

А. В. Филоненко¹,
А. В. Бобров²,
А. П. Меликян³

A. Filonenko,
A. V. F. Ch. Bobrov,
A. P. Melikian

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ
РОДА *NYCTANTHES* L.
(OLEACEAE / VERBENACEAE / NYCTANTHACEAE)

ON THE SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS
NYCTANTHES L. (OLEACEAE / VERBENACEAE /
NYCTANTHACEAE)

¹ Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276, Москва, ул. Ботаническая, 4
avfilonenko@yandex.ru

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Географический факультет, лаборатория новейших отложений
и палеогеографии плейстоцена
119992, Москва, Воробьевы горы
avfch_bobrov@mail.ru

³ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Биологический факультет, кафедра высших растений
119992, Москва, Воробьевы горы

На основании карпологических данных уточнено положение рода *Nyctanthes* L. в системе цветковых растений. Выявлены диагностические признаки структуры плодов рода *Nyctanthes*, не позволяющие включать его в семейства *Oleaceae* Hoffmanns. et Link и *Verbenaceae* Adans. Подтверждена правомерность выделения рода *Nyctanthes* в самостоятельное семейство *Nyctanthaceae* J. Agardh. Приведен конспект семейства *Nyctanthaceae*, включающего единственный род *Nyctanthes* с двумя видами — *N. arbor-tristis* L. и *N. aculeata* Craib. Для *N. arbor-tristis* выбран лектотип.

Ключевые слова: *Nyctanthes*, *Nyctanthaceae*, *Oleaceae*, *Verbenaceae*, карпология, перикарпий, филогения, систематика.

Описанный К. Линнеем (Linnaeus, 1737) род *Nyctanthes* L. на протяжении почти трех столетий привлекает внимание ботаников, как один из наиболее «проблемных» таксонов в семействе *Oleaceae* Hoffmanns. et Link. s. l. Основываясь на том, что у единственного известного тогда вида — *Nyctanthes arbor-tristis* L. — развито двулупастное рыльце, А. Л. де Жюссье (Jussieu, 1789), поместил род в семейство *Oleaceae*, все представители которого имеют димерный синкарпный гинецей. Тот факт, что цветки *Nyctanthes* насчитывают обычно до 9 лепестков,

а плоды двулопастные, позволил Жюссье включить этот род в трибу *Jasmineae* Lam. et DC. Впоследствии данную точку зрения разделяли многие систематики вплоть до середины XX столетия (Bentham, Hooker, 1876; Eichler, 1875; Knoblauch, 1895; Taylor, 1945; и др.). Иную позицию занимал Я. Г. Эгард (Agardh, 1858), выделивший род *Nyctanthes* в самостоятельную таксономическую единицу «*Nyctanthaeae*», эквивалентную рангу семейства (Kundu, De, 1968).

В 1952 году Г. Э. Шоу (Airy Shaw, 1952) на основании морфологических признаков вегетативной сферы (в основном потому, что у *Nyctanthes* четырехгранные побеги) выделил этот род в монотипное подсемейство *Nyctanthoideae* Airy Shaw в составе семейства *Verbenaceae* Adans. Эта точка зрения вскоре получила поддержку: у *Nyctanthes* было показано наличие четырех проводящих пучков, ориентированных по углам побегов (Stant, 1952), что характерно для многих представителей *Verbenaceae*. Вслед за Шоу и М. Стент род *Nyctanthes* в составе семейства *Verbenaceae* рассматривали многие систематики (Johnson, 1957; Melchior, 1964; и др.). И в целом по анатомическому строению побегов *Nyctanthes* обнаруживает больше общих черт с представителями *Verbenaceae*, нежели с *Oleaceae* (Kundu, De, 1968; Kshetrapal, Tiagi, 1970; Murthy et al., 1978; Mohan, Inamdar, 1983; Kiew, Baas, 1984).

Единственной флористической сводкой, в которой принято семейство *Nyctanthaceae*, является «Flora of Ceylon» (Moldenke, Moldenke, 1983).

Исключение рода *Nyctanthes* из семейства *Oleaceae* не осталось незамеченным, и во второй половине XX столетия появились многочисленные работы, посвященные всестороннему изучению рода в сравнении с представителями *Oleaceae* и *Verbenaceae*.

Несмотря на морфолого-анатомическое сходство побегов *Nyctanthes* и многих родов *Verbenaceae*, у этих таксонов обнаруживается гораздо больше различий. Устьица у *Nyctanthes* (так же как и у подавляющего большинства *Oleaceae*) аномоцитные, располагаются преимущественно на нижней поверхности листьев, а у *Verbenaceae* преимущественно диацитные и располагаются на обеих поверхностях (Inamdar, 1968; Inamdar et al., 1986; Atkins, 2004; Green, 2004). В мезофилле листьев *Nyctanthes* обнаружены палисадные склереиды (единичные или собранные в группы), как и у большинства *Oleaceae*, тогда как у исследованных представителей *Verbenaceae* подобные механические элементы не выявлены (Rao, 1947; Kundu, De, 1968;

Rao, Das, 1979; Mohan, Inamdar, 1983; Atkins, 2004; Green, 2004). В целом, по структуре листьев и особенностям жилкования *Nyctanthes* стоит ближе к семейству *Oleaceae*, нежели к *Verbenaceae* (Mohan, Inamdar, 1983). С другой стороны, на поверхности побегов и листьев *Nyctanthes* преобладают простые волоски (окруженные в основании склеренхиматизированными клетками гиподермы) и многоклеточные железки (так же как и у многих родов *Verbenaceae*, Atkins, 2004); в то время как у большинства родов *Oleaceae* отмечены еще многоклеточные пельтатные трихомы (Stant, 1952; Inamdar, 1967; Green, 2004).

Цветки *Nyctanthes* насчитывают от 4 до 9 скрученных лепестков, что также отмечено у ряда родов *Oleaceae* (*Jasminum* L., *Schrebera* Roxb.), но абсолютно не характерно для *Verbenaceae* (Kiew, Baas, 1984). Гинецей у *Nyctanthes* димерный, с двуллопастным рыльцем, как и у всех представителей семейства *Oleaceae*, а в семействе *Verbenaceae* такой тип гинецея не обнаружен (Atkins, 2004). Зародышевый мешок у *Nyctanthes* и *Oleaceae* бывает как моноспориический, так и биспориический, в то время как у *Verbenaceae* выявлен только моноспориический тип; у всех представителей семейства *Verbenaceae* антиподы очень крупные, а у *Nyctanthes* и многих *Oleaceae* — мелкие и эфемерные (Kapil, Vani, 1966; Devi, 1975). Также у *Nyctanthes* и большинства *Oleaceae* не обнаружен халазальный гаусторий, обычный для представителей семейства *Verbenaceae* (Kapil, Vani, 1966). Пыльца *Nyctanthes*, как и многих таксонов *Oleaceae*, сферическая, трехбороздная, сэкзина сетчатая, с пилоидными выростами, а у представителей семейства *Verbenaceae* — преимущественно эллипсоидальная, 2–5-бороздная, сэкзина также имеет сетчатый рисунок, но лишена скульптурных элементов (Kundu, De, 1968; Saxena, 1975).

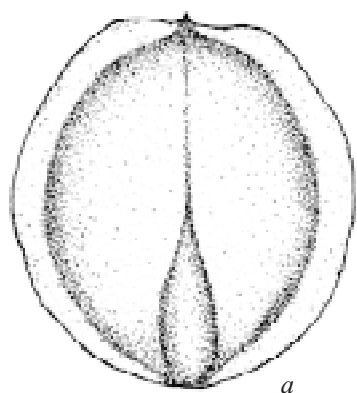
Зрелые плоды *Nyctanthes* достаточно подробно исследованы разными авторами (Kuriachen, Dave, 1989; Rohwer, 1994, 1997). Й. Ровер (Rohwer, 1997) изучил плоды не только *Nyctanthes arbor-tristis*, но и *N. aculeata* Craib — второго, очень редкого, описанного только в 1916 году, вида рода. Многие авторы сравнивали плоды *Nyctanthes* и *Jasminum*, так как они у представителей обоих родов явственно двуллопастные, другие — искали родственные *Nyctanthes* таксоны среди родов *Oleaceae*, имеющих вскрывающиеся плоды (*Syringa* L., *Schrebera*). Однако *Nyctanthes* не демонстрирует сколько-нибудь близкого сходства по структуре плодов ни с одним из таксонов *Oleaceae* (Rohwer, 1996; ориг. данные).

Анализируя многочисленные работы, посвященные *Nyctanthes*, можно заключить, что по совокупности признаков род обнаруживает большее родство с таксонами семейства *Oleaceae*, нежели с представителями *Verbenaceae*. Данную точку зрения принимали многие макросистематики второй половины XX века (например, Hutchinson, 1959; Takhtajan, 1969, 1997). Также и в системе Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1993) *Nyctanthes* включен в семейство *Oleaceae*. Однако это плохо согласуется с тем, что многие признаки *Nyctanthes* совершенно не характерны для представителей *Oleaceae*. Для уточнения систематического положения *Nyctanthes* необходимо привлечение признаков в большей мере эволюционно константных и филогенетически значимых, нежели черты вегетативной сферы. Мы считаем, что признаки структуры гинецея и плода, многократно подтверждавшие свою высокую эффективность при решении сложных систематических задач в пределах различных таксономических групп цветковых растений (Меликян, 1990, 1996; Меликян, Черных, 1997; Меликян, Бобров, 1999; Меликян, Джалилова, 2003; Меликян и др., 2009; Филоненко и др., 2007; Melikian et al., 1999, 2002) должны и в данном случае выступить в роли определенных тестов, позволяющих поддержать или отклонить ту или иную филогенетическую концепцию, сформулированную (полностью или преимущественно) на основе данных «молекулярной систематики» (Бобров и др., 2008а). Однако, к большому сожалению, имеющиеся на сегодняшний день данные по анатомии плодов *Nyctanthes* и представителей семейства *Oleaceae* не позволяют достоверно определить положение рода в системе цветковых и установить его филогенетические связи с другими таксонами. Во многом такая ситуация объясняется различной степенью изученности плодов представителей *Oleaceae* s. l., а также использованием разными авторами терминов «экзокарпий», «мезокарпий» и «эндокарпий» для обозначения топографических зон перикарпия, что приводит к терминологической путанице и делает результаты исследований несопоставимыми. Наша позиция состоит в том, что вышеназванные термины могут использоваться для обозначения только *гистогенетических* зон перикарпия: экзокарпий — производное наружной эпидермы карпеллы, мезокарпий — производное мезофилла карпеллы, эндокарпий — производное внутренней эпидермы карпеллы (Бобров и др., 2008а). Лишь такой подход позволяет нам сравнивать гомологичные структуры перикарпия.

В рамках карпологических исследований представителей *Olea-ceae* s. l. нами изучена морфология и анатомия плодов свыше 380 видов, относящихся к 17 родам семейства, в том числе — плоды *Nyctanthes arbor-tristis*. Плоды многих таксонов исследованы нами на разных стадиях развития, что позволило достоверно определить гистогенетическое происхождение различных тканей перикарпия. Подчеркнем еще раз, что практикующееся обозначение склеренхимной «косточки» различных плодов как «эндокарпия» представляется нам совершенно неверным. У разных таксонов «косточка» плода может формироваться различными гистогенетическими зонами перикарпия, и данный признак остается константным при различных морфологических трансформациях плода (Бобров и др., 2008а, б). Именно поэтому наиболее значимым признаком как при определении типа плода того или иного таксона, так и при использовании карпологических материалов в филогенетических реконструкциях мы считаем локализацию и гистогенез механической ткани в перикарпии (Бобров и др., 2008а, б).

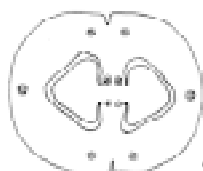
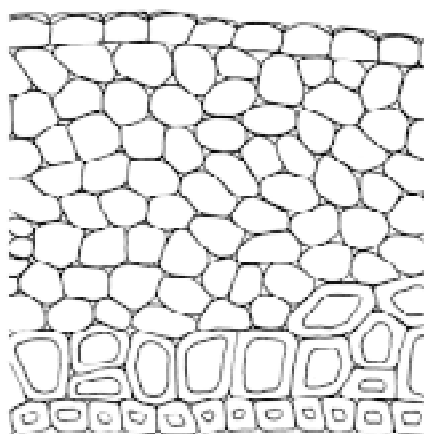
Материал для исследования — цветки и плоды *N. arbor-tristis* (на разных стадиях развития) — был собран А. В. Филоненко в 2007 году в ботанических садах Таиланда (Н. М. Queen Sirikit Botanic Garden, Chiang Mai и Eastern (Khao Hin Son) Botanic Garden, Phanomsarakham), где этот вид широко культивируется в качестве декоративного растения. Фиксация материала, изготовление срезов и гистохимические реакции производились по стандартным методикам (O'Brien, McCully, 1981).

Плоды *N. arbor-tristis* развиваются из верхнего димерного трансверсально ориентированного синкарпного гинецея. Завязь двугнездная, в каждом гнезде закладывается по одному ортотропному семязачатку (рис. 1, б). По мере созревания плоды *Nyctanthes* разрастаются преимущественно в медианном направлении (в плоскости септы). Вследствие роста в таком направлении зрелые плоды становятся сплюснутыми с дорзальных сторон, двулопастными, и приобретают глубокую опоясывающую борозду, проходящую в плоскости септы (рис. 1, в). Зрелые плоды имеют толщину до 4 мм и диаметр до 12 мм. Довольно долго при плодах сохраняется чашечка. При созревании плоды *N. arbor-tristis* высыхают и распадаются на два уплощенных округлых в очертании крылатых мерикарпия (рис. 1, а), каждый из которых впоследствии вскрывается дорзовентрально, высвобождая единственное семя.

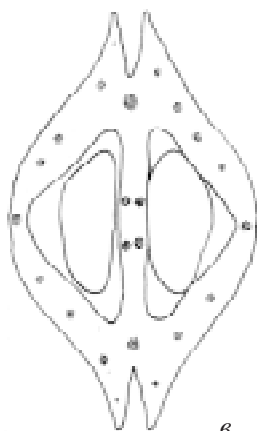


a

з



б



в

д

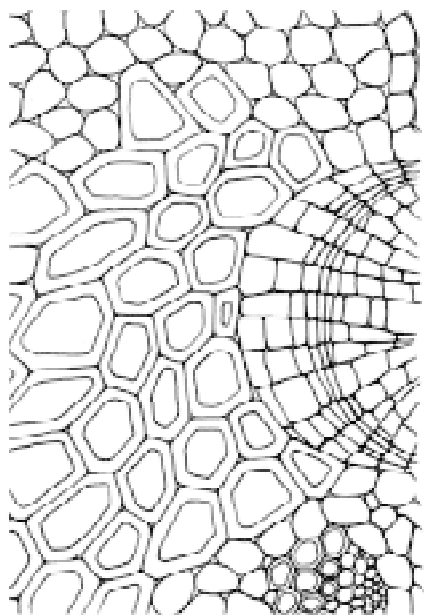


Рис. 1. Морфология и анатомия плодов *Nyctanthes arbor-tristis* L.
a — мерикарпий (вид с дорзальной поверхности); схема поперечного среза завязи (*б*) и плода (*в*); *з* — анатомическое строение перикарпия на дорзальной поверхности; *д* — анатомическое строение перикарпия в зоне отделения мерикарпиев.

Перикарпий *N. arbor-tristis* немногослойный, обычно насчитывает около 10 слоев клеток, однако в дистальной части мерикарпия перикарпий более мощный за счет увеличения числа слоев склеренхимы мезокарпия.

Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, состоящей из мелких кубических или слегка уплощенных клеток, иногда с едва утолщенными внешними стенками (рис. 1, з). На поверхности экзокарпия развит тонкий слой кутикулы и обнаруживаются немногочисленные простые прямостоячие волоски.

Мезокарпий дифференцирован на две зоны. Внешняя зона мезокарпия представлена 5–10 слоями изодиаметрических паренхимных клеток. В паренхиме проходят мелкие проводящие пучки. Внутренняя зона насчитывает от 1 (на дорзальных поверхностях мерикарпиев) до 15 (в основании крыловидных выростов) слоев изодиаметрических склеренхимных клеток (рис. 1, з; 2). Вдоль опоясывающей борозды через склеренхиму мезокарпия проходят камбиальные тяжи, откладывающие паренхиму (рис. 1, д). По мере высыхания плода в перикарпии создается механическое напряжение, приводящее к разрыву тканей и распадению на мерикарпии, при этом линия разрыва проходит через паренхимное кольцо в основании опоясывающей борозды. В местах вскрывания мерикарпиев склеренхима мезокар-

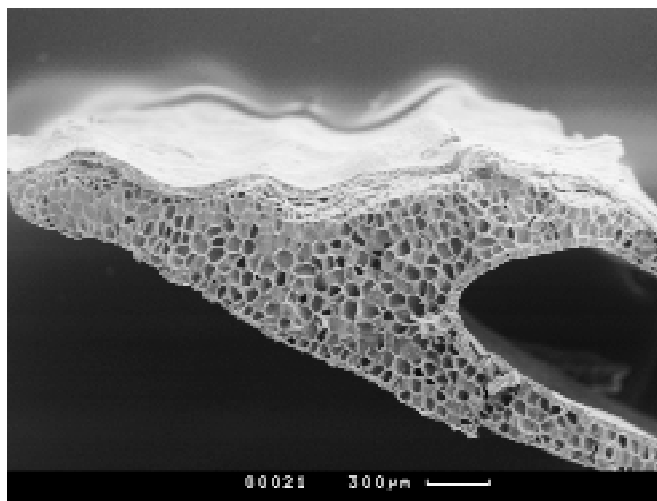


Рис. 2. Анатомическое строение перикарпия *Nyctanthes arbor-tristis* L. (СЭМ).

пия полностью отсутствует или имеет минимальную толщину по сравнению с другими участками перикарпия.

Эндокарпий сложен одним слоем уплощенных клеток с сильно утолщенными и полностью одревесневшими клеточными стенками. На поперечном срезе клетки эндокарпия имеют обычно квадратные очертания (рис. 1, з; 2), однако при рассмотрении внутренней поверхности плода выявляется, что клетки в плане многолучевые и имеют сильно извилистые радиальные стенки.

Перикарпий изученного Ровером (Rohwer, 1997) *N. aculeata* имеет строение, аналогичное с таковым *N. arbor-tristis*, но отличается более крупными и удлинёнными в радиальном направлении клетками эндокарпия.

Принимая во внимание полученные нами оригинальные данные и литературные сведения, плоды *Nyctanthes* следует рассматривать как верхние синкарпные дробные коробочки *Hamamelis*-типа (Бобров и др., 2008а, б), так как они развиваются из верхней завязи синкарпного гинецея, имеют склеренхиматизированную внутреннюю зону мезокарпия и эндокарпия и при созревании распадаются на вскрывающиеся мерикарпии.

Сравнив строение перикарпия *Nyctanthes* и представителей различных подсемейств *Verbenaceae*, Ровер (Rohwer, 1994) показал принципиальные различия в структуре их плодов. Димерные верхние синкарпные коробочки с рудиментарным (нефункционирующим) механизмом вскрывания характерны для некоторых представителей подсемейства *Caryopteridoideae* Briq. (например, *Glossocarya* Wall. ex Griff., *Xerocarpa avicenniaefolia* Lam.). В пределах рода *Caryopteris* Bunge можно проследить трансформацию коробочки в пиренарий: 4-косточковый (например, *C. grata* Benth. et Hook. f., *C. nepalensis* Moldenke) → дробный сочный (виды *Caryopteris* sect. *Caryopteris*) → дробный сухой (= «ценобий») (например, *C. bicolor* (Hardw.) Mabb.). Другие роды *Verbenaceae* дополняют этот морфогенетический ряд: невскрывающаяся коробочка (например, *Petraeovitex* Oliv.) → 4-косточковый пиренарий (например, *Clerodendrum* L. p. p.) → однокосточковый 4-гнездный пиренарий (например, *Huxleya* Ewart, *Kalaharia* Baill.) → сочный дробный пиренарий (например, *Faradaya* F. Muell., *Holmskioldia* Retz.) → «ценобий» (например, *Clerodendrum* subgen. *Cyclonema* (Hochst.) Gurke, *Hosea* Ridl., *Karomia* Dop, *Verbena* L.). Тетрамерность плодов некоторых *Verbenaceae* объясняется образованием ложной септы в димерном гинецее (Atkins, 2004). Известны и

некоторые вариации в пределах очерченного выше ряда: например, гинецей *Duranta* L. тетрамерный, а зрелый плод — 8-косточковый пиренарий; у *Dipyrena glaberrima* Gill et Hook., *Lantana* L., *Lippia* L. одно из истинных гнезд завязи дегенерирует, а второе разделяется ложной перегородкой, в результате чего образуются 2-косточковый пиренарий (Rohwer, 1994; Atkins, 2004). Несмотря на такое значительное морфологическое разнообразие, плоды всех изученных представителей *Verbenaceae* имеют паренхимный эндокарпий, сложенный кубическими или уплощенными клетками (Rohwer, 1994).

Наши оригинальные данные демонстрируют сильное отличие структуры плодов *Nyctanthes* и от таковой представителей *Oleaceae*. В пределах семейства прослеживается морфогенетический ряд плодов: коробочки *Forsythia*-типа (*Syringa*, *Forsythia* Vahl, *Schrebera* и *Comoranthus* Knobl.) → пиренарий *Olea*-типа (например, *Olea* L., *Chionanthus* L., *Noronhia* Stadm. ex Thouars, *Osmanthus* Lour., *Notelaea* Vent. и *Forestiera* Poir.) → ценокарпная ягода (*Jasminum* L., *Ligustrum* L.). Роды, имеющие локулицидные коробочки *Forsythia*-типа (*Syringa*, *Forsythia*, *Schrebera* и *Comoranthus*), характеризуются разным количеством семязачатков в завязи: 4, 2–8, 8 и 4 соответственно (Филоненко, Меликян, 2009). Сухие крылатые пиренарии *Fraxinus* L. дополняют этот морфогенетический ряд; в завязи *Fraxinus* закладывается 4 семязачатка, однако обычно развитие получает только один (Филоненко, 2008). Пиренарии *Olea*-типа, с мощной косточкой, содержат обычно одно семя, хотя в завязи закладывается 2 семязачатка (Филоненко, Бобров, 2009). В пределах рода *Ligustrum*, обладающего 4 семязачатками в завязи, прослеживается переход от 2-косточкового пиренария (sect. *Subdrupacea*) к ценокарпной ягоде (sect. *Ligustrum*). При этом в пределах секции *Subdrupacea* обнаруживается переход: вскрывающиеся пиренарии (*L. sempervirens* Lingelsh.) → 2-косточковые пиренарии (например, *L. yezoense* Nakai) → одно-косточковые пиренарии (например, *L. quihoui* Carriere, *L. ibota* Siebold).

Таким образом, по структуре плодов род *Nyctanthes* резко отличается от представителей семейства *Oleaceae*. Ни у одного из родов *Oleaceae* не отмечены дробные плоды, а у вскрывающихся плодов маслинных не обнаружено дорзовентрального вскрывания. Более того, вскрывающиеся плоды — коробочки *Forsythia*-типа характеризуются бóльшим числом семязачатков, нежели плоды *Nyctanthes*. Роды *Oleaceae*, имеющие по два семязачатка в завязи, формируют

либо пиренарии *Olea*-типа (сочные плоды с односемянной косточкой), либо сухие крылатые пиренарии (*Fraxinus*). Двулопастные плоды *Jasminum* — ценокарпные ягоды, полностью лишены механических элементов и потому вскрываются крайне нерегулярно, а часто и вовсе не вскрываются (Филоненко, Меликян, 2008).

Наиболее существенным отличием структуры вскрывающихся плодов *Nyctanthes*, с одной стороны, и представителей *Oleaceae*, с другой, является механизм вскрывания. У *Syringa*, *Forsythia*, *Schrebera* и *Comoranthus* на ранних стадиях развития перикарпия часть клеток внутренней зоны мезокарпия приобретает утолщенные стенки, которые впоследствии одревесневают, в то время как в местах вскрывания стенки клеток мезокарпия не утолщаются и не одревесневают (ориг. данные). Напротив, у *Nyctanthes* в местах разделения мерикарпиев закладываются тяжи камбия, которые начинают функционировать на поздних стадиях созревания плода, когда большая часть клеток внутренней зоны мезокарпия уже склеренхиматизирована.

Еще более резко *Nyctanthes* отличается от *Oleaceae* морфогенетическим типом плода: эндокарпий *Nyctanthes* полностью лигнифицирован и вместе с механической внутренней зоной мезокарпия формирует «косточку», в то время как у всех изученных представителей семейства *Oleaceae* эндокарпий образован паренхимными клетками, а «косточка» всегда формируется исключительно внутренней зоной мезокарпия (Филоненко, Меликян, 2008, 2009; Филоненко, Бобров, 2008). Плоды *Oleaceae* образуют четкий морфогенетический ряд: коробочки *Forsythia*-типа → пиренарии *Olea*-типа → ценокарпные ягоды (Бобров и др., 2008а). Исключая последний тип плода (перикарпий которого полностью лишен топографически выраженной склеренхимной зоны), в перикарпии *Oleaceae* лигнифицируется исключительно внутренняя зона мезокарпия, несмотря на морфологические трансформации плодов (утрата вскрывания, паренхиматизация периферической зоны мезокарпия, переход к односемянности и т. д.). Плод *Nyctanthes* — дробная коробочка *Hamamelis*-типа — принадлежит к совершенно иному морфогенетическому ряду, в котором, также невзирая на морфологические преобразования, остается константным признаком склеренхиматизация как внутренней зоны мезокарпия, так и эндокарпия (Бобров и др., 2008а). По структуре перикарпия плоды изученных представителей *Verbenaceae* могут быть отнесены к тому же морфогенетическому ряду, что и плоды *Olea*-

ceae, а именно — к плодам, у которых лигнифицируется только внутренняя зона мезокарпия (Бобров и др., 2008а). Наиболее архаичные *Verbenaceae* характеризуются коробочками *Forsythia*-типа, из которых развиваются типичные и, далее, дробные пиренарии *Olea*-типа, редукция паренхимной зоны мезокарпия в которых приводит к формированию «ценобия».

Суммируя все имеющиеся сведения о строении вегетативных и репродуктивных органов *Nyctanthes*, кариосистематике (Taylor, 1945; George, Geethamma, 1984), хемосистематике (Das, Rao, 1966; Harborne, Green, 1980; Bigazzi, 1989; Stuppner et al., 1993) и «молекулярной филогенетике» (Wallander, Albert, 2000), а также наши оригинальные данные, можно заключить, что род *Nyctanthes* не может быть включен в семейство *Verbenaceae*. В то же время, выявленные различия в структуре плодов не позволяют относить *Nyctanthes* и к *Oleaceae*. Это дает нам основания рассматривать род *Nyctanthes* в составе самостоятельного семейства, филогенетические отношения которого с *Verbenaceae* и *Oleaceae* остаются пока неясными. Преобразование коробочки *Hamamelis*-типа в коробочку *Forsythia*-типа было показано в некоторых группах цветковых (Бобров и др., 2008а). Однако дробные плоды *Nyctanthes* слишком специализированны, чтобы их можно было рассматривать в качестве исходного типа для вскрывающихся плодов *Oleaceae* и/или *Verbenaceae*. Таким образом, плоды *Nyctanthes* и коробочки *Forsythia*-типа (свойственные «базальным» *Oleaceae* и *Verbenaceae*) могли развиваться параллельно из архаичных типичных коробочек *Hamamelis*-типа, что позволяет нам предположить «сестринские» взаимоотношения между семействами *Nyctanthaceae* и *Oleaceae* / *Verbenaceae*.

Ниже приведены дополненное описание семейства *Nyctanthaceae* и его конспект.

Nyctanthaceae J. Agardh, 1858, Theoria Syst. Pl.: 284; Moldenke et A. Moldenke, 1983, in Dassan., Fl. Ceylon 4: 178. — Frutices sempervirentes; rami procumbentes, quadrangulati pilis simplicibus tecti. Folia simplicia opposita elliptica vel late elliptica ad 6 cm lg. et 5 cm lt.; apex laminae folii triangularis vel acutatus basi cuneatus, margine dentatus vel serratus. Flores hermaphroditi, actinomorphi, in inflorescentias terminalem pubescentem aggregati; pedicelli ad 3 cm lg., pubescentes; bractee contortae, anguste lanceolatae ad 4 mm lg. Calyx gamosepalus, 5–7-merus, sepalis lanceolatis ad 3mm lg. Corolla albus, 4–11-merus, tubus

corollae (in alabastro) 2 mm lg., limbus corollae ad 2.5 cm lg. petalis contortis. Stamina 2; filamenta tubo corollae breviora sunt, circa 1.5 mm lg. Grana pollinis sphaerica, tricolpata. Gynaeceum superum, syncarpum, dimerum, glabrum, 0.75 cm lg.; stigma bilobiatum, circa 2 mm lg. Ovula anatropa singula per unumquodque loculum ovarii. Fructi applanati apice attenuati ad 1 cm lg. et 1.5 cm lt. maturitate discendentes in 2 mericarpium. Quodlibet mericarpium dorsiventrale dehiscit. Endocarpium unistratosum, ex cellulis multiradiatis parietibus incrassatis lignificantibus formatis. — Вечнозеленые кустарники; побеги лежащие, четырехгранные, опушены простыми волосками. Листья простые, супротивные, эллиптические или широкоэллиптические, до 6 см дл. и до 5 см шир.; верхушка листовой пластинки треугольная или заостренная, основание клиновидное, края зубчатые или пильчатые. Цветки обоеполые, актиноморфные, собранные в опушенные терминальные цимозные соцветия; цветоножки до 3 см дл., опушенные; брактеи скрученные, узколанцетные, до 4 мм дл. Чашечка сростночашелистиковая, 5–7-членная, чашелистики ланцетные, до 3 мм дл. Венчик сростнолепестный, белый, 4–11-членный, трубка венчика (в бутоне) 2 мм дл., отгиб венчика до 2.5 см дл., лепестки скрученные. Тычинок 2; тычиночные нити короче трубки венчика, около 1.5 мм дл. Пыльцевые зерна сферические, трехбороздные. Гинецей верхний, синкарпный, димерный, голый, 0.75 см дл.; рыльце двулопастное, около 2 мм дл. Семязачатки анатропные, по 1 в каждом гнезде завязи. Плод уплощенный, на верхушке заостренный, до 1 см дл. и до 1.5 см шир.; при созревании плоды распадаются на два мерикарпия. Каждый мерикарпий вскрывается дорзовентрально. Эндокарпий однослойный, сложен многолучевыми клетками с утолщенными одревесневшими стенками.

Typus: *Nyctanthes* L.

Nyctanthes L., 1737, Gen. Pl.: 333. — *Nictanthes* All., 1761, Mém. Philos. Math. Soc. Roy. Turin (Misc. Taur.) 2: 50. — *Pariaticu* Adans., 1763, Fam. Pl. (Adanson) 2: 223, 588. — *Scabrita* L., 1767, Mant. Pl.: 3. — *Parilium* Gaertn., 1788, Fruct. Sem. Pl. 1: 234. — *Bruschia* Bertol., 1857, Mem. Reale Accad. Sci. Ist. Bologna 8: 238. — *Nyctanthos* St.-Lag., 1880, Ann. Soc. Bot. Lyon 7: 56.

Typus: *N. arbor-tristis* L.

1. *N. arbor-tristis* L., 1753, Sp. Pl.: 6. — *Scabrita triflora* L., 1767, Mant. Pl. 1: 37. — *S. scabra* L., 1767, Syst. Nat., ed. 2. 2: 115. —



Рис. 3. Лектотип *Nyctanthes arbor-tristis* L.
(H. Rhede. 1678. Horti Malabarici. Ps 1. Tab. 21).

Parilium arbor-tristis Gaertn., 1788, Fruct. Sem. Pl. 1: 234–235, tab. 51, fig. 1. — *Nyctanthes tristis* Salisb., 1796, Prodr.: 11. — *N. dentata* Blume, 1850, Ann. Mus. Bot. Lug.-Bat. 1: 282. — *Bruschia macrocarpa* Bertol., 1857, Mem. Reale Accad. Sci. Ist. Bologna 8: 238.

Описан из Индии («Habitat in India»). Lectotypus (Filonenko, hoc loco): [Ic.] «H. Rhede. 1678. Horti Malabarici. Ps 1. Tab. 21». — Рис. 3.

Южн. и Юго-Вост. Азия.

В качестве лектотипа *N. arbor-tristis* L. нами выбран рисунок, приведенный Х. Редде в «Horti Malabarici» (Rhede, 1678), на который имеется ссылка в протологе этого вида.

2. *N. aculeata* Craib, 1916, Bull. Misc. Inform. Kew: 265.

Описан из Таиланда («Mê Ping Rapids, Ban Kaw, mixed jungle, 220 m, Kerr 3066»). Турус: К.

Юго-Вост. Азия (Таиланд).

Авторы очень признательны д. б. н. проф. В. П. Прохорову (МГУ) за перевод на латинский язык диагноза семейства *Nyctanthaceae*. Также авторы благодарны к. б. н. И. В. Беляевой (Royal Botanic Gardens Kew, England, U. K.) за помощь в получении некоторых редких литературных источников, и Dr. M. H. Nee (New York Botanical Garden, New York, USA) за предоставленную возможность изучения гербарных образцов.

Литература

Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М., 2008а. 352 с. — Бобров А. В., Романов М. С., Меликян А. П. Морфогенез плодов *Angiospermae* // Материалы междунар. конф. «Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений». Ульяновск, 2008. С. 66–72. — Меликян А. П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных // IX моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 86–88. — Меликян А. П. Сравнительные исследования плодов и семян представителей семейства *Phytolaccaceae* R. Br. s. l. // Морфология центросеменных. М., 1990. С. 151–180. — Меликян А. П., Бобров А. В. Сравнительная морфология и анатомия репродуктивных органов монотипных семейств *Trochodendraceae* Prantl ex Engl. et Prantl, *Tetracentraceae* A. C. Smith, *Cercidiphyllaceae* Engl. и *Eupteleaceae* Van Tiegh. ex K. Wilh. в связи с положением в системе *Magnoliopsida* и филогенией // X моск. совещ. по филогении растений. М., 1999. С. 118–122. — Меликян А. П., Джалилова Х. Х. Морфология, анатомия и ультраструктура плодов лавровых (*Lauraceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. С. 63–69. — Меликян А. П., Джалилова Х. Х., Бобров А. В., Романов М. С. Сравнительная карпология представителей семейства *Malvaceae* s. str. I, II // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009 (в печ.). — Меликян А. П., Черных А. А. Сравнительная карпология представителей семейства *Podophyllaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. С. 58–61. — Филоненко А. В. Морфология и анатомия плодов представителей рода *Fraxinus* L. (*Oleaceae*) // Материалы междунар. науч. конф. «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения». Пенза, 2008. С. 82–84. — Филоненко А. В., Бобров А. В. Сравнительная карпология представителей родов *Olea* L., *Chionanthus* L. и *Noronhia* Stadm. ex Thouars (*Oleaceae*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2009 (в печ.). — Филоненко А. В., Меликян А. П. Морфология и анатомия вскрывающихся плодов некоторых представителей семейства *Oleaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2009 (в печ.). — Филоненко А. В., Меликян А. П. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Jasminum azoricum* L. (*Oleaceae*) // Мат. междунар. науч. конф. «Актуальные проблемы ботаники и экологии». Каменец-По-

дольский, 2008. С. 263–264. — Филоненко А. В., Меликян А. П., Пескова И. М. К вопросу об изменчивости анатомической структуры плодов (на примере *Hiptage benghalensis* (L.) Kurz., *Malpighiaceae*) // Материалы IV междунар. науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 2007. С. 521–522. — Agardh J. G. *Nyctantheae* // *Theoria Systematis Plantarum*. Lund, 1858. P. 284. — Airy Shaw H. K. Note on the taxonomic position of *Nyctanthes* L. and *Dimetra* Kerr. // *Kew Bull.* 1952. Vol. 7. P. 271–272. — A.P.G. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // *Bot. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 141. P. 399–436. — Atkins S. *Verbenaceae* // *The Families and Genera of Vascular Plants* / K. Kubitzki (ed.). Berlin, 2004. Vol. 7. P. 449–468. — Bentham G., Hooker J. D. *Oleaceae* // *Genera Plantarum* / G. Bentham, J. D. Hooker (eds.). London, 1876. Vol. 2. P. 672–680. — Bigazzi M. Ultrastructure of nuclear inclusions and the separation of *Verbenaceae* and *Oleaceae* (including *Nyctanthes*) // *Pl. Syst. Evol.* 1989. Vol. 163. P. 1–12. — Daniel M., Sabnis S. D. A numerical evaluation of the taxonomical status of *Nyctanthes* // *Indian Bot. Reporter* (spec. vol.). 1984. P. 52–57. — Das V. S., Rao K. N. Chemotaxonomical investigation of *Nyctanthes* // *Naturwissenschaften*. 1966. Bd 53. P. 439. — Devi H. M. Embryology of jasminums and its bearing on the composition of *Oleaceae* // *Acta Bot. Indica*. 1975. Vol. 3. P. 42–61. — Eichler A. W. Blütendiagramme. Leipzig, 1875. Bd 1. 347 S. — George K., Geethamma S. Cytological and other evidence for the taxonomic position of *Nyctanthes arbortristis* L. // *Curr. Sci.* 1984. Vol. 53. P. 439–441. — Green P. S. *Oleaceae* // *The Families and Genera of Vascular Plants* / K. Kubitzki (ed.). Berlin, 2002. Vol. 7. P. 296–306. — Green P. S. The lectotypification of *Nyctanthes hirsuta* L. // *Kew Bull.* 1984. Vol. 39. P. 653–654. — Harborne J. B., Green P. S. A chemotaxonomic survey of flavonoids in leaves of the *Oleaceae* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1980. Vol. 81. P. 155–167. — Hutchinson J. The families of flowering plants. London, 1959. Vol. 1. 330 p. — Inamdar J. A. Ontogeny of stomata in some *Oleaceae* // *Proc. Indian Acad. Sci., B, Biol.* 1968. Vol. 67. P. 164–177. — Inamdar J. A. Studies on the trichomes of some *Oleaceae*, structure and ontogeny // *Proc. Indian Acad. Sci., B, Biol.* 1967. Vol. 66. P. 155–167. — Inamdar J. A., Patel R. C., Mohan J. S. S. Structure and ontogeny of stomata in some *Oleaceae* // *Feddes Rept.* 1986. Bd 97. S. 291–302. — Johnson L. A. S. A review of the family *Oleaceae* // *Contr. New South Wales Natl. Herb.* 1957. Vol. 2. P. 396–418. — Jussieu A. L. de. *Genera Plantarum*. Paris, 1789. 498 p. — Kapil R. N., Vani R. S. *Nyctanthes arbor-tristis* Linn.: embryology and relationships // *Phytomorphology*. 1966. Vol. 16. P. 553–563. — Kiew R., Baas P. *Nyctanthes* is a member of *Oleaceae* // *Proc. Indian Acad. Sci., B, Biol.* 1984. Vol. 93. P. 349–358. — Knoblauch E. *Oleaceae* // A. Engler, K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1895. Teil 4, Abt. 2. S. 1–16. — Kshetrapal S., Tiagi Y. D. Structure, vascular anatomy and evolution of the gynoeceum

in the family *Oleaceae* and their bearing on the systematic position of genus *Nyctanthes* L. // *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 1970. Vol. 16. P. 143–151. — Kundu B. C., De A. Taxonomic position of the genus *Nyctanthes* // *Bull. Bot. Surv. India.* 1968. Vol. 10. P. 397–408. — Kuriachen P. M., Dave Y. S. Structural studies in the fruits of *Oleaceae* with discussion on the systematic position of *Nyctanthes* L. // *Phytomorphology.* 1989. Vol. 39. P. 51–60. — Linnaeus C. *Genera Plantarum.* Lugduni Batavorum, 1737. 542 p. — Melchior H. *Oleaceae* // A. Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien* / H. Melchior (ed.). Berlin, 1964. P. 424–471. — Melikian A. P., Bobrov A. V. F. Ch. *Carpology of Lactoridaceae* // XVI Intern. Bot. Congr. St. Louis, USA, August 1–7, 1999. St. Louis, 1999. P. 709. — Melikian A. P., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Fruit anatomy and phylogenetic position of *Osteophloeum* Warb. (*Myristicaceae*) // Тр. II междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург, 14–18 окт. 2002 г. СПб., 2002. С. 207–208. — Mohan J. S. S., Inamdar J. A. Studies of the leaf architecture of the *Oleaceae* with a note on the systematic position of the genus *Nyctanthes* // *Feddes Repert.* 1983. Bd 94. S. 201–211. — Moldenke H. N., Moldenke A. L. *Nyctanthaceae* // *Flora of Ceylon* / M. D. Dassanayake, F. R. Fosberg (eds.). New Delhi, 1983. Vol. 4. P. 178–181. — Murthy G. S. R., Aleykutty K. M., Rao V. S., Inamdar J. A. Vessels of *Oleaceae* and *Verbenaceae* // *Feddes Repert.* 1978. Bd 89. S. 358–368. — O'Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne, 1981. 342 p. — Rao T. A. On the occurrence of sclerosed palisade cells in the leaf of *Nyctanthes arbor-tristis* L. // *Curr. Sci.* 1947. Vol. 16. P. 122–123. — Rao T. A., Das S. Leaf sclereids — occurrence and distribution in the angiosperms // *Bot. Not.* 1979. Vol. 132. P. 319–324. — Rhede H. van. *Horti Malabarici.* Amstelaedami, 1678. Ps 1. 110 p. — Rohwer J. G. Die frucht- und samenstrukturen der *Oleaceae*. Stuttgart, 1996. 184 p. — Rohwer J. G. Fruits and seeds of *Nyctanthes arbor-tristis* L. (*Oleaceae*): a comparison with some *Verbenaceae* // *Bot. Jahrb. Syst.* 1994. Vol. 115. P. 461–473. — Rohwer J. G. The fruits of *Nyctanthes aculeata* (*Oleaceae*) // *Bot. Jahrb. Syst.* 1997. Vol. 119. P. 293–299. — Saxena M. R. Pollen morphology of the *Nyctanthoideae* (*Verbenaceae*) // *J. Ind. Bot. Sci.* 1975. Vol. 54. P. 71–74. — Stant M. Y. Anatomical evidence for including *Nyctanthes* and *Dimetra* in the *Verbenaceae* // *Kew. Bull.* 1952. Vol. 7. P. 273–276. — Stuppner H., Müller E. P., Mathuram V., Kundu A. B. Iridoid glycosides from *Nyctanthes arbor-tristis* // *Phytochemistry.* 1993. Vol. 32. P. 375–378. — Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 500 p. — Takhtajan A. L. Flowering plants. Origin and dispersal. Edinburgh, 1969. 340 p. — Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // *Brittonia.* 1945. Vol. 5. P. 337–367. — Wallander E., Albert V. A. *Dimetra* and *Nyctanthes* in *Oleaceae* // *Fl. Males. Bull.* 1999. Vol. 12. P. 231.

Summary

Based on the carpological data we have clarified the position of the genus *Nyctanthes* within the *Magnoliophyta* system. We have discovered the diagnostic characteristics of the fruit structure of the *Nyctanthes* genus that prevent its inclusion into either *Oleaceae* Hoffmanns. et Link. or *Verbenaceae* Adans. family. We have confirmed the correctness of segregation of the *Nyctanthes* genus into the separate *Nyctanthaceae* J. Agardh. family. We provide a conspectus of the *Nyctanthaceae* family that includes a single genus *Nyctanthes* with two species *N. arbor-tristis* L. and *N. aculeata* Craib. For *N. arbor-tristis* we have selected a lectotype.

Key words: *Nyctanthes*, *Nyctanthaceae*, *Oleaceae*, *Verbenaceae*, carpology, pericarp structure, phylogeny, taxonomy.