



УДК 581.4+581.766

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *BREXIA* NORONHA EX THOUARS (CELASTRACEAE)

ИВАН А. САВИНОВ

Аннотация. Проведен сравнительный анализ структуры соцветий для 6 видов рода *Brexia* (согласно последней ревизии SCHATZ & LOWRY II (2004)). Для одного вида, *B. madagascariensis*, изучены детали роста и развития побегов, а также морфогенеза соцветия. Установлено, что соцветия видов рода *Brexia* (описанные в литературе как цимы, ложные зонтики, щитковидные, сидячие в пучках; и включающие у некоторых видов явление каулифлории) представляют собой разные варианты преобразования исходной формы – системы дихазиев (закрытого тирса). Наличие крупных брактей можно рассматривать как анцестральный, плезиоморфный признак в роде; а в качестве производного – редукцию брактей и наличие только крошечных брактеолей в основании цветоножек. Соцветия *Brexia* в типе можно рассматривать как брактеозные. Процесс редукции количества кластеров и отдельных цветков сопровождался разными вариантами их преобразований.

Ключевые слова: *Brexia*, Celastraceae, соцветие, структура, развитие, морфогенез, брактеи, брактеоли, гомология

Московский государственный университет пищевых производств, ул. Талалихина, 33, Москва, 109316, Россия; savinovia@mail.ru

Введение

Последние данные молекулярной филогении (ZHANG & SIMMONS 2006; APG 2009) говорят о принадлежности преимущественно мадагаскарского рода *Brexia* к семейству Celastraceae. В связи с этим особый интерес представляют особенности морфогенеза цветка и соцветия разных видов рода, причем исследования в этой области только начались (MATTHEWS & ENDRESS 2005; САВИНОВ 2007, 2008; SAVINOV 2009a, b).

Материалы и методы исследований

Наблюдения над ростом и развитием побегов и соцветий *Brexia madagascariensis* (Lam.) Ker Gawl. проводились в разные сезоны 2008-2012 гг. в оранжереи БИН РАН (г. Санкт-Петербург). Также был проведен тщательный структурный анализ зрелых соцветий этого вида. Фотографии сделаны цифровой фотокамерой «Sony CyberShot DSC H-7». Другие виды рода были изучены по доступным гербарным материалам (P). Их список приводится ниже:

Brexia apoda H. Perrier
B. australis G.E. Schatz et Lowry
B. cauliflora Tul.
B. humbertii H. Perrier
B. madagascariensis (Lam.) Ker Gawl.
B. montana H. Perrier

Результаты и их обсуждение

B. madagascariensis – вечнозеленое дерево (или кустарник) с моноподиальным нарастанием и пазушными 9-18(21)-цветковыми соцветиями, развивающимися в верхней части побега текущего года. Особенности роста и развития побегов этого вида соответствуют архитектурной модели Attims (HALLE *et al.* 1978): одноствольное, кронообразующее, поликарпическое растение с пазушными соцветиями на ветвях кроны, формируется в результате постоянного моноподиального нарастания ствола и ветвей кроны. Вид растет в условиях гумидных литоральных тропических лесов восточной части Мадагаскара.

Для других видов рода характерны пазушные, обычно немногочетковые

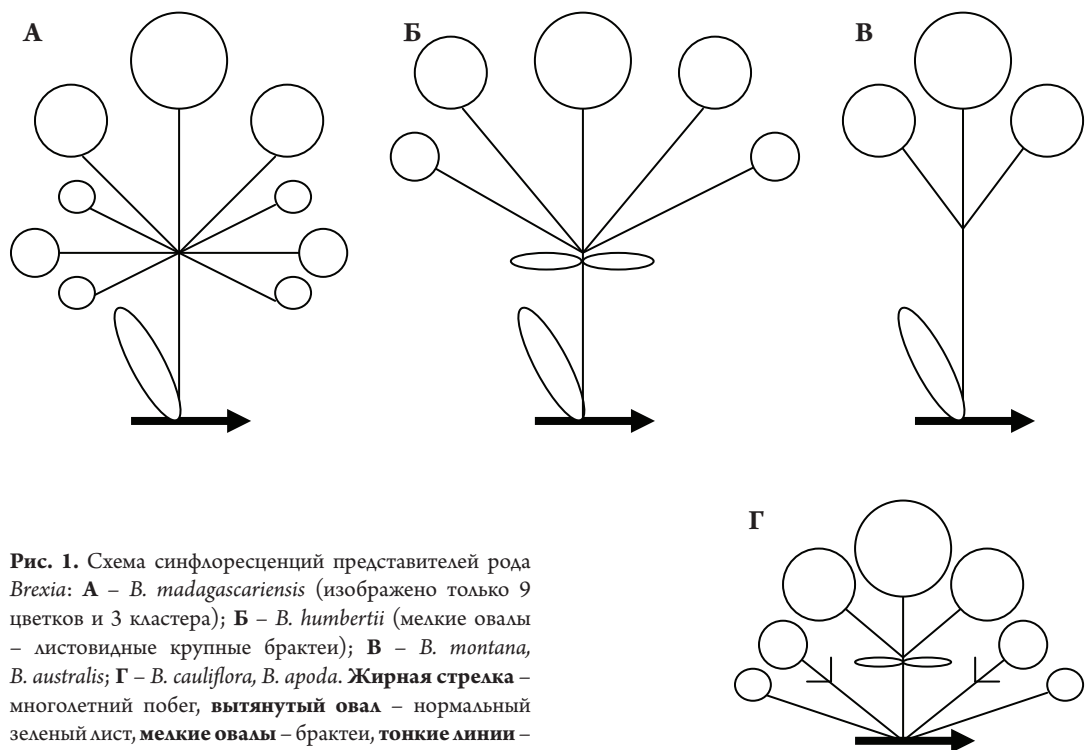


Рис. 1. Схема синфлоресценций представителей рода *Brexia*: **А** – *B. madagascariensis* (изображено только 9 цветков и 3 кластера); **Б** – *B. humbertii* (мелкие овалы – листовидные крупные брактей); **В** – *B. montana*, *B. australis*; **Г** – *B. cauliflora*, *B. apoda*. **Жирная стрелка** – многолетний побег, **вытянутый овал** – нормальный зеленый лист, **мелкие овалы** – брактей, **тонкие линии** – оси соцветия, брактеоли не показаны. Диаметр кругов (цветки) соответствует порядку распускания цветков.

Fig. 1. Scheme of synflorescences for representatives of the *Brexia*: **A** – *B. madagascariensis* (only 9 flowers and 3 clusters are illustrated); **Б** – *B. humbertii* (a small ovals – leaf-like big bracts); **В** – *B. montana*, *B. australis*; **Г** – *B. cauliflora*, *B. apoda*. **Fat pointer** – many-years shoot, **stretched oval** – normal green leaves, **small ovals** – bracts, **thin lines** – inflorescence axis, bracteoles are not illustrated. Diameter of circles (flowers) is corresponded to sequence of flowers opening.

брактеозные или почти эбрактеозные соцветия, физиономически «имитирующие» дихазии (простые, многочленные или зонтиковидные) (Рис. 1 А-Г). Две листовидные крупные брактей сопровождают разделение (разветвление) оси первого порядка в соцветии *B. humbertii*, пара мелких брактей обычно присутствует в верхней части оси соцветия у *B. apoda*. Редукция осей соцветия *B. cauliflora* приводит к образованию очень компактных «пучков», развивающихся на многолетнем побеге. «Сидячие» варианты соцветий встречаются также у *B. apoda* (обычно с 1-2 цветками). Малоцветковое соцветие (физиономически – дихазий) на осях нормальной длины наблюдается у *B. montana* и *B. australis* (у последнего главная ось укорочена). Цветки видов *Brexia* распускаются базипетально,

первым раскрывается центральный цветок в соцветии. По этому признаку можно успешно установить пути преобразования исходной формы соцветия.

Сравнительный анализ 6 видов рода (из 11 видов по последней ревизии SCHATZ & LOWRY II (2004)) позволяет утверждать, что их соцветия (описанные в литературе как цимы, ложные зонтики, щитковидные, сидячие в пучках; и включающие у некоторых видов явление каулифлории) представляют собой различные варианты преобразования исходной формы – системы дихазиев (закрытого тирса). По-видимому, наличие крупных брактей (как у *B. humbertii*) также можно считать исходным, плезиоморфным признаком в роде; а производным – редукцию прицветников и наличие только мелких брактеолей (прицветничков) в основании



Рис. 2. Некоторые этапы морфогенеза соцветия *Brexia madagascariensis*.

Fig. 2. Some stages of inflorescence morphogenesis in *Brexia madagascariensis*.

цветоножек (как у *B. madagascariensis*). И так, в типе соцветия в роде *Brexia* можно считать брактеозным. Процесс редукции числа кластеров и отдельных цветков сопровождался разными вариантами их преобразований.

В морфогенезе соцветия *B. madagascariensis* (Рис. 2) можно выявить любопытную деталь – порционное образование парциальных 3-цветковых соцветий (кластеров). По-видимому, после активного функционирования генеративной меристемы соцветия, формирующей его главную ось, в определенных участках происходит одновременное заложение нескольких цветковых меристем, дающих кластеры из 3 цветков, причем после образования у них длинных осей первого и второго порядка в их основании по бокам основной оси закладываются следующие кластеры из 3 цветков и т.д. Таким образом, формирующаяся синфлоресценция физиономически имитирует соцветие-зонтик или щиток (визуально все оси, несущие цветки, выходят из одной точки). Обращает на себя внимание один любопытный факт: порядок распускания цветков четко соблюдается по-кластерно: первым зацветает цветок оси первого порядка самого верхнего кластера, после него – два цветка оси второго порядка этого же кластера; затем наступает очередь нижележащих кластеров: у них также первым распускается цветок оси первого порядка, а затем – цветки осей второго порядка (Рис. 1 А). Это заставляет предположить, что «зонтиковидная» синфлоресценция *B. madagascariensis* с максимальным числом цветков 15-18(21) является продуктом преобразования целой системы дихазиев с базипетальным распусканием отдельных цветков, то есть закрытого тирса.

Выводы и заключение

Таким образом, детали морфогенеза соцветия *Brexia madagascariensis* и изучение расположения бракет и брактеолей в соцветиях других видов говорит в пользу того, что соцветие в роде *Brexia* нельзя считать

производным многочленного дихазия. Скорее, это продукт преобразования сложной системы дихазиев (закрытого тирса). Не исключен, правда, и другой вариант – цветки нижележащих кластеров развиваются из дополнительных почек в пазухе кроющих листьев цветков второго порядка. Для окончательного решения этого вопроса необходим сбор и изучение нового материала по другим видам рода, включая анализ числа и расположения филломов в соцветии. Это позволит решить один из главных вопросов – морфологическую природу и особенности замещения крупных бракет (прицветников) и мелких брактеолей (прицветничков) в соцветиях видов рода *Brexia*.

Благодарности

Автор благодарит кураторов коллекций ботанического сада БИН РАН д.б.н. Е.М. Арнаутову и Ю.Г. Калугина за предоставленную возможность наблюдений и сбора живого материала с *Brexia madagascariensis*, а также проф. Д.Д. Соколова (МГУ им. М.В. Ломоносова) за полезное обсуждение основных результатов. Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-31407-мол_а.

Цитируемые источники

- САВИНОВ И.А. 2007.** Морфологическая интерпретация нектарного диска в цветке Celastraceae и нектарников-стаминодиев цветков *Brexia* и *Parnassia*. *Мат-лы конф. по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения К. Линнея (г. Москва, 16-19 мая 2007)*: 207–209.
- САВИНОВ И.А. 2008.** Эволюция цветка в порядке Celastrales. *Бот. журн.* **93(10)**: 1544–1555.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG) 2009.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 105–121.
- HALLE F., OLDEMAN R., TOMLINSON P.B. 1978.** Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer, Berlin.
- MATTHEWS M.L., ENDRESS P.K. 2005.** Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **149**: 129–194.

- SAVINOV I.A. 2009a.** The comparative floral structure of *Brexia*, *Parnassia* and some Celastraceae. In: IVANOVA D. (ed.), *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation (Proceedings of IV Balkan Botanical Congress, Sofia, 20–26 June 2006)*: 65–71.
- SAVINOV I. 2009b.** Late stages of floral development and phylogeny of the Celastrales. *Systematics 2009 (Proceedings of the Symposium «Flowers on the tree of life», Leiden)*: 112.
- SCHATZ G.E., LOWRY II P.P. 2004.** A synoptic revision of *Brexia* (Celastraceae) in Madagascar. *Adansonia. Sér. 3* **26(1)**: 67–81.
- ZHANG LI-BING, SIMMONS M.P. 2006.** Phylogeny and delimitation of the Celastrales inferred from nuclear and plastid genes. *Syst. Bot.* **31(1)**: 122–137.

SOME PECULIARITIES OF INFLORESCENCES MORPHOGENESIS IN BREXIA (CELASTRACEAE)

IVAN A. SAVINOV

Abstract. Comparative analysis of inflorescences structure for 6 species of the *Brexia* (according to the last revision by SCHATZ & LOWRY II (2004)) is conducted. For one species, *B. madagascariensis*, the shoots growth and development, inflorescence morphogenesis details are studied. It is determined inflorescences of *Brexia* species (have described in literature as cymes, pseudo-umbellate, corymbiform, sessile in fascicles; and including for some species cauliflory) presents a different variations of ancestral form transformation – dichasial system (closed thyrse). Apparently, presence of a big bracts may be consider as ancestral, plesiomorphic character for the genus; and derivate ones – reduction of bracts and presence of minute bracteoles in pedicel basis only. Inflorescences of *Brexia* in typically may be considered as bracteous. Process of reduction the number of clusters and separate flowers is accompanied by different variations of their transformations.

Key words: *Brexia*, Celastraceae, inflorescences, structure, development, morphogenesis, bracts, bracteoles, homology

Moscow State University of Food Production, 33 Talalichina str., Moscow, 109316, Russia; savinovia@mail.ru