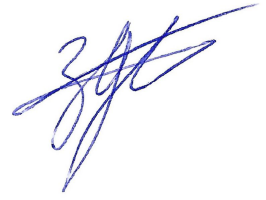


На правах рукописи

Здравчев Никита Сергеевич



**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
НАМАМЕЛИДАСЕАЕ**

1.5.9. – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в лаборатории тропических растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН)

Научный руководитель:

Романов Михаил Сергеевич,

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией тропических растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук»

Официальные оппоненты:

Кравцова Татьяна Ивановна,

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории анатомии и морфологии растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук»

Ембатурова Елена Юрьевна,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник научно-методического отдела инвазивных видов растений Федерального государственного бюджетного учреждения «Всероссийский центр карантина растений»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждения науки «Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка Российской академии наук»

Защита состоится «___» _____ 2024 г. на заседании диссертационного совета 24.1.022.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127279, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал. Факс: +7 (499) 977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru.

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Рябченко Андрей Сергеевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. В настоящее время согласно системе APG IV (2016) семейство Hamamelidaceae входит в порядок Saxifragales, включающий еще 15 семейств, большинство из которых ранее не рассматривались как родственные (Wettstein, 1924; Hutchinson, 1926; Nakai, 1943; Cronquist, 1968, 1981; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997). Peridiscaceae является базальным семейством в порядке, при следующей бифуркации происходит отделение клады Раеониaceae-Altingiaceae-Hамamelidaceae-Cercidiphyllaceae-Daphniphyllaceae. Семейство Altingiaceae является сестринским для клады Hamamelidaceae-Cercidiphyllaceae-Daphniphyllaceae, а Hamamelidaceae является сестринским для клады Cercidiphyllaceae-Daphniphyllaceae (APG IV, 2016; Stevens, 2001 onwards). Ранее семейство Hamamelidaceae некоторыми авторами выделялось в отдельный порядок Hamamelidales (Wettstein, 1924; Hutchinson, 1926; Nakai, 1943; Cronquist, 1968, 1981; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), при этом объем порядка рассматривался по-разному. Например, Wettstein (1924) включал в Hamamelidales 5 семейств: Hamamelidaceae (включая *Altingia* и *Liquidambar*), Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Eucommiaceae и Platanaceae; Hutchinson (1926) – 7 семейств: Bruniaceae, Stachyuraceae, Hamamelidaceae, Eucommiaceae, Myrothamnaceae, Вухaceae и Platanaceae; Takhtajan (1997) – только 3 семейства: Hamamelidaceae, Altingiaceae и Platanaceae. В связи с пересмотром концепции о филогенетических связях Hamamelidaceae проблема определения апоморфий и плезиоморфий вновь сформированной группы является очень актуальной (Endress et al., 2013; Judd et al., 2016; Soltis et al., 2018a, b) – в частности выявления особенностей строения и гистогенеза женских репродуктивных структур. Представители семейства Hamamelidaceae – вечнозеленые или листопадные деревья или кустарники, распространенные в тропиках, субтропиках и в регионах с умеренным климатом обоих полушарий (Takhtajan, 1997; Endress, 1993b). Некоторые виды Hamamelidaceae обладают высокой хозяйственной ценностью древесины и декоративными свойствами (Endress, 1993b). Для Hamamelidaceae было показано высокое структурное разнообразие листьев, цветков, соцветий и семян (Bogle, 1968, 1970, 1986; Меликян, 1971, 1973а–в; Li, Hickey, 1988; Endress, 1989a, 1993b; Mione, Bogle, 1990; Takhtajan, 1997). В связи с чем в «домолекулярную эпоху» систематика внутри семейства постоянно пересматривалась (Bentham, Hooker, 1865; Baillon, 1872; Reinsch, 1890; Niedenzu, 1891; Harms, 1930; Tong, 1930; Bogle, 1968, 1970). Несмотря на то, что представители Hamamelidaceae имеют широкое распространение и длительную историю изучения, о строении их плодов имеются только фрагментарные морфологические данные, а анатомическая структура была описана только для некоторых видов четырех родов семейства – *Hamamelis*, *Distylium*, *Parrotia* и *Sinowilsonia* (Mohana Rao, 1974; Bobrov, Romanov, 2019), а также имеются отдельные исследования, посвященные механизмам вскрывания плодов и рассеивания семян у *Hamamelis mollis* Oliv. (Poppinga et al.; 2019). При этом важность карпологических исследований (установление сущностных, а не описательных признаков плодов) для реконструкции морфогенеза плодов покрытосеменных, а также для картирования этих признаков на филогенетических деревьях неоднократно отмечалась разными авторами (Тахтаджян, 1964; Меликян, 1973б; Бобров и др., 2009; Bobrov, Romanov, 2019). В связи с чем детальное изучение особенностей строения и развития плодов представителей Hamamelidaceae является актуальной задачей.

Цель исследования – проанализировать особенности строения и развития плодов и реконструировать морфогенез плодов представителей Hamamelidaceae, а

также выявить важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии таксонов *Namamelidaceae*.

Для достижения цели исследования поставлены следующие **задачи**:

1. установить особенности морфологического строения плодов и анатомической структуры перикарпия/стенки плода представителей наибольшего числа родов исследуемого семейства;
2. выявить закономерности гистогенеза перикарпия/стенки плода у таксонов *Namamelidaceae*;
3. определить карпологические признаки, которые могут быть использованы для идентификации таксонов *Namamelidaceae*;
4. установить важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии *Namamelidaceae* на основе новейшей филогении семейства;
5. определить основные направления морфогенетических преобразований плодов *Namamelidaceae*.

Научная новизна. Впервые детально изучены морфология и анатомия плодов представителей 37 видов из 23 родов семейства *Namamelidaceae*, в том числе 11 видов в процессе развития. Впервые показано, что закономерности развития плода являются общими для всех изученных представителей *Namamelidaceae*. На основании особенностей развития и строения перикарпия/стенки плода изученных видов *Namamelidaceae* выявлены 4 морфогенетических типа коробочек в семействе, в том числе 3 типа впервые описаны у *Namamelidaceae*, из которых 1 тип впервые установлен для покрытосеменных: коробочка *Disanthus*-типа, характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон – первой в экзокарпии и второй во внутренней зоне мезокарпии и в эндокарпии. Реконструирован морфогенез плодов внутри семейства *Namamelidaceae* и дополнен морфогенетический ряд коробочек покрытосеменных. Установлены карпологические апоморфии и плезиоморфии таксонов *Namamelidaceae* на основе новейшей филогении семейства.

Теоретическая и практическая значимость. Выявленные особенности строения и развития плодов *Namamelidaceae* существенно дополнили данные о структурном разнообразии плодов семейства и основных направлениях морфогенетических преобразований коробочек покрытосеменных. Схожесть важнейших карпологических признаков современных и ископаемых *Namamelidaceae* позволила подтвердить постулат о том, что плод – консервативная структура. Установленные морфологические и анатомические признаки плодов практически всех родов семейства могут быть использованы при установлении видовой или, как минимум, родовой принадлежности неопределенных гербарных образцов, а также при идентификации ископаемых карпологических находок. Установленные закономерности развития также будут способствовать более точному определению стадии развития плодов таксонов *Namamelidaceae*.

Методология и методы исследования. Для изучения морфологии и анатомии плодов *Namamelidaceae* материалы (89 образцов 37 видов из 23 родов) собраны на разных стадиях развития в ботанических садах и получены из гербариев. Макрофотографии образцов изготовлены при помощи цифровой камеры. Анатомические исследования проводились с использованием стандартных методов (Прозина, 1960; O'Brien and McCully, 1981): срезы изготавливались с помощью салазочного микротомы МС-2 с подключенным замораживающим столиком ОМТ-2802Е; для выявления зон лигнификации анатомические срезы были обработаны раствором соляной кислоты и флороглюцина; всего изготовлено 139 препаратов.

Изучение анатомической структуры и фотографирование препаратов осуществлено при помощи светового микроскопа и подключенной к нему цифровой камеры (получено более 40000 микрофотографий). Для выявления особенностей строения плодов *Namamelidaceae* без повреждения объекта исследования, а также для получения объемной реконструкции анатомического строения образца, использованы методы микрокомпьютерной томографии (μ -СТ).

Положения, выносимые на защиту:

1. Представители семейства *Namamelidaceae* имеют общие закономерности органогенеза плода и гистогенеза перикарпия/стенки плода.
2. Для семейства *Namamelidaceae* характерны 3 общих карпологических признака: плод – синкарпная двухгнездная коробочка; мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны; внутренняя зона мезокарпия представлена тангентально (или радиально) и косо-продольно удлиненными волокновидными склереидами.
3. Для семейства *Namamelidaceae* характерно 4 морфогенетических типа плода: (1) коробочка *Namamelis*-типа; (2) коробочка *Forsythia*-типа; (3) коробочка *Eriocoelum*-типа; (4) коробочка *Disanthus*-типа.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов и обоснованность основных положений и выводов подтверждается наличием сравнимого фактического материала, полученного при использовании стандартных методов и при помощи современного оборудования, а также детальным анализом литературы по теме диссертации. Основные результаты работы апробированы на всероссийских и международных конференциях: Международная научная конференция «Биоморфология растений: традиции и современность», г. Киров, Россия (2022 г.), V (XIII) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге, Санкт-Петербург, Россия (2022 г.), Summer School 'Frontiers in Life Sciences', School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou, Guangdong, P. R. of China (2024 г.), представлены на карпологических семинарах лаборатории тропических растений Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина (2022 г., 2023 г.) и опубликованы в ведущих ботанических периодических изданиях.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 научных работ, из них 12 статей в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, в том числе 11 – в журналах, индексируемых в международных базах данных «Web of Science Core Collection» и/или «Scopus».

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы, который включает 142 источника, в том числе 109 на иностранном языке, и приложения. Работа содержит 38 рисунков и 3 таблицы. Объем диссертации составляет 192 страницы машинописного текста.

Личный вклад автора. Автором определены цель и задачи работы, собраны материалы в ботанических садах или отобраны из гербариев. Результаты, представленные в диссертации, получены лично автором или при его непосредственном участии. Лично автором проведены все дальнейшие этапы исследования: проанализированы и интерпретированы результаты и сформулированы выводы и положения, выносимые на защиту. Изложенные в работе данные и положения оформлены автором в виде научных статей, опубликованных в ведущих научных журналах и представленных на тематических всероссийских и международных конференциях. Все сообщения на конференциях и семинарах по теме настоящей диссертации сделаны непосредственно самим автором.

Связь с научными программами и плановыми научными исследованиями. Исследование выполнено в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН в рамках государственных заданий №122042700002–6 («Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения») и №123120600006-9 («Репродуктивная биология, сравнительная морфология и структурная эволюция в ключевых группах семенных растений») на базе уникальной научной установки «Фондовая оранжерея». Автор являлся исполнителем научного проекта «Морфогенез и эволюционная морфология гинецея и плода представителей семейства Pandanaceae (Pandanales: monocots)», поддержанного грантом РФФИ (№22-24-01001), в рамках выполнения которого была апробирована методика, использованная в диссертации.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю кандидату биологических наук Михаилу Сергеевичу Романову и своему учителю и наставнику доктору биологических наук, профессору кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова Алексею Владимировичу Боброву за всестороннюю поддержку, терпение и постоянное внимание к работе. Автор безмерно благодарен коллегам, которые помогали с оформлением рисунков и текста работы: А. А. Михайловой, Н. Д. Васехе, П. С. Иовлеву, К. В. Купцову, М. С. Рослову, А. С. Тимченко, М. Б. Стеванович и В. А. Ковалю. За помощь в сборе материала автор благодарен коллегам из ботанических садов и гербариев: М. В. Кувайцеву, А. В. Халлингу, Р. М. Хварцкия, И. Д. Папазян, Г. А. Солтани, А. П. Серегину, М. В. Бочарникову, Н. Ю. Степановой, М. Б. Носовой, Л. В. Аверьянову, И. И. Дорофееву, М. Briggs, L. Yang, L. Lou. Также автор выражает глубокую признательность коллегам, друзьям, родным и близким за помощь и поддержку при написании диссертации, и особенно маме и бабушке, которые на протяжении многих лет неустанно поддерживали и направляли автора.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Из истории изучения морфологии, систематики и филогении семейства *Namamelidaceae*

В начале главы дается краткая характеристика семейства *Namamelidaceae*, а затем представлен обзор исследований морфологии, систематики и филогении *Namamelidaceae*. Так как все эти три направления тесно связаны, для удобства изложения и избегания повторного цитирования мы представили анализ публикаций в хронологическом порядке без тематического разделения.

Глава 2. Материалы и методы

Раздел 2.1. Карпологические материалы. Для изучения морфологии и анатомии плодов *Namamelidaceae* мы собрали материалы на разных стадиях развития в ботанических садах и получили из гербариев. Всего для исследования было отобрано 89 образцов (37 видов из 23 родов). Отобранный свежий материал зафиксирован в 70% растворе этанола, а сухой материал был помещен в смесь Страсбургера–Флемминга.

Раздел 2.2. Макрофотографирование. Для иллюстрирования особенностей морфологии плодов были изготовлены макрофотографии при помощи цифровой камеры Canon EOS 6D. **Раздел 2.3. Световая микроскопия.** Для анатомических исследований нами были изготовлены постоянные и временные препараты. Срезы изготавливались с помощью салазочного микротомы МС-2 с подключенным замораживающим столиком ОМТ-2802Е. Для выявления зон лигнификации

анатомические срезы были обработаны раствором соляной кислоты и флороглюцина (Прозина, 1960; O'Brien and McCully, 1981). Всего изготовлено 139 препаратов. Изучение анатомической структуры и фотографирование препаратов осуществлено при помощи светового микроскопа Olympus CX41 и подключенной к нему цифровой камеры. Получено более 40000 микрофотографий. **Раздел 2.4. Микрокомпьютерная томография (μ-СТ).** Для выявления особенностей строения плодов Hamamelidaceae без повреждения объекта исследования, а также для получения объемной реконструкции анатомического строения образца использованы методы микрокомпьютерной томографии (μ-СТ). Сканирование образцов выполнялось при помощи микротомографа высокого разрешения NeoScan N80 (Neoscan, Mechelen, Belgium). **Раздел 2.5. Реконструкция предковых состояний признаков.** Реконструкция предковых состояний выявленных карпологических признаков проводилась на основе топологии филогении семейства Hamamelidaceae согласно Бобров и др. (2020) в программе Mesquite v. 3.81 (Maddison, Maddison, 2023). **Раздел 2.6. Терминология.** В настоящей работе при описании анатомии плодов используется современная карпологическая терминология (sensu Bobrov, Romanov, 2019). **Раздел 2.7. Принципы составления рисунков морфологии и анатомии плодов Hamamelidaceae и их описаний.** В разделе раскрыты принципы составления рисунков и описаний морфологии и анатомии плодов Hamamelidaceae, а также представлена принятая нами в настоящей работе система семейства Hamamelidaceae: Li (1997) с дополнениями и обновлениями Li & Vogle, (2001), Li (2008) и Бобров и др. (2020). **Раздел 2.8. Сокращения и условные обозначения.** В этом разделе приведен перечень сокращений и условных обозначений, использованных в работе.

Глава 3. Морфология, анатомия и гистогенез плодов Hamamelidaceae

В настоящей главе приведены описания результатов изучения морфологии и анатомии плодов Hamamelidaceae. В начале главы приведены описания двух модельных видов из подсемейства Hamamelidoideae, иллюстрирующие особенности гистогенеза перикарпия в семействе Hamamelidaceae на примере верхнего плода *Sycopsis sinensis* Oliv. (триба Fothergilleae; Раздел 3.1.) и особенности высотной организации плода в семействе Hamamelidaceae на примере полунижнего плода *Fothergilla latifolia* J. F. Mill. (триба Fothergilleae) в дистальной, средней и проксимальной частях (Раздел 3.2.). Затем изложены описания плодов изученных представителей Hamamelidaceae в систематическом порядке (Раздел 3.3.).

Раздел 3.1. *Sycopsis sinensis* Oliv. (триба Fothergilleae)

Плод развивается из густоопушенной завязи высотой 1–2 мм и 2–3 мм в диаметре (стадия 1, st1), полностью окруженной чашечкой (рис. 1А, В). В процессе развития плода чашечка не развивается, а карпеллярная часть увеличивается почти в 10 раз, за счет этого плод на стадии 3 (st3) почти полностью выше чашечки (рис. 1К). Зрелые плоды – яйцевидные полностью верхние синкарпные двухгнездные коробочки, состоящие из двух карпелл (st3; рис. 1К), каждая из которых содержит единственное гладкое веретеновидное семя (часто карпеллы ассиметричны; рис. 1С, G, L). Плод вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода. **Опыленная завязь (стадия 1, st1).** Завязь на поперечном срезе имеет овальную форму и состоит из двух локул, разделенных септой, с единственным семязачатком в каждой локуле (рис. 1С). Стенка завязи состоит из 40–45 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: наружную эпидерму карпеллы, мезофилл и внутреннюю эпидерму (рис. 1D). **Наружная эпидерма карпеллы** состоит

из одного слоя тонкостенных округло-кубических клеток, между которыми заякорены одноклеточные удлинённые склерифицированные волоски (рис. 1D). **Мезофилл карпеллы** состоит из 38–43 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 1D): периферическую (mcA) и внутреннюю (mcB). Периферическая зона мезофилла карпеллы (mcA) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток. В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (дорзальный, латеральные и вентральный; рис. 1C, D). Внутренняя зона мезофилла карпеллы (mcB) представлена 22–25 слоями тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (клетки более внутренних слоев mcB удлинены сильнее; рис. 1E). **Внутренняя эпидерма карпеллы** состоит из одного слоя прямоугольных тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (рис. 1E). **Септа** состоит из 42–46 слоев клеток – по 21–23 слоя каждой карпеллы, из которых: до 10 слоев – изодиаметрические паренхимные клетки периферической зоны мезофилла карпеллы, между которыми расположены вентральные проводящие пучки, 10–22 слоя – клетки внутренней зоны мезофилла карпеллы и 1 слой – внутренняя эпидерма карпеллы (рис. 1C). **Незрелый плод (стадия 2, st2)**. Незрелый плод на поперечном срезе имеет более округлую форму, чем на стадии 1 (st1; рис. 1G). Перикарпий состоит из 45–50 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 1H). **Экзокарпий** состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, между которыми заякорены одноклеточные удлинённые склерифицированные, иногда сгруппированные по 2–7, звездчатые волоски (рис. 1H, I). **Мезокарпий** состоит из 43–48 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 1H): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, часть из которых заполнена флобафенами (преимущественно в периферических слоях этой зоны). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 1G, H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (рис. 1H). На этой стадии клетки зоны mB значительно удлинятся и становятся волокновидными. **Эндокарпий** состоит из одного слоя прямоугольных тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (рис. 1J). **Септа** состоит из 42–56 слоев клеток – по 21–28 слоев каждой карпеллы, из которых: 0–10 слоев – изодиаметрические паренхимные клетки периферической зоны мезокарпия, между которыми расположены вентральные проводящие пучки, 10–27 слоев – клетки внутренней зоны мезокарпия и 1 слой – эндокарпий (рис. 1G). **Зрелый плод (стадия 3, st3)**. Зрелый плод на поперечном срезе имеет округлую форму (рис. 1L). Перикарпий состоит из 45–50 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 1M), также как и на стадии 2 (st2). **Экзокарпий** состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, заполненных флобафенами, между которыми заякорены одноклеточные удлинённые склерифицированные, иногда сгруппированные по 2–7, звездчатые волоски (рис. 1M, N). **Мезокарпий** состоит из 43–48 слоев клеток (также как и на стадии 2) и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 1M): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, большинство из которых заполнены флобафенами. Клетки субдермального слоя меньше остальных клеток зоны mA и немного тангентально удлинены (рис. 1M, N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 1L, M). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями

тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 1М). На этой стадии клетки зоны mB полностью склерифицируются (центробежно – от внутренних слоев к периферическим). **Эндокарпий** состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе прямоугольную форму (рис. 1О). **Септа** состоит из 42–56 слоев клеток – по 21–28 слоев каждой карпеллы, из которых: 0–10 слоев – изодиаметрические паренхимные клетки периферической зоны мезокарпия, между которыми расположены вентральные проводящие пучки, 10–27 слоев – клетки внутренней зоны мезокарпия и 1 слой – эндокарпий (рис. 1Л).

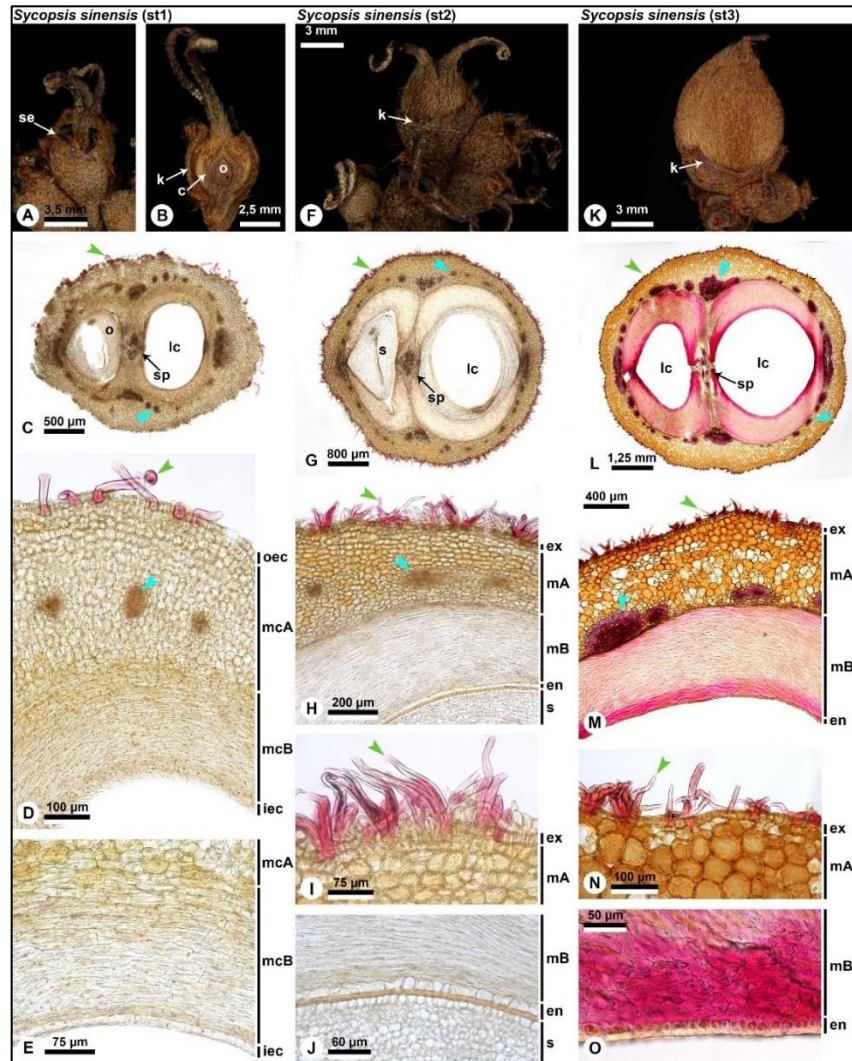


Рисунок 1. Морфология и анатомия плодов *Sycopsis sinensis*.

А–Е, опыленная завязь, стадия 1 (st1). А, В, морфология. В, продольный срез завязи. С–Е, анатомия. С, общий вид среза завязи. D, стенка карпеллы. Е, внутренняя часть стенки карпеллы. F–J, незрелый плод, стадия 2 (st2). F, морфология. G–J, анатомия. G, общий вид поперечного среза плода. H, перикарпий. I, экзокарпий. J, эндокарпий. K–O, зрелый плод, стадия 3 (st3). K, морфология. L–O, анатомия. L, общий вид поперечного среза плода. M, перикарпий. N, экзокарпий. O, эндокарпий.

Раздел 3.2. *Fothergilla latifolia* J. F. Mill. (триба Fothergilleae)

Плод – полунижняя синкарпная двухгнездная густоопушенная коробочка высотой 10–14 мм и 7–8 мм шириной (стадия 1, st1), погружен в цветоложе на половину высоты (рис. 2А, В). Плод можно разделить по высоте на три части: дистальную – верхнюю

часть плода (рис. 2В, на уровнях С, F, I, J); среднюю – зону плотного соприкосновения плода с цветоложем и чашечкой (рис. 2В, на уровнях D, G, K); и проксимальную – нижнюю часть плода (рис. 2В, на уровнях E, H, L, M). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания, затем септицидно до середины высоты. Таким образом, одна створка является производным половины одной карпеллы. После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия/стенки плода (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия/эпикарпий, экзокарпий и периферическая зона мезокарпия). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя. Зрелый плод на поперечном срезе через **дистальную часть (dp)** имеет овальную форму (рис. 2С, I, J). Перикарпий состоит из 27–37 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 2F). **Экзокарпий** представлен одним слоем мелких бесформенных клеток и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 2F). **Мезокарпий** состоит из 25–35 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–15 слоев паренхимных клеток (рис. 2F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 2F). **Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами зоны mB, рис. 2F). На этом уровне септа отсутствует, а соседние карпеллы имеют общую локулу (рис. 2С). Зрелый плод на поперечном срезе через **среднюю часть (mp)** имеет округло-овальную форму (рис. 2D, K). Перикарпий состоит из 47–54 слоев клеток, дифференцирован на три гистогенетические зоны (экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий), имеет схожее строение с таковым в дистальной части плода и отличается только количеством слоев клеток мезокарпия (рис. 2G). На этом уровне к перикарпию плотно прилегает и частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода). **Экстракарпеллярная часть** плода дифференцирована на 3 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, покрытую множеством одноклеточных склерифицированных волосков; (2) основную ткань, сложенную 10–12 слоями паренхимных клеток и включающую в себя проводящие пучки чашечки; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной эпидермой и также покрытую множеством одноклеточных склерифицированных волосков (рис. 2G). **Экзокарпий** представлен одним слоем мелких тонкостенных клеток и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 2G). **Мезокарпий** состоит из 45–52 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–12 слоев паренхимных клеток (рис. 2G). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 35–40 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 2G). **Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами зоны mB; рис. 2G). **Септа** состоит из 46–52 слоев клеток – по 23–26 слоев каждой карпеллы, из которых: 0–7 слоев – изодиаметрические паренхимные клетки периферической зоны мезокарпия карпеллы, между которыми расположены вентральные проводящие пучки, 15–25 слоев – клетки внутренней зоны мезокарпия и 1 слой – эндокарпий (рис. 2D). В **проксимальной части**

плода (pp) экстракарпеллярная часть плода (эпикарпий) полностью срастается с карпеллярной частью (перикарпием, рис. 2Е, L, М). На этом уровне внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, а граница срастания эпикарпия и перикарпия неразличима. Условную границу между ними можно провести между проводящими пучками перианта и карпелл (рис. 2Н). **Эпикарпий** состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными клетками и покрытую множеством одноклеточных склерифицированных волосков, и основной ткани, представленной 6–7 слоями паренхимных клеток, в которой расположены проводящие пучки перианта (рис. 2Н). **Мезокарпий** состоит из 35–42 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 5–7 слоев паренхимных немного тангентально удлиненных клеток (рис. 2Н). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 2Н). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 30–35 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 2Н). **Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами зоны mB; рис. 2Н).

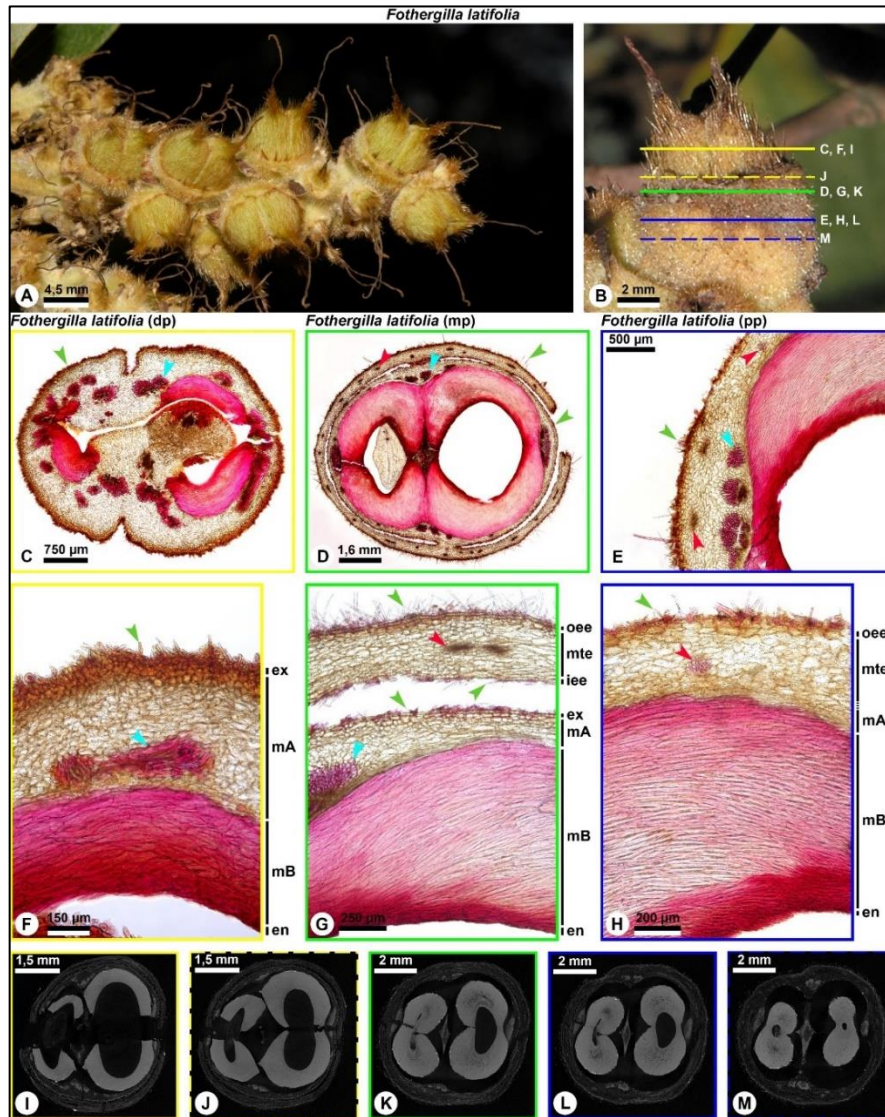


Рисунок 2. Морфология и анатомия плодов *Fothergilla latifolia*.

А, В, морфология. В, линиями показана высота срезов на последующих рисунках, обозначенных заглавными буквами: желтые линии – дистальная часть плода (dp),

зеленая линия – средняя часть плода (mp), синие линии – проксимальная часть плода (pp). С–М, анатомия, обводка каждого рисунка соответствует цвету линии на рисунке В. С–Н, световая микроскопия. С, общий вид среза через дистальную часть плода (dp). D, общий вид среза через среднюю часть плода (mp). E, общий вид среза через проксимальную часть плода (pp). F, перикарпий (dp). G, стенка плода (mp). H, стенка плода (pp). I–M, компьютерная микротомография. I, J, дистальная часть плода (dp). K, средняя часть плода (mp). L, M, проксимальная часть плода (pp).

Глава 4. Сравнительная карпология семейства *Namamelidaceae* в связи с вопросами морфогенеза плодов

В настоящей главе обсуждены результаты морфологических и анатомических исследований плодов *Namamelidaceae*, установлены морфогенетические типы плода в семействе, выявлены карпологические апоморфии и плезиоморфии *Namamelidaceae* и реконструированы основные направления морфогенетических преобразований плодов *Namamelidaceae* в контексте морфогенеза плодов покрытосеменных.

Раздел 4.1. Особенности строения плодов и закономерности гистогенеза перикарпия/стенки плода *Namamelidaceae*. В этом разделе на основании полученных результатов мы установили 10 морфологических признаков строения зрелого плода и 15 анатомических признаков строения зрелого перикарпия/стенки плода представителей *Namamelidaceae* и для каждого признака привели все его состояния, встречающиеся в семействе. Также описаны закономерности развития плода представителей *Namamelidaceae*. Полученные нами данные показали, что эти закономерности являются общими для всех изученных представителей семейства.

Раздел 4.2. Морфогенетические типы плодов *Namamelidaceae*. В разделе обсуждены вопросы выбора критериев при установлении морфогенетических типов плодов, и выявлены 4 морфогенетических типа коробочек, характерных для *Namamelidaceae* (рис. 3), в том числе 3 типа впервые описаны у *Namamelidaceae*, из которых 1 тип нами впервые установлен для покрытосеменных: **(1) коробочка *Namamelis*-типа**, характеризующаяся наличием непрерывной склеренхимной зоны во внутренней зоне мезокарпия и эндокарпии: *Exbucklandioideae* и *Namamelidoideae* (кроме *Loropetalum* и *Maingaya*); **(2) коробочка *Forsythia*-типа** (впервые выявлена у *Namamelidaceae*), характеризующаяся наличием непрерывной склеренхимной зоны только во внутренней зоне мезокарпия: *Loropetalum*; **(3) коробочка *Eriocoelum*-типа** (впервые выявлена у *Namamelidaceae*), характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон – первой в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия и в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия и второй во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии, при этом «срединная зона» мезокарпия остается паренхимной: *Mytilaria* и *Maingaya*; **(4) коробочка *Disanthus*-типа** (впервые установлена для покрытосеменных), характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон – первой в экзокарпии и второй во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии: *Disanthus*. Также нами проанализировано анатомическое разнообразие плодов представителей семейства для каждого выявленного типа (рис. 3).

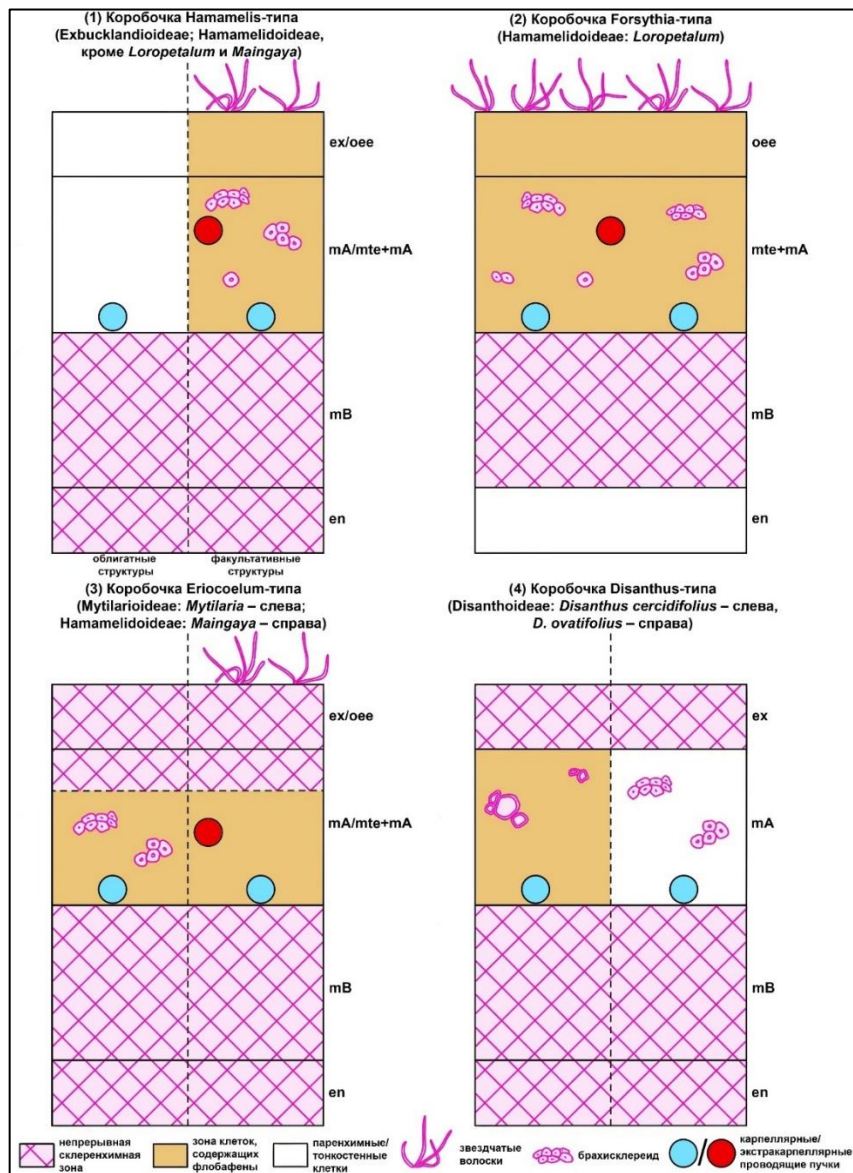


Рисунок 3. Схемы особенностей анатомического строения морфогенетических типов плодов Hamamelidaceae.

Раздел 4.3. Состояние карпологических признаков Hamamelidaceae

В этом разделе установлены важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии Hamamelidaceae при помощи парсимоничного подхода, предложенного Judd et al. (2016), и на основе топологии филогении семейства Hamamelidaceae согласно Бобров и др. (2020) в программе Mesquite v. 3.81 (Maddison, Maddison, 2023). В том числе, нами проанализировано три общих для всех Hamamelidaceae признака (рис. 4) и установлено, что каждый из этих признаков является либо синапоморфией (гипотеза I), либо симплезиоморфией представителей семейства (гипотеза II): плод – синкарпная двухгнездная коробочка («M3»); мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны («A7»); внутренняя зона мезокарпия представлена тангентально (или радиально) и косо-продольно удлиненными волокновидными склереидами («A14»). Определить однозначно наиболее парсимоничную гипотезу в будущем можно при помощи добавления в анализ большего числа внешних групп, а также за счет дальнейшего детального изучения карпологических признаков наибольшего числа представителей этих групп.

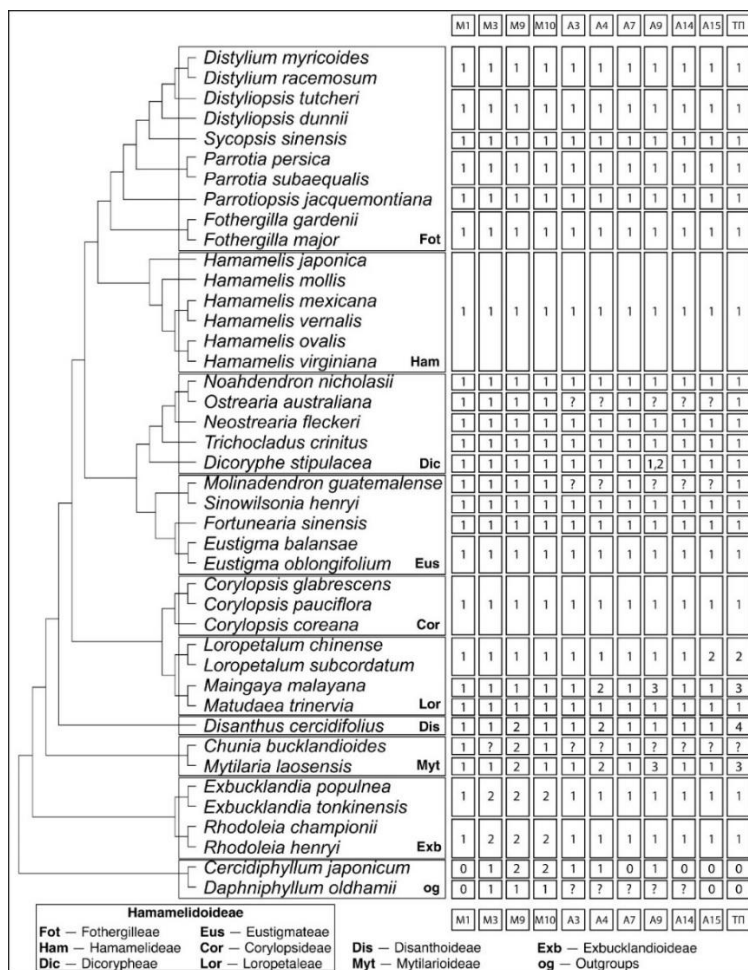


Рисунок 4. Состояния карпологических признаков Hamamelidaceae (топология филогении семейства представлена согласно Бобров и др. (2020)).

Раздел 4.4. Морфогенез плодов Hamamelidaceae

Реконструкция морфогенеза органов и структур семенных растений, то есть реконструкция трансформации органов и структур в процессе эволюции, до широкого распространения кладистических методов основывалась на сравнительном морфолого-анатомическом анализе, в ходе которого для выявленных признаков устанавливались первичные (архаичные) и производные (специализированные) состояния (кодекс признаков). Важность такого подхода для реконструкции трендов морфогенетических преобразований была многократно продемонстрирована ранее в работах, посвященных вопросам сравнительной анатомии репродуктивных органов растений (Arber, 1950; Тахтаджян, 1947, 1964; Меликян, 1973б.; Ембатурова, 2001; Бобров, 2004; Романов, 2004; Кравцова, 2005; Яценко, 2011). Мы считаем, что этот подход актуален и сегодня, а его применение и развитие позволит существенно дополнить наши представления о морфогенезе признаков семенных растений. Меликян (1973б) отметил, что эволюция таксонов не всегда отражает морфогенез признаков, и мы считаем должным заметить здесь, что согласны с этим утверждением. Следовательно, методологически верно выполненное картирование признаков, основанное на молекулярно-генетической кладограмме, также не всегда отражает морфогенез признаков. Поэтому мы считаем необходимым в этом разделе провести реконструкцию морфогенеза плодов Hamamelidaceae, основанную на сравнительно-морфологическом анализе. Ранее для Hamamelidaceae этот подход применяли при реконструкции морфогенеза цветка (Tong, 1930; Vogle, 1968, 1970) и реконструкции морфогенеза признаков строения древесины

(Tang, 1943). Выявленные признаки строения плодов Hamamelidaceae были разделены на две группы: консервативные (морфогенетические; в случае если для признака характерно несколько состояний, то они слагают направленный морфогенетический ряд и появляются в процессе эволюции один раз) и варьирующие (появляющиеся многократно, то есть признаки, которые могут изменять свое состояние в обоих направлениях). Для консервативных признаков мы установили первичные (архаичные) и производные (специализированные) состояния на основе кодекса признаков, предложенного Тахтаджяном (1947, 1964) и представили характеристику гипотетического последнего общего предка Hamamelidaceae: плоды свободные (несросшиеся в соплодия); экзокарпий представлен склереидами; клетки субдермальных слоев основной ткани эпикарпия/периферической зоны мезокарпия полностью склерифицированы и формируют единую непрерывную склерифицированную зону; мезокарпий дифференцирован на периферическую зону, представленную паренхимными клетками, и внутреннюю, представленную волокновидными склереидами; эндокарпий однослойный и представлен волокновидными склереидами; в каждой локуле плод – двухгнездная синкарпная коробочка Eriosoelum-типа (сходная по строению с *Mytilaria* и *Maingaya*); формируется более одного семени; семя гладкое, веретеновидное. Далее мы установили основные тренды морфогенетических преобразований плодов Hamamelidaceae. Направления морфогенеза плодов покрытосеменных были подробно описаны Бобровым и др. (2009, 2012). Для выявленных типов коробочек покрытосеменных авторы показали, что коробочки, характеризующиеся наличием единой непрерывной склеренхимной зоны, являются первичными (архаичными), а коробочки с отдельными склеренхимными элементами в перикарпии или лишенные склеренхимных элементов в перикарпии – производными (специализированными). В. А. Коваль (2023) привел аргументы в пользу этой гипотезы в своей работе, посвященной репродуктивной биологии рода *Coelogyne* (Orchidaceae). Установленное нами разнообразие типов плодов Hamamelidaceae может дополнить морфогенетический ряд коробочек покрытосеменных, предложенный Бобров и др. (2009, 2012) и расширенный Ковалем (2023) (рис. 5). Бобров и др. (2012) считали, что коробочка Eriosoelum-типа может быть произведена от коробочки Hamamelis-типа путем лигнификации экзокарпия и периферической зоны мезокарпия. Коваль (2023), описав новый тип коробочки – коробочку Coelogyne-типа (склеренхимная зона локализована в наружной эпидерме эпикарпия и субдермальных слоях основной ткани эпикарпия), поставил вектор морфогенетических преобразований в другую сторону в двух параллельных направлениях: от коробочки Eriosoelum-типа путем утраты склеренхимной зоны в экзокарпии и в основной ткани эпикарпия/периферической зоне мезокарпия к коробочке Hamamelis-типа; и (2) от коробочки Eriosoelum-типа путем утраты склеренхимной зоны во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии и редукции мощности склеренхимной зоны в основной ткани эпикарпия (равно в периферической зоне мезокарпия для верхних плодов) к коробочке Coelogyne-типа. Однозначно заключить, какая из гипотез наиболее полно отражает морфогенез коробочек, в настоящий момент представляется сложной задачей, для решения которой необходимо проведение детальных морфолого-анатомических исследований плодов большего числа групп покрытосеменных с плодами-коробочками. Мы в своей работе положение коробочки Eriosoelum-типа в морфогенетическом ряду коробочек покрытосеменных примем согласно новейшим данным – Коваль (2023), а положение коробочек Hamamelis-типа и Forsythia-типа согласно единому мнению Бобров и др. (2012) и Коваль (2023). На наш взгляд,

морфогенетические преобразования в семейства *Namamelidaceae* происходили по пути редукции количества склеренхимных зон в перикарпии/стенке плода (рис. 5) от коробочки *Eriosoelum*-типа на первом этапе (1) к коробочке *Disanthus*-типа (утрата склеренхимной зоны в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия), затем (2) к коробочке *Namamelis*-типа (утрата склеренхимной зоны в экзокарпии), и на последнем этапе (3) к коробочке *Forsythia*-типа (утрата склеренхимной зоны в эндокарпии). Таким образом, выявленная нами впервые коробочка *Disanthus*-типа является промежуточным звеном между коробочкой *Eriosoelum*-типа и коробочкой *Namamelis*-типа.

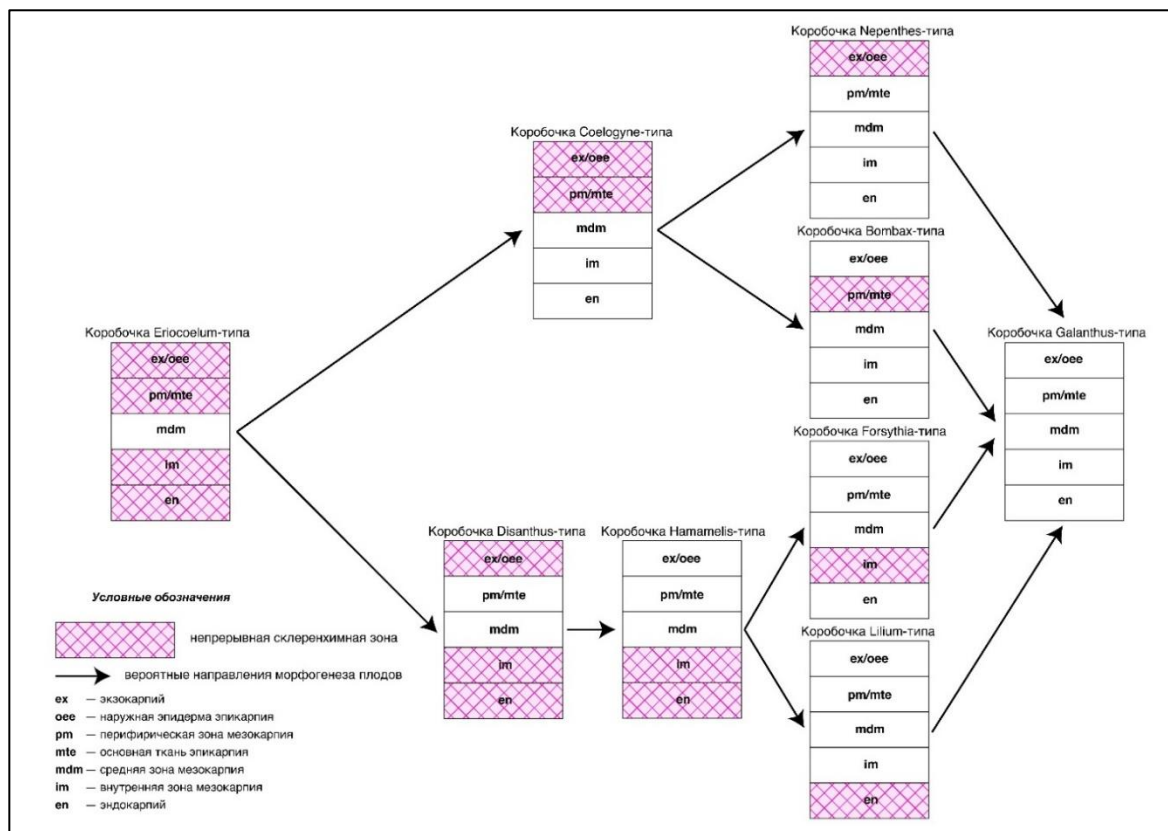


Рисунок 5. Основные направления морфогенеза коробочек покрытосеменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами сравнительно-карпологические исследования плодов 37 видов из 23 родов семейства *Namamelidaceae* позволили выявить морфогенетические типы плодов и важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии *Namamelidaceae*, а также реконструировать морфогенез плодов внутри семейства в контексте основных направлений их (плодов) морфогенетических преобразований среди покрытосеменных. Полученные нами данные показали, что закономерности развития плода общие для всех изученных представителей *Namamelidaceae*. Изучение особенностей строения полунижних плодов у *Namamelidaceae* (например, *Corylopsis*, *Namamelis*, *Maingaya*, *Fothergilla*) позволило нам подтвердить, что анатомическое строение экзокарпия и периферической зоны мезокарпия в дистальной («верхней») части плода, развивающейся только из гинецея, и строение наружной эпидермы эпикарпия и основной ткани эпикарпия в проксимальной («нижней») части плода, развивающейся из полностью сросшихся карпеллярной и экстракарпеллярной частей цветка, идентично. Таким образом, экзокарпий и периферическая зона мезокарпия, с одной

стороны, и наружная эпидерма эпикарпия и основная ткань эпикарпия, с другой стороны, рассматриваются нами как равнозначные по положению и, соответственно, равнозначные для установления локализации непрерывной зоны склеренхимы (при ее наличии в этих зонах) и выделения морфогенетического типа плода. Мы выявили 4 морфогенетических типа коробочек в семействе Hamamelidaceae, в том числе 3 типа впервые описаны у Hamamelidaceae, из которых 1 тип нами впервые установлен для покрытосеменных: **(1) коробочка Hamamelis-типа**, характеризующаяся наличием непрерывной склеренхимной зоны во внутренней зоне мезокарпия и эндокарпии (Exbucklandioideae и Hamamelidoideae, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*); **(2) коробочка Forsythia-типа** (впервые выявлена у Hamamelidaceae), характеризующаяся наличием непрерывной склеренхимной зоны только во внутренней зоне мезокарпия (*Loropetalum*); **(3) коробочка Egicocelum-типа** (впервые выявлена у Hamamelidaceae), характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон: первой в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия и периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия и второй во внутренней зоне мезокарпия и эндокарпии, при этом «срединная зона» мезокарпия остается паренхимной (*Mytilaria* и *Maingaya*); **(4) коробочка Disanthus-типа** (впервые установлена для покрытосеменных), характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон: первой в экзокарпии, второй во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии (*Disanthus*). Проведенный парсимоничный анализ предковых состояний признаков на основе оригинальных морфологических и анатомических данных позволил нам установить карпологические апоморфии и плезиоморфии семейства Hamamelidaceae. Для большинства признаков существует две равнозначные гипотезы интерпретации. Нами проанализировано три общих для всех изученных Hamamelidaceae признака и установлено, что каждый из этих признаков является либо синапоморфией (гипотезы I), либо симплезиоморфией семейства (гипотезы II): плоды – синкарпная двухгнездная коробочка; мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны; внутренняя зона мезокарпия представлена тангентально (или радиально) и косопродольно удлиненными волокновидными склереидами. Определить однозначно наиболее парсимоничную гипотезу в будущем можно при помощи добавления большего числа внешних групп, а также за счет дальнейшего детального изучения карпологических признаков наибольшего числа представителей этих групп. Выявленные признаки строения плодов Hamamelidaceae мы разделили на две группы: консервативные (морфогенетические; в случае если для признака характерно несколько состояний, то они слагают направленный морфогенетический ряд и появляются в процессе эволюции один раз) и варьирующие (появляющиеся многократно, то есть признаки, которые могут изменять свое состояние в обоих направлениях). Установление первичных (архаичных) и производных (специализированных) состояний консервативных признаков позволило реконструировать направления морфогенеза плодов Hamamelidaceae. Также показано, что варьирующие признаки (подробное описание признаков раскрыто в главе 4) могут быть использованы для более точного разграничения таксонов на уровне триб и ниже, для составления ключа для Hamamelidaceae в определителях, монографиях и учебниках, а также для точной идентификации видов и дополнения их диагнозов. Процесс морфогенетических преобразований плодов в семействе Hamamelidaceae происходил по пути редукции количества склеренхимных зон в перикарпии/стенке плода: от коробочки Egicocelum-типа к коробочке Disanthus-типа, затем к коробочке Hamamelis-типа и на последнем этапе к коробочке Forsythia-типа. Ископаемые находки плодов семейства

Hamamelidaceae, например, *Hamawilsonia*, (Benedict et al., 2008) обладают важнейшими карпологическими признаками, выявленными нами для современных представителей семейства: плоды являются двухгнездными синкарпными коробочками, перикарпий которых разделен на 2 части «плохо сохраняющуюся» наружную и склеренхимную внутреннюю ('endocarp'), то есть мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю склеренхимную зоны. Таким образом, сходство важнейших карпологических признаков современных и ископаемых Hamamelidaceae подтверждает постулат о том, что плод – консервативная структура, а, следовательно, детальные данные о морфологическом и анатомическом строении плодов крайне важны и должны быть учтены при реконструкциях эволюции покрытосеменных. Выявленные нами особенности строения и развития плодов Hamamelidaceae существенно дополнили данные о репродуктивной биологии семейства. Установленные нами морфологические и анатомические признаки плодов практически всех родов семейства могут помочь при установлении видовой или, как минимум, родовой принадлежности неопределенных гербарных образцов, а также при идентификации ископаемых карпологических находок. Выявленные закономерности развития также будут способствовать более точному определению стадии развития плодов таксонов Hamamelidaceae.

Выводы

1. Для представителей семейства Hamamelidaceae свойственна единая последовательность процессов органогенеза плода и гистогенеза перикарпия/стенки плода.
2. У представителей семейства Hamamelidaceae экзокарпий и периферическая зона мезокарпия, с одной стороны, и наружная эпидерма эпикарпия и основная ткань эпикарпия, с другой стороны, равнозначны для установления локализации непрерывной зоны склеренхимы (при ее наличии в этих зонах) при выделении морфогенетического типа плода.
3. Плоды представителей Hamamelidaceae – коробочки, которые относятся к 4 морфогенетическим типам: (1) коробочка Hamamelis-типа у *Exbucklandioideae* и *Hamamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*; (2) коробочка *Forsythia*-типа у *Loropetalum* (впервые выявлена у Hamamelidaceae); (3) коробочка *Eriocoelum*-типа у *Mytilaria* и *Maingaya* (впервые выявлена у Hamamelidaceae); (4) коробочка *Disanthus*-типа у *Disanthus* (впервые установлена для покрытосеменных).
4. Представители семейства Hamamelidaceae характеризуются общими карпологическими признаками: (1) плод – синкарпная двухгнездная коробочка; (2) мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны; (3) внутренняя зона мезокарпия представлена тангентально (или радиально) и косо-продольно удлинненными волокновидными склереидами. Реконструкция предковых состояний этих признаков позволила сформулировать две альтернативные равновероятные гипотезы: либо эти признаки являются синапоморфиями представителей Hamamelidaceae, либо – симплезиоморфиями.
5. Варьирующие карпологические признаки представителей Hamamelidaceae являются диагностическими: например, наличие/отсутствие склерифицированных звездчатых волосков, заякоренных в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия, и наличие/отсутствие в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия отдельных или собранных в группы брахисклереид.
6. Морфогенетические преобразования плода в семействе Hamamelidaceae происходили по пути редукции количества склеренхимных зон в перикарпии/стенке

плода от коробочки Eriosoelum-типа на первом этапе (1) к коробочке Disanthus-типа (утрата склеренхимной зоны в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия), затем (2) к коробочке Hamamelis-типа (утрата склеренхимной зоны в экзокарпии), и на последнем этапе (3) к коробочке Forsythia-типа (утрата склеренхимной зоны в эндокарпии).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В рецензируемых научных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, в том числе включенных в базу данных Web of Science и/или Scopus (*):

1. **Здравчев Н. С.**, Романов М. С., Иовлев П. С., Тимченко А. С., Бобров А. В. Структура и гистогенез плодов *Pandanus polycephalus* Lam. (Pandanaeae) в связи с проблемами интерпретации женских репродуктивных органов рода *Pandanus* s. l. // Бюллетень Главного ботанического сада. № 4. 2021. С. 40–50.
2. *Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., **Zdravchev N. S.**, Dransfield J. Gynoecium and fruit histology, structure and development in corky-warted representatives of Livistoninae (Arecaceae – Coryphoideae – Trachycarpeae) // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 198, № 4. 2022. P. 382–402.
3. *Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Romanova E. S., **Zdravchev N. S.**, Sorokin A. N. Fruit development, structure and histology in the genus *Nelumbo* (Nelumbonaceae, Proteales) // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 198, № 3. 2022. P. 306–325.
4. ***Zdravchev N. S.**, Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Iovlev P. S., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kuptsov K. V., Sorokin A. N., Kolomeitseva G. L. Structure of monomerous diaspores of *Pandanus* (Pandanaeae): further steps for interpretation of their nature // Botanica Pacifica. Vol. 12, №2. 2023. P. 23–31.
5. ***Zdravchev N. S.**, Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Iovlev P. S., Timchenko A. S., Sorokin A. N., Mikhaylova A. A., Stevanovich M. B., Roslov M. S., Romanova E. S., Vasekha N. D. A new morphogenetic type of fruit for Hamamelidaceae: the case of *Loropetalum* // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 202, №4. 2023. P. 529–541.
6. ***Zdravchev N. S.**, Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Lebedev I. M., Sorokin A. N., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kandidov M. V., Kuptsov K. V., Iovlev P. S. Phylogeny and historical biogeography of the order Pandanales // Geography, Environment, Sustainability. Vol. 16, № 4. 2023. P. 91–104.
7. *Sorokin A. N., Yatsenko O. V., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., **Zdravchev N. S.**, Iovlev P. S., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kuptsov K. V. The pericarp structure and histogenesis in *Enkianthus*: on the ancestral fruit type in Ericaceae family // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 204, №1. 2024. P. 76–85.
8. *Xu S.-L., Maslova N., Kodrul T., **Zdravchev N.**, Kachkina V., Liu X.-Y., Wu X.-K., Jin J.-H. Structurally Preserved *Liquidambar* Infructescences, Associated Pollen, and Leaves from the Late Oligocene of the Nanning Basin, South China // Plants. Vol. 13, №2. 275. 2024. P. 1–17.
9. *Bobrov A. V. F. Ch., **Zdravchev N. S.**, Romanov M. S., Iovlev P. S., Mikhaylova A. A., Kuptsov K. V., Timchenko A. S., Vasekha N. D., Sorokin A. N. Trends of fruit morphogenesis in Pandanaeae: comparative carpology of *Freycinetia* Gaudich. // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 206, № 1. 2024. P. 55–68.
10. *Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Iovlev P. S., Roslov M. S., **Zdravchev N. S.**, Sorokin A. N., Romanova E. S., Kandidov M. V. 2024. Fruit and seed structure in the ANA-grade of angiosperms – ancestral traits and specializations // American Journal of Botany. 111(1): e16264. P. 1–24.

11. *Yatsenko O. V., Sorokin A. N., Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Iovlev P. S., **Zdravchev N. S.**, Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kandidov M. V., Kuptsov K. V. Fruit anatomy and histogenesis in Mediterranean species of *Arbutus* (Ericaceae: Arbutoideae): ecological and morphogenetic aspects // Botanical Journal of the Linnean Society, boae046. 2024. P. 1–15.
12. *Иовлев П. С., Бобров А. В., Романов М. С., **Здравчев Н. С.**, Тимченко А. С., Кандидов М. В., Васеха Н. Д., Михайлова А. А., Стеванович М. Б., Купцов К. В., Сорокин А. Н. Расселение представителей семейства Liliaceae в связи со строением их репродуктивных органов. Вестник Московского университета. Серия 5: География. Т. 79, №3. 2024. С. 3–16.

В прочих изданиях:

1. **Здравчев Н. С.**, Бобров А. В., Романов М. С., Васёха Н. Д. 2022. Развитие и анатомия плода *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv. (Hamamelidaceae) // Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022 г., Санкт-Петербург). С. 156–157.
2. Васеха Н. Д., Бобров А. В., Михайлова А. А., **Здравчев Н. С.**, Иовлев П. С. Особенности развития перикарпия *Couropita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 22, № 2. 2023. С. 43–47.
3. **Здравчев Н. С.**, Бобров А. В., Романов М. С., Иовлев П. С., Тимченко А. С., Михайлова А. А., Васёха Н. Д., Стеванович М. Б. Сравнительная карпология рода *Freycinetia* Gaudich. (Pandanaeae) // Материалы Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» (19–21 октября 2022 г., Киров). 2022. С. 360–363.
4. Сорокин А. Н., Яценко О. В., Бобров А. В., Романов М. С., **Здравчев Н. С.**, Иовлев П. С., Тимченко А. С. 2022. Морфогенез плода *Arbutus unedo* L. (Ericaceae) // Материалы Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» (19–21 октября 2022 г., Киров). С. 349–354.
5. Стеванович М. Б., Бобров А. В., Васеха Н. Д., **Здравчев Н. С.**, Михайлова А. А., Романов М. С., Тимченко К. С. 2022. Сравнительная анатомия плодов представителей рода *Billardiera* Sm. (Pittosporaceae) // Материалы Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» (19–21 октября 2022 г., Киров). С. 371–375.
6. Васеха Н. Д., Сорокин А. Н., Бобров А. В., Романов М. С., **Здравчев Н. С.**, Михайлова А. А., Иовлев П. С., Стеванович М. Б. Сравнительная карпология представителей серии *Alnifoliae* секции *Clethra* (Clethraceae) // Материалы XXIV Международной научной конференции, посвященной 30-летию Республики Ингушетия «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (17–20 ноября 2022 г., Магас). 2022. С. 117–120.
7. **Zdravchev N. S.**, Romanov M. S., Bobrov A. V., Iurmanov A. A., Timchenko A. S. Pericarp structure in *Juania australis* (Ceroxyloideae: Ceroxyleae) // 7th World Palm Symposium (16–18 June 2021, Rio de Janeiro, Brazil). 2021.