

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ГЛАВНЫЙ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 581.8

На правах рукописи



Здравчев Никита Сергеевич

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
НАМАМЕЛИДАСЕАЕ**

1.5.9. – Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
Романов Михаил Сергеевич

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Из истории изучения морфологии, систематики и филогении семейства Hamamelidaceae	10
Глава 2. Материалы и методы.....	34
2.1. Карпологические материалы.....	34
2.2. Макрофотографирование	40
2.3. Световая микроскопия.....	40
2.4. Микрокомпьютерная томография (μ-СТ).....	40
2.5. Реконструкция предковых состояний признаков.....	41
2.6. Терминология	41
2.7. Принципы составления рисунков морфологии и анатомии плодов Hamamelidaceae и их описаний.....	45
2.8. Сокращения и условные обозначения.....	46
Глава 3. Морфология, анатомия и гистогенез плодов Hamamelidaceae	48
3.1. Гистогенез перикарпия Hamamelidaceae на примере модельного вида	48
3.2. Особенности высотной организации плода Hamamelidaceae на примере полунижнего плода модельного вида	53
3.3. Подсемейство Exbucklandioideae.....	58
<i>Exbucklandia</i>	58
<i>Rhodoleia</i>	61
3.4. Подсемейство Mytilarioideae	68
<i>Mytilaria</i>	68
3.5. Подсемейство Disanthoideae.....	70
<i>Disanthus</i>	70
3.6. Подсемейство Hamamelidoideae	74
Триба Loropetaleae.....	74
<i>Loropetalum</i>	74
<i>Maingaya</i>	77
<i>Matudaea</i>	79
<i>Embolanthera</i>	80
Триба Corylopsideae	85
<i>Corylopsis</i>	85
Триба Eustigmateae	98
<i>Fortunearia</i>	98

<i>Sinowilsonia</i>	101
<i>Eustigma</i>	104
Триба Dicorypheae	108
<i>Dicoryphe</i>	108
<i>Trichocladus</i>	112
<i>Ostrearia</i>	114
<i>Noahdendron</i>	115
Триба Hamamelideae	119
<i>Hamamelis</i>	119
Триба Fothergilleae	129
<i>Fothergilla</i>	129
<i>Sycopsis</i>	130
<i>Parrotia</i>	131
<i>Parrotiopsis</i>	133
<i>Distylium</i>	135
<i>Distyliopsis</i>	138
Глава 4. Сравнительная карпология семейства Hamamelidaceae в связи с вопросами морфогенеза плодов	142
4.1. Особенности строения плодов и закономерности гистогенеза перикарпия/стенки плода Hamamelidaceae	142
Морфологические признаки.....	142
Анатомические признаки	145
Закономерности развития.....	148
4.2. Морфогенетические типы плодов Hamamelidaceae	150
4.3. Состояние карпологических признаков Hamamelidaceae	154
4.4. Морфогенез плодов Hamamelidaceae	160
Заключение	166
Выводы.....	169
Список литературы	170
Приложение	181

ВВЕДЕНИЕ

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-Алтингиaceae-Намamelидaceae-Серцидифиллаceae-Дарфнифиллаceae. Семейство Altingiaceae является сестринским для клады Намamelидaceae-Серцидифиллаceae-Дарфнифиллаceae, а Намamelидaceae является сестринским для клады Серцидифиллаceae-Дарфнифиллаceae (APG IV, 2016; Stevens, 2001 onwards). Ранее семейство Намamelидaceae некоторыми авторами выделялось в отдельный порядок Намamelидales (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 Намamelидales 5 семейств: Намamelидaceae (включая *Altingia* и *Liquidambar*), Серцидифиллаceae, Еуптелеaceae, Еукоммиaceae и Плтанaceae; Hutchinson (1926) – 7 семейств: Вруниaceae, Стахураceae, Намamelидaceae, Еукоммиaceae, Мурохамнаceae, Вухaceae и Плтанaceae; Takhtajan (1997) – только 3 семейства: Намamelидaceae, Алтингиaceae и Плтанaceae. В связи с пересмотром концепции о филогенетических связях Намamelидaceae 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 Намamelидaceae – вечнозеленые или листопадные деревья или кустарники, распространенные в тропиках, субтропиках и в регионах с умеренным климатом обоих полушарий (Takhtajan, 1997; Endress, 1993b). Некоторые виды Намamelидaceae обладают высокой хозяйственной ценностью древесины и декоративными свойствами (Endress, 1993b). Для Намamelидaceae было показано высокое структурное разнообразие листьев, цветков, соцветий и семян (Vogel, 1968, 1970, 1986; Меликян, 1971, 1973а–в; Li, Hickey, 1988; Endress, 1989a, 1993b; Mione, Vogel, 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; Vogel, 1968, 1970). Несмотря на то, что представители Намamelидaceae 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 существенных, 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 Hamamelidaceae.

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 Hamamelidaceae;
3. определить карпологические признаки, которые могут быть использованы для идентификации таксонов Hamamelidaceae;
4. установить важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии Hamamelidaceae на основе новейшей филогении семейства;
5. определить основные направления морфогенетических преобразований плодов Hamamelidaceae.

Научная новизна. Впервые детально изучены морфология и анатомия плодов представителей 37 видов из 23 родов семейства Hamamelidaceae, в том числе 11 видов в процессе развития. Впервые показано, что закономерности развития плода являются общими для всех изученных представителей Hamamelidaceae. На основании особенностей развития и строения перикарпия/стенки плода изученных видов Hamamelidaceae выявлены 4 морфогенетических типа коробочек в семействе, в том числе 3 типа впервые описаны у Hamamelidaceae, 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 Hamamelidaceae 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 MS-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 удлинненными волоковидными склереидами.

3. Для семейства Hamamelidaceae характерно 4 морфогенетических типа плода: (1) коробочка Hamamelis-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 считает своим приятным долгом выразить признательность коллегам, друзьям и близким, без помощи и поддержки которых настоящая диссертация не состоялась бы. За помощь в сборе материала автор благодарен коллегам из ботанических садов и гербариев: М. В. Кувайцеву (Субтропический ботанический сад Кубани); А. В. Халлингу (Ботанический сад Санкт-Петербургского университета); П. В. Лодыгину (Ботанический сад Дворца пионеров, г. Москва); Р. М. Хварцкия, И. Д. Папазян (Сухумский ботанический сад); Г. А. Солтани (Дендрарий, г. Сочи); А. П. Серегину (Гербарий Московского университета; MW); М. В. Бочарникову (Гербарий географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова; MWG); Н. Ю. Степановой, М. Б. Носовой (Гербарий имени А. К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН; МНА); Л. В. Аверьянову, И. И. Дорофееву (Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН; LE); М. Briggs (Гербарий Royal Botanic Gardens, Kew; K); L. Yang, L. Lou (Гербарий Sun Yat-sen University; SYS). Автор выражает большую благодарность Р. А. Ракитову (Палеонтологический институт имени А. А. Борисяка РАН) за помощь при проведении исследований методами микрокомпьютерной томографии (μ -СТ). За помощь в поиске библиографической информации автор благодарен Е. В. Ткачевой, С. А. Видановой, И. А. Козловой и Т. А. Капитоновой (Библиотека Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН). Большое признание автор выражает сотрудникам лаборатории тропических растений Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН за их ежедневный и неоценимый труд в поддержании коллекций, которые во многом легли в основу настоящей диссертации. Также автор благодарен большому количеству неназванных сотрудников ботанических садов, университетов и библиотек России и мира, оказавших помощь при сборе материалов для настоящей работы. Автор безмерно благодарен коллегам, которые помогали с оформлением рисунков и текста работы: А. А. Михайловой, Н. Д. Васехе, П. С. Иовлеву, М. С. Рослову, К. В. Купцову, А. С. Тимченко, М. Б. Стеванович и В. А. Ковалю. Автор выражает глубокую благодарность учителям лицея №1525 «Воробьевы горы» и преподавателям и сотрудникам Центра экологического образования Московского дворца пионеров за их труд и терпение и особенно своему классному руководителю В. М. Сергееву. Большую признательность автор выражает преподавателям и сотрудникам кафедры биогеографии географического факультета Московского

государственного университета имени М. В. Ломоносова за терпение и неустанный труд. 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 благодарен доктору биологических наук Наталье Павловне Масловой (ПИН РАН) и кандидату биологических наук Алексею Николаевичу Сорокину (ГБС РАН), которые взяли на себя труд вычитать текст диссертации и дали ценные замечания к работе, а также за их многолетнюю помощь и поддержку. Автор безмерно благодарен, к глубокому сожалению, покинувшем нас доктору биологических наук, основателю и первому директору Субтропического ботанического сада Кубани Юрию Николаевичу Карпуну и доктору биологических наук, профессору Санкт-Петербургского университета Валентине Николаевне Никитиной, оказавшим бесценную помощь в изучении биологического разнообразия. 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.

ГЛАВА 1. ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА NAMAMELIDACEAE

В настоящей главе представлен обзор исследований морфологии, систематики и филогении *Namamelidaceae*. Так как все эти три направления тесно связаны, для удобства изложения и избежания повторного цитирования одной работы в нескольких разделах анализ публикаций представлен в хронологическом порядке без тематического разделения. Для исследований семейства *Namamelidaceae* можно выделить три периода, связанных с развитием науки, которые характерны также и для ботаники в целом. (1) Описательный период (1753–1859 гг.) – период развития ботаники в «до-дарвиновское» время. Этот период включает в себя работы, посвященные морфологическим описаниям таксонов *Namamelidaceae* и положению семейства в системах XVIII и первой половины XIX веков. (2) «Морфолого-филогенетический» период (1859–конец 1990 гг.) – период развития ботаники после публикации в 1859 г. Чарльзом Дарвином работы «Происхождение видов», в которой были вскрыты механизмы эволюции. Главной задачей исследователей в течение этого периода была реконструкция эволюционной (филогенетической) системы растений. Эти системы были построены, главным образом, на морфологических признаках: данных сравнительной морфологии, эмбриологии (позже биологии развития) и палеонтологии – «триада Геккеля», к которой позднее были присоединены другие методы исследований (биохимия, физиология, etc.). (3) «Молекулярно-филогенетический» период (конец 1990 гг. – н. в.) – новейший период развития ботаники, начавшийся после активного внедрения методов молекулярно-генетического анализа. В результате чего сменилась парадигма исследований в ботанике – теперь филогения растений реконструируется на основе данных молекулярной систематики, а главная задача морфологии и анатомии изменилась и заключается в выявлении плезиоморфных и апоморфных признаков сформированных групп. В этом разделе работы для каждого периода используется терминология, принятая в соответствующее время. Для удобства восприятия последующего текста настоящая глава начинается с краткой характеристики семейства *Namamelidaceae*, основанной на данных (Lecomte, 1924; Hutchinson, 1926, 1967; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997; Endress, 1993b; Bobrov, 2024; POWO, 2024).

Представители семейства *Namamelidaceae* – вечнозеленые или листопадные деревья или кустарники, редко однодомные (*Fortunearia sinensis* Rehder & E. H. Wilson и *Sinowilsonia henryi* Hemsl.), андромоноэтичные (*Distyliopsis*, *Distylium*, *Parrotia* и *Sycopsis*) или гиномоноэтичные (*Exbucklandia*). Листья очередные или редко супротивные (*Dicoryphe* и *Trichocladus*), кожистые или бумажистые, простые, черешковые, цельные (редко трехлопастные

– *Mytilaria*), с прилистниками. Соцветия терминальные или пазушные, колосовидные или головчатые. Цветки сидячие, как правило мелкие, актиноморфные (кроме *Rhodoleia*, для которой характерны зигоморфные цветки), обоеполые (редко однополые – мужские или женские), 4–5-мерные, 5-цикличные. Периант простой (сепалоидный или петалоидный) или двойной, из 4–5 (редко до 10) свободных или сросшихся сегментов, редко периант абортирован (*Chunia*, *Distyliopsis*, *Distylium*, *Matudaea*). Тычинки, как правило, расположены в двух кругах по 4–5 (редко от 1 до 24), иногда внутренний круг представлен стаминодиями; пыльники базификсные и тетраспорангиатные (редко биспорангиатные), вскрываются субапикальными створками или продольными щелями. Гинецей синкарпный, димерный; завязь от полностью верхней до полностью нижней; стилодии свободные, короткие. Семязачатки битегмальные, как правило в каждой карпелле 1 семязачаток, редко 5–6 (*Disanthus*, *Mytilaria*) или до 20 (*Exbucklandia*). Опыление энтомофильное, анемофильное или орнитофильное. Плод двухгнездная синкарпная локулицидная или локулицидно-септицидная деревянистая коробочка с кожистой наружной частью и твердой внутренней частью, которые часто отделяются друг от друга при вскрывании. Семена обычно эллипсоидальные, гладкие и твердые или плоские и крылатые (*Rhodoleia* и *Exbucklandia*). Диссеминация баллистохорная (и, возможно, гидрохорная) или анемохорная.

Семейство Hamamelidaceae включает в себя 26–28 родов (100–120 видов) и имеет широкий и дизъюнктивный ареал. Представители семейства распространены в Центральной, Юго-Восточной и Восточной Азии, Северо-Восточной Австралии, Восточной и Южной Африке, на востоке Северной Америки, в Центральной Америке и на севере Южной Америки.

Первый представитель семейства Hamamelidaceae (*Hamamelis virginiana* L.) был описан С. Linnaeus в 1753 г. и был отнесен автором к «порядку» Tetrandria Digynia. А в 1774 г. Linnaeus описал второй род Hamamelidaceae – *Fothergilla* (*F. gardenii* L.), который был отнесен к «порядку» Polyandria Digynia.

A. L. de Jussieu (1789) относил *Hamamelis* к семейству ('ordo') 'Berberides', *Fothergilla* к 'Amentaceie'. Однако в описании плодов *Fothergilla* указал на схожесть с *Hamamelis* ('Fructus *Hamamelis*').

C. Thunberg в 1792 г. описал третий род Hamamelidaceae, включивший в себя один вид – *Dahlia* (*D. crinita* Thunb.), который сейчас является синонимом *Trichocladus*. Thunberg считал, что описываемые им растения имеют однополые цветки, собранные в плотные соцветия. Женские цветки имеют единственный столбик и простое рыльце, а плоды – одногнездные коробочки, вскрывающиеся четырьмя створками. Автор отмечал, что согласно таким характеристикам *Dahlia* следовало бы отнести к Dioecia Monandria (sensu Linnaeus, 1782), однако предположил, что более правильно отнести вновь описанный вид к Monandria Monogynia и сблизить с

Phyllachne J. R. Forst. & G. Forst. (в настоящее время род *Phyllachne* включен в семейство Styliaceae).

L. M. A. Du Petit-Thouars (1806) описал мадагаскарский род Hamamelidaceae – *Dicoryphe* Thouars. Автор отмечал сходство строения цветка и плода вновь описанного рода и *Hamamelis*. Du Petit-Thouars подверг критике заключение de Jussieu (1789), что *Hamamelis* является частью ‘Berberides’, и считал, что для *Hamamelis* и *Dicoryphe* необходимо найти новое место в естественной системе, даже в другом классе – ‘Polypétales périgynes’. Также Du Petit-Thouars отмечал близость родов *Hamamelis* и *Dicoryphe* с Apiaceae, Araliaceae и с *Rhamnus*, однако заключил, что *Hamamelis* и *Dicoryphe* имеют ряд признаков, явственно отличающих их от этих групп и что истинное место в естественной системе этих двух близких родов остается не ясным.

Впервые семейство Hamamelidaceae как естественная группа было выделено R. Brown в 1818 г. (‘ordo naturalis Hamamelideae’). Автор охарактеризовал его следующими особенностями: цветки перигиничные (‘semisuperus’), совершенные, с четырьмя лепестками; тычинки фертильные в количестве четырех противостоят лепесткам; пыльники базификсные, из двух тек, тетраспорангиатные; завязь двухгнездная (с одним семязачатком в каждой локуле); стилодиев 2; плоды полунижние коробочки. Brown включил в семейство три рода – *Hamamelis*, *Dicoryphe* и *Dahlia* Thunb. (= *Trichocladus*), а также из-за сходства габитуса, особенностей строения цветка и плода и количества семян предложил отнести *Fothergilla* к ‘Hamamelideae’. В этой же работе был описан новый вид типового рода – *Hamamelis chinensis* R. Br. (= *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv.), который, по мнению автора, вероятно следовало бы выделить в отдельный род под именем ‘*Loropetalum*’. Brown сближал Hamamelidaceae с Bruniaceae (‘Bruniaceis’), Cornaceae (‘Cornocis’) и в меньшей степени с Araliaceae (‘Araliaceis’).

A. P. de Candolle (1830) подробно проанализировал сходство Hamamelidaceae с другими семействами и его положение в естественных системах, предложенных ранее Jussieu (1789); Du Petit-Thouars (1806); Brown (1818). A. P. de Candolle поместил Hamamelidaceae в класс двудольные (‘Dicotyledoneae’), в подкласс ‘Calyciflorae’ между семействами (‘ordo’) Araliaceae и Cornaceae (‘Cornea’). Также автор впервые предложил иерархию входящих в Hamamelidaceae таксонов и разделил семейство на 2 трибы: (1) Hamamelideae, включившую в себя *Hamamelis* (в том числе *H. chinensis* R. Br. = *Loropetalum chinense* (R.Br.) Oliv. и *H. persica* DC. = *Parrotia persica* C.A.Mey.), *Dicoryphe* и *Trichocladus*, и (2) Fothergilleae с единственным родом – *Fothergilla*.

S. Endlicher в своей системе ‘Genera plantarum secundum ordines naturales disposita’ (1836-1840) поместил Hamamelidaceae (‘Ordo CLXVII. Hamamelideae’) в ‘Classis XL. Discanthae’ между Loranthaceae и Bruniaceae. Автор разделил семейство на две трибы: (1) ‘Hamamelieae’ (1 семязачаток в локуле) из двух подтриб (1.1) ‘Euhamamelieae’ (с венчиком: *Dicoryphe*, *Corylopsis*, *Trichocladus*, *Hamamelis*) и (1.2) ‘Fothergilleae’ (без венчика: *Parrotia*, *Fothergilla*); (2)

Bucklandieae (несколько семязачатков в локуле): *Bucklandia* (=Exbucklandia), *Sedgwickia* (=Liquidambar). Endlicher отмечал близость Hamamelidaceae с Cornaceae, Bruniaceae и Saxifragaceae.

D. Oliver (1860) описал новый род Hamamelidaceae – *Sycopsis*. Автор проанализировал и изучил особенности всех, на тот момент известных (13), родов семейства и пришел к выводу, что в настоящий момент признаков, чтобы разделить семейство на таксоны более низкого ранга недостаточно. Oliver отмечал, что Hamamelidaceae (включая Altingiaceae) близки к Platanaceae, Ulmaceae и Betulaceae.

G. Bentham & J. D. Hooker (1865) сделали подробное описание всех 15 (на тот момент известных) родов Hamamelidaceae ('Ordo LXII. Hamamelidae') и разделили их на две группы по количеству семязачатков в одном гнезде: А – один семязачаток и В – 2-много. В группе А (11 родов) авторы разделили роды по особенностям строения венчика: безлепестные роды (*Parrotia*, *Fothergilla*, *Distylium*, *Sycopsis*); роды с венчиком, которые также разделили на две группы – с линейными, удлинненными лепестками (*Corylopsis*, *Dicoryphe*, *Hamamelis*, *Trichocladus*, *Loropetalum*) и чешуевидными лепестками (*Tetrathyrium* (=Loropetalum), *Eustigma*). К группе В Bentham & Hooker отнесли оставшиеся 4 рода: *Altingia*, *Bucklandia* (=Exbucklandia), *Liquidambar*, *Rhodoleia*). Авторы отмечали, что Hamamelidaceae является естественной группой и по ряду признаков сближали семейство с Saxifragaceae.

H. Baillon (1872) поместил роды Hamamelidaceae в семейство Saxifragaceae ('Saxifragacées') и разделил на две серии: 'XVI. Série des *Hamamelis*' и 'XVII. Série des *Liquidambar*'. В серии *Hamamelis* автор выделил 13 родов: *Hamamelis*, *Loropetalum*, *Corylopsis*, *Dicoryphe*, *Trichocladus*, *Eustigma*, *Tetrathyrium* (=Loropetalum), *Sycopsis*, *Parrotia*, *Fothergilla*, *Distylium*, *Disanthus* и *Rhodoleia*. В серию *Liquidambar* Baillon поместил *Liquidambar*, *Altingia* и *Bucklandia* (=Exbucklandia). Для *Exbucklandia* автор отмечал сходство с *Cunonia*. Baillon сближал одну часть родов Hamamelidaceae (серия *Hamamelis*) с Bruniaceae, другую (серия *Liquidambar*) с Platanaceae; эти семейства автор также рассматривал в составе Saxifragaceae в рамках отдельных серий: XVIII. Série des *Platanes* и XV. Série des *Brunia*.

A. Reinsch (1890) изучил анатомию листьев представителей 14 родов Hamamelidaceae. Автор разработал две системы для семейства: первая основана на морфологических признаках, вторая – на анатомических. При этом обе системы полностью совпали. Таким образом, Reinsch разделил Hamamelidaceae на три подсемейства: Altingioideae (*Liquidambar*, *Altingia*); Bucklandioideae (*Rhodoleia*, *Disanthus*, *Exbucklandia*) и Hamamelidoideae (*Eustigma*, *Maingaya*, *Loropetalum*, *Fothergilla*, *Tetrathyrium* (=Loropetalum), *Hamamelis*, *Franchetia* (=Breonia, Rubiaceae), *Dicoryphe*, *Corylopsis*, *Trichocladus*, *Parrotia*, *Distylium*, *Sycopsis*). По

морфологическим и анатомическим признакам листьев автор сближал Hamamelidaceae с Spiraeoideae (Rosaceae).

F. Niedenzu (1891) в системе семейств растений A. Engler & K. Prantl 'Die Natürlichen Pflanzenfamilien' разделил Hamamelidaceae на два подсемейства, включающих 18 родов: Bucklandioideae (=Exbucklandioideae) (от нескольких до многих семязачатков в каждом гнезде) и Hamamelidoideae (один семязачаток в каждом гнезде). В подсемействе Bucklandioideae автор выделил две трибы: Bucklandieae (*Disanthus*, *Exbucklandia*, *Rhodoleia*) и Altingieae (*Liquidambar*, *Altingia*). Подсемейство Hamamelidoideae Niedenzu разделил также на 2 трибы: Parrotieae (*Distylium*, *Parrotia*, *Fothergilla*, *Corylopsis*) и Hamamelideae (*Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Maingaya*, *Loropetalum*, *Eustigma*, *Sycopsis*, *Hamamelis*, *Dicoryphe*, *Trichocladus*, *Franchetia* (= *Breonia*, Rubiaceae). Неясное систематическое положение было отмечено для *Ostrearia*, однако автор отмечал, что если это род относить к семейству Hamamelidaceae, то его следует поместить в трибу Parrotieae. Niedenzu отмечает, что Hamamelidaceae находится в близком родстве по целому ряду признаков (включая анатомию древесины и строение плодов) с Saxifragaceae в понимании Baillon (1872), в частности с Cunoniaceae, Bruniaceae и Hydrangeoideae (Saxifragaceae).

H. Hallier (1903) указывал, что Hamamelidaceae соединяют неформальную группу 'Kätzchenblütler' (Amentiferae) с Trochodendraceae и Magnoliaceae и имеют с ними близко родственную связь. Также автор сближал Hamamelidaceae с Platanaceae, Betulaceae, Vuxaceae, а также – с *Euptelea*.

A. L. Horne (1914) проанализировал особенности строения цветка и семязачатков Hamamelidaceae и ряда других семейств, и пришел к выводу, что для Hamamelidaceae хоть и характерно разнообразие строения цветка, в целом это однородная естественная группа, и что критерии, которые использовались раньше для деления семейства на таксоны более низкого ранга, весьма неудачные, а само деление крайне затруднительно в виду отсутствия подробных данных о морфологии и анатомии. Автор отмечал, что наиболее вероятно, близко родственной группой для Hamamelidaceae является семейство Saxifragaceae.

R. Wettstein (1924) представил собственную восходящую систему растений, в которой выделил порядок Hamamelidales ('Reihe Hamamelidales') и поместил его между порядками 'Reihe Tricoccae' (Euphorbiaceae, Dichapetalaceae, Vuxaceae, Callitrichaceae) и 'Reihe Polycarpicae' (Magnoliaceae, Trochodendraceae, Lactoridaceae, Himantandraceae, Eupomatiaceae, Annonaceae, Myristicaceae, Aristolochiaceae и еще 17 семейств). В порядок Hamamelidales Wettstein поместил Hamamelidaceae (включая *Altingia* и *Liquidambar*), Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae (*Euptelea*), Eucommiaceae и Platanaceae. Автор отметил, что Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae и Eucommiaceae, возможно, стоит объединить с Hamamelidaceae.

J. Hutchinson в первом издании своей системы 'The Families of Flowering Plants' (1926) выделил порядок Hamamelidales и поместил его между порядками Leguminosae (Caesalpinaceae, Mimosaceae, Papilionaceae) и Salicales (Salicaceae). В состав порядка Hamamelidales автор включил 7 семейств: Bruniaceae, Stachyuraceae, Hamamelidaceae, Eucommiaceae, Myrothamnaceae, Buxaceae и Platanaceae.

Во втором издании 'Die natürlichen Pflanzenfamilien' А. Engler (1930) поместил Hamamelidaceae в порядок Rosales ('Reihe Rosales') в подпорядок Saxifragineae ('Unterreihe Saxifragineae') между Bruniaceae и Roridulaceae. Также Н. Harms (1930) разделил семейство на 5 подсемейств: I. Disanthoideae (*Disanthus*); II. Hamamelidoideae, которое разделил на 5 триб: Hamamelideae (*Hamamelis*, *Loropetalum*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Trichocladus*, *Maingaya*, *Embolanthera*, *Dicoryphe*); Eustigmateae (*Eustigma*); Corylopsideae (*Corylopsis*, *Fortunearia*); Fothergilleae (*Parrotia*, *Parrotiopsis*, *Fothergilla*); Distylieae (*Distylium*, *Sycopsis*, *Sinowilsonia*); III. Rhodoleioideae (*Rhodoleia*); IV. Bucklandioideae (*Exbucklandia*); V. Liquidambaroideae (*Liquidambar*, *Altingia*). Также два рода остались с неясным систематическим положением: *Mytilaria* и *Ostrearia*. Harms отметил, что подсемейство Liquidambaroideae значительно отличается от остальных подсемейств и, возможно, его следует рассматривать в рамках отдельного семейства.

К. Tong (1930) подробно проанализировал морфологию, анатомию, географию и палеонтологические находки Hamamelidaceae. Свое исследование автор основывал на делении семейства на два подсемейства Bucklandioideae (Bucklandieae и Altingieae) и Hamamelidoideae (Parrotieae и Hamamelideae), предложенном ранее Niedenzu (1891). Tong отметил, что вегетативные органы Hamamelidaceae очень разнообразны, однако в них почти нет особенностей, которые характерны только для этого семейства. Представители семейства почти всегда вечнозеленые (тропические и субтропические виды) или листопадные (виды умеренного пояса). Tong считал, что в систематическом плане это различие не имеет значения, так как обусловлено климатом различных мест, также как и различия в строении листьев, которые как правило кожистые. Последние могут иметь систематическое значение только для идентификации видов. Tong указал на четкие морфологические различия триб Bucklandioideae – у представителей Altingieae отсутствуют лепестки. При этом автор отметил, что для Hamamelidoideae абсолютно четкое разделение триб Hamamelideae и Parrotieae невозможно, поскольку между ними существуют связи через роды («промежуточные формы») *Corylopsis* и *Fortunearia*. Оба рода по строению соцветия должны быть отнесены к трибе Parrotieae, но наличие лепестков сближает их с Hamamelideae. Автор представил свою систему отношений родов Hamamelidaceae, сохранив разделение на трибы, предложенное Niedenzu (1891), и уточнив взаимосвязи внутри триб: (1) Bucklandioideae: Bucklandieae (I. *Disanthus*; II. *Rhodoleia*, *Bucklandia*=*Exbucklandia*); Altingieae

(*Mytilaria*, *Liquidambar*, *Altingia*); (2) Hamamelidoideae: Hamamelideae (I.1 *Hamamelis*, *Trichocladus*; I.2 *Dicoryphe*, *Franchetia* (= *Breonia*, Rubiaceae); II.1 *Maingaya*; II.2 *Loropetalum*); Parrotieae (I.1 *Corylopsis*; I.2 *Fortunearia*; II.1 *Eustigma*, *Sinowilsonia*; II.2 *Parrotia*, *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Sycopsis*). По мнению Tong, Hamamelidaceae возникли в верхнем мелу (возможно, ранее) или в третичном периоде, в течение которого они, вероятно, были распространены в Северной Америке и Европе. Геологические и климатические изменения привели к исчезновению предковых видов и появлению современных Hamamelidaceae. Автор предложил ряд признаков цветка, которые были характерны для гипотетических предков современных видов: (1) гермафродитизм; (2) фиксированное число членов цветка; (3) небольшая степень срастания чашелистиков; (4) наличие лепестков (которые впоследствии трансформируются и редуцируются); (5) большое число тычинок; (6) многочисленные семязачатки. Tong указывает, что в Hamamelidaceae нет ни одного рода, который был бы высокоразвитым по всем перечисленным выше характеристикам. Например, *Disanthus* обладает всеми предковыми признаками, кроме характеристики 5, и поэтому может рассматриваться как наиболее примитивный род. Различные стадии редукции андроеца и гинецея служат важным подтверждением предположения о гермафродитизме предкового цветка (характеристика 1). Так, стаминодии присутствуют в женских цветках и, наоборот, пистиллодии – в мужских (*Liquidambar*, *Distylium* и *Sycopsis*). Такие однополые цветки, по мнению автора, произошли от обоеполых цветков, и то же самое можно предположить для более высокоразвитых цветков (Tong, 1930, стр. 44), в которых больше нет остатков тычинок и завязей, т. е. они полностью абортированы. Из этого Tong делает вывод о более высоком развитии Altingieae по сравнению с Bucklandieae, а *Sinowilsonia*, *Distylium* и *Sycopsis* занимают более высокую степень развития в своих группах. Tong считал, что цветки с переменным числом членов являются результатом уменьшения количества или трансформации членов цветка с фиксированным числом членов. По мнению Tong, в подсемействе Bucklandioideae только у *Disanthus* есть цветки с определенным числом частей цветка. *Rhodoleia* и *Bucklandia* (= *Exbucklandia*) следует рассматривать как переходные формы к Altingieae, которые занимают более высокую степень развития, а в подсемействе Hamamelidoideae только *Parrotia*, *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Distylium* и *Sycopsis* могут считаться более высокоразвитыми формами. Автор отметил, что, несмотря на близкое родство между *Sycopsis* и *Sinowilsonia*, у последнего рода часто встречаются аномальные цветки с редуцированными лепестками, и что оба рода имеют разное происхождение. Таким образом, согласно третьей характеристике, *Distylium* с чашелистиками, которые остаются свободными до основания завязи, является более примитивным родом, в то время как *Sycopsis*, *Sinowilsonia* и *Fothergilla* имеют чашелистики почти полностью сросшиеся и свободные только в самой дистальной части, что может свидетельствовать об их продвинутом развитии. *Parrotia persica* C.

А. Меу. занимает, вероятно, переходное положение между предковой формой цветка со свободными чашелистиками к *Fothergilla*. Четвертая характеристика объясняется редукцией и трансформацией лепестков. Автор показал на оригинальном материале различные формы трансформации лепестков в тычинки у *Corylopsis spicata* Siebold & Zucc. и *C. pauciflora* Siebold & Zucc. и редукцию лепестков у *C. wilsonii* Hemsl. На основе этих наблюдений Tong пришел к выводу, что лепестковые цветки становятся безлепестными, с одной стороны, путем трансформации лепестков в тычинки, а с другой – путем редукции и абортации (характеристика 4). В первом случае *Bucklandieae* и *Hamamelideae* являются более примитивными формами, а *Altingieae*, *Parrotia*, *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Distylium* и *Sycopsis* – более продвинутыми. Переходными формами можно считать *Bucklandia* (= *Exbucklandia*), *Corylopsis spicata*, а продвинутыми – *C. pauciflora*. Во втором случае к продвинутым формам следует отнести роды *Sinowilsonia* и *Eustigma. Fortunearia*, лепестки которой малы (вероятно, в результате редукции), и *Corylopsis wilsonii* также могут представлять собой переходную форму между трибами *Hamamelideae* и *Parrotieae*. Только *Maingaya* имеет 10 тычинок как у предковой формы (характеристика 5). Надежным доказательством уменьшения числа семязачатков (характеристика 6), Tong считает, обнаружение второго семязачатка в одной карпелле у различных *Hamamelidoideae*. Таким образом, автор отметил, *Disanthus*, для которого характерно 3 семязачатка в каждой карпелле, является по этому признаку более продвинутым среди *Bucklandioideae*, но остальные признаки все еще остаются более примитивными. Поэтому предполагается, что роды *Rhodoleia* и *Bucklandia* (= *Exbucklandia*) и *Disanthus* являются представителями отдельных ветвей. Из-за схожести особенностей морфологии репродуктивных и вегетативных органов и анатомии древесины Tong сближал *Hamamelidaceae* с *Saxifragaceae*, *Platanaceae* и *Rosaceae*. Особенно автор отмечал близость *Hamamelidaceae* с *Eucommiaceae* и *Platanaceae* и считал, что эти два семейства являются более продвинутыми, так как характеризуются более «редуцированными цветками с мономерным или псевдомономерным гинеем».

Е. Anderson & К. Sax (1935) изучили основные хромосомные числа части родов *Hamamelidaceae* и установили, что представители подсемейства *Hamamelidoideae* (sensu Harms, 1930) имеют общее основное число хромосом, а *Liquidambaroideae* имеют отличное основное число хромосом, что дает дополнительные основания для выделения последнего в отдельное семейство. На основе цитологических данных, авторы заключили, что *Hamamelidaceae* находится в близком родстве с *Rosaceae* и *Saxifragaceae* в составе порядка *Rosales*.

Е. R. Saunders в крупной обработке, посвященной принципам организации и структуре цветка покрытосеменных, 'Floral morphology' (1939), объединял в разделы монографии семейства, которые, по его мнению, составляют естественные группы. Так, автор поместил

Hamamelidaceae между Pittosporaceae и Platanaceae, также в этот раздел вошли семейства Crassulaceae, Cephalotaceae, Saxifragaceae, Rosaceae, Connaraceae и Fabaceae. Saunders описал разнообразие организации цветка Hamamelidaceae на примере четырех родов (*Corylopsis*, *Hamamelis*, *Parrotia*, *Parrotiopsis*), при этом автор указал на схожесть строения плодов внутри семейства.

T. Nakai (1943) выделил Hamamelidaceae в собственный порядок Hamamelidales и разделил семейство на 5 отдельных семейств: Altingiaceae (*Altingia*, *Liquidambar*, *Mytilaria*), Disanthaceae (*Disanthus*), Rhodoleiaceae (*Rhodoleia*), Bucklandiaceae (*Exbucklandia*), Hamamelidaceae (все остальные роды), из которых 3 были описаны автором – Disanthaceae, Rhodoleiaceae и Bucklandiaceae. В таком объеме автор сближал Hamamelidales с Crassulales и Platanales.

Y. Tang (1943) подробно изучил анатомию древесины 19 родов (39 видов и 117 образцов) Hamamelidaceae и проанализировал работы, посвященные анатомии и систематике семейства. Tang заключил, что Hamamelidaceae являются примитивной и гомогенной группой. Автор отметил, что на основе анатомических признаков древесины почти невозможно установить филогению родов семейства, однако подробно описал основные направления морфогенеза древесины. По мнению Tang, выявленные особенности анатомии древесины Hamamelidaceae больше поддерживают деление семейства согласно Reinsch (1890), чем Niedenzu (1891) и Harms (1930). Автор, основываясь на проведенных исследованиях и данных Reinsch (1890), предпринял попытку создания наиболее естественной классификации семейства. Tang первоначально разделил семейство на Bucklandioideae (*Rhodoleia*, *Disanthus*, *Exbucklandia*, *Liquidambar*, *Altingia*) и Hamamelidoideae (остальные роды), оба подсемейства автор считал возникшими в одно время и развивавшимися параллельно. Для Bucklandioideae автор отметил следующее: *Exbucklandia*, *Liquidambar*, *Altingia* обладают более примитивными признаками, чем Hamamelidoideae; древесина *Rhodoleia* значительно отличается от древесины остальных Hamamelidaceae; *Liquidambar* и *Altingia* очень близки по строению древесины. Hamamelidoideae Tang разделил на следующие группы: (1) *Distylium*, *Sycopsis*, *Parrotia*, *Parrotiopsis* (эта группа может иметь общего предка с *Trichocladus*); (2) *Trichocladus*, *Hamamelis*; (3) *Maingaya*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Loropetalum*, *Fothergilla*, *Eustigma*, *Corylopsis*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*. Для последней (3) группы автор отметил следующее: *Maingaya*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Loropetalum*, *Fothergilla*, *Eustigma* могут быть выделены в отдельную трибу, как обладающую наиболее примитивными признаками в подсемействе, при этом *Fothergilla* и *Hamamelis* могут иметь общего предка, также как и *Eustigma* и *Distylium* вместе с *Sycopsis*; *Fortunearia* и *Sinowilsonia* могут быть выделены в одну трибу или в две, как представители промежуточной группы, и могут иметь общего предка; *Corylopsis* может быть выделен в отдельную трибу и иметь общего предка с Bucklandioideae. Tang также предпринял попытку

установить положение Hamamelidaceae в естественной системе цветковых, проанализировав анатомию древесины и все существующие на тот момент естественные системы. По мнению автора, весьма вероятно, что Hamamelidaceae родственны примитивным покрытосеменным, так как структура древесины сочетает в себе много примитивных признаков и имеет определенное близкое сходство с *Euptelea*, *Illicium*, *Cercidiphyllum* и, в некоторых отношениях, с *Eucommia*. В целом, Tang считает, что его анализ в большей степени поддерживает объем Hamamelidaceae и Hamamelidales, предложенный Hutchinson (1926), а также интерпретацию положения Hamamelidaceae, предложенную Hallier (1903).

W. Vink (1957) в таксономической ревизии Hamamelidaceae поддержал деление семейства на 5 подсемейств, предложенное Harms (1930). Автор отметил, что Hamamelidaceae имеет целый ряд общих морфологических признаков с Euphorbiaceae, при этом считал, что этого недостаточно чтобы считать эти семейства родственными. Vink указал на дискуссионное положение Hamamelidaceae в естественных системах, привел подробный обзор предыдущих исследований, но не стал представлять свое видение систематического положения семейства.

W. R. Ernst (1963) провел таксономическую обработку Hamamelidaceae и Platanaceae юго-востока США. Автор выявил общие для Hamamelidaceae признаки: бикарпеллярный гинецей, двухгнездные (обычно с одним семенем в каждом гнезде) локулицидные плоды с кожистой внешней частью и 'твердой' (=деревянистой, склерифицированной) внутренней частью, блестящие семена с характерным апикальным рубчиком, преимущественно трехлопастная пыльца. Также Ernst указал на разнообразие признаков Hamamelidaceae: разнообразие строения тычинок, разные типы соцветий, разная степень редукция перианта, положение завязи (от полностью верхней до полностью нижней с множеством промежуточных форм). Автор поддержал деление семейства, предложенное Harms (1930), на 5 подсемейств (включая Liquidambaroideae) и также деления Hamamelidoideae на 5 триб, включая Hamamelideae и безлепестные Fothergilleae. Однако Ernst отмечал, что без подробных данных об азиатских представителях Hamamelidaceae родство не может быть оценено. Автор также указал, что *Platanus*, вероятно, не имеет близкородственных таксонов, и на основе данных морфологии цветка заключил, что Platanaceae и Hamamelidaceae не имеют прямого родства. При этом анатомическое строение древесины Platanaceae является более продвинутым, чем у Hamamelidaceae, но менее специализированным, чем у Rosaceae.

G. K. Schulze-Menz в 'A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien' (1964) в порядке Rosales выделил подпорядок Hamamelidinae, в который вошли три семейства – Platanaceae, Hamamelidaceae и Myrothamnaceae. Автор также сближал Hamamelidaceae с Cunoniaceae (подпорядок Saxifragineae). Schulze-Menz, основываясь, главным образом, на особенностях строения цветка, разделил Hamamelidaceae на 5 подсемейств: Disanthoideae (*Disanthus*);

Hamamelidoideae (5 триб: (1) Hamamelideae: *Hamamelis*, *Trichocladus*, *Dicoryphe*; (2) Eustigmateae: *Eustigma*; (3) Corylopsideae: *Corylopsis*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*; (4) Fothergilleae: *Parrotia*, *Parrotiopsis*, *Fothergilla*; (5) Distylieae: *Distylium*, *Sycopsis*, *Distyliopsis*); Rhodoleioideae (*Rhodoleia*); Symingtonioideae (=Exbucklandioideae; *Exbucklandia*); Liquidambaroideae (*Liquidambar*, *Altingia*).

А. Cronquist (1968) в первом издании своей системы покрытосеменных выделил подкласс Hamamelidae, в который включил 9 порядков. В состав порядка Hamamelidales автор поместил 6 семейств: Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Platanaceae, Didymelaceae, Hamamelidaceae и Myrothamnaceae. Особенно автор сближал Hamamelidaceae с Platanaceae и Myrothamnaceae, для всех трех семейств отмечая сочетание примитивных и продвинутых признаков.

А. L. Vogle опубликовал серию работ (1968, 1970), посвященных исследованиям морфологии и анатомии цветков Hamamelidaceae. Автор отметил, что при разнообразии строения цветков, вегетативных органов и количества семян, вероятно, единственным объединяющим признаком являются плоды – 2-х (очень редко 3-х) гнездные коробочки. Vogle разделил Hamamelidaceae на следующие естественные группы: безлепестные ('apetalous') Hamamelidoideae (Distylieae: *Distylium*, *Sycopsis*, *Matudaea*, *Molinadendron*; Fothergilleae: *Parrotia*, *Parrotiopsis*, *Fothergilla*); 'лепестковые' Hamamelidoideae (трибы Hamamelideae, Eustigmateae, Corylopsideae); и четыре отдельных подсемейства – Liquidambaroideae, Rhodoleioideae, Disanthoideae, Symingtonioideae (=Exbucklandioideae). Автор подробно описал особенности строения гинецея Hamamelidoideae. Гинецей состоит из 2 (очень редко 3) карпелл, которые срастаются вентральными сторонами на всю высоту завязи, формируя двухгнездную завязь с неполной перегородкой. В дистальной части завязи (чуть ниже уровня прикрепления семязачатка) края соседних карпелл срастаются между собой, формируя единую полость. Выше места прикрепления семязачатков полость завязи продолжается вверх в виде узкого, удлиненного канала, который открывается наружу через основания стилодиев. Выше уровня завязи карпеллы свободны. В каждой карпелле содержится один анатропный семязачаток (редко 2). Каждая карпелла снабжена пятью пучками: одним дорзальным, двумя субмаргинально-латеральными и двумя вентральными. Вентральные и субмаргинально-латеральные пучки ветвятся в стенке завязи. Дорзальный и вентральные пучки доходят до основания рыльца, где могут объединяться в единый пучок. Для некоторых родов безлепестных Hamamelidoideae автор показал наличие дериватов проводящих пучков перианта и тычинок, что, по мнению Vogle, свидетельствует в пользу абортации этих органов и поддерживает гипотезу о том, что цветки гипотетического предка Hamamelidaceae имели периант и тычинки. Vogle считал, что цветки безлепестных Hamamelidoideae возникли из относительно примитивного обоеполого цветка с простым периантом из переменного числа недифференцированных сегментов (тепалиев),

многочисленными тычинками и верхней двух- или трехгнездной завязью, в основном как у *Matudaea*. Автор противопоставил свою гипотезу концепции Tong (1930) и Harms (1930), которые предполагали происхождение цветка безлепестных родов триб *Fothergilleae* и *Distylieae* из ‘лепесткового’ (с двойным периантом) предкового типа путем превращения лепестков в тычинки или редукции и абортации лепестков. Примитивными родами ‘лепестковых’ *Hamamelidoideae* Bogle считал *Mainaya* и *Dicoryphe* с пентамерными (или тетрамерными у некоторых видов *Dicoryphe*) цветками с чередующимися кругами чашелистиков, лепестков, тычинок и крупных стаминодиев, которые по форме сходны с тычинками, и с нижней или почти полностью нижней завязью.

R. E. Jr. Weaver (1969) всесторонне изучил североамериканский род *Fothergilla*, в том числе – анатомию полунижней завязи. Автор установил, что цветоложе полностью срастается с завязью в проксимальной части плода, а также что завязь двухгнездная от основания до уровня чуть ниже, чем место прикрепления семязачатка, а выше этого уровня одногнездная, так как на этом уровне края соседних карпелл срастаются только друг с другом, не образуют перегородку и формируют ‘S’-образную щель. Также Weaver установил, что плод *Fothergilla* вскрывается вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) четырьмя створками.

А. П. Меликян (1971, 1973а–в) подробно изучил анатомию семенной кожуры *Hamamelidaceae*. Автор выделил в семействе *Hamamelidaceae* четыре типа строения семенной кожуры: I тип – *Hamamelis* (все *Hamamelidoideae* кроме *Trichocladus* и *Sinowilsonia*), II тип – *Trichocladus* (*Trichocladus* и *Sinowilsonia*), III тип – *Disanthus* (*Disanthus*), IV тип – *Rhodoleia* (*Rhodoleia*, *Exbucklandia*, *Chunia*). По мнению Меликяна, наиболее примитивный из этих типов – *Trichocladus*, имеющий кроме склеротесты немногослойную саркотесту, что указывает на определенное родство с *Magnoliales*. Наиболее специализированный тип – *Rhodoleia*, представленный немногослойной спермодермой с редуцированной механической тканью. На основе данных сравнительной анатомии семян Меликян предложил разделить *Hamamelidaceae* на 3 подсемейства: *Disanthoideae* (*Disanthus*), *Rhodoleioideae* (*Rhodoleia*, *Exbucklandia*, *Chunia*) и *Hamamelidoideae* (все остальные роды). Спермодерма *Altingia* и *Liquidambar* относится к отдельному и весьма специализированному типу (тип *Altingia*), что, по мнению автора, в совокупности с другими признаками этих двух родов (строение цветка, пыльцы etc.) поддерживает выделение их в отдельное семейство *Altingiaceae*. Автор также проанализировал структуру семенной кожуры близкородственных семейств и пришел к выводу, что в порядок *Hamamelidales* должны включаться семейства *Hamamelidaceae*, *Altingiaceae*, *Myrothamnaceae*, *Platanaceae*, *Vuxaceae* и, возможно, *Daphniphyllaceae*, которое имеет определенное сходство с *Rhodoleia*. Близкими к *Hamamelidales* автор считал порядки *Trochodendrales* и *Cercidiphyllales*, а

Euptelea и *Didymeles* предложил рассматривать в рамках отдельных монотипных порядков – Eupteleales и Didymelales соответственно.

P. R. Mohana Rao (1974), отмечая важность признаков строения семенной кожуры в решении проблем таксономии и филогении, изучил анатомию семян и плодов 4 представителей Hamamelidaceae: *Distylium racemosum* Siebold & Zucc., *Hamamelis mollis* Oliv., *Parrotia persica* C. A. Mey. и *Sinowilsonia henryi* Hemsl. Автор предпринял попытку установить вероятное происхождение Hamamelidaceae, а также выяснить, является ли порядок Hamamelidales естественным или представляет собой набор неродственных таксонов. На основании данных анатомии семян Hamamelidaceae и подробного анализа морфологических, цитологических и филогенетических исследований порядка Hamamelidales и близких таксонов автор установил следующее. (1) *Altingia* и *Liquidambar* составляют отдельное семейство Altingiaceae. (2) Семейство Hamamelidaceae, вероятно, произошло от предковой группы Rosaceae ('protorosalean') и является родственным современным Rosaceae, но менее продвинутое. (3) Семена Saxifragaceae, в свою очередь, являются более специализированными, чем семена Hamamelidaceae или Rosaceae. (4) Tetracentraceae, Trochodendraceae, Eupteleaceae и Coriariaceae не родственны Hamamelidaceae, а Platanaceae, Stachyuraceae, Daphniphyllaceae и Вухaceae являются достаточно близкими. Автор отметил, что для установления степени родства Hamamelidaceae с Bruniaceae, Myrothamnaceae и Eucommiaceae недостаточно данных. Кроме того, исследование Mohana Rao показывает, что порядок Hamamelidales в целом представляет собой совокупность несколько отдаленно родственных семейств. Автор также подробно изучил строение плодов *Distylium racemosum*, *Hamamelis mollis*, *Parrotia persica* и *Sinowilsonia henryi* и установил общие особенности строения перикарпия/стенки плода исследованных видов: плод – локулицидная или септицидная верхняя или нижняя (часто полунижняя или частично нижняя) коробочка от эллипсоидной до яйцевидной формы; внутренняя часть перикарпия/стенки плода ('endocarp') отделяется от внешней части перикарпия/стенки плода ('exocarp'); внешняя часть перикарпия состоит из 20–35 слоев клеток; снаружи плоды покрыты склерифицированными звездчатыми волосками; внутренняя часть перикарпия/стенки состоит из 15–18 слоев тангентально удлиненных склерифицированных волокон; проводящие пучки карпелл расположены во внутренней части внешней части перикарпия/стенки плода. Автор практически не обсуждает строение плодов в аналитической части работы и не придает филогенетического значения полученным данным ввиду отсутствия сравнимых данных о строении плодов близких таксонов.

U. Kaul & R. N. Kapil (1974) изучили морфологию и анатомию цветков, плодов и семян *Exbucklandia populnea* (R. Br. ex Griff.) R. W. Br. Авторы отметили наличие небольшого надсвязника в тычинках *Exbucklandia*, строение которого является промежуточным между

достаточно удлиненным надсвязником у *Distylium*, *Parrotia*, *Matudaea* и *Sycopsis* и отсутствующим надсвязником у всех остальных родов. Это, по мнению Kaul & Kapil, также может выступать аргументом в пользу промежуточного положения Hamamelidaceae между Magnoliales (часто с удлиненными надсвязниками) и Amentiferae (без надсвязников).

P. Goldblatt & P. K. Endress (1977) провели цитологическое исследование Hamamelidaceae и установили, что основное число хромосом Hamamelidoideae и Rhodoleioideae является 12, а для Liquidambaroideae, Exbucklandioideae и Disanthoideae – 8, 16 и 32. Авторы указали, что установленное основное число хромосом у *Disanthus* (8) подтверждает его базальное положение в семействе. Goldblatt & Endress на основании цитологических признаков заключили, что близкородственными для Hamamelidaceae являются Casuarinaceae (Casuarinales) и Betulaceae и Fagaceae (Fagales).

P. K. Endress (1977) подробно изучил морфологию вегетативных и репродуктивных органов, особенности опыления и распространения диаспор, а также сделал обзор палеонтологических находок порядков Hamamelidales и Fagales, которые считал родственными. Автор рассматривал порядки в следующем объеме: Hamamelidales – Hamamelidaceae (Disanthoideae, Hamamelidoideae, Exbucklandioideae, Liquidambaroideae, Rhodoleioideae), Platanaceae, Myrothamnaceae; Fagales – Betulaceae (Coryloideae, Betuloideae), Fagaceae (Fagoideae, Castaneoideae, Quercoideae). Endress отметил несколько эволюционных трендов, которые в частности могут представлять морфогенетический ряд от Hamamelidales к Fagales: специализация цветка от обоеполого к однополному, смена опылителей от птиц и насекомых к ветру, сокращение числа семязачатков на карпеллу, редукция перианта etc. Основываясь на обширном сравнительно-морфологическом анализе, автор заключил, что Fagales, особенно Betulaceae, могли произойти от листопадных Hamamelidaceae умеренного климата или от Hamamelidaceae-подобных ('Hamamelidaceae-like') предков. В целом, сложная адаптация к ветроопылению, по-видимому, стала одним из важнейших факторов для успешного широкого распространения Fagales и завоевания ими доминирующего положения в сообществах умеренных регионов.

A. Cronquist (1981) в своей обновленной системе цветковых сохранил подкласс Hamamelidae, но расширил его до 11 порядков. Порядок Hamamelidales автор сближал с Tetracentraceae и Trochodendraceae. В состав Hamamelidales вошло 5 семейств: Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Platanaceae, Hamamelidaceae и Myrothamnaceae. Cronquist указал, что *Disanthus*, вероятно, является наиболее архаичным в Hamamelidaceae, а *Altingia* и *Liquidambar* рассматривал как часть семейства и не выделял их в Altingiaceae. Автор поместил Hamamelidaceae между Platanaceae и Myrothamnaceae.

А. L. Vogle (1986), изучив в развитии цветки и соцветия *Altingia*, *Liquidambar* и *Semiliquidambar*, заключил, что гинецей Liquidambaroideae самый примитивный в Hamamelidaceae, так как карпеллы «листовковидные» и частично открытые в дистальной части, где расположена обширная рыльцевая поверхность. Семязачатков до 15, при этом развиваются из них не все, а фертильные только базальные и суббазальные, что может свидетельствовать о тренде редукции количества семязачатков. При этом цветки Liquidambaroideae обладают рядом продвинутых признаков: однополые цветки, специализированные соцветия и анемофилия. Таким образом, на основе сочетания примитивных и специализированных признаков Liquidambaroideae, частично характерных для других Hamamelidaceae, автор предложил рассматривать подсемейство в рамках Hamamelidaceae и не выделять их в отдельное семейство Altingiaceae.

Е. Knobloch & D. H. Mai (1986) изучили плоды и семена ископаемых цветковых, найденных в меловых отложениях Центральной Европы. Подробно описав плоды и семена верхнемелового периода, авторы заключили, что покрытосеменные уже тогда достигли уровня современной организации. Авторы обнаружили среди ископаемых находок три рода из двух подсемейств Hamamelidaceae: *Disanthus* (Disanthoideae) и *Rhodoleia* и *Klikovispermum* Knobloch et Mai (Rhodoleioideae). Knobloch & Mai указали, что в семействе Hamamelidaceae подсемейства Liquidambaroideae, Disanthoideae, Rhodoleioideae и Symingtonioideae (=Exbucklandioideae) имеют современное исключительно лавразийское распространение и только несколько родов Hamamelidoideae: *Neostrearia*, *Ostrearia*, *Trichocladus* и *Dicoryphe* распространены на территориях гондванского происхождения. Данные авторов свидетельствуют о том, что Disanthoideae и Rhodoleioideae имеют достоверно документированную фоссилиями историю в верхнем мелу Европы, то есть половина подсемейств Hamamelidaceae имеют ископаемую летопись в Лавразии. Авторы заключили, что находки окаменелостей в меловом периоде в Центральной Европе подтверждают лавразийскую гипотезу происхождения семейства и делают возможность дифференциации группы в регионе Гондваны маловероятной. Knobloch & Mai указали на наличие большого количества общих признаков Platanaceae и Hamamelidaceae (включая Altingiaceae), вероятно, имеющих общее происхождение. Также авторы указали на тесную связь Myrothamnaceae и Hamamelidaceae.

А. Л. Тахтаджян в своей «Системе магнолиофитов» (1987) выделил подкласс двудольных Hamamelididae, в который включил 17 порядков. Hamamelidales автор считал связующим звеном между Trochodendrales и Casuarinales, Fagales и близкими порядками. Автор особенно отмечал близость порядка Daphniphyllales к семейству Hamamelidaceae. В порядке Hamamelidales Тахтаджян выделил 4 семейства. (1) Hamamelidaceae – 3 подсемейства: Disanthoideae (*Disanthus*); Hamamelidoideae (5 триб; Hamamelideae: *Maingaya*, *Ostrearia*, *Neostrearia*, *Noahdendron*, *Trichocladus*, *Dicoryphe*, *Hamamelis*, *Tetrathyrium* (=Loropetalum), *Loropetalum*, *Embolanthera*;

Eustigmateae: *Eustigma*; Corylopsideae: *Corylopsis*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*; Fothergilleae: *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Parrotia*; Distylieae: *Sycopsis*, *Distyliopsis*, *Distylium*, *Molinadendron*, *Matudaea*); Exbucklandioideae (2 трибы; Exbucklandieae: *Exbucklandia*, *Mytilaria*; Chunieae: *Chunia*). (2) Rhodoleiaceae с единственным родом *Rhodoleia*, автор считал очень близким к Hamamelidaceae. (3) Altingiaceae (*Liquidambar*, *Altingia*), которое также близко к Hamamelidaceae, но отличается наличием смоляных каналов в сердцевине стебля, жилкованием листьев и ортотропными семязачатками. (4) Platanaceae (*Platanus*), близкое, по мнению Тахтаджяна, к Altingiaceae по ряду признаков и более архаичное, чем Hamamelidaceae.

Н.-М. Li & L. J. Hickey (1988) подробно изучили строение листьев всех 29 родов Hamamelidaceae. Авторы выделили два типа краевых зубчиков пластинки листа: ‘altingioid’ (*Altingia*, *Liquidambar*, *Semiliquidambar*) и fothergilloid (все остальные роды). На основании комплексных морфологических исследований листьев Hamamelidaceae Li & Hickey поддержали выделение *Altingia*, *Liquidambar*, *Semiliquidambar* в отдельное семейство – Altingiaceae. Авторы сравнили строение листьев Hamamelidaceae s. l. и других представителей Hamamelidae (Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Platanaceae) и представили предполагаемый тренд эволюционных преобразований типов краевых зубчиков пластинки листа. Li & Hickey указали, что fothergilloid тип является наиболее редуцированным.

Р. К. Endress (1989a–d) изучил строение цветков Hamamelidaceae, а также обобщил знания о морфологии современных и ископаемых Hamamelidaceae и Hamamelididae. Автор определил несколько эволюционных трендов для Hamamelidaceae и «низших» Hamamelididae (‘Lower Hamamelididae’: Hamamelidales и Trochodendrales): (1) тека вскрывается двумя клапанами → тека вскрывается одним клапаном или одной щелью; (2) в теке два пыльцевых мешка → в теке один пыльцевой мешок; пыльцевые зерна триколычатные → полифоратные пыльцевые зерна; (3) экзина крупно-сетчатая → экзина мелко-сетчатая; (4) редукция и абортация перианта и утрата фиксированного числа тычинок; (5) дифференциация нектарников. Автор также отметил, что многосемянные роды Hamamelidaceae являются более древними, поскольку предшествуют односемянным формам в ископаемом материале. На основании проанализированных данных Endress предложил разделить семейство на 4 подсемейства: Altingioideae (*Altingia*, *Liquidambar*, *Semiliquidambar*), Rhodoleioideae (*Rhodoleia*), Exbucklandioideae (включая *Disanthoideae*; *Exbucklandia*, *Mytilaria*, *Chunia*, *Disanthus*) и Hamamelidoideae (все остальные роды). В первых трех подсемействах автор трибы не выделил, а Hamamelidoideae разделил на 4 трибы: Corylopsideae (*Corylopsis*), Eustigmateae (*Eustigma*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*), Fothergilleae (*Molinadendron*, *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Parrotia*, *Sycopsis*, *Distyliopsis*, *Distylium*, *Matudaea*) и Hamamelideae (все остальные роды). Hamamelideae Endress разделил на 3 новые подтрибы: Hamamelidinae (*Hamamelis*), Loropetalinae (*Loropetalum*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Maingaya*,

Embolanthera) и Dicoryphinae (*Dicoryphe*, *Trichocladus*, *Ostrearia*, *Neostrearia*, *Noahdendron*). Такое же разделение семейства Endress представил в многотомной сводке 'The Families and Genera of Vascular Plants' (1993b). Автор указал, что родиной Hamamelidaceae является Лавразия, а представители Dicoryphinae расселились в Гондвану в меловом периоде из Лавразии. Endress сближал Hamamelidales с Trochodendrales, а Trochodendrales с Myrothamnaceae, отмечая при этом, что все семейства «низших» Hamamelididae ('Lower Hamamelididae') сильно изолированы.

T. Mione & A. L. Bogle (1990) подробно изучили развитие цветков *Hamamelis* и *Loropetalum*. Авторы отметили одинаковое расположение нектарников у *Hamamelis* и 'стерильных филломов' ('sterile phyllome' – здесь, стерильные члены цветка неясной природы) у *Loropetalum*. У *Hamamelis virginiana* L. и *H. mollis* Oliv. инициация членов цветка происходила центростремительно. Примордии нектарников, расположенные напротив лепестков, иницируются после тычиночных примордиев и до инициации карпелльных примордиев. У *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv. лепестки и тычинки развивались сначала на адаксиальной, а затем на абаксиальной части верхушки цветка. 'Стерильные филломы' иницируются напротив лепестков после того, как все остальные члены цветка становились хорошо развитыми. У всех трех видов два карпеллярных примордия развивались друг напротив друга и тесно сближались краями, после чего постгенитально срастались, формируя двухгнездную завязь. Авторы показали, 'стерильные филломы' *Loropetalum*, как и у других Hamamelidaceae (*Corylopsis*, *Liquidambar* и *Rhodoleia*) развиваются центробежно по отношению к гинецею. По мнению авторов, такое общее время инициации 'стерильных филломов' у разных родов позволяет предположить, что 'стерильные филломы' этих родов произошли от одного и того же круга членов цветка предка, а выявленная редкая реверсия 'стерильных филломов' в стаминодии является, возможно, единственным доказательством стаминодиального происхождения 'стерильных филломов' *Loropetalum*. Если 'стерильные филломы' имеют стаминодиальное происхождение, то, учитывая вероятную схожесть 'стерильных филломов' *Loropetalum* с 'филломами' *Corylopsis*, *Liquidambar* и *Rhodoleia*, авторы считают необходимым рассмотреть возможность стаминодиального происхождения 'стерильных филломов' всех четырех этих родов.

Srepet et al. (1992) обнаружили фоссилии (около 88,5–90,4 млн л. н.) хорошо сохранившихся тычиночных соцветий, пестичных соцветий и отделенных тычинок. Эти окаменелости представляют собой самые ранние ископаемые цветки, имеющие близкое родство с современными Hamamelidaceae, и обладают сочетанием признаков строения цветка и пыльцевых зерен, встречающихся у различных родов современных энтомофильных и анемофильных Hamamelidaceae и анемофильных Platanaceae. Авторы предположили, что наличие такого сочетания признаков может свидетельствовать о том, что вымершие Platanaceae

были более близки к современным Hamamelidaceae. Также Crepet et al. обнаружили стаминодиальные нектарники, которые имеют промежуточные структурные признаки между фертильными тычинками ископаемых и лепестками современных Hamamelidaceae. Авторы заключили, что такая переходная форма тычинок в контексте других ископаемых признаков позволяет предположить стаминодиальное происхождение лепестков у 'hamamelid-rosid' (Crepet et al., 1992, стр. 8986). Эта гипотеза также подтверждается тем, что тычинки в ископаемых цветках и лепестки у современных представителей Hamamelidaceae имеют идентичное положение.

В 1997 г. в обновленной системе A. L. Takhtajan сохранил подкласс Hamamelididae, но в порядке Hamamelidales выделил только три семейства: Hamamelidaceae, Altingiaceae и Platanaceae, включив Rhodoleiaceae в Hamamelidaceae в ранге подсемейства. Автор сближал Hamamelidales с Myrothamnales (Myrothamnaceae), Barbeyales (Barbeyaceae) и Daphniphyllales (Daphniphyllaceae). Семейство Hamamelidaceae Takhtajan разделил на 4 подсемейства: Disanthoideae (*Disanthus*); Hamamelidoideae (4 трибы; Hamamelideae: *Maingaya*, *Ostrearia*, *Neostrearia*, *Noahdendron*, *Trichocladus*, *Dicoryphe*, *Hamamelis*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Loropetalum*, *Embolanthera*; Eustigmateae: *Eustigma*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*; Corylopsideae: *Corylopsis*; Fothergilleae: *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Parrotia*, *Sycopsis*, *Distyliopsis*, *Distylium*, *Molinadendron*, *Matudaea*); Exbucklandioideae (*Exbucklandia*, *Mytilaria*, *Chunia*); Rhodoleioideae (*Rhodoleia*).

J. Li (1997) провел филогенетические кладистические исследования Hamamelidaceae на основе анализа морфологии и последовательностей ДНК внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) и хлоропластного гена matK. Филогения, основанная на морфологии, имеет слабую поддержку всех клад, кроме Altingioideae, и значительно отличается от молекулярных филогений. Филогении, основанные на данных matK и ITS, в основном совпадают. Автор также провел анализ с использованием комбинированного набора данных морфологии, ITS и matK и предложил систему связей родов Hamamelidaceae. Клада *Altingia-Liquidambar* является сестринской по отношению ко всем остальным Hamamelidaceae, что подтверждает выделение подсемейства Altingioideae. Затем *Exbucklandia* и *Rhodoleia* образуют единую кладу, что говорит о близком родстве между этими родами. *Mytilaria* образует свою собственную кладу, как и *Disanthus*. По мнению Li, парафилия *Disanthus*, *Mytilaria* и *Exbucklandia* не поддерживает объединение этих родов в одно подсемейство и является основанием для выделения отдельных подсемейств – Rhodoleioideae, Exbucklandioideae, Mytilarioideae и Disanthoideae. *Disanthus* является сестринским таксоном для клады Hamamelidoideae. Таким образом, Li выделил следующие таксоны внутри Hamamelidaceae с минимальными номенклатурными изменениями (эта система классификации содержит шесть подсемейств и шесть триб в подсемействе

Hamamelidoideae): (1) Altingioideae (*Liquidambar*, *Semiliquidambar*, *Altingia*); (2) Rhodoleioideae (*Rhodoleia*); (3) Exbucklandioideae (*Exbucklandia*); (4) Mytilarioideae (*Mytilaria*, *Chunia*); (5) Disanthoideae (*Disanthus*); и (6) Hamamelidoideae: (6.1) Corylopsideae (*Corylopsis*), (6.2) Loropetaleae (*Loropetalum*, *Tetrathyrium* (= *Loropetalum*), *Maingaya*, *Embolanthera*, *Matudaea*), (6.3) Hamamelideae (*Hamamelis*), (6.4) Fothergilleae (*Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Parrotia*, *Shaniodendron* (= *Parrotia*), *Sycopsis*, *Distylium*, *Distyliopsis*), (6.5) Eustigmateae (*Eustigma*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*, *Molinadendron*) и (6.6) Dicorypheeae (*Dicoryphe*, *Trichocladus*, *Neostrearia*, *Noahdendron*, *Ostrearia*). Также автор заключил, что филогенетический анализ позволяет постулировать несколько случаев параллельной эволюции важных морфологических признаков в семействе, включая потерю лепестков, анемофилию и однодомность.

В 1998 г. (APG, 1998) была опубликована первая итерация системы покрытосеменных APG на уровне семейств и выше. Авторами было сформировано 40 монофилетических порядков на основании данных молекулярно-генетической кладограммы. Семейство Hamamelidaceae было помещено в порядок Saxifragales вместе с еще 12 семействами: Altingiaceae, Cercidiphyllaceae, Crassulaceae, Daphniphyllaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae, Iteaceae, Paeoniaceae, Penthoraceae, Pterostemonaceae, Saxifragaceae, Tetracarpaceae. Порядок Saxifragales был объединен авторами в неформальную группу «истинных» двудольных ('core eudicots') вместе с Caryophyllales, Santalales и двумя группами порядков, отнесенных к «розидам» ('rosids') и «астеридам» ('asterids'). В обновленной версии системы APG II (2003) авторы незначительно скорректировали состав Saxifragales – в него вошло 11 семейств: Altingiaceae, Aphanopetalaceae, Cercidiphyllaceae, Crassulaceae, Daphniphyllaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae (включая Penthoraceae, Tetracarpaceae), Hamamelidaceae, Iteaceae (включая Pterostemonaceae), Paeoniaceae и Saxifragaceae. Авторы также отметили неожиданность состава вновь сформированного порядка, представители которого ранее (Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997) относились к трем разным подклассам. В третьей итерации системы (APG III, 2009) в состав порядка были внесены лишь небольшие уточнения и помещено 14 семейств: Altingiaceae, Aphanopetalaceae, Cercidiphyllaceae, Crassulaceae, Daphniphyllaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae, Hamamelidaceae, Iteaceae (включая Pterostemonaceae), Paeoniaceae, Penthoraceae, Peridiscaceae (включая Medusandraceae и *Soyauxia* Oliv.), Saxifragaceae и Tetracarpaceae. Также было уточнено положение Saxifragales в системе, и, таким образом, порядок занял сестринское положение по отношению к «розидам» ('rosids').

J. Li et al. (1999) проанализировали нуклеотидные последовательности хлоропластного гена matK для установления надродовых отношений Hamamelidaceae. Авторы выделили четыре подсемейства (1) Altingioideae (*Liquidambar*, *Semiliquidambar*, *Altingia*); (2) Rhodoleioideae (*Rhodoleia*); (3) Exbucklandioideae (*Exbucklandia*, *Mytilaria*, *Chunia*, *Disanthus*); и (4) Hamamelidoideae (все остальные роды).

J. Li & A. L. Vogle (2001) провели комбинированный филогенетический анализ, основанный как на морфологических, так и на молекулярных данных и подтвердили монофилию Hamamelidoideae. Авторы выделили 6 триб внутри подсемейства, в том же составе что и у Li (1997): Corylopsideae, Loropetaleae, Hamamelideae, Fothergilleae, Eustigmateae и Dicorypheeae. Для триб авторы также выявили некоторые плезиоморфии и апоморфии.

S. Magallón (2007) провел филогенетический анализ Hamamelidaceae на основе морфологических и молекулярных данных, а также на основе двух альтернативных подходов к интеграции морфологических (современных и ископаемых таксонов) и молекулярных данных. Автор подтвердил монофилию подсемейства Hamamelidoideae, а внутри подсемейства выделил три монофилетические клады: (1) кладу 'loropetalid', включающую *Corylopsis* (Corylopsideae), подтрибу Loropetalinae и *Matudaea* (Fothergilleae); (2) кладу 'eustigmatid', включающую подтрибу Dicoryphinae, трибу Eustigmateae и *Molinadendron* (Fothergilleae); (3) кладу 'fothergillid', включающую *Hamamelis* (Hamamelidinae; Hamamelideae) и представителей Fothergilleae. Автор отметил, что все три клады Hamamelidoideae возникли уже в верхнем мелу, и заключил тем, что проблема разделения Hamamelidoideae на трибы и подтрибы остается не решенной. Magallón также проанализировал плезиоморфии и апоморфии «высших настоящих» двудольных ('core eudicots') и показал, что пентамерный цветок, двойной периант и бикарпеллярный гинецей являются плезиоморфными для 'core eudicots'.

J. Li (2008) провел филогенетические исследования межродовых отношений Hamamelidaceae при помощи анализа хлоропластного гена matK и некодирующего участка trnL-F. Автор заключил, что Altingiaceae не образует с остальными Hamamelidaceae монофилетическую группу и является отдельным семейством. Внутри Hamamelidaceae автор выделил 4 подсемейства: Exbucklandioideae, Mytilarioideae, Disanthoideae и Hamamelidoideae. Подсемейство Hamamelidoideae Li разделил на 6 триб: Corylopsideae, Loropetaleae, Eustigmateae, Dicorypheeae, Hamamelideae и Fothergilleae. В целом, такое разделение совпало с предложенными ранее J. Li & A. L. Vogle (2001), однако проблема взаимоотношений трех клад Hamamelidoideae (Corylopsideae–Loropetaleae, Eustigmateae–Dicorypheeae и Hamamelideae–Fothergilleae) не была решена.

Н. П. Маслова (2008; Maslova, 2010) опубликовала крупную обработку, посвященную морфологии, систематике и филогении ископаемых «платаноидов» и гамамелид. Автор отмечает сходство Platanaceae и Hamamelidaceae, основываясь на анализе ископаемых находок репродуктивных органов и структур листа, совмещающих признаки обоих семейств, и выявленным изоморфным полиморфизмом морфологических признаков у Platanaceae и Altingioideae. Н. П. Маслова показала, что ископаемый род *Viltyungia* сочетает в себе признаки строения цветка трех современных подсемейств Hamamelidaceae – Exbucklandioideae,

Hamamelidoideae и Altingioideae, а дальнейшие эволюционные преобразования привели впоследствии к становлению этих трех современных подсемейств. Для подсемейства Rhodoleioideae данные строения репродуктивных органов весьма ограничены и представлены ископаемыми семенами из позднего мела, на основании особенностей которых были установлены два рода: *Klikovispermum* и *Rhodoleia*. Н. П. Маслова также заключила, что все меловые представители эволюционных линий, ведущих к современным родам, вероятно, характеризовались значительной гетеробатмией морфологических признаков.

Е. А. Wheeler et al. (2010) проанализировали анатомическое строение древесины всех трех родов Altingiaceae и 23 из 27 родов Hamamelidaceae, а также изучили данные об ископаемых находках древесины этих семейств. Авторы отметили, что анатомия древесины Altingiaceae и Hamamelidaceae очень сходна. Кроме того, нет ни одного постоянно встречающегося признака, который бы отличал эти два семейства. Внутри Hamamelidaceae анатомические особенности древесины трех подсемейств Ehbucklandioideae, Disanthoideae, Hamamelidoideae совпадают, только лишь некоторые трибы и роды Hamamelidoideae характеризуются уникальным сочетанием признаков, на основании которых можно различить эти таксоны.

В. S. Carlswald et al. (2011) предприняли попытку установить важнейшие синапоморфии вновь сформированного порядка Saxifragales. Авторы выявили следующие объединяющие морфологические признаки. (1) Saxifragales характеризуются специфическим типом базификсных пыльников. (2) Для порядка характерно латрозное вскрывание пыльников и плоды-листочки. (3) «Древесная клада» (Altingiaceae, Cercidiphyllaceae, Daphniphyllaceae и Hamamelidaceae), по мнению авторов, диагностируется наличием адаксиально уплощенных черешков, многоцветковыми соцветиями, сидячими цветками и потерей флоральных нектарников. (4) «Высшие» Saxifragales (=‘core Saxifragales’ – все клады, кроме Peridiscaceae, Paeoniaceae и «древесной клады») объединяются наличием гипантия (кроме Crassulaceae). Также авторами были установлены состояния морфологических признаков вегетативных и генеративных органов для большинства клад Saxifragales.

В последней версии системы APG IV (2016) порядок Saxifragales вместе с сестринской кладой «розид» (‘rosids’) был объединен в неформальную группу «супер-розида» (‘superrosids’). В состав Saxifragales вошло 15 семейств: Peridiscaceae, Paeoniaceae, Altingiaceae, Hamamelidaceae, Cercidiphyllaceae, Daphniphyllaceae, Iteaceae, Grossulariaceae, Saxifragaceae, Crassulaceae, Arphanopetalaceae, Tetracarpeaceae, Penthoraceae, Haloragaceae, Cynomoriaceae. Филогенетические взаимоотношения внутри порядка были представлены в виде кладограммы Р. Ф. Stevens (2001 onwards, дата обращения: 14.06.2024), и, согласно последней опубликованной 14 версии (2017), семейство Hamamelidaceae занимает сестринское положение по отношению к

кляде Cercidiphyllaceae-Daphniphyllaceae и вместе с этими двумя семействами и Раеониасеае и Altingiaceae образуют монофилетическую группу (рис. 1).

S. Poppinga et al. (2019) изучили плоды и механизмы их вскрывания у *Hamamelis mollis*. Авторы детально описали процессы ‘выбрасывания’ («выстреливания») семян при созревании плода: во время высыхания внешняя часть перикарпия (‘exocarp’) сжимается и расщепляется, а последующая деформация внутренней части перикарпия (косточки, ‘endocarp’) представляет собой сложное трехмерное изменение формы, включающее образование линий вскрывания, раскрытие апикальной части и формирование сужения в средней части. Вследствие образования сужения механическое давление на семя возрастает вплоть до его выброса. Poppinga et al. описали структурную систему «защелки», состоящую из соединительных клеточных структур между внутренней частью перикарпия и семенем, которые разрываются с отчетливым трещащим звуком при выбрасывании семени. Авторы установили, что максимальная скорость полета семени составляет 12,3 м/с. Poppinga et al. показали, что незначительные морфологические различия между внутренней поверхностью эндокарпия и семенем, которое имеет заметный гребень, позволяют придать семени вращения при рассеивании (‘выбрасывании’). Авторы также описали механизмы стабилизации семени «в полете», обеспечивающие вращение семени и сходные с теми, которые используют для стабилизации траектории полета пули, выпущенной из нарезного оружия. Авторы заключили, что наличие таких приспособлений обеспечивает дальность ‘выбрасывания’ семени у *Hamamelis mollis*.

A. V. F. Ch. Bobrov & M. S. Romanov (2019) опубликовали крупную обработку, посвященную морфогенезу плодов покрытосеменных, и представили оригинальную классификацию морфогенетических типов плодов. Авторы определили ценокарпные вскрывающиеся плоды как коробочки, для которых выделили 7 типов, отличающихся локализацией непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии/стенке плода. В частности, в своей работе авторы изучили два представителя семейства Hamamelidaceae: *Hamamelis vernalis* Sarg. и *Distylium racemosum* Siebold & Zucc. Авторы показали, что для обоих видов характерны двухгнездные коробочки с непрерывной склеренхимной зоной во внутренней части мезокарпия и в эндокарпии. Такие плоды, авторы назвали коробочками Hamamelis-типа. Кроме того, на примере высотной организации плода *Hamamelis vernalis* Bobrov & Romanov показали, что строение внешней части перикарпия в дистальной части плода (экзокарпия и периферического мезокарпия) и внешней части стенки плода в проксимальной части плода (наружной эпидермы эпикарпия и основной ткани эпикарпия) идентично. Принимая во внимание этот факт, в совокупности с аналогичными примерами среди других групп покрытосеменных, авторы заключили, что положение завязи не является критерием для установления морфогенетического типа плода.

А. В. Бобров и др. (2020) с целью реконструкции модели расселения Hamamelidaceae s. l. провели молекулярно-филогенетические исследования представителей семейства. Авторы установили, что Altingiaceae и Hamamelidaceae s. str. являются парафилитической группой, что подтверждает разделение этих семейств. На полученной кладограмме все роды семейства (кроме *Distyliopsis*) образовали монофилетичные группы: базальное положение занимает подсемейство Exbucklandioideae (*Exbucklandia*, *Rhodoleia*), затем последовательно дивергируют подсемейства Mytilarioideae (*Chunia*, *Mytilaria*) и Disanthoideae (*Disanthus*), последнее занимает сестринское положение к кладе Hamamelidoideae (все остальные роды). В Hamamelidoideae авторы выделили шесть монофилетических групп, соответствующих трибам Corylopsideae, Loropetaleae, Hamamelideae, Fothergilleae, Eustigmataeae, Dicorypheeae. Таксономический состав подсемейств и триб в общем соответствует данным Li (1997, 2008) и Li & Vogle (2001). Бобров и др. предположили, что Hamamelidaceae s. str. обособились на территории Лавразии около 90 млн. л. н.

L. Jia et al. (2024) провели филогенетические исследования клады «древесных» Saxifragales (Altingiaceae, Hamamelidaceae, Daphniphyllaceae, Cercidiphyllaceae), основанные на анализе пластидных генов. Авторы показали, что хотя эти четыре семейства слагают монофилетическую группу, их анализ установил различные топологии деревьев, построенных при помощи разных методов (максимального правдоподобия и Байесовского вывода – 1; максимальной парсимонии – 2): (1) Altingiaceae – базальная клада этой группы, а Cercidiphyllaceae–Daphniphyllaceae – сестринская клада к Hamamelidaceae; (2) Daphniphyllaceae базальная клада этой группы, а Altingiaceae сестринская клада к Cercidiphyllaceae–Hamamelidaceae. Откалиброванная авторами при помощи ископаемых находок кладограмма «древесных» Saxifragales, показывает, что в раннем мелу (между 104,79 и 100,23 млн. л. н.) в этой кладе произошла быстрая дивергенция, что привело к возникновению предковых линий Altingiaceae, Cercidiphyllaceae, Daphniphyllaceae и Hamamelidaceae в течение очень короткого промежутка времени. Авторы заключили, что молекулярные и ископаемые данные указывают на то, что на ранних этапах дивергенции «древесных» Saxifragales могли произойти диверсификация клад, обширные вымирания на уровне родов и видов на границе мела и палеоцена, а также древняя гибридизация, и что такие эволюционно сложные события могут сильно затруднить точную реконструкцию связей между Altingiaceae, Cercidiphyllaceae, Daphniphyllaceae и Hamamelidaceae.

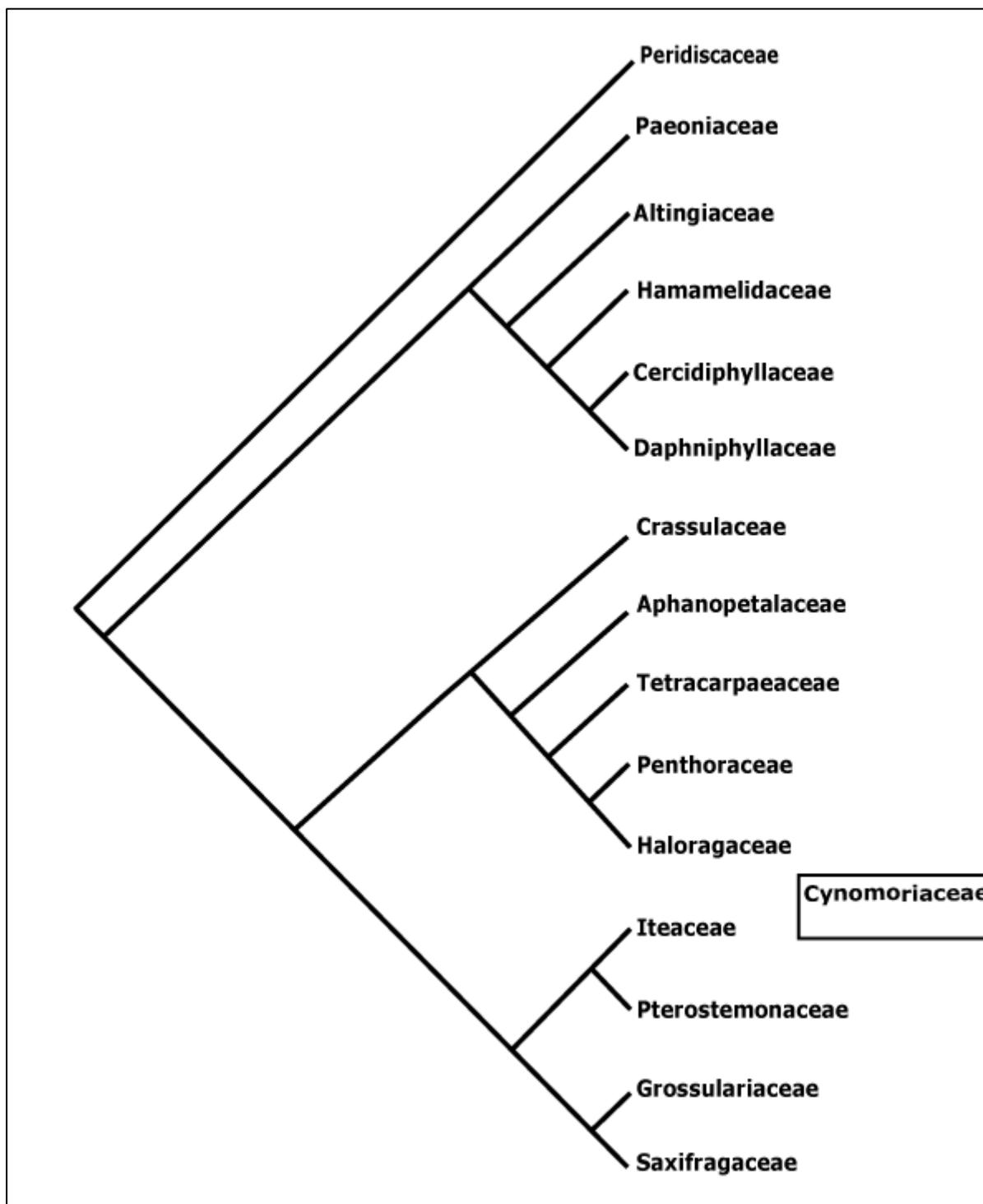


Рисунок 1. Филогения порядка Saxifragales (Stevens, 2001 onwards).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. КАРПОЛОГИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

Для изучения морфологии и анатомии плодов *Hamamelidaceae* был собран материал на разных стадиях развития (Таблица 1) в ботанических садах и получили из гербариев (в Таблице 1 в столбце «Дата сбора» для гербарных образцов указана дата фиксации материала, отобранного с гербарного образца, а дата сбора гербарного образца указана в столбце «Место сбора»). Отобранный свежий материал был зафиксирован в 70% растворе этанола, а сухой материал был помещен в смесь Страсбургера–Флемминга – 96% этиловый спирт, глицерин и дистиллированная вода (в соотношении 1:1:1) и затем был размещен в спиртовой коллекции Гербария географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (MWG). Всего для исследования было отобрано 89 образцов (37 видов из 23 родов). В Таблице 1 использованы следующие сокращения и обозначения: НФО ГБС РАН – Новая фондовая оранжерея Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН; СБСК – Субтропический ботанический сад Кубани (Сочи, Россия); RBG Kew – Royal Botanic Gardens, Kew (Великобритания); MW – Гербарий Московского университета; MWG – Гербарий географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (Россия); МНА – Гербарий имени А. К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН; LE – Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН; K – Гербарий Royal Botanic Gardens, Kew (Великобритания); C – Гербарий University of Copenhagen (Дания); SYS – Гербарий Sun Yat-sen University; курт. – куртина; st1 – опыленная завязь; st2 – незрелый плод; st3 – зрелый плод; Н (х) – взято из гербария, в скобках указан акроним гербария, зарегистрированный в Index Herbariorum; Cult – материал, собранный в ботанических садах и предоставленный коллегами; CultNZ – материал, собранный автором.

Таблица 1. Список образцов плодов Намamelidaceae, использованных для сравнительно-карпологических исследований.

Вид	Номер образца (MWG)	Дата сбора	Место сбора	Стадия развития
<i>Corylopsis glabrescens</i>	1411	01.05.2009	Cult: RBG Kew; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Corylopsis glabrescens</i>	1411a	01.05.2009	Cult: RBG Kew; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st3
<i>Corylopsis gotoana</i>	3543	03.10.2021	CultNZ: курт. 221, Дендрарий, Сочи (Россия)	st3
<i>Corylopsis sinensis</i>	1056	24.07.2008	Cult: СБСК, курт. 13с; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2
<i>Corylopsis sinensis</i>	1916	17.08.2011	Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Corylopsis sinensis</i>	3289	02.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 17	st2, st3
<i>Corylopsis sinensis</i>	3549	04.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2, st3
<i>Corylopsis sinensis</i>	3610	2011	Cult: СБСК, курт. 13; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st3
<i>Corylopsis sinensis</i>	3773	03.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 17	st2
<i>Corylopsis sinensis</i>	3777	07.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13п	st1, st2
<i>Corylopsis spicata</i>	1049	23.07.2008	Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2
<i>Corylopsis spicata</i>	3290	02.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 22	st2, st3
<i>Corylopsis spicata</i>	3528	02.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 22	st2, st3
<i>Corylopsis spicata</i>	3776	03.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 22	st2
<i>Corylopsis spicata</i>	3778	06.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2
<i>Corylopsis veitchiana</i>	1052	24.07.2008	Cult: СБСК, курт. 13с; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2
<i>Corylopsis veitchiana</i>	3291	03.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2, st3
<i>Corylopsis veitchiana</i>	3552	04.10.2021	CultNZ: СБСК, картина 13с	st2, st3
<i>Corylopsis veitchiana</i>	3615	2011	Cult: СБСК, курт. 13; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st3
<i>Corylopsis veitchiana</i>	3766	07.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2
<i>Dicoryphe laurina</i>	4190	07.07.2022	H (K): = <i>Dicoryphe baroni</i> Baill.; R Capuron, 11.534 SP; 12.1954; Madagascar	st3
<i>Dicoryphe macrophylla</i>	4192	07.07.2022	H (K): Lucien Randrianjanaka, Carp. Coll. 56; 25.01.1994; Madagascar	st3

Вид	Номер образца (MWG)	Дата сбора	Место сбора	Стадия развития
<i>Dicoryphe stipulacea</i>	3518	17.09.2021	H (LE): P Lowry, J Rabenantoandro & R Razakamalala, # 4410 (from Missouri Botanical Garden Herbarium, MO, #4410); 10.02.2003; 18°35'42"S 049°14'02 "E, Ankanin'ny nofy, Andranokoditra, Brickaville, Toamasina, Madagascar	st2, st3
<i>Dicoryphe stipulacea</i>	4188	07.07.2022	H (K): S Wohlhauser, Carp. Coll. SW481; 10.09.2003; Madagascar	st3
<i>Dicoryphe stipulacea</i>	4202	01.11.2022	H (C): LJ Dorr & LC Barnett, #3341; 08.12.1984; road to Analalava, w of Foulpointe, prov. Tamtave, Madagascar	st3
<i>Disanthus cercidifolius</i>	4189	07.07.2022	H (K): J Hutchinson; 08.09.1947; UK	st3
<i>Disanthus cercidifolius</i>	4196	01.11.2022	H (C): N Fukuoka, #7551 (from Kyoto University Herbarium, KYO, #520); 01.09.1965; route from Dangumi to mt. Funa-yama, Kuguno-cho, Oono-gun, pref. Gifu, Middle Honsu, Japan	st3
<i>Disanthus cercidifolius</i>	4642	09.11.2023	CultNZ: НФО ГБС РАН	бутоны, цветки
<i>Disanthus ovatifolius</i>	4902	14.02.2023	H (MW): MS Nuraliev, №2367 / MW0756447; 20.10.2018; Northern Vietnam, Lao Cai prov., Bat Xat distr., Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village; Disturbed forest, N22°37'24", E103°37'30", elev. 1850 m; det. M. S. Nuraliev, L. V. Averyanov	st3
<i>Disanthus ovatifolius</i>	4903	14.02.2023	H (MW): MS Nuraliev, №2367 / MW0756446; 20.10.2018; Northern Vietnam, Lao Cai prov., Bat Xat distr., Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village; Disturbed forest, N22°37'24", E103°37'30", elev. 1850 m; det. M. S. Nuraliev, L. V. Averyanov	st3
<i>Distyliopsis dunnii</i>	4180	07.07.2022	H (K): SC Chin, #1072; 19.06.1971; Malaysia	st3
<i>Distylium chungii</i>	4187	07.07.2022	H (K): HH Chung, #2081; 04.08.1929; China	st3
<i>Distylium myricoides</i>	4191	07.07.2022	H (K): Ren-Chang Ching., 3026; 15.07.1925; China	st3
<i>Distylium racemosum</i>	1911	14.08.2011	Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2
<i>Distylium racemosum</i>	3531	02.10.2021	CultNZ: СБСК, кypт. 17, 19	st3
<i>Distylium racemosum</i>	3578	18.10.2021	H (MHA): M Furuse, №7795; 12.01.1975; Oho-mura Ls., Chichi-jima, Ogasawara Islands (Bonin Islands), Japan	st3

Вид	Номер образца (MWG)	Дата сбора	Место сбора	Стадия развития
<i>Distylium racemosum</i>	3611	03.06.2004	Cult: СБСК, курт.17; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st3
<i>Embolanthera glabrescens</i>	4186	07.07.2022	H (K): WT Tsang, 30709 / K000704909; 13.10-22.11.1940; China	st3
<i>Embolanthera glabrescens</i>	4197	01.11.2022	H (C): WT Tsang, #30709; 13.10-22.11.1940; vicinity Tien-yen, Tonkin, Vietnam	st3
<i>Eustigma balansae</i>	4185	07.07.2022	H (K): WT Tsang, K000961817/27484; 1-9.01.1937; China	st3
<i>Exbucklandia populnea</i>	755	28.10.2007	Cult: Kunming Botanical Garden (Китай); MS Romanov, AVFCH Bobrov	st3
<i>Exbucklandia populnea</i>	3576	18.10.2021	H (MHA): = <i>Bucklandia populnea</i> ; YW Таам, #269; 1-31.12.1937; Wa Mei Toung Village, Sin-fung District, Hong Kong	st3
<i>Exbucklandia populnea</i>	4193	07.07.2022	H (K): AJC Grierson & DG Long, Carp. Coll. 3229; 24.02.1982; Bhutan	st3
<i>Exbucklandia tonkinensis</i>	758	28.10.2007	Cult: Kunming Botanical Garden (Китай); MS Romanov, AVFCH Bobrov	st1, st2, st3
<i>Fortunearia sinensis</i>	3294	03.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13н	st1, st2, st3
<i>Fortunearia sinensis</i>	3530	02.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 33	st3
<i>Fortunearia sinensis</i>	3554	04.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13н	st2, st3
<i>Fortunearia sinensis</i>	3774	07.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13н	st2
<i>Fothergilla latifolia</i>	1065	24.07.2008	Cult: = <i>Fothergilla monticola</i> ; СБСК, курт. 13в; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Fothergilla latifolia</i>	3293	03.06.2021	CultNZ: = <i>Fothergilla monticola</i> ; СБСК, курт. 13в	st2, st3
<i>Fothergilla latifolia</i>	3575	18.10.2021	H (MHA): = <i>Fothergilla major</i> ; IM Krasnoborov & EF Molchanov, #1132 (from Central Siberian Botanical Garden Herbarium, NS); 30.08.1980; Jonathan Shaw Estate, Barnstable County, Massachusetts, USA	st3
<i>Fothergilla latifolia</i>	3786	08.06.2022	CultNZ: СБСК	st2
<i>Hamamelis japonica</i>	3295	02.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 23	st1, st2
<i>Hamamelis japonica</i>	3612	04.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 23	st3
<i>Hamamelis mollis</i>	3296	03.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2
<i>Hamamelis mollis</i>	3550	04.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2, st3
<i>Hamamelis mollis</i>	3767	07.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2

Вид	Номер образца (MWG)	Дата сбора	Место сбора	Стадия развития
<i>Hamamelis vernalis</i>	3614	04.10.2021	CultNZ: СБСК	st2, st3
<i>Hamamelis virginiana</i>	3613	04.10.2021	CultNZ: СБСК	st2, st3
<i>Loropetalum chinense</i>	3297	02.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 11	st2
<i>Loropetalum chinense</i>	3298	03.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13к	st1, st2
<i>Loropetalum chinense</i>	3527	02.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 29	st2, st3
<i>Loropetalum chinense</i>	3551	04.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 11	st2, st3
<i>Loropetalum chinense</i>	3769	03.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 28	цветки, st1, st2
<i>Loropetalum chinense</i>	3772	03.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 28	цветки, st1
<i>Maingaya malayana</i>	4184	07.07.2022	H (K): TC Whitmore, K000961819/FRI 20451; 22.10.1971; Malaysia	st3
<i>Matudaea trinervia</i>	4181	07.07.2022	H (K): Gullier Ibarra Manriquez, #5300; 15.06.2007; Mexico	st2, st3
<i>Matudaea trinervia</i>	4194	07.07.2022	H (K): = <i>Matudaea</i> sp.; SB Hinton, #6163; 14.06.1934; Mexico	st3
<i>Mytilaria laosensis</i>	4871	19.07.2024	H (SYS): WT Tsang, 24098/SYS00073260; 22.08.1934, Shap Man Taai Shan, Tang Lrang Village, S. E. of Shang-sze, Kwangtung Border (Shang-sze District), China	st3
<i>Noahdendron nicholasii</i>	2158	15.11.2012	Cult: Flecker Botanical Gardens, Cairns (Австралия); MS Romanov, AVFCH Bobrov	мужские цветки, st3
<i>Ostrearia australiana</i>	2121	12.11.2012	Cult: Royal Botanic Garden, Sydney (Австралия); MS Romanov, AVFCH Bobrov	st1
<i>Ostrearia australiana</i>	4182	07.07.2022	H (K): PI Foster, PIF 16755; 11.06.1995; Australia	st3
<i>Parrotia persica</i>	1048	23.07.2008	Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2
<i>Parrotia persica</i>	3299	02.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 23	st1, st2
<i>Parrotia persica</i>	3529	02.10.2021	CultNZ: СБСК, курт. 23	st3
<i>Parrotia persica</i>	3770	03.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 23	st2, st3
<i>Parrotiopsis jacquemontiana</i>	3577	18.10.2021	H (MHA): AK Skvortsov & GM Proskuriakova; 10.09.1972; Daksum, Kashmir, India	st3

Вид	Номер образца (MWG)	Дата сбора	Место сбора	Стадия развития
<i>Parrotiopsis jacquemontiana</i>	3768	06.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13с	st2
<i>Rhodoleia championii</i>	780	02.10.2007	Cult: Fairy Lake Botanical Garden (Китай); MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Rhodoleia championii</i>	1244	17.11.2008	Cult: Lyon Arboretum, Oahu, Hawaii (США); MS Romanov, AVFCH Bobrov	бутоны, цветки, st1, st2
<i>Rhodoleia championii</i>	3146	2021	CultNZ: НФО ГБС РАН	бутоны
<i>Rhodoleia championii</i>	4195	07.07.2022	H (K): BP Raffill, Carp. Coll. 1948; 1948; Cult.	st3
<i>Rhodoleia henryi</i>	764	28.10.2007	Cult: Kunming Botanical Garden (Китай); MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Sinowilsonia henryi</i>	1500	23.09.2009	Cult: RBG Kew, #1988-1794; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Sinowilsonia henryi</i>	3300	03.06.2021	CultNZ: СБСК, курт. 13	st2
<i>Sycopsis sinensis</i>	1046	23.07.2008	Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCH Bobrov	st2, st3
<i>Sycopsis sinensis</i>	3775	07.06.2022	CultNZ: СБСК, курт. 13в	st1, st2
<i>Sycopsis sinensis</i>	4266	11.06.2023	Cult: Сухумский ботанический сад; ID Papasyan, RM Khvartskia	st2, st3
<i>Trichocladus goetzei</i>	4183	07.07.2022	H (K): TCE Congdon, Carp. Coll. TCE Congdon #623; 23.01.2002; Tanzania	st3

2.2. МАКРОФОТОГРАФИРОВАНИЕ

Для иллюстрирования особенностей морфологии плодов Hamamelidaceae были изготовлены макрофотографии при помощи цифровой камеры Canon EOS 6D, объективов Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM и Canon MP-E 65mm f/2.8 1–5x Macro Photo и фотовспышки Canon Macro Ring Lite MR-14 EX.

2.3. СВЕТОВАЯ МИКРОСКОПИЯ

Для выявления особенностей анатомического строения перикарпия/стенки плода представителей семейства Hamamelidaceae нами были изготовлены постоянные и временные препараты. Срезы изготавливались в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН на базе УНУ «Фондовая оранжерея» с помощью салазочного микротома МС-2 с подключенным замораживающим столиком ОМТ-2802Е; толщина срезов – 20–40 мкм. Для выявления зон лигнификации анатомические срезы были обработаны раствором соляной кислоты и флороглюцина (Прозина, 1960; O'Brien and McCully, 1981). Всего было изготовлено 139 препаратов. Изучение анатомической структуры и фотографирование препаратов было осуществлено при помощи светового микроскопа Olympus CX41 и подключенной к нему цифровой камеры Canon 7D Mark II. Было получено более 40000 микрофотографий. Для повышения глубины резкости полученных изображений была использована команда «Автоналожение слоев» ('Auto-blend layers') для стеков фотографий в программном обеспечении Adobe Photoshop CC (2016). Для сшивки панорамных изображений была применена команда 'Photomerge' в программном обеспечении Adobe Photoshop CC (2016). Яркость и контрастность итоговых изображения были откорректированы при помощи программного обеспечения Adobe Photoshop CC (2016).

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 были использованы методы микрокомпьютерной томографии (μ-СТ). Для этого образцы были обезвожены при помощи гистологической проводки (Прозина, 1960) из 70% раствора этанола или смеси Страсбургера–Флемминга в 100% ацетон следующим образом: на первом этапе

образцы помещались в 96,6% раствор этанола (дважды); в смесь 96,6% раствора этанола и 100% ацетона (в соотношении 7:3); на втором этапе – в смесь 96,6% раствора этанола и 100% ацетона (1:1); на третьем этапе – в смесь 96,6% раствора этанола и 100% ацетона (3:7); и на последнем этапе – в 100% ацетон (дважды); каждый этап длился один час. Затем образцы высушивались при помощи HMDS [1,1,1,3,3,3-гексаметилдисилазан (C₆H₁₉NSi₂)] в соответствии с протоколом сушки Gray et al. (1993) с увеличением интервалов смен из-за большего размера образцов. Образцы помещались на 1,5 часа в смесь 100% ацетона и HMDS (1:1), затем на 1,5 часа в чистый HMDS, а затем высушивались на воздухе на фильтровальной бумаге.

Сканирование образцов выполнялось при помощи микротомографа высокого разрешения NeoScan N80 (Neoscan, Mechelen, Belgium) в Палеонтологическом институте имени А. А. Борисяка РАН (Москва) при следующих параметрах: ускоряющее напряжение – 50 кВ, сила тока – 200 мкА, угол поворота образца – 0,2°; разрешение – 4–14 мкм. Ортогональные срезы и 3D модели были сделаны при помощи программного обеспечения Neoscan Explorer Visualization Software version 2.0.0 (2020).

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). Для этого была использована функция ‘Trace Character History’, а в качестве метода реконструкции анцестральных состояний признака была выбрана парсимония (‘Parsimony Ancestral States’).

2.6. ТЕРМИНОЛОГИЯ

В настоящей работе при описании анатомии плодов используется современная карпологическая терминология (sensu Bobrov, Romanov, 2019). Для удобства отдельные определения приведены в сокращенном виде и проиллюстрированы на рисунке 2.

Перикарпий – часть плода, развивающаяся из стенки карпеллы. Перикарпий дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий.

Стенка плода – часть плода, включающая все структуры, развивающиеся кнаружи от локулы. У плодов, развивающихся из верхней завязи, стенка плода состоит только из перикарпия

(в этом случае термины можно рассматривать как синонимы, однако для избежания излишних терминов в работе для верхних плодов употребляется только термин «перикарпий»). У нижних плодов стенка плода состоит из перикарпия (карпеллярной части) и эпикарпия (экстракарпеллярной части).

Эпикарпий – часть стенки плода, развивающаяся из экстракарпеллярной части цветка, то есть не из гинецея. Эпикарпий состоит из наружной эпидермы, основной ткани и (редко) внутренней эпидермы.

Гистогенетическая зона перикарпия/стенки плода – часть перикарпия/стенки плода, формирующаяся из определенной ткани стенки карпеллы/экстракарпеллярной части цветка.

Топографическая зона перикарпия/стенки плода – периферическая, средняя и внутренняя зоны, выделяющиеся на основе гистологических признаков внутри одной гистогенетической зоны перикарпия/стенки плода. Например, периферическая зона мезокарпия.

Гистологическая зона перикарпия/стенки плода – зона перикарпия/стенки плода, сложенная тканями одного типа.

Экзокарпий – гистогенетическая зона перикарпия, развивающаяся из наружной эпидермы карпеллы.

Мезокарпий – гистогенетическая зона перикарпия, развивающаяся из мезофилла карпеллы.

Эндокарпий – гистогенетическая зона перикарпия, развивающаяся из внутренней эпидермы карпеллы.

Косточка – гистологическая зона перикарпия/стенки плода, сложенная механической (склеренхимной) тканью.

Лакуна (в настоящей работе) – пространство между карпеллярной и экстракарпеллярной частями плода, формирующееся за счет неполного срастания перикарпия и эпикарпия.

Удлиненные клетки – клетки, удлиненные в радиальном, тангентальном или в косом (радиально-тангентальном) направлениях. Направления указаны относительно плоскости поперечного среза.

Косо-продольно удлиненные клетки – клетки, удлиненные в продольном направлении (вдоль оси плода) и изгибающиеся вдоль своей длины в косом (радиально-тангентальном) направлении.

Смятые клетки – клетки, имеющие неправильную форму и частично утратившие целостность в результате разрастания соседних клеток и/или в результате иссыхания.

Тип плода – морфогенетическая характеристика плода, определяемая (1) типом гинецея, (2) числом и филлотаксисом карпелл, (3) особенностями вскрывания, (4) числом семян, (5)

наличием и локализацией или отсутствием непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии/стенке плода.

Коробочка – ценокарпный вскрывающийся плод.

Коробочка Hamamelis-типа – коробочка с непрерывной склеренхимной зоной, локализованной во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии.

Коробочка Forsythia-типа – коробочка с непрерывной склеренхимной зоной, локализованной только во внутренней зоне мезокарпия, при этом клетки эндокарпия остаются тонкостенными.

Соплодие (в настоящей работе) – совокупность сросшихся между собой плодов.

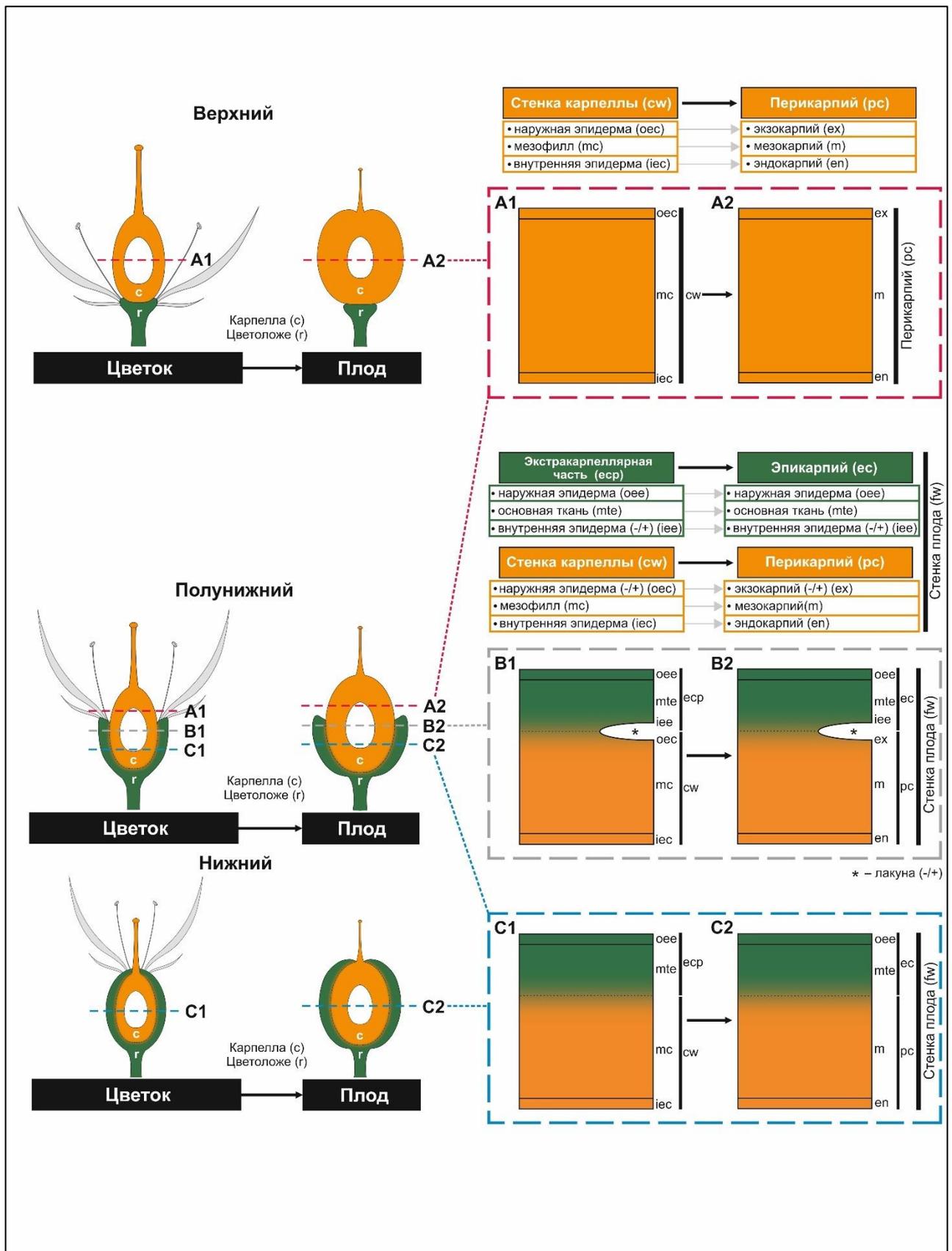


Рисунок 2. Особенности гистогенеза и органогенеза плодов Hamamelidaceae.

2.7. ПРИНЦИПЫ СОСТАВЛЕНИЯ РИСУНКОВ МОРФОЛОГИИ И АНАТОМИИ ПЛОДОВ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ И ИХ ОПИСАНИЙ

На составленных рисунках в главе 3 представлены макрофотографии и микрофотографии: зрелых плодов, если не указано иное; поперечных срезов, проведенных через середину высоты плода, если не указано иное.

Описание анатомических срезов приводится от наружного слоя клеток конутри. Для объектов, представленных в развитии, описания составлены от менее зрелых к более зрелым стадиям. В случаях отличия структуры плода на разных по высоте уровнях описание дается в базипетальном направлении. Ширина плода измерялась на уровне середины высоты плода по латеральной стороне плода, то есть вдоль двух карпелл. Высота плода измерялась от основания/цветоложа плода до рылец. Для нижних и полунижних плодов условная граница между основной тканью эпикарпия и периферической зоной мезокарпия проведена между проводящими пучками перианта и андроцея и проводящими пучками карпеллы.

В настоящей работе принята система семейства Hamamelidaceae sensu Li (1997) с дополнениями и обновлениями Li & Vogle (2001), Li (2008) и Бобров и др. (2020). Для удобства она приведена ниже:

семейство Hamamelidaceae

(1) подсемейство Exbucklandioideae

Exbucklandia, Rhodoleia

(2) подсемейство Mytilarioideae

Chunia, Mytilaria

(3) подсемейство Disanthoideae

Disanthus

(4) подсемейство Hamamelidoideae

(4.1) триба Loropetaleae

Loropetalum, Maingaya, Matudaea, Embolanthera

(4.2) триба Corylopsideae

Corylopsis

(4.3) триба Eustigmateae

Fortunearia, Sinowilsonia, Eustigma, Molinadendron

(4.4) триба Dicorypheae

Dicoryphe, Trichocladus, Neostrearia, Ostrearia, Noahdendron

(4.5) триба Hamamelideae

Hamamelis

(4.6) триба Fothergilleae

Fothergilla, Sycopsis, Parrotia, Parrotiopsis, Distylium, Distyliopsis

2.8. СОКРАЩЕНИЯ И УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

белая стрелка – особенности строения (уточнение дано в подписях к рисункам),

голубая стрелка – проводящие пучки карпеллы,

зеленая стрелка – склерифицированные волоски,

красная стрелка – проводящие пучки перианта/андроцея,

синяя стрелка – брахисклереиды,

bd – бутон,

c – карпелла,

dp – дистальная часть завязи/плода,

ec – эпикарпий,

ecp – экстракарпеллярная часть цветка/плода,

en – эндокарпий,

ex – экзокарпий,

fw – цветок,

ies – внутренняя эпидерма карпеллы,

iee – внутренняя эпидерма эпикарпия,

k – чашечка,

lc – локула,

m – мезокарпий,

mA – периферическая зона мезокарпия,

mB – внутренняя зона мезокарпия,

mc – мезофилл карпеллы,

mcA – периферическая зона мезофилла карпеллы,

mcB – внутренняя зона мезофилла карпеллы,

mte – основная ткань эпикарпия,

mp – средняя часть завязи/плода,

o – семязачаток,

oes – наружная эпидерма карпеллы,

oee – наружная эпидерма эпикарпия,
p – лепесток,
pc – перикарпий,
pp – проксимальная часть завязи/плода,
pv – рудименты перианта,
r – цветоложе,
s – семя,
se – чашелистик,
sp – септа,
st1 – стадия опыленной завязи,
st2 – стадия незрелого плода,
st3 – стадия зрелого плода,
stn – косточка,
uc – неразвившаяся карпелла.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ И ГИСТОГЕНЕЗ ПЛОДОВ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ

В настоящей главе приведены описания результатов изучения морфологии и анатомии плодов Намамелидацеае. В начале главы приведены описания двух модельных видов из подсемейства Намамелидоидеае, иллюстрирующие (Раздел 3.1.) особенности гистогенеза перикарпия в семействе Намамелидацеае на примере верхнего плода *Sycopsis sinensis* Oliv. (триба Fothergilleae) и (Раздел 3.2.) особенности организации плода в семействе Намамелидацеае на примере полунижнего плода *Fothergilla latifolia* J. F. Mill. (триба Fothergilleae) в дистальной, средней и проксимальной частях. Затем (Раздел 3.3.) изложены описания плодов изученных представителей Намамелидацеае в систематическом порядке sensu Li (1997) с дополнениями и обновлениями Li & Vogle (2001), Li (2008) и Бобров и др. (2020).

3.1. ГИСТОГЕНЕЗ ПЕРИКАРПИЯ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНОГО ВИДА

Sycopsis sinensis Oliv. (триба Fothergilleae)

Морфология

Плод развивается из густоопушенной завязи высотой 1–2 мм и 2–3 мм шириной (стадия 1, st1), полностью окруженной чашечкой (рис. 3А, В). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 7–8 мм высоты и 5–6 мм ширины на стадии 2 (st2; рис. 3F) и 10–12 мм высоты и 6–8 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 3К). В процессе развития плода чашечка более не развивается, а карпеллярная часть увеличивается почти в 10 раз, за счет этого плод на стадии 2 (st2) почти на половину своей высоты возвышается над чашечкой (рис. 3F), а на стадии 3 (st3) плод почти полностью выше чашечки, которая сохраняется у его основания (рис. 3К). Зрелые плоды – яйцевидные полностью верхние синкарпные двухгнездные коробочки из двух карпелл (st3; рис. 3К), каждая из которых содержит единственное гладкое веретеновидное семя (часто карпеллы ассиметричны; рис. 3С, G, L). Плод вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода. При зрелом плоде стилодии не сохраняются.

Анатомия

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. 3С). Стенка завязи состоит из 40–45 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: наружную эпидерму карпеллы, мезофилл и внутреннюю эпидерму (рис. 3D).

Наружная эпидерма карпеллы состоит из одного слоя тонкостенных округло-кубических клеток, между которыми закорены одноклеточные удлинённые склерифицированные волоски (рис. 3D).

Мезофилл карпеллы состоит из 38–43 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 3D): периферическую (мсА) и внутреннюю (мсВ). Периферическая зона мезофилла карпеллы (мсА) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток. В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (дорзальный, латеральные и вентральные; рис. 3С, D). Внутренняя зона мезофилла карпеллы (мсВ) представлена 22–25 слоями тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (клетки более внутренних слоев мсВ удлинены сильнее; рис. 3Е).

Внутренняя эпидерма карпеллы состоит из одного слоя прямоугольных тангентально удлинённых несклерифицированных клеток (рис. 3Е).

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. 3С).

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Незрелый плод на поперечном срезе имеет более округлую форму, чем на стадии 1 (st1; рис. 3G). Перикарпий состоит из 45–50 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 3H).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, между которыми закорены одноклеточные удлинённые склерифицированные, иногда сгруппированные по 2–7, звездчатые волоски (рис. 3H, I).

Мезокарпий состоит из 43–48 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 3H): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, часть из которых заполнена флорафенами (преимущественно в периферических слоях этой зоны). В этой зоне

расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 3G, H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 3H). На этой стадии клетки mB значительно удлиняются и становятся волокновидными.

Эндокарпий состоит из одного слоя прямоугольных тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 3J).

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. 3G).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод на поперечном срезе имеет округлую форму (рис. 3L). Перикарпий состоит из 45–50 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 3M), также как и на стадии 2 (st2).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, заполненных флобафенами, между которыми заякорены одноклеточные удлиненные склерифицированные, иногда сгруппированные по 2–7, звездчатые волоски (рис. 3M, N).

Мезокарпий состоит из 43–48 слоев клеток (также как и на стадии 2) и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 3M): 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 mA и немного тангентально удлинены (рис. 3M, N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 3L, M). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 3M). На этой стадии клетки 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. 3O).

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. 3L).

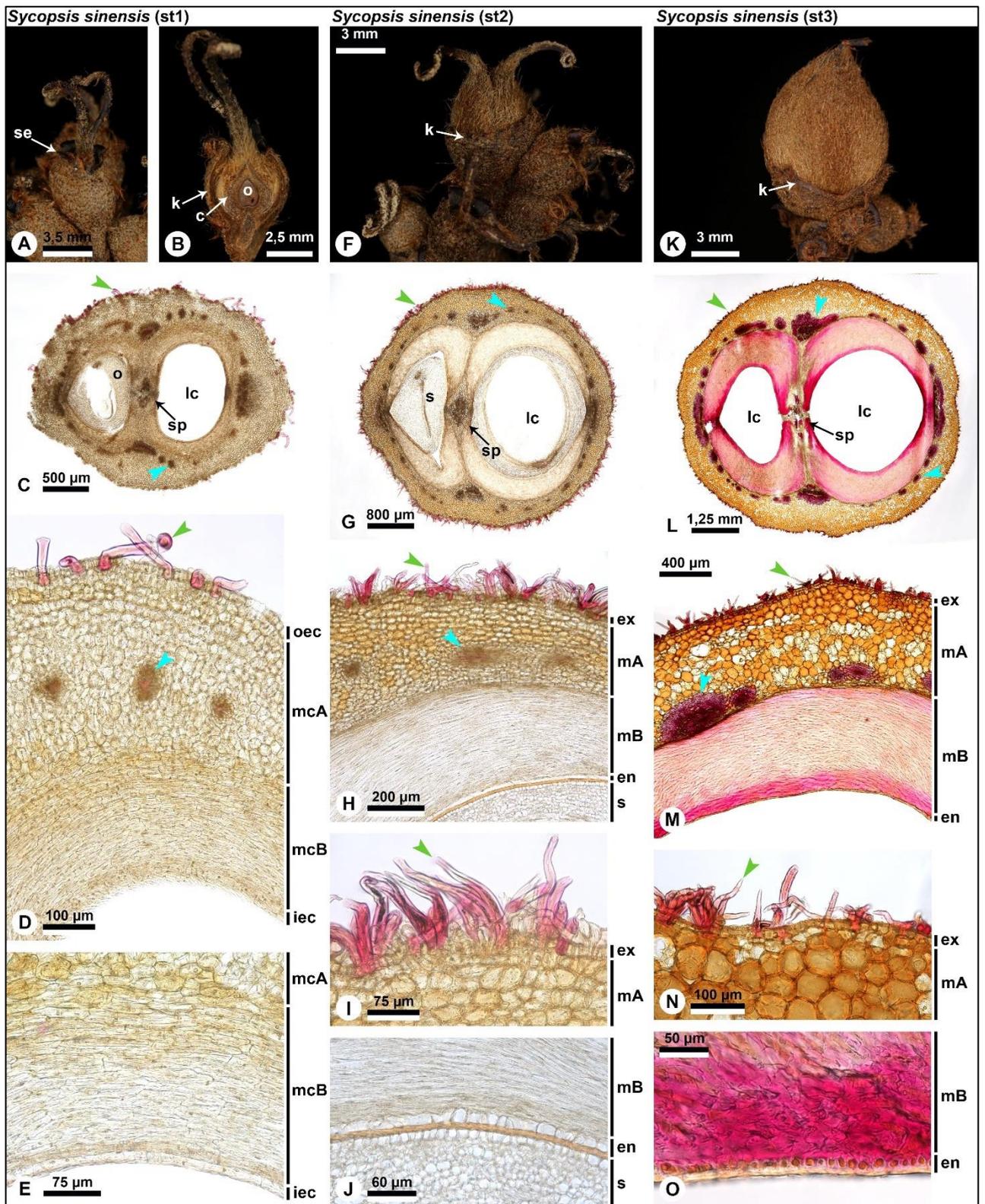


Рисунок 3. Морфология и анатомия плодов *Sycopsis sinensis*.

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, продольный срез плода. M–O, анатомия. M, общий вид поперечного среза плода. N, экзокарпий. O, эндокарпий.

морфология. L–O, анатомия. L, общий вид поперечного среза плода. M, перикарпий. N, экзокарпий. O, эндокарпий.

3.2. ОСОБЕННОСТИ ВЫСОТНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПЛОДА НАМАМЕЛИДАСЕАЕ НА ПРИМЕРЕ ПОЛУНИЖНЕГО ПЛОДА МОДЕЛЬНОГО ВИДА

Fothergilla latifolia J. F. Mill. (триба Fothergilleae)¹

Морфология

Плод – полунижняя синкарпная двухгнездная густоопушенная коробочка (с 1 семенем в каждой локуле), высотой 10–14 мм и 7–8 мм шириной (стадия 1, st1), погружен в цветоложе на половину высоты (рис. 4А, В). Плод можно разделить по высоте на три части: дистальную – верхнюю часть плода (рис. 4В, на уровнях С, F, I, J); среднюю – зону плотного соприкосновения плода с цветоложем и чашечкой (рис. 4В, на уровнях D, G, K); и проксимальную – нижнюю часть плода рис. 4В, 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). При зрелом плоде сохраняются стилодии, которые при вскрывании плода расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод на поперечном срезе через **дистальную часть (dp)** имеет овальную форму рис. 4С, I, J). Перикарпий состоит из 27–37 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 4F).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких бесформенных клеток и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 4F).

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. 4F). 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. 4F).

¹ Часть данных о строении плодов *Fothergilla latifolia* нами подано в печать (Bobrov et al., 2024b).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (сходных по строению со склереидами mB, рис. 4F).

На этом уровне септа отсутствует, а соседние карпеллы имеют общую локулу (рис. 4C).

Зрелый плод на поперечном срезе через **среднюю часть (mp)** имеет округло-овальную форму (рис. 4D, 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. 4G). 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 и также покрытую множеством одноклеточных склерифицированных волосков (рис. 4G).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких тонкостенных клеток и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 4G).

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. 4G). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 35–40 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 4G).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (сходных по строению со склереидами mB; рис. 4G).

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. 4D).

В **проксимальной части плода (pp)** экстракарпеллярная часть плода (эпикарпий) полностью срастается с карпеллярной частью (перикарпием, рис. 4E, L, M). 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. 4H).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными клетками и покрытой множеством одноклеточных склерифицированных волосков, и основной ткани, представленной 6–7 слоями паренхимных клеток и в которой расположены проводящие пучки перианта (рис. 4Н).

Мезокарпий состоит из 35–42 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mА) состоит из 5–7 слоев паренхимных немного тангентально удлиненных клеток (рис. 4Н). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 4Н). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 30–35 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 4Н).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mВ; рис. 4Н).

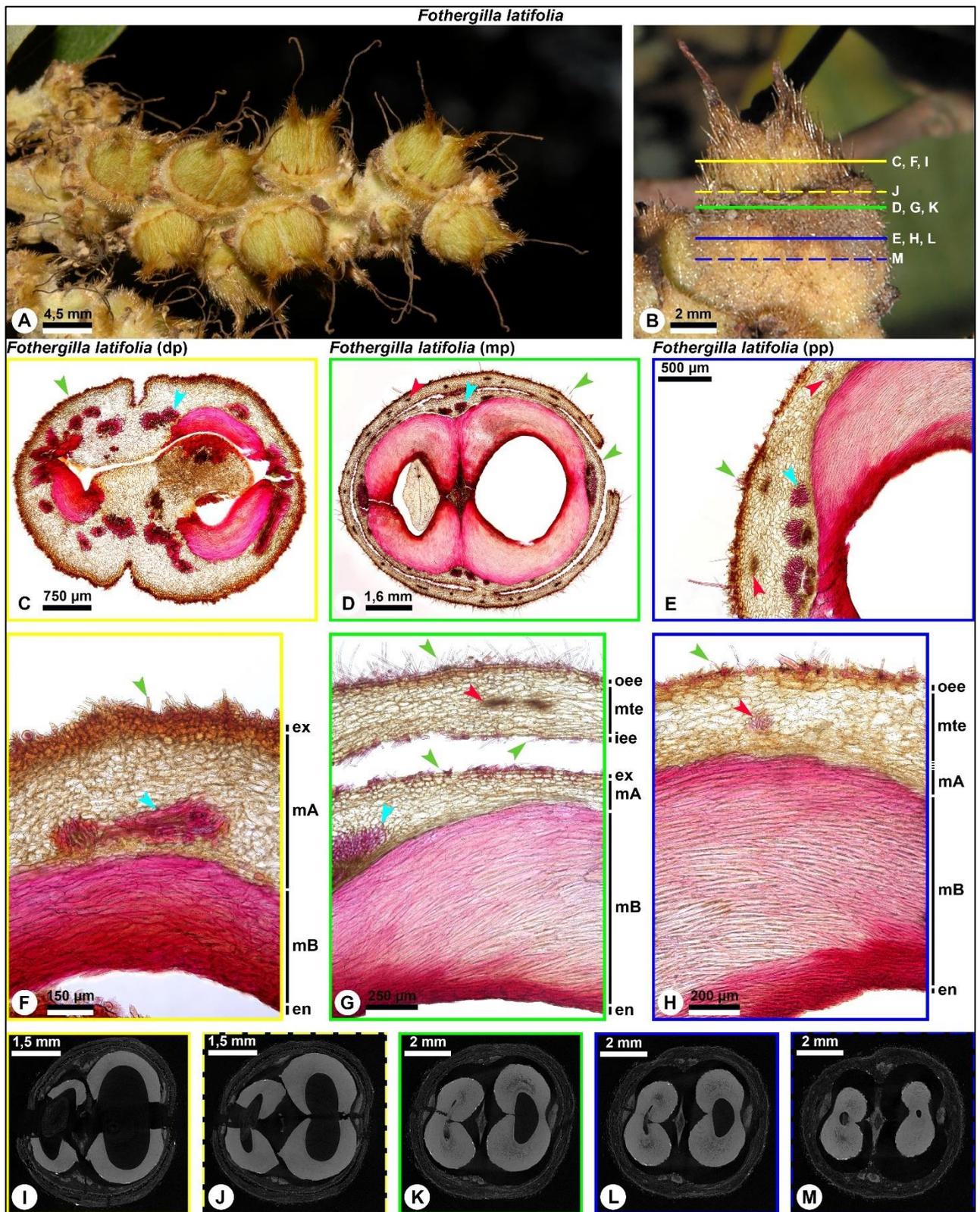


Рисунок 4. Морфология и анатомия плодов *Fothergilla latifolia*.

A, B, морфология. B, 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). C–M, анатомия, обводка каждого рисунка соответствует цвету линии на рисунке B. C–H, световая микроскопия. C, 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).

3.3. ПОДСЕМЕЙСТВО EXBUCKLANDIOIDEAE

Exbucklandia

Exbucklandia tonkinensis (Lecomte) H. T. Chang

Морфология

Плод развивается из густоопушенной завязи светло-зеленого цвета высотой около 1–2 мм и шириной 1–2 мм, наполовину погруженной в цветоложе (рис. 5А). Соседние плоды срастаются своими проксимальными частями друг с другом и формируют булавовидные соплодия из 7–10 плодов (рис. 5В, С). В процессе развития плод остается зеленым (рис. 5В) и только на последней стадии развития становится коричневым (рис. 5С) и увеличивается в высоту до 7–9 мм и до 6–8 мм в ширину, а волоски почти полностью шелушиваются. За счет увеличения размера плод становится почти полностью верхним, в цветоложе погружена только самая проксимальная (10–15% высоты плода) часть плода (рис. 5В, С). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, затем септицидно также до основания. Таким образом, одна створка является производным половины одной карпеллы. При зрелом плоде сохраняются стилодии, которые при вскрывании плода расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается от 3 до 5 уплощенных крылатых семян.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод на поперечном срезе через **среднюю часть (mp)** имеет овальную форму (рис. 6А). Перикарпий состоит из 23–29 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 6В).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких округлых заполненных флобафенами клеток (рис. 6С).

Мезокарпий состоит из 21–27 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 6В): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона (mA) состоит из 12–15 слоев паренхимных немного смятых клеток (клетки субдермальных слоев заполнены флобафенами; рис. 6В, С). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 6А, В) и встречаются отдельные или собранные в группы

по 2–3 брахисклереиды. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 9–12 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид с сильно утолщенными стенками (рис. 6B, D).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mB), удлинено-округлой на поперечном срезе формы и покрытых кутикулой (рис. 6D).

В проксимальной части плода (pp) к перикарпию с латеральной стороны частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий; рис. 6E). Строение эпикарпия схоже с таковым периферической зоны мезокарпия (mA).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, и основной ткани, представленной 15–20 слоями паренхимных клеток, среди которых встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 6E). В месте срастания эпикарпия с перикарпием внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 6E).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких округлых заполненных флобафенами клеток, между которыми редко встречаются одноклеточные склерифицированные волоски (рис. 6E).

Мезокарпий (в месте срастания с эпикарпием) состоит из 18–26 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 6E): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона (mA) состоит из 8–12 слоев паренхимных немного смятых клеток (рис. 6E). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 6E) и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 10–14 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид с сильно утолщенными стенками (рис. 6E).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mB; рис. 6E).

Exbucklandia populnea (R. Br. ex Griff.) R. W. Br.

Морфология

Зрелый плод темнокоричневый, 8–10 мм высотой и 6–8 мм шириной, погружен в цветоложе только самой проксимальной частью, а опушение полностью шелушится (рис. 5D). Соседние плоды срастаются своими проксимальными частями друг с другом и формируют булавовидные соплодия из 6–10 плодов (рис. 5D). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, затем септицидно до такого же уровня (рис. 5D). Таким образом, одна створка является производным половины одной карпеллы. При зрелом плоде сохраняются стилодии, которые при вскрывании плода расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается от 3 до 5 уплощенных крылатых семян.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод на поперечном срезе имеет овальную форму. Перикарпий состоит из 35–40 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 6F).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких округлых заполненных флобафенами клеток, среди которых закорены многочисленные одноклеточные одиночные склерифицированные волоски (рис. 6F).

Мезокарпий состоит из 33–38 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 6F). Периферическая зона (mA) состоит из 15–18 слоев паренхимных сильно смятых и иссохших клеток, заполненных флобафенами (рис. 6F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 6F). Внутренняя зона (mB) представлена 18–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид с сильно утолщенными стенками (рис. 6F, G).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mB), покрытых кутикулой (рис. 6G).

Rhodoleia

Rhodoleia championii Hook.

Морфология

Плоды развиваются из пазушных малоцветковых соцветий из 5–6 цветков (рис. 5Е). Незрелые плоды (стадия 2, st2) светло-зеленые высотой 10–12 мм и шириной 9–12 мм погружены в цветоложе практически на половину высоты (рис. 5F, G). Соседние плоды до середины высоты срастаются друг с другом внешней частью эпикарпия и формируют булавовидные соплодия из 2–6 плодов (рис. 5F–I). Иногда из соцветия развивается только один плод и соплодие не формируется (рис. 5I). Зрелый плод темно-коричневый, погружен в цветоложе почти на половину и достигает 12–14 мм высоты, при этом ширина плода остается такой же как на стадии 2 (st2) – 9–12 мм (рис. 5H, I). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до уровня срастания с соседними плодами, затем септицидно до того же уровня (рис. 5H, I). Таким образом, одна створка является производным половины одной карпеллы. Стилодии короткие, сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается от 3 до 5 уплощенных крылатых семян.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

На поперечном срезе плод имеет округло-многоугольную форму (рис. 6H, J). Карпеллярная часть незрелых плодов (перикарпий) срастается только со стороны оси соплодия с экстракарпеллярной частью плода (эпикарпием), которая состоит из лепестков, сросшихся с чашелистиками (рис. 6H–J). Эпикарпий может прирастать к гинецею как со стороны дорзальной части карпеллы, так и с латеральных частей обеих карпелл в зависимости от ориентации плода по отношению к оси соплодия. Соседние плоды срастаются друг с другом только внешней частью эпикарпия (рис. 6H, I). В зоне срастания наружные эпидермы эпикарпия соседних плодов отсутствуют, а клетки основной ткани эпикарпия тангентально удлинены (рис. 6H, I, белые стрелки).

В части плода, где происходит срастание эпикарпия с перикарпием, стенка плода состоит из 44–53 слоев клеток и дифференцирована на (1) экстракарпеллярную часть (эпикарпий) с хорошо развитыми проводящими пучками элементов околоцветника и тычинок, (2) мезокарпий, содержащий проводящие пучки карпелл, и (3) эндокарпий (рис. 6K).

Эпикарпий состоит из наружной эпидермы (один слой прямоугольных немного удлиненных в радиальном направлении тонкостенных клеток; рис. 6К) и основной ткани эпикарпия, состоящей из 20–22 слоев тонкостенных почти изодиаметрических клеток (рис. 6К). В основной ткани эпикарпия расположены два круга проводящих пучков сегментов перианта и тычинок (пучки периферического круга значительно крупнее; рис. 6Н–J).

Мезокарпий состоит из 22–29 слоев клеток и дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны (рис. 6К). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 12–17 слоев изодиаметрических паренхимных клеток (рис. 6К). В этой зоне расположены продольные проводящие пучки карпеллы (рис. 6J, K). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 10–12 слоев тангентально удлиненных тонкостенных клеток (рис. 6К).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных тонкостенных клеток (рис. 6К).

В части плода, лишенной экстракарпеллярной части (с противоположной стороны от оси соплодия), перикарпий состоит из 29–36 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетических зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 6L).

Экзокарпий представлен одним слоем округло-прямоугольных клеток (рис. 6L).

Мезокарпий состоит из 33–38 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 6L): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона (mA) состоит из 20–22 слоев паренхимных изодиаметрических или немного тангентально удлиненных клеток, заполненных флобафенами (рис. 6L). Внутренняя зона (mB) представлена 7–12 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных тонкостенных клеток (рис. 6L).

Эндокарпий представлена одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных тонкостенных клеток (рис. 6L).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод на поперечном срезе имеет округло-многоугольную форму. В части плода лишенной экстракарпеллярной части (с противоположной стороны от оси соплодия) перикарпий состоит из 37–42 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 6M).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных радиально удлиненных клеток, заполненных флобафенами (рис. 6M, N).

Мезокарпий состоит из 35–40 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны (рис. 6M): периферическую (mA) и внутреннюю (mB). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–22 слоев паренхимных изодиаметрических или немного тангентально

удлиненных клеток, заполненных флобафенами (рис. 6М). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 6М, N). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–18 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 6М, O).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид с сильно утолщенными стенками (сходных по строению со склереидами mB; рис. 6O).

Морфология

Зрелый плод светло-коричневый, погружен в цветоложе почти на половину, 10–12 мм в высоту и 8–10 мм в ширину (рис. 5J). Соседние плоды срстаются внешней частью эпикарпия в проксимальной части плода в булавовидные соплодия из 2–6 плодов (рис. 5J). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до уровня срстания с соседними плодами, затем септицидно до того же уровня (рис. 5J). Таким образом, одна створка является производным от половины одной карпеллы. После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 5J, белая стрелка). Стилодии короткие, сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается от 3 до 5 уплощенных крылатых семян.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Зрелый плод разделяется при вскрывании на четыре створки, которые на поперечном срезе имеют форму полумесяца. Перикарпий состоит из 32–42 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 6P, Q).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких клеток неправильной формы, заполненных флобафенами (рис. 6P).

Мезокарпий состоит из 30–40 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 6P–R). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных сильно смятых и иссохших клеток, заполненных флобафенами (рис. 6P). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 6P). Часть проводящих пучков прирастает к внутренней зоне мезокарпия (рис. 6Q). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 6Q, R).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид с сильно утолщенными стенками (рис. 6S).

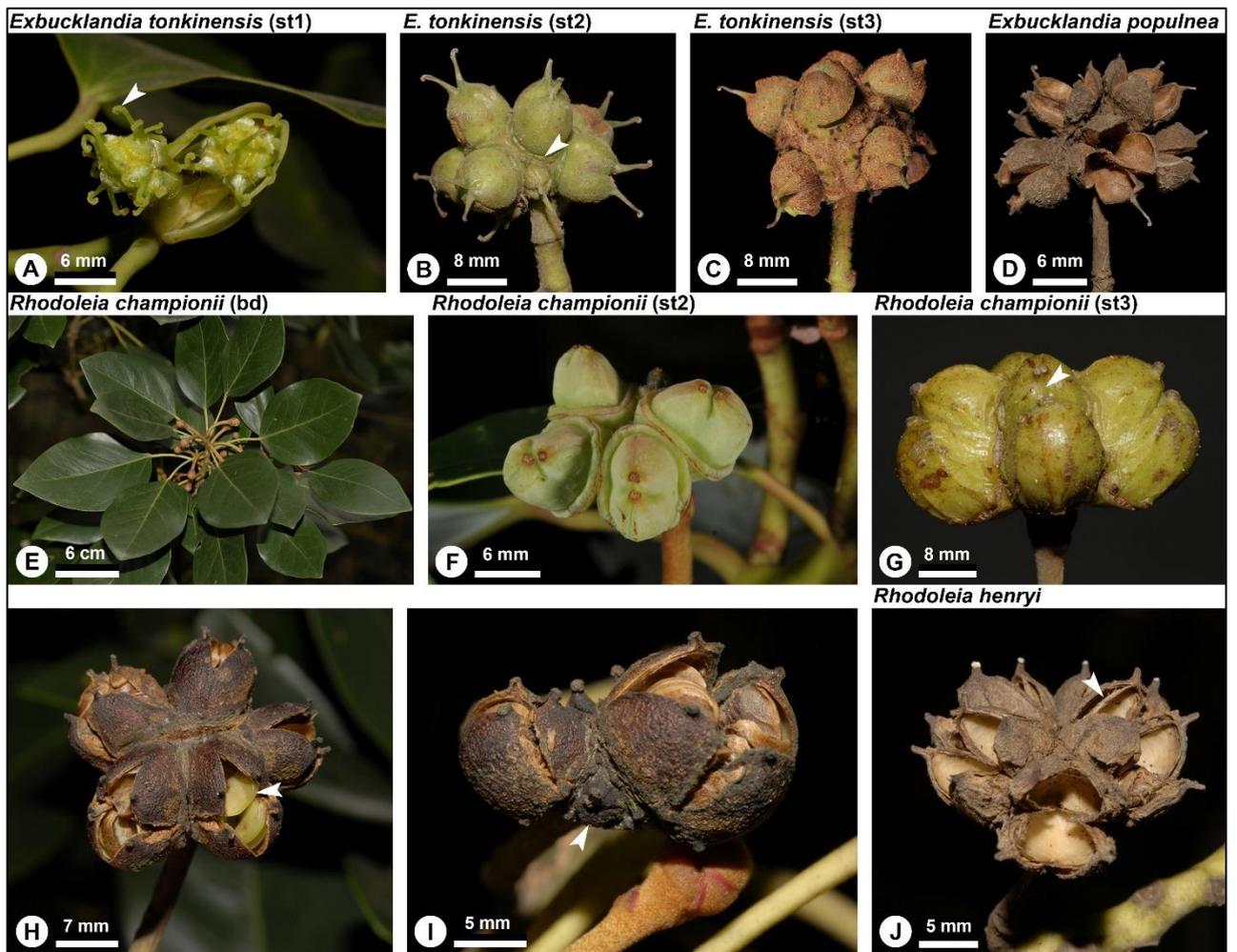


Рисунок 5. Морфология плодов Exbucklandioideae.

A–C, *Exbucklandia tonkinensis*. A, стадия 1 (st1), стрелка указывает на папиллозное рыльце. B, стадия 2 (st2), стрелка указывает на цветоложе. C, стадия 3 (st3). D, *Exbucklandia populnea*. E–I, *Rhodoleia championii*. E, развивающиеся соцветия. F, стадия 2 (st2). G–I, стадия (3). H, стрелка указывает на крылатые семена. I, стрелка указывает на неразвившейся плод. J, *Rhodoleia henryi*, стрелка указывает на отделение внутренней части перикарпия от внешней.

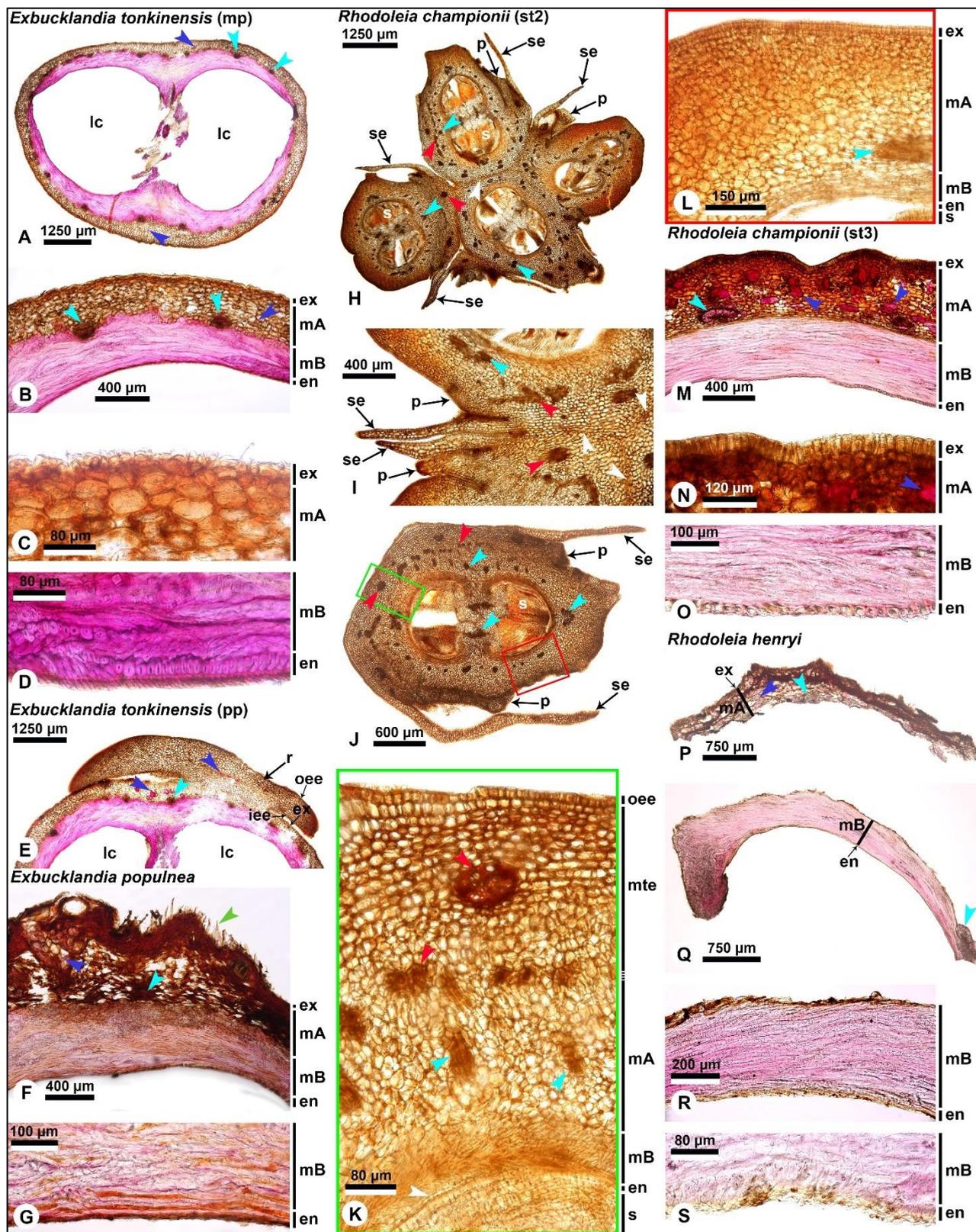


Рисунок 6. Анатомия плодов Exbucklandioideae.

A–E, *Exbucklandia tonkinensis*. A–D, средняя часть плода (mp). A, Общий вид. B, перикарпий. C, внешняя часть перикарпия. D, внутренняя часть перикарпия. E, проксимальная часть плода (pp). F, G, *Exbucklandia populnea*. F, перикарпий. G, внутренняя часть перикарпия. H–O, *Rhodoleia championii*. H–L, стадия 2 (st2). H, соплодие. I, зона срастания соседних плодов. J, отдельный

плод. К, стенка плода (аналогичное место среза отмечено зеленым прямоугольником на рис. 6J). L, перикарпий (аналогичное место среза отмечено красным прямоугольником на рис. 6J). M–O, стадия 3 (st3). M, перикарпий. N, внешняя часть перикарпия. O, внутренняя часть перикарпия. P–S, *Rhodoleia henryi*. P, внешняя часть перикарпия. Q–S, внутренняя часть перикарпия.

3.4. ПОДСЕМЕЙСТВО MYTILARIOIDEAE

Mytilaria

Mytilaria laosensis Lecomte

Морфология

Зрелый плод почти полностью верхний, светло-коричневый, 22–25 мм в высоту и 24–28 мм в ширину (рис. 7A–C). Плод вскрывается четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты плода, затем (обычно) септицидно до такого же уровня (рис. 7A–C). Стилодии не сохраняются. В каждой локуле развиваются от 1 до 3–4 гладких веретеновидных семян.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 52–62 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 7D, E).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных или многоугольных склереид (рис. 7F).

Мезокарпий состоит из 50–60 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 7D, E). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 25–30 слоев паренхимных сильно смятых и иссохших клеток, заполненных флобафенами (рис. 7D), клетки субдермальных слоев полностью склерифицированы и формируют единую непрерывную склерифицированную зону (рис. 7F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 7D). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 7E).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mB), удлинено-округлой на поперечном срезе формы и покрытых кутикулой (рис. 7G).

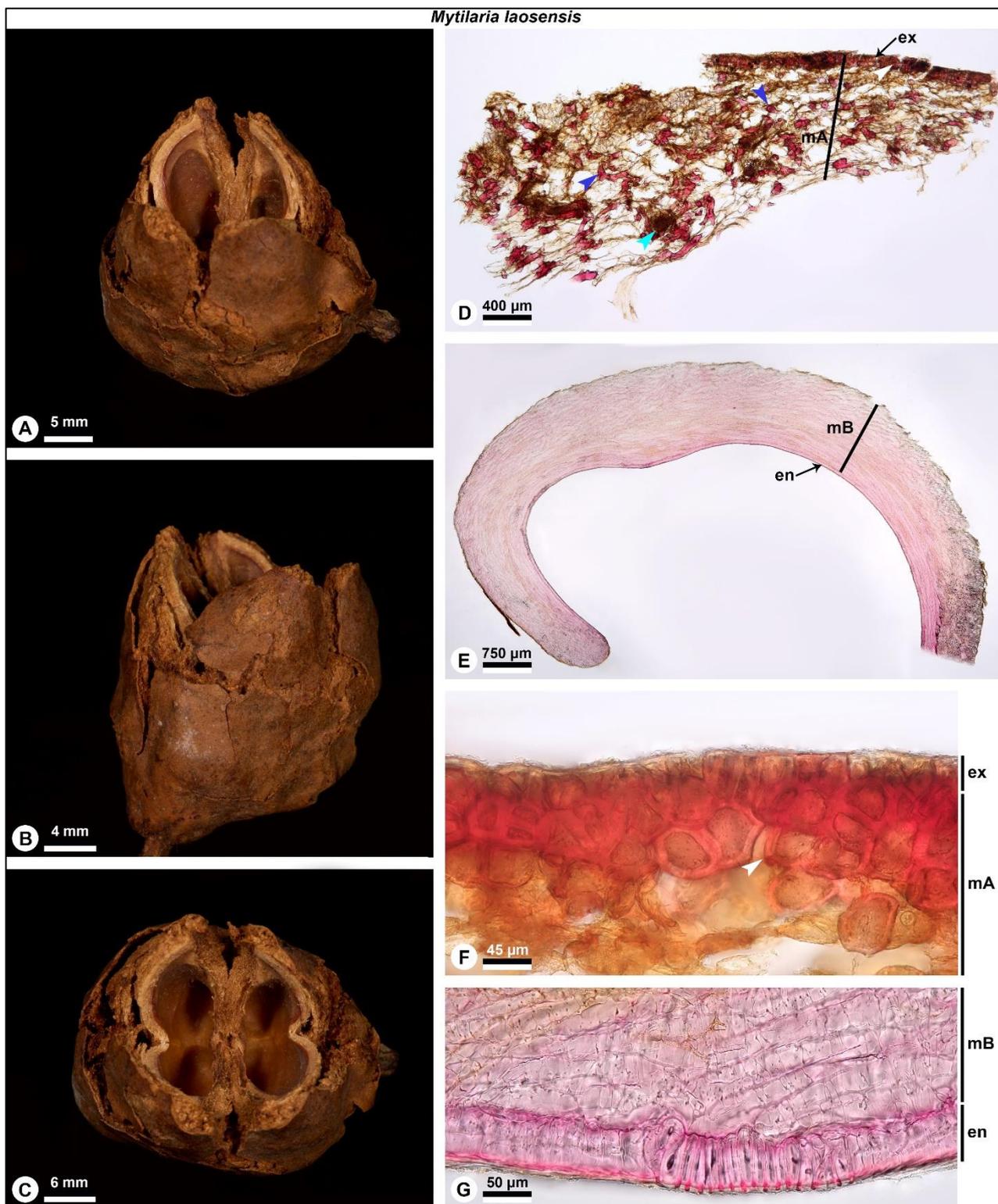


Рисунок 7. Морфология и анатомия плодов Mytilarioideae.

A–G, *Mytilaria laosensis*. A–C, морфология. D–G, анатомия. D, внешняя часть перикарпия. E, внутренняя часть перикарпия. F, экзокарпий, белая стрелка указывает на склерифицированные субдермальные клетки. G, эндокарпий.

3.5. ПОДСЕМЕЙСТВО DISANTHOIDEAE

Disanthus

Disanthus cercidifolius Maxim.

Морфология

Зрелый плод полностью верхний, оранжево-коричневый, сердцевидный, 15–17 мм в высоту и 12–14 мм в ширину (рис. 8А, В). Плод вскрывается вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) двумя створками на 2/3 высоты плода. После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия). Стилодии не сохраняются. В каждой локуле развивается от 3 до 6 мелких гладких веретеновидных семян, внутри каждой локулы заметны деформации внутренней зоны перикарпия, образующиеся вокруг семян (рис. 8В, белая стрелка).

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 38–49 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 8Е).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных склереид (рис. 8F, G).

Мезокарпий состоит из 36–47 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 8Е). Периферическая зона мезокарпия (mА) состоит из 16–20 слоев паренхимных сильно смятых и иссохших клеток, заполненных флорафенами (рис. 8F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 8F). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 20–27 слоями тангентально (или радиально) и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 8Е).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mВ), удлинено-округлой на поперечном срезе формы и покрытых кутикулой (рис. 8H).

Морфология

Зрелый плод почти полностью верхний, светло-коричневый, 12–14 мм в высоту и 10–12 мм в ширину (рис. 8C, D). Плод вскрывается вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) двумя створками почти до основания плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении до середины высоты пода (рис. 8C). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается от 3 до 6 мелких гладких веретеновидных семян, внутри каждой локулы заметны деформации внутренней зоны перикарпия, образующиеся вокруг семян (рис. 8D, белая стрелка).

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 45–51 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 8I, J).

Экзокарпий представлен одним слоем прямоугольных (часто тангентально удлиненных) склереид (рис. 8K).

Мезокарпий состоит из 43–49 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 8I, J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 17–19 слоев паренхимных частично смятых и иссохших клеток (рис. 8I). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 8I). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 26–30 слоями тангентально (или радиально) и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 8J).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (сходных по строению со склереидами mB), удлинено-округлой на поперечном срезе формы и покрытых кутикулой (рис. 8L).

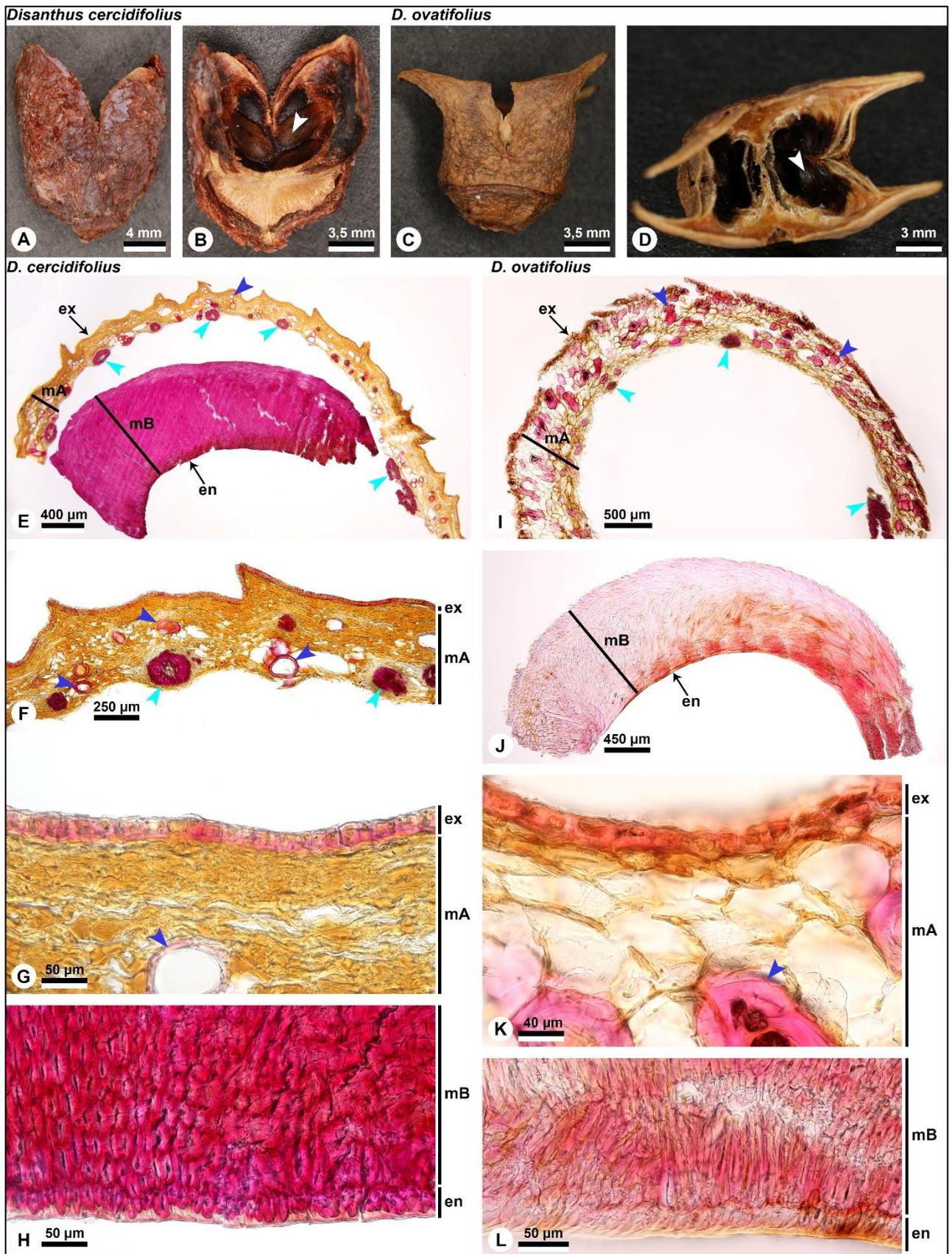


Рисунок 8. Морфология и анатомия плодов Disanthoideae.

A, B, *Disanthus cercidifolius*, морфология. C, D, *D. ovatifolius*, морфология. E–H, *D. cercidifolius*, анатомия. E, перикарпий. F, внешняя часть перикарпия. G, экзокарпий. H, эндокарпий. I–L, *D.*

ovatifolius, анатомия. I, внешняя часть перикарпия. J, внутренняя часть перикарпия. K, экзокарпий. L, эндокарпий.

3.6. ПОДСЕМЕЙСТВО НАМАМЕЛИДОИДЕАЕ

Триба Loropetaleae

Loropetalum

Loropetalum chinense (R. Br.) Oliv.²

Морфология

Из терминального соцветия, состоящего из 7–9 цветков развивается от 1 до 5 плодов (рис. 9А–Н). Завязь светло-желтая, густо опушена, высотой 1 мм и шириной 1 мм, погружена на 2/3 высоты в цветоложе (рис. 9С). В процессе развития желто-зеленый плод приобретает коричневую окраску и достигает 8–10 мм высоты и 7–10 мм ширины (рис. 9D–Н). Зрелые плоды – обратнойцевидные практически полностью нижние (рис. 9Е–Н). Плод вскрываться двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) практически до половины высоты плода (рис. 9F–Н). Внутри каждой локулы пленчатая структура прилегает к семени (рис. 9Е). Стилодии при зрелом плоде не сохраняются. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя (часто развивается только одна карпелла; рис. 9F–Н). В случае, когда развивается только одна карпелла, то в плоде развивается только одно семя.

Анатомия

Опыленная завязь (стадия 1, st1)

Завязь на поперечном срезе имеет овальную форму и состоит из двух локул, разделенных септой, с одним семязачатком в каждой локуле (рис. 10А). Стенка завязи состоит из 15–25 слоев клеток и дифференцирована на (1) экстракарпеллярную часть с хорошо развитыми проводящими пучками элементов околоцветника и тычинок, (2) мезофилл карпеллы, содержащий проводящие пучки карпеллы, и (3) внутреннюю эпидерму карпеллы (рис. 10В).

Экстракарпеллярная часть (эпикарпий) состоит из наружной эпидермы (один слой прямоугольных немного тангентально удлиненных клеток, между которыми закорены многочисленные одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски; рис. 10В, С) и

² Часть данных о строении плодов *Loropetalum chinense* нами опубликовано (Zdravchev et al., 2023).

основной ткани эпикарпия, включающей в себя 5–7 слоев тонкостенных почти изодиаметрических клеток, которые делятся в тангентальном и косом направлениях (рис. 10В). В основной ткани эпикарпия расположены 8 продольных проводящих пучков сегментов перианта и тычинок, образующих круг на поперечном срезе (рис. 10А, В). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **наружная эпидерма карпеллы** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается со стенкой завязи (рис. 10А, В).

Мезофилл карпеллы дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны (рис. 10В). Периферическая зона (mсА) состоит из 5–7 слоев изодиаметрических паренхимных клеток, деление которых происходит в тангентальном и косом направлениях (рис. 10В). В этой зоне расположены продольные проводящие пучки карпеллы, окруженные более мелкими клетками мезофилла (рис. 10А, В). Внутренняя зона мезофилла (mсВ) состоит из 3–10 слоев тангентально удлиненных тонкостенных клеток (рис. 10В). Эта зона толще в латеральных частях карпеллы и тоньше в дорзальной и вентральной частях (рис. 10А).

Внутренняя эпидерма карпеллы представлена 1–2 слоями мелких тонкостенных клеток: второй слой клеток возникает в результате интенсивного тангентального деления клеток исходного единственного слоя внутренней эпидермы (рис. 10D).

Септа состоит из 16–20 слоев клеток, – по 8–10 слоев каждой карпеллы, из которых: 5–6 слоев – изодиаметрические паренхимные клетки периферической зоны мезофилла карпеллы, между которыми расположены латеральные и вентральные проводящие пучки, 2–3 слоя – клетки внутренней зоны мезофилла и 1 слой – внутренняя эпидерма (рис. 10Е).

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Незрелый плод сохраняет овальную форму на поперечном срезе (рис. 10F). Стенка плода состоит из 35–44 слоев клеток (рис. 10G).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной прямоугольными тангентально удлиненными заполненными флобафенами клетками, и покрытой одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками, и основной ткани, сложенной 8–10 слоями изодиаметрических клеток, часть из которых заполнена флобафенами и которые продолжают делиться в радиальном и косом направлениях (рис. 10G, H). В основной ткани эпикарпия расположены проводящие пучки сегментов перианта и тычинок, образующих круг на поперечном срезе (рис. 10F). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 10G).

Мезокарпий состоит из 25–32 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 10G). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 10–12 слоями паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 10G). В этой зоне

расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 10F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 10G, I). К этой стадии клетки mB значительно удлиняются и становятся волокновидными (рис. 10G, I).

Эндокарпий представлен в вентральной и дорзальной частях карпелл 3–4 слоями тонкостенных несклерифицированных клеток, а в латеральных частях карпелл – 5–7 слоями (рис. 10I). Количество слоев клеток эндокарпия увеличилось в следствие тангентальных делений клеток, начавшихся на стадии 1 (st1).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода сохраняет дифференциацию на зоны (рис. 10J, K), характерные для второй стадии (st2) развития. Стенка плода состоит из 45–50 слоев клеток (рис. 10K).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими округлыми тонкостенными заполненными флобафенами клетками и покрытой одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками, и основной ткани, представленной 8–10 слоями паренхимных изодиаметрических заполненных флобафенами клеток, между которыми встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 10K, L). В основной ткани эпикарпия расположены проводящие пучки сегментов перианта и тычинок со склерифицированной обкладкой (рис. 10J). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 10K).

Мезокарпий состоит из 30–37 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 10K). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 10–12 слоями паренхимных изодиаметрических заполненных флобафенами клеток (рис. 10K). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 10K). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 10K, M).

Эндокарпий представлен в вентральной и дорзальной частях карпелл 3–4 слоями тонкостенных несклерифицированных клеток, а в латеральных частях карпелл – 5–7 слоями (количество слоев клеток эндокарпия не увеличивается по сравнению с стадией 2; рис. 10M).

Maingaya

Maingaya malayana Oliv.

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, опушен многочисленными волосками, высотой 15–17 мм и 10–12 мм в ширину, погружен в цветоложе на половину высоты, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до основания плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части (рис. 9I–K). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 9J, K). Короткие стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий в **дистальной части плода (dp)** состоит из 44–53 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 11A, B).

Экзокарпий представлен одним слоем многоугольных тангентально удлиненных склереид и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 11A, C).

Мезокарпий состоит из 42–51 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–18 слоев паренхимных клеток, заполненных флобафенами (рис. 11A), клетки субдермальных слоев полностью склерифицированы и формируют единую непрерывную склерифицированную зону (рис. 11C). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 27–33 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 11B).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе удлинено-округлую форму (рис. 11B, D).

Перикарпий в **средней части плода (mp)** состоит из 44–57 слоев клеток, дифференцирован на три гистогенетические зоны (экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий) и имеет схожее строение с

таковым в дистальной части плода, отличается только количеством слоев клеток мезокарпия (рис. 11Е, F). На этом уровне к перикарпию плотно прилегает и частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий).

Эпикарпий дифференцирован на 3 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, представленную многоугольными склереидами и покрытую одноклеточными склерифицированными волосками; (2) основную ткань, сложенную 15–17 слоями паренхимных заполненных флобафенами клеток (клетки субдермальных слоев, прилежащих к наружной эпидерме, склерифицируются) и включающую в себя проводящие пучки чашечки; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной и также покрытую множеством одноклеточных склерифицированных волосков (рис. 11Е, G).

Экзокарпий представлен одним слоем многоугольных тангентально удлинённых склереид и покрыт многочисленными одноклеточными склерифицированными волосками (рис. 11H).

Мезокарпий состоит из 42–55 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 12–15 слоев паренхимных заполненных флобафенами клеток (рис. 11Е), клетки субдермальных слоев склерифицируются (рис. 11H). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой. Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 30–40 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 11F).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 11I).

Matudaea

Matudaea trinervia Lundell

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, опушен многочисленными волосками, высотой 12–17 мм и 10–12 мм в ширину, полностью верхний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, часто одна карпелла не развивается (рис. 9L, M). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 9M). Короткие стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя. В случае, когда развивается только одна карпелла, то в плоде развивается только одно семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 60–67 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 11J, K).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных тангентально удлиненных клеток, заполненных флобафенами, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 11J, L).

Мезокарпий состоит из 58–65 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 11J, K). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 23–25 слоями паренхимных тангентально удлиненных клеток, заполненных флобафенами (рис. 11J). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 11J). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 35–40 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 11K, M, N).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, покрытых кутикулой и имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 11M, N).

Embolanthera

Embolanthera glabrescens H. L. Li

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, высотой 7–10 мм и 7–9 мм в ширину, полностью погружен в цветоложе, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода (рис. 9N, O). После вскрывания опушение почти полностью сшелушивается, а внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий, экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 9N, O). Короткие стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 40–49 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 11O, P).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками и покрытой звездчатыми склерифицированными волосками (которые сшелушиваются после вскрывания плода; рис. 11Q), и основной ткани, представленной 10–12 слоями паренхимных радиально удлиненных и иногда склерифицированных клеток (клетки субдермальных слоев заполнены флобафенами), часть которых склерифицируется (рис. 11O). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 11O).

Мезокарпий состоит из 28–35 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 11O, P). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 10–15 слоями паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 11O). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 11O). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 18–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волоковидных склереид (рис. 11P, R).

Эндокарпий состоит из одного слоя волоковидных тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 11R).



Рисунок 9. Морфология плодов Loropetaleae.

A–H, *Loropetalum chinense*. A, развивающееся соцветие. B, цветки. C, опыленная завязь (st1). D, незрелый плод (st2). E–H, зрелый плод (st3), неразвившиеся карпеллы отмечены белыми стрелками, а пленчатая структура, прилегающая к семени, отмечена голубой стрелкой. I–K, *Maingaya malayana*. L, M *Matudaea trinervia*. N, O, *Embolanthera glabrescens*.

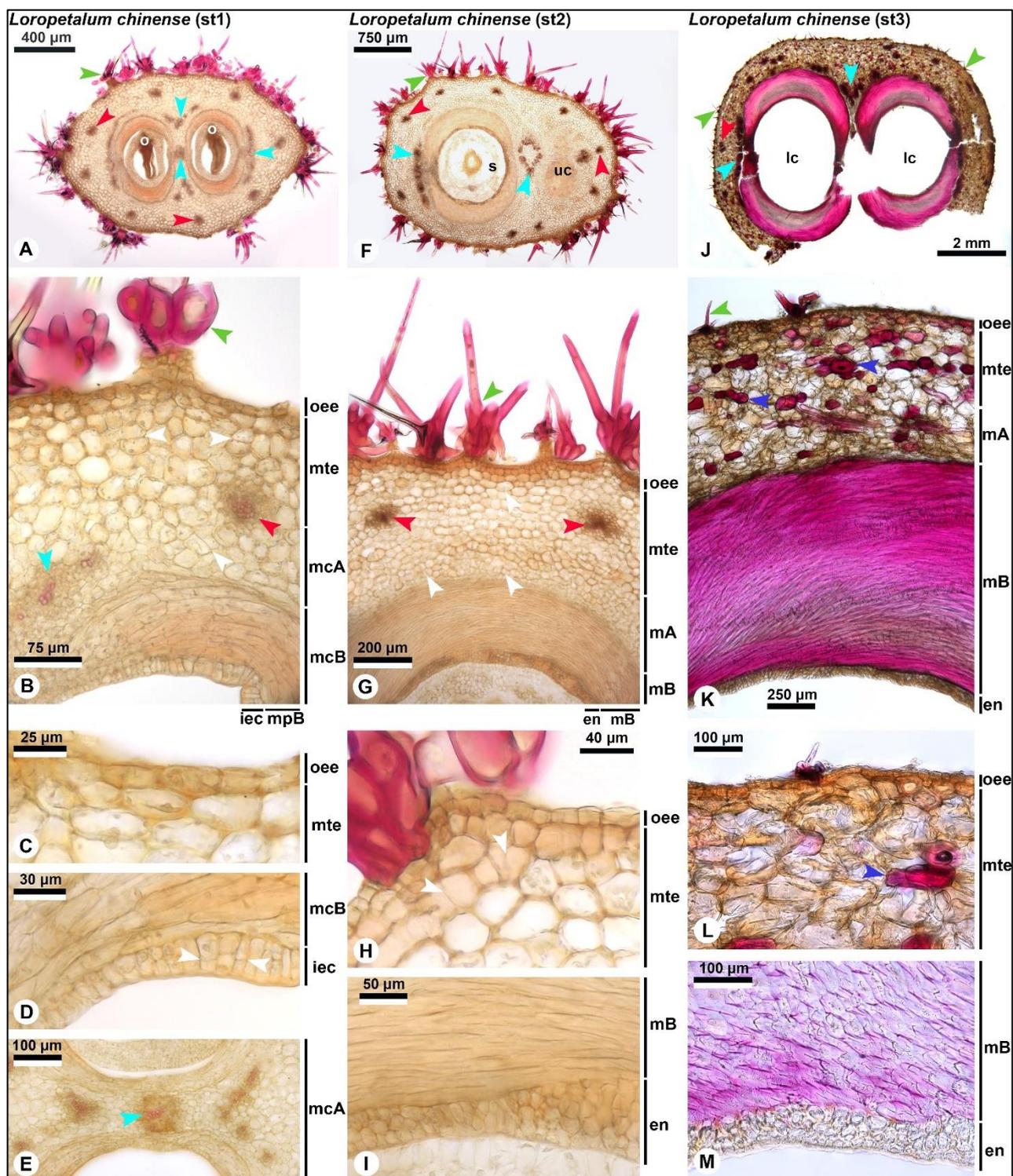


Рисунок 10. Анатомия плодов Loropetalae (часть 1).

A–M, *Loropetalum chinense*. A–E, опыленная завязь (st1). A, общий вид. B, стенка завязи. C, наружная эпидерма эпикарпия. D, внутренняя эпидерма карпеллы. E, септа. F–I, незрелый плод (st2). F, общий вид. G, стенка плода. H, наружная эпидерма эпикарпия. I, эндокарпий. J–M, зрелый плод (st3). J, общий вид. K, стенка плода. L, наружная эпидерма эпикарпия. M, эндокарпий.

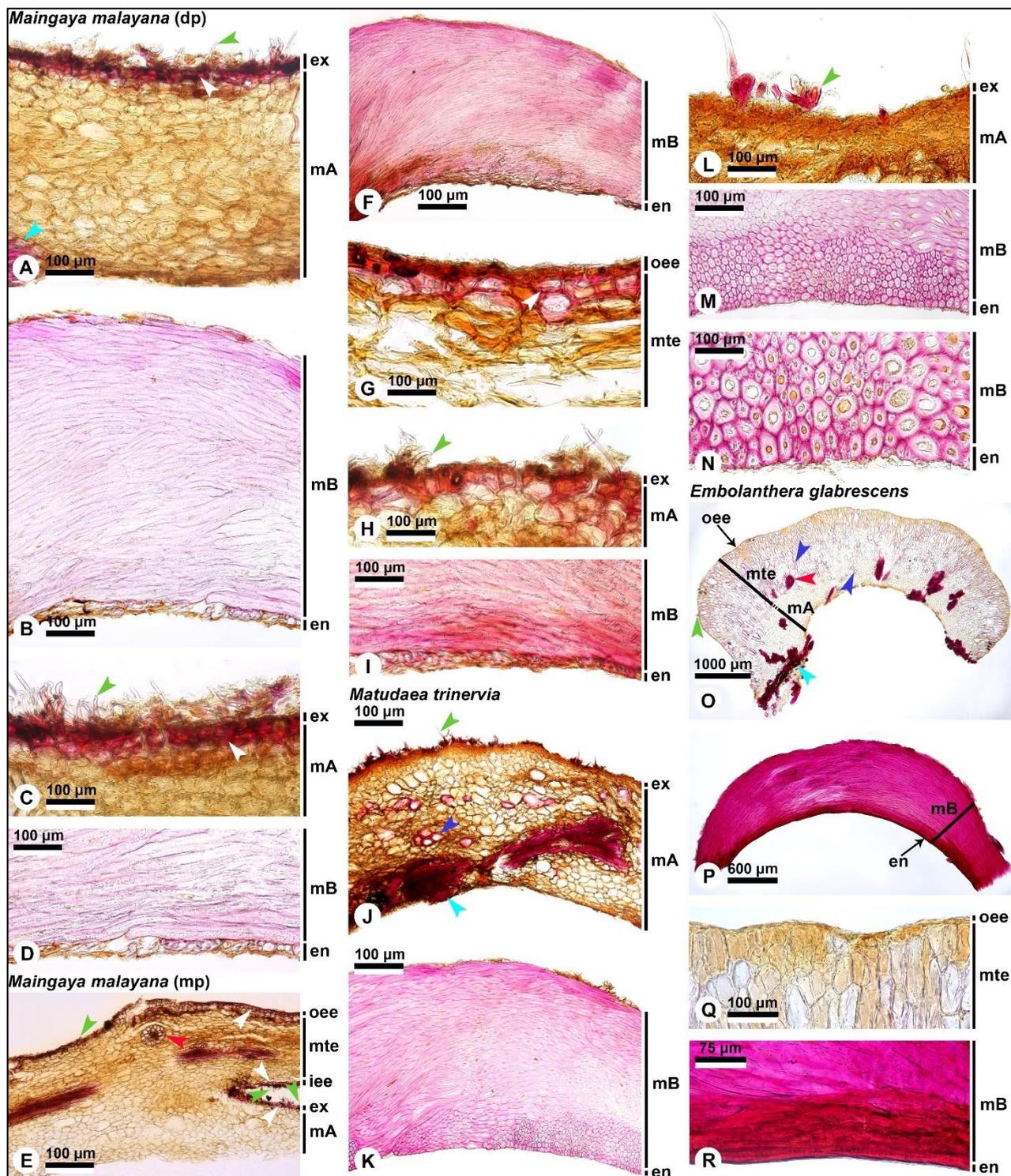


Рисунок 11. Анатомия плодов Logopetaleae (часть 2).

A–I, *Maingaya malayana*. A–D, дистальная часть плода (dp). А, внешняя часть перикарпия, белая стрелка указывает на склерифицированные субдермальные клетки. В, внутренняя часть перикарпия. С, экзокарпий. D, эндокарпий. E–I, средняя часть плода (mp). E, внешняя часть стенки плода, белая стрелка указывает на склерифицированные субдермальные клетки. F, внутренняя часть стенки плода. G, наружная эпидерма эпикарпия. H, экзокарпий. I, эндокарпий. J–N, *Matudaea trinervia*. J, внешняя часть перикарпия. K, внутренняя часть перикарпия. L,

экзокарпий. М, N, эндокарпий. O–R, *Embolanthera glabrescens*. O, внешняя часть стенки плода. P, внутренняя часть стенки плода. Q, наружная эпидерма эпикарпия. R, эндокарпий.

Триба *Corylopsideae*

Corylopsis

Corylopsis glabrescens Franch. & Sav.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) зеленый, высотой 5–7 мм и 5–6 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 12А). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 7–8 мм высоты и 6–7 мм ширины на стадии 3 (рис. 12В). Зрелый плод (st3) темно-коричневый (почти черный), полунижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части (рис. 12В). Стилodium сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Незрелый плод на поперечном срезе имеет округлую форму (рис. 13А). Перикарпий состоит из 44–52 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 13А).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких округлых тонкостенных клеток (рис. 13В, С).

Мезокарпий состоит из 42–50 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 13В). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 17–20 слоями паренхимных изодиаметрических разноразмерных клеток (рис. 13В). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 13А, В). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 25–30 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 13В, D). На этой стадии клетки mВ значительно удлиняются и становятся волокновидными (рис. 13В, D).

Эндокарпий состоит из одного слоя косо-продольно удлиненных клеток, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 13D).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 44–52 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 13Е).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, заполненных флобафенами и покрытых кутикулой (рис. 13Е, F).

Мезокарпий состоит из 42–50 слоев клеток (также как и на стадии 2) и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 13Е, F). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 17–20 слоями паренхимных сильно смятых клеток, большинство из которых заполнены флобафенами. В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 13Е, F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид (рис. 13Е, F).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлинённых склереид (рис. 13G).

Corylopsis spicata Siebold & Zucc.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) высотой 6–8 мм и 6–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 12С). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 9–12 мм высоты и 8–9 мм ширины на стадии 3. Зрелый плод (st3) темно-коричневый, полунижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части. Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

В **средней части плода (mp)** к перикарпию с латеральных сторон частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий; рис. 13Н).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, и основной ткани, представленной 12–15 слоями паренхимных клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 13Н–J). В месте срастания эпикарпия с перикарпием внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 13Н).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток (рис. 13J).

Мезокарпий состоит из 30–37 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 13Н, J, K). Периферическая зона (mA) состоит из 10–12 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 13Н). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 13Н). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых клеток, которые начинают склерифицироваться в центробежном направлении (рис. 13Н).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе округлую радиально удлинённую форму (рис. 13К).

В **проксимальной части плода (pp)** перикарпий полностью срастается с эпикарпием (рис. 13L). Стенка плода состоит из 45–54 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 13M).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными клетками, и основной ткани, представленной 8–10 слоями паренхимных клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 13L–N). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 13M).

Мезокарпий состоит из 35–42 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 13M). Периферическая зона (mA) состоит из 10–12 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 13M). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 13L, M). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых клеток, которые начинают склерифицироваться в центробежном направлении (рис. 13M, O).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе округлую радиально удлинённую форму (рис. 13O).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

В **средней части плода (mp)** к перикарпию с латеральных сторон частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий; рис. 13P).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, и основной ткани, представленной 15–17 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 13P). В месте срастания эпикарпия с перикарпием внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 13P).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток (рис. 13P).

Мезокарпий состоит из 30–37 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 13P). Периферическая зона (mA) состоит из 10–12 слоев паренхимных немного радиально удлинённых разноразмерных клеток (рис. 13P). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 13P). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 13P).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 13P).

Corylopsis veitchiana Bean

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) зеленый, густо опушен, высотой 5–7 мм и 5–7 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 12D). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 7–9 мм высоты и 6–8 мм ширины на стадии 3 (рис. 12E). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, полунижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 12E). Стилodium сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

В **средней части плода (mp)** к перикарпию с латеральной стороны частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий; рис. 14A).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 12–15 слоями паренхимных клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 14A). В месте срастания эпикарпия с перикарпием внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 14A).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 14A).

Мезокарпий состоит из 22–28 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 14A). Периферическая зона (mA) состоит из 7–8 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 14A). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 14A). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–20 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных клеток, которые начинают склерифицироваться в центробежном направлении (рис. 14A).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлиненных склереид (рис. 14A).

Стенка плода в **проксимальной части плода (pp)** состоит из 37–47 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 14В). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 14В, С).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 8–10 слоями паренхимных клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 14В, С).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 14С).

Мезокарпий состоит из 27–33 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 14А). Периферическая зона (mA) состоит из 7–8 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 14В, С). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 14В). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых клеток, которые начинают склерифицироваться в центробежном направлении (рис. 14В–D).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 14D).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 46–55 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 14Е).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 14Е, F).

Мезокарпий состоит из 44–53 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 14Е). Периферическая зона (mA) состоит из 19–23 слоев паренхимных преимущественно радиально удлинённых разноразмерных клеток (рис. 14Е). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 14Е, F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 14Е, G).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид (рис. 14G).

Corylopsis gotoana Makino

Морфология

Зрелый плод (стадия 3, st3) серо-черный, густо опушен, высотой 7–9 мм и 5–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 12F). Зрелый плод (st3) вскрывается только двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально; рис. 12F) до середины высоты плода. Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

В **средней части плода (mp)** к перикарпию с латеральной стороны частично прирастает цветоложе (экстракарпеллярная часть плода, эпикарпий; рис. 14H).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 7–10 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 14H, I). В месте срастания эпикарпия с перикарпием внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 14H).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные склерифицированные волоски (рис. 14I).

Мезокарпий состоит из 27–35 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 14H). Периферическая зона (mA) состоит из 7–10 слоев паренхимных преимущественно радиально удлиненных разноразмерных клеток (рис. 14H). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 14H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 14H, J).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 14J).

Стенка плода в **проксимальной части плода (pp)** состоит из 37–43 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 14K). На этом уровне

происходит полное срастание эпикарпия и перикарпия, лакуны отсутствуют, а внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены (рис. 14К).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 5–7 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 14К, L).

Мезокарпий состоит из 30–34 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 14К). Периферическая зона (mA) состоит из 5–7 слоев паренхимных преимущественно радиально удлиненных разноразмерных клеток (рис. 14К). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 14К). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–27 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 14К).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлиненных склереид (рис. 14К).

Corylopsis sinensis Hemsl.

Морфология

Плод развивается из густоопушенной завязи высотой 3–4 мм и 2–3 мм шириной (стадия 1, st1), почти полностью окруженной чашечкой (рис. 12G). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 7–8 мм высоты и 5–6 мм ширины на стадии 2 (рис. 12H) и 8–10 мм высоты и 7–8 мм ширины на стадии 3 (рис. 12I). В процессе развития за счет увеличения размера плод на стадии 3 (st3) срастается с чашечкой только до половины высоты (рис. 12I). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, полунижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 12I). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 38–47 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 14M, N). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 14M, N).

Эпикарпий дифференцирован на 3 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, представленную мелкими тонкостенными клетками и покрытую одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками; (2) основную ткань, сложенную 8–10 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной, и также покрытую одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками (рис. 14N–P).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 14P).

Мезокарпий состоит из 28–35 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 8–10 слоев изодиаметрических паренхимных клеток (рис. 14N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–5 брахисклереиды (рис. 14N). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 14N).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склерейд (рис. 14Q).

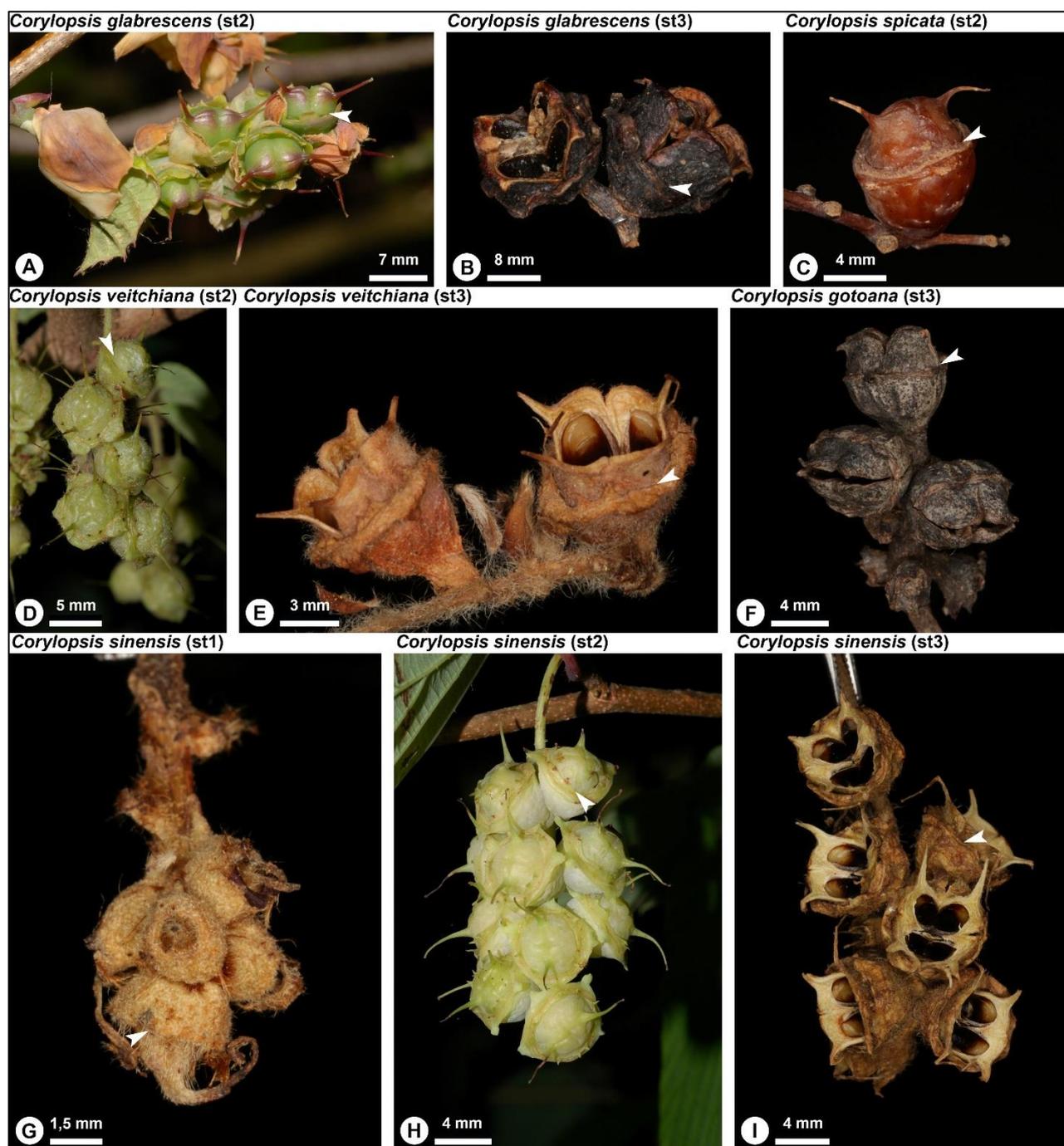


Рисунок 12. Морфология плодов Corylopsideae.

A, B, *Corylopsis glabrescens*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. A, незрелый плод (st2). B, зрелый плод (st3). C, *Corylopsis spicata*, незрелый плод (st2), стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. D, E, *Corylopsis veitchiana*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода D, незрелый плод (st2). E, зрелый плод (st3). F, *Corylopsis gotoana*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. G–I, *Corylopsis sinensis*, стрелки

указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. G, опыленная завязь (st1).
 H, незрелый плод (st2). I, зрелый плод (st3).

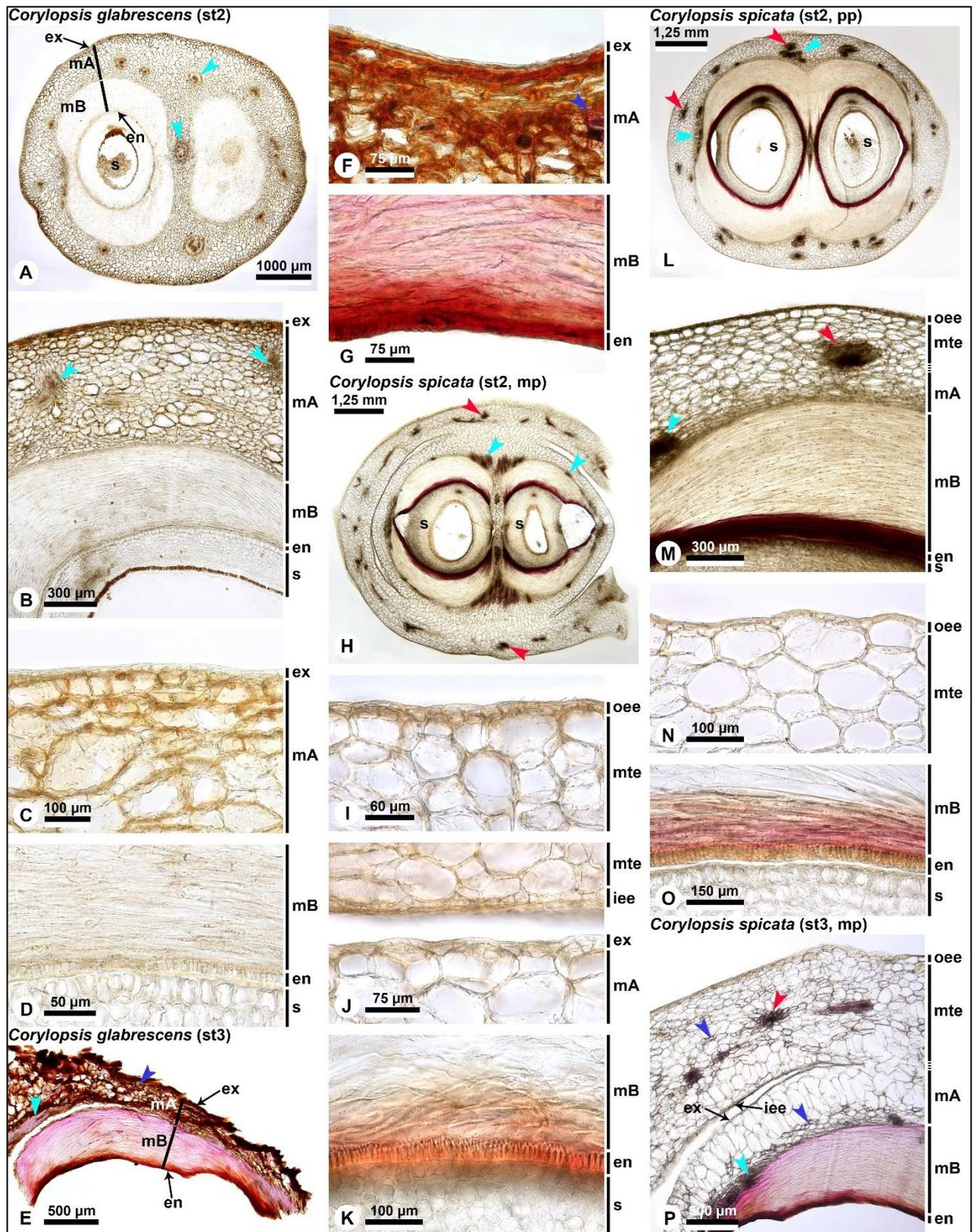


Рисунок 13. Анатомия плодов Corylopsideae (часть 1).

A–G, *Corylopsis glabrescens*. A–D, незрелый плод (st2). A, общий вид. B, перикарпий. C, экзокарпий. D, эндокарпий. E–G, зрелый плод (st3). E, перикарпий. F, экзокарпий. G, эндокарпий.

Н–Р, *Corylopsis spicata*. Н–О, незрелый плод (st2). Н–К, средняя часть плода (mp). Н, общий вид. I, наружная эпидерма эпикарпия. J, внутренняя эпидерма эпикарпия и экзокарпий. К, эндокарпий. L–О, проксимальная часть плода (pp). L, общий вид. М, стенка плода. N, наружная эпидерма эпикарпия. О, эндокарпий. Р, зрелый плод (st3), стенка плода.

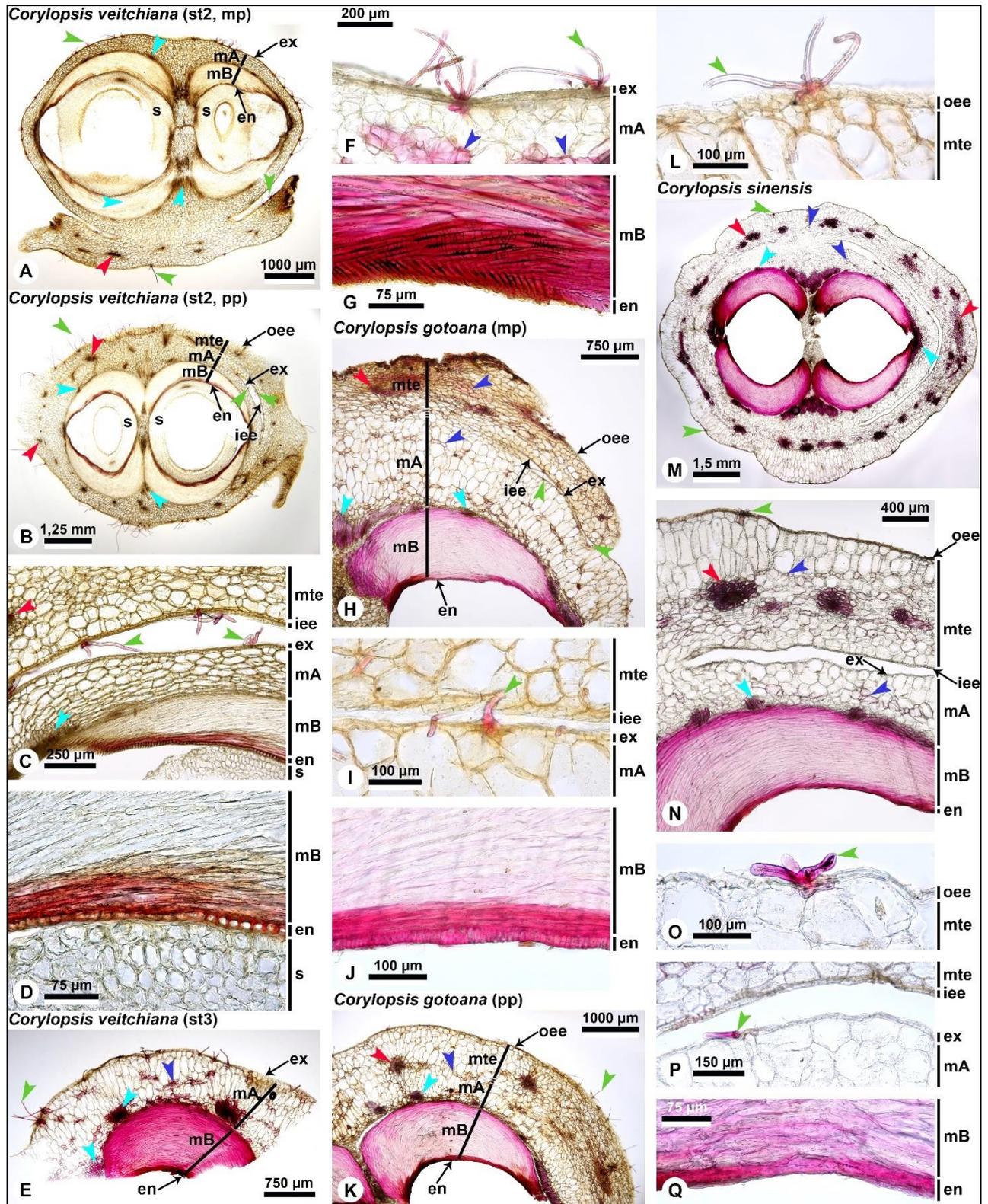


Рисунок 14. Анатомия плодов Corylopsideae (часть 2).

A–G, *Corylopsis veitchiana*. A–D, незрелый плод (st2). A, средняя часть плода (mp), общий вид. B–D, проксимальная часть плода (pp). B, общий вид. C, стенка плода. D, эндокарпий. E–G, зрелый плод (st3). E, перикарпий. F, экзокарпий. G, эндокарпий. H–L, *Corylopsis gotoana*. H–J, средняя часть плода (mp). H, стенка плода. I, внутренняя эпидерма эпикарпия и экзокарпий. J, эндокарпий. K, L, проксимальная часть плода (pp). K, стенка плода. L, наружная эпидерма эпикарпия. M–Q, *Corylopsis sinensis*. M, общий вид. N, стенка плода. O, наружная эпидерма эпикарпия. P, внутренняя эпидерма эпикарпия и экзокарпий. Q, эндокарпий.

Триба Eustigmateae

Fortunearia

Fortunearia sinensis Rehder & E. H. Wilson

Морфология

Соцветия пазушные, в каждом закладывается до 20 цветков (рис. 15А). Из соцветия развивается 5–9 плодов (рис. 15В, С). Незрелый плод (стадия 2, st2) высотой 8–10 мм и 6–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе, зеленый, покрыт бородавчатыми выростами (чечевичками) (рис. 15В). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 12–15 мм высоты и 7–10 мм ширины на стадии 3 (st3; 15С). Зрелый плод (st3) темно-коричневый, полунижний, покрыт бородавчатыми выростами (чечевичками), вскрывается четырьмя створками сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до основания плода, затем септицидно до середины высоты (рис. 15С). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 15С). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Опыленная завязь (стадия 1, st1)

Завязь на поперечном срезе имеет овальную форму (рис. 16А). Стенка завязи состоит из 27–34 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: наружную эпидерму карпеллы, мезофилл и внутреннюю эпидерму (рис. 16А, В). На периферии стенки карпеллы расположены чечевички, сложенные клетками наружной эпидермы и мезофилла карпеллы (рис. 16А, В).

Наружная эпидерма карпеллы состоит из одного слоя тонкостенных округлых немного тангентально удлиненных клеток (рис. 16В, С).

Мезофилл карпеллы состоит из 25–32 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (мсА) и внутреннюю (мсВ) топографические зоны (рис. 16В). Периферическая зона мезофилла карпеллы (мсА) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 16В, С). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 16А, В).

Внутренняя зона мезофилла карпеллы (mB) представлена 10–12 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 16B, D).

Внутренняя эпидерма карпеллы состоит из одного слоя тангентально и косо-продольно удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 16D).

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Перикарпий состоит из 44–50 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16E). На периферии перикарпия расположены чечевички, сложенные клетками экзокарпия и мезокарпия (рис. 16E).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток (рис. 16F).

Мезокарпий состоит из 42–48 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 16E). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 17–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, часть из которых заполнена флобафенами (преимущественно в периферических слоях этой зоны; рис. 16E, F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 16E). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–28 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 16E). На этой стадии клетки mB значительно удлиняются, становятся волокновидными и начинают склерифицироваться в центробежном направлении (рис. 16E, G).

Эндокарпий состоит из одного слоя тангентально удлиненных клеток, начинающих склерифицироваться (рис. 16G).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 44–50 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16H).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных тангентально удлиненных, заполненных флобафенами клеток (рис. 16I).

Мезокарпий состоит из 42–48 слоев клеток (также как и на стадии 2) и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 16H). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 17–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, большинство из которых заполнены флобафенами. Клетки субдермального слоя меньше остальных клеток mA и немного тангентально удлинены (рис. 16H). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 16H, I). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–28 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 16H, J).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе округло-прямоугольную форму (рис. 16J).

Sinowilsonia

Sinowilsonia henryi Hemsl.

Морфология

Плод развивается из густоопушенной завязи высотой 5–7 мм и 3–5 мм шириной (стадия 1, st1), полностью окруженной чашечкой (рис. 15D). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 8–9 мм высоты и 5–7 мм ширины на стадии 2 (st2; рис. 15E) и 10–12 мм высоты и 7–9 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 15F). В процессе развития за счет увеличения размера на стадии 3 (st3) плод срастается с чашечкой только до половины высоты (рис. 15F). Зрелый плод вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части (рис. 15F). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 15F). При зрелом плоде стилодии не сохраняются. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий в **дистальной части плода (dp)** состоит из 39–47 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16K).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких тонкостенных тангентально удлиненных клеток, между которыми заякорены многочисленные одноклеточные склерифицированные волоски (рис. 16L).

Мезокарпий состоит из 37–45 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 16K). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 12–15 слоев радиально удлиненных (в латеральной части плода) или изодиаметрических (в дорзальных частях плода) паренхимных клеток (рис. 16K). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 16K). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 16K, M).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 16М).

Стенка плода в **средней части плода (mp)** состоит из 52–59 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16N). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 16N, O).

Эпикарпий дифференцирован на 3 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, представленную мелкими тонкостенными клетками и покрытую одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками; (2) основную ткань, сложенную 10–12 слоями паренхимных клеток, между которыми встречаются отдельные брахисклереиды; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной и также покрытую множеством одноклеточных звездчатых склерифицированных волосков (рис. 16N, O).

Экзокарпий представлен одним слоем тангентально удлинённых тонкостенных клеток, между которыми закорены многочисленные одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 16O).

Мезокарпий состоит из 40–45 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–12 слоев радиально удлинённых (в латеральной части плода) и редко склерифицированных или изодиаметрических (в дорзальных частях плода) паренхимных клеток (рис. 16N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 16N). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 30–33 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 16N).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 16N).

Стенка плода в **проксимальной части плода (pp)** состоит из 54–62 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16P). На этом уровне происходит полное срастание эпикарпия и перикарпия, лакуны отсутствуют, а внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены.

Эпикарпий дифференцирован на 2 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, представленную мелкими тонкостенными клетками и покрытую одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками; (2) основную ткань, сложенную 7–8 слоями мелких изодиаметрических (субдермальные слои) или радиально удлинённых паренхимных клеток, между которыми встречаются отдельные брахисклереиды (рис. 16P, Q).

Мезокарпий состоит из 45–52 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 16P). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–12 слоев радиально удлиненных (периферические слои) или мелких изодиаметрических (слои, прилежащие к mB) паренхимных клеток (рис. 16P). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 16P). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 35–40 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 16P).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 16P).

Eustigma

Eustigma balansae Oliv.

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, опушен многочисленными волосками, высотой 16–18 мм и 12–14 мм в ширину, почти полностью погружен в цветоложе, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части (рис. 15G–I). После вскрывания внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпии и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий, экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 15G, H). При зрелом плоде стилодии не сохраняются. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 62–72 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 16R, S). На этом уровне к перикарпию плотно прилегает и частично прирастает цветоложе (эпикарпий, экстракарпеллярная часть плода).

Эпикарпий плода дифференцирован на 3 зоны: (1) однослойную наружную эпидерму, представленную мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками и покрытую одноклеточными звездчатыми склерифицированными волосками; (2) основную ткань, сложенную 12–15 слоями паренхимных клеток, заполненных флобафенами, между которыми расположены множественные брахисклерейды (одиночные или собранные в группы по 2–5) и включающую в себя проводящие пучки чашечки; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной и также покрытую множеством одноклеточных звездчатых склерифицированных волосков (рис. 16R).

Экзокарпий представлен одним слоем мелких заполненных флобафенами клеток, между которыми закорены многочисленные одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 16R).

Мезокарпий состоит из 60–70 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных клеток, заполненных флобафенами (рис. 16R). В этой зоне

расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются множественные отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 16R). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 45–50 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 16S, T).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 16T).

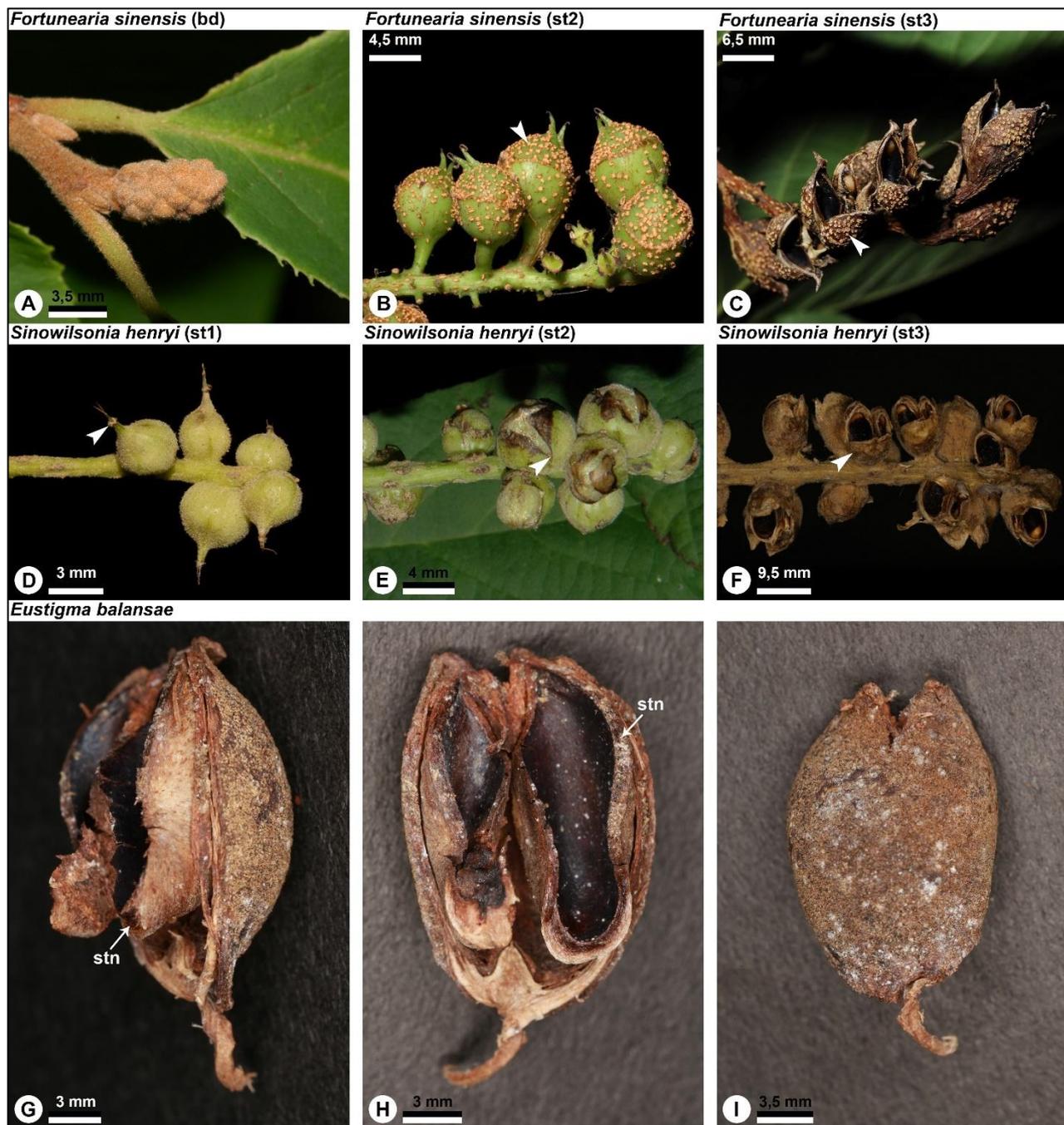


Рисунок 15. Морфология плодов Eustigmataceae.

A–C, *Fortunearia sinensis*. A, развивающееся соцветие. B, незрелый плод (st2), стрелка указывает на бородавчатые выросты (чечевички). C, зрелый плод (st3), стрелка указывает на бородавчатые выросты (чечевички). D–F, *Sinowilsonia henryi*. D, опыленная завязь (st1), стрелка указывает на

примыкание перианта к гинецею. Е, незрелый плод (st2), стрелка указывает на примыкание перианта к гинецею. F, зрелый плод (st3), стрелка указывает на примыкание перианта к гинецею. G–I, *Eustigma balansae*.

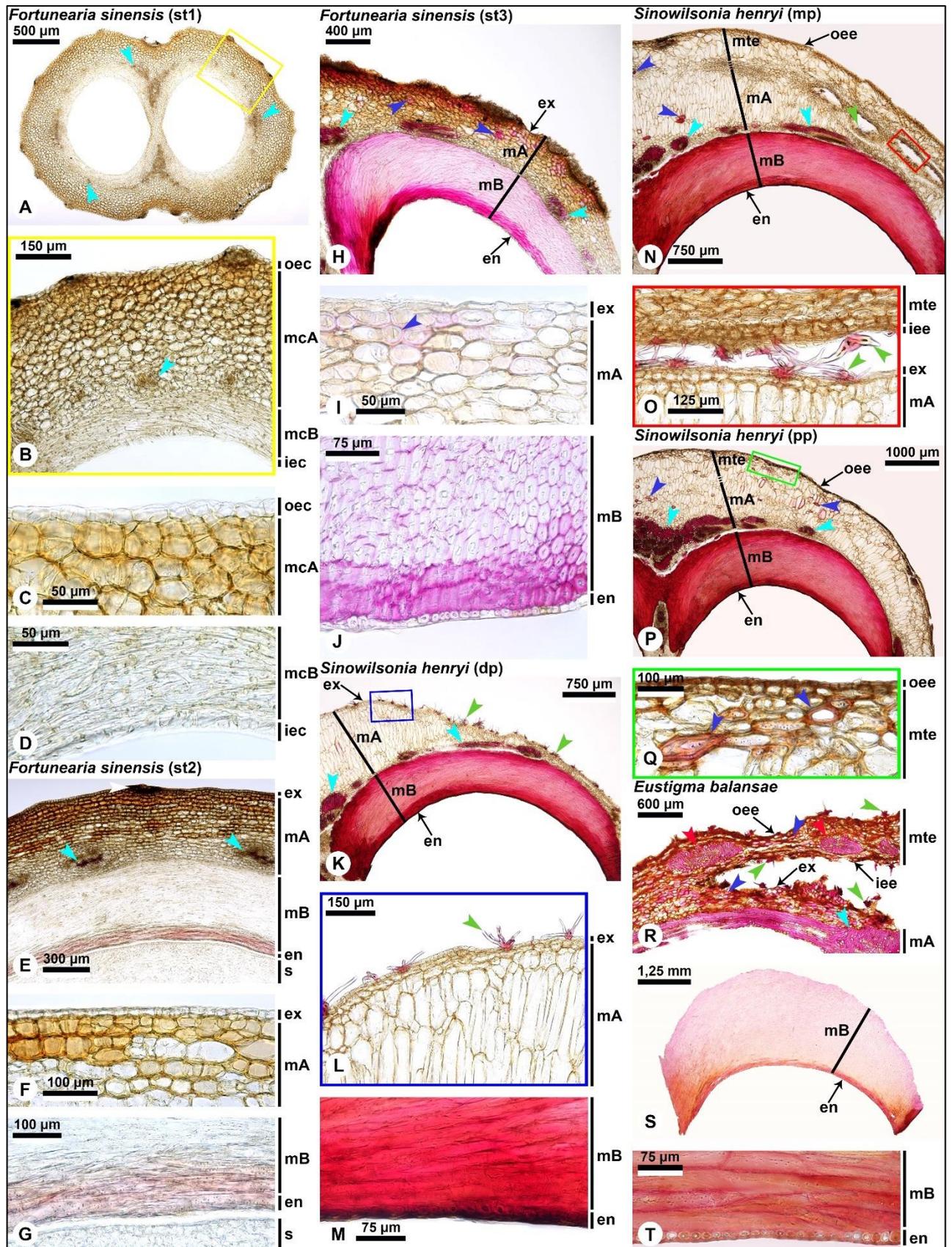


Рисунок 16. Анатомия плодов Eustigmatеae.

A–J, *Fortunearia sinensis*. A–D, опыленная завязь (st1). A, общий вид. B, стенка карпеллы, место среза отмечено желтым прямоугольником на рис. 16A. C, наружная эпидерма карпеллы. D, внутренняя эпидерма карпеллы. E–G, незрелый плод (st2). E, перикарпий, белая стрелка указывает на бородавчатые выросты. F, экзокарпий. G, эндокарпий. H–I, зрелый плод (st3). H, перикарпий. I, экзокарпий. J, эндокарпий. K–Q, *Sinowilsonia henryi*. K–M, дистальная часть плода (dp). K, перикарпий. L, экзокарпий, место среза отмечено синим прямоугольником на рис. 16K. M, эндокарпий. N, O, средняя часть плода (mp). N, стенка плода. O, лакуна, экзокарпий и наружная эпидерма эпикарпия, место среза отмечено красным прямоугольником на рис. 16N. P, Q, проксимальная часть плода (pp). P, стенка плода. Q, наружная эпидерма эпикарпия, место среза отмечено зеленым прямоугольником на рис. 16P. R–T, *Eustigma balansae*. R, периферическая часть стенки плода. S, внутренняя часть стенки плода. T, эндокарпий.

Триба *Dicorypheae*

Dicoryphe

Dicoryphe laurina Baill.

Морфология

Зрелый плод (st3) темно-коричневый, высотой 10–12 мм и 8–10 мм в ширину, полностью нижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно почти до основания (дорзо-вентрально; рис. 17А, В). После вскрывания внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 17А, В). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 52–62 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18А, В).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками, и основной ткани, представленной 15–17 слоями паренхимных клеток (клетки субдермального слоя частично склерифицируются), часть которых заполнена флобафенами (рис. 18А, С). Среди клеток основной ткани эпикарпия расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 18А, С). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 18А).

Мезокарпий состоит из 35–43 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 18А, В). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 8–10 слоями паренхимных клеток (рис. 18А). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 18А). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 27–33 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волоковидных склереид (рис. 18В, D).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 18D).

Dicoryphe macrophylla Baill.

Морфология

Зрелый плод (st3) темно-коричневый (почти черный), высотой 30–35 мм и 15–17 мм в ширину, почти полностью нижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно почти до основания (дорзо-вентрально; рис. 17С, D). После вскрывания внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 17С, D). Стилodium сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 17С, D). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 78–92 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18Е, F).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными частично заполненными флобафенами клетками, и основной ткани, представленной 30–33 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–8 брахисклереиды (рис. 18Е, G). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 18Е).

Мезокарпий состоит из 46–57 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 18Е, F). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 8–12 слоями паренхимных клеток (рис. 18Е). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 18Е). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 38–45 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид (рис. 18F, H).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлинённых склереид (рис. 18H).

Dicoryphe stipulacea J. St.-Hil.

Морфология

Зрелый плод (st3) темно-коричневый (почти черный), опушен многочисленными волосками, высотой 20–25 мм и 10–14 мм в ширину, почти полностью нижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно до основания (дорзо-вентрально; рис. 17E). После вскрывания внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 17E). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 17E). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 77–87 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18I, J).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками, между которыми закоренные одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 20–23 слоями паренхимных заполненных флобафенами клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 18I, K). Внутренняя эпидерма эпикарпия и **экзокарпий** не представлены, поскольку эпикарпий полностью срастается с перикарпием (рис. 18I).

Мезокарпий состоит из 55–62 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 18I, J). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 10–12 слоями паренхимных заполненных флобафенами клеток (рис. 18I). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 18I). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 45–50 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 18J, L).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 18L).

Trichocladus

Trichocladus goetzei Engl.

Морфология

Зрелый плод (st3) темно-коричневый (почти черный), высотой 12–14 мм и 8–10 мм в ширину, почти полностью нижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно на 2/3 высоты (дорзо-вентрально; рис. 17F, G). После вскрывания опушение почти полностью сшелушивается, а внутренняя часть стенки плода (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (эпикарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 17F, G). Часто соседние карпеллы развиваются неравномерно (рис. 17G). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 17F, G). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 67–86 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18M, N). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 18M).

Эпикарпий дифференцирован на 3 зоны: (1) однослойную наружную, представленную мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками; (2) основную ткань, представленную 15–17 слоями паренхимных заполненных флобафенами клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды; и (3) однослойную внутреннюю эпидерму, схожую по строению с наружной (рис. 18M).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных заполненных флобафенами клеток (рис. 18M).

Мезокарпий состоит из 50–65 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 18M, N). Периферическая зона (mA) состоит из 10–15 слоев паренхимных заполненных флобафенами клеток (рис. 18M). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 18M). Внутренняя зона

мезокарпия (mB) представлена 40–50 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 18N, O).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 18O).

Ostrearia

Ostrearia australiana Baill.

Морфология

Плод развивается из густоопушенной завязи высотой 1 мм и шириной 3 мм (стадия 1, st1), на половину высоты погруженной в цветоложе (рис. 17H). На стадии 1 завязи собраны в плотные колосовидные соплодия из 20–25 плодов (рис. 17H). В процессе развития плод увеличивается в размерах и достигает 15–16 мм высоты и 10–12 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 17I, J). В процессе развития карпеллярная часть плода значительно увеличивается, за счет этого плод на стадии 3 (st3) почти полностью верхний (st3; рис. 17I, J). Зрелый плод (st3) вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно почти до основания (дорзо-вентрально; рис. 17 I, J). После вскрывания опушение почти полностью сшелушивается, а внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части стенки плода (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 17I, J). Часто развивается только одна карпелла (рис. 17J). При зрелом плоде стилодии не сохраняются. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 50–67 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18P, Q).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, заполненных флобафенами (рис. 18R).

Мезокарпий состоит из 48–65 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 18P, Q). Периферическая зона (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных клеток, часть которых в субдермальных слоях заполнена флобафенами (рис. 18P, R). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 18P, R). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 33–45 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 18Q).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид (рис. 18S).

Noahdendron

Noahdendron nicholasii P. K. Endress, B. Hyland & Tracey

Морфология

Плоды развиваются из колосовидного соцветия с плотно расположенными 20–25 цветками, из которых созревают только 10–12 неравномерно расположенных плодов (рис. 17К, L). Зрелый плод (st3) коричневый, густо опушен, высотой 10–12 мм и 10–12 мм в ширину, почти полностью верхний, вскрывается вентрицидно-локулицидно почти до основания (дорзо-вентрально; рис. 17К, L). Соседние карпеллы срастаются только до середины высоты плода (дистальные части карпелл свободны), за счет чего после вскрывания образуется четыре створки (рис. 17К, L). При зрелом плоде стилодии не сохраняются. В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 35–54 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 18Т).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных заполненных флобафенами клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 18Т, U).

Мезокарпий состоит из 33–52 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 18Т). Периферическая зона (mА) состоит из 8–12 слоев паренхимных клеток, часть которых в субдермальных слоях заполнена флобафенами (рис. 18U). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 18Т, U). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 25–40 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 18Т, U).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлиненных склереид (рис. 18V).

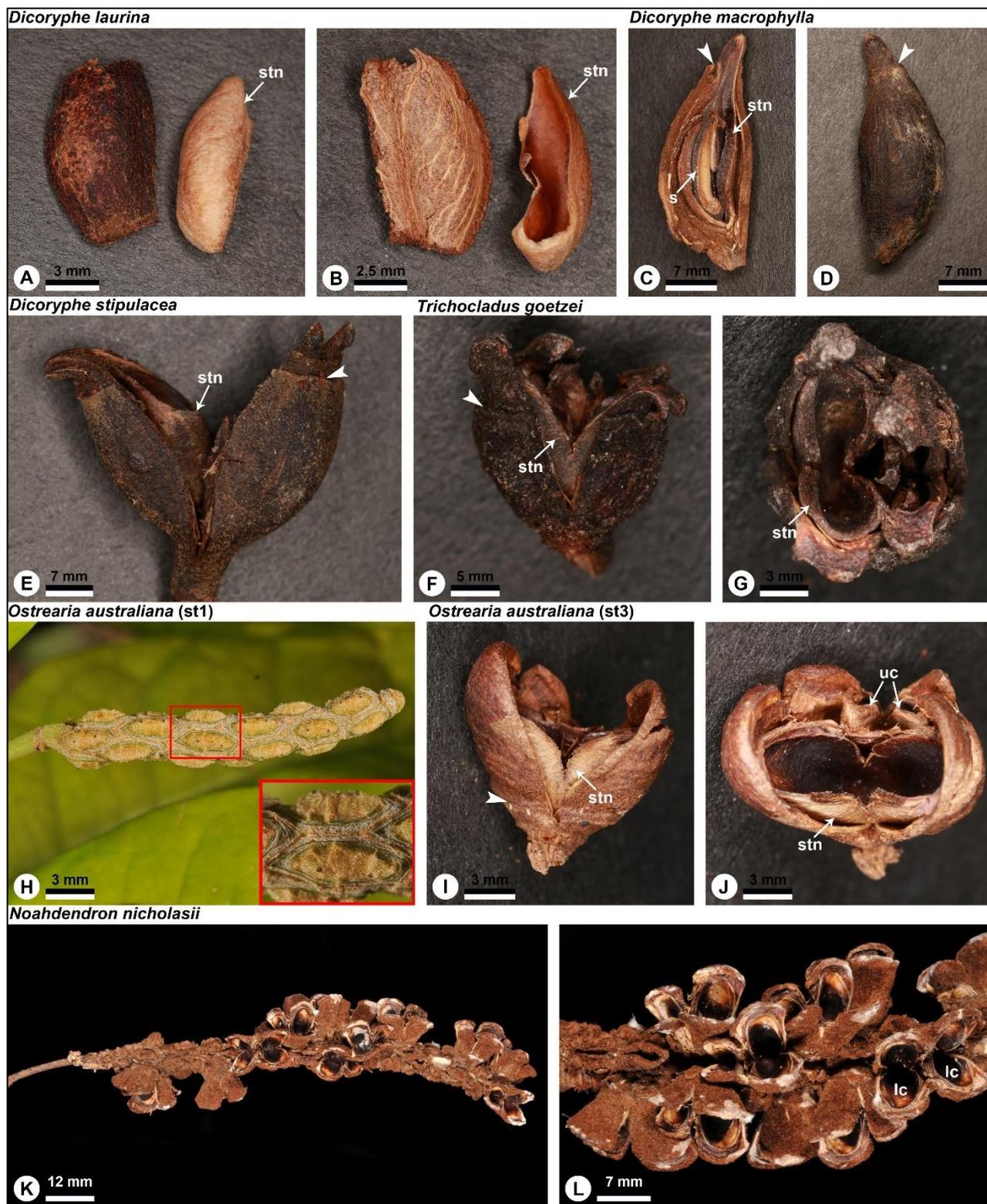


Рисунок 17. Морфология плодов Dicorypheae.

A, B, *Dicoryphe laurina*. C, D, *Dicoryphe macrophylla*, стрелки указывают на высоту срастания перианта и гинецея. E, *Dicoryphe stipulacea*, стрелка указывает на высоту срастания перианта и гинецея. F, G, *Trichocladus goetzei*, стрелка указывает на высоту срастания перианта и гинецея. H–J, *Ostrearia australiana*, в красном прямоугольнике увеличены плотно примыкающие плоды, а стрелка указывает на высоту срастания перианта и гинецея. K, L, *Noahdendron nicholasii*.

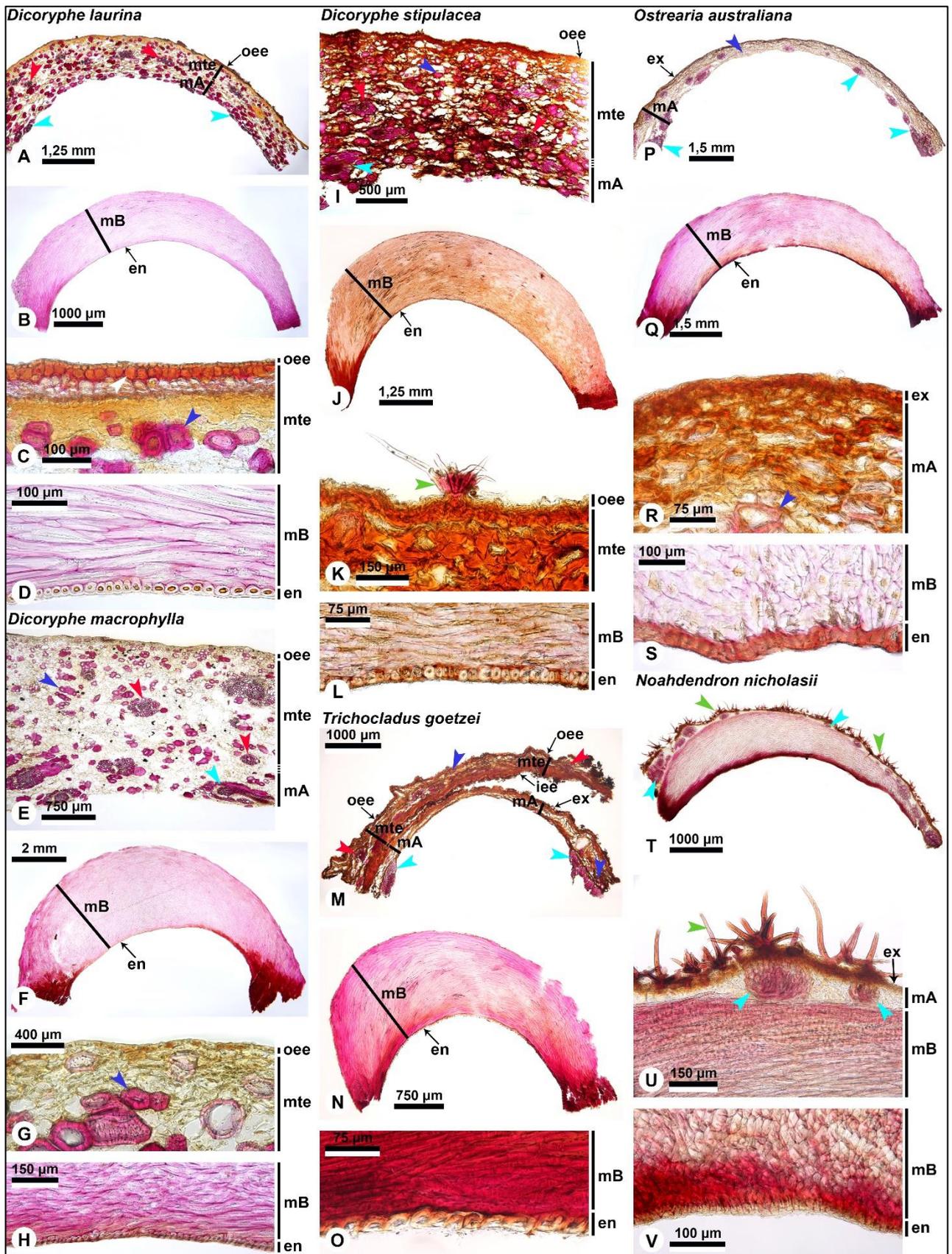


Рисунок 18. Анатомия плодов Dicorypheae.

A–D, *Dicoryphe laurina*. А, периферическая часть стенки плода. В, внутренняя часть стенки плода. С, наружная эпидерма эпикарпия, белая стрелка указывает на частично

склерифицированные субдермальные клетки. D, эндокарпий. E–H, *Dicoryphe macrophylla*. E, периферическая часть стенки плода. F, внутренняя часть стенки плода. G, наружная эпидерма эпикарпия. H, эндокарпий. I–L, *Dicoryphe stipulacea*. I, периферическая часть стенки плода. J, внутренняя часть стенки плода. K, наружная эпидерма эпикарпия. L, эндокарпий. M–O, *Trichocladus goetzei*. M, периферическая часть стенки плода. N, внутренняя часть стенки плода. O, эндокарпий. P–S, *Ostrearia australiana*. P, периферическая часть перикарпия. Q, внутренняя часть перикарпия. R, экзокарпий. S, эндокарпий. T–V, *Noahdendron nicholasii*. T, перикарпий. U, периферическая часть перикарпия. V, эндокарпий.

Триба Hamamelideae

Hamamelis

Hamamelis japonica Siebold & Zucc.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) желто-зеленый, густо опушен, высотой 10–12 мм и 7–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 19А). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 14–16 мм высоты и 7–10 мм ширины на стадии 3 (рис. 19В). Зрелый плод (st3) темно-коричневый, полунижний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении также до середины высоты плода (рис. 19В). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 19В). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Опыленная завязь (стадия 1, st1)

Стенка завязи состоит из 30–46 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, наружную эпидерму карпеллы, мезофилл карпеллы и внутреннюю эпидерму карпеллы (рис. 20А). Наружная эпидерма карпеллы и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 20А, С).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими прямоугольными тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные одиночные или звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 9–15 слоями паренхимных клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 20А, С, D).

Наружная эпидерма карпеллы состоит из одного слоя мелких прямоугольных тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные одиночные или звездчатые склерифицированные волоски (рис. 20В, С).

Мезофилл карпеллы состоит из 19–27 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mcA) и внутреннюю (mcB) топографические зоны (рис. 20В). Периферическая зона (mcA) состоит из 11–15 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 20В, С). В этой

зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 20А, В). Внутренняя зона мезофилла карпеллы (mсВ) представлена 8–12 слоями тангентально удлинённых тонкостенных клеток (рис. 20В).

Внутренняя эпидерма карпеллы представлена одним слоем прямоугольных и тангентально удлинённых тонкостенных клеток (рис. 20В).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Стенка плода состоит из 79–94 слоев клеток и дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 20Е, F). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 20Е).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 12–15 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные брахисклереиды (рис. 20Е).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных заполненных флобафенами клеток, между которыми закорены одноклеточные одиночные или звездчатые склерифицированные волоски (рис. 20G).

Мезокарпий состоит из 32–38 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 20Е, F). Периферическая зона (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных немного тангентально удлинённых клеток (рис. 20Е, G). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 20Е). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 50–55 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склереид (рис. 20F, H).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 20H).

Hamamelis mollis Oliv.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) желто-зеленый, густо опушен, высотой 8–10 мм и 5–6 мм в ширину, на 1/3 высоты погружен в цветоложе (рис. 19С). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 12–15 мм высоты и 7–8 мм ширины на стадии 3 (рис. 19D). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, полунижний (на 1/3 высоты), вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в дистальной части плода (рис. 19D). Стилodium сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 19D). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Перикарпий состоит из 39–49 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 20I, J). Эпикарпий прирастает к перикарпию лишь частично с дорзальной стороны одной карпеллы (рис. 20I).

Эпикарпий состоит из однослойных наружной эпидермы и внутренней эпидермы, представленных мелкими тонкостенными клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток, между которыми расположены проводящие пучки перианта (рис. 20I).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких прямоугольных тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 20K).

Мезокарпий состоит из 37–47 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 20J). Периферическая зона (mA) состоит из 15–17 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 20J, K). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–10 брахисклереиды (рис. 20I, J). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 22–30 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых несклерифицированных клеток (рис. 20J, L).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе прямоугольную форму (рис. 20L).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 57–67 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 20М).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми заякорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 20N).

Мезокарпий состоит из 55–65 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 20М). Периферическая зона (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных немного тангентально удлинённых клеток (рис. 20М, N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–10 брахисклериды (рис. 20М). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 40–45 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых склерид (рис. 20М).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлинённых склерид, имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 20O).

Hamamelis vernalis Sarg.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) зеленый, густо опушен, высотой 12–14 мм и 7–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 19E). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 14–16 мм высоты и 7–10 мм ширины на стадии 3 (рис. 19F). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, полунижний (на 1/3 высоты), вскрывается двумя створками только вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты (рис. 19F). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 19F). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий в **средней части плода (mp)** состоит из 45–62 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 21A).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 21B).

Мезокарпий состоит из 43–60 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 21A). Периферическая зона (mA) состоит из 23–30 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 21A). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–3 брахисклереиды (рис. 21A). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 20–30 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 21A).

Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 21C).

Стенка плода в **проксимальной части плода (pp)** дифференцирована на эпикарпий, экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 21D). Экзокарпий и внутренняя эпидерма эпикарпия представлены только в лакунах (рис. 21D).

Эпикарпий состоит из однослойной наружной эпидермы, представленной мелкими тонкостенными заполненными флобафенами клетками, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски, и основной ткани, представленной 18–25 слоями паренхимных клеток, среди которых расположены проводящие пучки перианта со

склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 21D).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 21D).

Мезокарпий дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 21D). Периферическая зона (mA) состоит из 18–25 слоев паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 21D). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 21D).

Hamamelis virginiana L.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) светло-зеленый, густо опушен, высотой 12–14 мм и 7–8 мм в ширину, на половину высоты погружен в цветоложе (рис. 19G). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 14–16 мм высоты и 7–10 мм ширины на стадии 3 (рис. 19H). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, полунижний, вскрывается двумя створками только вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) до середины высоты (рис. 19H). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 19H). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 77–92 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 21E–G).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 21H).

Мезокарпий состоит из 75–90 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 21E–G). Периферическая зона (mA) состоит из 30–35 слоев паренхимных клеток, часть из которых заполнена флобафенами (рис. 21G). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–9 брахисклереиды (рис. 21E, G, H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 45–55 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных склереид (рис. 21F).

Эндокарпий представлен одним слоем косо-продольно удлиненных склереид, имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 21I).

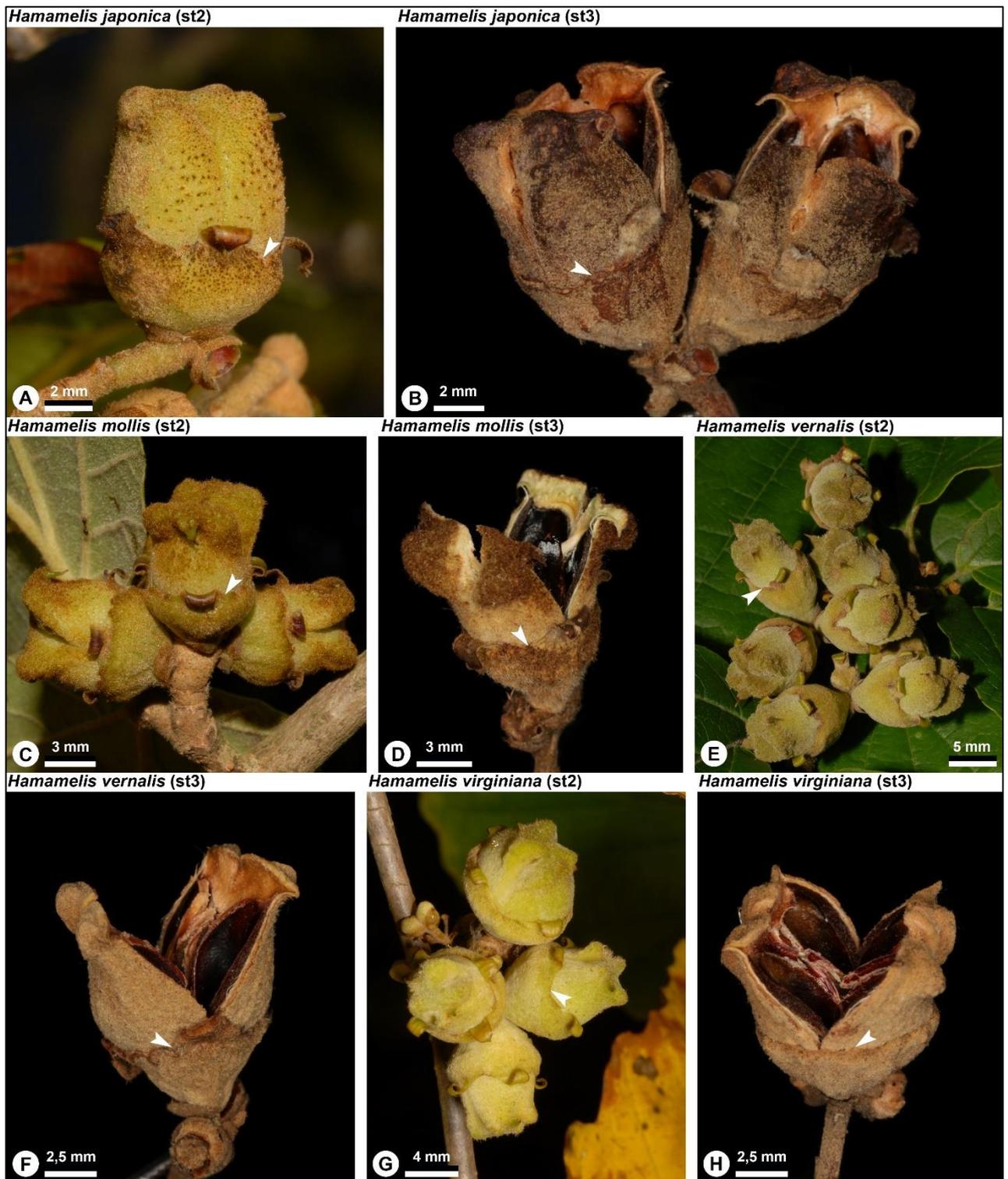


Рисунок 19. Морфология плодов Hamamelideae.

A, B, *Hamamelis japonica*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. A, незрелый плод (st2). B, зрелый плод (st3). C, D, *Hamamelis mollis*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. C, незрелый плод (st2). D, зрелый плод (st3). E, F, *Hamamelis vernalis*, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. E, незрелый плод (st2). F, зрелый плод (st3). G, H, *Hamamelis*

virginiana, стрелки указывают на высоту срастания чашечки с карпеллярной частью плода. G, незрелый плод (st2). H, зрелый плод (st3).

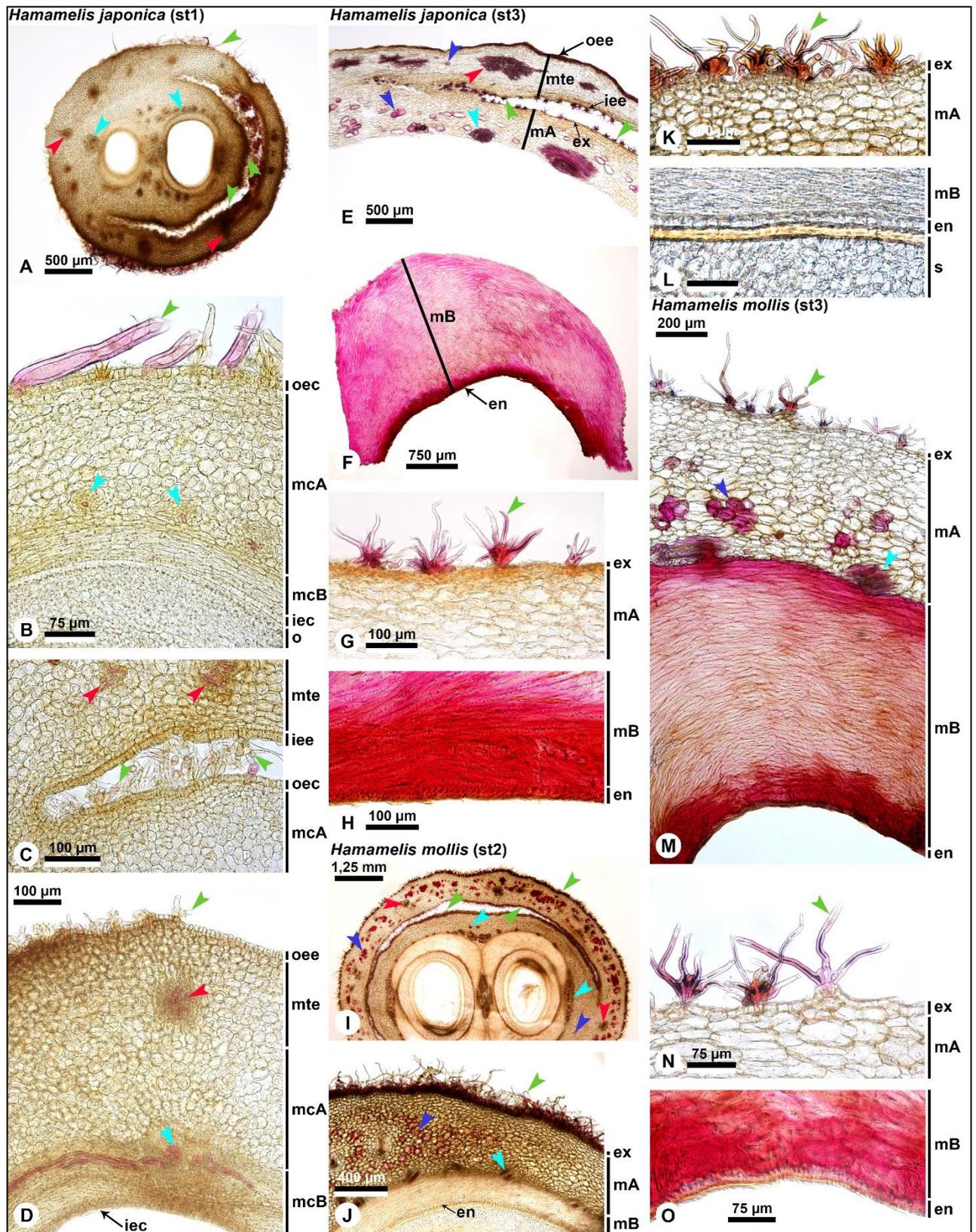


Рисунок 20. Анатомия плодов Hamamelideae (часть 1).

A–H, *Hamamelis japonica*. A–D, незрелый плод (st2). A, общий вид. B, стенка карпеллы. C, прилегание чашечки к карпелле. D, стенка карпеллы сросшаяся с чашечкой. E–H, зрелый плод

(st3). E, периферическая часть стенки плода. F, внутренняя часть стенки плода. G, экзокарпий. H, эндокарпий. I–O, *Hamamelis mollis*. I–L, незрелый плод (st2). I, общий вид. J, перикарпий. K, экзокарпий. L, эндокарпий. M–O, зрелый плод (st3). M, перикарпий. N, экзокарпий. O, эндокарпий.

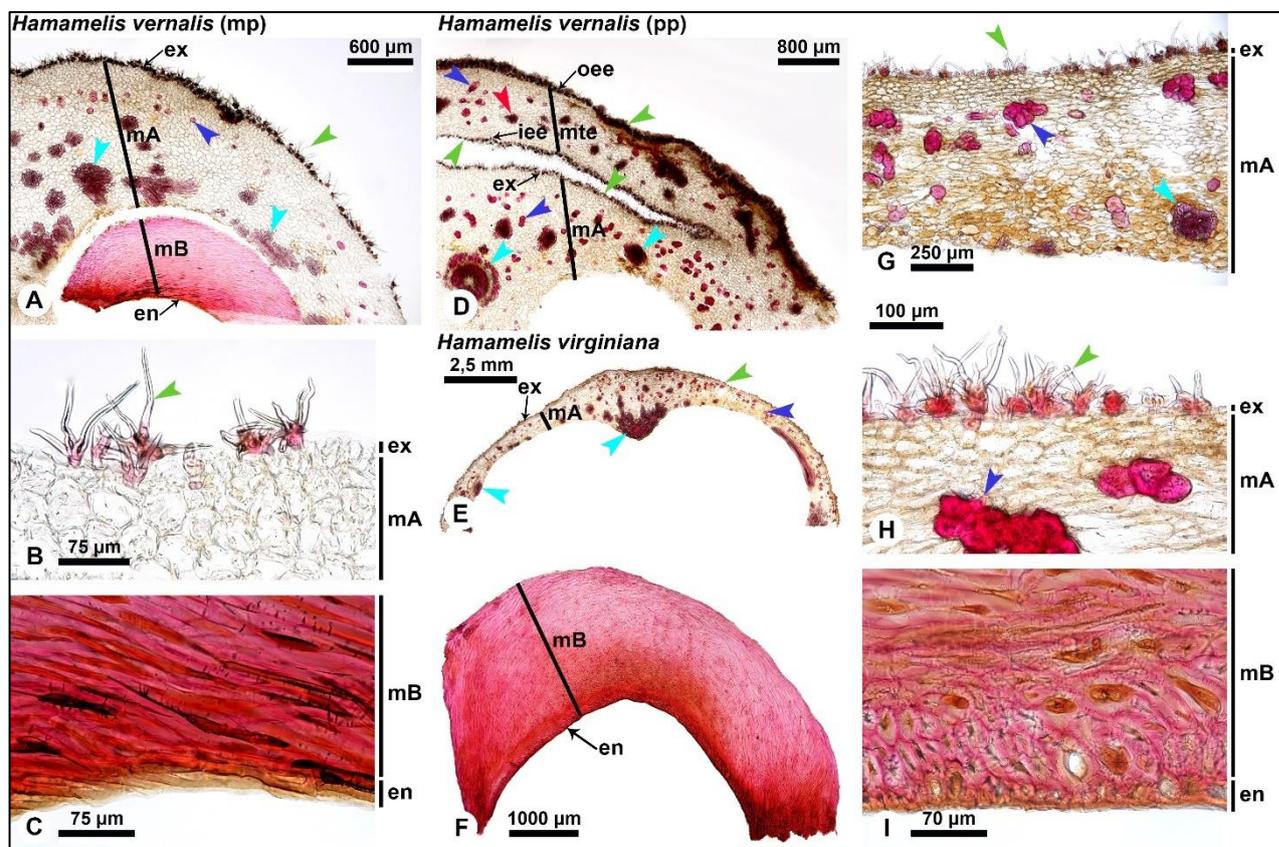


Рисунок 21. Анатомия плодов Hamamelideae (часть 2).

A–D, *Hamamelis vernalis*. A–C, средняя часть плода (mp). A, перикарпий. B, экзокарпий. C, эндокарпий. D, проксимальная часть плода (pp), перикарпий. E–I, *Hamamelis virginiana*. E, периферическая часть перикарпия. F, внутренняя часть перикарпия. G, периферическая часть перикарпия. H, экзокарпий. I, эндокарпий.

Триба Fothergilleae

Fothergilla

Fothergilla latifolia J. F. Mill.

См. раздел 3.2. «Особенности высотной организации плода Hamamelidaceae на примере полунижнего плода модельного вида».

Sycopsis

Sycopsis sinensis Oliv.

См. раздел 3.1. «Гистогенез перикарпия Hamamelidaceae на примере модельного вида».

Parrotia

Parrotia persica С. А. Мей.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) светло-зеленый, густо опушен, высотой 8–9 мм и 5–7 мм в ширину, почти полностью верхний (рис. 22А). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 10–14 мм высоты и 8–9 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 22В). На стадии 3 (st3) плод почти полностью выше чашечки, которая сохраняется у его основания (st3; рис. 22В). Зрелый плод светло-коричневый, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 22В). Стилodium сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22В). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Опыленная завязь (стадия 1, st1)

Стенка завязи состоит из 27–37 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: наружную эпидерму карпеллы, мезофилл и внутреннюю эпидерму (рис. 23А, В).

Наружная эпидерма карпеллы состоит из одного слоя тонкостенных округло-кубических клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 23В).

Мезофилл карпеллы состоит из 25–35 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mcA) и внутреннюю (mcB) топографические зоны (рис. 23В). Периферическая зона мезофилла карпеллы (mcA) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток. В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы (рис. 23В). Внутренняя зона мезофилла карпеллы (mcB) представлена 10–15 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 23В).

Внутренняя эпидерма карпеллы состоит из одного слоя прямоугольных несклерифицированных клеток (рис. 23В).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 37–47 слоев клеток и дифференцирована на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 23С, D).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, заполненных флобафенами, между которыми заякорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 23С).

Мезокарпий состоит из 35–45 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 23С, D). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 15–20 слоями паренхимных тангентально удлинённых, сильно смятых и заполненных флобафенами клеток (рис. 23С, E). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 23С). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 20–25 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид (рис. 23D, F).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлинённых склереид, имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 23F).

Parrotiopsis

Parrotiopsis jacquemontiana (Decne.) Rehder

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) сначала светло-зеленый, затем становится темно-зеленым, густо опушен, высотой 6–10 мм и 4–7 мм в ширину, на 1/3 высоты погружен в цветоложе (рис. 22С, D). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 9–12 мм высоты и 5–8 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 22Е). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, на 1/3 нижний, у его основания сохраняются тычинки, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания плода, иногда каждая створка немного разделяется только в самой дистальной части (рис. 22Е). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22Е). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Незрелый плод (стадия 2, st2)

Незрелый плод на поперечном срезе имеет округлую форму (рис. 23G). Перикарпий состоит из 52–59 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 23H).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных прямоугольных клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые волоски, часть из которых начинает склерифицироваться (рис. 23I).

Мезокарпий состоит из 50–57 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 23H). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 25–27 слоями паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 23H, I). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 23G, H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально удлиненных несклерифицированных клеток (рис. 23H).

Эндокарпий состоит из одного слоя косо-продольно удлиненных несклерифицированных клеток, прямоугольных на поперечном срезе (рис. 23J).

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 72–79 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 23К, L).

Экзокарпий состоит из одного слоя тонкостенных тангентально удлинённых клеток, покрытых кутикулой, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 23М).

Мезокарпий состоит из 70–77 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 23L). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 25–27 слоями паренхимных тангентально удлинённых, сильно смятых клеток, часть из которых заполнена флобафенами (рис. 23L, М). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–7 брахисклереиды (рис. 23L, М). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 45–50 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид (рис. 23L).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлинённых склереид, покрытых кутикулой и имеющих на поперечном срезе многоугольную форму (рис. 23N).

Distylium

Distylium racemosum Siebold & Zucc.

Морфология

Незрелый плод (стадия 2, st2) желто-зеленый, эллиптический, густо опушен, высотой 9–10 мм и 6–7 мм в ширину, полностью верхний (рис. 22F). В процессе развития плод увеличивается в размерах, достигает 10–12 мм высоты и 7–8 мм ширины на стадии 3 (st3; рис. 22G). Зрелый плод (st3) светло-коричневый, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) почти до основания, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 22G). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 22G). Стилодии сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22G). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 34–47 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 24А).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных округлых клеток, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 24В).

Мезокарпий состоит из 32–45 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mА) и внутреннюю (mВ) топографические зоны (рис. 24А). Периферическая зона мезокарпия (mА) представлена 15–20 слоями паренхимных изодиаметрических клеток (рис. 24А, В). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 24А). Внутренняя зона мезокарпия (mВ) представлена 14–25 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 24А, С).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид, покрытых кутикулой и имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 24С).

Distylium chungii (F. P. Metcalf) W. C. Cheng

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, эллиптический, густо опушен, высотой 10–12 мм и 8–9 мм в ширину, полностью верхний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 22H). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 22H). Стилodiumы короткие, сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22H). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 42–49 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 24D, E).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных тангентально удлинённых клеток, заполненных флобафенами, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 24F).

Мезокарпий состоит из 40–47 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 24D, E). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 15–17 слоями паренхимных тангентально удлинённых клеток, заполненных флобафенами (рис. 24D, F). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–4 брахисклереиды (рис. 24D, F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–30 слоями тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид (рис. 24E, G).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлинённых склереид, покрытых кутикулой и имеющих на поперечном срезе округлую форму (рис. 24C).

Distylium myricoides Hemsl.

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, обратногрушевидный, густо опушен, высотой 7–9 мм и 6–7 мм в ширину, полностью верхний, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 22I). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 22I). Стилодии короткие, сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22I). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 34–49 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 24H, I).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных тангентально удлиненных клеток, заполненных флобафенами, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 24J).

Мезокарпий состоит из 32–47 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 24H, I). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 15–20 слоями паренхимных тангентально удлиненных смятых клеток, заполненных флобафенами (рис. 24H, J). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой и встречаются отдельные или собранные в группы по 2–14 брахисклереиды (рис. 24H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 17–27 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 24I, K).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных тангентально и косо-продольно удлиненных склереид, покрытых кутикулой (рис. 24K).

Distyliopsis

Distyliopsis dunnii (Hemsl.) Endress

Морфология

Зрелый плод (st3) светло-коричневый, обратногрушевидный, густо опушен, высотой 7–9 мм и 6–7 мм в ширину, на 1/3 высоты погружен в цветоложе, вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) на 2/3 высоты, затем септицидно каждая створка разделяется в базипетальном направлении только в самой дистальной части (рис. 22J). После вскрывания внутренняя часть перикарпия (внутренняя зона мезокарпия и эндокарпий) отделяется от внешней части перикарпия (экзокарпий и периферическая зона мезокарпия; рис. 22J). Стилodium короткие, сохраняются при вскрывании плода и расщепляются пополам в продольной плоскости (рис. 22J). В каждой локуле развивается единственное гладкое веретеновидное семя.

Анатомия

Зрелый плод (стадия 3, st3)

Перикарпий состоит из 47–64 слоев клеток и дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (рис. 24L, M).

Экзокарпий состоит из одного слоя мелких тонкостенных тангентально удлиненных клеток, заполненных флориферными, между которыми закорены одноклеточные звездчатые склерифицированные волоски (рис. 24N).

Мезокарпий состоит из 45–62 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (рис. 24L, M). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 20–25 слоями паренхимных тангентально удлиненных смятых клеток, заполненных флориферными (рис. 24L, N). В этой зоне расположены проводящие пучки карпеллы со склерифицированной обкладкой (рис. 24L). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 25–37 слоями тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (рис. 24M, O).

Эндокарпий состоит из одного слоя волокновидных косо-продольно удлиненных склереид (рис. 24O).

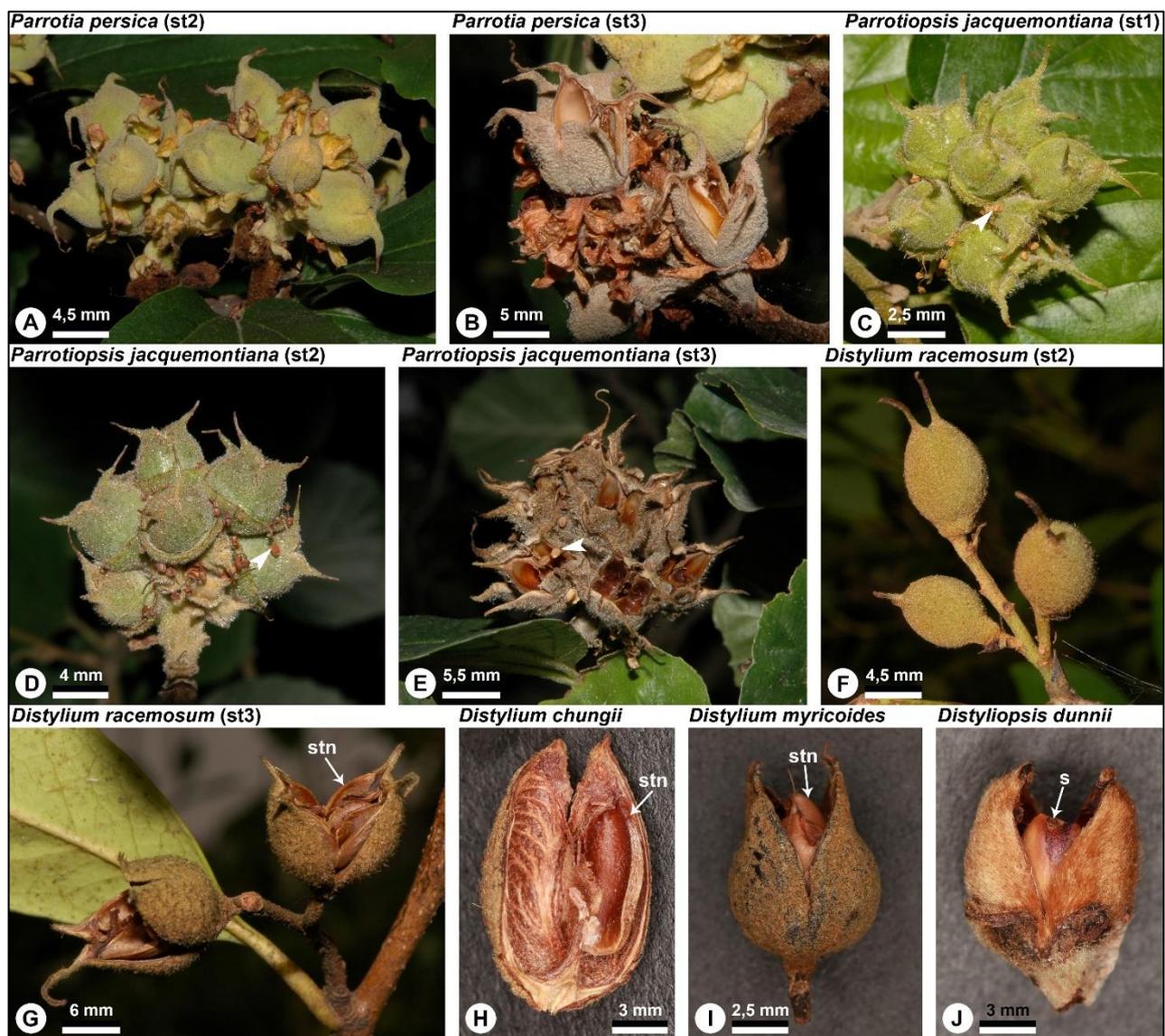


Рисунок 22. Морфология плодов Fothergilleae.

A, B, *Parrotia persica*. A, незрелый плод (st2). B, зрелый плод (st3). C–E, *Parrotiopsis jacquemontiana*, стрелки указывают на сохраняющиеся при плоде тычинки. C, опыленная завязь (st1). D, незрелый плод (st2). E, зрелый плод (st3). F, G, *Distylium racemosum*. F, незрелый плод (st2). G, зрелый плод (st3). H, *Distylium chungii*. I, *Distylium myricoides*. J, *Distyliopsis dunnii*.

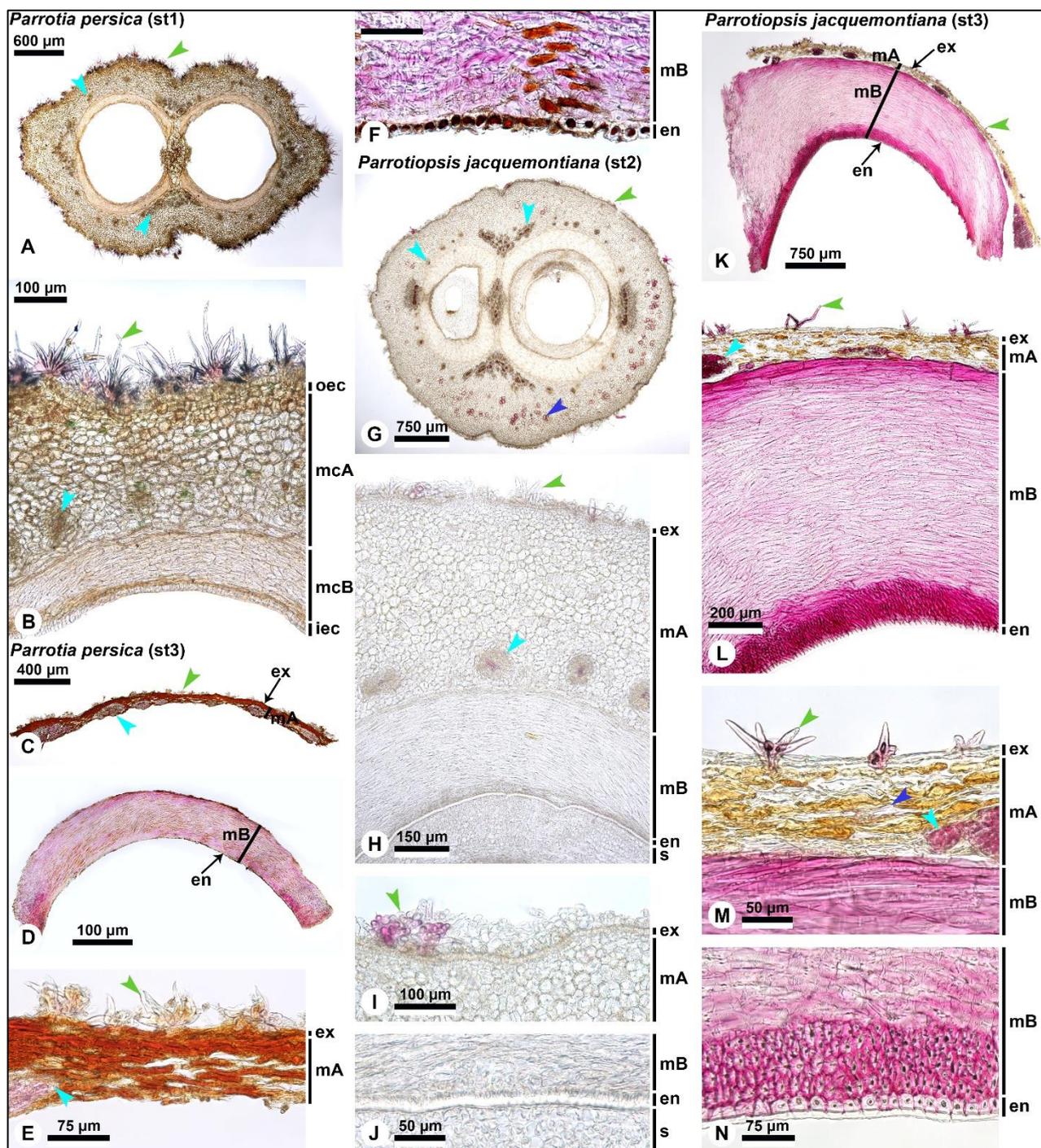


Рисунок 23. Анатомия плодов Fothergilleae (часть 1).

A–F, *Parrotia persica*. A, B, опыленная завязь (st1). A, общий вид. B, стенка карпеллы. C–F, зрелый плод (st3). C, периферическая часть перикарпия. D, внутренняя часть перикарпия. E, периферическая часть перикарпия. F, эндокарпий. G–N, *Parrotiopsis jacquemontiana*. G–J, незрелый плод (st2). G, общий вид. H, перикарпий. I, экзокарпий. J, эндокарпий. K–N, зрелый плод (st3). K, L, перикарпий. M, периферическая часть перикарпия. N, эндокарпий.

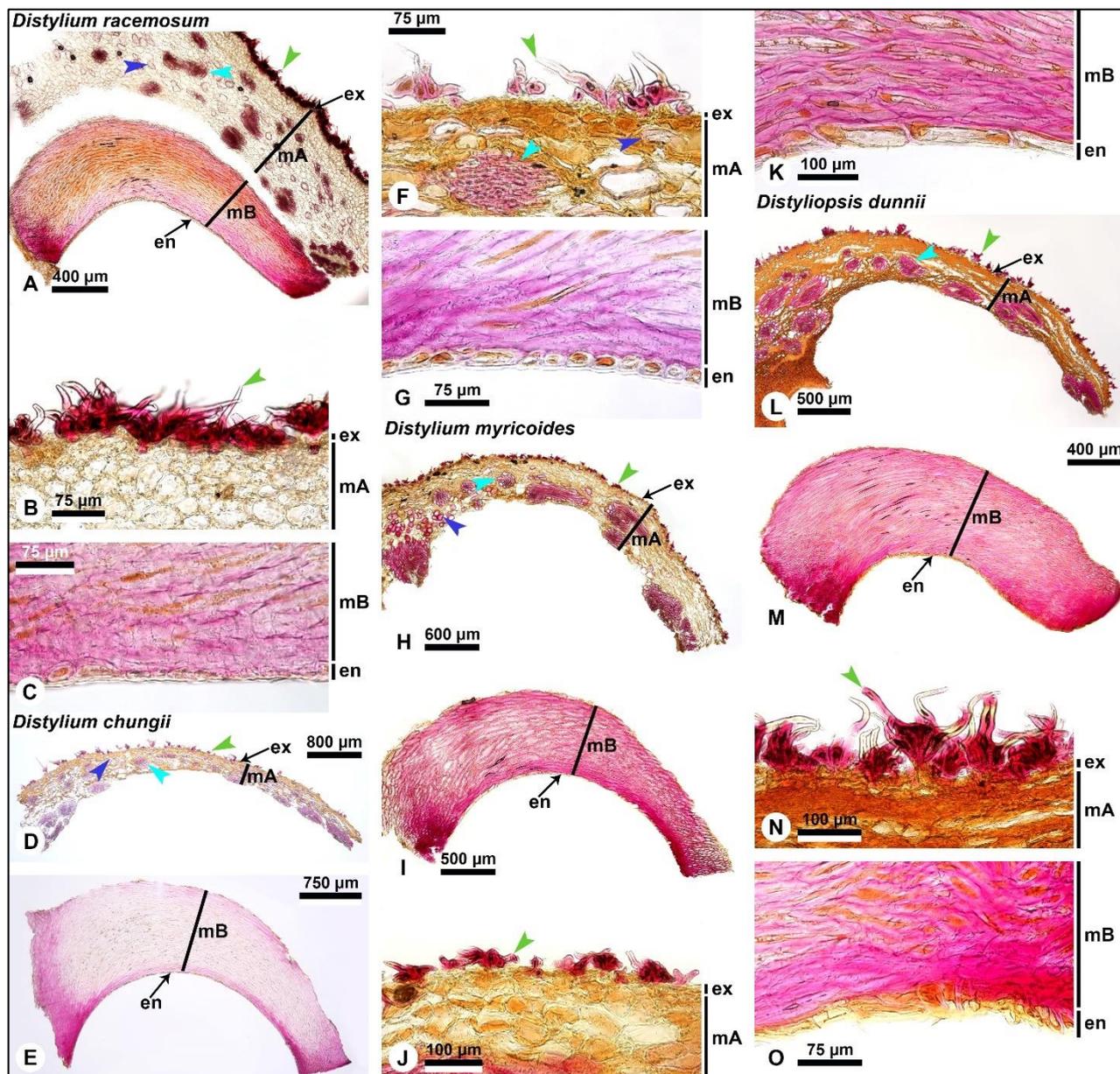


Рисунок 24. Анатомия плодов Fothergilleae (часть 2).

A–C, *Distylium racemosum*. A, перикарпий. B, экзокарпий. C, эндокарпий. D–G, *Distylium chungii*. D, периферическая часть перикарпия. E, внутренняя часть перикарпия. F, экзокарпий. G, эндокарпий. H–K, *Distylium myricoides*. H, периферическая часть перикарпия. I, внутренняя часть перикарпия. J, экзокарпий. K, эндокарпий. L–O, *Distyliopsis dunnii*. L, периферическая часть перикарпия. M, внутренняя часть перикарпия. N, экзокарпий. O, эндокарпий.

ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВА НАМАМЕЛИДАСЕАЕ В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ МОРФОГЕНЕЗА ПЛОДОВ

4.1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПЛОДОВ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГИСТОГЕНЕЗА ПЕРИКАРПИЯ/СТЕНКИ ПЛОДА НАМАМЕЛИДАСЕАЕ

Морфологические признаки

На основании проведенных исследований мы можем установить следующие морфологические признаки строения зрелого плода представителей Намamelidaceae (в квадратных скобках приведены цифры, кодирующие состояние признаков; если для признака не приведены альтернативные состояния, значит указанный признак является общим для исследованных представителей семейства):

- (M1) плод – синкарпная двухгнездная коробочка [1];
- (M2) карпеллы сростаются только до середины высоты плода [1] или карпеллы сростаются почти по всей высоте, свободными остаются только стилодии и самые дистальные части карпелл [2];
- (M3) плоды свободные [1] или сростаются в булавовидные соплодия [2];
- (M4) плод верхний [1], или частично нижний до полунижнего [2], или полностью нижний (3);
- (M5) плод опушен (или как минимум опушен на ранних стадиях развития) [1], или плод голый [2];
- (M6) при плоде сохраняются [1] или не сохраняются [2] стилодии;
- (M7) плод вскрывается двумя створками вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально) [1] или четырьмя створками – сначала вентрицидно-локулицидно (дорзо-вентрально), затем каждая образовавшаяся створка разделяется септицидно пополам [2];
- (M8) 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) [1] или не отделяется [2];
- (M9) в каждой локуле 1 семя [1] или больше 1 семени (обычно 3–6) [2];

(M10) семя гладкое веретеновидное [1] или уплощенное крылатое [2].

Для удобства полученные данные представлены в виде таблицы (Таблица 2). Для родов, которые не были изучены в настоящем исследовании (*Chunia*, *Molinadendron* и *Neostrearia*), информация дополнена по литературным данным: Chang (1948), Bogle (1968), Endress (1993b), Zhiyun et al. (2003), Van Do et al. (2020), Bobrov (2024).

Таблица 2. Морфологические признаки плодов Hamamelidaceae (? – признак неизвестен, * – по литературным данным).

Подсемейство	Триба	Род	Морфологические признаки									
			M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10
Hamamelidoideae	Fothergilleae	<i>Distyliopsis</i>	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1
		<i>Distylium</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Parrotiopsis</i>	1	2	1	2	1	1	1	2	1	1
		<i>Parrotia</i>	1	2	1	2	1	1	1	2	1	1
		<i>Sycopsis</i>	1	2	1	1	1	2	1	2	1	1
		<i>Fothergilla</i>	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1
	Hamamelideae	<i>Hamamelis</i>	1	2	1	2	1	1	1	2	1	1
	Dicorypheeae	<i>Noahdendron</i>	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1
		<i>Ostrearia</i>	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1
		<i>Neostrearia*</i>	1	2	1	2	?	?	1	?	1	1
		<i>Trichocladus</i>	1	2	1	2, 3	1	1	1	1	1	1
		<i>Dicoryphe</i>	1	2	1	2, 3	1, 2	1	1	1	1	1
	Eustigmateae	<i>Fortunearia</i>	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1
		<i>Sinowilsonia</i>	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1
		<i>Eustigma</i>	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1
		<i>Molinadendron*</i>	1	2	1	2	?	?	?	?	1	1
	Corylopsideae	<i>Corylopsis</i>	1	2	1	1, 2, 3	1, 2	1	1	2	1	1
	Loropetaleae	<i>Loropetalum</i>	1	2	1	2, 3	1	2	1	2	1	1
		<i>Maingaya</i>	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1
		<i>Matudaea</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Embolanthera</i>		1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	
Disanthoideae	<i>Disanthus</i>	1	2	1	1	2	1, 2	1	1, 2	2	1	
Mytilarioideae	<i>Chunia*</i>	1	2	?	3	?	?	1	?	2	1	
	<i>Mytilaria</i>	1	2	1	2	2	2	2	2	2	1	
Exbucklandioideae	<i>Exbucklandia</i>	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	
	<i>Rhodoleia</i>	1	2	2	2	2	1	2	1, 2	2	2	

Анатомические признаки

В семействе Hamamelidaceae представлены роды с верхними, полунижними и нижними плодами, то есть плод (к наружи от локулы) состоит либо только из перикарпия (верхний плод и дистальная часть полунижнего плода), либо из эпикарпия и перикарпия (нижний плод и проксимальная часть полунижнего плода). В случаях, когда эпикарпий полностью срастается с перикарпием, четкую границу между их гистогенетическими зонами провести невозможно, а условную границу между основной тканью эпикарпия (mte) и периферической зоной мезокарпия (mA) мы устанавливаем между проводящими пучками перианта/андроцея и проводящими пучками карпеллы. Bobrov & Romanov (2019) отмечали, что анатомическое строение экзокарпия и наружной эпидермы эпикарпия, с одной стороны, и периферической зоны мезокарпия и основной ткани эпикарпия, с другой стороны, в зрелом плоде сходно и является типичным явлением для покрытосеменных. Авторы проиллюстрировали это на примере полунижних плодов. На основании проведенных исследований мы можем также заключить, что практически идентичное строение этих зон характерно для всех изученных представителей Hamamelidaceae с полунижней или нижней завязью. Поэтому признаки строения экзокарпия и наружной эпидермы эпикарпия, с одной стороны, и периферической зоны мезокарпия и основной ткани эпикарпия, с другой стороны, рассматриваются в работе как аналогичные по значению для установления особенностей строения перикарпия/стенки плода.

Таким образом, мы установили следующие анатомические признаки строения зрелого перикарпия/стенки плода представителей Hamamelidaceae (в квадратных скобках приведены цифры, кодирующие состояние признаков; если для признака не приведены альтернативные состояния, значит указанный признак является общим для исследованных представителей семейства):

- (A1) перикарпий состоит из экзокарпия (в нижних и полунижних плодах представлен редко и только в лакунах – см. Материалы и методы), мезокарпия и эндокарпия [1];
- (A2) эпикарпий состоит из наружной эпидермы, основной ткани и внутренней эпидермы (представлена редко и только в лакунах) [1];
- (A3) экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия представлены одним слоем клеток [1];
- (A4) экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия представлены тонкостенными клетками [1] или склереидами [2];
- (A5) в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия склерифицируются заякоренные одноклеточные звездчатые волоски [1] или волоски отсутствуют [2];

- (A6) в клетках экзокарпия/наружной эпидермы эпикарпия отсутствуют [1] или накапливаются флобафены [2];
- (A7) мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны [1];
- (A8) периферическая зона мезокарпия/основная ткань эпикарпия представлены паренхимными (иногда немного тангентально удлинёнными) [1] или паренхимными изодиаметрическими и радиально удлинёнными и иногда частично склерифицированными клетками [2];
- (A9) клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия тонкостенные [1], или только отдельные клетки частично склерифицированы [2], или полностью склерифицированы и формируют единую непрерывную склерифицированную зону [3];
- (A10) в основной ткани эпикарпия располагаются проводящие пучки перианта и андроцея [1];
- (A11) в периферической зоне мезокарпия (во внутренней части) располагаются проводящие пучки карпеллы (дорзальный, латеральные и вентральные) со склерифицированной обкладкой [1];
- (A12) в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия отсутствуют [1] или встречаются отдельные или собранные в группы брахисклереиды [2];
- (A13) в клетках периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия отсутствуют [1] или накапливаются флобафены [2];
- (A14) внутренняя зона мезокарпия состоит из тангентально (или радиально) и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид [1];
- (A15) эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлинённых волокновидных склереид [1] или 3–7 слоями тонкостенных клеток [2].

Для удобства полученные данные представлены в виде таблицы (Таблица 3). Для родов, которые не были изучены в настоящем исследовании (*Chunia*, *Molinadendron* и *Neostrearia*), информация дополнена по литературным данным: Chang (1948), Bogle (1968), Endress (1993b), Zhiyun et al. (2003), Van Do et al. (2020), Bobrov (2024).

Таблица 3. Анатомические признаки плодов Hamamelidaceae (? – признак неизвестен, * – по литературным данным).

Подсемейство	Триба	Род	Анатомические признаки														
			A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15
Hamamelidoideae	Fothergilleae	<i>Distyliopsis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1
		<i>Distylium</i>	1	-	1	1	1	1, 2	1	1	1	-	1	2	1, 2	1	1
		<i>Parrotiopsis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
		<i>Parrotia</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1
		<i>Sycopsis</i>	1	-	1	1	1	2	1	1	1	-	1	1	2	1	1
		<i>Fothergilla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Hamamelideae	<i>Hamamelis</i>	1	1	1	1	1	1, 2	1	1	1	1	1	2	1, 2	1	1
	Dicorypheeae	<i>Noahdendron</i>	1	-	1	1	1	2	1	1	1	-	1	1	2	1	1
		<i>Ostrearia</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1
		<i>Neostrearia*</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
		<i>Trichocladus</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1
		<i>Dicoryphe</i>	1	1	1	1	1, 2	2	1	1	1, 2	1	1	2	1, 2	1	1
	Eustigmateae	<i>Fortunearia</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1
		<i>Sinowilsonia</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1
		<i>Eustigma</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1
		<i>Molinadendron*</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
	Corylopsideae	<i>Corylopsis</i>	1	1	1	1	1, 2	1, 2	1	2	1	1	1	2	1, 2	1	1
	Loropetaleae	<i>Loropetalum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2
		<i>Maingaya</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1
		<i>Matudaea</i>	1	-	1	1	1	2	1	1	1	-	1	2	2	1	1
<i>Embolanthera</i>		1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	2	1	1	
Disanthoideae	<i>Disanthus</i>	1	-	1	2	2	1	1	1	1	-	1	2	1, 2	1	1	
Mytilarioideae	<i>Chunia*</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
	<i>Mytilaria</i>	1	-	1	2	2	1	1	1	3	-	1	2	2	1	1	
Exbucklandioideae	<i>Exbucklandia</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	
	<i>Rhodoleia</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	

Закономерности развития

Полученные данные позволяют определить закономерности развития плода для изученных представителей Hamamelidaceae. Последовательность процессов гистогенеза и органогенеза плодов Hamamelidaceae изучена на 3 стадиях: стадия 1 (st1, опыленная завязь), стадия 2 (st2, незрелый плод) и стадия 3 (st3, зрелый плод). Проведенные исследования позволяют выделить следующие важнейшие признаки для каждой изученной стадии развития.

Стадия 1 (опыленная завязь)

- (1) Карпеллы одного цветка полностью срослись между собой.
- (2) Соседние завязи полностью срослись друг с другом (в случае формирования соплодия).
- (3) Карпеллярная часть плода полностью срослась с экстракарпеллярной частью (в нижних или полунижних плодах).
- (4) Волоски, заякоренные в наружной эпидерме карпеллы/наружной эпидерме эпикарпия, уже склерифицированы (если характерны).
- (5) Мезофилл карпеллы дифференцирован на две топографические зоны: периферическую (мсА) и внутреннюю (мсВ).
- (6) Флобафены в перикарпии/стенке плода отсутствуют.
- (7) Периферическая зона мезофилла карпеллы (мсА) представлена изодиаметрическими паренхимными клетками, брахисклереиды отсутствуют.
- (8) Клетки внутренней зоны мезофилла карпеллы (мсВ) тонкостенные и тангентально удлиненные.
- (9) Внутренняя эпидерма карпеллы представлена одним слоем тонкостенных тангентально вытянутых клеток или (у *Loropetalum*) 1-2 слоями изодиаметрических, активно делящихся клеток.

Стадия 2 (незрелый плод)

- (1) Плод значительно увеличивается в размерах (в 2 раза и более), при этом форма плода меняется незначительно.
- (2) Клетки периферической зоны мезокарпия и/или экзокарпия, и/или эпикарпия начинают заполняться флобафенами (если флобафены характерны).
- (3) В периферической зоне мезокарпия (мсВ) и в основной ткани эпикарпия начинают склерифицироваться брахисклереиды (если брахисклереиды характерны).

- (4) Клетки внутренней зоны мезокарпия (mB) тангентально и косо-продольно удлинены и стали волокновидными.
- (5) Клетки эндокарпия тангентально и косо-продольно удлинены и стали волокновидными или сохранили изодиаметрическую форму и заканчивают деление, при этом эндокарпий многослойный – 3–7 слоев (*Loropetalum*).
- (6) Начинается центробежная склерификация эндокарпия (кроме *Loropetalum*) и внутренней зоны мезокарпия (mB).

Стадия 3 (зрелый плод)

- (1) Плод незначительно увеличивается в размерах и практически не меняет форму.
- (2) Плод вскрывается 2 или 4 створками.
- (3) Клетки периферической зоны мезокарпия и/или экзокарпия, и/или эпикарпия заполнены флобафенами (если флобафены характерны).
- (4) В периферической зоне мезокарпия (mB) и в основной ткани эпикарпия брахисклерейды полностью склерифицированы (если брахисклерейды характерны).
- (5) Склерифицируются радиально удлинённые клетки периферической зоны мезокарпия (mB) и основной ткани эпикарпия (если характерны).
- (6) Склерифицируются субдермальные слои периферической зоны мезокарпия (mB) и основной ткани эпикарпия (если характерны).
- (7) Полностью склерифицируются обкладки проводящих пучков.
- (8) Полностью склерифицируется внутренняя зона мезокарпия (mB).
- (9) Эндокарпий полностью склерифицируется или его клетки остаются тонкостенными (*Loropetalum*).

4.2. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЛОДОВ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ

Начиная с конца XVIII века многими авторами предпринималась попытка разработки классификаций плодов (Gaertner, 1788, 1791, 1805; Dumortier, 1835; Dickson, 1871; von Beck, 1891; Гоби, 1921; Каден, 1947; Baumann-Bodenheim, 1954; Левина, 1961, 1987; Каден, Кирпичников, 1966). Однако, как правило, эти классификации были искусственными и не отражали направления морфогенетических преобразований, а морфогенетические классификации (согласно Бобров и др., 2009) были построены на ограниченном материале. Последнее крупное теоретическое обобщение было опубликовано Bobrov & Romanov (2019), основанное на предыдущей сводке авторов – Бобров и др. (2009). Классификация авторов основана на следующих критериях: (1) тип гинецея (в том числе степень срастания карпелл), (2) количество карпелл и их филлотаксис, (3) вскрывание или отсутствие вскрывания плода, (4) количество семян, (5) локализация непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии/стенке плода. Нам представляется, что выбранные критерии и предложенная на их основе Bobrov & Romanov (2019) классификация морфогенетических типов плодов является на сегодняшний день наиболее полной и логично отражающей гипотетические направления морфогенетических преобразований. Bobrov & Romanov (2019) определили ценокарпные вскрывающиеся плоды как коробочки, среди которых выделили 7 типов, отличающихся локализацией непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии/стенке плода.

Bobrov & Romanov (2019) также отметили, что положение завязи не является критерием для выделения морфогенетического типа плода. Авторы обосновали свое утверждение тем, что анатомическое строение основной ткани эпикарпия и периферической зоны мезокарпия у нижних и полунижних плодов сходно. Bobrov & Romanov проиллюстрировали это данными об анатомическом строении перикарпия/стенки плода полунижних плодов, у которых строение экзокарпия и периферической части 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, а также проиллюстрировали это на оригинальных и литературных данных, например, *Couroupita* и *Hamamelis vernalis* Sarg. (Bobrov, Romanov, 2019), *Cucurbita* p. p. (Матиенко, 1969), Cornales (Ембатурова, 2001). Полученные нами данные для представителей Hamamelidaceae с полунижними плодами (например, *Corylopsis*, *Hamamelis*, *Maingaya*, *Fothergilla* etc.) полностью подтверждают высказанное Bobrov & Romanov (2019) утверждение. Таким образом, при выделении морфогенетических типов плодов мы не учитываем положение завязи, а экзокарпий и

периферическую зону мезокарпия, с одной стороны, и наружную эпидерму эпикарпия и основную ткань эпикарпия, с другой стороны, рассматриваем как равнозначные по положению и, соответственно, равнозначные для установления локализации непрерывной зоны склеренхимы (при ее наличии в этих зонах) и выделения типа плода.

Плоды всех изученных представителей Hamamelidaceae синкарпные и вскрывающиеся, то есть являются **коробочками**. На основании выявленных нами особенностей развития и строения перикарпия/стенки плода Hamamelidaceae мы можем установить 4 морфогенетических типа коробочек в семействе (рис. 25), 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.
- (3) **Коробочка Eriocoelum-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**, предлагаемая здесь впервые и характеризующаяся наличием двух непрерывных склеренхимных зон: первой в экзокарпии, второй во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии: *Disanthus*.

Для подавляющего большинства Hamamelidaceae характерна коробочка Hamamelis-типа, анатомические вариации внутри этого типа заключаются в следующих особенностях: наличие/отсутствие звездчатых волосков, заякоренных в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия; наличие/отсутствие брахисклерейд в наружной зоне мезокарпия/наружной зоне мезокарпия и основной ткани эпикарпия; и накопление/отсутствие флобафенов в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия и/или наружной зоне мезокарпия/наружной зоне мезокарпия и основной ткани эпикарпия (на рисунке 25 схема строения коробочки Hamamelis-типа разделена на две части: левую, на которой отображены структуры облигатные для всех

³ Часть данных о строении плодов *Loropetalum chinense* нами опубликовано (Zdravchev et al., 2023).

Hamamelidaceae с этим типом плода; и правую, на которой отображены факультативные структуры, встречающиеся лишь у некоторых видов с этим типом плода (подробнее см. Таблицу 3). Коробочка *Forsythia*-типа характерна только для *Loropetalum*, в связи с чем представлены на схеме без вариаций (рис. 25). Коробочка *Eriosoelum*-типа, характерная для двух родов (схема этого типа плода разделена на 2 части (рис. 25): *Mytilaria* и *Maingaya*), имеет 2 варьирующих анатомических признака: наличие/отсутствие звездчатых волосков, заякоренных в экзокарпии/наружной эпидерме эпикарпия; наличие/отсутствие брахисклерейд в наружной зоне мезокарпия/наружной зоне мезокарпия и основной ткани эпикарпия. Коробочка *Disanthus*-типа характерна для обоих видов *Disanthus* (схема этого типа плода разделена на 2 части (рис. 25): *D. cercidifolius* и *D. ovatifolius*) и имеет только 1 варьирующий анатомический признак: отсутствие/накопление флобафенов в периферической зоне мезокарпия.

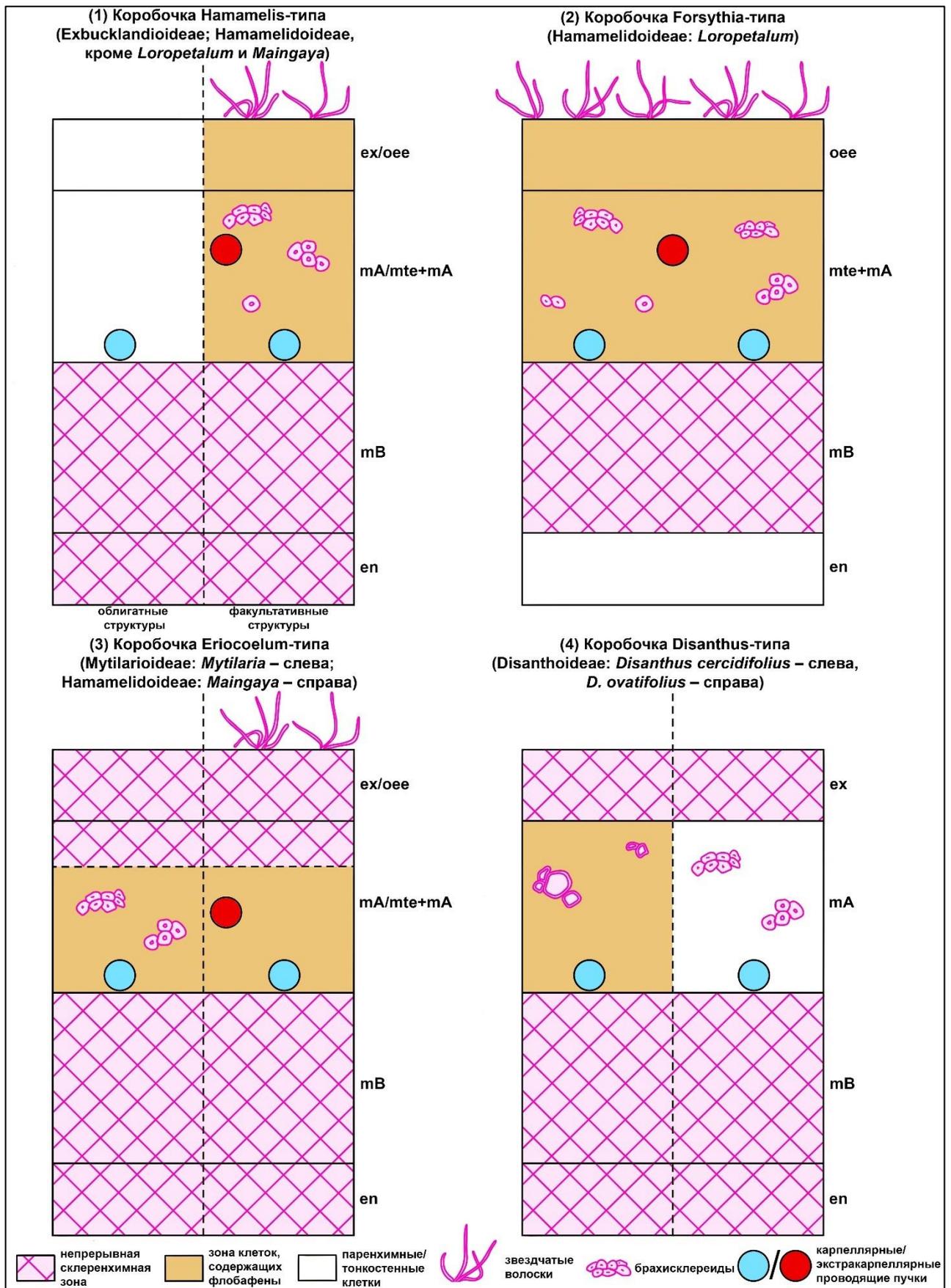


Рисунок 25. Схемы особенностей анатомического строения морфогенетических типов плодов Hamamelidaceae.

4.3. СОСТОЯНИЕ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ

Одной из важнейших задач современной ботаники является установление апоморфий (производных признаков) и плезиоморфий (анцестральных признаков, то есть унаследованных от последнего общего предка) для вновь сформированных групп на основе данных молекулярно-генетических исследований (Endress, 2006, 2011; Endress et al., 2013; Judd et al., 2016; Soltis et al., 2018a, b). Для анализа состояний признаков мы отобрали 4 морфологических признака (обозначенных буквой «М»; признаки М1, М3, М9, М10; см. раздел «Морфологические признаки»), 6 анатомических признаков (обозначенных буквой «А»; признаки А3, А4, А7, А9, А14, А15; см. раздел «Анатомические признаки») и морфогенетический тип плода (обозначенный сокращением «ТП»). Мы отбирали признаки, которые удовлетворяли одному из следующих критериев: (I) признак общий для всех Hamamelidaceae (например, признак М1 и А3), но при этом не является общим для всех покрытосеменных (например, дифференциация перикарпия на гистогенетические зоны – признак А1, мы исключили из анализа); (II) признак варьирует у представителей Hamamelidaceae и является важным для установления морфогенетического типа плода (например, локализация непрерывной склеренхимной зоны – признак А14). Отобранные признаки мы экстраполировали для каждого рода и показали их на кладограмме (рис. 26), отражающей топологию новейшей филогении Hamamelidaceae (Бобров и др., 2020). Топология семейства согласно Боброву и др. (2020) была выбрана, так как включает в себя наибольшее число родов семейства и основана на анализе большего числа участков ДНК (шести: ITS–5.8S rRNA, matK, rbcL, trnL–trnF, psaA–ycf3, psbA–trnH) в отличие от предыдущих работ (Li, 1997; Qui et al., 1998; Li et al., 1999; Li, Bogle, 2001), в которых анализировалось меньшее количество родов и участков ДНК, а также встречались политомии (Li, 1997; Li et al., 1999). В анализе Боброва и др. (2020) отсутствует изученный нами род *Embolanthera* (триба Loropetaleae), при этом анализируемые признаки у этого рода совпадают с таковыми у *Matudaea* (другого представителя трибы Loropetaleae), это дает основания полагать, что отсутствие *Embolanthera* в анализе не повлияет на интерпретацию состояний признаков Hamamelidaceae. Бобров и др. (2020) в качестве внешней группы выбрали представителей двух близкородственных семейств: *Cercidiphyllum japonicum* Siebold & Zucc. ex J. J. Hoffm. & J. H. Schult. bis (Cercidiphyllaceae) и *Daphniphyllum oldhamii* (Hemsl.) K. Rosenthal (Daphniphyllaceae). Для внешних групп мы указали признаки по литературным данным, если признаки *Cercidiphyllum* и *Daphniphyllum* не были выявлены нами у Hamamelidaceae, мы обозначали их цифрой «0», неизвестные признаки – «?» (рис. 26). Для *Cercidiphyllum japonicum* характерны следующие признаки по Mohana Rao (1986), Меликяну (1991), Endress (1993a), Takhtajan (1997)

и Bobrov (2024): плод – мономерная листовка (M1 [0]); плоды не срастаются в соплодия (M3 [1]); в каждой локуле больше одного семени (M9 [2]); семена крылатые (M10 [2]); экзокарпий представлен одним слоем клеток (A3 [1]); экзокарпий представлен тонкостенными клетками (A4 [1]); мезокарпий не дифференцирован на топографические зоны (A7 [0]); клетки субдермальных слоев мезокарпия тонкостенные (A9 [1]); мезокарпий представлен паренхимными клетками (A14 [0]), эндокарпий многослойный и представлен волокновидными склереидами (A15 [0]); морфогенетический тип плода – листовка Illicium-типа (ТП [0]). *Daphniphyllum oldhamii* характеризуется следующими признаками по Петровой (1991), Huang (1997), Takhtajan (1997), Kubitzki (2007) и Bobrov (2024): плод – мономерная костянка (M1 [0]); плоды не срастаются в соплодия (M3 [1]); в каждой локуле только одно семя (M9 [1]); семена гладкие, эллипсоидальные (M10 [1]); анатомические признаки A3, A4, A7, A9 и A14 неизвестны; эндокарпий двуслойный, склерифицированный (A15 [0]); морфогенетический тип плода – костянка, тип костянки неизвестен (ТП [0]).

Реконструкция предковых состояний выявленных карпологических признаков проводилась в программе Mesquite v. 3.81 (Maddison, Maddison, 2023) с использованием функции ‘Trace Character History’, а в качестве метода реконструкции анцестральных состояний признака была выбрана парсимония (‘Parsimony Ancestral States’). Полученные результаты представлены для каждого признака отдельно (Приложение: рис. 1–11).

	M1	M3	M9	M10	A3	A4	A7	A9	A14	A15	ТП
<i>Distylium myricoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Distylium racemosum</i>											
<i>Distyliopsis tutcheri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Distyliopsis dunnii</i>											
<i>Sycopsis sinensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Parrotia persica</i>											
<i>Parrotia subaequalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Parrotiopsis jacquemontiana</i>											
<i>Fothergilla gardenii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Fothergilla major</i>											
Fot											
<i>Hamamelis japonica</i>											
<i>Hamamelis mollis</i>											
<i>Hamamelis mexicana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hamamelis vernalis</i>											
<i>Hamamelis ovalis</i>											
<i>Hamamelis virginiana</i>											
Ham											
<i>Noahdendron nicholasii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ostrearia australiana</i>	1	1	1	1	?	?	1	?	?	?	1
<i>Neostrearia fleckeri</i>											
<i>Trichocladus crinitus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dicoryphe stipulacea</i>											
Dic								1,2			
<i>Molinadendron guatemalense</i>	1	1	1	1	?	?	1	?	?	?	1
<i>Sinowilsonia henryi</i>											
<i>Fortunearia sinensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eustigma balansae</i>											
<i>Eustigma oblongifolium</i>											
Eus											
<i>Corylopsis glabrescens</i>											
<i>Corylopsis pauciflora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Corylopsis coreana</i>											
Cor											
<i>Loropetalum chinense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>Loropetalum subcordatum</i>											
<i>Maingaya malayana</i>	1	1	1	1	1	2	1	3	1	1	3
<i>Matudaea trinervia</i>											
Lor											
<i>Disanthus cercidifolius</i>											
Dis			2	1	1	2	1	1	1	1	4
<i>Chunia bucklandioides</i>	1	?	2	1	?	?	1	?	?	?	?
<i>Mytilaria laosensis</i>											
Myt			2	1	1	2	1	3	1	1	3
<i>Exbucklandia populnea</i>											
<i>Exbucklandia tonkinensis</i>	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rhodoleia championii</i>											
<i>Rhodoleia henryi</i>											
Exb											
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	0	1	2	2	1	1	0	1	0	0	0
<i>Daphniphyllum oldhamii</i>											
og			1	1	?	?	?	?	?	0	0

Hamamelidoideae		M1	M3	M9	M10	A3	A4	A7	A9	A14	A15	ТП
Fot — Fothergilleae	Eus — Eustigmataeae											
Ham — Hamamelideae	Cor — Corylopsiidae											
Dic — Dicorypheae	Lor — Loropetaleae											
	Dis — Disanthoideae											
	Myt — Mytilarioideae											
	Exb — Exbucklandioideae											
	og — Outgroups											

Рисунок 26. Состояния карпологических признаков Hamamelidaceae (топология филогении семейства представлена согласно Бобров и др. (2020)).

Мы проанализировали состояния карпологических признаков (Приложение: рис. 1–11), используя парсимоничный подход *sensu* Judd et al. (2016), и установили следующие апоморфии и плезиоморфии для семейства Hamamelidaceae:

1. **Признак М1.** Для всех Hamamelidaceae характерна синкарпная двухгнездная коробочка (М1 [1]), а у представителей внешней группы другие типы плода (М1 [0]): листовка у *Cercidiphyllum*; костянка у *Daphniphyllum*. Следовательно, этот признак (М1 [1]) имеет неоднозначную интерпретацию, то есть является либо синапоморфией представителей Hamamelidaceae (гипотеза I), либо симплезиоморфией (гипотеза II).
2. **Признак М3.** Свободные плоды (несросшиеся в соплодия) свойственны всем представителям Hamamelidaceae, кроме обоих родов Exbucklandioideae (*Rhodoleia* и *Exbucklandia*), а также характерны для обоих представителей внешней группы. Значит это состояние является плезиоморфным для Hamamelidaceae, а сросшиеся в булавовидные соплодия плоды *Rhodoleia* и *Exbucklandia* являются синапоморфией представителей подсемейства Exbucklandioideae.
3. **Признак М9.** В каждой локуле всех представителей подсемейства Hamamelidoideae всегда формируется только одно семя, а у представителей всех других подсемейств Hamamelidaceae – всегда больше одного. Для представителей внешней группы характерны оба эти состояния (у *Daphniphyllum* в локуле формируется единственное семя, а у *Cercidiphyllum* – более одного семени). При этом наиболее парсимоничной является следующая гипотеза: наличие единственного семени у Hamamelidoideae является синапоморфией представителей этого подсемейства, а наличие в локуле более одного семени у остальных подсемейств Hamamelidaceae – плезиоморфией.
4. **Признак М10.** Гладкие веретеновидные семена характерны для всех представителей Hamamelidaceae, кроме обоих родов Exbucklandioideae (*Rhodoleia* и *Exbucklandia*), у которых развиваются уплощенные крылатые семена. Для внешних групп характерны оба эти состояния (у *Daphniphyllum* – гладкие эллипсоидальные семена, а у *Cercidiphyllum* – крылатые), что позволяет предположить два варианта интерпретации состояний признака: (I) гладкие веретеновидные семена являются синапоморфией представителей клады Mytilarioideae-Disanthoideae-Hamamelidoideae, а уплощенные крылатые семена – симплезиоморфией представителей Exbucklandioideae; (II) гладкие веретеновидные семена являются симплезиоморфией представителей клады Mytilarioideae-Disanthoideae-Hamamelidoideae, а уплощенные крылатые семена – синапоморфией представителей Exbucklandioideae.
5. **Признак А3.** Экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия представлена одним слоем клеток у всех изученных Hamamelidaceae, и также это свойственно *Cercidiphyllum* (внешней

- группе), следовательно, это состояние признака является симплезиоморфией представителей Hamamelidaceae.
6. **Признак А4.** У большинства изученных представителей Hamamelidaceae (кроме *Mytilaria*, *Disanthus* и *Maingaya*, у которых экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия представлены склерифицированными клетками), а также у *Cercidiphyllum* (внешняя группа) экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия представлены тонкостенными клетками (состояние [1]). Следовательно, мы можем установить две гипотезы: (I) экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия, представленные тонкостенными клетками (состояние [1]), являются плезиоморфией для Exbucklandioideae и реверсией Hamamelidoideae, а экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия, представленные склереидами (состояние [2]), являются аутапоморфией *Maingaya* и апоморфией *Mytilaria* и *Disanthus*; (II) экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия, представленные тонкостенными клетками (состояние [1]), являются плезиоморфией для Exbucklandioideae и Hamamelidoideae, а экзокарпий/наружная эпидерма эпикарпия, представленные склереидами (состояние [2]), являются аутапоморфиями *Maingaya*, *Mytilaria* и *Disanthus* и служат примером гомоплазии.
7. **Признак А7.** Дифференциация мезокарпия на периферическую и внутреннюю зоны характерна для всех Hamamelidaceae и не свойственна *Cercidiphyllum* (внешняя группа), следовательно, это состояние признака имеет две интерпретации: (I) дифференциация мезокарпия на периферическую и внутреннюю зоны – синапоморфия представителей Hamamelidaceae; (II) дифференциация мезокарпия на периферическую и внутреннюю зоны – симплезиоморфия представителей Hamamelidaceae.
8. **Признак А9.** Клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/наружной эпидермы эпикарпия тонкостенные у большинства Hamamelidaceae, кроме одного вида *Dicoryphe* – *Dicoryphe laurina* Baill. (часть клеток субдермальных слоев склерифицируется), *Maingaya* и *Mytilaria* (клетки субдермальных слоев склерифицируются и образуют непрерывную зону). У *Cercidiphyllum* (внешняя группа) клетки субдермальных слоев мезокарпия тонкостенные, следовательно, такое состояние признака является плезиоморфным для Hamamelidaceae. При этом, склерификация части субдермальных клеток является аутапоморфией *Dicoryphe laurina*, а образование непрерывной склеренхимной зоны в субдермальных слоях перикарпия/стенки плода является аутапоморфиями *Maingaya* и *Mytilaria* соответственно и служит примером гомоплазии.
9. **Признак А14.** У всех изученных представителей Hamamelidaceae внутренняя зона мезокарпия представлена тангентально (или радиально) и косо-продольно удлиненными волокновидными склереидами, а у *Cercidiphyllum* (внешняя группа) мезокарпий полностью

паренхимный. Таким образом, это состояние признака является либо (I) синапоморфией, либо (II) симплезиоморфией представителей *Hamamelidaceae*.

10. **Признак A15.** Эндокарпий большинства *Hamamelidaceae* представлен одним слоем волокновидных склереид, кроме *Loropetalum*, для которого характерен полимерный тонкостенный эндокарпий. *Cercidiphyllum* (внешняя группа) имеет многослойный склерифицированный эндокарпий, а *Daphniphyllum* – двуслойный склерифицированный эндокарпий. Следовательно, однослойный склерифицированный эндокарпий является (I) либо апоморфией для семейства, (II) либо – плезиоморфией. И в то же время, в обоих случаях (I и II), полимерный тонкостенный эндокарпий является аутапоморфией *Loropetalum*.

11. **Морфогенетический тип плода (TII).** Для представителей *Hamamelidaceae* свойственно 4 морфогенетических типа плода: (1) коробочка *Hamamelis*-типа (*Exbucklandioideae* и *Hamamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*), (2) коробочка *Forsythia*-типа (*Loropetalum*), (3) коробочка *Egicocelum*-типа (*Mytilaria* и *Maingaya*), (4) коробочка *Disanthus*-типа (*Disanthus*). Ни один из этих типов не встречается у внешних групп (*Daphniphyllum* и *Cercidiphyllum*), следовательно, коробочка *Hamamelis*-типа является либо (I) апоморфией *Exbucklandioideae* и *Hamamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*, либо (II) плезиоморфией *Exbucklandioideae* и *Hamamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*. В то же время, в обоих случаях (I и II): коробочка *Forsythia*-типа является аутапоморфией *Loropetalum*; коробочка *Egicocelum*-типа является аутапоморфией *Mytilaria* и *Maingaya* и служит примером гомоплазии в семействе; коробочка *Disanthus*-типа является аутапоморфией *Disanthus*.

Таким образом, проведенный парсимоничный анализ 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, обозначенные выше, как «I» и «II», решить эту проблему – 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. Сейчас мы можем заключить, что семейство *Hamamelidaceae* имеет три общих признака, каждый из которых 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 косо-продольно удлиненными волокновидными склереидами.

4.4. МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДОВ НАМАМЕЛИДАСЕАЕ

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, мы считаем должным заметить здесь, что согласны с этим утверждением. И, 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 *Namamelidaceae*, основанную на сравнительно-морфологическом анализе. Ранее для *Namamelidaceae* этот подход применяли при реконструкции морфогенеза цветка (Tong, 1930; Vogle, 1968, 1970), семенной кожуры (Меликян, 1973б) и реконструкции морфогенеза признаков строения древесины (Tang, 1943).

Выявленные нами признаки строения плодов *Namamelidaceae* можно разделить 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).

К группе консервативных признаков мы относим: M1, M3, M9, M10, A1, A2, A3, A4, A7, A9, A10, A11, A14 и морфогенетический тип плода (см. раздел 4.1. – «Морфологические признаки» и «Анатомические признаки»). Из них, признаки M1, A1, A2, A3, A7, A10, A11, A14 имеют только одно состояние и общие для всех *Namamelidaceae*. А признаки M3, M9, M10, A4, A9, A15 и морфогенетический тип плода имеют несколько состояний, при этом мы считаем, что состояния этих признаков слагают последовательный однонаправленный ряд морфогенетических трансформаций. Таким образом, для этих признаков мы можем установить первичные (архаичные) и производные (специализированные) состояния.

На основе кодекса признаков, предложенного Тахтаджяном (1947, 1964), установлены следующие тренды морфогенетических преобразований плодов Hamamelidaceae:

- **Признак М3.** Плоды свободные (большинство Hamamelidaceae, кроме Exbucklandioideae) → плоды, сросшиеся в соплодия (Exbucklandioideae).
- **Признак М9.** В локуле более одного семени (Exbucklandioideae, Mytilarioideae, Disanthoideae) → в локуле единственное семя (Hamamelidoideae).
- **Признак М10.** Гладкое веретеновидное семя (большинство Hamamelidaceae, кроме Exbucklandioideae) → уплощенное крылатое семя (Exbucklandioideae).
- **Признак А4.** Экзокарпий представлен склереидами (*Mytilaria*, *Disanthus* и *Maingaya*) → экзокарпий представлен тонкостенными клетками (большинство Hamamelidaceae, кроме *Mytilaria*, *Disanthus* и *Maingaya*).
- **Признак А9.** Клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия полностью склерифицированы и формируют единую непрерывную склерифицированную зону (*Mytilaria* и *Maingaya*) → только отдельные клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия частично склерифицированы (*Dicoryphe laurina*) → клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия тонкостенные (большинство Hamamelidaceae, кроме *Mytilaria*, *Maingaya* и *Dicoryphe laurina*).
- **Признак А15.** Эндокарпий представлен одним слоем тангентально и косо-продольно удлиненных волокновидных склереид (большинство Hamamelidaceae, кроме *Loropetalum*) → эндокарпий представлен 3–7 слоями тонкостенных клеток (*Loropetalum*).
- **Морфогенетические типы плода.** Коробочка Eriosoelum-типа (*Mytilaria* и *Maingaya*) → коробочка Disanthus-типа (*Disanthus*) → коробочка Hamamelis-типа (Exbucklandioideae и Hamamelidoideae, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*) → коробочка Forsythia-типа (*Loropetalum*).

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что последний общий предок Hamamelidaceae мог иметь следующие карпологические признаки: плоды свободные (несросшиеся в соплодия); экзокарпий представлен склереидами; клетки субдермальных слоев периферической зоны мезокарпия/основной ткани эпикарпия 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; плод – двухгнездная синкарпная коробочка Eriosoelum-типа

(сходная по строению с *Mytilaria* и *Maingaya*); в каждой локуле формируется более одного семени; семя гладкое, веретеновидное.

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), а также установил новый морфогенетический тип плода для покрытосеменных – коробочку *Coelogyne*-типа, для которой характерно наличие непрерывной зоны склеренхимы в наружной эпидерме эпикарпия и периферической зоне основной ткани эпикарпия. Установленное нами разнообразие типов плодов *Namamelidaceae* может дополнить морфогенетический ряд коробочек покрытосеменных, предложенный Бобров и др. (2009, 2012) и расширенный Ковалем (2023) (рис. 27). При этом Бобров и др. (2012) считали, что коробочка *Egicsoelum*-типа может быть произведена от коробочки *Namamelis*-типа путем лигнификации экзокарпия и периферических зон 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 *Egicsoelum*-типа путем утраты склеренхимной зоны в экзокарпии и в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия к коробочке *Namamelis*-типа; и (2) от коробочки *Egicsoelum*-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) формируется коробочка *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 *Egicsoelum*-типа в морфогенетическом ряду коробочек покрытосеменных примем согласно новейшим данным – Коваль (2023), а положение коробочек *Namamelis*-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. 27) от коробочки *Egicsoelum*-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 связующим звеном между коробочкой Eriocoelum-типа и коробочкой Hamamelis-типа. Такой же тренд (редукция и абортация склеренхимных зон в перикарпии в процессе морфогенеза) был также продемонстрирован для коробочек Ericaceae (Sorokin et al., 2024a, b; Yatsenko et al., 2024) и Pandanaceae (Bobrov et al., 2024a), для последних был выявлен тренд перехода пиренария/костянки в ягоду путем абортации склеренхимной зоны в перикарпии. Отдельные авторы допускали и альтернативную точку зрения (Яценко, 2011).

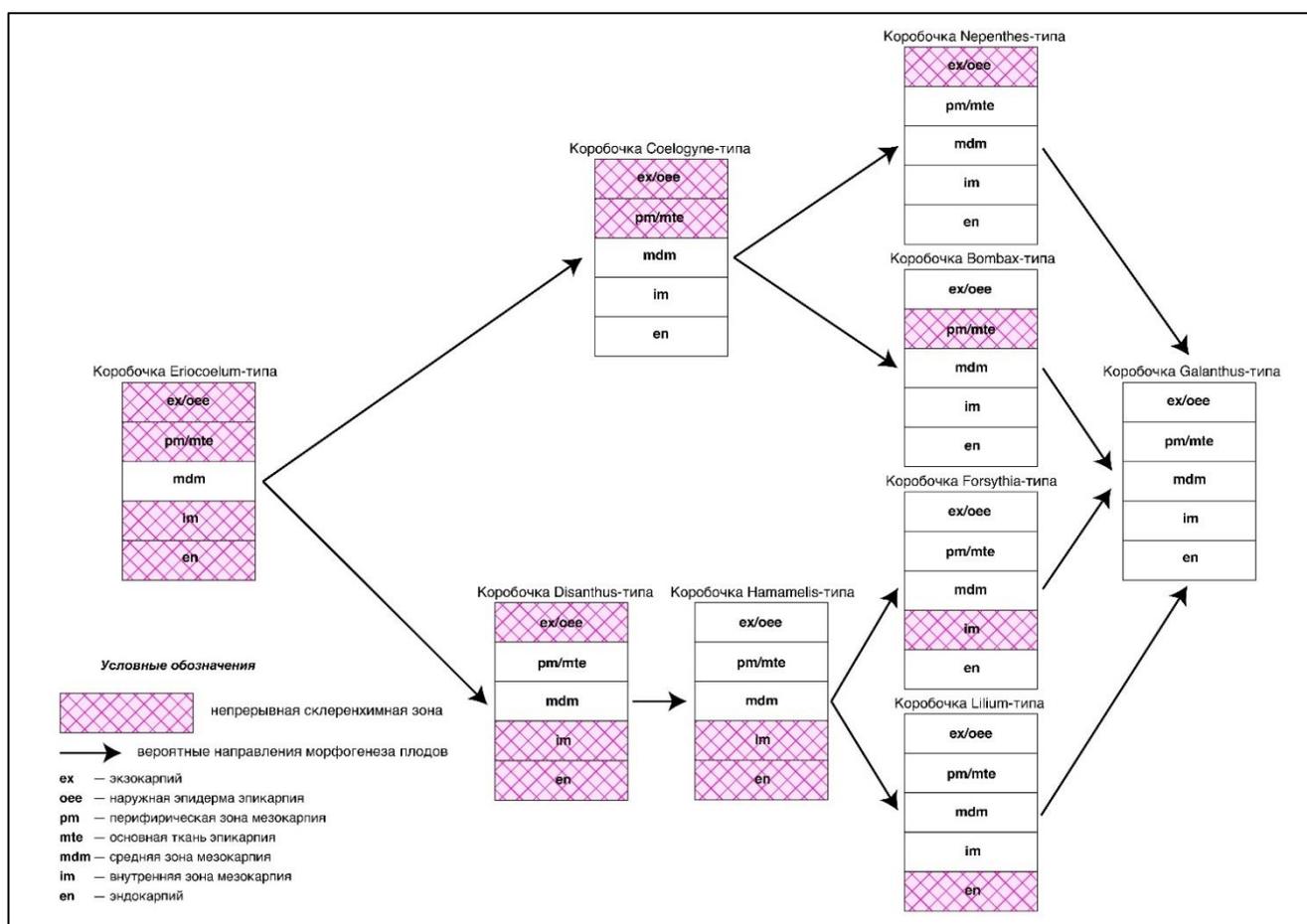


Рисунок 27. Основные направления морфогенеза коробочек покрытосеменных.

Строение внешней части перикарпия/стенки плода коробочек Eriocoelum-типа у Hamamelidaceae (*Mytilaria* и *Maingaya*) отличается от строения внешней части перикарпия коробочек этого типа, выявленных ранее у *Eriocoelum* (Sapindaceae), *Bonnetia* (Bonnetiaceae) и *Xanthorrhoea* (Asphodelaceae) (Яценко, 2011; Bobrov, Romanov, 2019). Для всех эти трех родов характерна мощная многослойная склерифицированная периферическая зона мезокарпия и тонкая немногослойная паренхимная «срединная зона» мезокарпия, а у *Mytilaria* и *Maingaya*

наоборот несколько субдермальных слоев склерифицированы, а «срединная зона» многослойная паренхимная. Возможно, мы наблюдаем позднюю стадию трансформации коробочки Eriosoelum-типа в коробочку Disanthus-типа. С другой стороны, строение внешней части перикарпия/стенки плода коробочек Eriosoelum-типа у *Mytilaria* и *Maingaya* очень сходно с таковым у *Coelogyne* (коробочка Coelogyne-типа; Коваль, 2023), что является примером общих паттернов морфогенеза плодов у покрытосеменных. У коробочек Forsythia-типа, выявленных нами у *Loropetalum*, строение эндокарпия (полимерный тонкостенный) отличается от такового у *Forsythia* и *Syringa* (Oleaceae) и некоторых видов *Camellia* (Theaceae), эндокарпий которых представлен только одним слоем тонкостенных клеток (Филоненко, Бобров, 2009; Bobrov, Romanov, 2019). Нами также было показано (Zdravchev et al., 2023), что полимеризация эндокарпия является исключительно редким явлением у покрытосеменных и была отмечена только у некоторых таксонов: Rhamnaceae—Rhamneae (Вихирева, 1952) и Rosaceae – *Prunus* spp. (Garcin, 1890, 1891; Sterling, 1953; Рзаев, 1962; Labrecque et al., 1985) и *Rosa* spp. (Старикова, 1973, 1975, 1977, 1983), при этом полимеризованный эндокарпий у этих групп представлен склереидами, в отличие от тонкостенного эндокарпия у *Loropetalum*. Коробочки Hamamelis-типа, выявленные у большинства Hamamelidaceae, имеют, как правило, сходное строение перикарпия/стенки плода с таковыми у представителей других семейств с этим типа плода, например, *Rhododendron* (Ericaceae) и *Strelitzia* (Strelitziaceae), перикарпий которых имеет многослойную склеренхимную внутреннюю зону мезокарпия и склеренхимный эндокарпий (Bobrov, Romanov, 2019). В тоже время, было показано, что у большинства видов *Enkianthus* (Ericaceae) внутренняя зона мезокарпия немногослойная и представлена 2–5 слоями склереид, в отличие от *Enkianthus quinqueflorus* Lour., у которого внутренняя зона мезокарпия многослойная и схожа с таковой у Hamamelidaceae (Sorokin et al., 2024b).

К группе варьирующих признаков мы отнесли: M2, M4, M5, M6, M7, M8, A5, A6, A8, A12 и A13 (см. раздел 4.1. – «Морфологические признаки» и «Анатомические признаки»). Эти признаки в ходе морфогенетических преобразований могли появляться многократно и независимо. Такие признаки могут быть использованы для более точного разграничения таксонов на уровне триб и ниже, а также для составления ключа для Hamamelidaceae в определителях, монографиях и учебниках. Кроме того, признаки, варьирующие от рода к роду, часто варьируют и у видов одного и того же рода, например: (Признак M4) для видов *Trichocladus*, *Dicoryphe* и *Loropetalum* характерна полунижняя или нижняя завязь, а также *Corylopsis*, виды которого имеют от полностью верхней до полностью нижней завязи со всеми переходными формами; (Признаки M6 и M8) у *Disanthus cercidifolius* в зрелом плоде стилодии не сохраняются, и внешняя часть перикарпия отделяется от внутренней, а у *D. ovatifolius* – стилодии сохраняются, а внешняя часть перикарпия не отделяется от внутренней. В таком случае

эти признаки могут быть использованы для точной идентификации видов (в том числе неопределенных гербарных образцов), а также для дополнения их диагнозов.

Ископаемая летопись представителей семейства Hamamelidaceae представлена, главным образом, вегетативными органами и цветками (Crepet et al., 1992; Маслова, 2008; Maslova, 2010). Данные об ископаемых плодах Hamamelidaceae крайне ограничены, а большая часть находок плодов/соплодиев теперь, согласно новейшей филогении покрытосеменных (APG IV, 2016), относится к близкородственному семейству Altingiaceae, для которых в последнее время на основании особенностей строения соплодий описывается все больше видов, например, *Liquidambar nanningensis* Xu, Zdravchev, N. Maslova et Jin (олигоцен, Южный Китай), соплодия которого имеют сходство как с *Altingia*, так и с *Liquidambar* s. str. (Xu et al., 2024). Тем не менее, существующие находки Hamamelidaceae s. str. (Knobloch, Mai, 1986; Маслова, 2008; Benedict et al., 2008; Winterscheid, 2018) характеризуются важнейшими карпологическими признаками, выявленными нами для современных представителей семейства: плоды ископаемых Hamamelidaceae, например, *Hamawilsonia boglei* Benedict, Pigg et DeVore, являются двухгнездными синкарпными коробочками, перикарпий которых разделен на 2 части: «плохо сохраняющуюся» наружную и склеренхимную внутреннюю ('endocarp'), то есть мезокарпий *Hamawilsonia boglei* дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны, последняя при этом склеренхимная, как и у всех современных Hamamelidaceae. 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами сравнительно-карпологические исследования плодов 37 видов из 23 родов семейства Hamamelidaceae позволили выявить морфогенетические типы плодов и важнейшие карпологические апоморфии и плезиоморфии Hamamelidaceae, 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 Hamamelidaceae.

Изучение особенностей строения полунижних плодов у Hamamelidaceae (например, *Corylopsis*, *Hamamelis*, *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 Eriocoelum-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**, описанная здесь впервые и 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 косо-продольно удлинёнными волокновидными склереидами. Определить однозначно наиболее парсимоничную гипотезу в будущем можно при помощи добавления большего числа внешних групп, а также за счёт 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 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 (утрата склеренхимной зоны в периферической зоне мезокарпия/основной ткани эпикарпия), затем к коробочке *Hamamelis*-типа (утрата склеренхимной зоны в экзокарпии), и на последнем этапе к коробочке *Forsythia*-типа (утрата склеренхимной зоны в эндокарпии).

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 зоны, а внутренняя зона при этом склеренхимная. 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 *Namamelidaceae* свойственна единая последовательность процессов органогенеза плода и гистогенеза перикарпия/стенки плода.
2. У представителей семейства *Namamelidaceae* 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 *Namamelidaceae* – коробочки, которые относятся к 4 морфогенетическим типам: (1) коробочка *Namamelis*-типа у *Exbucklandioideae* и *Namamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*; (2) коробочка *Forsythia*-типа у *Loropetalum* (впервые выявлена у *Namamelidaceae*); (3) коробочка *Egicocelum*-типа у *Mytilaria* и *Maingaya* (впервые выявлена у *Namamelidaceae*); (4) коробочка *Disanthus*-типа у *Disanthus* (впервые установлена для покрытосеменных).
4. Представители семейства *Namamelidaceae* 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 *Namamelidaceae*, либо – симплезиоморфиями.
5. Варьирующие карпологические признаки представителей *Namamelidaceae* 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 *Namamelidaceae* происходили по пути редукции количества склеренхимных зон в перикарпии/стенке плода от коробочки *Egicocelum*-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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров А. В. Филогения и история расселения хвойных (*Coniferae s. l.*) по данным строения женских репродуктивных органов. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: СПбГУ, 2004. 817 с.
2. Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 400 с.
3. Бобров А. В., Романов М. С., Меликян А. П. Морфогенетические типы плодов и их взаимосвязи // Бюллетень Главного ботанического сада. Т. 198. 2012. С. 46–60.
4. Бобров А. В., Рослов М. С., Романов М. С. Филогенетическая биогеография семейства *Hamamelidaceae s. l.* на основе молекулярно-генетических данных // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2020. Т. 65. С. 224–244.
5. Вихирева В. В. Морфологические и анатомические исследования плодов *Rhamnaceae* // Труды БИН АН СССР. Серия VII: Морфология и анатомия растений. 1952. Вып. 3. С. 241–292.
6. Гоби Х. Я. Генетическая классификация плодов покрытосеменных // Записки лаборатории по семеноведению Главного ботанического сада РСФСР (Л.). 1921. Т. 4. С. 5–30.
7. Ембатурова Е. Ю. Сравнительная карпология представителей *Cornales Dumort.* и родственных порядков в связи с вопросами систематики. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: МГУ, 2001. 286 р.
8. Каден Н. Н. Генетическая классификация плодов // Вестник Московского университета. 1947. Т. 12. С. 31–42.
9. Каден Н. Н., Кирпичников М. Э. Проект новой системы номенклатуры плодов // Ботанический журнал. 1966. Т. 51. С. 473–483.
10. Коваль В. А. Репродуктивная биология *Coelogyne Lindl.* (*Orchidaceae Juss.*) в оранжерейной культуре. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, 2023. 241 с.
11. Кравцова Т. И. Сравнительная карпология представителей семейства *Urticaceae Juss.* в связи с вопросами их систематики и филогении. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 2005. 505 с.
12. Левина Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. С. 488–495.
13. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.

14. Маслова Н. П. Морфология, систематика и филогения ископаемых платаноидов и гаммелид. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: Палеонтологический институт РАН, 2008. 362 с.
15. Матиенко Б. Т. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев: Картя Молдовенскэ, 1969. 406 с.
16. Меликян А. П. Анатомическое строение спермодермы представителей родов *Liquidambar* L. и *Altingia* Nog. в связи с их систематикой // Биологический журнал Армении. 1971. Т. 24. С. 50–55.
17. Меликян А. П. Анатомия семенной кожуры и систематика семейства Hamamelidaceae // Биологический журнал Армении. 1973а. Т. 26. С. 104–105.
18. Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры Hamamelidales и близких порядков в связи с их систематикой. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Ереван: Ереванский государственный университет, Ботанический институт АН СССР им. В. Л. Комарова, 1973б. 288 с.
19. Меликян А. П. Типы семенной кожуры Hamamelidaceae и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями // Ботанический журнал. 1973в. Т. 58. С. 350–359.
20. Меликян А. П. Порядок 27. Cercidiphyllales. Семейство Cercidiphyllaceae / Сравнительная анатомия семян, А. Л. Тахтаджян (ред.). Том 3. Л.: Наука, 1991. С. 101.
21. Петрова Л. Р. Порядок 31. Daphniphyllales. Семейство Daphniphyllaceae / Сравнительная анатомия семян, А. Л. Тахтаджян (ред.). Том 3. Л.: Наука, 1991. С. 113–114.
22. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.
23. Рзаев Г. А. Анатомио-морфологическое исследование плода-костянки у некоторых представителей подсемейства Prunoideae. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Баку: Азербайджанский государственный университет имени С. М. Кирова, 1962. 159 с.
24. Романов М. С. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка Magnolianaе. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, 2004. 366 с.
25. Старикова В. В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. С. 893–898.
26. Старикова В. В. Анатомио-морфологическая характеристика орешков *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. С. 558–563.
27. Старикова В. В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* (Сем. *Rosaceae*) // Ботанический журнал. 1977. Т. 62. С. 1500–1504.

28. Старикова В. В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* (*Rosaceae*) // Ботанический журнал. 1983. Т. 68. С. 522–524.
29. Тахтаджян А. Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1947. Т. 52. С. 95–120.
30. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М., Л.: Наука, 1964. 236 с.
31. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
32. Филоненко А. В., Бобров А. В. Структура перикарпия и морфогенез плодов представителей родов *Syringa* и *Ligustrum* (*Oleaceae*) // Проблемы современной дендрологии. Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения член-корреспондента АН СССР П. И. Лапина. 2009. С. 665–669.
33. Яценко И. О. Сравнительная карпология семейства Sapindaceae Juss. и близкородственных групп. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, 2011. 188 с.
34. Adobe Photoshop CC (2016). Version 2017. <https://www.adobe.com/products/photoshop.html> [дата обращения: 08.10.2017]
35. Anderson E., Sax K. Chromosome numbers in the Hamamelidaceae and their phylogenetic significance // Journal of the Arnold Arboretum. 1935. Vol. 16. P. 210–215.
36. APG. An ordinal classification for the families of flowering plants // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1998. Vol. 85. P. 531–553.
37. APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Botanical Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 114. P. 399–436.
38. 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. P. 105–121.
39. 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. P. 1–20.
40. Arber A. The Natural Philosophy of Plant Form. London, New York: Cambridge University Press, 1950. 247 p.
41. Baillon H. XXI. Saxifragacées / Histoire des plantes, Baillon H. (ed.). Tom. III. Paris: Librairie Hachette et Cie, 1872. P. 325–464.
42. Baumann–Bodenheim M. G. Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen // Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. 1954. Bd. 64. P. 94–112.

43. Benedict J. C., Pigg K. B., DeVore M. L. *Hamawilsonia boglei* gen. et sp. nov. (Hamamelidaceae) from the late Paleocene Almont flora of central North Dakota // *International Journal of Plant Sciences*. 2008. Vol. 169. P. 687–700.
44. Bentham G., Hooker J. D. Ordo LXII. Hamamelidae / *Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita*, Bentham G., Hooker J. D. (eds.). Vol. 1. Londini: Lovell Reeve & Co., Williams & Norgate, 1865. P. 664–669.
45. Bobrov A. V. F. Ch. Morphological Taxonomy of Angiosperms: Textbook of Flowering Plant Families: Gunnerales—Oxalidales. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publishing, 2024. (in print).
46. Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // *Botany Letters*. 2019. Vol. 166. P. 366–399.
47. 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 Pandanaceae: comparative carpology of *Freycinetia* Gaudich. // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2024a. Vol. 206. P. 55–68.
48. Bobrov A. V. F. Ch., Zdravchev N. S., Sorokin A. N., Romanov M. S., Crisci J. V., Katinas L., Iovlev P. S., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Yatsenko O. V., Kuptsov K. V., Roslov M. S., Kandidov M. V., Romanova E. S. On the origin of tissues: Advantages and limitations of anatomy // *Botanical Review*. 2024b. P. 1–19. (in print).
49. Bogle A. L. Floral vascular anatomy and the nature of the hamamelidaceous flower. Ph. D. thesis. Minneapolis: University of Minnesota, 1968. 303 p.
50. Bogle A. L. Floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae the apetalous genera of Hamamelidoideae // *Journal of the Arnold Arboretum*. 1970. Vol. 51. P. 310–366.
51. Bogle A. L. The floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: subfamily Liquidambaroideae // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1986. Vol. 73. P. 325–347.
52. Bray D. F., Bagu J., Koegler P. Comparison of Hexamethyldisilazane (HMDS), Peldri II, and critical-point drying methods for scanning electron microscopy of biological specimens // *Microscopy Research and Technique*. 1993. Vol. 26. P. 489–495.
53. Brown R. Appendix. – B. Description of Three new Species of China Plants / *Narrative of a journey in the interior of China, and of a voyage to and from that country, in the years 1816 and 1817; containing an account of the most interesting transactions of Lord Amherst's embassy to the court of Peking, and observations on the countries which it visited*, Abel C. (ed.). London: Longman, Hurst, Rees, Orme, and Brown, Paternoster-Row, 1818. P. 374–379.
54. de Candolle A. P. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pars IV*. Parisii: Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, 1830. 683 p.

55. Carlsward B. S., Judd W. S., Soltis D. E., Manchester S., Soltis P. S. Putative morphological synapomorphies of Saxifragales and their major subclades // *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. 2011. Vol. 5. P. 179–196.
56. Chang H. T. Additions to the hamamelidaceous flora of China // *Sunyatsenia*. 1948. Vol. 7. P. 63–74.
57. Crepet W. L., Nixon K. C., Friis E. M., Freudenstein J. V. Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1992. Vol. 89. P. 8986–8989.
58. Cronquist A. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Boston: Houghton Mifflin Company, 1968. 396 p.
59. Cronquist A. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p.
60. Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859. 502 p.
61. Dickson A. Suggestions on Fruit Classification // *Journal of Botany*. 1871. Vol. 9. P. 309–312.
62. Du Petit-Thouars A. A. *Histoire des végétaux recueillies dans les isles australes d'Afrique*. Paris: Tourneisen, 1806. 72 p.
63. Dumortier B. C. *Essai carpographique présentant une nouvelle classification des fruits*. Bruxelles: M. Hayez, Imprimeur de l'Académie Royale, 1835. 136 p.
64. Endlicher S. Ordo CLXVII. Hamamelideae / *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*, Endlicher S. (ed.). Vindobonae: Apud Fr. Beck Universitatis Bibliopolam, 1836–1840. P. 803–805.
65. Endress P. K. Evolutionary Trends in the Hamamelidales-Fagales-Group / *Flowering Plants. Plant Systematics and Evolution*, K. Kubitzki (ed.). Vol 1. Vienna: Springer, 1977. P. 321–347.
66. Endress P. K. A Suprageneric Taxonomic Classification of the Hamamelidaceae // *Taxon*. 1989a. Vol. 38. P. 371–376.
67. Endress P. K. Aspects of evolutionary differentiation of the Hamamelidaceae and the Lower Hamamelididae // *Plant Systematics and Evolution*. 1989b. Vol. 162. P. 193–211.
68. Endress P. K. Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae / *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, P. R. Crane & S. Blackmore (eds.). Vol 1. Introduction and 'Lower' Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 1989c. P. 227–248.
69. Endress P. K. The systematic position of the Myrothamnaceae / *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, P. R. Crane & S. Blackmore (eds.). Vol 1. Introduction and 'Lower' Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 1989d. P. 193–200.

70. Endress P. K. *Cercidiphyllaceae / The Families and Genera of Vascular Plants*, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds.). *Flowering Plants. Dicotyledons. Vol II.* Berlin, Heidelberg: Springer, 1993a. P. 250–252.
71. Endress P. K. *Hamamelidaceae / The Families and Genera of Vascular Plants*, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds.). *Flowering Plants. Dicotyledons. Vol II.* Berlin, Heidelberg: Springer, 1993b. P. 322–331.
72. Endress P. K. *Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Advances in botanical research.* 2006. Vol. 44. P. 1–61.
73. Endress P. K. *Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // American journal of botany.* 2011. Vol. 98. P. 370–396.
74. Endress P. K., Davis C. C., Matthews M. L. *Advances in the floral structural characterization of the major subclades of Malpighiales, one of the largest orders of flowering plants // Annals of Botany.* 2013. Vol. 111. P. 969–985.
75. Engler A. *Angiospermae: Reihe Podostemonales – Reihe Rosales, Unterreihe Saxifragineae / Die natürlichen Pflanzenfamilien: nebst ihren Gattungen und Wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen*, A. Engler & K. Prantl (Eds.). Bd. 18a. Leipzig: W. Engelmann, 1930. 492 S.
76. Ernst W. R. *The genera of Hamamelidaceae and Platanaceae in the southeastern United States // Journal of the Arnold Arboretum.* 1963. Vol. 44. P. 193–210.
77. Gaertner J. *De Fructibus et Seminibus Plantarum.* Vol. 1. Stutgardiae: Academiae Carolinae, 1788. 79 p.
78. Gaertner J. *De Fructibus et Seminibus Plantarum.* Vol. 2. Tubingae: G. H. Schrammii, 1791. 180 p.
79. Gaertner J. *De Fructibus et Seminibus Plantarum.* Vol. 3. Lipsiae: C. F. E. Richter, 1805. 225 p.
80. Garcin A. G. *Recherches sur l'histogénie des péricarpes charnus // Annales des Sciences Naturelles.* 7 serie, Botanique. 1890. Tom. 12. P. 175–401.
81. Garcin A. G. *Contribution à l'étude des péricarpes charnus. Du noyau des drupes. Histologie et histogénèse // Annales de la Société botanique de Lyon.* 1891. Tom. 17. P. 27–39.
82. Goldblatt P., Endress P. K. *Cytology and evolution in Hamamelidaceae // Journal of the Arnold Arboretum.* 1977. Vol. 58. P. 67–71.
83. Hallier H. *Über den Umfang, die Gliederung und die Verwandtschaft der Familien der Hamamelidaceen // Beihefte zum Botanischen Centralblatt.* 1903. Bd. 14. S. 247–260.
84. Harms H. *Hamamelidaceae / Die natürlichen Pflanzenfamilien: nebst ihren Gattungen und Wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen*, A. Engler & K. Prantl (Eds.). Bd. 18a. *Angiospermae: Reihe Podostemonales – Reihe Rosales, Unterreihe Saxifragineae.* Leipzig: W. Engelmann, 1930. S. 303–345.

85. Horne A. L. 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. P. 239–309.
86. Huang T. C. Daphniphyllaceae / Flora Malesiana, Series 1 – Seed Plants, C. Kalkman et al. (eds.). Vol. 13. Leiden: Rijksherbarium, 1997. P. 145–168.
87. Hutchinson J. The families of flowering plants. I. Dicotyledons. London: Macmillan & Co. Ltd., 1926. 328 p.
88. Hutchinson J. The genera of flowering plants. Vol. II. Dicotyledones. Oxford: Clarendon Press, 1967. 659 p.
89. Jia L., Wang S., Hu J., Miao K., Huang Y., Ji Y. Plastid phylogenomics and fossil evidence provide new insights into the evolutionary complexity of the ‘woody clade’ in Saxifragales // BMC Plant Biology. 2024. Vol. 24; 277. P. 1–12.
90. Judd W. S., Campbell Ch. S., Kellogg E. A., Stevens P. F., Donoghue M. J. Plant Systematics. A Phylogenetic Approach. 4th Ed. Sunderland: Sinauer, 2016. 677 p.
91. Jussieu A. L. de. Genera plantarum: secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exaratum, anno M.DCC.LXXIV. Parisiis: Apud Viduam Herissant et Theophilum Barrois, 1789. 498 p.
92. Kaul U., Kapil R. N. *Exbucklandia populnea* – from flower to fruit // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. P. 217–228.
93. Knobloch E., Mai D. H. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. Praha: Vydal Ústřední ústav geologický v Academii, Nakladatelství Československé akademie věd, 1986. 223 S.
94. Kubitzki K. Daphniphyllaceae / The Families and Genera of Vascular Plants, K. Kubitzki (ed.). Flowering Plants. Eudicots. Vol IX. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. P. 127–128.
95. Labrecque M., Barabé D., Vieth J. Développement du fruit de *Prunus virginiana* (Rosaceae) // Canadian Journal of Botany. 1985. Vol. 63. P. 242–251.
96. Lecomte M. H. Une Hamamélidacée nouvelle d'Indochine // Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. 1924. Vol. 30. P. 503–507.
97. Li H.-M., Hickey L. J. Leaf architecture and systematics of the Hamamelidaceae sensu lato // Acta phytotaxonomica Sinica. 1988. Vol. 26. P. 96–110.
98. Li J. Systematics of the Hamamelidaceae based on morphological and molecular evidence. Ph. D. thesis. Durham: University of New Hampshire, 1997. 291 p.
99. Li J. Molecular phylogenetics of Hamamelidaceae: evidence from DNA sequences of nuclear and chloroplast genomes / Plant genome: biodiversity and evolution, A. K. Sharma, A. Sharma (eds.).

- Vol. 1, part E. Phanerogams – Angiosperm. Enfield, Jersey, Plymouth: Science Publishers, 2008. P. 227–250.
100. Li J., Bogle A. L. A new suprageneric classification system of the Hamamelidoideae based on morphology and sequences of nuclear and chloroplast DNA // *Harvard Papers in Botany*. 2001. Vol. 5. P. 499–515.
101. Li J., Bogle A. L., Klein A. S. Phylogenetic relationships in the Hamamelidaceae: Evidence from the nucleotide sequences of the plastid gene *matK* // *Plant Systematics and Evolution*. 1999. Vol. 218. P. 205–219.
102. Linnaeus C. *Species plantarum*. Vol. 1. Holmiae: Impensis L. Salvii, 1753. 560 p.
103. Linnaeus C. *Systema vegetabilium*. Gottingae, Gothae: Typis et Impensis I. Ch. Dieterich, 1774. 844 p.
104. Linnaeus C. *A system of vegetables, according to their classes, orders, genera, species, with their characters and differences*. Vol. 1. Lichfield: J. Jackson for Leigh and Sotheby, 1782. 424 p.
105. Maddison W. P., Maddison D. R. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis* (2023). Version 3.81. <http://www.mesquiteproject.org> [дата обращения: 13.07.2023]
106. Magallón S. From fossils to molecules: phylogeny and the core eudicot floral groundplan in Hamamelidoideae (Hamamelidaceae, Saxifragales) // *Systematic Botany*. 2007. Vol. 32. P. 317–347.
107. Maslova N. P. Systematics of fossil platanoids and hamamelids // *Paleontological Journal*. 2010. Vol. 44. P. 1379–1466.
108. Mione T., Bogle A. L. Comparative ontogeny of the inflorescence and flower of *Hamamelis virginiana* and *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae) // *American Journal of Botany*. 1990. Vol. 77. P. 77–91.
109. Mohana Rao P. R. Seed anatomy in some Hamamelidaceae and phylogeny // *Phytomorphology*. 1974. Vol. 24. P. 113–139.
110. Mohana Rao P. R. Seed and Fruit Anatomy in *Cercidiphyllum japonicum* with a Discussion on the Affinities of Cercidiphyllaceae // *Flora*. 1986. Vol. 178 P. 243–249.
111. Nakai T. *Ordines, familiae, tribi, genera, sectiones, species, varietates, formae et combinationes novae*. Tokyo: Universitatis Imperialis Tokyoensis, 1943. 256 p.
112. Neoscan Explorer Visualization Software (2020). Version 2.0.0. <https://neoscan.com/software/neoscan-software/> [дата обращения: 28.06.2023].
113. Niedenzu F. Hamamelidaceae / *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen*, A. Engler, K. Prantl (Eds.). Bd. III. T. 2. Ab. a. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1891. S. 115–130.

114. O'Brien T. P., McCully M. E. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. Melbourne: Termarcarphi & Pty. Ltd., 1981. 357 p.
115. Oliver D. On *Sycopsis* // Transactions of the Linnean Society of London. Botany. 1860. Vol. 23. P. 83–89.
116. Poppinga S., Böse A.-S., Seidel R., Hesse L., Leupold J., Caliaro S., Speck T. A seed flying like a bullet: ballistic seed dispersal in Chinese witch-hazel (*Hamamelis mollis* Oliv., Hamamelidaceae) // Journal of the Royal Society Interface. 2019. Vol. 16; 20190327. P. 1–10.
117. POWO (2024 onwards). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <https://powo.science.kew.org/> [дата обращения: 11.03.2024]
118. Qiu Y. L., Chase M. W., Hoot S. B., Conti E. Phylogenetics of the Hamamelidae and their allies: parsimony analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbc L* // International Journal of Plant Sciences. 1998. Vol. 159. P. 891–905.
119. Reinsch A. Über die anatomischen Verhältnisse der Hamamelidaceae mit Rücksicht auf ihre systematische Gruppierung // Botanische Jahrbücher. 1890. Bd. 11. S. 347–395.
120. Saunders E. R. Floral morphology, Vol. 2. Cambridge: W. Heffer & Sons Ltd., 1939. 609 p.
121. Schulze-Menz G. K. Hamamelidaceae / A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, H. Melchior (ed.). 12th Ed. Vol. 2. Berlin-Nikolassee: Gerbruder Borntraeger, 1964. P. 196–198.
122. Soltis D. E., Moore M. J., Sessa E. B., Smith, S. A., Soltis P. S. Using and navigating the plant tree of life // American Journal of Botany. 2018a. Vol. 105. P. 287–290.
123. Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K., Chase M. W., Manchester S. R., Judd W. S., Majure L. C., Mavrodiev E. V. Phylogeny and Evolution of the Angiosperms. Revised and Updated Edition. Chicago: University of Chicago Press, 2018b. 590 p.
124. Sorokin A. N., Yatsenko O. V., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Milhaylova A. A., Vsekha N. D., Timchenko A. S., Kuptsov K. V. Fruit morphogenesis in 'basal Ericaceae' // Paleontological Journal. 2024a. Vol. 58. P. 1–27. (in print).
125. 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. 2024b. Vol. 204. P. 76–85.
126. Sterling C. Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1953. Vol. 80. P. 457–477.
127. Stevens P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [дата обращения: 14.06.2024]

128. Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, NY: Columbia University Press, 1997. 643 p.
129. Tang Y. Systematic anatomy of the woods of the Hamamelidaceae // Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology. 1943. Vol. 1. P. 8–63.
130. Tong K. Studien über die Familie der Hamamelidaceae, mit besonderer Berücksichtigung der Systematik und Entwicklungsgeschichte von *Corylopsis* // Bulletin of the Department of Biology, College of Science, Sun Yatsen University. 1930. Bd. 2. S. 1–72, + 1–14 [in Chinese].
131. Tunberg C. P. Befsrivelse over en ny og tilforn ubesindt Plante: Glagt *Dahlia crinata* faldet / Skrifter af Naturhistorie-selskabet, Møller N. (ed.). Bd. 2. Kiøbenhavn: Trykt hos N. Møller og søn, 1792. P. 133–136.
132. Van Do T., Fan Q., Zhao W., Yin Q. Taxonomic notes on *Chunia bucklandioides* (Exbucklandioideae, Hamamelidaceae) // Annales Botanici Fennici. 2020. Vol. 57. P. 293–298.
133. Vink W. Hamamelidaceae / Flora Malesiana, C. G. G. J. van Steenis (ed.). Ser. 1, Vol. 5. Djakarta: Noordhoff-Kolff, 1957. P. 363–379.
134. von Beck G. R. Versuch einer neuen Classification der Früchte // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft. 1891. Bd. 61. S. 307–312.
135. Weaver R. E. Jr. Studies in the North American genus *Fothergilla* (Hamamelidaceae) // Journal of the Arnold Arboretum. 1969. Vol. 50. P. 599–619.
136. Wettstein R. Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig, Wien: Franz Deuticke, 1924. 1018 S.
137. Wheeler E. A., Lee S. J., Baas P. Wood Anatomy of the Altingiaceae and Hamamelidaceae // IAWA Journal. 2010. Vol. 31. P. 399–423.
138. Winterscheid H. Revision of a late Oligocene florule from the south-western edge of the Lower Rhine Basin (western Germany) // Acta Palaeobotanica. 2018. Vol. 58. P. 49–60.
139. 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. 2024. Vol. 13; 275. P. 1–17.
140. 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. 2024. boae046. P. 1–15.
141. 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. 2023. Vol. 202. P. 529–541.

142. Zhiyun Z., Hongda Z., Endress P. K. Hamamelidaceae / Flora of China, Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds). Pittosporaceae through Connaraceae. Vol. 9. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003. P. 18–42.

ПРИЛОЖЕНИЕ

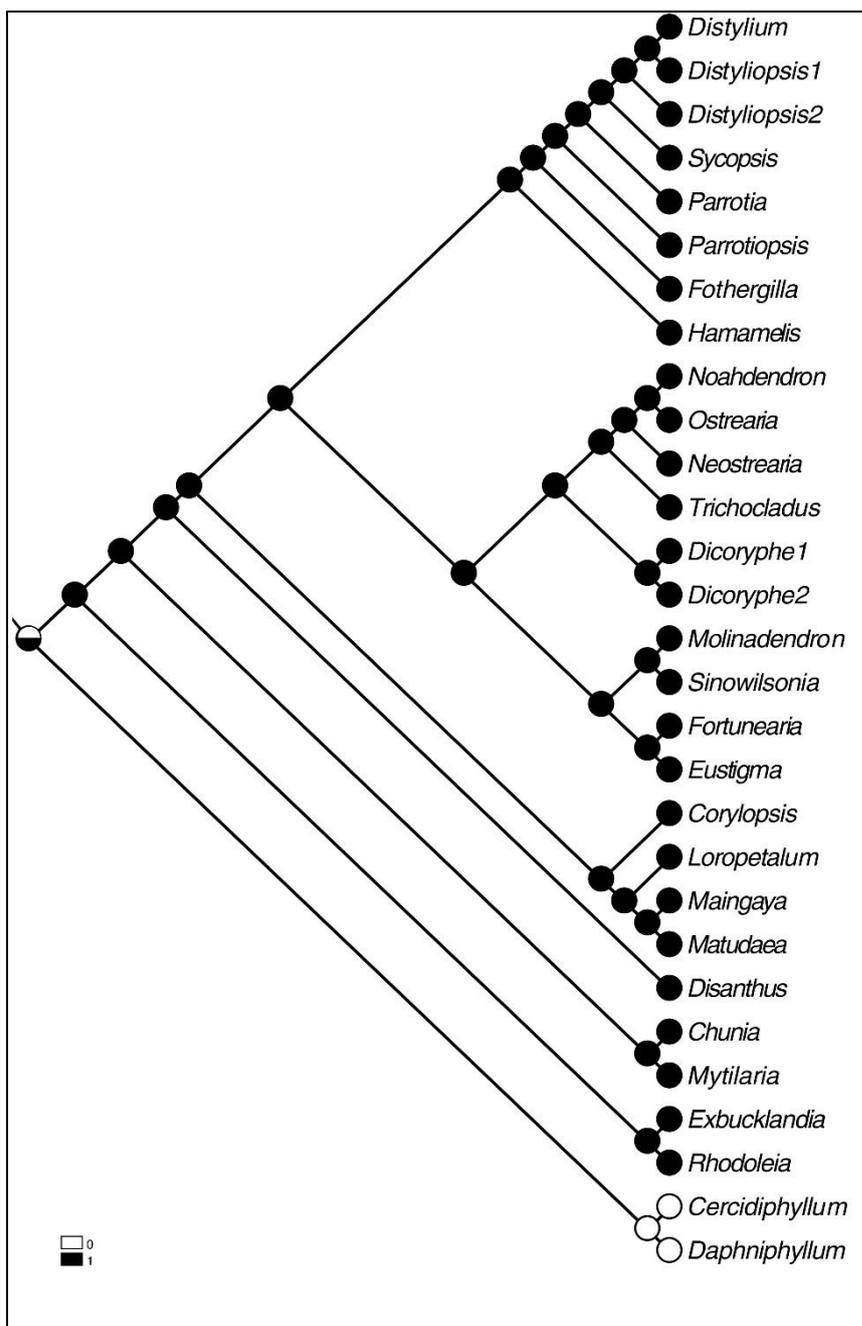


Рисунок 1. Реконструкция предковых состояний признака M1.

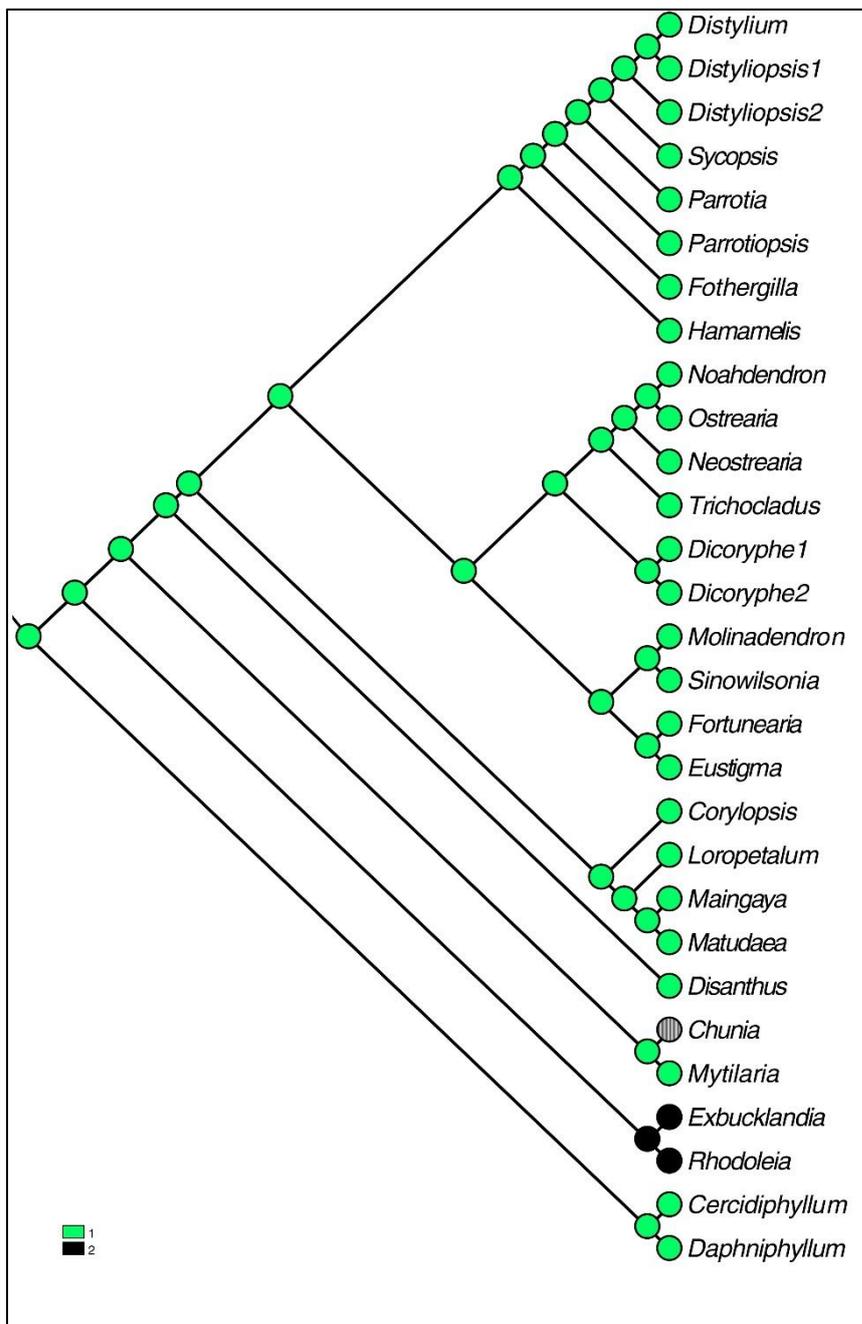


Рисунок 2. Реконструкция предковых состояний признака М3.

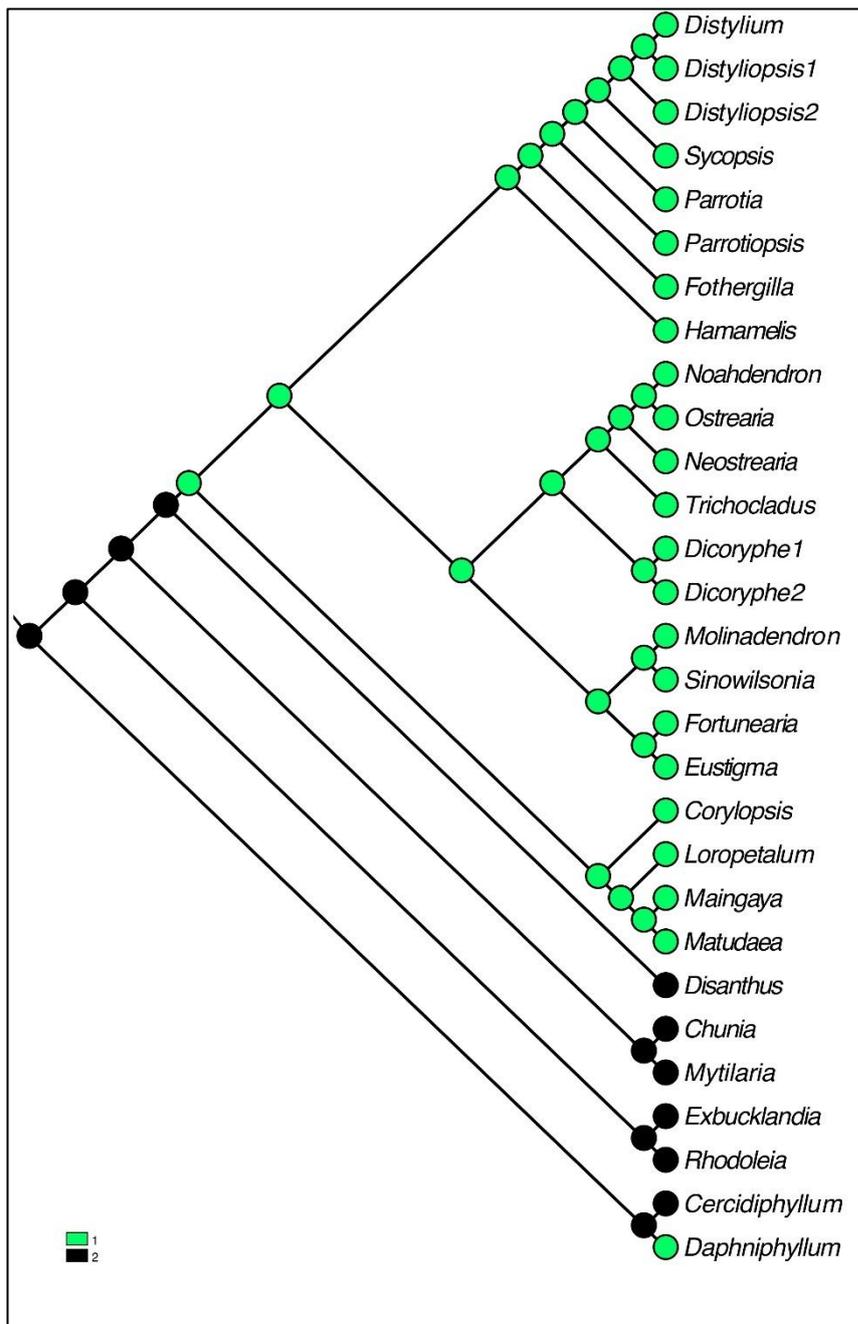


Рисунок 3. Реконструкция предковых состояний признака М9.

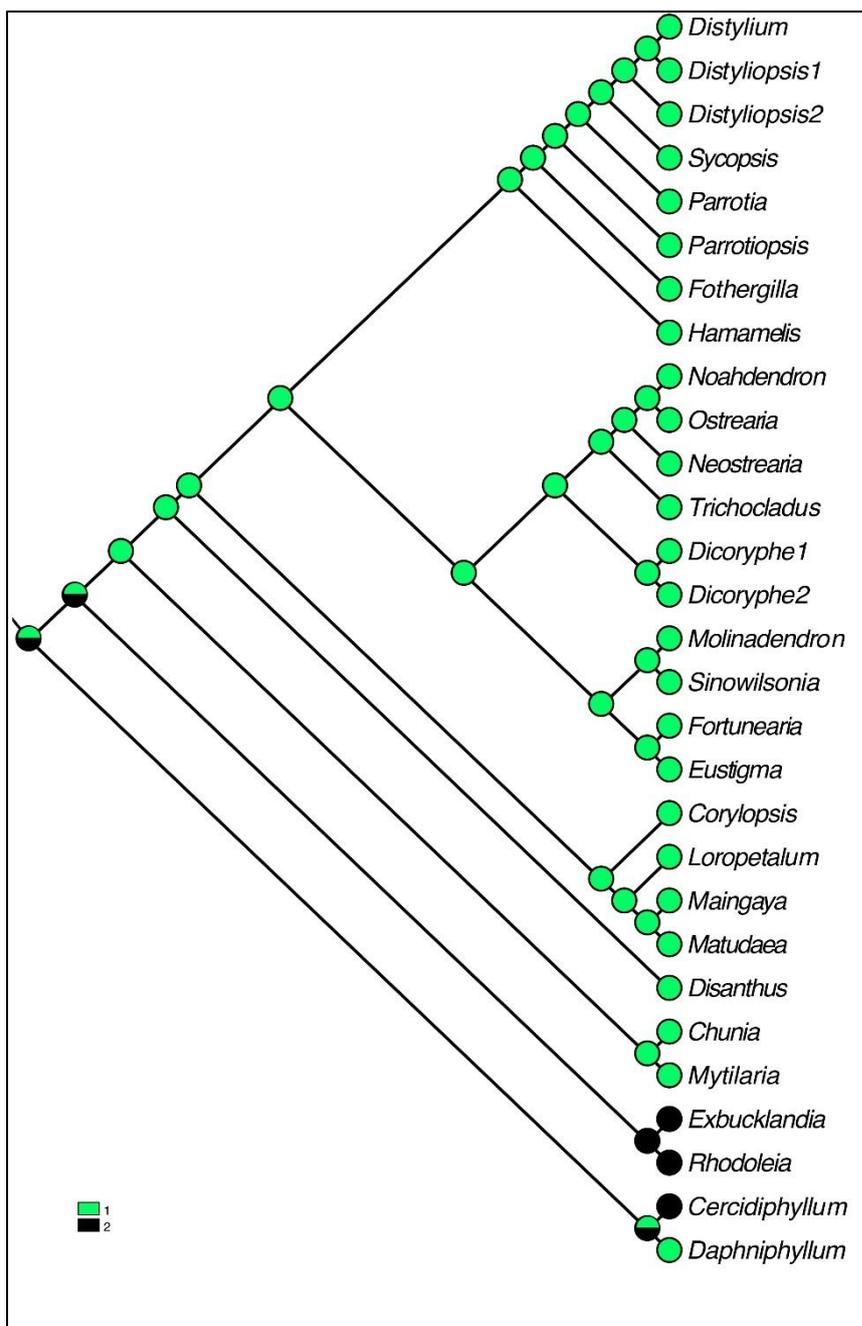


Рисунок 4. Реконструкция предковых состояний признака M10.

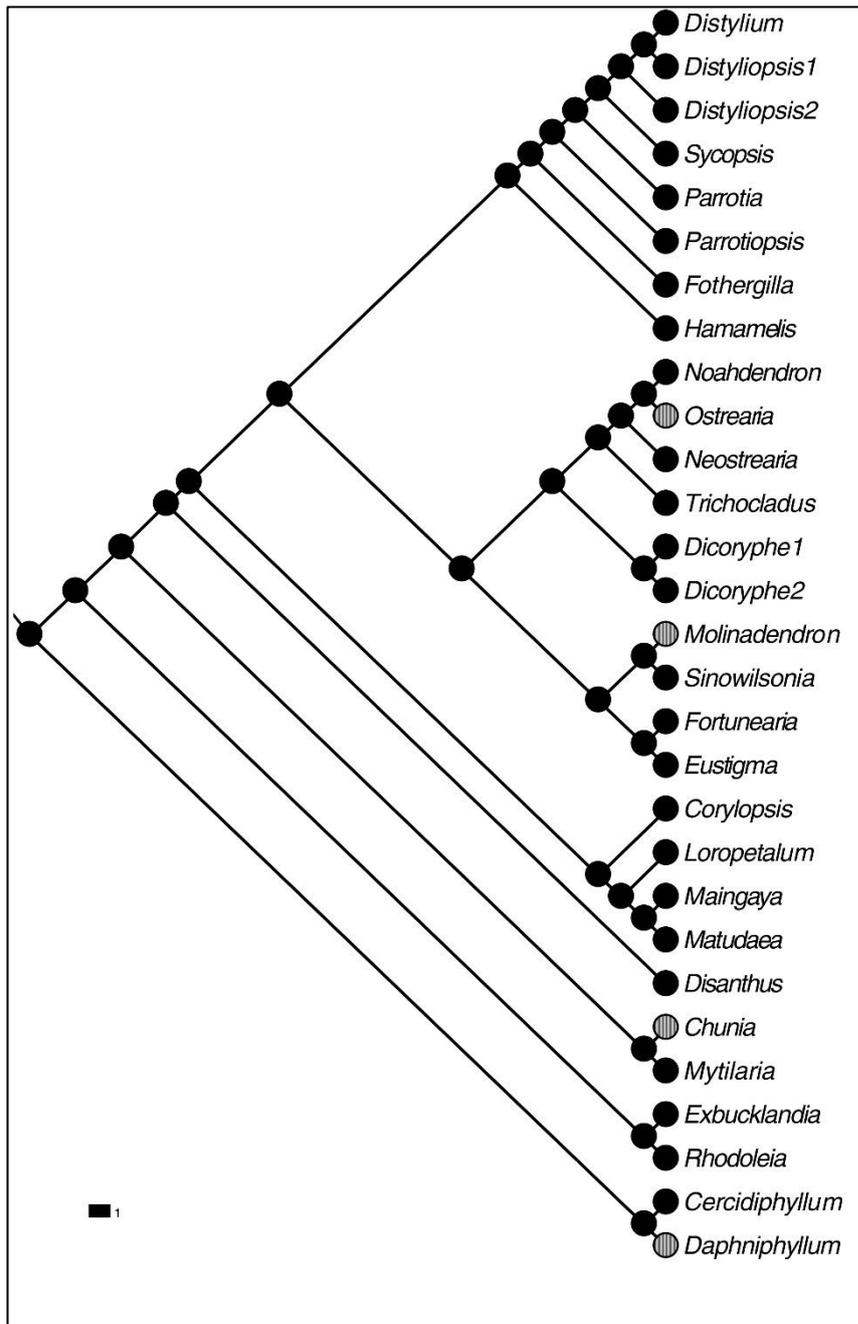


Рисунок 5. Реконструкция предковых состояний признака А3.

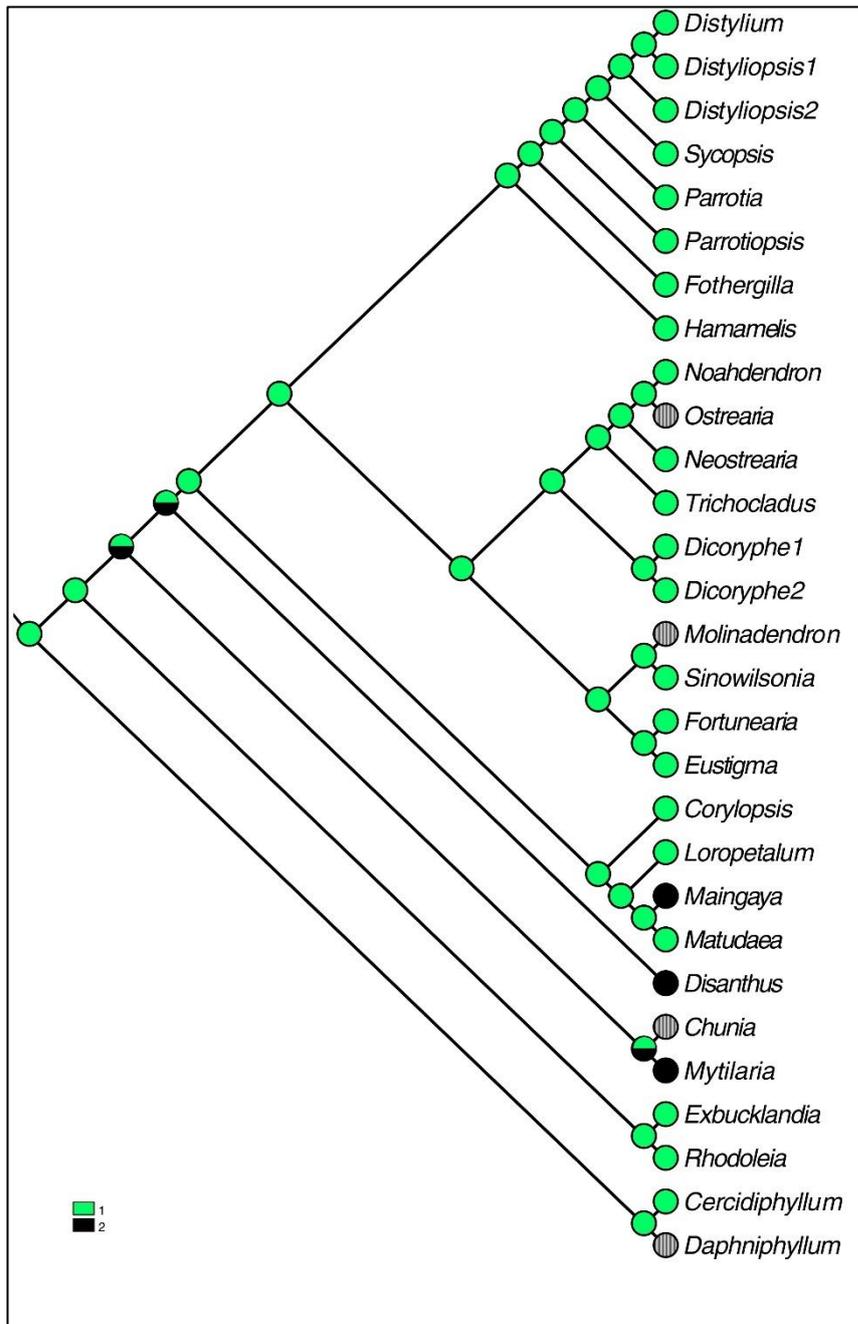


Рисунок 6. Реконструкция предковых состояний признака A4.

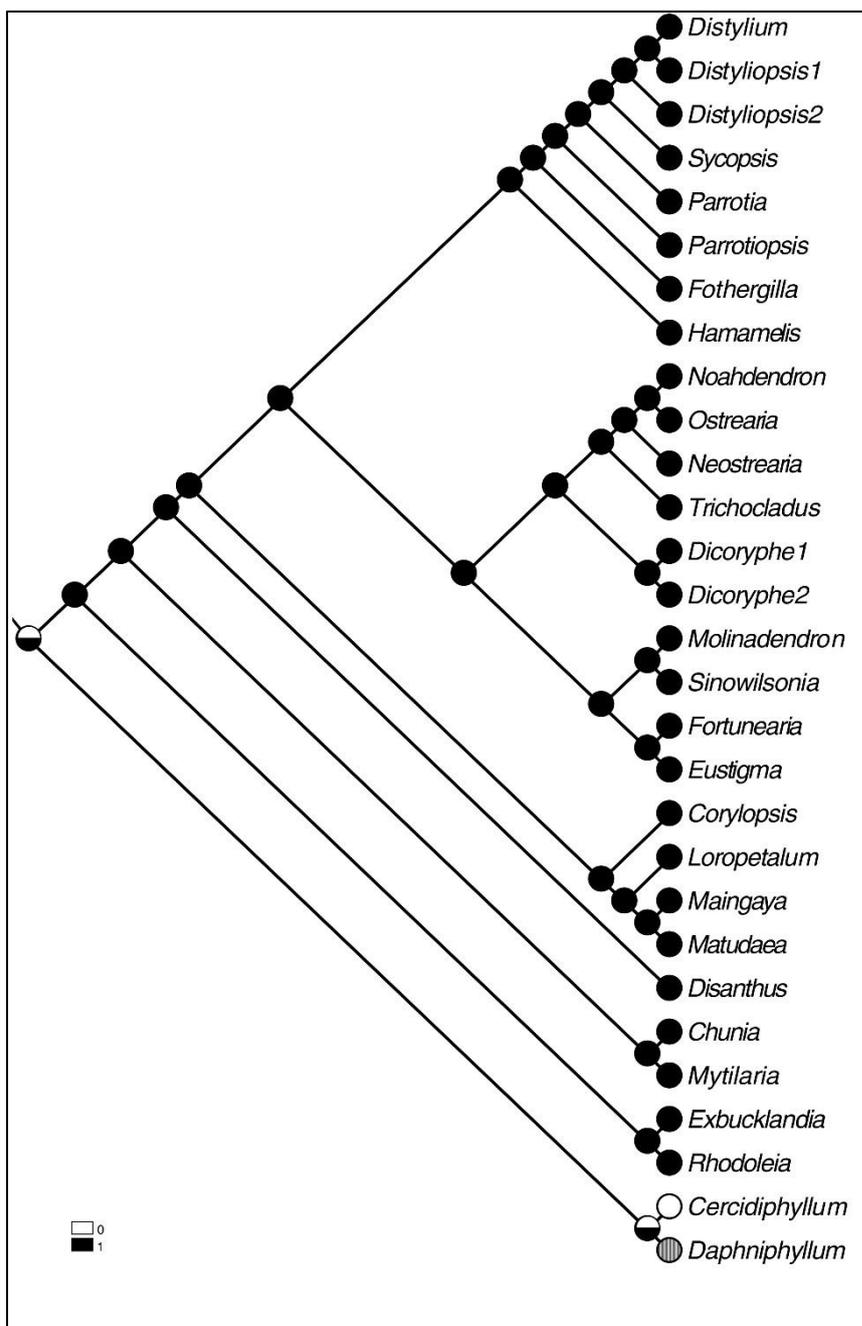


Рисунок 7. Реконструкция предковых состояний признака A7.

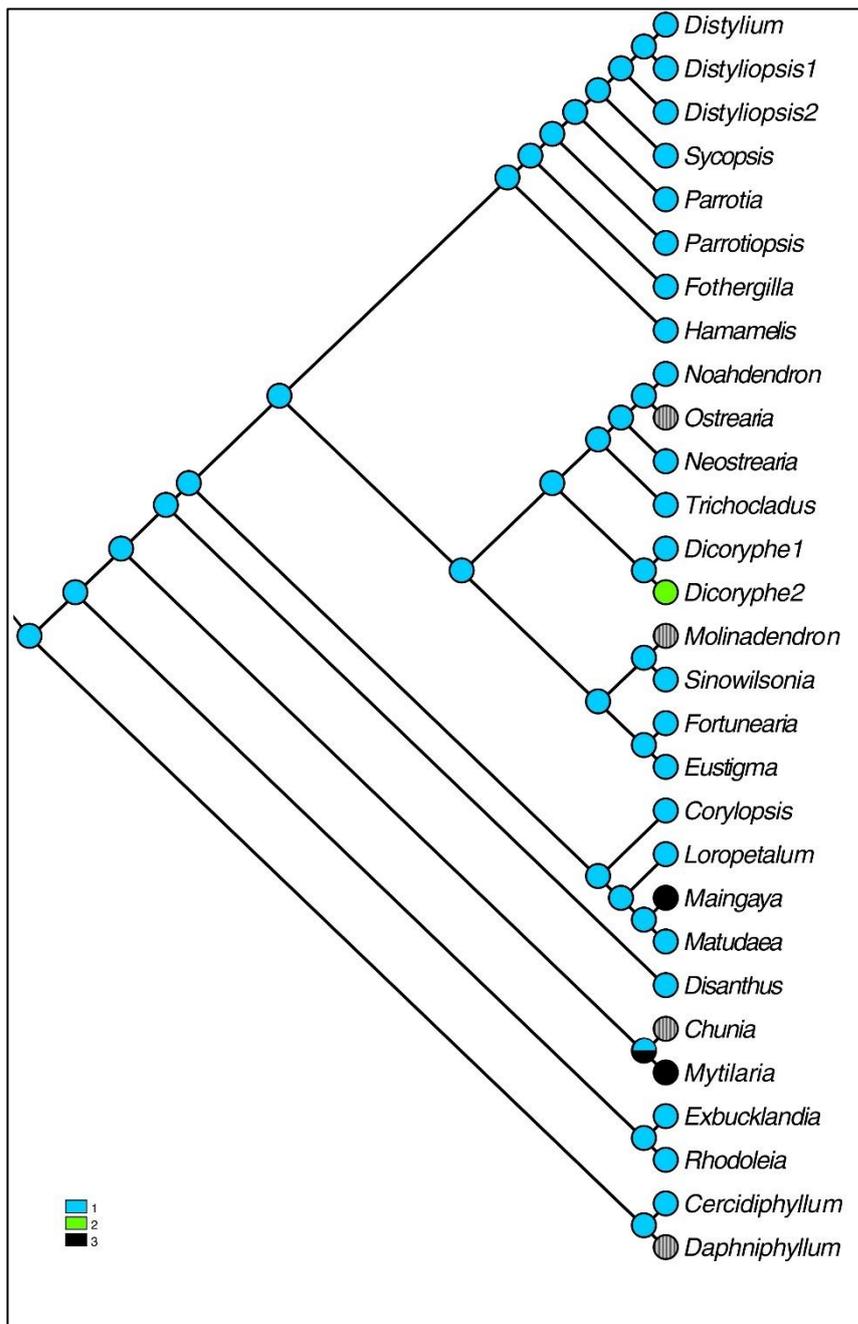


Рисунок 8. Реконструкция предковых состояний признака A9.

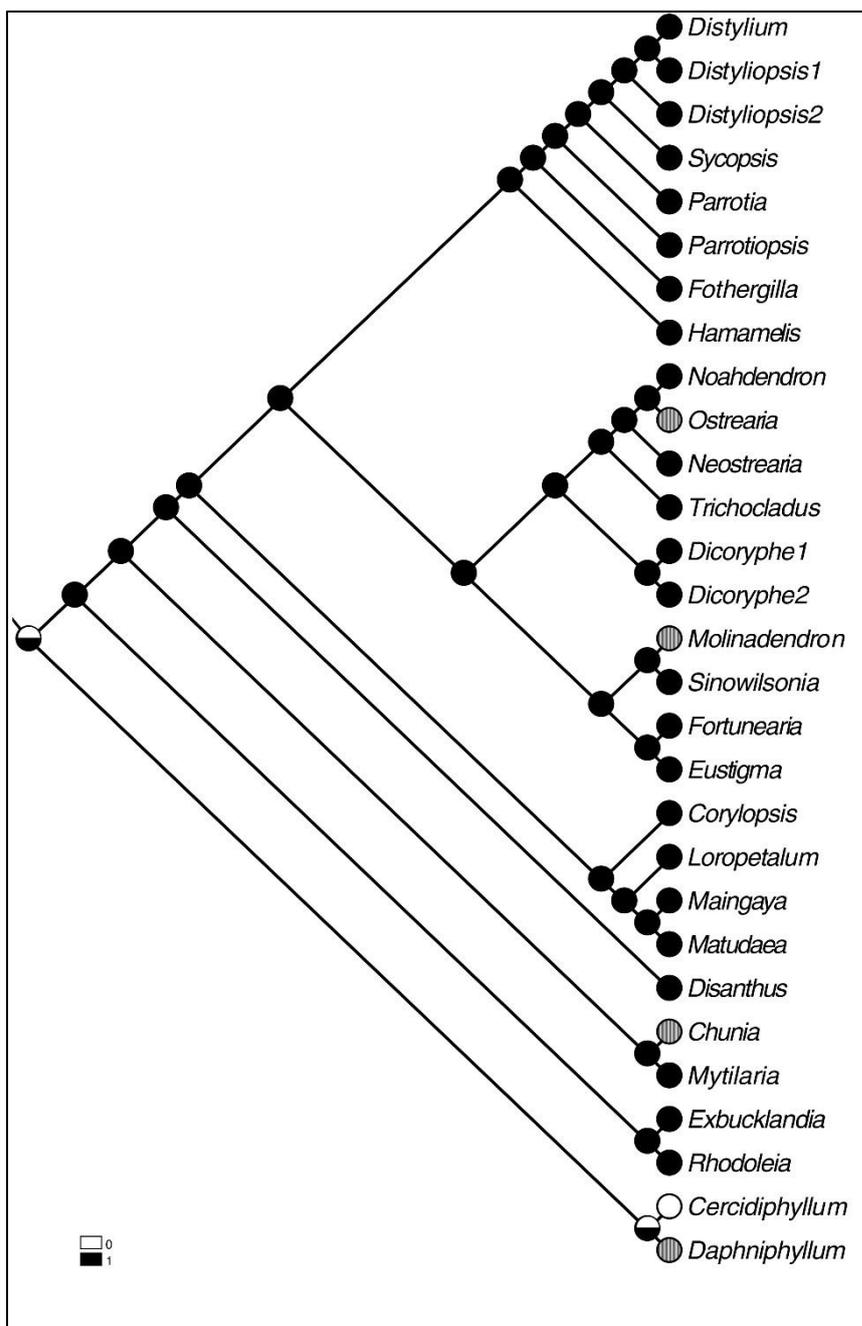


Рисунок 9. Реконструкция предковых состояний признака A14.

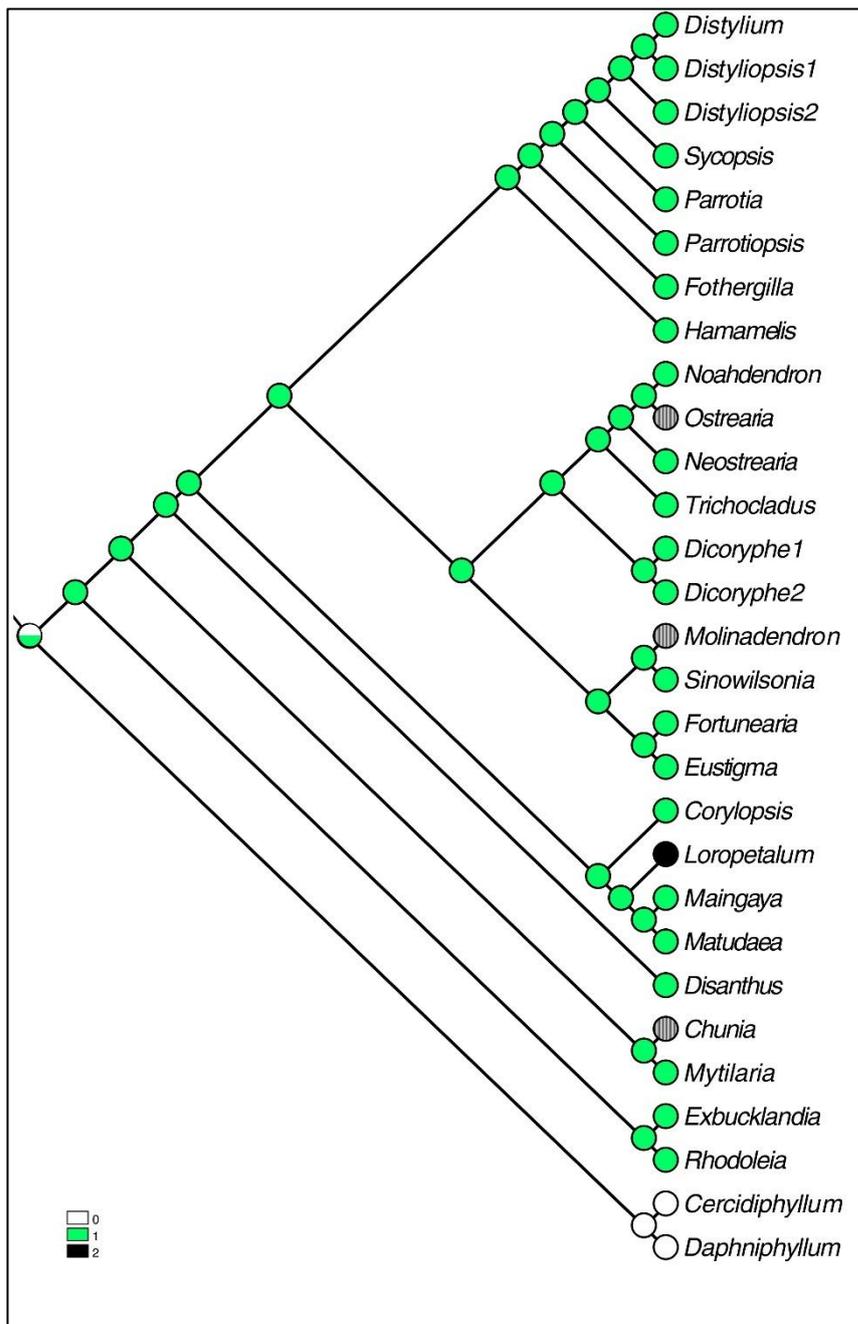


Рисунок 10. Реконструкция предковых состояний признака A15.

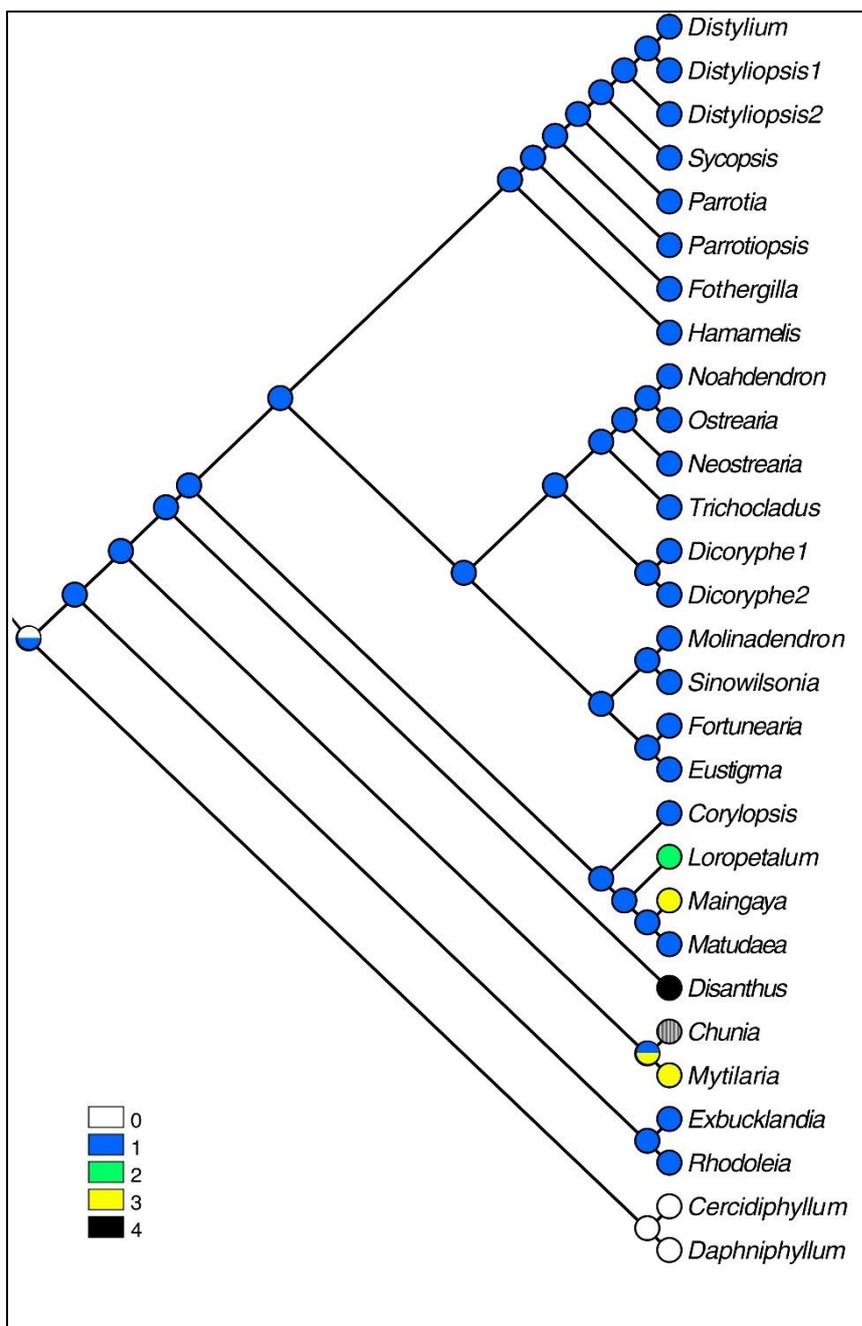


Рисунок 11. Реконструкция предковых состояний признака ТП.