внутренней стороны (Рис. 96Г). В единственном случае, когда это можно было определить, он занимал почти абаксиальное положение (Рис. 96Г). Заканчивается он на одном уровне со свободными зубчиками пяти остальных чашелистиков. В случае семи чашелистиков таких «выбивающихся» с внутренней стороны чашечки чашелистиков два, которые обычно расположены на

противоположных концах чашечки (Рис. 96А, Б, Ж, З). Устьиц на чашелистиках не обнаружено.

Венчик состоит из свободных лепестков, которых может быть от четырех до семи (Рис. 95Б). На абаксиальной поверхности лепестков присутствуют устьица (Рис. 95Д). Лепестки плотно сомкнуты своими боковыми поверхностями. Во время цветения широко раскрыты.

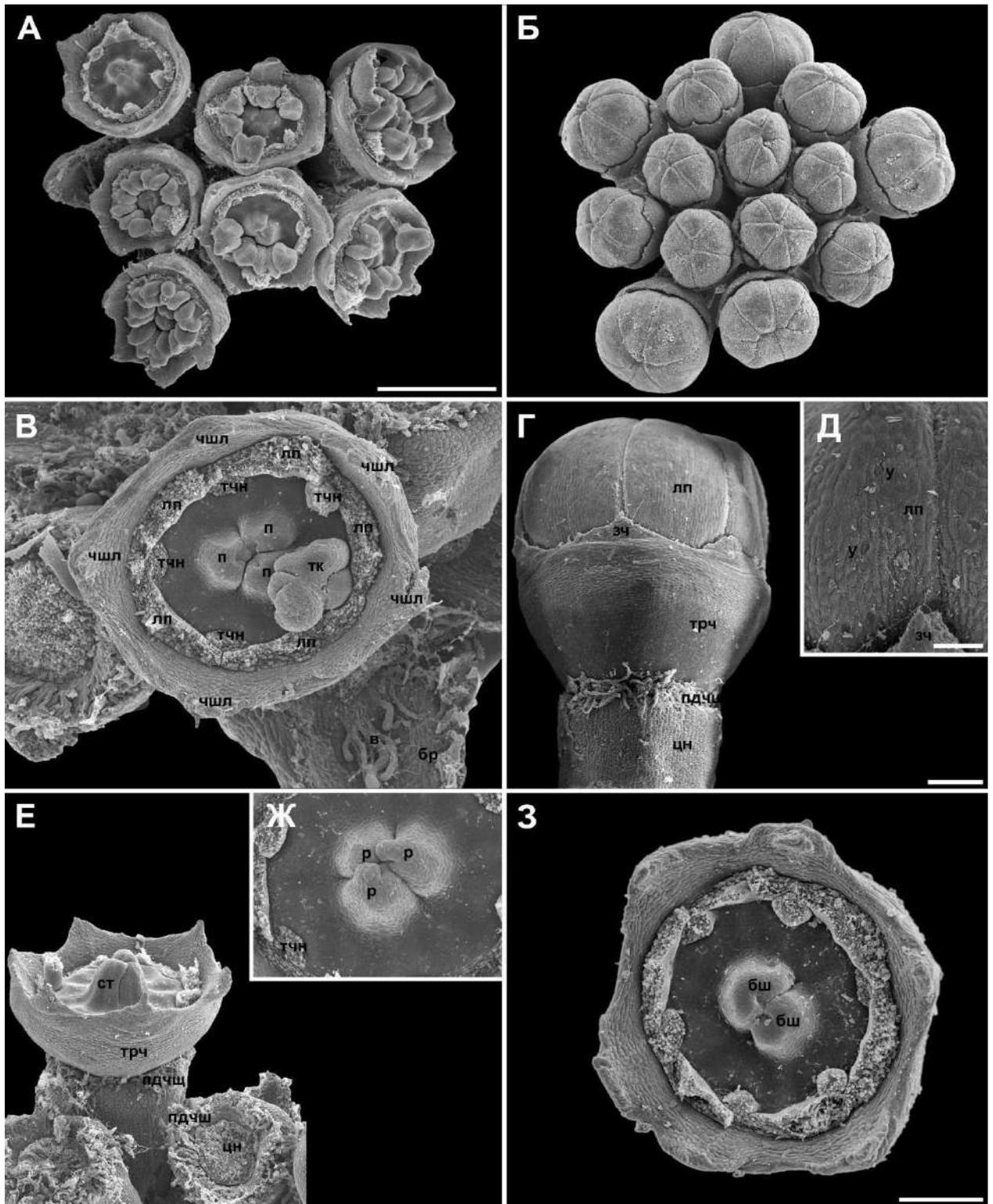
Андроцей представлен 4–7 тычинками, чередующимися с лепестками (Рис. 96Е, Ж). Пыльники тетраспорангиатные, с двумя теками, бледно-желтого цвета. Тычиночная нить чуть длиннее пыльника.

Гинецей синкарпный, с нижней завязью. Меризм гинецея варьирует от двух до четырех (Рис. 96Е–Ж). Ориентация гинецея может быть разной. Из восьми цветков с димерным гинецеем, где было возможно определить положение гинецея относительно кроющего листа, у четырех плодолистки были расположены в медианной плоскости (Рис. 96Г, 97Г), у двух в трансверзальной (Рис. 97В) и у двух гинецей был расположен немного косо относительно кроющего листа (Рис. 97В, Д). В случае тримерного гинецея из четырех изученных цветков у двух один плодолистик был абаксиальным (Рис. 97Б), у двух адаксиальным (Рис. 97А). Для тетрамерного гинецея данных по ориентации цветка относительно кроющего листа нет.

В димерном гинецее плодолистки одинакового размера, брюшные швы обычно расположены друг напротив друга (Рис. 96Д, Ж), но иногда встречается и немного косо расположение (Рис. 95З, 96Г). В тримерном гинецее один плодолистик на поздних стадиях развития обычно немного меньше двух других, рыльца которых налегают на рыльце меньшего плодолистика (Рис. 95Е, Ж). В единственном изученном тетрамерном гинецее два плодолистика, расположенных напротив друг друга, соприкасаются стилодиями, а другая пара нет (Рис. 96З). Тетрамерный гинецей встречается намного реже двух других вариантов (см. Таблица 8).

**Таблица 8:** Варианты сочетания числа органов в цветке *Polyscias andraerum* и число этих вариантов в выборке. Венчик в таблице не указан, так как число элементов подсчитывалось после удаления лепестков, затрудняющих подсчет остальных органов.

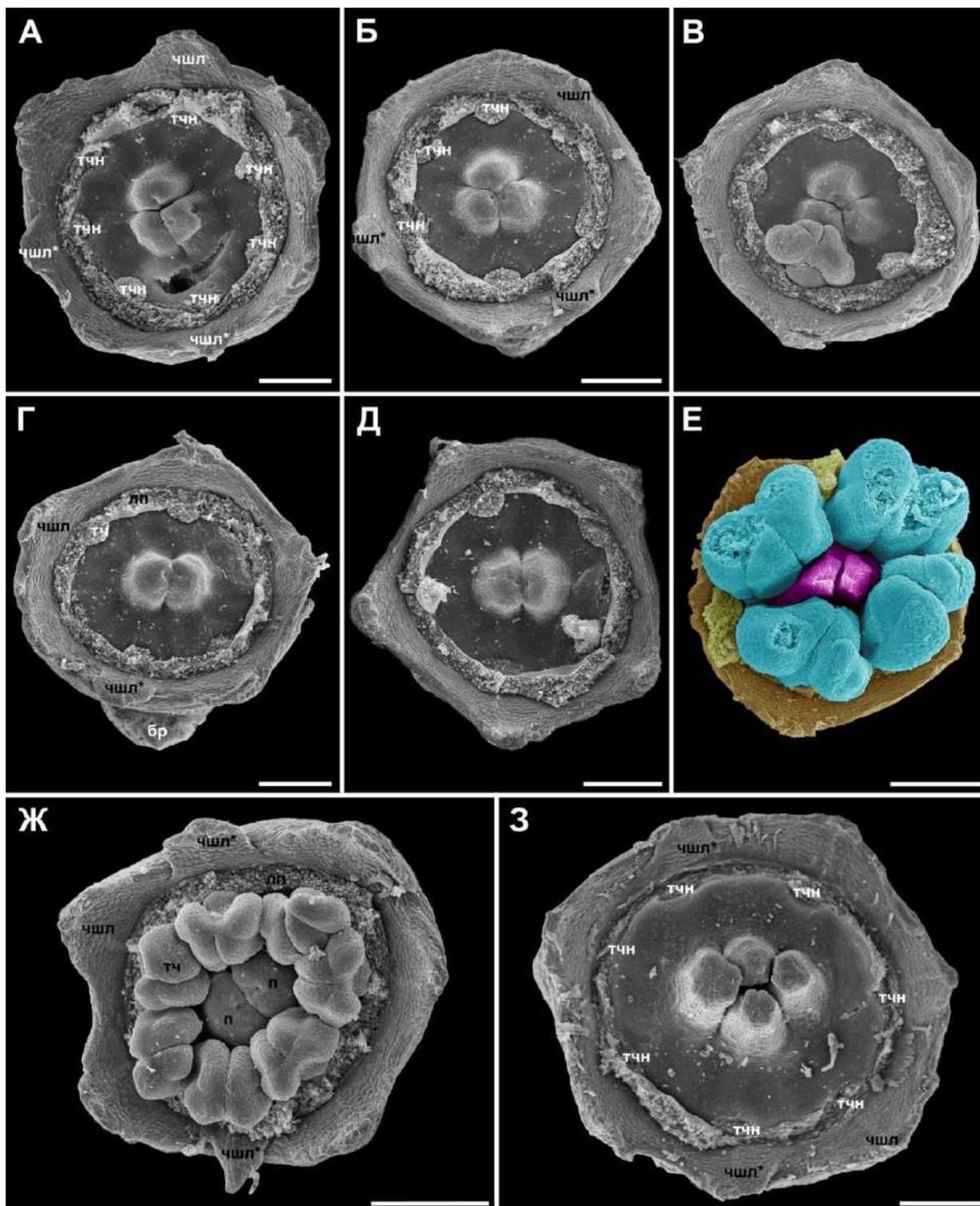
Чашечка	7	6	5	6	5	4	7	7	7
Андроцей	7	6	5	6	5	4	6	7	7
Гинецей	3	3	3	2	2	2	2	2	4
Число цветков	1	11	2	4	12	3	1	2	1



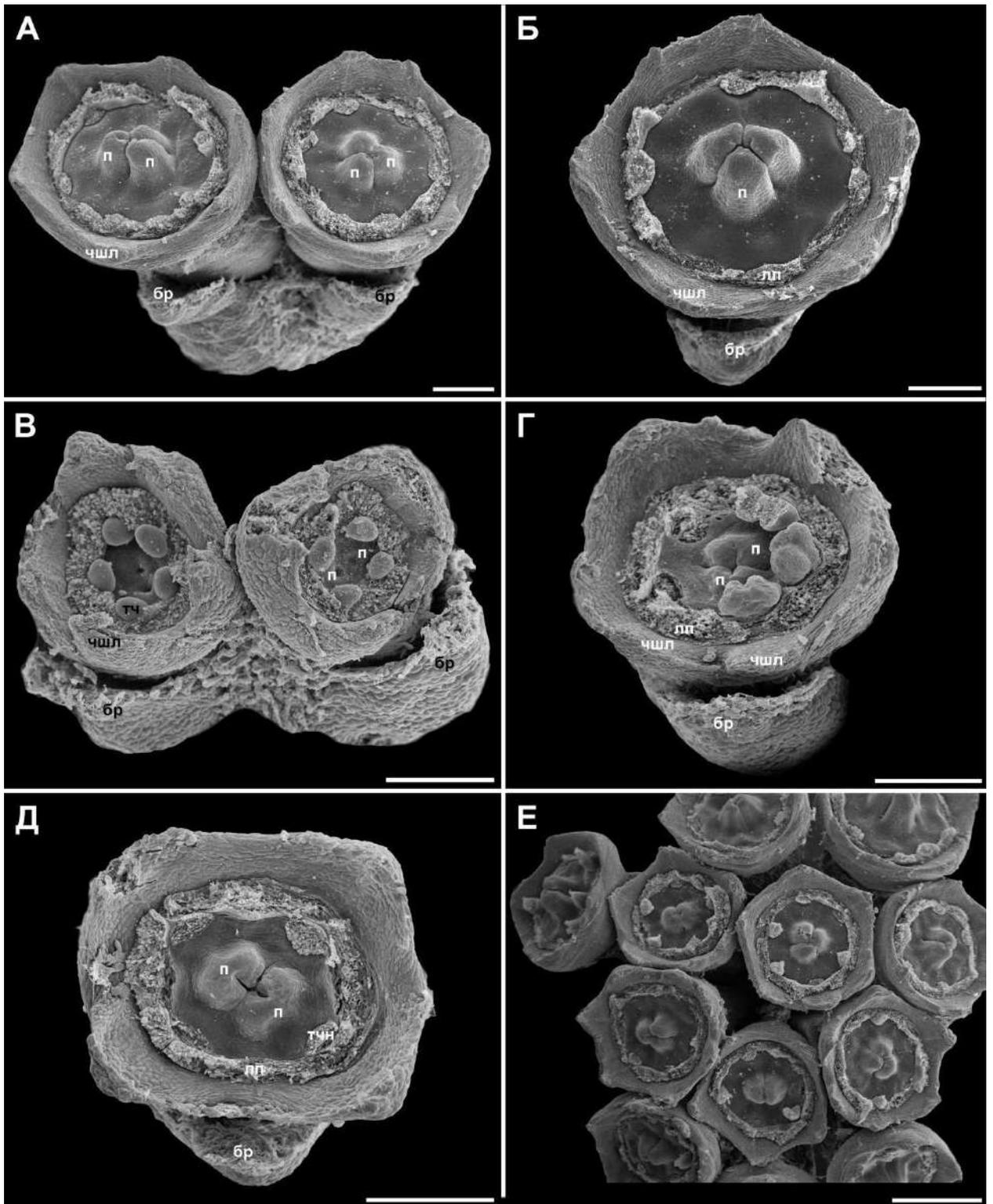
**Рисунок 95. Внешний вид цветка *Polyscias andraerum* перед цветением (СЭМ).** А – Часть соцветия с удаленными лепестками. Видно разный меризм андроеца и гинецея у разных цветков. Б – Соцветие. Меризм венчика у разных цветков отличается в пределах одного соцветия. В – Вид на цветок сверху; все лепестки и четыре из пяти тычинок удалены. Кроющего листа этого цветка не видно. Г – Вид на бутон сбоку. Д – Увеличенное (Г): устьица на лепестках. Е – Пентамерный цветок с тримерным гинецеом, лепестки и тычинки удалены. Видно две цветоножки с оторванными цветками. Ж – Цветок на (Е) сверху. З – Гексамерный цветок с димерным гинецеом. Брюшные швы расположены косо по отношению друг к другу.

бр – брактя, кроющий лист; лп – лепесток; п – плодолистик; тк- тека; тчн – тычиночная нить; трч– трубка чашечки; зч – свободный зубец чашечки; пдчш– подчашие; у – устье; бш – брюшной шов; р – рыльце.

Масштабные отрезки: 1000 мкм (А); 300 мкм (Г, З); 100 мкм (Д).



**Рисунок 96.** Варианты плана цветка *Polyscias andraerum* (СЭМ). А – Цветок с удаленными лепестками и тычинками: Ca(7)Co7A7G(3). Б – Цветок с удаленными лепестками и тычинками: Ca(7)Co6A6G(3). В – Цветок с удаленными лепестками и четырьмя из пяти тычинками: Ca(5)Co5A5G(3). Г – Цветок с удаленными лепестками и тычинками, плодолистики расположены в трансверзальной плоскости цветка: Ca(6)Co6A6G(2). Д – Цветок с удаленными лепестками и тычинками: Ca(5)Co5A5G(2). Е – Цветок с удаленными лепестками и тычинками: Ca(4)Co4A4G(2). Ж – Цветок с удаленными лепестками: Ca(7)Co7A7G(3). З – Цветок с удаленными лепестками и тычинками: Ca(7)Co7A7G(4). бр – брактя, кроющий лист; лп – лепесток; п – плодолистик; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелистик; чшл\* – чашелистик, чья свободная часть ниже других обособляется от чашечки; р – рыльце. Масштабный отрезок: 300мкм.



**Рисунок 97. Варианты ориентации цветка *Polyscias andraerum* относительно кроющего листа (СЭМ).** А – Слева гексамерный цветок с тримерным гинецеем, один чашелистик и два плодolistика абаксиальные. Справа гептамерный с цветок с тримерным гинецеем, два чашелистика и два плодolistика абаксиальные. У обоих цветков лепестки и тычинки удалены. Б – Гексамерный цветок с димерным гинецеем; два чашелистика и один плодolistик абаксиальные. Лепестки и тычинки удалены. В – Слева пентамерный цветок с димерным гинецеем, один чашелистик абаксиальный, гинецей расположен косо в медианной плоскости: абаксиальный плодolistик отклонен вправо относительно кроющего листа. Справа тетрамерный цветок с димерным гинецеем, два чашелистика абаксиальные, плодolistики в трансверзальной плоскости. У обоих цветков удалены

лепестки. Г – Пентамерный цветок с димерным гинецеом, два чашелистика абаксиальные, гинецей в медианной плоскости цветка. Две тычинки и все лепестки удалены Д – Тетрамерный цветок с димерным гинецеом, два чашелистика абаксиальные, гинецей расположен косо относительно кроющего листа. Лепестки и тычинки удалены Е – Соцветие с удаленными лепестками и тычинками. Разный меризм цветков и, в частности, гинецея+ разная ориентация относительно центра соцветия.

бр – брактя, кроющий лист; лп – лепесток; п – плодолистик; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелистик; чшл\* – чашелистик, чья свободная часть нижедругих обособляется от чашечки; р – рыльце.

Масштабные отрезки: А-Д – 300 мкм; Е – 1000 мкм.

### 3.11. Морфология и развитие цветка *Polyscias schatzii* (Araliaceae)

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 5–8 цветков. Цветки находятся в пазухе кроющего листа, брактеолы отсутствуют (Рис. 100Б). В основании цветка цветоножка расширяется, образуя широкое кольцо, охватывающее основание цветка (Рис. 98А–В). Она может иметь несколько крупных лопастей, но их число и форма непостоянны. Проводящие пучки в это расширение не заходят. В развитии эта структура заметна после заложения лепестков (Рис. 100А) Цветки тетрациклические, обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются между собой.

Пять чашелистиков закладываются как индивидуальные примордии, позднее под ними формируется трубка чашечки (позднее конгенитальное срастание). Чашечка уже на ранних стадиях охватывает весь бутон, оставляя свободными только верхушку лепестков и тычинок (Рис. 100А, Б, Д, Е). В зрелом бутоне свободные зубцы чашечки плохо различимы (Рис. 98А, Г). Чашечка не опушена, устьица отсутствуют.

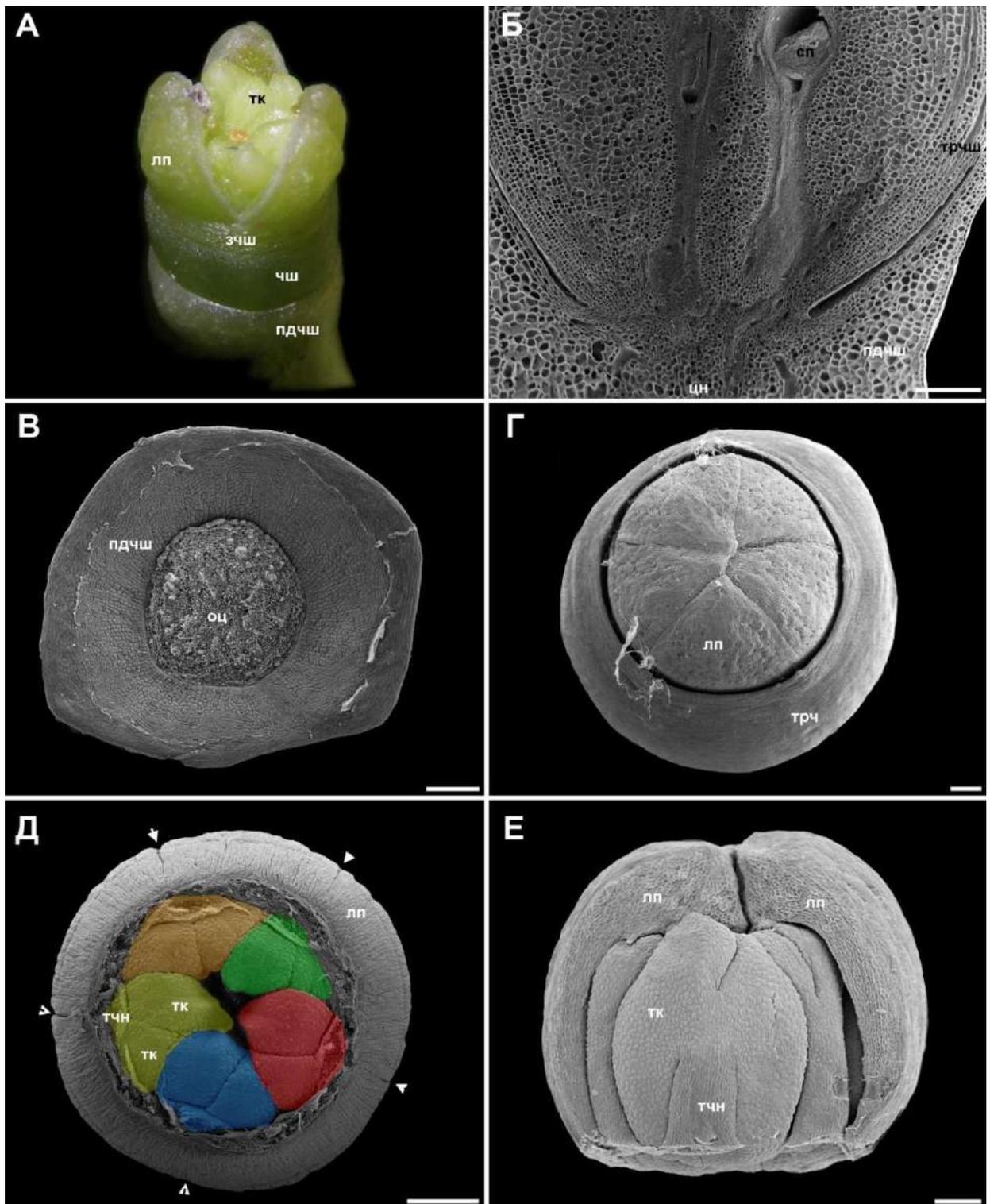
Венчик из пяти свободных лепестков. Они плотно сомкнуты своими боковыми поверхностями, а на верхушке загибаются внутрь, немного соприкасаясь абаксиальными поверхностями (Рис. 98Г–Е). Почкосложение венчика створчатое (Рис. 98Г, Е). Во время цветения лепестки раскрыты, но не широко (Рис. 98А).

Андроцей из пяти тычинок. Пыльники тетраспорангиатные, с двумя теками, бледно-желтого цвета (Рис. 98А, Д, Е). Тычиночная нить чуть длиннее пыльника. Пыльники в зрелом бутоне расположены очень тесно, в результате чего теки становятся ассиметричными: одна из них больше другой (Рис. 98Д, 101). Большие теки обращена к центру цветка, а меньшие к периферии. При этом одна из тычинок всегда имеет почти изомерные теки. Если бы две тычинки противоположные изомерной своими соседними краями налегали одна на другую, то такую организацию можно было описать как нисходящую

спираль, так как все остальные элементы, включая другие края этих тычинок расположены в соответствии с этим планом (Рис. 101).

Гинецей синкарпный, завязь нижняя. Чаще всего состоит из пяти плодолистиков, но встречаются цветки с тетрамерным гинецеом (Рис. 101А-В). Каждый плодолистик имеет стилодий и рыльце. На ранних стадиях развития плодолистики расположены по кругу (Рис. 100В, Г). В ходе развития этот круг вытягивается в одном направлении (Рис. 99А, В, 100Д). Иногда один из плодолистиков сильно вдаётся в центр кольца плодолистиков (Рис. 100Е).

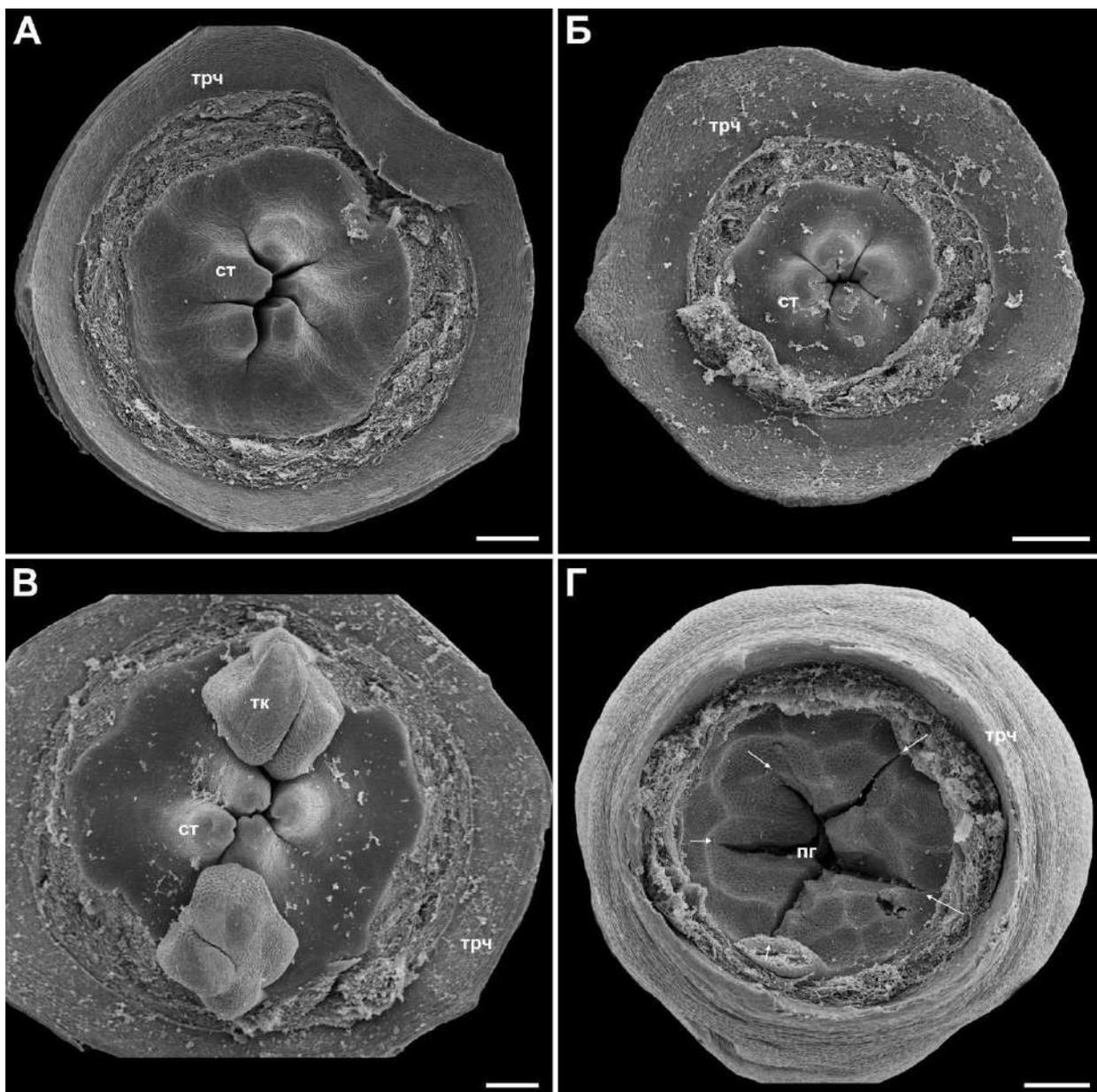
Помимо такого варианта встречаются цветки с недоразвитым гинецеом (Рис. 99Г). В этом случае края гинецея так и остаются несомкнутыми, стилодиев и рылец нет, а фертильные семязпочки недоразвиты.



**Рисунок 98. Внешний вид цветка *Polyscias shatzii* перед и во время цветения (СЭМ). А – Фотография цветка до фиксации с во время цветения. Б – Продольный разрез цветка в месте прикрепления цветка к цветоножке. В – Вид на подчашие сверху, цветок удален. Г – Вид на цветок сверху, на абаксиальной стороне лепестков видны устьица. Отделенный от цветка венчик с андроцеом, вид снизу. Разные тычинки помечены цветом. Д – Вид на венчик с андроцеом сбоку, один лепесток удален.**

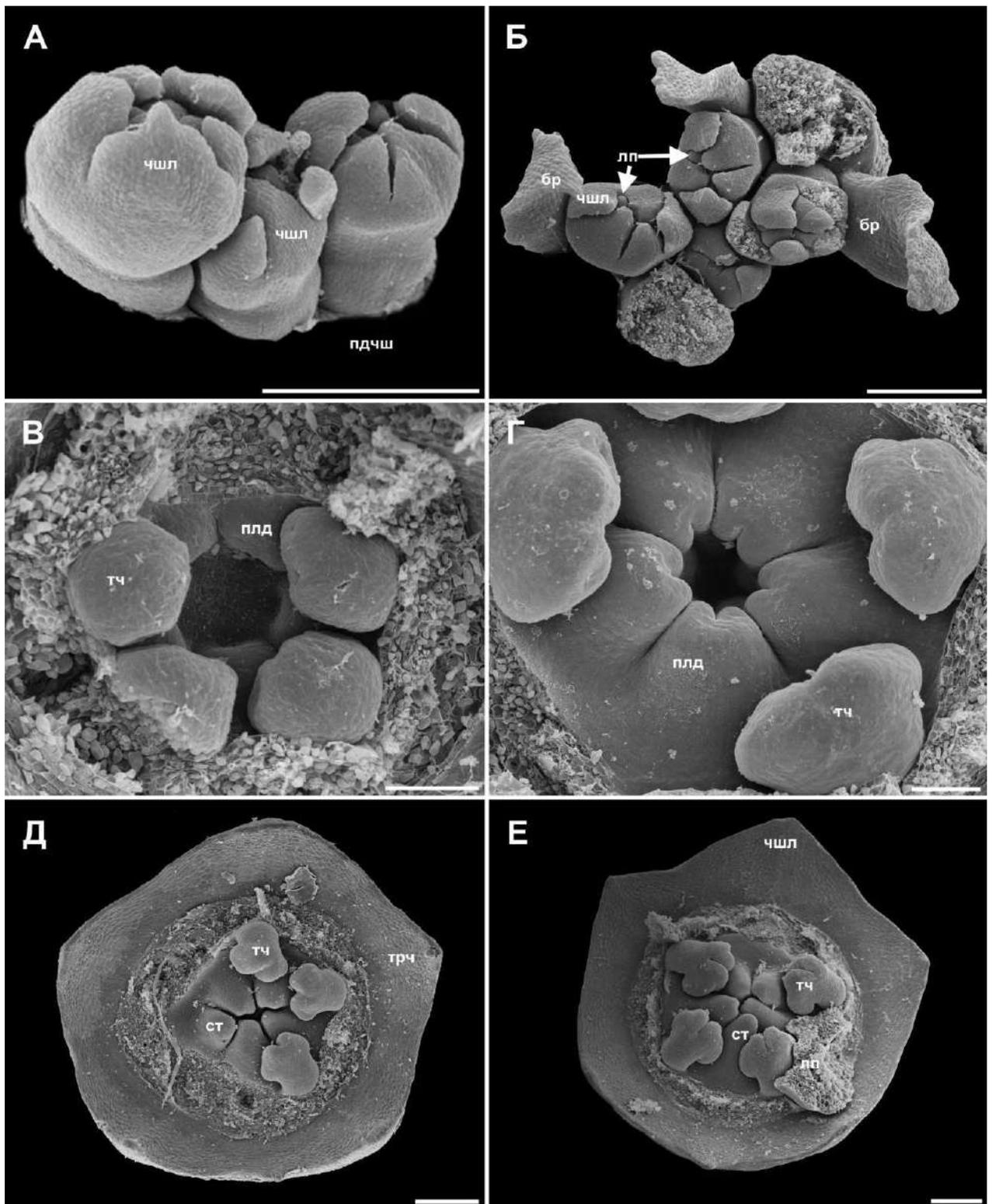
лп – лепесток; тк – тека; тчн – тычиночная нить; чшл – чашелисти; цн – цветоножка; пдчш – подчашие; стрелочками обозначены границы между лепестками.

Масштабные отрезки: 300 мкм.



**Рисунок 99. Внешний вид цветка *Polyscias shatzii* (СЭМ).** А – Пентамерный цветок, гинецей из пяти плодолистиков. Лепестки и тычинки удалены. Б – Пентамерный цветок, гинецей из четырех плодолистиков. Плодолистики расположены по кругу. Лепестки и тычинки удалены. В – Пентамерный цветок, тетрамерный гинецей, плодолистики расположены ромбом. Лепестки и три тычинки удалены. Г – цветок с недоразвитым гинецеем. Лепестки и тычинки удалены. трч – трубка чашечки; ст – стилодий; пг – незамкнутая полость гинецея. Стрелочками указаны границы между плодолистиками.

Масштабные отрезки: 300 мкм.



**Рисунок 100.** Развитие цветка *Polyscias shatzii* (СЭМ). А – Три цветка на стадии появления лепестков. Б – Группа цветков на стадиях появления и развития лепестков, до заложения тычинок. В – Заложение плодолистиков. Г – Центр цветка с пятью плодолистиками. Д – Цветок с удаленными лепестками и двумя тычинками. Е – Цветок с удаленными лепестками и одной тычинкой.

бр – брактя, кроющий лист; чшл – чашелистик; ст – стилодий; лп – лепесток; тч – тычинка; пдчш – подчашие.

Масштабные отрезки: А-Е - 300 мкм.

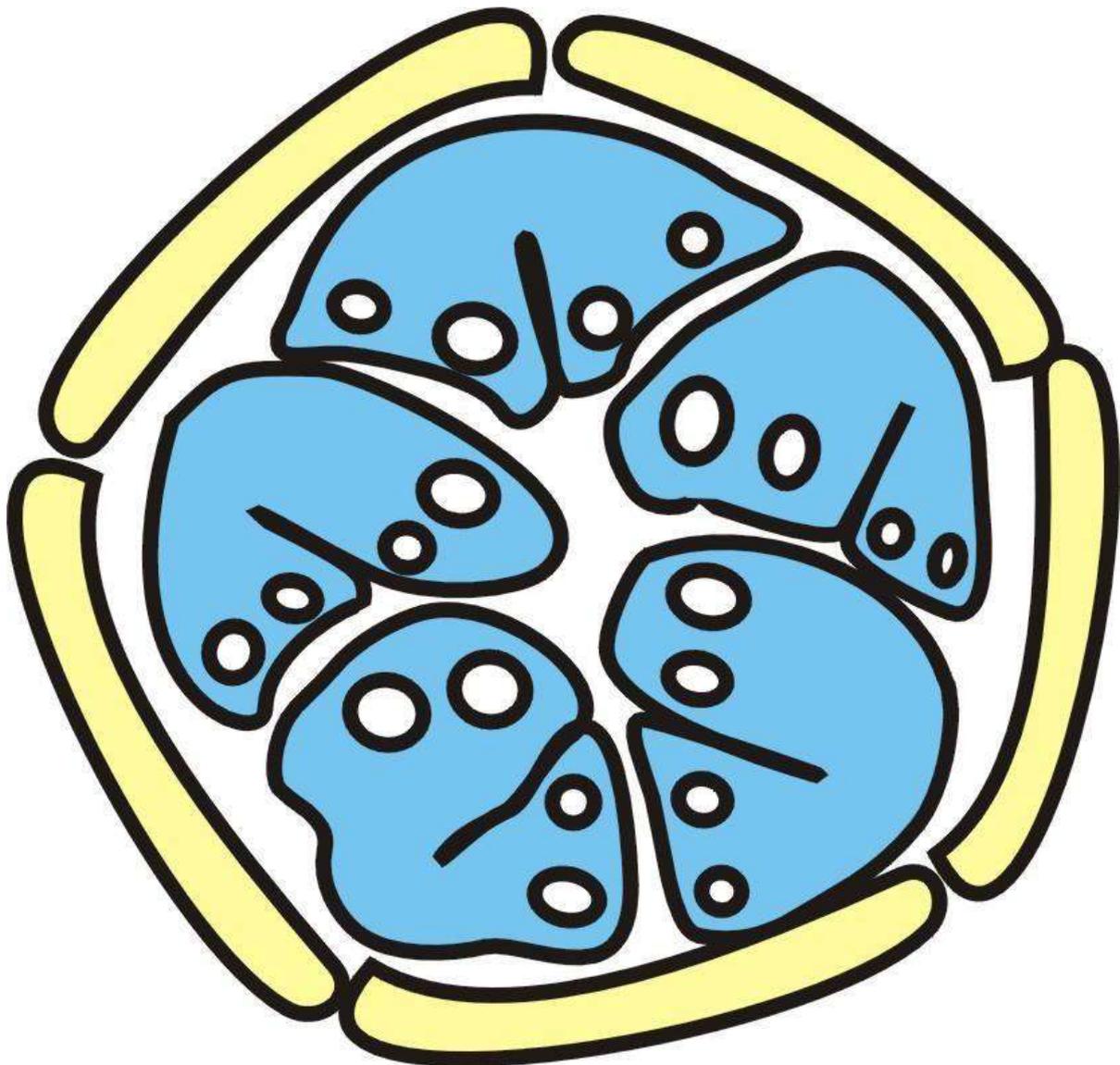


Рисунок 101. Схема организации андроцея в бутоне *Polyscias shatzii*.

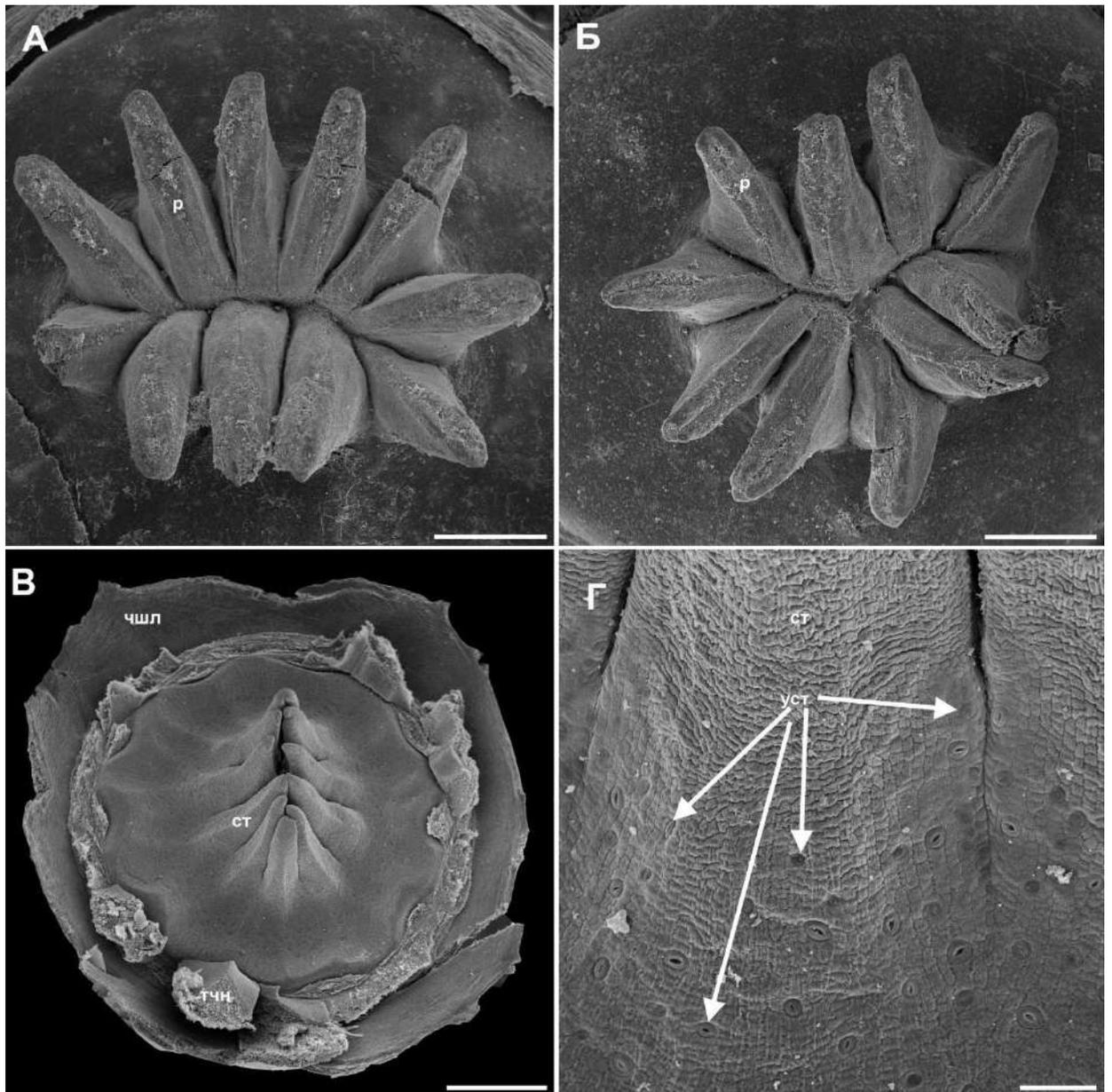
Желтым обозначены лепестки, голубым – тычинки.

### 3.12. Морфология цветка *Polyscias duplicata* (Araliaceae)

Элементарная единица соцветия представлена простым зонтиком из 12–20 цветков. Цветок находится в пазухе кроющего листа, брактеолы отсутствуют. Цветки тетрациклические, обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются между собой.

Чашелистиков десять, они срастаются в основании в трубку чашечки, в верхней части чашелистики остаются свободными (Рис. 102В). Лепестков десять, свободных, тычинок десять.

Гинецей синкарпный, завязь нижняя. Гинецей образован десятью плодолистиками, но встречаются и цветки, у которых одиннадцать плодолистиков (Рис. 102А–В). На нектарном диске вокруг стилодиев и рылец присутствуют устья, которые заходят и на основание стилодиев (Рис. 102Г). Стилодии остаются при плоде (Рис. 102А, Б).



**Рисунок 102.** Цветок и плод *Polyscias duplicata* (СЭМ). А – Плод, 11 стилодиев и рылец. Б – Плод, 11 стилодиев и рылец. В – Цветок ,10 стилодиев и рылец. Г – Основание стилодиев; устьица.

уст – устьице; чшл – чашелистик; ст – стилодий; р – рыльце.

Масштабные отрезки: 1000 мкм (А–В); 100 мкм (Г).

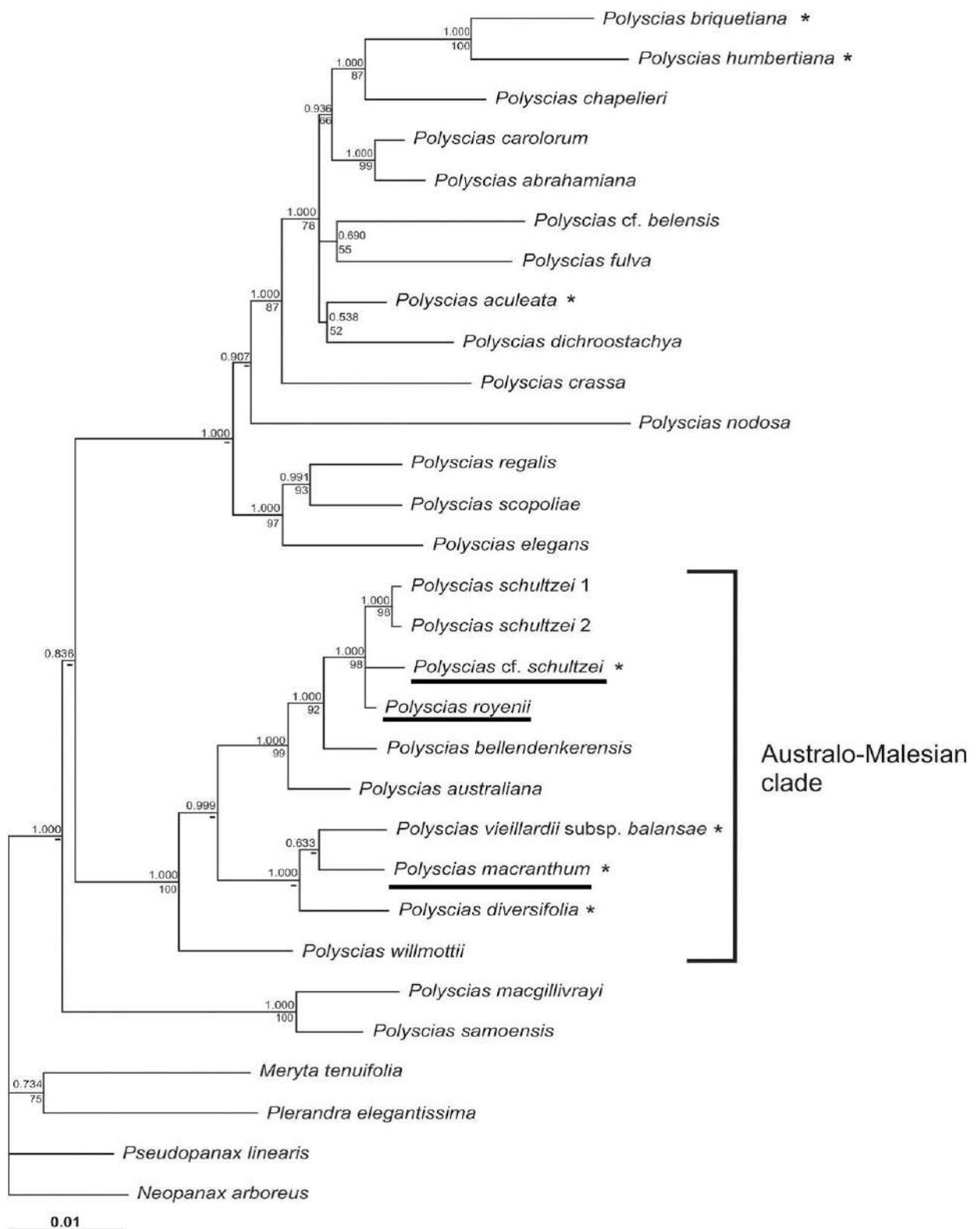
### 3.13. Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Polyscias*

Были получены последовательности участков ядерного (ITS и ETS) и пластидного (trnL-trnF) геномов для образцов трех видов: *P. macranthum*, *Polyscias royenii* и *P. cf. schultzei*. Длина участка ITS варьировала от 510 до 623, участка ETS от 338 до 411, участка trnL-trnF от 803 до 920. Длина выравнивания составила 634, 416 и 940 для ITS, ETS и trnL-F соответственно. Позиции, состоящие в выравнивании преимущественно из пробелов (16 в ITS, 7 в ETS и 39 в trnL-F), были исключены из анализа. С использованием данных из системы GenBank (см. Таблица 3) были построены деревья по выровненным последовательностям ITS, ETS и trnL-trnF с использованием метода Байеса и метода максимальной экономии. Топологии полученных деревьев не были идентичными, но различались только в узлах с низкой и средней поддержкой, поэтому мы сочли эти различия несущественными и объединили все данные в одну матрицу для совместного анализа, длина которой составила 1990 позиций. Построенное по трем маркерам дерево представлено на Рисунке 103. Его топология основана на результатах анализа по методу Байеса, но она не имеет противоречий с топологией, полученной при анализе по методу максимальной экономии.

В матрице объединенных данных 384 переменные позиции, 204 из которых оказались парсимонно информативными. Благодаря большому числу информативных признаков, при анализе объединенной матрицы было найдено всего 3 дерева наименьшей длины, которая составила 646 шагов (HI=0,39; RI=0,81).

На объединенном дереве представители Австрало-Малазийской флоры и наш образец *P. cf. schultzei* формируют монофилетическую группу с высокими значениями поддержки (PP=1, BP=100%), в эту группу вошли еще два впервые секвенированные нами образца: *P. royenii* и *P. macranthum*. Вид *P. willmottii* является сестринским по отношению к остальным представителям клады, в которой с хорошей поддержкой выделяются две группы видов. К первой относятся виды с одногнездным гинецеом, ранее относимые к роду

*Arthrophyllum* (*P. viellardii*, *P. diversifolia*, *P. macranthum*), при этом отнесение *P. macranthum* именно к этой группе имеет высокую поддержку (PP=1, BP=100%), тогда как филогенетические взаимоотношения между видами внутри группы при таком наборе данных однозначно установить не удастся. Вторая группа включает виды *P. australiana*, *P. bellendenkerensis*, *P. royenii*, *P. schultzei*, и именно к этой группе относится образец *P. cf. schultzei*. Образцы *P. schultzei* из базы GenBank, которые ранее были использованы в работе Lowry, Plunkett (2010) имеют идентичные ETS последовательности, но различаются единичными заменами по последовательностям ITS и trnL-F, тогда как *P. cf. schultzei*, с одной стороны, и два образца *P. schultzei*, с другой, различаются по 4 заменам как в ETS и в ITS, а также 2 заменами в хлоропластном спейсере. Образец *P. cf. schultzei* оказался в неразрешенном положении относительно *P. schultzei* и *P. royenii*, при этом клада, включающая *P. cf. schultzei*, *P. royenii* и *P. schultzei*, поддерживается семью молекулярными синапоморфиями и имеет высокую поддержку (PP=1, BP=98%).



**Рисунок 103. Филогенетическое дерево *Polyscias* s.l., построенное по методу Байеса на основании трех маркеров: двух ядерных (ITS, ETS) и одного пластидного (trnL-trnF). Значения над линией – апостериорные вероятности, под линией – значения бутстреп-поддержки, полученные при анализе того же набора данных по методу максимальной экономии. \*- виды, у которых гинецеи с одним гнездом завязи. Оригинальные сиквенсы подчеркнуты.**

## Глава 4. Обсуждение результатов

### 4.1. Сравнение структуры соцветий *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae*, *Griselinaceae* и *Araliaceae* (*Polyscias*)

Для обсуждения ориентации одногнездных гинецеев в порядке *Ariales* важно сравнить особенности строения соцветий у изученных таксонов, так как без обращения к этому вопросу не всегда возможно достоверно сравнивать ориентацию цветка и, в частности, гинецея относительно кроющего листа.

На первый взгляд соцветие *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae* и *Griselinaceae* можно назвать метелкой. Однако детальный анализ соцветия *Pennantia*, *Melanophylla* (*Toricelliaceae*) и *Griselinia* показывает ряд важных различий. В соцветии *Melanophylla* все цветки находятся в пазухе кроющего листа и имеют две брактеолы. Элементарной единицей соцветия в этом случае является открытая кисть, что отличается от метелки в узком смысле (Endress, 2010). Напротив, соцветия *Pennantia* и *Griselinia* отлично подходят под определение метелки: главная и все боковые оси заканчиваются терминальными цветками, степень ветвления боковых осей резко уменьшается при приближении к верхушке соцветия (самые верхние боковые ветви содержат всего один цветок). При этом у *Pennantia* паракладии могут быть расположены как декуссатно, так и по спирали, а у *Griselinia* только по спирали, степень ветвления соцветия у *Pennantia* выше, чем у *Griselinia*. Важно, что число филломов на осях, заканчивающихся цветком, непостоянно у *Pennantia* и *Griselinia*, что в целом характерно для метелок у покрытосеменных (Endress, 2010). У *Pennantia* число филломов на паракладиях может варьировать от нуля до шести (Рис. 6). Вследствие этого факта теряется смысл изучения ориентации частей цветка относительно кроющего листа. У *Griselinia* число филломов на боковых осях варьирует от одного до четырех.

У *Melanophylla* (*Toricelliaceae*) можно уверенно сравнивать ориентацию разных цветков по отношению к кроющему листу, так как на цветоножке (которая всегда занимает боковое положение у этого рода) всегда

имеется фиксированное число филломов – две брактеолы, всегда в трансверзальном положении. Подробные описания соцветий для представителей двух других родов *Torriceiliaceae* – *Aralidium* и *Torriceilia* – в литературе отсутствуют. Соцветие *Aralidium* описывается в литературе как метельчатое, где каждый паракладий представлен кистью (Plunkett et al., 2018c). Анализ гербарных коллекций не позволяет согласиться с этой интерпретацией. Так, на образце 03069872 из United States National Herbarium (US) ясно видно, что структурной единицей соцветия является тирс, где в пазухах кроющих листьев на главной оси расположены дихазии. Каждый цветок дихазия имеет кроющий лист и две брактеолы. Такое соцветие очень похоже на соцветие *Melanophylla*, отличаясь от него только наличием ветвления в пазухах брактеол. Как и в случае *Melanophylla*, сравнение ориентации разных цветков и их частей относительно кроющего листа представляет собой для *Aralidium* осмысленную и решаемую задачу. Доступные гербарные коллекции не позволили нам уточнить морфологическую природу соцветия *Torriceilia*, описанного в литературе как метелка (Plunkett et al., 2018c).

Для рода *Polyscias* (*Araliaceae*) характерно большое разнообразие соцветий: они могут быть простыми или сложными, а элементарной единицей в сложном соцветии могут быть зонтик, головка, кисть и колос (Plunkett et al., 2018b). У всех изученных в работе видов элементарной единицей соцветия, по крайней мере на первый взгляд, является зонтик, а каждый цветок развивается в пазухе кроющего листа, брактеолы отсутствуют. Это делает возможным достоверно сравнивать ориентацию различных цветков относительно кроющего листа.

## 4.2. Особенности морфологии цветоножки у представителей *Apiales*

Для представителей *Polyscias* характерно сильное расширение в месте сочленения цветоножки и цветка, которое напоминает «подчашие». Этот термин используется в ряде других работ для описания структур, расположенных ниже чашечки, в некоторых случаях вплотную прилегающих к ней (Ronse De Craene, 2022). Природа подобных образований может быть разной в разных группах покрытосеменных. В контексте данной работы важно установить, чем является подчашие *Polyscias* на самом деле, потому что в случае его листовой природы можно было бы предположить, что это обертка одноцветкового редуцированного зонтика, который в таком случае является элементарной единицей соцветия *Polyscias*. Ту структуру, которую сейчас интерпретируют как кроющий лист цветка, в этом случае можно было бы считать кроющим листом одноцветкового зонтика. В таком случае приведенное в результатах варьирование ориентации цветка *Polyscias* относительно его кроющего листа было бы описано на основании ошибочной интерпретации данных.

Подчашие листовой природы отмечено у представителей семейства *Malvaceae*, где оно считается гомологом прицветника и двух прицветничков. На это указывает их раннее появление в развитии цветка (в одно время с чашечкой), морфология и расположение (Bello et al., 2016). У *Dirachma socotrana* Schweinf. ex Balf.f. (*Dirachmaceae*) подчашие также листовой природы, однако более детальное выявление гомологий его элементов затруднено в силу их числа (шесть-восемь). Маловероятно, что они представляют собой брактею и брактеолы одного цветка (Bell, 1991; Ronse De Craene, Miller, 2004). У *Coris* L. (*Primulaceae*) подчашие представлено длинными щетинками, которые закладываются после свободных долей чашечки и чередуются с ними. В зрелом цветке они находятся на вершине трубки чашечки, чередуясь с пятью ее зубцами (Ronse De Craene et al., 1995). В эти щетинки подчашия *Coris* входят проводящие пучки (Ronse De Craene et al., 1995). Есть несколько гипотез о том, чем они могут быть образованы:

1) кроющим листом, так как у Primulaceae в целом он есть, а у этого вида отсутствуют, 2) несколькими объединенными прилистниками, которые есть и на вегетативной части растения 3) первым и вторым вариантом вместе (Weberling, 1989). Так или иначе, в случае *Coris* подчашие выполняет защитную функцию в бутоне (Ronse De Craene et al., 1995). У некоторых представителей Caprifoliaceae s.l. (Dipsacoideae) подчашие представлено четырьмя сросшимися чешуями (Erbar, Leins, 2010). Классическим примером подчашия является таковое у некоторых представителей Rosaceae, таких как, например, *Fragaria* L. и *Potentilla* L. Считается, что листочки подчашия розоцветных можно интерпретировать как возникающие в результате объединения прилистников соседних чашелистиков в один сегмент (например, Erbar, Leins, 2010; Ronse De Craene, 2022). Это подтверждается тем фактом, что эти добавочные структуры всегда чередуются с чашелистиками и иногда между чашелистиками присутствует два таких филлома. Также известно, что наличие прилистников характерно для вегетативных листьев розоцветных. Эта интерпретация, однако, имеет и свои недостатки. В частности, у розоцветных элементы подчашия возникают позднее чашелистиков, почти одновременно с лепестками (Innes et al., 1989; Ronse De Craene, Smets, 1995; Ronse De Craene, 2003; Hollender et al., 2012). В развивающемся цветке розоцветных обычно можно заметить, что между закладывающимися чашелистиками есть промежутки для будущих элементов подчашия. Можно предположить, что элементы подчашия закладываются одновременно с чашелистиками, но становятся заметны позднее.

У изученных нами видов *Polyscias* (*P. compacta*, *P. schatzii*, *P. andraerum*, *P. aubrevillei*) подчашие выглядит немного по-разному. У *P. compacta* подчашие несет большое число довольно крупных зубчиков и напоминает чашечку. У *P. andraerum* и *P. aubrevillei* подчашие имеет вид расширения, в основании которого по краю идет большое число волосков. У *P. schatzii* подчашие имеет вид широкой ленты, охватывающей чашечку в основании, подчашие этого вида имеет несколько крупных лопастей.

Мы предполагаем, что подчашие изученных представителей *Polyscias* не имеет филломной природы. В пользу этого говорит тот факт, что ни у одного из видов не обнаружено проводящих пучков, входящих в это расширение цветоножки, которые можно было бы ожидать в случае его листовой природы. Кроме того, эта структура формируется значительно позже заложения чашечки, и в отличие от Rosaceae, где элементы подчашия также развиваются позже чашелистиков (Innes et al., 1989; Ronse De Craene, Smets, 1995; Ronse De Craene, 2003; Hollender et al., 2012), в случае *Polyscias* число, положение и форма зубчиков в ее составе варьирует. Для представителей рода *Polyscias* характерно наличие выраженного сочленения между цветоножкой и основанием цветка. Эту особенность для *Polyscias* отмечали и другие авторы (Philipson, 1979; Shang, Lowry, 2007; Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett et al. 2018b). Учитывая этот факт, можно предположить, что подчашие образовано именно расширением цветоножки, а не является гомологом листа или другой структуры филломного происхождения. В этом случае принятая нами традиционная интерпретация кроющего листа и зонтика *Polyscias* является верной.

В порядке Apiales выраженное место сочленения цветоножки и чашечки отмечено также для всех представителей Myodocarpaceae (Lowry, Plunkett, 2018), некоторых Torricelliaceae (Adams, 1949; Plunkett et al., 2018c) и для некоторых представителей Araliaceae: *Anakasia* Philipson, *Aralia* L., *Cheirodendron* Nutt. ex Seem., *Macropanax* Miq., *Metapanax* J.Wen, Frodin, *Motherwellia* F.Muell., *Panax* L., *Pseudopanax* K.Koch, *Raukaua* Seem. и у некоторых видов *Astrotricha* DC., *Eleutherococcus* Maxim., *Fatsia* Decne., Planch. и, как уже было сказано выше, для *Polyscias* (Philipson, 1979; Shang, Lowry, 2007; Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett et al. 2018b).

В цветке *Pennantia corymbosa* между чашечкой и цветоножкой тоже присутствует сочленение, ниже которого цветоножка немного расширена. Это расширение шире в женских цветках, чем в мужских. Наличие сочленения отмечено и для других видов Pennantiaceae (Gardner, de Lange, 2002; Potgieter,

2018). Интересно, что в роде *Panax* (Araliaceae) цветоножки расширены в месте сочленения в обоеполых цветках, в то время как в мужских цветках такое выраженное место сочленения цветоножки и чашечки отсутствует (Shang, Lowry, 2007), что похоже на диморфизм, наблюдаемый у *Pennantia corymbosa*. Возможно, что возникновение выраженного сочленения связано с распространением плодов, если в этой области происходит отсоединение плода. Однако эта гипотеза требует дальнейшей проверки, так как как по предварительным данным у *P. corymbosa* это не так (Karpunina et al., 2022).

У *Griselinia littoralis* есть выраженное сочленение у оси в месте присоединения цветка, устроенное как у *Pennantia*. Наличие сочленения у *Griselinia* впервые показано в нашей работе и не отмечалось ранее для этого рода (Horne, 1914; Adams, 1949; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Dillon, 2018). У *Melanophylla* выраженное сочленение между цветоножкой и цветком отсутствует. При этом для двух других представителей Torricelliaceae (*Torricellia*, *Aralidium*) такое сочленение описано в литературе (Adams, 1949; Plunket et al., 2018c). Эти данные подтверждают предположение, высказанное в работе P.P. Lowry et al. (2001), о том, что наличие сочленения между цветком и цветоножкой является исходным в порядке Apiales.

### 4.3. Обоснование интерпретации одногнездных гинецеев *Polyscias* (Araliaceae) как истинно мономерных

В ходе наших исследований не удалось выявить следов редуцированных плодолистиков у *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei* и *P. compacta*. Элементы цветка закладываются в акропетальной последовательности, гинецей начинает развиваться в последнюю очередь. На ранних стадиях развития он выглядит как подковообразный зачаток, что очень похоже на ранние стадии развития плодолистика во многих других группах покрытосеменных. Следов развития более чем одного плодолистика отмечено не было. В некоторых других исследованиях наличие лишь одного зачатка плодолистика становилось решающим в решении вопроса о мономерной природе гинецея. Так, в работе М. Vuzgo (2001) одногнездный гинецей *Orontium* L. (Araceae, Alismatales) предложено считать мономерным именно на основании отсутствия следов других плодолистиков на ранних стадиях развития. До появления данных о развитии цветка некоторые авторы относили его к псевдомономерному типу на основании особенностей строения васкулатуры (Eckardt, 1937; Varabé, Labrecque, 1985, Varabé et al., 1986). В одной из работ показано наличие шести–девяти пучков в стенке завязи *Orontium* и предложено интерпретировать часть их как дорзальные и вентральные пучки двух стерильных плодолистиков, а гинецей считать псевдомономерным (Varabé, Labrecque, 1985). Однако, в работе М. Vuzgo (2001) несмотря на подтверждение числа проводящих пучков, выявленного в более ранних работах, было отмечено, что интерпретировать их как дорзальные или вентральные не представляется возможным.

Рыльце *Polyscias diversifolia* несет небольшие округлые лопасти, которые W.R. Philipson (1967) трактовал как следы пяти отдельных плодолистиков. Действительно, некоторые авторы (например, Имс, 1964) считали, что в гинецее со сросшимися плодолистиками форма рыльца связана с числом и степенью слияния плодолистиков в составе гинецея. Наши исследования показали, что в случае *P. diversifolia* лопасти появляются лишь

на поздних стадиях развития, их размер, форма и число непостоянны. Таким образом, они не могут быть интерпретированы как морфологическое проявление присутствия нескольких плодолистиков (Karpunina et al., 2016). Мы считаем, что рыльце в данном случае образовано одним плодолистиком. Похожие лопасти рыльца известны для гинецеев, состоящих из одного плодолистика, у представителей различных групп покрытосеменных. Такие лопасти отмечены, например, у некоторых представителей *Berberidaceae*, *Posidonia* K.D.Koenig (*Posidoniaceae*) и *Amphibolis* Schott et Kotschy (*Cymodoceaceae*) (McConchie et al., 1982; Endress, Igersheim, 1999; Remizowa et al., 2012).

На первый взгляд, лопасти рыльца *P. diversifolia* напоминают подобные структуры у *Metteniusa* – представителя семейства *Metteniusaceae* и порядка *Metteniales*, который относится к кладе *lamiids* (*euasterid* I) (APG, 2016). Однако у *Metteniusa* пять апикальных лопастей появляются на самых ранних стадиях развития гинецея, что позволяет в данном случае убедительно интерпретировать их как верхушки отдельных плодолистиков (González, Rudall, 2010).

Для одногнездного гинецея *Calla* L. (*Araceae*) было показано наличие лопастей рыльца, что позволяло некоторым авторам интерпретировать его как псевдомономерный из трех плодолистиков (Barabé, Labrecque, 1983; Lehmann, Sattler, 1992). Однако детальное изучение самых ранних стадий развития гинецея показало, что он закладывается в виде подковообразного примордия, а лопасти появляются уже позже из-за пространственных ограничений в бутоне (Scribailo, Tomlinson, 1992). На основании этих данных гинецей было предложено считать истинно мономерным, так как отчетливых доказательств наличия более одного плодолистика не было обнаружено (Scribailo, Tomlinson, 1992; Buzgo, 2001).

Таким образом, сходные лопасти рыльца в разных группах могут иметь различную морфологическую природу и для каждого случая требуется изучать их в развитии.

У *Polyscias* cf. *schultzei* рыльце на поздних стадиях развития выглядит как разделенное на две половины. Изучив развитие, можно понять, что это разделение есть следствие своеобразного развития брюшного шва и не указывает на наличие второго плодолистика. В литературе описаны случаи, когда рыльце одного плодолистика может быть разделено на две лопасти, причем лопасти могут быть довольно крупными и появляются на ранних стадиях формирования плодолистика. Примером могут служить лопасти рыльца у *Austrobaileya scandens* C.T.White (Austrobaileyaceae, Endress, 2001). Двулопастные рыльца у плодолистика также встречаются у некоторых представителей Alismatales. В частности, такие лопасти хорошо выражены у рыльца *Stratiotes* Gilib. (Hydrocharitaceae) и менее выражены у *Butomus* L. (Butomaceae) (Igersheim et al., 2001). Важно, что в случае *Austrobaileya*, *Stratiotes* и *Butomus* идентификация плодолистиков не вызывает каких-либо проблем, так как их в гинецее несколько и все они фертильные.

Васкулатура цветка также не дает отчетливых доказательств наличия стерильных плодолистиков ни у одного из трех изученных нами видов *Polyscias*. Наши данные о строении проводящей системы цветка *P. diversifolia* вместе с результатами других исследователей (Baumann-Bodenheim, 1955; Philipson, 1967, 1970; Eyde, Tseng, 1971) свидетельствуют о том, что число и относительное расположение проводящих пучков у данного вида не строго фиксировано. W.R. Philipson (1967, 1970) интерпретировал некоторые пучки в гинецее *P. diversifolia* как рудименты стерильных плодолистиков, но в двух своих исследованиях он предложил разную интерпретацию природы (дорзальные или вентральные), числа (четыре или один) и расположения этих пучков. Исследуя наш материал, мы не смогли выделить какие-либо пучки как принадлежащие рудиментарным плодолистикам. Версия о наличии пяти плодолистиков (Philipson, 1967) могла бы быть возможной при наличии пяти пучков, входящих в область столбика. У наших образцов число этих пучков сильно превышало пять, их число и относительное положение варьирует, что не дает возможности интерпретировать их как пучки отдельных

плодолистиков. Одной из наиболее важных характеристик в описании многообразия строения васкулатуры цветка у аралиевых является степень слияния между периферическими пучками и пучками гинецея в стенке нижней завязи (Eyde, Tseng, 1971). Характер этих слияний соотносится с числом и относительным расположением плодолистиков по отношению к чашелистикам, лепесткам и тычинкам. У изученных видов положение единственного плодолистика варьирует по отношению к другим органам цветка. В таком случае логично ожидать нестабильности васкулатуры в целом.

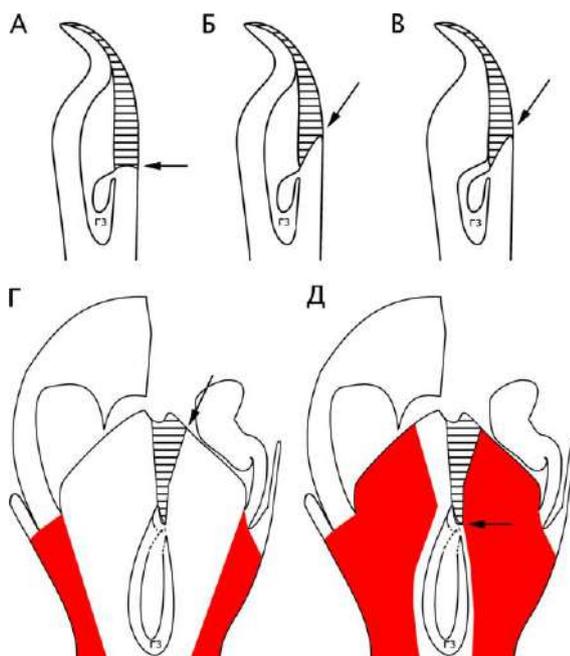
Наличие большого числа симметрично расположенных поводящих пучков в крыше завязи и столбике (или стилодии) является особенностью всех изученных видов *Polyscias*. При этом у многих представителей *Araliaceae* и большого числа других покрытосеменных только спинные пучки плодолистиков входят в столбик и рыльце (например, Nuraliev et al., 2011). Симметрично расположенные многочисленные мелкие пучки присутствует в дистальной части гинецея *P. schultzei*, состоящем из двух плодолистиков, такое же обилие мелких пучков можно увидеть в тримерном гинецее *P. australiana* и *P. aubrevillei*. Очевидно, что эта особенность не может считаться отличительной чертой только лишь гинецеев из одного плодолистика; она встречается и у гинецеев с двумя и тремя плодолистиками. Появление большого числа пучков, возможно, обусловлено морфогенетическими факторами и может рассматриваться как пример эволюционной лабильности васкулатуры. Например, в семействе *Restionaceae* два рода: *Anarthria* R.Br. и *Lyginia* R.Br. обладают схоже устроенными синкарпными гинецеями из трех плодолистиков, но их проводящая система существенно отличается (Fomichev et al., 2019). В отличие от *Anarthria*, для гинецея *Lyginia* характерно большое количество мелких пучков, анастомозирующих с друг другом. Причиной наличия большого количества пучков в гинецее может быть больший размер женского цветка у представителей этого рода по сравнению с *Anarthria* (Fomichev et al., 2019).

#### 4.4. Особенности строения мономерного гинецея *Polyscias*

Несмотря на варьирование меризма, общий план строения гинецея у представителей *Araliaceae* довольно постоянен и имеет ряд общих особенностей с гинецеом близкого семейства *Apiaceae* (Philipson, 1970; Magin, 1977; Erbar, Leins, 1988; Nuraliev et al., 2010; Oskolski et al., 2010; Нуралиев и др., 2017). Для представителей этих семейств характерна (полу)нижняя завязь с длинной асцидиатной и короткой симпликатной зонами. В каждом плодолистике есть две семяпочки: одна стерильная и одна фертильная, которые прикрепляются в поперечной зоне, расположенной на границе асцидиатной и пликатной зон каждого плодолистика. Расположение семяпочек в поперечной зоне у *Araliaceae*, как и у близкого семейства *Apiaceae*, связано с тем, что проводниковая ткань, которая обеспечивает рост пыльцевых трубок, расположена на месте постгенитального зарастания внутреннего пространства гинецея в симпликатной зоне (Carr, Carr, 1961; Endress, 1982; Oskolski et al., 2010; Нуралиев и др., 2017). У изученных видов завязь полунижняя, с довольно длинной асцидиатной зоной и короткой пликатной. Пликатной зоной мы считаем дистальный участок плодолистика, который закладывается в виде подковообразного примордия, края которого в дальнейшем зарастают с образованием брюшного шва. Постгенитальное срастание проходит от окончания видимой снаружи границы брюшного шва вниз до уровня прикрепления семяпочек. Ниже этого уровня постгенитальное срастание отсутствует. Детали и особенности строения этих зон у *Polyscias* будут обсуждены далее.

Граница асцидиатной и пликатной зон (поперечная зона) в апокарпном гинецее часто, но не всегда, выглядит как горизонтальная линия, если смотреть на продольный сагиттальный срез плодолистика (Leinfellner, 1969). У некоторых покрытосеменных длина брюшного шва неодинакова, если измерять ее снаружи и изнутри плодолистика, в результате чего поперечная зона выглядит как наклонная линия на продольном срезе (Рис. 104А–В). Возможно, у изученных видов поперечная зона расположена косо, ее

наружный конец расположен выше внутреннего, а гнездо завязи почти полностью постгенитально зарастает (Рис. 104Г, В – для такого плодолистика, но с верхней завязью). В таком случае семяпочки у изученных мономерных гинецеев *Polyscias* прикрепляются в поперечной зоне, хотя уровень их прикрепления значительно ниже заметного снаружи брюшного шва. Вероятно, прикрепление семяпочек в поперечной зоне является постоянным признаком *Ariaceae* и *Araliaceae*, включая виды с псевдомономерным (Magin, 1980) и мономерным гинецеем (Karpunina et al., 2016). При этом возникновение косой поперечной зоны (Рис. 104Г) по всей видимости ограничено изученными в работе представителями *Araliaceae* с мономерным гинецеем, а у других *Ariaceae* (включая псевдомономерные, Magin, 1980) и *Araliaceae* поперечная зона горизонтальная (Magin, 1977; Eyde, Tseng, 1971; Nuraliev et al, 2011).



**Рисунок 104.** А–В – Теоретические схемы свободных плодолистиков с одной семяпочкой с горизонтальной, косой поперечной зоной и верхней завязью. Семяпочка прикрепляется в поперечной зоне. А – Плодолистик с горизонтальной поперечной зоной. Б – Плодолистик с косой поперечной зоной. В – То же, что на Б, но с полным постгенитальным зарастанием гнезда завязи в пликтатной зоне. Г, Д – Две разные схемы возможной гомологии в цветке *Polyscias* с гинецеем из одного плодолистика (основаны на данных по *Polyscias diversifolia*). Г – Плодолистик с косой поперечной зоной, цветоложе не продолжается выше уровня прикрепления тычинок. Д – Плодолистик с косой поперечной зоной, цветоложе продолжается выше уровня прикрепления тычинок. гз – гнездо завязи; стрелочкой отмечено расположение и ориентация поперечной зоны; красным цветом обозначено теоретическое расположение тканей цветоложа; горизонтальная штриховка – область постгенитального зарастание брюшного шва.

В работе Д.Д. Соколова (2015) отмечено, что мономерный гинецей с нижней завязью должен иметь длинную асцидиатную зону, так как образование брюшного шва технически затруднено в таком гинецее. В ней высказывается предположение о существовании морфогенетического запрета, предотвращающего развитие одного кондупликатного плодолистика и нижней завязи. У представителей *Polyscias* с мономерным гинецеем брюшной шов простирается вниз в область нижней завязи, так что, если этот запрет и существует, то в данном случае он не работает. Можно предположить, что периферическая часть конгенитально сросшейся области у изученных представителей относится не к плодолистуку, а образована цветоложем и продолжается до уровня видимого с наружи брюшного шва. В таком случае семязпочки находятся в характерной для всех *Araliaceae* и *Ariaceae* горизонтальной (а не косо́й) поперечной зоне, но проксимальная часть пликатной зоны оказывается конгенитально сросшейся с периферической тканью цветоложа. В этой проксимальной части брюшной шов не виден извне, так как он окружен тканью цветоложа. Периферическое конгенитальное срастание у изученных видов продолжается и в стилодии, то есть выше уровня нижней завязи.

Лучше всего эта гипотеза согласуется со строением цветка *P. compacta* (Рис. 88, 89). Данные по анатомии этого вида приводят нас к мысли, что плодолистик погружен в цветоложе и срастается с ним своей асцидиатной частью. На это может указывать наличие круга проводящих пучков гинецея только в самом центре среза и их отсутствие в большем отдалении от центра, наличие секреторных каналов, которые могли бы служить границей ткани плодолистиков. Похожее кольцо полостей присутствует в полимерном гинецее *P. aubrevillei* (Рис. 84), там эти полости сначала располагаются по периферии цветка, а после уровня отделения чашелистиков, лепестков и тычинок эти полости окружают гнезда завязи и затем продолжаются вверх в каждый столбик и рыльце, снаружи от проводящих пучков плодолистиков. У этого вида отмечено наличие устьиц на тканях, окружающих стилодии,

причем устьица подходят вплотную до места их разделения. Расположение шва постгенитального срастания у *P. compacta* тоже может маркировать границу плодолистика (Рис. 88). Область с видимым снаружи брюшным швом погружена в окружающие ее ткани, а со стороны брюшного шва между этой зоной и окружающей тканью присутствует складка, которая на срезе выглядит как полость (Рис. 88).

Ткань, окружающая плодолистик у *P. compacta*, несет на своей поверхности большое число устьиц, через которые, скорее всего, выделяется нектар. При такой интерпретации область с нектарными устьицами образована цветоложем, окружающим плодолистик. Нектарные устьица обнаружены и у других видов *Polyscias*, исследованных в работе. Эта гипотеза плохо согласуется с мнением P. Erbar а. С. Leins (1996, 2004) о том, что нектарные устьица у *Apiales* образованы стенкой завязи. По данным этих авторов, у *Pittosporum* (*Pittosporaceae*) нектарные устьица расположены в самом основании верхней завязи, маркируя границы нектарника, а у *Apiaceae* нектарные устьица расположены в крыше нижней завязи (подстолбие), и эта область возникает в результате интеркалярного разрастания дорзальных участков примордия плодолистика и является по мнению большинства авторов секретирующей нектар крышей завязи, а не производным цветоложа. Видимо, нектарные устьица у *Araliaceae*, которые не рассматривались в работах С. Erbar а. Р. Leins (1996, 2004), имеют иную локализацию, чем у *Apiaceae* и *Pittosporaceae*.

#### 4.5. Гинецей из одного плодолистика появлялся в эволюции *Polyscias* *sensu lato* как минимум четыре раза

Ранее представителей Araliaceae, имеющих гинецей с одним гнездом завязи, относили к группам, которые по последним данным относят к роду *Polyscias* (Lowry, Plunkett, 2010).

1) Группа из пяти эндемичных для Мадагаскара видов, которые относились к роду *Cuphocarpus* (Bernardi, 1966). По новым данным эта группа не является монофилетичной. В ней выделяются четыре вида, формирующих отдельную группу, которая относится к подроду *Maralia* (включает *P. compacta*), и один вид выделен в подрод *Cuphocarpus* (Plunkett, Lowry, 2010).

2) Группа видов из Юго-Восточной Азии, Новой Каледонии и островов между Никобарскими островами и Новой Гвинеей (включая *P. diversifolia*), которые ранее относили к роду *Arthrophyllum*. Данные по филогенетике этой группы указывают на ее монофилетичность в рамках традиционного понимания и показывают, что она относится к большой Австрало-Малазийской кладе рода *Polyscias* в составе подрода *Arthrophyllum* (Plunkett, Lowry, 2010).

Возникновение одногнездной завязи у представителей подродов *Maralia* и *Cuphocarpus* представляет собой пример параллелизма с представителями подрода *Arthrophyllum*.

Наши результаты указывают на то, что гинецей из одного плодолистика возникал по крайней мере дважды в пределах Австрало-Малазийской клады (Рис. 104). Таким образом, гинецей с единственным гнездом завязи возникал в пределах рода *Polyscias*, как минимум, четыре раза, а не три, как можно было предполагать ранее (Karpunina et al., 2016).

Новый случай возникновения гинецея из одного плодолистика относится к *P. cf. schultzei* (образец *Oskolski 18-12*). В первоописании *P. schultzei* указывается наличие двух гнезд завязи (Harms, 1921). Мы изучили гербарный материал образца *P. schultzei*, который ранее использовался для молекулярно-филогенетического исследования данного вида, и обнаружили,

что его гинецей действительно состоит из двух плодолистиков, как и было показано для этого вида в протологе (Harms, 1921). Наш образец с одним гнездом завязи по молекулярным данным и по комплексу всех прочих признаков, кроме числа плодолистиков, оказывается наиболее близким именно к группе видов в пределах Австрало-Малазийской клады, включающей *P. royenii* и *P. schultzei*, из которых по морфологическим признакам он ближе ко второму. Для группы видов в пределах Австрало-Малазийской клады, к которой относится наш образец, характерно наличие гинецея из нескольких плодолистиков (например, *P. australiana* обладает тримерным гинецеєм). Логично предположить, что гинецей из одного плодолистика возник в этой группе независимо от других представителей подрода *Arthrophyllum*. В рамках данной работы установление того, является ли наш образец новым для науки видом или разновидностью, не сделано, гораздо более важно, что он является новым случаем возникновения гинецея из одного плодолистика в *Polyscias*.

#### 4.6. Варьирование плана строения цветка у представителей рода

##### *Polyscias sensu lato*

Эволюционная лабильность плана строения цветка проявляется не только на уровне всего обширного семейства Araliaceae, но и конкретно в пределах *Polyscias*. В семействе Araliaceae уже было описано варьирование меризма цветка в пределах одного соцветия для других представителей (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Nuraliev et al., 2010, 2011; Нуралиев 2012, 2013; Нуралиев и др., 2009; Sokoloff et al., 2007). У изученного в данной работе материала *Polyscias andraerum* встречаются гептамерные, гексамерные, пентамерные и тетрамерные цветки, при этом меризм гинецея варьирует от двух до четырех и встречаются разные варианты сочетания этих признаков, то есть цветки далеко не всегда являются изомерными. Такие изменения меризма какого-либо из кругов могут быть связаны с изменением объема меристемы цветка (Ronse De Craene, 2016). При этом ранее заложившиеся круги могут влиять на меризм внутренних кругов, хотя и не всегда (Endress, 1997, 2014; Ronse De Craene, 2016). Можно сформулировать гипотезу, что у этого вида довольно большой разброс в исходном размере меристемы цветка. Первыми размечаются органы чашечки, сразу за ними следуют лепестки и тычинки, а разметка гинецея происходит последней, исходя из доступного пространства. Либо можно предположить, что у этого вида варьирует размер зон разметки чашелистиков, что влияет на остальные круги. Возможно, наблюдаемое разнообразие является следствием совокупности этих факторов. Все эти гипотезы в будущем могли бы быть проверены с привлечением большего количества материала, чем тот, которым мы располагаем.

Чуть меньшее разнообразие наблюдалось у *P. aubrevillei*, у которого гинецей может быть димерным или тримерным, а меризм околоцветника и андроцея изменяется от четырех до пяти. У *P. duplicata* наряду с изомерными декамерными цветками было найдено несколько цветков с одиннадцатью плодолистиками, а у пентамерного *P. shatzii* встречаются цветки как с пентамерным, так и с тетрамерным гинецеем.

Наряду с таким нестабильным планом строения цветка, ориентация гинецея у изученных видов также варьировала. У *P. aubrevillei* димерный гинецей может быть расположен в медианной либо трансверзальной плоскости цветка, а в тримерном гинецее абаксиальными могут быть один или два плодolistика – признак, который зачастую является стабильным в крупных группах покрытосеменных ранга семейства и выше (Ronse De Craene, 2010; Remizowa et al., 2012). Такая же нестабильность наблюдалась у *P. andraerum*. Помимо этого, у *P. andraerum* отмечена лабильность в ориентации других органов цветка. Возможна ситуация с одним абаксиальным плодolistиком или ни один из чашелистиков нельзя назвать абаксиальным или адаксиальным: абаксиальным может быть как один чашелистик, так и два. Димерный гинецей *P. schultzei* также имеет нестабильную ориентацию. Непостоянная ориентация гинецея изученных видов может быть следствием общей изменчивости плана строения цветка у представителей этого рода (Nuraliev et al., 2010; Нуралиев и др., 2017). В литературе для Araliaceae уже были описаны случаи варьирования органов пентамерного цветка относительно кроющего листа (Erbar, Leins, 1988). Непостоянная ориентация относительно кроющего листа и других органов цветка является и особенностью представителей *Polyscias* с мономерным гинецеем. Ориентация других органов цветка относительно кроющего листа у таких представителей также непостоянна. Варьирование положения единственного плодolistика известно для *Potamogeton zosteriformis* Fernald (Potamogetonaceae, Alismatales), где изначальный гинецей из четырех плодolistиков редуцирован до мономерного состояния и оставшийся плодolistик может занимать положение любого из четырех исходных плодolistиков (Posluszny, 1981). Хотя покрытосеменные с мономерным гинецеем различаются в отношении ориентации единственного плодolistика, в большинстве случаев все же позиция такого плодolistика строго фиксирована, как, например, у представителей Fabaceae (Tucker, 2003). У *Achlys* DC (Berberidopsidaceae, Ranunculales) постоянная ориентация единственного плодolistика

сохраняется независимо от хаотичного развития и непостоянного числа тычинок, что может быть следствием ранней разметки положения гинецея в ходе развития цветка (Choob, Penin, 2004). Напротив, непостоянная ориентация у изученных *Polyscias* может быть следствием поздней разметки положения гинецея.

Подводя итог, можно сказать, что общая нестабильность плана строения цветка и ориентации является характерной особенностью рода *Polyscias*, и наряду с таким разнообразием плана строения цветка не удивительно, что в данной группе мог возникнуть гинецей с одним плодолистиком.

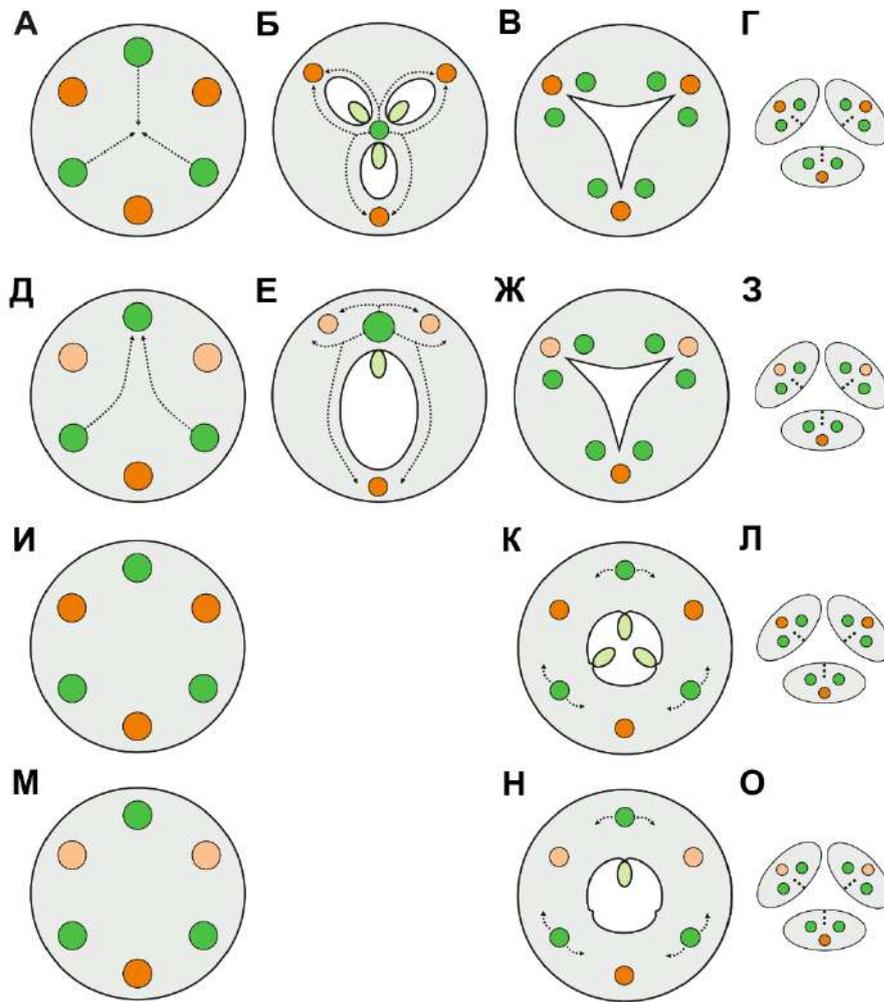
#### 4.7. Интерпретация структуры гинецея у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae)

Для *Pennantia* характерна верхняя завязь, что отличает этот род от всех других представителей порядка Apiales, кроме Pittosporaceae (Carolin, Bittrich, 2018). Ранее в пределах этого порядка еще один случай верхней завязи был описан из семейства Araliaceae: *Polyscias gymnocarpa* (Hillebr.) Lowry, G.M.Plunkett (Eyde, Tseng, 1969). Однако изучение развития гинецея у этого вида показало, что смена нижней завязи на верхнюю происходит именно в ходе индивидуального развития цветка (Costello, Motley, 2004). Наши данные по развитию и анатомическому строению цветка *P. corymbosa* показывают, что завязь этого вида верхняя на протяжении всего своего развития и никаких признаков вторичности такого положения нет. Эти данные не противоречат заключению J. Kårehed (2003) о том, что верхнее положение завязи было исходным в порядке Apiales, однако для его более глубокой проверки необходим детальный анализ с привлечением представителей близких порядков. Наши данные показывают, что гинецей *P. corymbosa* состоит из трех плодолистиков и имеет единственное гнездо в завязи, что согласуется с большинством предыдущих работ (Gardner, de Lange, 2002; Potgieter, 2018), за исключением исследования G. M. Plunkett et al. (2004b). Более сложным и важным является вопрос установления структуры гинецея этого вида.

Гипотетически есть две интерпретации такого гинецея:

- 1) Псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с гнездом завязи, сформированным асцидиатной зоной одного фертильного плодолистика, два других являются «плотными» (не имеют гнезд в асцидиатной зоне) (Рис. 106А–Г).
- 2) Псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с преобладанием симпликатной зоны. В таком случае гнездо завязи сформировано всеми тремя плодолистиками, при этом две из трех париетальных (постенных) плацент редуцированы (Рис. 106И–Л).

Существенную роль в решении этого вопроса играет анализ васкулятуры цветка (Рис. 106).



**Рисунок 106. Возможные гомологии между синкарпными гинецеями из трех плодолистиков с псевдомономерией и без нее. Гипотетические диаграммы восходящей серии срезов. Соответствие цветов:** темно-серый для гинецея; светло-зеленый для семяпочки; темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в рыльце; темно-оранжевый для дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей.

Характер васкуляризации плодолистиков выбран так, чтобы он соответствовал *Pennantia*, по крайней мере, в основании гинецея (А, Д, И, М) и на уровне рылец (Г, З, Л, Н).

**А–Г** – Гинецей, у которого все плодолистики фертильные и демонстрируют выраженные синасцидиатную (Б) и симпликатную (В) зоны, семяпочки в синасцидиатной зоне или на границе синасцидиатной и симпликатной зон.

**Д–З** – псевдомономерный гинецей, полученный из гинецея, сходного с таковым на А–Г, с гнездом завязи, сформированным асцидиатной зоной фертильного плодолистика (Е; термин «синасцидиатная зона» не может быть применен к такому гинецею: Bachelier, Endress, 2007) и симпликатная зона (Ж).

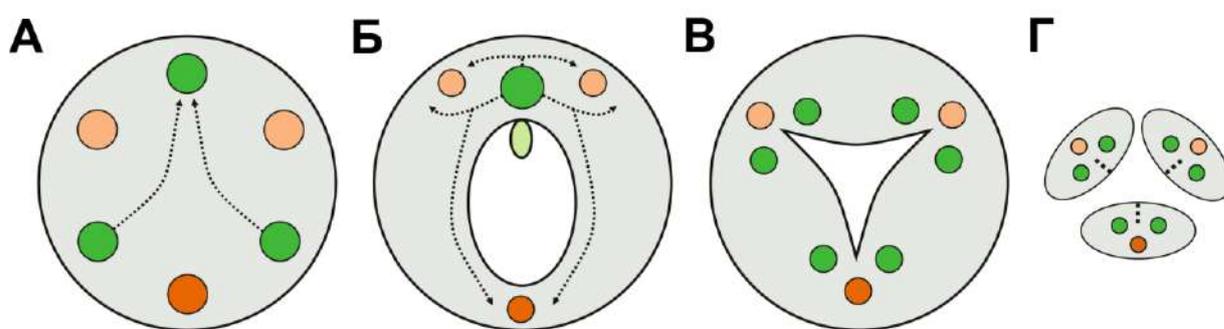
**И–Л** – Гинецей, у которого все плодолистики фертильные и без синасцидиатной зоны, с семяпочками расположенными в симпликатной зоне (К).

**М–О** – Псевдомономерный гинецей, полученный из гинецея, подобного таковому в И–Л, имеющий только симпликатную зону (З). Черная пунктирная стрелка указывает направление ветвления пучков выше данного участка.

В основании завязи есть шесть проводящих пучков. Из них три расположенных по углам гнезда завязи (угловые пучки) мы определяем как дорзальные в связи с их положением на радиусе трех рылец. Такая же интерпретация этих пучков предложена в работе R.O. Gardner и P.J. de Lange (2002) для гинцея *P. cunninghamii*. Эти авторы не сообщают о каких-либо промежуточных пучках (т. е. ответвляющихся от дорзальных пучков) у этого вида, но отмечают, что общее число пучков вокруг гнезда завязи равно десяти (включая пучок, иннервирующий семяпочку). Это указывает на сходство *P. corymbosa* с *P. cunninghamii*, выражающееся в наличии парных ветвей дорзальных пучков. Для других видов рода *Pennantia* R.O. Gardner и P.J. de Lange (2002) отметили наличие трех пучков в стенке завязи в дополнение к пучку, иннервирующему семяпочку, что подразумевает отсутствие ветвей дорзальных пучков. В этой же работе было указано, что крупный проводящий пучок, иннервирующий семяпочку, характерен для всех четырех видов *Pennantia*. Мы интерпретируем этот пучок как синвентральный, общий для всех трех плодолистиков. Он образуется в результате слияния в основании завязи трех пучков, чередующихся с дорзальными. Они могут быть интерпретированы как синвентральные, общие для пары соседних плодолистиков (= гетерокарпеллярные вентральные пучки). Эти пучки – коллатеральные и при слиянии формируют амфикрибральный пучок, так как три пучка объединяются ксилемой, а флоэма остается снаружи. Такая организация тканей говорит, что этот пучок находится в морфологическом центре цветка.

На уровне прикрепления семяпочки крупный иннервирующий семяпочку пучок ветвится на две пары пучков. В каждой паре одна ветвь идет вверх в рыльце, находящееся на радиусе тычинки, параллельно с дорзальным пучком, а вторая проходит вдоль гнезда завязи внутри от дорзального и снова ветвится. Одна из новых ветвей идет в то же рыльце на радиусе тычинки, что и предыдущая ветвь, но, с другой стороны от дорзального пучка, а вторая ветвь идет вдоль гнезда завязи в рыльце, на радиусе между тычинок, которое

находится напротив пучка, питающего семяпочку и, соответственно, места прикрепления семяпочки. Такой характер ветвления можно ожидать в таком же гинецее, но с тремя гнездами в синасцидитной зоне (Рис. 106А–Г). В таком гипотетическом гинецее с васкулатурой, приближенной к *P. corymbosa*, синвентральный пучок разделяется на три ветви в синасцидиатной зоне. Его ветви идут вдоль септ между гнездами к периферии гинецея и далее разделяются на две ветви перед входом в рыльце. Таким образом, этот гипотетический гинецей будет иметь характер организации васкулатуры в общем характерный для покрытосеменных. Следовательно, гинецей *Pennantia* согласуется с первой интерпретацией (Рис. 107).



**Рисунок 107. Гинецей *Pennantia corymbosa*: упрощенные диаграммы восходящей серии поперечных срезов.**

**Соответствие цветов:** темно-серый для гинецея; светло-зеленый для семяпочки; темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в рыльце; темно-оранжевый для дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей.

А – основание гинецея. Б – синкарпная псевдомономерная завязь с гнездом, сформированным асцидиатной зоной фертильного плодолистика. В – Симпликатная зона. Г – Рыльца.

Если бы имел место второй вариант, то в вентральный пучки, чередуясь с дорзальными, располагались вокруг гнезда завязи, а не в центре цветка даже после перехода к псевдомомерии (Рис. 106М–О). Если бы они сохранились для иннервации единственной семяпочки (как в случае *Pennantia*), то они бы не могли слиться с образованием синвентрального пучка. В случае *Pennantia* пучков, чередующихся с дорзальными, нами не было обнаружено и характер расположения пучков сильно отличается от того, который можно было бы ожидать в гинецее с преобладающей симпликатной зоной (Рис. 106М–О).

На основании всех этих данных гинецей *P. corymbosa* может быть описан как псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с гнездом завязи, образованным асцидиальной зоной фертильного плодолистика, что согласуется с васкулатурой гинецея (Karpunina et al., 2021). Гнездо завязи в этом гинецее принадлежит одному (фертильному) плодолистiku, тогда как два других плодолистика стерильны. В молодых цветках *Pennantia* выше уровня прикрепления семяпочки находится короткая трехлучевая полость, которую в таком случае мы интерпретируем как короткую симпликатную зону, постгенитально зарастающую к цветению. Симпликатная зона на поздних стадиях образует короткий столбик. Рыльца представляют собой асимпликатную зону. На основании этого, семяпочка(-и) прикрепляются на границе между синасцидиатной и симпликатной зонами, т.е. в поперечной зоне, что в целом является типичным для порядка Apiales (Erbar, Leins, 1988).

#### 4.8. Особенности псевдомономерного гинецея у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae)

Диморфизм плодолистиков у *P. corymbosa* проявляется не только в зрелом гинецее, но и на самых ранних стадиях развития. По нашей интерпретации завязь сформирована плодолистиком, находящимся на радиусе между тычинками и на ранних стадиях развития он имеет самое маленькое рыльце. Благодаря наличию компитума пыльцевые трубки от рылец стерильных плодолистиков могут оплодотворить яйцеклетку. Таким образом, рыльца стерильных плодолистиков являются их единственной функциональной частью, и они играют роль увеличения общей улавливающей поверхности в цветке. Среди Apiales подобная ситуация встречается в димерном гинецее некоторых Apiaceae. У *Actinotus* и *Petagnaea* стерильный плодолистик не имеет собственного гнезда в завязи, но имеет стилодий с рыльцем как и фертильный плодолистик, формирующий гнездо завязи (Magin, 1977, 1980). У *Lagoecia* фертильный плодолистик формирует гнездо завязи, но лишен стилодия и рыльца, которые есть только у стерильного плодолистика (Magin, 1980).

Тримерный гинецей с диморфизмом, похожим на *Pennantia* был описан у *Tricomaria usillo* (Malpighiaceae, Malpighiales). В отличие от *Pennantia* все три плодолистика в гинецее этого вида имеют собственные гнезда и семязпочки, но семя развивается только в одном из них (Aliscioni et al., 2019). Стилодий и рыльце функционально фертильного плодолистика могут быть практически редуцированы или иметь почти равный размер с рыльцами и стилодиями стерильных плодолистиков (Aliscioni et al., 2019). В случае *P. corymbosa* размер зрелого рыльца фертильного плодолистика варьирует лишь незначительно, оно лишь немного меньше рылец стерильных плодолистиков и отличается от них по форме (Рис. 6B). В одногнездном гинецее *Metteniusa* (Metteniusaceae, Metteniusales) именно меньшие по размеру плодолистки образуют семязпочки. У *Metteniusa* все пять плодолистиков в начале своего развития имеют одинаковый размер, но позже выделяются два меньших и три

более крупных плодолистика. Две семяпочки, только одна из которых фертильна, прикрепляются к общей плаценте двух меньших плодолистиков (González, Rudall, 2010). Поэтому гинецей этого вида можно отнести к редкому случаю пентамерного гинецея с диморфизмом плодолистиков.

Известно, что в пентамерных цветках с тримерным гинецеем можно провести не более одной плоскости симметрии, то есть такие цветки являются моносимметричными или ассиметричными (Endress, 1999, 2012; Nuraliev et al., 2019). Зрелые цветки *P. corymbosa* можно считать моносимметричным, ось симметрии проходит через фертильный плодолистик с наименьшим рыльцем, лепестком на том же радиусе и тычинку С (Рис. 20В). При этом интересно, что моносимметричность гинецея – признак зрелого цветка *P. corymbosa*, так как различия в размере рылец сохраняются вплоть до цветения. Важно, что на ранних стадиях развития зачатки тычинок также демонстрируют различия в размере, которое нивелируется к моменту цветения. В среднем размер развивающейся тычинки коррелирует с ее положением относительно плодолистиков (Рис. 20А). Чаще всего самая крупная тычинка находится на позиции С, на радиусе между двумя стерильными плодолистиками. Две наименьшие тычинки обычно занимают положение В и D, на радиусе стерильных плодолистиков. Такая связь между размером тычинки и ее положением теоретически может возникать в результате двух противоположных процессов. Первый заключается во влиянии размера тычинок на размер и положение плодолистиков. Этот вариант маловероятен, так как разнообразие в размере тычинок в разных цветках значительно превосходит различия между плодолистиками, где практически всегда только два варианта плодолистиков (маленький и два больших). Второй вариант состоит в том, что сами плодолистики влияют на размер тычинок. Эта гипотеза подтверждается тем, что различия в размере тычинок становится заметным после появления зачатков плодолистиков. Примечательно, что в функционально мужских цветках (лишенных диморфизма плодолистиков на ранних стадиях) такое разнообразие в размере тычинок отсутствует, что также подтверждает верность второй.

#### 4.9. Интерпретация структуры гинецея у *Griselinia littoralis* (Griselinaceae)

В нашей работе впервые было изучено развитие цветка и, в частности, гинецея у *Griselinia*. Полученные данные о развитии вместе с данными о морфологии и анатомии гинецея *G. littoralis* подтверждают его псевдомономерную природу. Большинство изученных гинецеев на ранних стадиях развития выглядели как три отдельных примордия, в редких случаях их было два или четыре. Число рылец в зрелом цветке также чаще всего было равно трем, но встречались гинецеи с двумя и пятью рыльцами. Подобное варьирование числа стилодиев и рылец отмечено и в других работах (например, Dillon, 2018), но наличие пяти рылец обнаружено нами впервые.

Чаще всего завязь в изученных цветках *G. littoralis* была одногнездная, что соотносится с большинством предыдущих данных по этому вопросу (Endlicher, 1850; Wangerin, 1910; Horne, 1914; Philipson, 1967; Константинова, Нилова, 2014). В большинстве цветков верхняя часть гнезда завязи зарастала постгенитально с образованием трехлучевого шва. В недавней характеристике семейства гинецей *Griselinia* описывается как одногнездный в нижней части и трехгнездный в верхней (Philipson, 1977; Dillon, 2018). Вероятно, под трехгнездной подразумевалась та часть завязи, которая постгенитально зарастает, хотя последняя ни на каких стадиях развития трехгнездной не бывает. Во всех изученных нами цветках, если в завязи присутствовала семязпочка, то она прикреплялась на границе гнезда и зоны постгенитального срастания. Семязпочка обладает довольно широким фуникулулом, верхний край которого прикрепляется как раз на уровне прикрепления элементов околоцветника и стаминодиев. Для семязпочки *G. littoralis* характерно наличие крупного обтуратора. В сводке по сравнительной эмбриологии цветковых растений (Алимова и др., 1987) указано, что среди *Apiales* семязпочка с крупным обтуратором характерна для многих представителей семейства *Araliaceae*, некоторых представителей из *Apiaceae*, однако обтуратор не отмечен для семейства *Griselinaceae*.

Как и в случае *Pennantia*, встает вопрос о природе единственного гнезда в завязи, и в разрешении этого вопроса снова полезно изучить васкулатуру. Вокруг гнезда завязи у *G. littoralis* присутствуют 17–20 пучков, из которых можно выделить две группы пучков: иннервирующие семяпочку и не продолжающиеся заметно выше уровня ее прикрепления, а также чередующиеся с ними группы пучков, не принимающие участие в иннервации семяпочки, но продолжающиеся выше уровня прикрепления семяпочки. В нашей работе мы интерпретируем пучки, участвующие в иннервации семяпочки как вентральные, а остальные пучки гинецея между пучками, идущими в семяпочку, вероятно, представляют собой дорзальную систему фертильного и стерильных плодолистиков.

В гинецее *Griselinia* общий паттерн ветвления пучков, иннервирующих семяпочку, напоминает таковой у *Pennantia* за исключением того, что у *Pennantia* пучки, участвующие в иннервации семяпочки, сливаются в один в основании завязи и продолжаются до уровня рылец, сливаясь с ветвями дорзальных пучков. Тот факт, что у *Griselinia* два из трех пучков иннервирующих семяпочку входят в нее огибая гнездо завязи внутри от остальных пучков в стенке завязи позволяет нам сделать вывод о том, что семяпочка прикрепляется на границе синасцидиатной и симпликатной зон гинецея, то есть в поперечной зоне, плацентация в таком случае угловая, а не париетальная.

Таким образом, рыльце фертильного плодолистика находится напротив места прикрепления семяпочки, а по бокам от места прикрепления семяпочки находятся рыльца стерильных плодолистиков. В этом случае рыльце фертильного плодолистика находится на радиусе лепестка, и его ориентация в цветке постоянна. Мы также изучили ориентацию гинецея для цветков на неразветвленных паракладиях относительно кроющего листа оси: фертильный плодолистик занимает трансверзальное положение, а два стерильных расположены косо по отношению к кроющему листу.

Наши данные о васкулатуре *G. littoralis* отличаются от описания васкулатуры гинецея у *G. scandens* и *G. alata*, приведенного в работе W.R. Philipson (1967). Например, в этой работе отмечен лишь один пучок, иннервирующий семяпочку, а вентральные пучки стерильных плодолистиков признаны редуцированными. Так же в этой работе отмечено, что семяпочку *Griselinia* иннервирует дорзальный пучок, что, вероятно, ошибочно, так как на диаграмме гинецея *Griselinia* именно вентральный пучок входит в семяпочку. По мнению W.R. Philipson (1967) семяпочка прикрепляется между двумя рыльцами стерильных плодолистиков на радиусе между лепестками, а рыльце фертильного плодолистика находится напротив места прикрепления семяпочки и на радиусе лепестка, что соотносится с нашим выводом о строении и ориентации гинецея *G. littoralis*. Интересно, что A.S. Horne (1914) тоже считал, что плацентация у *Griselinia* центрально-угловая, а не париетальная именно на основании того, что пучки, иннервирующие семяпочку, меняют свое положение, огибая гнездо завязи.

В некоторых цветках в самом основании завязи гнездо было разделено на два перегородкой, которая проходит по радиусу через место прикрепления семяпочки и противоположную сторону гнезда. Размер этих гнезд может быть равным или одно гнездо может быть меньше, если перегородка проходит косо. Во всех случаях длина раздвоенного участка не превышала 1/8 длины гнезда и этот участок заканчивался сильно ниже семяпочки. Ни в одном случае проводящие пучки не заходили в эту перегородку, и ее наличие никак не изменяло общий паттерн васкуляризации. Подобные перегородки в основании гнезда завязи отмечены для некоторых покрытосеменных, у которых подсчет числа плодолистиков не вызывает сомнений, например у *Harperocallis robustior* (Steud.) L.M.Campb. et Dorr (Tofieldiaceae: Alismatales). Гинецей *H. robustior* состоит из трех плодолистиков, которые объединены конгенитально в асцидиатной и частично в пликатной зонах, в верхней части пликатных участков плодолистики срастаются постгенитально (Remizowa et al., 2011; Campbell, Dorr, 2013). Перегородка в основании гнезда каждого

плодолистика проходит по радиусу между вентральной и дорзальной стороной каждого плодolistика и сокращается с объединением гнезд ниже уровня прикрепления семяпочек, так что асцидиатная часть плодolistика имеет только одно гнездо на уровне прикрепления семяпочек. Исходя из этого примера, мы предполагаем, что наличие неполной перегородки не противоречит нашей интерпретации гнезда завязи *Griselinia* как сформированного асцидиатной зоной фертильного плодolistика.

Наш вывод о том, что гнездо завязи *Griselinia* сформировано асцидиатной зоной фертильного плодolistика, а в образовании симпликатной зоны гинецея участвуют и стерильные плодolistики, хорошо согласуются с особенностями гинецеев с двумя рыльцами. В случае, когда фертильный плодolistик был полностью редуцирован, то не развивалось не только рыльце, но и гнездо завязи (цветок G43, рис. 61, 62) или гнездо завязи было совсем маленьким, а семязачаток явно недоразвитым (цветок G36, рис. 60, 61). В обоих случаях симпликатная зона гинецея была не трехлучевой, а в виде линии. Если несмотря на отсутствие рыльца на радиусе лепестка, в строении симпликатной присутствовали следы фертильного этого плодolistика, то гинецей имел хорошо развитое гнездо и фертильную семяпочку (цветок G30, рис. 58, 59). При увеличении числа рылец до пяти в гинецее все равно развивалось лишь одно гнездо завязи с одной фертильной семяпочкой.

#### 4.10. Особенности псевдомономерного гинецея у *Griselinia littoralis* (Griselinaceae)

Как и у *Pennantia corymbosa*, в гинецее *Griselinia littoralis* диморфизм плодолистиков заметен уже на ранних стадиях. По нашей интерпретации, завязь сформирована плодолистиком, чье рыльце находится на радиусе лепестка. Это рыльце часто оказывалось меньше двух других, но, в отличие от *Pennantia*, не всегда было хорошо выражено. Также в гинецеях с двумя рыльцами редуцировалось именно рыльце напротив места прикрепления семязпочки, то есть рыльце фертильного плодолистика. Примеры гинецеев с уменьшением или полной редукцией фертильного рыльца были рассмотрены ранее, здесь же хочется остановиться на вариативности степени редукции фертильного рыльца. Например, для упомянутого ранее *Tricomaria usillo* (Malpighiaceae) выраженность редукции стилодия и рыльца фертильного плодолистика варьирует от почти полной до едва заметной (Aliscioni et al., 2019). Интересно, что такое непостоянство в проявлении диморфизма плодолистиков отмечено и для других Malpighiaceae, в кладе *Carolus*. В пределах родов этой клады диморфизм реализуется по-разному. Например, у сестринского к *T. usillo* рода *Dicella* Griseb. из трех плодолистиков один стерильный и два фертильные, а в зрелом плоде может быть одно или два семени (Chase, 1981). У рода *Hiptage* Gaertn. все плодолистики фертильны, но стилодий и рыльце есть только у одного (Aliscioni, 2019). Таким образом, в *Carolus*-кладе Malpighiaceae явно можно отметить тенденцию к разделению функций плодолистиков, но происходит оно разными путями.

По-видимому, у *Griselinia* разная степень редукции рыльца фертильного плодолистика может быть переходным этапом к стабильному диморфизму как у *Lagoecia* (Ariaceae), где фертильный плодолистик полностью лишен рыльца и формирует гнездо завязи, а стерильный плодолистик, наоборот, лишен гнезда, но имеет рыльце (Magin, 1980).

#### 4.11. Особенности организации цветка *Melanophylla*

Нами было установлено, что ориентация гинецея *Melanophylla* напрямую зависит от особенностей организации всего цветка. В связи с этим важно обсудить детали его строения в целом. Для представителей *Melanophylla* характерно скрученное почкосложение венчика и андроеца. Венчик может быть скрученным влево и вправо. В левоскрученном левая сторона каждого органа перекрывает соседний, если смотреть на бутон со стороны, в правоскрученном – наоборот (Schoute, 1935; Endress, 1999). Оба варианта встречаются у изученных видов *Melanophylla* в равных пропорциях в пределах одного соцветия без какой-либо определенной закономерности.

Описанный нами случай скрученного венчика у *Melanophylla* является первым не только в порядке Apiales, но и во всей большой кладе sampanulids (Рис. 106). У астерид с скрученным венчиком направление спирали строго фиксировано на видовом уровне или выше видового (Endress, 1999, 2001). Случай *Melanophylla* выбивается из общего правила для этой группы. Таким образом, появление случая с постоянным направлением скрученности венчика может быть чертой ламиид, а не всех астерид в целом.

Среди базальных групп покрытосеменных и однодольных практически не встречаются группы со скрученным венчиком, что может быть следствием меньшего уровня синорганизации строения цветка (Рис. 106; Endress, 1999). В группе eudicots скрученный венчик чаще всего встречается в группе superrosids, где в большинстве случаев характерно наличие двух морф цветка у одного индивидуума (исключение – некоторые Myrtales, Brassicales и Malpighiales) (Endress 1999, 2001). В группе asterids этот признак встречается крайне редко и, если он присутствует, направление скрученности строго фиксировано на видовом или надвидовом уровнях (Рис. 106; Endress 1999, 2001). Среди астерид описывается лишь один пример с наличием двух морф у одной особи – *Lysinema* R.Br., Ericales (Schoute, 1935), при этом фотографии *L. conspicuum* R.Br. не подтверждают эти данные (FloraBase, 2017). В работе P.K. Endress (1999) этот случай также остается под вопросом. У двух видов рода

*Philadelphus* L. (Hydrangiaceae: Cornales) венчик левоскрученный, а у третьего правоскрученный (Schoute, 1935; Каден, Урманцев, 1971), в то время как паттерн скрученности венчика у ламиид стабилен на уровне рода.

Эволюционный анализ признака направления скрученности венчика (постоянный/непостоянный) сложен в силу того, что у большинства астерид (и покрытосеменных в целом) венчик совершенно не скручен (Endress, 1999). Поэтому любые попытки картировать этот признак на филогенетическом дереве покрытосеменных относительно бессмысленны, потому что при таком анализе скрученность будет отсутствовать у большинства терминальных групп. Также неясно, можно ли рассматривать постоянную левоскрученность и правоскрученность как одно состояние признака. Тем не менее, появление среди разных эволюционных линий ламиид скрученного венчика с постоянным направлением скрученности заставляют задуматься о том, какой фактор или факторы развития лежат в основе этого.

Для многих семейств с постоянным направлением скрученности венчика характерен декуссатный филлотаксис на вегетативных и генеративных побегах (asterids: Acanthaceae, Apocynaceae, Gentianaceae, Hydrangeaceae, Oleaceae, Rubiaceae, некоторые Polemoniaceae, рано дивергировавшая группа суперастерид: *Dianthus* L., *Saponaria* L. и некоторые другие Caryophyllaceae). Напротив, декуссатный филлотаксис редко встречается среди семейств с непостоянным направлением скрученности венчика (он характерен, например, для Hypericaceae, Cistaceae, Zygophyllaceae). Однако общая картина сложнее, так как спиральный филлотаксис встречается и у таксонов с постоянным направлением скрученности венчика (Boraginaceae, Convolvulaceae, Solanaceae). Для *Melanophylla* характерно непостоянное направление скрученности венчика и спиральный филлотаксис.

Показано что если в пределах таксона встречаются оба варианта направления скрученности венчика, то оно обусловлено направлением спирали 2/5, по которой закладываются чашелистики (heterotropic corolla по

Schoute, 1935), а если встречается только один вариант, то развитие лепестков не зависит от характера симметрии чашечки (autotropic corolla по Schoute, 1935) и направление скручивания лепестков фиксировано на генетическом уровне (Schoute, 1935; Endress, 1999, 2001). Эти обобщения, однако, основаны на крайне недостаточном эмпирическом материале.

В случае *Melanophylla* заложение чашелистиков, как мы впервые установили, идет последовательно, первыми в развитии появляются два ближайших к первой брактеоле чашелистика. В соцветии правое и левое положение первой брактеолы у разных цветков встречается без каких-либо видимых закономерностей. Результатом этого является наличие двух зеркальных вариантов организации чашечки, которые определяют два варианта скрученности венчика. Если первая брактеола находится справа, то венчик будет скручен вправо, а если слева, то получается левоскрученный венчик. Именно позиционная информация от первой брактеолы является определяющей в направлении спирали, по которой закладываются чашелистики (Sokoloff et al., 2018c; Karpunina et al., 2019). Похожие случаи с ключевой ролью левого/правого положения первой брактеолы в определении порядка заложения чашелистиков описаны и в других работах (Prenner, 2004; Ronse De Craene, 2004; Schönenberger, Grenhagen, 2005; Bachelier et al., 2011).

Для однодольных описана похожая ситуация. Например, у *Japonolirion Nakai* (Petrosaviaceae) и *Narthecium Juss.* (Nartheciaceae) цветок находится в пазухе кроющего листа и имеет брактеолу. Ориентация цветка строго коррелирует с положением брактеолы. Как и у *Melanophylla*, первый листочек околоцветника всегда закладывается напротив брактеолы, далее они появляются в спиральном порядке. Положение самой брактеолы нестабильно: она может быть расположена слева от кроющего листа или занимать промежуточное положение между этим и медианным адаксиальным. Следствием такой вариативности является и два варианта ориентации органов цветка (Remizowa et al., 2006).

Ассинхронное заложение брактеол связано со спиральным (а не декуссатным) филлотаксисом на вегетативных побегах *Melanophylla*. Показательно, что для некоторых семейств с непостоянным направлением скрученности венчика и декуссатным филлотаксисом на вегетативных побегах характерен разный размер брактеол (Hypericaceae: Prenner et al., 2008; Prenner et al., 2009; Zygophyllaceae: Eichler, 1875) или даже более сложные паттерны в морфологии соцветий с числом брактеол, не равным двум (Cistaceae: Nandi, 1988; Ronse De Craene, 2010). У *Hypericum* L. только одна из двух брактеол имеет пазушный побег, и положение первых трех чашелистиков зависит от положения именно этой брактеолы (Prenner et al., 2008). При этом при декуссатном филлотаксисе и постоянном направлении скрученности венчика оба профила одинаковые (например, Acanthaceae: Schönenberger, 1999; Borg, Schönenberger, 2011; Hydrangeaceae: Roels et al., 1997; Melastomaceae: Wanntorp et al., 2011).

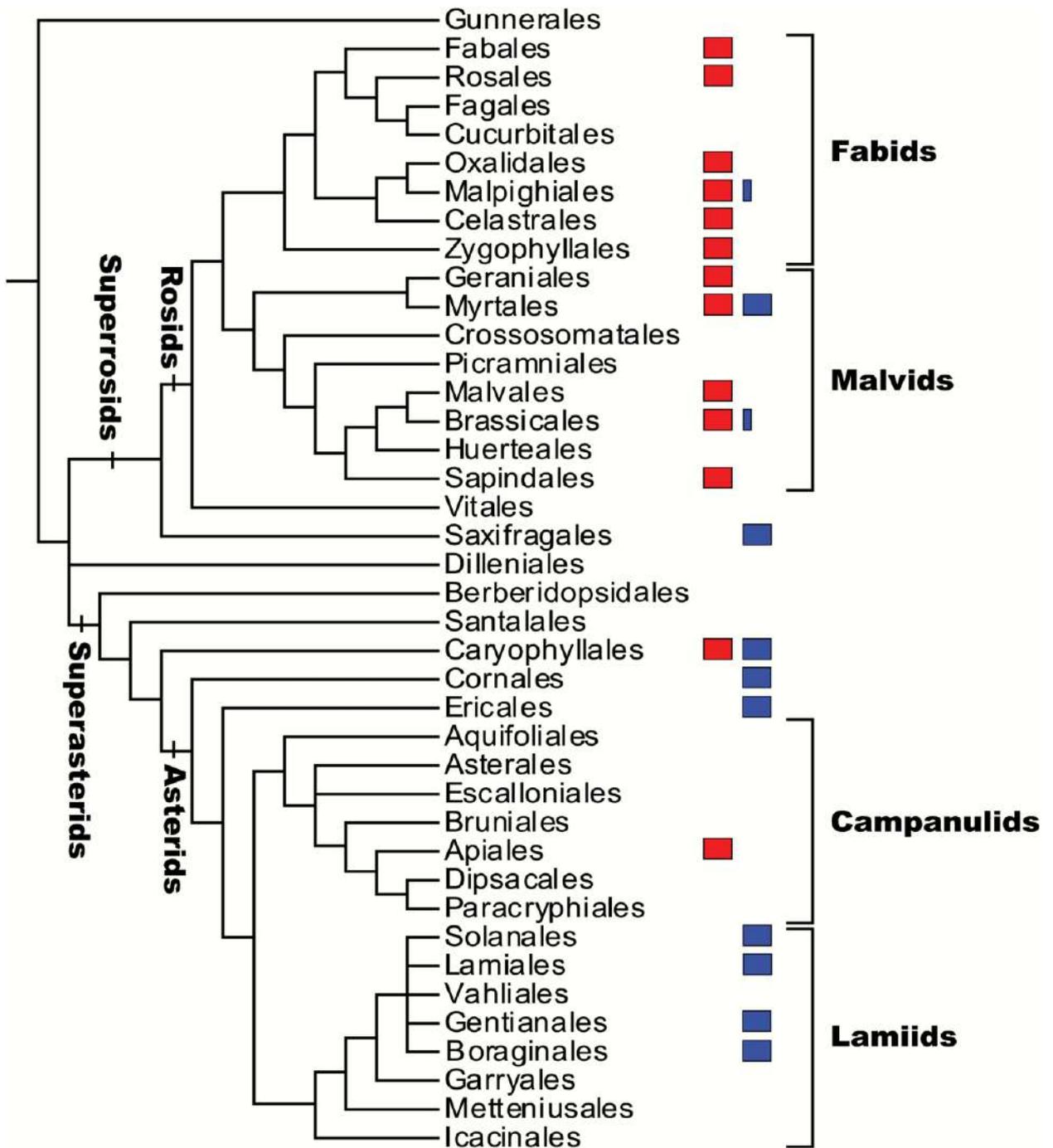
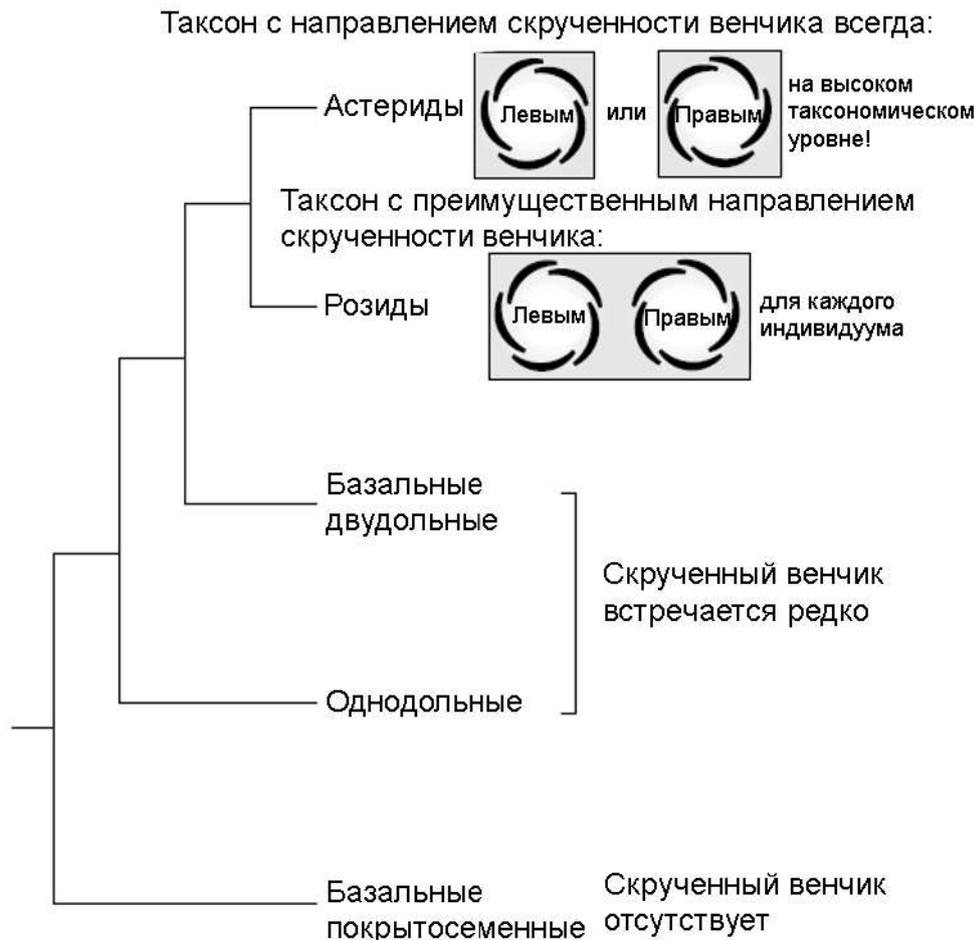


Рисунок 105. Кладограмма core eudicots с отмеченными случаями появления скрученности венчика и ее направления (Sokoloff, Karpunina et al., 2018c). Красным на схеме отмечены случаи с нефиксированным направлением скрученности венчика. Синим отмечены случаи фиксированного направления. Маленькие синие прямоугольники – случаи, когда нефиксированный тип в таксоне преобладает над фиксированным.



Current Opinion in Plant Biology

**Рисунок 106.** Упрощенная кладограмма покрытосеменных, включающая основные группы (по Soltis et al., 1999). Эволюция признака скрученного почкосложения венчика (Fig. 4; Endress, 2001).

Тычинки *Melanophylla* обладают широкими связниками, что в целом редко встречается среди астерид. Данные об опылении представителей этого рода отсутствуют, но можно предположить, что такая необычная морфология тычинок связана с привлечением опылителей. По нашим данным, в отличие от большинства *Apiales* (Erbar, Leins, 2010), в цветках *Melanophylla* нет нектара. Андроцей у *Melanophylla* характеризуется скрученным почкосложением. В начале развития тычинки *Melanophylla* округлые в очертании, а скрученность андроцея становится заметна на более поздних стадиях развития. Похожая ситуация описана для *Kirengeshoma* Yatabe (Hydrangeaceae), где асимметрия появляется на более поздних стадиях развития андроцея (Roels et al., 1997;

Hufford, 1998). Как и у *Melanophylla*, у *Kirengeshoma* направление скрученности андрцея противоположно таковому у венчика. Асимметрия и скрученность андрцея также отмечены для других групп покрытосеменных со скрученным венчиком (Malvaceae s.l.: van Heel, 1966; *Peganum* L., Nitrariaceae: Bachelier et al., 2011).

В ходе этой работы было просмотрено более 100 цветков каждого вида *Melanophylla*, и у всех направление скрученности андрцея было противоположно таковому у венчика. Возможно, это можно объяснить тем, что на момент роста тычинок скрученность венчика уже хорошо выражена, и тычинкам приходится расти под влиянием механического давления, созданного скрученным венчиком (Karpunina et al., 2019). Сходную гипотезу сформулировал J.C Schoute (1935) для объяснения влияния позиционной информации от спирально организованной чашечки на скрученный венчик у видов с нефиксированным направлением скрученности венчика. В целом механическим факторам в морфогенезе цветка придается большое значение, однако полной картины этого механизма на данный момент не определено (Iwamoto et al., 2015; Bull-Hereñu et al., 2022). По нашему мнению, такая организация цветка *Melanophylla* позволяет компактно и эффективно разместить в доступном пространстве бутона широкие пыльники, а не связана непосредственно с особенностями биологии опыления *Melanophylla* (Karpunina et al., 2019).

#### 4.12. Особенности псевдомономерного гинецея *Melanophylla* (*Torricelliaceae*)

Синкарпный гинецей *Melanophylla* состоит из трех плодолистиков, один из которых фертильный, а два других – стерильные. У фертильного плодолистика развивается одна крупная фертильная семязпочка, а в стерильных гнездах развиваются маленькие стерильные семязпочки. В предыдущих работах отмечено дорзальное расположение фертильного гнезда у представителей *Melanophylla* (Keraudren, 1958a,b). В работе М. Keraudren (1958b) для всех представителей рода, описанных на тот момент, включая два вида, исследуемых нами, указано, что фертильное гнездо располагается ближе других к кроющему листу. Мы показали, что гинецей расположен в трансверзальной плоскости цветка по отношению к оси соцветия и кроющему листу, фертильное гнездо относительно кроющего листа не является медианным. По нашим данным, ни один из трех плодолистиков не находится в медианной позиции, фертильный плодолистик занимает трансверзальное положение, а два стерильных расположены косо. При этом фертильное гнездо может быть справа и слева от кроющего листа. Эти два варианта возникают вследствие наличия двух зеркальных вариантов организации цветка и являются строго фиксированными для каждого из них. Таким образом это можно считать проявлением стабильности плана строения цветка. При этом фертильный плодолистик всегда находится на радиусе лепестка. Данные об ориентации гинецея есть для *Aralidium*, у которого фертильный плодолистик также находится на радиусе лепестка (Philipson, Stone, 1980).

Так как синкарпный гинецей *Melanophylla* содержит один фертильный плодолистик, который объединен с двумя стерильными, его можно считать псевдомономерным (Sokoloff, Karpunina et al., 2018). Помимо различий в строении завязи, фертильный и стерильные плодолистики *Melanophylla* различаются васкуляризацией стилодиев и рылец. Рыльца стерильных плодолистиков имеют два проводящих пучка (*M. aucubifolia*) или только у одного стерильного рыльца наблюдается второй пучок, хотя и не у всех

изученных цветков (*M. alnifolia*). В пределах порядка Apiales двойные пучки в рыльцах иногда встречаются у *Heptapleurum calyptratum* (бывший *Tupidanthus calyptratus*, Araliaceae), где их появление ассоциировано с общей потерей стабильности в васкулатуре цветка (Нуралиев и др., 2009)

Не только у *Melanophylla*, но и у *Aralidium* и *Torricellia* – двух других родов семейства Torricelliaceae – в гинецее присутствуют стерильные гнезда наряду с фертильным (Philipson, Stone, 1980; Kårehed, 2003; Plunkett et al., 2004b; Manchester et al., 2017). У *Torricellia* и *Melanophylla* стерильные гнезда плода превосходят по размеру фертильное, у *Aralidium* они заметны только в дистальной части (Yembaturova, Konstantinova, 2013; Manchester et al., 2017). Возможно, у *Torricellia* и *Melanophylla* такое строение позволяет увеличить плавучесть плода при распространении водой (Sokoloff et al., 2018). Впрочем, по устному сообщению Р.Р. Lowry, плоды *Melanophylla* обычно не оказываются в воде, а распространяются птицами. В ходе наших полевых наблюдений на Мадагаскаре мы видели растения *Melanophylla* вблизи воды, но по сообщению Р.Р. Lowry такие местообитания не являются для видов рода типичными.

#### 4.13. Разнообразие вариантов строения гинецеев с одной фертильной семязпочкой в порядке *Apiales*

Для всех представителей базальной грады *Apiales* характерен псевдомономерный синкарпный гинецей из трех плодолистиков. Для *Pennantiaceae* характерна верхняя завязь, что является важным отличием от *Griselinaceae* и *Toricelliaceae*. Несмотря на это, результаты наших исследований подтверждают, что для *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae* и *Griselinaceae* характерна одинаковая структура гинецея: гнездо завязи фертильного плодолистика представлено его асцидиатной зоной, семязпочка (или семязпочки) прикрепляется в поперечной зоне. Короткая симпликатная зона формирует внутренний компитум. В случае *Pennantia* термин «синасцидитная зона» использовать затруднительно в силу того, что лишь один плодолистик в этом случае имеет гнездо (Bachelier, Endress, 2007). Практически невозможно определить, где конкретно в гинецее находится морфологическое основание стерильных плодолистиков или, например, стерильные плодолистки могут быть приподняты вместе с бывшим центром верхушки цветка над асцидиальной частью фертильного гнезда. Однако эта проблема не мешает сравнению фертильных плодолистиков у представителей базальной грады порядка *Apiales* с представителями *Araliaceae* и *Apiaceae*. Общим в строении фертильного плодолистика у всех упомянутых групп является то, что семязпочка (или семязпочки) прикреплены в поперечной зоне.

В псевдомономерных гинецеях *Pennantia*, *Griselinia* и *Melanophylla* как фертильный, так и стерильные плодолистки имеют рыльце. Мы впервые описали диморфизм рылец для изученных таксонов, который проявляется в характере васкуляризации (*Melanophylla*) или относительных размерах рылец (*Pennantia*, *Griselinia*). У *Pennantia* рыльце фертильного плодолистика всегда меньше рылец стерильного, а у *Griselinia* такое различие в размере непостоянно. При этом у *Griselinia* рыльце фертильного плодолистика иногда бывает редуцировано, что, возможно, указывает на тенденцию к переходу к большей специализации плодолистиков, где фертильный плодолистик

формирует гнездо и семяпочку, а стерильные улавливают пыльцу. В порядке *Ariales* такой пример специализации плодолистиков в псевдомономерном гинецее известен в семействе *Apiaceae*, у *Lagoecia* (Magin, 1980).

Все изученные представители базальной грады обладают схожим общим паттерном васкуляризации гинецея. Во всех случаях иннервация семяпочки происходила за счет вентрального пучка. В гинецее *Griselinia* вентральные пучки плодолистиков остаются свободными в стенке завязи, у *Melanophylla* в основание гинецея входит один синвентральный пучок, который делится на три пучка чуть ниже уровня прикрепления семяпочек, а у *Pennantia* отдельные вентральные пучки входят в основание завязи и сразу сливаются с образованием синвентрального пучка. Литературные данные о васкулатуре гинецея есть также для *Aralidium* (*Toricelliaceae*): в гинецее присутствуют три отдельных вентральных пучка (Philipson, Stone, 1980). Как и у *Pennantia* и *Griselinia*, все три пучка участвуют в иннервации семяпочки: от каждого из них отходит ветвь, которая входит в семяножку. У *Melanophylla* фертильная семяпочка иннервируется вентральным пучком фертильного плодолистика.

У *Aralidium* каждое рыльце иннервируется тремя пучками: дорзальным и его двумя ветвями. У *Pennantia* рыльце тоже иннервируется тремя пучками: дорзальным и двумя ветвями синвентрального, которые объединены с ветвями дорзальных пучков. В гинецее *Melanophylla* и *Griselinia* рыльца иннервируются дорзальными пучками, а вентральные не достигают рылец (как и у *Aralidium*), что отличает их от *Pennantia*. У *Melanophylla* в рыльце фертильного плодолистика один дорзальный пучок, а в каждом стерильном по два (*M. aucubifolia*) или же в рыльце одного из стерильных плодолистиков один проводящий пучок, а в двух других рыльцах по одному (*M. alnifolia*) (Sokoloff et al., 2018c). Для третьего рода семейства *Toricelliaceae*, *Toricellia*, подробные данные о анатомии цветка в литературе отсутствуют. По сравнению с псевдомономерными гинецеями представителей базальной грады *Ariales* мономерный гинецей *Polyscias* имеет значительно большее количество

проводящих пучков. При этом большое число симметрично расположенных проводящих пучков в завязи и столбике (или стилодии) является особенностью всех изученных видов *Polyscias*, в том числе и тех, которые имеют два или несколько одинаково развитых фертильных плодолистиков. Поэтому данная особенность не может быть использована как аргумент в пользу интерпретации одногнездных гинецеев *Polyscias* как псевдомономерных.

Ориентация гинецея у всех представителей с псевдомономерным гинецеом в порядке *Apiales*, которые изучены в этом отношении, является постоянной относительно других органов цветка и кроющего листа (*Pennantiaceae*, *Griselinaceae*, *Toricelliaceae*, *Apiaceae*). Подавляющее большинство представителей *Apiaceae* имеет синкарпный гинецей из двух фертильных плодолистиков. В редких случаях гинецей зонтичных состоит из фертильного и стерильного плодолистика, то есть является псевдомономерным (Baumann-Bodenheim 1955; Magin 1970, 1980). У зонтичных гинецей всегда занимает медианное положение, при этом положение фертильного и стерильного плодолистика относительно кроющего листа цветка четко фиксировано для каждого изученного таксона, стерильный плодолистик может быть абаксиальным (*Arctopus*, *Petagnaea*) или адаксиальным (*Lagoecia*) по отношению к кроющему листу цветка (Baumann-Bodenheim, 1955; Magin, 1980). У *Melanophylla* (*Toricelliaceae*) псевдомономерный гинецей расположен в трансверзальной плоскости цветка, и фертильный плодолистик может находиться справа или слева. Наличие двух вариантов является следствием наличия двух зеркальных форм цветка, при этом в каждом из вариантов положение гинецея строго фиксировано и фертильный плодолистик находится на радиусе лепестка (Sokoloff et al., 2018c; Karpunina et al., 2019). Таким образом, в данном случае можно считать ориентацию гинецея относительно кроющего листа постоянной. Данные об ориентации гинецея относительно кроющего листа отсутствуют для двух

других родов *Torriceiliaceae*, но известно, что фертильный плодolistик *Aralidium* также находится на радиусе лепестка (Philipson, Stone, 1980).

В случае *Pennantiaceae* и *Griselinaceae* особенности строения соцветия не позволяют достоверно сравнивать ориентацию цветка и, в частности, гинецея относительно кроющего листа. Все же для *Griselinia* мы изучили ориентацию гинецея для цветков на неразветвленных паракладиях относительно кроющего листа оси: фертильный плодolistик занимает трансверзальное положение, а два стерильных расположены косо по отношению к кроющему листу, что напоминает ситуацию у *Melanophylla*. Однако в силу разного устройства соцветия осмысленное сравнение ориентации цветка и, в частности, гинецея у *Griselinia* и *Melanophylla* затруднено. Более разумным является сравнение ориентации гинецея относительно других органов цветка. Наши данные показывают, что ориентация гинецея *Griselinia* постоянна относительно других органов цветка, фертильный плодolistик всегда находится на радиусе лепестка, как и у *Torriceiliaceae*. Таким образом можно сделать вывод, что ориентация псевдомономерных гинецеев (по крайней мере у изученных таксонов) постоянна, и фертильный плодolistик находится на радиусе лепестка, что отличает их от мономерных и полимерных гинецеев *Polyscias* (*Araliaceae*), где положение гинецея непостоянно относительно других органов цветка и кроющего листа.

## Заключение

В настоящей работе было рассмотрено два пути редукции гинецея в порядке *Apiales*, ведущих к возникновению различных вариантов гинецеев с единственной фертильной семязпочкой: мономерного и псевдомономерного. Мономерный гинецей встречается в семействе *Araliaceae*, роде *Polyscias* (Karpunina et al., 2016). Для *Polyscias* характерна большая лабильность меризма цветка и его ориентации относительно кроющего листа и оси соцветия (Karpunina et al., 2017). В связи с такой нестабильностью плана строения цветка среди вариантов мог возникнуть и мономерный гинецей из единственного плодолистика, для которого также свойственна нестабильность ориентации. Мы показали, что в пределах этого рода мономерные гинецеи возникали как минимум четыре раза (Karpunina et al., 2016). Остается неясным, почему этот признак эволюционировал четыре раза в этой группе, но нигде больше в пределах *Araliaceae*. Возможно, существуют определенные основополагающие особенности морфологии цветка у *Polyscias*, которые способствуют возникновению гинецея из одного плодолистика. В большинстве групп *Araliaceae* с нестабильным меризмом, в том числе и в пределах рода *Polyscias* s.l., более распространенной тенденцией было увеличение меризма и размера цветков с возникновением полимерного гинецея как, например, в родах *Heptapleurum*, *Osmoxylon* Miq, *Plerandra* A.Gray (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Takhtajan, 1997; Plunkett et al., 2004; Nuraliev et al., 2010).

Псевдомономерный гинецей встречается в нескольких семействах порядка *Apiales*: *Apiaceae*, *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae*, *Griselinaceae* (Baumann-Bodenheim, 1955; Philipson, 1967; Magin, 1977, 1980; Philipson, Stone, 1980; Gardner, de Lange, 2002; Plunkett et al., 2004a).

Нами было детально изучено строение и развитие цветка для представителей всех трех семейств базальной грады порядка *Apiales*: *Pennantia* (*Pennantiaceae*), *Melanophylla* (*Toricelliaceae*) и *Griselinia* (*Griselinaceae*). Полученные данные подтвердили псевдомономерную

природу гинцея и позволили впервые сделать вывод об общем плане строения гинцев этих родов, включающий прикрепление фертильной семяпочки на границе асцидиатной и пликатной зон фертильного плодолистика, в его поперечной зоне (Sokoloff, Karpunina et al., 2018; Karpunina et al., 2019; Karpunina et al., 2021). Сравнение анатомо-морфологических особенностей гинцев изученных представителей не дает доказательств независимого возникновения псевдомономии в каждом из семейств базальной грады, а, наоборот, выявляет множество общих признаков.

В рамках использования метода максимальной экономии можно сформулировать гипотезу, что *Apiales* представляет собой группу, в которой псевдомономерный гинцей представляет собой эволюционно исходное состояние, причем диморфизм был утрачен в наиболее крупных семействах порядка. Однако эта гипотеза противоречит традиционным представлениям об эволюции данной группы и эволюции гинцея покрытосеменных растений в целом. Гипотеза, несомненно, нуждается в более глубоком тестировании с использованием разных методов и подходов. Можно предположить, что картина, которую мы видим для порядка *Apiales*, связана с тем, что современные базальные таксоны не отражают репрезентативно все исходное разнообразие строения гинцев у предков *Apiales* из-за вымирания части архаичных групп. На данный момент известно несколько вымерших представителей базальной грады *Apiales*. Все они относятся к роду *Torricellia* (*Torricelliaceae*) и описаны по плодам (Manchester, 1999; Meller, 2006; Collinson et al., 2012; Manchester et al., 2017). При этом важной характеристикой для отнесения их именно к этому роду является наличие плодов с тремя гнездами, лишь одно из которых содержит семя. Так как именно наличие стерильных гнезд в данном случае помогает определить таксономическую принадлежность ископаемых, теоретически возможные представители *Torricelliaceae* без псевдомономии имеют меньше шансов быть верно определенными. Такое предположение можно высказать и для *Griselinaceae* и *Pennantiaceae*, плоды которых несут лишь одно гнездо в завязи, что заведомо

затрудняет отнесение ископаемых плодов с иным числом гнезд к этим семействам в случае их обнаружения. Накопление большего числа данных о разных аспектах строения цветков и плодов современных представителей базальной грады, а также более детальное изучение ископаемых может помочь в решении этого вопроса. Например, к *Toricelliaceae* было предложено отнести ископаемый род *Pantocarpon* Kargate, Patil, Pamkar & Ramteke emend. Manchester, Kargate, Patil, Ramteke & S.Y. Smith (Manchester et al., 2019). С *Toricelliaceae* его объединяет синкарпный гинецей из трех плодолистиков, нижняя завязь и диморфизм гнезд гинецея. Важным отличием от современных представителей *Toricelliaceae* является наличие у *Pantocarpon* двух фертильных гнезд и одного стерильного, что очень значимо в свете изучения эволюции гинецея в этой группе. Однако, ряд важных деталей строения околоплодника и оболочки семени отличают его как от *Toricelliaceae*, так и от всего порядка *Apiales*, что ставит под вопрос его отнесение к *Toricelliaceae* (Manchester et al., 2019).

Нельзя исключать, что в порядке *Apiales* действительно имел место вторичный возврат к типичному для большинства покрытосеменных состоянию гинецея, то есть результаты использования метода максимальной экономии отражают реально имевший место эволюционный сценарий. Дальнейшее использование более тонких подходов к компьютерному моделированию эволюции морфологических признаков, учитывающих не только топологию молекулярно-филогенетического дерева, но и длины ветвей, может дать новые аргументы для обсуждения этого вопроса. Однако стоит отметить, что первостепенным в решении подобных вопросов является накопление и углубление знаний о деталях строения цветков и плодов современных растений и более широкое привлечение палеоботанического материала (Sokoloff et al., 2022).

У всех изученных представителей базальной грады фертильный плодolistик всегда ориентирован на радиусе лепестка, что отличает их от мономерных гинецеев *Polyscias*. При этом у *Melanophylla* и *Polyscias* можно

сравнить положение гинецея относительно кроющего листа цветка. Ориентация мономерных гинецеев *Polyscias* варьирует не только относительно других кругов цветка, но и относительно кроющего листа (Karpunina et al., 2016). У *Melanophylla* гинецей ориентирован трансверзально относительно кроющего листа, а фертильное гнездо может быть как слева, так и справа от кроющего листа (Sokoloff et al., 2018). Нами было показано, что это связано с наличием у *Melanophylla* двух зеркальных форм цветка, развитие которых в каждом конкретном случае определяется положением первой брактеолы (Karpunina et al., 2019). Следствием существования двух этих форм является видимая нестабильность ориентации гинецея относительно кроющего листа. Однако оба варианта положения фертильного гнезда строго фиксированы для каждой из зеркальных форм цветка: если первая брактеола расположена справа, то и фертильное гнездо будет справа и наоборот. Обобщая сказанное, у *Melanophylla* присутствует две зеркально симметричные формы цветка, каждая из которых внутри себя четко организована. В частности, ориентация псевдомономерного гинецея для этих двух форм строго определенная и отклонения внутри каждого из вариантов отсутствуют. Для псевдомономерного гинецея *Ариасеае* также описана строго постоянная ориентация относительно кроющего листа (Magin, 1977, 1980). На основании полученных данных можно сделать вывод, у всех представителей *Ариаляс*, изученных в этом отношении, ориентация псевдомономерного гинецея относительно других членов цветка постоянна.

## Выводы

1. Псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae имеют общий план строения, включающий прикрепление семян в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-морфологических особенностей не противоречит гипотезе о псевдомономерном гинецее как исходном для Apiales состоянии признака.
2. Фертильный плодолистик всех изученных на сегодня представителей Pennantiaceae, Griselinaceae и Torricelliaceae стабильно находится на радиусе лепестка. Стабильная в пределах вида ориентация фертильного плодолистика является чертой сходства с теми видами зонтичных (Apiaceae), которые также имеют псевдомономерный гинецей.
3. Для изученных видов *Melanophylla* (Torricelliaceae) характерно наличие в пределах каждого соцветия двух энантиоморфных форм цветка, ключевым фактором в возникновении которых является положение первой брактеолы. Ориентация псевдомономерного гинецея строго фиксирована для каждой из двух морф.
4. Одногнездные гинецеи изученных представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) являются истинно мономерными. Такой тип строения гинецея возникал не менее четырех раз в ходе эволюции группы.
5. Ориентация единственного плодолистика у изученных представителей *Polyscias* (Araliaceae) варьирует по отношению к кроющему листу и другим органам цветка, что является отражением общей нестабильности плана строения и характера ориентации цветка в пределах данного рода и семейства.

## Список литературы

1. Аксенов Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Биологические науки. – 1967. – Т. 11. – С. 125–126.
2. Алимова Г. К., Андронова Н. Н., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Васильева В. Е., Верещагина В. А., Вишнякова М. А., Гревцова Н. А., Дзевалтовский А. К., Драгунова Е. В., Жинкина Н. А., Жукова Г. Я., Камелина О. П., Титова Г. Е., Коробова С. Н., Красников Л. Г., Литвак З. И., Литвиненко Н. М., Маметьева Т. Б., Наумова Т. Н., Никитичева З. И., Поддубная-Арнольди В. А., Проскурина О. Б., Савина Г. И., Соколовская Т. Б., Солнцева М. П., Терехин Э. С., Титова А. А., Фрейберг Т. Е., Шамров И. И., Шевченко С. В., Якимов Л. Н., Яковлев М. С. Сравнительная эмбриология цветковых растений *Davidiaceae–Asteraceae* / ред. Т. Б. Батыгина. – Ленинград: Наука, 1987. – 392 с.
3. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – Москва: Издательство МГУ, 2004. – 312 с.
4. Волгин С. А. Морфология и васкулярная анатомия цветка *Trichostigma peruviana* (Моq.) Н. Walt. (*Phytolaccaceae*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1986. – Т. 91, вып. 1. – С. 96–102.
5. Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85, вып. 6. – С. 63–74.
6. Грушвицкий И. В. Семейство Аралиевые (*Araliaceae*) // Жизнь растений. В 6 т. – Москва: Просвещение, 1981. – Т. 5, Ч. 2. – С. 297–302.
7. Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т. Ха Тхи Зунг, Арнаутов НН Конспект семейства *Araliaceae* Juss. флоры Вьетнама // Новости систематики высших растений. – 1985. – Т. 22. – С. 153–191.

8. Имс А. Д. Морфология цветковых растений: Пер. с англ. – Москва: Мир. – 1964. – С. 497.
9. Каден Н. Н., Урманцев Ю. А. Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований // Ботанический журнал. – 1971. – Т. 56, № 2. – С. 161–174.
10. Кедров Г. Б. К определению типа гинецея // Вестник Московского университета. Серия биология почв. – 1969. – № 6. – С. 44–47.
11. Константинова А. И., Нилова М. В. Карпологический обзор основных таксонов порядка *Apiales* // Мемориальный каденский сборник / ред. Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. Москва: МАКС-Пресс, 2014. – С. 117–128.
12. Нуралиев М. С. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей *Schefflera* s. l. (*Araliaceae*) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2012. – Т. 117, вып. 4. – С. 48–55.
13. Нуралиев М. С. Структурное разнообразие соцветий видов рода *Schefflera* (*Araliaceae*) северного Вьетнама // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 3. – С. 321–336.
14. Нуралиев М.С., Беэр А.С., Оскольский А.А. Васкулярная анатомия цветка *Tupidanthus calyptratus* и близких видов *Schefflera* в связи с происхождением полимерных цветков *Araliaceae* // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 5. С. 625–642.
15. Нуралиев М. С., Соколов Д. Д., Оскольский А. А. Эволюционная морфология цветка *Araliaceae* (на примере азиатских представителей рода *Schefflera*). – Москва: МАКС-Пресс, 2017. – 456 с.
16. Соколов Д. Д. Корреляции между типом гинецея и положением завязи в цветках покрытосеменных растений: роль морфогенетических и терминологических запретов // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, № 2. – С. 146–160.
17. Соколов Д. Д., Нуралиев М. С., Оскольский А. А., Ремизова М. В. Эволюция гинецея покрытосеменных растений: мономерия, псевдомономерия

- и миксомерия // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2017. – № 3. – С. 115–127.
18. Соколов Д. Д., Тимонин А. К. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 83–97.
19. Степанова А. В. Структурные преобразования синкарпного гинецея двудольных в направлении олигомеризации и редукции / Молодые исследователи – ботанической науке 2006: материалы Международной научно-практической конференции. (21-22 сентября 2006 г., Гомель) / ред. Н.М. Дайнеко. – Гомель, ГГУ им. Ф. Скорины. – 2006. – С. 113-117.
20. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Ленинград: Наука, 1964. – С. 236.
21. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений – Ленинград: Наука, 1966. – С. 610.
22. Тахтаджян А. Л. Жизнь растений в шести томах. Том 5. Часть 1. Цветковые растения/ ред. А. Л. Тахтаджян. Москва: Просвещение. – 1980.
23. Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б. Ботаника в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: учебник для студентов высших учебных заведений. В 2 кн. / ред. А.К. Тимонин. Кн. 2. Москва: Издательский центр «Академия», 2009. – 352 с.
24. Трифонова В.И. Семейство Melanophyllaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука. – Т. 6. Двудольные. Rosidae II. – 2000. – С. 262–267.
25. Шамров И. И. Морфологическая природа гинецея и плода у *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 7. – С. 938–961.
26. Шамров И. И., Яндовка Л. Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 6. – С. 902–914.
27. Шнеер В. С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. II. Методы

построения филогенетических деревьев и оценки их достоверности; о выборе таксонов и последовательностей ДНК для анализа // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 3. – С. 304-331.

28. Adams J. E. Studies in the comparative anatomy of the Cornaceae. I. // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. – 1949. – Vol. 65. – P. 218–244.

29. Aliscioni S. S., Gotelli M., Torretta J.-P. Gynoecium with carpel dimorphism in *Tricomaria usillo*, comparison with other genera of the *Carolus* clade (Malpighiaceae) // Protoplasma. – 2019. – Vol. 256, N 4. – P. 1133–1144.

30. Allan H. H. Flora of New Zealand. Vol. 1. – Wellington: P. D. Hasselberg, 1961. – 1085 p.

31. Anderson G. J., Symon D. E. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum* // Evolution. – 1989. – Vol. 43, N 1. – P. 204–219.

32. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 161, N 1. – P. 105–121.

33. APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2016. – Vol. 181, N 1. – P. 1–20.

34. Bachelier J. B., Endress P. K. Development of inflorescences, cupules, and flowers in *Amphipterygium* and comparison with *Pistacia* (Anacardiaceae) // International Journal of Plant Sciences. – 2007. – Vol. 168, N 9. – P. 1237–1253.

35. Bachelier J. B., Endress P. K. Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 159, N 4. – P. 499–571.

36. Bachelier J. B., Endress P. K., Ronse De Craene L. P. Comparative floral structure and development of Nitrariaceae (Sapindales) and systematic implications / Flowers on the Tree of Life / ed.: L. Wanntorp, L.P. Ronse De Craene. Cambridge (UK): Cambridge University Press. – 2011. – P. 181–217.

37. Bachelier J. B., Fay M. F. Flowers and inflorescences of eudicots // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2020. – Vol. 193, N 1. – P. 1–4.
38. Bailey I. W., Swamy B. G. L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // American Journal of Botany. – 1951. – Vol. 38, N 5. – P. 373–379.
39. Baker J. Further contributions to the flora of Central Madagascar // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1886. – Vol. 21, N 135. – P. 317–353.
40. Baldwin B. G., Markos S. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1998. – Vol. 10, N 3. – P. 449–463.
41. Barabé D., Labrecque M. Vascularisation de la fleur de *Calla palustris* (Araceae) // Canadian Journal of Botany. – 1983. – Vol. 61, N 6. – P. 1718–1726.
42. Barabe D., Labrecque M. Vascularisation de la fleur d' *Orontium aquaticum* L. (Aracées) // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. – 1985. – Vol. 132, N 2. – P. 133–145.
43. Barabe D., Labrecque M. Vascularisation de la fleur d' *Orontium aquaticum* L. (Araceae) // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. – 1985. – Vol. 132, N 2. – P. 133–145.
44. Barabé D., Forget S., Chrétien L. Sur les gynécées pseudomonomères: cas de *Symplocarpus* (Araceae) // Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie. – 1986. – Vol. 302, N 11. – P. 429–434.
45. Basso-Alves J. P., Teixeira S. P. A comparative approach to floral ontogeny in Melastomataceae // Systematics, evolution, and ecology of Melastomataceae. – Cham: Springer International Publishing, 2022. – P. 467–490.
46. Baumann-Bodenheim M. G. Ableitung und Bau bicarpellatmonospermer und pseudomonocarpellater Araliaceen- und Umbelliferen-Früchte // Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. – 1955. – B. 65. – S. 481–510.
47. Baylis G. *Pennantia baylisiana* (Oliver) Baylis comb. nov. // New Zealand Journal of Botany. – 1977. – Vol. 15, N 2. – P. 511–512.

48. Beaulieu J. M., Tank D. C., Donoghue M. J. A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 13, N 1. – P. 80.
49. Bechtel A. R. The floral anatomy of the Urticales // *American Journal of Botany*. – 1921. – Vol. 8, N 8. – P. 386–410.
50. Becker A. A molecular update on the origin of the carpel // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2020. – Vol. 53. – P. 15–22.
51. Bell A. D., Bryan A. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York: Oxford University Press. – 1991. 341 p.
52. Bello M. A., Martínez-Asperilla A., Fuertes-Aguilar J. Floral development of *Lavatera trimestris* and *Malva hispanica* reveals the nature of the epicalyx in the *Malva* generic alliance // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2016. – Vol. 181, N 1. – P. 84–98.
53. Bentham G. Araliaceae. // *Genera Plantarum* / ed.: G. Bentham, J.D. Hooker. London: Lovell Reeve and Co, 1867. – Vol. 1. – P. 931–947.
54. Bernardi L. Species novae (13) et nomina mutata (2) in Araliae familia insular Madagascariae // *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*. – 1966. – Bd. 76. – P. 352–395.
55. Bernardi L. Araliacearum Madagascariae et Comores propositum. 2. Revisio et taxa nova *Polysciadim* // *Candollea*. – 1971. – Vol. 26. – P. 13–89.
56. Bittrich V., Kadereit J. W. Introduction to the orders of this volume // *Flowering Plants. Eudicots* / ed. J. W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing. – 2018. – P. 1–8.
57. Boeke J. H. Location of the postgenital fusion in the gynoeceium of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med. // *Acta Botanica Neerlandica*. – 1971. – Vol. 20, N 6. – P. 570–576.
58. Borg A. J., Schönenberger J. Comparative floral development and structure of the black mangrove genus *Avicennia* L. and related taxa in the Acanthaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2011. – Vol. 172, N 3. – P. 330–344.

59. Bremer B., Bremer K., Heidari N., Erixon P., Olmstead R.G., Anderberg A.A., Källersjö M., Barkhordarian E. Phylogenetics of asterids based on 3 coding and 3 non-coding chloroplast DNA markers and the utility of non-coding DNA at higher taxonomic levels // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2002. – Vol. 24, N 2. – P. 274-301.
60. Bull–Hereñu K., dos Santos P, Toni J. F. G., El Ottra J.H.L., Thaowetsuwan P., Jeiter J., Ronse De Craene L. P., Iwamoto A. Mechanical forces in floral development // *Plants*. – 2022. – Vol. 11, N 5. – 661.
61. Buzgo M. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2001. – Vol. 136, N 4. – P. 393–425.
62. Campbell L., Dorr L. J. A synopsis of *Harperocallis* (Tofieldiaceae, Alismatales) with ten new combinations // *PhytoKeys*. – 2013. – Vol. 21.– P. 37–52.
63. Carr S. G. M., Carr D. J. The functional significance of syncarpy // *Phytomorphology*. – 1961. – Vol. 11. – P. 249-256.
64. Carolin R. C., Bittrich V. Pittosporaceae // *Flowering Plants. Eudicots / ed.: J.W. Kadereit, V. Bittrich*. Cham: Springer International Publishing, 2018. – P. 539–547.
65. Cayzer L. W., Crisp M. D., Telford I. R. H. *Auranticarpa*, a new genus of Pittosporaceae from northern Australia // *Australian Systematic Botany* – 2000. – Vol. 13, N 6. – P. 903.
66. Chandler G., Plunkett G. Evolution in Apiales: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2004. – Vol. 144, N 2. – P. 123–147.
67. Chase M. W. A Revision of *Dicella* (Malpighiaceae) // *Systematic Botany*. – 1981. – Vol. 6, N 2. – P. 159.
68. Choob V. V., Penin A. A. Structure of flower in *Arabidopsis thaliana*: spatial pattern formation // *Russian Journal of Developmental Biology*. – 2004. – Vol. 35. – P. 224-227.

69. Collinson M. E., Manchester S. R., Wilde V. Fossil fruits and seeds of the Middle Eocene Messel biota // *Abhandlungen der Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung*. – 2012. – Vol. 57X. – P. 1–249.
70. Cooper D. C. The anatomy and development of the floral organs of *Buginvillaea glabra* // *American Journal of Botany*. – 1932. – Vol. 19, N 10. – P. 814–822.
71. Costello A., Motley T. J. The development of the superior ovary in *Tetraplasandra* (Araliaceae) // *American Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 91, N 5. – P. 644–655.
72. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. – Bronx: The New York Botanical Garden. – 1988. – 555 p.
73. Dahlgren R. M. T. A revised system of classification of the angiosperms // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1980. – Vol. 80, N 2. – P. 91–124.
74. de Klercker, J.-E.-F. Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum* // *Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*. – 1885. – Vol. 9, N 10. – P. 1–23.
75. Dillon M. O. Griselinaceae // *Flowering Plants. Eudicots* / ed. J. W. Kadereit, V. Bittrich. – Cham: Springer International Publishing, 2018. – P. 505–509.
76. Dillon M. O., Muñoz-Schick M. A revision of the dioecious genus *Griselinia* (Griselinaceae), including a new species from the Coastal Atacama Desert of Northern Chile // *Brittonia*. – 1993. – Vol. 45, N 4. – P. 261.
77. Doyle J. A. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower // *International Journal of Plant Sciences*. – 2008. – Vol. 169, N 7. – P. 816–843.
78. Eckardt T. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums // *Nova Acta Leopoldina* (NF 5). – 1937. – Bd. 26. S. 1–112.
79. Edgar R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Research*. – 2004. – Vol. 32, N 5. – P. 1792–1797.
80. Eichler A. W. Blüthendiagramme construiert und erläutert. – Leipzig: W. Engelmann. – 1875.

81. El E. S., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Developmental flower and rhizome morphology in *Nuphar* (Nymphaeales): an interplay of chaos and stability // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. – 2020. – Vol. 8. – 303.
82. Endlicher S. L. *Genera Plantarum*. – Munich: Beck. – 1850. – 16 p.
83. Endress P. K. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms // *Taxon*. – 1982. – Vol. 31, N 1. – P. 48–52.
84. Endress P. K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: Recent advances // *Plant Systematics and Evolution*. – 1994. – Vol. 192, N 1–2. – P. 79–97.
85. Endress P. K. Evolutionary biology of flowers: prospects for the next century // *Evolution and Diversification of Land Plants* / ed.: K. Iwatsuki, P. H. Raven. Tokyo: Springer Japan, 1997. – P. 99–119.
86. Endress P. K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // *International Journal of Plant Sciences*. – 1999. – Vol. 160, N S6. – P. S3–S23.
87. Endress P. K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // *International Journal of Plant Sciences*. – 2001. – Vol. 162, N 5. – P. 1111–1140.
88. Endress P. K. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – Vol. 97, N 4. – P. 541–583.
89. Endress P. K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // *American Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 98, N 3. – P. 370–396.
90. Endress P. K. The immense diversity of floral monosymmetry and asymmetry across angiosperms // *Botanical Review*. – 2012. – Vol. 78, N 4. – P. 345–397.
91. Endress P. K. Multicarpellate gynoecia in angiosperms: occurrence, development, organization and architectural constraints // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2014. – Vol. 174, N 1. – P. 1–43.
92. Endress P. K., Doyle J. A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations // *American Journal of Botany*. – 2009. – Vol. 96, N 1. – P. 22–66.

93. Endress P. K., Doyle J. A. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms // *Taxon*. – 2015. – Vol. 64, N 6. – P. 1093–1116.
94. Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 130, N 4. – P. 305–393.
95. Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // *International Journal of Plant Sciences*. – 2000. – Vol. 161, N S6. – P. S211–S213.
96. Endress P. K., Rapini A. Floral structure of *Emmotum* (Icacinaceae sensu stricto or Emmotaceae), a phylogenetically isolated genus of lamiids with a unique pseudotrimerous gynoecium, bitegmic ovules and monosporangiate thecae // *Annals of Botany*. – 2014. – Vol. 114, N 5. – P. 945–959.
97. Erbar C., Leins P. Floral developmental studies in *Aralia* and *Hedera* (Araliaceae) // *Flora*. – 1988. – Vol. 180. – P. 391–406.
98. Erbar C., Leins P. An analysis of the early floral development of *Pittosporum tobira* (Thunb.) Aiton and some remarks on the systematic position of the family Pittosporaceae // *Feddes Repertorium*. – 1996. – Vol. 106, N 5-8. – P. 463–473.
99. Erbar C., Leins P. Different patterns of floral development in whorled flowers, exemplified by Apiaceae and Brassicaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 1997. – Vol. 158, N S6. – P. S49–S64.
100. Eyde R. H. The bases of angiosperm phylogeny: floral anatomy // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1975. – Vol. 62, N 3. – P. 521–537.
101. Eyde R. H. The case for keeping *Cornus* in the broad Linnaean sense // *Systematic Botany*. – 1987. – Vol. 12, N 4. – P. 505–518.
102. Eyde R. H., Tseng C. C. Flower of *Tetraplasandra gymnocarpa* hypogyny with epigynous ancestry // *Science*. – 1969. – Vol. 166, N 3904. – P. 506–508.
103. Eyde R. H., Tseng C. C. What is the primitive floral structure of Araliaceae? // *Journal of the Arnold Arboretum*. – 1971. – Vol. 52, N 2. – P. 205–239.

104. Flowering Plants. Eudicots: Apiales, Gentianales (except Rubiaceae) / ed.: J.W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing, 2018. – 412 p.
105. FloraBase, The Western Australian flora. <http://florabase.dpaw.wa.gov.au/> [accessed 2 June 2017]
106. Fomichev C. I., Briggs B. G., Macfarlane T. D., Sokoloff D. D. Structure and development of female flowers in early-diverging restiids, *Anarthria*, *Lyginia* and *Hopkinsia* (Restionaceae s.l.): further evidence of multiple pathways of gynoecium reduction in wind-pollinated lineages of Poales // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2019. – Vol. 190, N 2. – P. 117–150.
107. Forster J. R., Forster G. *Characteres generum plantarum*, ed. 2. – London: White, Cadell et Elmsly, 1776.
108. Frodin D. G., Govaerts R. World checklist and bibliography of Araliaceae. Kew: Royal Botanical Gardens, 2003. – 444 p.
109. Frodin D. G., Lowry P. P., II, Plunkett G. M. *Schefflera* (Araliaceae): taxonomic history, overview and progress // Plant Diversity and Evolution. – 2010. – Vol. 128, N 3–4. – P. 561–595.
110. Gardner R. O., de Lange P. J. Revision of *Pennantia* (Icacinaceae), a small isolated genus of Southern Hemisphere trees // Journal of the Royal Society of New Zealand. – 2002. – Vol. 32, N 4. – P. 669–695.
111. Godley E. J. Flower biology in New Zealand // New Zealand Journal of Botany. – 1979. – Vol. 17, N 4. – P. 441–466.
112. González F. A., Rudall P. J. Flower and fruit characters in the early-divergent lamiid family Metteniusaceae, with particular reference to the evolution of pseudomonomy // American Journal of Botany. – 2010. – Vol. 97, N 2. – P. 191–206.
113. Gostel M. R., Plunkett G. M., Lowry P. P., II. Straddling the Mozambique Channel: molecular evidence for two major clades of Afro-Malagasy *Schefflera* (Araliaceae) co-occurring in Africa and Madagascar // Plant Ecology and Evolution. – 2017. – Vol. 150, N 1. – P. 87–108.

114. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. – 1999. – Vol. 41, N 41. – P. 95-98.
115. Harms H. Die Araliaceae Papuasians // Botanische Jahrbücher. – 1921. – Bd. 56. – S. 374–414.
116. Hollender C. A., Geretz A. C., Slovin J. P., Liu Z. Flower and early fruit development in a diploid strawberry, *Fragaria vesca* // Planta. – 2012. – Vol. 235, N 6. – P. 1123–1139.
117. Horne A. S. A contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the Hamamelidaceae, Caprifoliaceae and Cornaceae // Transactions of the Linnean Society of London. Botany. – 1914. – Vol. 8, N 7. – P. 239–309.
118. Hufford L. Early development of androecia in polystemonous Hydrangeaceae // American Journal of Botany. – 1998. – Vol. 85, N 8. – P. 1057–1067.
119. Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2001. – Vol. 136, N 1. – P. 1–65.
120. Igersheim A., Cichocki O. A simple method for microtome sectioning of prehistoric charcoal specimens, embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate (HEMA) // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1996. – Vol. 92, N 3–4. – P. 389–393.
121. Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1998. – Vol. 127, N 4. – P. 289–370.
122. Innes R. L., Remphrey W. R., Lenz L. M. An analysis of the development of single and double flowers in *Potentilla fruticosa* // Canadian Journal of Botany. – 1989. – Vol. 67, N 4. – P. 1071–1079.
123. Iwamoto A., Izumidate R., Ronse De Craene L. P. Floral anatomy and vegetative development in *Ceratophyllum demersum*: A morphological picture of an “unsolved” plant // American Journal of Botany. – 2015. – Vol. 102, N 10. – P. 1578–1589.

124. Kårehed J. Multiple origin of the tropical forest tree family Icacinaceae // *American Journal of Botany*. – 2001. – Vol. 88, N 12. – P. 2259–2274.
125. Kårehed J. The family Pennantiaceae and its relationships to Apiales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2003. – Vol. 141, N 1. – P. 1–24.
126. Karpunina P. V., Oskolski A. A., Nuraliev M. S., Sokoloff D. D. Patterns of carpel arrangement in gynoecia of Araliaceae: evidence from *Polyscias* // IX Apiales Symposium. Abstract book / ed.: M. Nuraliev, A. Oskolski, P. Tilney. Guangzhou, 2017. – P. 15–16.
127. Karpunina P. V., Oskolski A. A., Nuraliev M. S., Lowry II P. P., Degtjareva G. V., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M., Sokoloff D. D. Gradual vs. abrupt reduction of carpels in syncarpous gynoecia: A case study from *Polyscias* subg. *Arthrophyllum* (Araliaceae: Apiales) // *American Journal of Botany*. – 2016. – Vol. 103, N 12. – P. 2028–2057.
128. Karpunina P. V., Nuraliev M. S., Oskolski A. A., Sokoloff D. D. Transference of positional information from bracteoles and sepals to petals in species with labile handedness of contort corolla: mechanical forces or prepatterning? // *Asymmetry in Plants: Biology of Handedness* / B. Bahadur. Boca Raton: CRC Press, 2019. – P. 285–300.
129. Karpunina P. V., Ford K. A., Oskolski A. A., Nuraliev M. S., Sokoloff D. D. Flower structure and development in Pennantiaceae: uncovering diversity of pseudomonomerous gynoecia in the basal grade of the order Apiales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2021. – Vol. 198, N 2. – P. 131–164.
130. Keeling D., Gardner R., de Lange P. An inferred molecular phylogeny from nrDNA ITS sequences for *Pennantia* (Pennantiaceae) // *New Zealand Botanical Society Newsletter*. – 2004. – Vol. 76. – P. 24–27.
131. Keraudren M. Notes sur les Cornacées de Madagascar // *Bulletin de la Société Botanique de France*. – 1958a. – Vol. 105, N 5–6. – P. 250–254.
132. Keraudren M. Cornacées. // *Flore de Madagascar et des Comores (plantes vasculaires)*. / ed. H. Humbert. Paris: Firmin-Didot, 1958b. – Vol. 158. – P. 1–17.

133. Kircher P. Untersuchungen zur Blüten- and Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien // *Dissertationes Botanicae*. – 1986. Bd. 94. S. 1–219.
134. Kubitzki K. Zur Kenntnis des unilokularen Cornaceen-Gynözeums (Cornaceen-Studien I) // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. – 1963. Bd. 76. S. 33–39.
135. Lehmann N. L., Sattler R. Irregular floral development in *Calla palustris* (Araceae) and the concept of homeosis // *American Journal of Botany*. – 1992. – Vol. 79, N 10. – P. 1145–1157.
136. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // *Österreichische Botanische Zeitschrift*. – 1950. Bd. 97, N 3–5. S. 403–436.
137. Leins P., Erbar C. Flower and fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. 2nd ed. Stuttgart: Schweizerbart, 2010. – 439 p.
138. Leins P., Erbar C., van Wyk B. E., Tilney P. M. Floral organ sequences in Apiales (Apiaceae, Araliaceae, Pittosporaceae) // *South African Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 70, N 3. – P. 468–474.
139. Leme F. M., Staedler Y. M., Schönenberger J., Teixeira S. P. Ontogeny and vascularization elucidate the atypical floral structure of *Ampelocera glabra*, a tropical species of Ulmaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2018. – Vol. 179, N 6. – P. 461–476.
140. Leme F. M., Schönenberger J., Staedler Y. M., Teixeira S. P. Comparative floral development reveals novel aspects of structure and diversity of flowers in Cannabaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2020. – Vol. 193, N 1. – P. 64–83.
141. Leme F. M., Staedler Y. M., Schönenberger J., Teixeira S. P. Floral morphogenesis of *Celtis* species: implications for breeding system and reduced floral structure // *American Journal of Botany*. – 2021. – Vol. 108, N 9. – P. 1595–1611.

142. Lens F., Kårehed J., Baas P., Jansen S., Rabaey D., Huysmans S., Hamann T., Smets E. The wood anatomy of the polyphyletic Icacinaceae sl, and their relationships within asterids // *Taxon*. – 2008. – Vol. 57, N. 2. – P. 525-552.
143. Li H. T., Yi T. S., Gao L. M., Ma P. F., Zhang T., Yang J. B., Gitzendanner M. A., Fritsch P.W., Cai J., Luo Y., Wang H., van der Bank M., Zhang S. D., Wang Q. F., Wang J., Zhang Z. R., Fu C. N., Yang J., Hollingsworth P. N., Chase M. W., Soltis D. E., Soltis P. S., Li D. Z. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap // *Nature plants*. – 2019. – Vol. 5, N 5. – P. 461–470.
144. Linder C. R., Goertzen L. R., Heuvel B. V., Francisco-Ortega J., Jansen R. K. The complete external transcribed spacer of 18S-26S rDNA: amplification and phylogenetic utility at low taxonomic levels in Asteraceae and closely allied families // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2000. – Vol. 14, N 2. – P. 285-303.
145. Linder H. The gynoecea of Australian Restionaceae: Morphology, anatomy and systematic implications // *Australian Systematic Botany*. – 1992. – Vol. 5, N 2. – P. 227 –245.
146. Litt A., Stevenson D. W. Floral development and morphology of Vochysiaceae. I. The structure of the gynoeceum // *American Journal of Botany*. – 2003. – Vol. 90, N 11. – P. 1533–1547.
147. Lloyd D. G. Sexual strategies in plants III. A quantitative method for describing the gender of plants // *New Zealand Journal of Botany*. – 1980. – Vol. 18, N 1. – P. 103–108.
148. Lowry II P. P. A revision of Araliaceae from Vanuatu. // *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section B, Adansonia*. – 1989. – Vol. 11. – P. 117–155.
149. Lowry II P. P., Birkinshaw C., Schatz G. E., Antilahimena P. *Melanophylla dianeae* (Torricelliaceae), a new, critically endangered species from a remnant forest fragment in East-central Madagascar // *Novon*. – 2019. – Vol. 27, N 4. – P. 205–210.
150. Lowry II P. P., Plunkett G. M. Recircumscription of *Polyscias* (Araliaceae) to include six related genera, with a new infrageneric classification and a synopsis of species // *Plant Diversity and Evolution*. – 2010. – Vol. 128, N 1. – P. 55–84.

151. Lowry P. P., Plunkett G. M. Myodocarpaceae // The families and genera of vascular plants / ed.: J. W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing, 2018. – P. 527–532.
152. Lowry P. P., Plunkett G. M., Gostel M. R., Frodin D. G. A synopsis of the Afro-Malagasy species previously included in *Schefflera* (Araliaceae): resurrection of the genera *Astropanax* and *Neocussonia* // *Candollea*. – 2017. – Vol. 72, N 2. – P. 265–282.
153. Lowry P. P., Plunkett G. M., Mora M. M., Cano A., Fiaschi P., Frodin D. G., Gereau R. E., Idárraga-Piedrahíta Á., Jiménez-Montoya J., Mendoza J. M., Rivera-Díaz F. O., Rodrigues-Vaz C. Studies in Neotropical Araliaceae. I. Resurrection of the genus *Sciodaphyllum* P. Browne to accommodate most New World species previously included in *Schefflera* J. R. Forst. & G. Forst. // *Brittonia*. – 2020. – Vol. 72, N 1. – P. 1–15.
154. Lowry P. P., Plunkett G. M., Oskolski A. A. Early lineages in Apiales: insights from morphology, wood anatomy and molecular data // *Edinburgh Journal of Botany*. – 2001. – Vol. 58, N 2. – P. 207–220.
155. Lowry P. P., Plunkett G. M., Frodin D. G. Revision of *Plerandra* (Araliaceae). I. A synopsis of the genus with an expanded circumscription and a new infrageneric classification // *Brittonia*. – 2013. – Vol. 65, N 1. – P. 42–61.
156. Magin N. Das Gynoeceum der Apiaceae – Modell und Ontogenie // *Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft*. – 1977. Bd. 90. S. 53–66.
157. Magin N. Eine blütenmorphologische Analyse der Lagoecieae (Apiaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 1980. – Bd. 133, N 3–4. – S. 239–259.
158. Manchester S. R. Biogeographical relationships of North American tertiary floras // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1999. – P. 472–522.
159. Manchester S. R., Collinson M. E., Soriano C., Sykes D. Homologous fruit characters in geographically separated genera of extant and fossil Torricelliaceae (Apiales) // *International Journal of Plant Sciences*. – 2017. – Vol. 178, N 7. – P. 567–579.

160. Manchester S. R., Kapgate D. K., Patil S. P., Ramteke D., Matsunaga K. K., Smith, S. Y. Morphology and affinities of *Pantocarpon* fruits (cf. Apiales: Torricelliaceae) from the Maastrichtian Deccan Intertrappean Beds of central India // *International Journal of Plant Sciences*. – 2020. – Vol. 181. –N 4. – P. 443-451.
161. Markos S., Baldwin B. G. Higher-level relationships and major lineages of *Lessingia* (Compositae, Astereae) based on nuclear rDNA internal and external transcribed spacer (ITS and ETS) sequences // *Systematic Botany*. – 2001. – Vol. 26, N 1. – P. 168-183.
162. Maurin K. J. L. A dated phylogeny of the genus *Pennantia* (Pennantiaceae) based on whole chloroplast genome and nuclear ribosomal 18S–26S repeat region sequences // *PhytoKeys*. – 2020. – Vol. 155. – P. 15–32.
163. McConchie C., Ducker S., Knox R. Biology of Australian seagrasses: Floral development and morphology in *Amphibolis* (Cymodoceaceae) // *Australian Journal of Botany*. – 1982. – Vol. 30, N 3. – P. 251.
164. McPherson G., Rabenantoandro J. *Melanophylla angustior* (Melanophyllaceae), a new species from southeastern Madagascar // *Adansonia*. – 2002. – Vol. 3, N 24. – P. 263–265.
165. Meller B. Comparative investigation of modern and fossil *Toricellia* fruits—a disjunctive element in the Miocene and Eocene of Central Europe and the USA // *Beitr Paläont.* – 2006. – Vol. 30. – P. 315-327.
166. Moar N. T. Pollen grains of New Zealand dicotyledonous plants. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 1994. – 200 p.
167. Murray B. G., Lange P. J. D. Chromosome numbers in the rare endemic *Pennantia baylisiana* (W.R.B. Oliv.) G.T.S. Baylis (Icacinaceae) and related species // *New Zealand Journal of Botany*. – 1995. – Vol. 33, N 4. – P. 563–564.
168. Nandi O. I. Floral development and systematics of Cistaceae // *Plant Systematics and Evolution*. – 1998. – Vol. 212, N 1–2. – P. 107–134.
169. Narayana L. L., Radhakrishnaiah M. Floral anatomy of Pittosporaceae: five species of *Pittosporum* // *Canadian Journal of Botany*. – 1982. – Vol. 60, N 10. – P. 1859–1867.

170. Nicolas A. N., Plunkett G. M. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the re-alignment of its genera across the entire order Apiales // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2009. – Vol. 53, N 1. – P. 134–151.
171. Nicolas A. N., Plunkett G. M. Diversification times and biogeographic patterns in Apiales // *Botanical Review*. – 2014. – Vol. 80, N 1. – P. 30–58.
172. Nuraliev M. S., Oskolski A. A., Sokoloff, D. D., Remizowa, M. V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // *Plant Diversity and Evolution*. – 2010. – Vol. 128, N 1. – P. 247–268.
173. Nuraliev M. S., Degtjareva G. V., Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M. Flower morphology and relationships of *Schefflera subintegra* (Araliaceae, Apiales): an evolutionary step towards extreme floral polymery // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2014. – Vol. 175, N 4. – P. 553–597.
174. Nuraliev M. S., Sokoloff D. D., Oskolski A. A. Floral anatomy of Asian *Schefflera* (Araliaceae, Apiales): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns // *International Journal of Plant Sciences*. – 2011. – Vol. 172, N 6. – P. 735–762.
175. Nuraliev M. S., Sokoloff D. D., Karpunina P. V., Oskolski, A. A. Patterns of diversity of floral symmetry in angiosperms: a case study of the order Apiales // *Symmetry*. – 2019. – Vol. 11, N 4. – 473.
176. Nylander, J. A. A. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala, Sweden, 2004.
177. Okamoto M., Kosuge K., Fukuoka N. Pistil development and parietal placentation in the pseudomonomerous ovary of *Zelkova serrata* (Ulmaceae) // *American Journal of Botany*. – 1992. – Vol. 79, N 8. – P. 921–927.
178. Oliver W.R. B. The flora of the Three Kings Islands // *Records of the Auckland Institute and Museum*. – 1948. – Vol. 3, N 4/5. – P. 211–238.
179. Omori Y., Terabayashi S. Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) // *Journal of Plant Research*. – 1993. – Vol. 106, N 3. – P. 249–258.

180. Oskolski A. A., Sokoloff D. D., Van Wyk B. E. False paracarpy in *Seemannaralia* (Araliaceae): from bilocular ovary to unilocular fruit // *Annals of Botany*. – 2010. – Vol. 106, N 1. – P. 29-36.
181. Pedersoli G. D., Gaglioti A. L., Teixeira S. P. Floral development elucidates the formation of a tubular calyx and connate stamens in *Cecropieae* species (Urticaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2020. – Vol. 306, N 4. – P. 1 – 18.
182. Pedersoli G. D., Teixeira S. P. Flower morphogenesis and gametophyte fertility attest to the rare condition of gynomonoecy in *Parietaria debilis* (Urticaceae) // *Botany*. – 2020. – Vol. 98, N 12. – P. 703–715.
183. Philipson W. R. *Griselinia* Forst. fil. —Anomaly or link // *New Zealand Journal of Botany*. – 1967. – Vol. 5, N 1. – P. 134–165.
184. Philipson W. R. Constant and variable features of the Araliaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1970. – Vol. 63 (1). – P. 87–100.
185. Philipson W. R. A synopsis of the Malesian species of *Polyscias* (Araliaceae) // *Blumea*. – 1978. – Vol. 24, N 1. – P. 169–172.
186. Philipson W. R. Araliaceae—I // *Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta*. / ed. C. G. G. J van Steenis. – Leiden: Foundation Flora Malesiana, 1979. – Vol. 9, N 1. – P. 1–105.
187. Philipson W. R. Is the grass gynoeceium monocarpellary? // *American Journal of Botany*. – 1985. – Vol. 72, N 12. – P. 1954–1961.
188. Philipson W. R., Stone B. C. The systematic position of *Aralidium* Miq. – A multidisciplinary study. 1. Introduction and floral and general anatomy // *Taxon*. – 1980. – Vol. 29, N 4. – P. 391–403.
189. Phillips H. R., Landis J. B., Specht C. D. Revisiting floral fusion: the evolution and molecular basis of a developmental innovation // *Journal of Experimental Botany*. – 2020. – Vol. 71, N 12. – P. 3390–3404.
190. Pimenov M. G., Tojibaev K., Kljuykov E. V., Degtjareva G. V. *Kuramosciadium* (Umbelliferae): A new genus from the Uzbekistanian part of the

western Tian Shan Mountains // Systematic Botany. – 2011. – Vol. 36. –N 2. – P. 487–494.

191. Plunkett G. M. Relationship of the order Apiales to subclass Asteridae: a re-evaluation of morphological characters based on insights from molecular data // Edinburgh Journal of Botany. – 2001. – Vol. 58, N 2. – P. 183–200.

192. Plunkett G. M., Lowry II P. P. Paraphyly and polyphyly in *Polyscias* sensu lato: molecular evidence and the case for recircumscribing the «pinnate genera» of Araliaceae // Plant Diversity and Evolution. – 2010. – Vol. 128, N 1–2. – P. 23–54.

193. Plunkett G. M., Lowry II P. P. Phylogeny and diversification in the Melanesian *Schefflera* clade (Araliaceae) based on evidence from nuclear rDNA spacers // Systematic Botany. – 2012. – Vol. 37, N 1. – P. 279–291.

194. Plunkett G. M., Wen J., Lowry II P. P. Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (trn L-trn F) sequence data // Plant Systematics and Evolution. – 2004a. – Vol. 245.– P. 1–39.

195. Plunkett G. M., Chandler G. T., Lowry P. P. II, Pinney S. M., Sprenkle T. S., Van Wyk B. E., Tilney P. M. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // South African Journal of Botany. – 2004b. – Vol. 70, N 3. – P. 371–381.

196. Plunkett G. M., Lowry II P. P., Frodin D. G., Wen J. Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of Araliaceae // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 2005. – Vol. 92, N 2. – P. 202–224.

197. Plunkett G. M., Pimenov M. G., Reduron J. -P., Kljuykov E. V., van Wyk B. -E., Ostroumova T. A., Henwood M. J., Tilney P. M., Spalik K., Watson M. F., Lee B. -Y., Pu F. -D., Webb C. J., Hart J. M., Mitchell A. D., Muckensturm B. Apiaceae // The families and genera of vascular plants / ed.: J. W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing, 2018a. – P. 9–206.

198. Plunkett GM, Wen J, Lowry PP II, Mitchell AD, Henwood MJ, Fiaschi P. 2018b. Araliaceae. // The families and genera of vascular plants / ed.: J. W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing, 2018b. – P. 413–446.

199. Plunkett G. M., Xiang Q. Y., Lowry P. P., Schatz G. E. Torricelliaceae. // The families and genera of vascular plants / ed.: J. W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer International Publishing, 2018c. – P. 549–556.
200. Plunkett G. M., Li P. P. L., Burke M. K. The Phylogenetic Status of *Polyscias* (Araliaceae) Based on Nuclear ITS Sequence Data // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 2001. – Vol. 88, N 2. – P. 213–230.
201. Poczai P., Hyvönen J. Nuclear ribosomal spacer regions in plant phylogenetics: problems and prospects // Molecular Biology Reports. – 2010. – Vol. 37. – P. 1897–1912.
202. Posluszny U. Unicarpellate floral development in *Potamogeton zosteriformis* // Canadian Journal of Botany. – 1981. – Vol. 59, N 4. – P. 495–504.
203. Potgieter M. J. Pennantiaceae. // The families and genera of vascular plants / ed.: J. W. Kadereit, V. Bittrich. – Cham: Springer International Publishing, 2018. – P. 533–538.
204. Prenner G. New aspects in floral development of Papilionoideae: initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 93, N 5. – P. 537–545.
205. Prenner G., Box M. S., Cunniff J., Rudall P. J. The branching stamens of *Ricinus* and the homologies of the angiosperm stamen fascicle // International Journal of Plant Sciences. – 2008. – Vol. 169, N 6. – P. 735–744.
206. Prenner G., Vergara-Silva F., Rudall P. J. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture // Trends in Plant Science. – 2009. – Vol. 14, N 6. – P. 302–309.
207. Rambaut, A., Suchard M. A., Xie D., Drummond A. J. Tracer v1.6. – 2014. Computer program available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
208. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W., Rudall P. J. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): Evidence from comparative floral morphology // Taxon. – 2011. – Vol. 60, N 4. – P. 1076–1094.

209. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Calvo S., Tomasello A., Rudall P. J. Flowers and inflorescences of the seagrass *Posidonia* (Posidoniaceae, Alismatales) // *American Journal of Botany*. – 2012. – Vol. 99, N 10. – P. 1592–1608.
210. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Nartheceum* and *Tofieldia* // *Aliso*. – 2006. – Vol. 22, N 1. – P. 159–171.
211. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Evolutionary history of the monocot flower // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – Vol. 97, N 4. – P. 617–645.
212. Roels P., Decraene L. P. R., Smets E. F. A floral ontogenetic investigation of the Hydrangeaceae // *Nordic Journal of Botany*. – 1997. – Vol. 17, N 3. – P. 235–254.
213. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Systematic biology*. – 2012. – Vol. 61, N 3. – P. 539–542.
214. Ronse De Craene L. P. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol. 164, N 5. – P. 225–235.
215. Ronse De Craene L. P. *Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge; New York: Cambridge University Press. – 2010. – 441 p.
216. Ronse De Craene L. P. Meristic changes in flowering plants: How flowers play with numbers // *Flora*. – 2016. – Vol. 221. – P. 22–37.
217. Ronse De Craene L. P. *Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution*. New York: Cambridge University Press. Ed. 2. – 2022. – 500 p.
218. Ronse De Craene L. P., Linder H., Smets E. Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoecium // *Plant Systematics and Evolution*. – 2002. – Vol. 231, N 1–4. – P. 225–258.

219. Ronse De Craene L. P., Miller A. G. Floral development and anatomy of *Dirachma socotrana*, (Dirachmaceae): a controversial member of the Rosales // *Plant Systematics and Evolution*. – 2004. – Vol. 249, N 1–2. – P. 111–127.
220. Ronse De Craene L. P., Smets E. F. Merosity in flowers: Definition, origin, and taxonomic significance // *Plant Systematics and Evolution*. – 1994. – Vol. 191, N 1–2. – P. 83–104.
221. Ronse De Craene L. P., Smets E. F. The floral development of *Neurada procumbens* L. (Neuradaceae) // *Acta Botanica Neerlandica*. – 1995. – Vol. 44, N 4. – P. 439–451.
222. 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 // *American Journal of Botany*. – 2007. – Vol. 94, N 7. – P. 1073–1092.
223. Rudall P. J., Bateman R. M. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: Testing contrasting hypotheses of floral evolution // *Systematic Botany*. – 2006. – Vol. 31, N 2. – P. 223–238.
224. Saunders E. R. On carpel polymorphism. I // *Annals of Botany*. – 1925. – Vol. 39, N 153. – P. 123–167.
225. Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J. A., Endress P. K., Bailes E. J., Barroso de Morais E, Bull- Hereñu K, Carrive L, Chartier M, Chomicki G, Coiro M., Cornette R., El Ottra J. H. L., Epicoco C., Foster C. S. P., Jabbour F., Haevermans A., Haevermans T., Hernández R., Little S. A., Löfstrand S., Luna J.A., Massoni J., Nadot S., Pamperl S., Prieu C., Reyes E., dos Santos P., Schoonderwoerd K. M., Sontag S., Soulebeau A., Staedler Y., Tschan G. F., Wing-Sze Leung A., Schönenberger J. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // *Nature Communications*. – 2017. – Vol. 8, N 1. – P. 1–10.
226. Schatz G. E., Lowry II P. P., Wolf A. E. Endemic families of Madagascar. I. A synoptic revision of *Melanophylla* Baker (Melanophyllaceae) // *Adansonia*. – 1998. – Vol. 20, N 2. – P. 233–242.

227. Severova E. E., Rudall P. J., Macfarlane T. D., Krasnova E. D., Sokoloff D. D. Pollen in water of unstable salinity: Evolution and function of dynamic apertures in monocot aquatics // *American Journal of Botany*. – 2022. – Vol. 109, N 4. – P. 500–513.
228. Schlessman M., Lloyd D., Lowry P. P., II. Evolution of sexual systems in New Caledonian Araliaceae // *Memoires of the New York Botanical Garden*. – 1990. – Vol. 55. – P. 105–117.
229. Schlessmann M. A. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned // *Plant Diversity and Evolution*. – 2010. – Vol. 128, N 1–2. – P. 233–245.
230. Schönenberger J., Endress P. K. Structure and development of the flowers in *Mendoncia*, *Pseudocalyx* and *Thunbergia* (Acanthaceae) and their systematic implications // *International Journal of Plant Sciences*. – 1998. – Vol. 159, N 3. – P. 446–465.
231. Schönenberger J., Grenhagen A. Early floral development and androecium organization in Fouquieriaceae (Ericales) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2005. – Vol. 254, N 3–4. – P. 233–249.
232. Schoute J. C. On corolla aestivation and phyllotaxis of floral phyllomes // *Verhandeling der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Afdeling Natuurkunde*. – 1935. – Vol. 34. – P. 1–77.
233. Scribailo R. W., Tomlinson P. B. Shoot and floral development in *Calla palustris* (Araceae-Calloideae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 1992. – Vol. 153, N 1. – P. 1–13.
234. Shang C.B., Lowry P. P., II. A new combination, a new variety and some synonyms in *Pentapanax* and *Eleutherococcus* of Chinese Araliaceae // *Journal of Nanjing Forestry University*. – 2007. – Vol. 50, N 3. – P. 13–18.
235. Shaw H. K. A. A new species of *Melanophylla* Baker (Melanophyllaceae) // *Kew Bulletin*. – 1972. – Vol. 26, N 3. – P. 491.
236. Sleumer H. The identity of *Plectomirtha* Oliv. with *Pennantia* J.R. & G. Forster (Icacinaceae) // *Blumea*. – 1970. – Vol. 18, N 1. – P. 217–218.

237. Sokoloff D. D., El E. S., Pechenyuk E. V., Carrive L., Nadot S., Rudall P. J., Remizowa M. V. Refined interpretation of the pistillate flower in *Ceratophyllum* Sheds fresh light on gynoecium evolution in angiosperms // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. – 2022a. – Vol. 10. – 868352.
238. Sokoloff D. D., Fomichev C. I., Rudall P. J., Macfarlane T. D., Remizowa M. V. Evolutionary history of the grass gynoecium // *Journal of Experimental Botany*. – 2022b. – Vol. 73, N 14. – P. 4637–4661.
239. Sokoloff D. D., Karpunina P. V., Nuraliev M. S., Oskolski A. A. Flower structure and development in *Melanophylla* (Torricelliaceae: Apiales): lability in direction of corolla contortion and orientation of pseudomonomerous gynoecium in a campanulid eudicot // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2018c. – Vol. 187, N 2. – P. 247–271.
240. Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Remizowa M. V., Nuraliev M. S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among asterids // *Plant Systematics and Evolution*. – 2007. – Vol. 268, N 1–4. – P. 209–234.
241. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Bateman R. M., Rudall P. J. Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // *American Journal of Botany*. – 2018a. – Vol. 105, N 1. – P. 5–15.
242. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D., Conran J. G., Yadav S. R., Rudall P. J. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels // *Taxon*. – 2013. – Vol. 62, N 1. – P. 40–61.
243. Sokoloff D. D., Remizowa M.V., Rudall P. J. Is syncarpy an ancestral condition in monocots and core eudicots? // *Early Events in Monocot Evolution* / ed. P. Wilkin, S.J. Mayo. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. – Vol. 83. – P. 60–81.
244. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Timonin A. C., Oskolski A. A., Nuraliev M. S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots). – 2018b. – Vol. 40, N 1. – P. 16–46.

245. Soltis D. E., Smith S. A., Cellinese N., Wurdack K. J., Tank D. C., Brockington S. F., Refulio-Rodriguez N. F., Walker J. B., Moore M. J., Carlsward B. S., Bell C. D., Latvis M., Crawley S., Black C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C. A., Gitzendanner M. A., Sytsma K. J., Qiu Y.-L., Hilu K. W., Davis C. C., Sanderson M. J., Beaman R. S., Olmstead R. G., Judd W. S., Donoghue M. J., Soltis P. S. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa // *American Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 98, N 4. – P. 704–730.
246. Stauffer F., Endress P. Comparative morphology of female flowers and systematics in Geonomeae (Arecaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2003. – Vol. 242, N 1–4. – P. 171–203.
247. Stull G. W., Soltis P. S., Soltis D. E., Gitzendanner M. A., Smith S. A. Nuclear phylogenomic analyses of asterids conflict with plastome trees and support novel relationships among major lineages // *American Journal of Botany*. – 2020. – Vol. 107, N 5. – P. 790–805.
248. Swofford D. L. PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4.0b8. Sunderland: Sinauer Associates, 2003.
249. Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // *Plant Molecular Biology*. – 1991. – Vol. 17. – P. 1105-1109.
250. Takhtajan A. L. Evolutionary trends in flowering plants. New York: Columbia University Press, 1991. – 241 p.
251. Takhtajan, A. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1997. – 620 p.
252. Takhtajan A. Flowering Plants. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. – 871 p.
253. Tank D. C., Donoghue M. J. Phylogeny and phylogenetic nomenclature of the Campanulidae based on an expanded sample of genes and taxa // *Systematic Botany*. – 2010. – Vol. 35, N 2. – P. 425–441.
254. Taubert P. Revision der Gattung *Griselinia* // *Botanische Jahrbücher*. – 1892. – B. 16. – S. 386–392.

255. Thorne R. F. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants // *Aliso*. – 1968. – Vol. 6, N 4. – P. 57–66.
256. Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae: Subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae // *Botanical Review*. – 2000. – Vol. 66, N 4. – P. 441–647.
257. Tölke E. D., Demarco D., Carmello-Guerreiro S. M., Bachelier J. B. Flower structure and development of *Spondias tuberosa* and *Tapirira guianensis* (Spondioideae): Implications for the evolution of the unisexual flowers and pseudomonomy in Anacardiaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2021. – Vol. 182, N 9. – P. 747–762.
258. Troll W. Morphologie der schieldförmigen Blätter // *Planta*. – 1932. – Vol. 17, N 2. – P. 231–314.
259. Tronchet F., Plunkett G. M., Jérémie J., Lowry P. P., II. Monophyly and major clades of *Meryta* (Araliaceae) // *Systematic Botany*. – 2005. – Vol. 30, N 3. – P. 657–670.
260. Tucker S. C. Floral development in legumes // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol. 131, N 3. – P. 911–926.
261. Uhl N. W., Moore H. E. The palm gynoeceium // *American Journal of Botany*. – 1971. – Vol. 58, N 10. – P. 945–992.
262. van Heel W. Morphology of the androecium in Malvales // *Blumeas*. – 1966. – Vol. 13, N 2. – P. 177–394.
263. Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Pimenov M. G. Relationships among genera in Saniculoideae and selected Apioideae (Umbelliferae) inferred from nrITS sequences // *Taxon*. – 2002. – Vol. 51, N 1. – P. 91–101.
264. Verbeke J. A. Fusion events during floral morphogenesis // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1992. – Vol. 43, N 1. – P. 583–598.

265. Volgin S. A., Stepanova A. Morphology and vascular anatomy of the flower of *Angophora intermedia* DC. (Myrtaceae) with special emphasis on the innervation of the floral axis // *Wulfenia*. – 2006. – Vol. 13. – P. 11–19.
266. Wangerin W. Cornaceae. // *Das Pflanzenreich* / ed. A. Engler. Leipzig: W. Engelmann (Breitkopf & Härtel), 1910.
267. Wanntorp L., Puglisi C., Penneys D., Ronse De Craene L. P. Multiplications of floral organs in flowers: a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales) // *Flowers on the Tree of Life* / ed.: L. Wanntorp, L.P. Ronse De Craene. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 218–235.
268. Webb C. J. The breeding system of *Pennantia baylisiana* (Icacinaceae) // *New Zealand Journal of Botany*. – 1996. – Vol. 34, N 3. – P. 421–422.
269. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 1989. – 405 p.
270. Wei L., Wang Y.-Z., Li Z.-Y. Floral ontogeny of Ruteae (Rutaceae) and its systematic implications: Floral ontogeny of Ruteae // *Plant Biology*. – 2011. – P. 190–197.
271. Wen J., Plunkett G. M., Mitchell A. D., Wagstaff S. J. The evolution of Araliaceae: a phylogenetic analysis based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // *Systematic Botany*. – 2001. – Vol. 26, N 1. – P. 144–167.
272. Wilczek R. Novitates africanae I (Malpighiaceae et Linaceae) // *Bulletin van den Rijksplantentuin, Brussel*. – 1955. – Vol. 25. – P. 303–313.
273. Wilczek R., Schulze G. M. Novitates africanae V: Balsaminaceae-Impatiens // *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles*. – 1959. – Vol. 29, N 2. – P. 185–192.
274. Wright A. *Pennantia baylisiana* fruiting on Great Island // *New Zealand Botanical Society Newsletter*. – 1989. – Vol. 15. – P. 16.
275. Xie D. F., Xie C., Ren T., Song B. N., Zhou S. D., He X. J. Plastid phylogenomic insights into relationships, divergence, and evolution of Apiales // *Planta*. – 2022. – Vol. 256, N 6. – P. 117.

276. Yembaturova E. Y., Konstantinova A. I. Fruit structure of the genus *Toricellia* DC. (Toricelliaceae) and its taxonomic position in the order Apiales // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2013. – P. 197–205.
277. Zhang C.F., Zhang T.K., Luebert F., Xiang Y.Z., Huang C.H., Hu Y., Rees M., Frohlich M.W., Qi J., Weigend M., Ma H. Asterid Phylogenomics/Phylotranscriptomics uncover morphological evolutionary histories and support phylogenetic placement for numerous whole-genome duplications // Molecular Biology and Evolution. – 2020. – Vol. 37, N 11. – P. 3188–3210.
278. Zhou Q., Fu D., Jin X. Floral morphology and anatomy of *Pittosporum tobira* (Pittosporaceae) // Nordic Journal of Botany. – 2003. – Vol. 23, N 3. – P. 345–352.