Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-393-410

С.Ю. Золкин

**Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН,
127276 г. Москва, Российская Федерация**

К вопросу о связи структуры плода *Calophyllum inophyllum* L. (Calophyllaceae) с экологией произрастания и особенностями распространения

Исследована морфология, анатомия и ультраскульптура поверхности перикарпия *Calophyllum inophyllum* L. Плод – псевдомономерный шаровидный пиренарий с желтой гладкой поверхностью в начале созревания и коричневой морщинистой поверхностью при полном созревании. Отнесение плода к пиренарию доказывается по анатомическому строению эндокарпия и внутренних слоев мезокарпия. В мезокарпии, особенно в его внутренних слоях и рядом с проводящими пучками, также обнаружены два типа клеток с секреторными веществами – со смолами и жирными маслами. Выявлено, что этих веществ больше в полностью созревших плодах, что, по-видимому, связано с прекращением транспорта ассимилятов. Наличие большого количества секреторных веществ в плодах *C. inophyllum* с сильным запахом и инсектицидно-противомикробной активностью, возможно, связано как с естественной защитой их от поедания и порчи одними организмами, так и с привлечением других животных для их распространения. Наличие большого количества эпикутикулярного воска позволяет плодам при их развитии меньше смачиваться водой. Однако в перикарпии плодов, в отличие от оболочки семян, не найдена

© Золкин С.Ю., 2020
Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

аэренхима и другие структуры, позволяющие плодам распространяться морскими течениями. Эксперимент показал, что в море уносились плоды с уже деструктурированным перикарпием.

Ключевые слова: прибрежно-морские растения, распространение морскими течениями, *Calophyllum inophyllum*, Calophyllaceae, структура плода, гистология перикарпия, масла, смолы, эпикутикулярный воск

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ 118021490111-5) на базе уникальной научной установки «Фондовая оранжерея».

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Золкин С.Ю. К вопросу о связи структуры плода *Calophyllum inophyllum* L. (Calophyllaceae) с экологией произрастания и особенностями распространения // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 4. С. 393–410. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-393-410

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-393-410

S.Yu. Zolkin

Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russian Federation

On the connection of the fruit structure of *Calophyllum inophyllum* L. (Calophyllaceae) with the ecology of seashore plants and water dispersion

The morphology, anatomy and surface micromorphology of the fruit *Calophyllum inophyllum* L. are studied. The fruit of *C. inophyllum* is pseudomonomerous globose pyrenarium with a yellow smooth surface at the beginning of maturation, and a brown wrinkled surface at full maturity. The anatomical structure of the endocarp and the inner layers of the mesocarp shows that the fruit is a pyrenarium. Two types of cells with secretory substances – with resins and fixed oils are found in the mesocarp, especially in its inner layers and near the vascular bundles.

It is found that these substances are more abundant in fully matured fruits, which is probably associated with the ending of transport of assimilates. The presence of a large number of secretory substances in the fruits of *Calophyllum inophyllum* with a strong smell and insecticidal-antimicrobial activity may be associated with both their natural protection from eating and spoilage by some organisms, and with the attraction of other animals for their dispersion. The presence of a large amount of external epicuticular wax makes growing fruits less moistened with water. However, in the pericarp, unlike the spermoderm, no aerenchyma and other structures are found that allow the fruit to be dispersed by sea currents. The experiment showed that fruits with decomposed pericarp are better dispersed by sea currents.

Key words: seashore plants, water dispersion, Calophyllaceae, *Calophyllum inophyllum*, fruit structure, pericarp histology, oils, resins, epicuticular wax

Acknowledgements. The research was supported by the state assignment of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences "Biological diversity of natural and cultural flora: Fundamental and applied issues of study and conservation" (No. 118021490111-5) at the Unique Scientific Installation "Fund Greenhouse".

CITATION: Zolkin S.Yu. On the connection of the fruit structure of *Calophyllum inophyllum* L. (Calophyllaceae) with the ecology of seashore plants and water dispersion. *Environment and Human: Ecological Studies.* 2020. Vol. 10. No. 4. Pp. 393–410. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-393-410

Введение

К роду *Calophyllum* L. из семейства Calophyllaceae [APG IV, 2016] относятся 179 видов [The Plant List, 2013], естественно произрастающих в основном в первичных дождевых лесах, реже в горных лесах тропиков. Большинство видов распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, в экваториальном географическом поясе с круглогодично-влажным климатом. Наибольшее видовое разнообразие *Calophyllum* в Азии: юг полуострова Малакка и острова Сулавеси, Тимор и Цейлон. Есть эндемичные виды *Calophyllum* в юго-восточной Индии, Таиланде, северной Австралии и островах Полинезии.

Большинство видов *Calophyllum*, по имеющимся литературным и электронным данным их ареалов, представлены, согласно сделанному самостоятельному подсчету, в основном в одном, реже двух-трех смежных ботанико-географических районах – наименьших единицах ботанико-географического деления растительности Земли [Разумовский, 1969, 1980]. Эти данные означают, что многие виды *Calophyllum* ценофильные

и представлены на территории с однородным макроклиматом, т.е. согласно концепции С.М. Разумовского, сама система динамических рядов растительности в одном районе стремится к саморегуляции, самовосстановлению и к преобразованию местообитания (почвы и макроклимата) к устойчивому (климаксному) состоянию. Также следует признать, что большинство ценофильных видов *Calophyllum* по причине их редкости, эндемичности, не являются руководящими (определяющими, ландшафтно-важными) видами в ботанико-географических районах их произрастания [Разумовский, 2011], в отличие от концепции А.Л. Тахтаджяна, по которой именно количество эндемичных таксонов определяют флористические провинции и области [Тахтаджян, 1978].

Вид *Calophyllum inophyllum* L. по эколого-географическим критериям представляет собой полную противоположность остальным видам *Calophyllum*. Это широко распространенный в Южной и Юго-Восточной Азии ценофобный вид, встречающийся в тропическом, субэкваториальном и экваториальном географическом поясах в сезонно-влажном и кругло-годично-влажном тропических типах климата. Вместе с немногими видами из разных семейств (*Terminalia catappa* L., *Pandanus furcatus* Parkinson, *Thespesia populnea* (L.) Sol. ex Correa, *Barringtonia asiatica* (L.) Kurz., *Casuarina equisetifolia* L. и др.) образует основной компонент прибрежно-морской формации растений Старого Света [Золкин, 2014]. К основному, или мажорному компоненту (в противоположность минорному компоненту) относят виды, характерные и обычные в ее составе, с широким ареалом. Подобное экологическое деление было разработано для сравнительно обедненных видами (но имеющих широкий ареал) формации мангров [Tomlinson, 2016], но по всем признакам подходит и для прибрежно-морских растений. Произрастает *Calophyllum inophyllum* преимущественно в прибрежной морской полосе, на песчаных, глинистых и нарушенных почвах, приморских холмах, изредка в ближайших тропических низинных лесах до высоты 200 м над уровнем моря.

Занимателен вопрос современного географического распространения этого вида. В настоящее время вид изредка можно встретить по тропическим побережьям Америки, но это явно адвентивный в последние столетия, а возможно и потенциально инвазионный таксон, вследствие «убегания» экземпляров этого декоративного растения из мест культивирования. Более запутанным является произрастание этого вида растений сотни, а может и тысячи лет по побережьям Восточной Африки, Мадагаскара, Маврикия и островов Полинезии. Объяснение может быть социальным и биолого-экологическим.

Экземпляры *Calophyllum inophyllum*, растущие на морских побережьях, обычно крупнее представителей этого вида, произрастающих в низинных лесах. Эти деревья, растущие у самой кромки берега, имеют обычно крепкие, но изогнутые стволы. Именно такие стволы *C. inophyllum*, реже других видов *Calophyllum*, крепятся как мачты в узких, но длинных аутригерных каноэ и катамаранах, создаваемых австронезийскими племенами уже на протяжении нескольких тысяч лет [Damon, 2017]. Европейцы, узнав о материалах и технологиях изготовления быстроходных австронезийских судов, назвали *Calophyllum inophyllum* мачтовым деревом (Mastwood). Другое название растения – таману (Tamanu), по наименованию вязкого масла, также с древних времен получаемого прессованием из высушенных семян *C. inophyllum*, широко используемое в традиционной медицине [Головкин, Золкин, Трофимова, 2019, с. 69].

Во время крупнейших волн миграций австронезийских народов из Юго-Восточной Азии на острова Индийского и Тихого океанов от 3,5 тыс. (по другим данным – от 1,4 тыс.) лет до н.э. до XII в. н.э. быстроходные аутригерные каноэ и катамараны перевозили не только людей, их вещи, предметы обихода, домашних животных, но и целые группы культивируемых растений [Bellwood, 2005]. Таким образом, *C. inophyllum* послужил не только средством достижения цели, но и вместе с *Calocasia esculenta* (L.) Schott (таро), *Cocos nucifera* L. (кокосовая пальма), *Dioscorea* spp. (виды ямса), *Piper* spp. (виды перца), *Musa* spp. (виды банана), *Aleurites moluccanus* (L.) Willd. (тунг), *Artocarpus heterophyllus* Lam. (джекфрут) и многими другими растениями (до 100 видов) стали крупнейшей экологической и социальной экспансией на островах Микронезии, Меланезии, Полинезии и Мадагаскара, повлиявшей на местные аборигенные виды растений и быт народов. Культивировавшиеся растения нередко считались австронезийцами сакральными видами, прежде всего рощи *Calophyllum inophyllum*, в которых жили духи [Dweck, Meadows, 2002], поэтому растения охраняли и размножали, вследствие чего они быстро распространились на новых территориях, и сейчас их относят скорее к местным, нежели к адвентивным и инвазионным видам.

Однако диаспоры многих прибрежно-морских растений, в том числе и плоды *C. inophyllum*, могли расселяться на большие пространства и естественным путем. Это биолого-экологическое объяснение заключается в том, что плоды, семена, споры, побеги многих растений могут долгое время не тонуть в морской воде благодаря легкости и особенностям морфолого-анатомического строения. Обтекаемая форма диаспор,

очень маленький вес, наличие воздуха в особых выростах, волоски-присоски – это возможные морфологические приспособления для переноса по морским течениям, по ветру или с помощью других животных. Наличие специализированных тканей, секреторных веществ, клеток и межклетников – анатомические признаки, которые также позволяют «помочь» растениям в их «переселении».

В настоящее время были проведены только морфологическо-анатомические исследования семян *Calophyllum inophyllum*. Они шаровидные, твердые, диаметром до 3 см [Corner, 1976]. В спермодерме отдельные клетки паренхимы и аэренхимы с темно-коричневым вязким содержимым [Corner, 1976], некоторые клетки паренхимы содержат пигмент [Шабес, Морозова, 1991]. Однако подробное анатомическое описание семян различно, и причиной этому служит неясность в разграничении гистологических зон эндокарпия плода и экзотесты семени. Следствием этого является и разная трактовка типа плода *Calophyllum* L. – односемянная ягода [Corner, 1976] или костянка [Vaughan, 1970]. E.J.H. Corner считает, что оболочка семени толстая и многослойная (25–35 слоев клеток), включает в себя наружную паренхиматозную ткань, склеренхиму и внутреннюю аэренхиматозную ткань с тонкостенными клетками [Corner, 1976]. Напротив, J.G. Vaughan отмечает, что спермодерма тонкая, состоит только из паренхимы и проводящей ткани, все остальное относится к околоплоднику [Vaughan, 1970].

Целью данного исследования является изучение морфологии, анатомии и ультраскульптуры поверхности перикарпия *Calophyllum inophyllum для* более четкого понимания типа плода этого таксона, отличительных структурных признаков, которые могут быть связаны, в том числе с экологией произрастания и особенностями распространения растения.

Материалы и методы

Материал для исследования был собран из разных источников, что не всегда удается в карпологических исследованиях. Во-первых, свежий материал собран в январе 2020 г. в природе, из мест естественного произрастания *C. inophyllum* – из пяти локаций в прибрежно-морской формации (три – в районе бухты Сианшуй (Xiang Shui Bay), два – в бухте Синьцунь (Xincun Bay), в 2 км от деревни Синьцунь в Линшуйском автономном округе (Lingshui Li Autonomous County) острова Хайнань (крайний юг Китая, с тропическим переменно-влажным климатом)). Во-вторых, плоды были получены из карпологической коллекции Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

Собранный материал хранился в сухом виде в бумажных пакетиках или фиксировался в 70% этиловом спирте. Материал плодов, полученный из гербария, для восстановления естественной клеточной структуры предварительно размягчался в термостате в течение 10 суток в смеси Страсбургера: 90% этилового спирта, глицерина и воды в равных соотношениях. Для исследования морфологии плодов применялся бинокуляр, с помощью которого изучалось внешнее и отчасти внутреннее строение плодов. Описание морфологии плодов приведено с использованием соответствующей терминологии [Меликян, Девятов, 2001].

Анатомия плодов была изучена на приготовленных временных препаратах по общепринятой методике [Основы микротехнических исследований..., 2000]. Для этой цели изготовлялись поперечные срезы, выполненные в средней части зрелых плодов. Резка плодов производилась при помощи салазочного микротома с первоначальной заливкой материала в парафиновые блоки или от руки с помощью бритвы. На полученных срезах (10–15 мкм толщиной) проводились реакции с флороглюцином и соляной кислотой для обнаружения лигнина в клеточных стенках. Для более ясного понимания природы различных включений, а также химического состава клеточных структур проводились реакции окрашивания раствором I-KI и суданом III, согласно со стандартной анатомической методикой [Там же, 2000]. Для отличия эфирных масел от жиров и смол применяли раствор метилового синего в воде (0,1 г метилового синего растворяют в 500 мл воды). Приготовленные срезы заключались в глицерин под покровное стекло. Для лучшего сохранения избранных препаратов края покровных стекол были окантованы лаком.

Препараты рассматривались в световых микроскопах Биолам, Carl Zeiss и были сделаны зарисовки анатомического строения плодов с помощью рисовального аппарата (РА-4) при различных увеличениях.

При помощи электронного сканирующего микроскопа Hitachi S-405A были проведены исследования микроморфологии поверхности плодов и сделаны микрографии. Ультраскульптура поверхности плодов описана по предложенной классификации [Кравцова, Романова, 2015].

Для уяснения вопроса о плавучести плодов *Calophyllum inophyllum* был проведен несложный эксперимент. С пирса, в 20 м от берега в бухте Сианшуй, было проведено 4 визуальных измерения плавучести плодов *C. inophyllum* в море, в зависимости от их зрелости – 46 образцов созревающих зеленых, 24 образца созревающих желтых, 28 образцов созревших светло-коричневых, собранных с дерева, и 19 полежавших образцов, найденных на берегу с деструктурированной мягкой оболочкой плодов. Эксперимент проводился 2 дня – в первый день на море был штиль, во второй день – 4-бальное волнение.

Результаты

Плод – псевдомономерный пиренарий, шаровидной формы, 2,5–4 см в диаметре (рис. 1). Созревающий плод из зеленого становится желто-зеленым, с гладкой глянцевой поверхностью. Средняя часть плода (мезокарпий) мясистая, но не сочная, не толстая, 0,3–0,7 см в диаметре, со сложным ароматом смолы и масел.

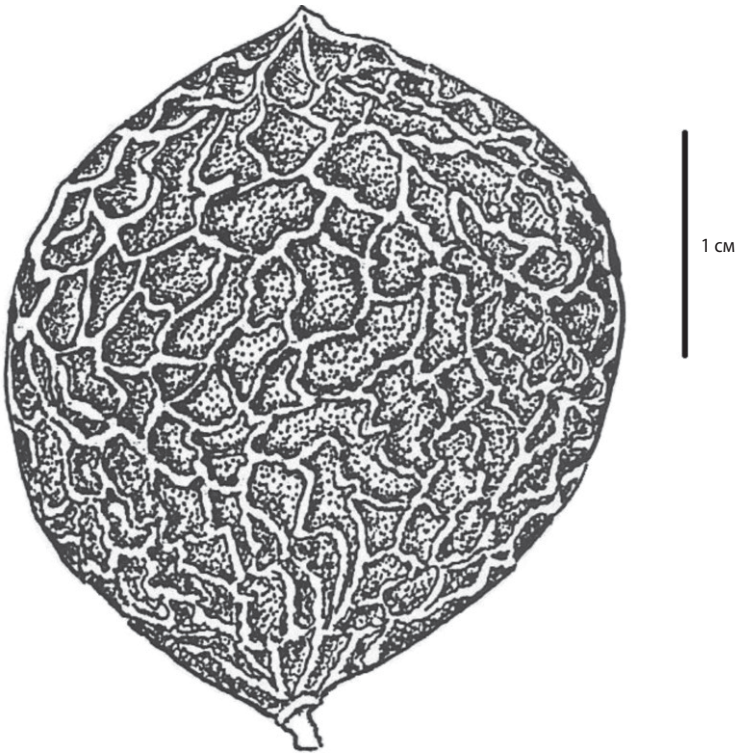

Рис. 1. Внешний вид полностью созревшего плода *Calophyllum inophyllum* L. Масштабная линейка 1 см

Fig. 1. Mature fruit morphology of *Calophyllum inophyllum* L. Scale bar 1 sm

Желтые плоды не сохраняются долго на деревьях, эту стадию вообще сложно заметить в природе. Они либо опадают на землю или в море, но чаще становятся пищей для самых различных животных [Гладкова, 1981]. Действительно, самостоятельные визуальные наблюдения на острове Хайнань показали, что птицы и особенно крупные летучие

мыши (по-видимому, виды *Pteropus* spp. – летучие лисицы) по вечерам в большом количестве садятся на ветки калофиллумов и лакомятся созревающими плодами. Специальное подкармливание обезьян-макак в питомнике «Остров обезьян» (рядом с бухтой Синьцунь) показало, что они не безразличны не только к созревающим желтым плодам, но и незрелым зеленым.

Немногочисленные полностью созревшие оставшиеся на деревьях плоды светло-коричневой или темно-коричневой окраски, с крупноморщинистой поверхностью (как у образцов из карпологической коллекции).

Косточка с семенем крупная, больше по размеру, чем мясистая оболочка плода, гладкая, сферической формы, 2–3 см в диаметре. Семя единственное в пиренарии, крупное, яйцевидное или полушаровидное, очень маслянистое, 1,7–2,5 см в диаметре, развивается из одного базально прикрепленного семязачатка, т.к. второй семязачаток редуцируется еще до раскрывания цветка. Семя имеет тонкую пленчатую экзотесту и мощную губчатую мезотесту.

Перикарпий складывается из 28–50 слоев клеток (рис. 2, 3).

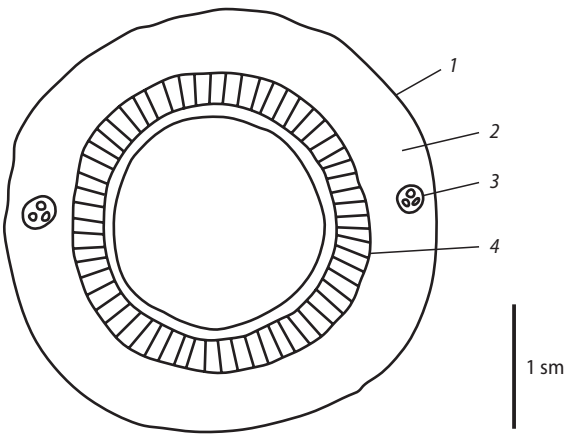

Рис. 2. Поперечный разрез посередине пиренария *Calophyllum inophyllum* L. (схема):

1 – экзокарпий; *2* – мезокарпий; *3* – проводящие пучки; *4* – эндокарпий. Масштабная линейка 1 см

Fig. 2. Schematic transverse section in the middle of pyrenarium *Calophyllum inophyllum* L.:

1 – exocarp; *2* – mesocarp; *3* – vascular bundles; *4* – endocarp. Scale bar 1 sm

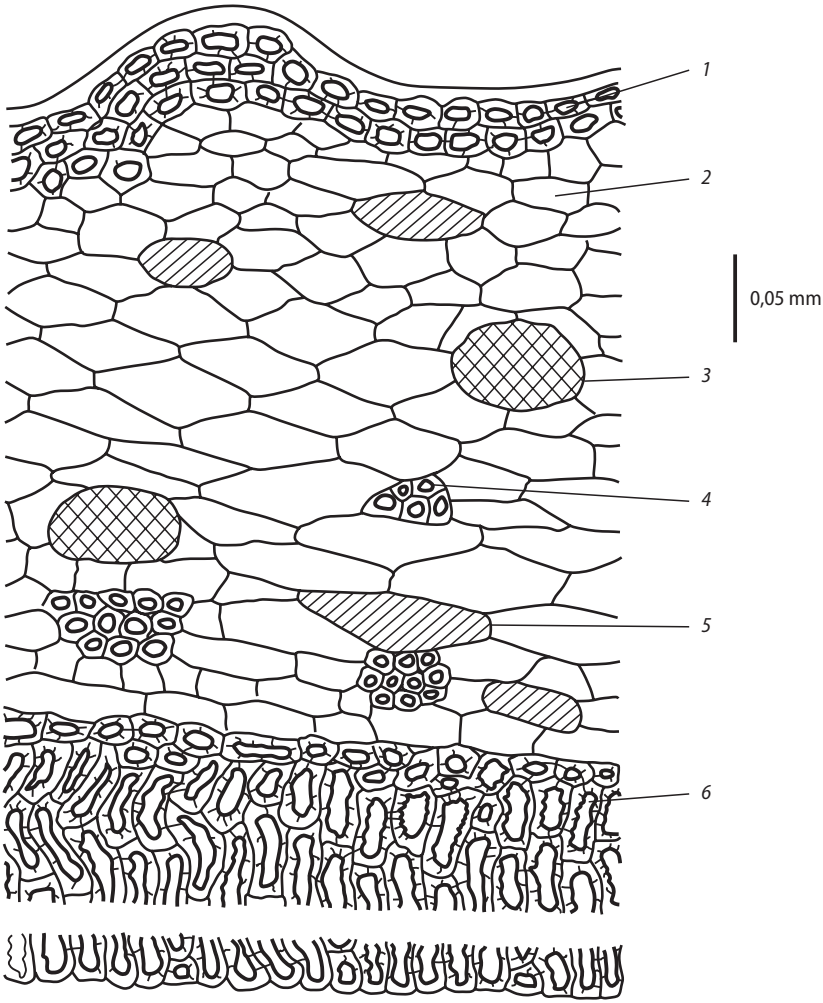

Рис. 3. Анатомическое строение перикарпия *Calophyllum inophyllum* L.:

1 – экзокарпий; *2* – мезокарпий; *3* – смоляные вместилища;
4 – проводящие пучки; *5* – идиобласты с жирным маслом;
6 – эндокарпий.
Масштабная линейка 0,05 мм

Fig. 3. Fruit anatomy of *Calophyllum inophyllum* L.:

1 – exocarp; *2* – mesocarp; *3* – resin cells; *4* – vascular bundles;
5 – fixed (fatty) oil cells; 6 – endocarp.
Scale bar 0.05 mm

Экзокарпий состоит из 2–3 слоев клеток. Форма клеток различна. Клетки наружного слоя экзокарпия, как правило, прямоугольные, слегка вытянутые в тангентальном направлении. Клетки внутреннего слоя имеют почти изодиаметрическую форму. Оболочки клеток утолщенные за счет целлюлозы (свежие образцы созревающих желтых плодов, собранные из природы), или пропитываются лигнином и одревесневают (образы созревших коричневых плодов, полученные как из природы, так и из карпологической коллекции).

Мезокарпий разделен на две топографические зоны.

Первая зона состоит из 8–15 слоев тонкостенных паренхимных клеток изодиаметрической формы. В этой зоне встречаются смоляные вместилища и идиобласты овальной формы, содержащие жирные масла.

Вторая зона состоит из 15–20 слоев тонкостенных паренхимных клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении. Проводящие пучки разбросаны по всей зоне, но больше всего их во внутренних слоях. Смоляные вместилища и идиобласты с жирным маслом встречаются чаще, чем в первой зоне, причем расположение их здесь приурочено больше к проводящим пучкам. Кроме того, количество смоляных вместилищ и идиобластов с жирными маслами обнаружено гораздо больше на анатомических срезах почти созревших желтых и полностью созревших морщинистых коричневых плодов.

Эндокарпий состоит из 5–10 слоев по-разному ориентированных лигнифицированных клеток. Периферические склереиды на поперечном срезе округлой формы, а внутренние склереиды имеют более изогнутую форму и вытянуты в радиальном направлении. В оболочках клеток хорошо видны поры.

Ультраскульптура поверхности мелкобугристая. Кутикула сплошная. Эпикутикулярный воск обильно представлен в виде стилоидов и отдельных гранул (рис. 4).

Небольшое визуальное исследование на плавучесть показало следующие результаты. Все собранные на 5 разных площадках 46 образцов зеленых и 24 образца желтых созревающих плодов утонули в море, постепенно погрузившись на дно. Найденные и собранные с деревьев с трех площадок в бухте Сианшуй 28 образцов морщинистых светло-коричневых семян при погружении в море показали разные результаты: 21 образец утонул, но намного медленнее, чем желтые плоды, 5 образцов выбросило на берег (не в штиль, а в день с 4-бальным волнением на море), 2 образца остались плавать и их унесло от берега. Собранные на песчаном берегу двух бухт 19 образцов темно-коричневых плодов с разной степенью деградации наружных слоев перикарпия (вследствие перегнивания) показали в большинстве своем отличную плавучесть – 14 образцов не утонули в море.

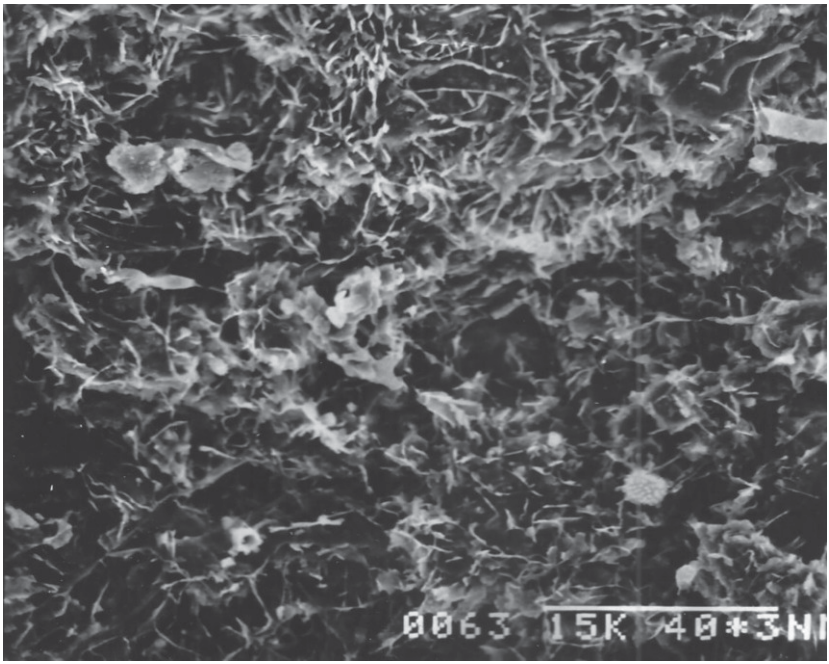

Рис. 4. Микроморфология поверхности плода *Calophyllum inophyllum* L. (×750)

Fig. 4. Fruit surface micromorphology of *Calophyllum inophyllum* L. (×750)

Обсуждение

В этом исследовании не найдены упоминаемые E.J.H. Corner (1976) коллапсированные, или раздавленные эпидермальные клетки и кутикула между внутренней зоной из лигнифицированных слоев клеток и соседним, более наружным слоем паренхимных клеток перикарпия. Напротив, клетки паренхимы прямо смыкаются с зоной лигнифицированных клеток (см. рис. 3). Поэтому мы не согласны с тремя положениями этого автора, что зона лигнифицированных клеток – это часть спермодермы, настоящий эндокарпий раздавливается, и следовательно, плоды – ягоды. Полученные данные свидетельствуют, что зона из лигнифицированных клеток – это эндокарпий, а плод – костянка, или правильнее – односемянной пиренарий.

В пиренариях возникает более совершенная односкелетная структура (однооболочечная), и поэтому существует лучшая координация функций между перикарпием и спермодермой [Василевская, Меликян, 1981].

В анатомическом строении пиренариев *Calophyllum inophyllum* это можно увидеть по характеру и расположению включений. В зеленых плодах, скорее всего, в более крупных паренхимных клетках первой зоны мезокарпия происходит фотосинтез. На начальных стадиях развития плода-пиренария ассимиляты, образущиеся в результате фотосинтеза в клетках наружной зоны мезокарпия, а также поступающие от листьев по проводящим пучкам, проходят через более тонкостенные клетки внутренних слоев мезокарпия и через еще не одревесневшие клетки эндокарпия передаются клеткам оболочки семени, как это было выявлено на плодах *Sambucus* L. и *Cornus* L. [Созонова, 1992].

В нашем исследовании были собраны и исследованы плоды, даже зеленого цвета, уже на более поздней стадии их развития. Эндокарпий представлен уже 5–10 слоями лигнифицированных клеток, поэтому транспорта ассимилятов уже нет. Они начинают накапливаться в верхних слоях мезокарпия, но больше в его внутренних слоях вокруг проводящих пучков. После окончания роста тканей перикарпия (и, соответственно, размеров плода) и окрашивания его в желтый цвет при созревании ассимиляты уже не только не образуются, но и перестают транспортироваться в соседние клетки мезокарпия. В результате избыточности ассимилятов они в результате процессов вторичного метаболизма превращаются в цитоплазме отдельных клеток в жирные масла.

Еще больше идиобластов с жирными маслами было выявлено в мезокарпии на анатомических препаратах полностью созревших светло-коричневых плодов. Это согласуется и с данными по многократному увеличению содержания жирных масел в семенах *Calophyllum inophyllum* после их механической очистки от оболочки плодов и длительном просушивании на солнце. В таких семенах содержание масла достигает от 40 до 70,4%, в основном это жирные кислоты триацилглицеринов (ТАГ), поэтому предлагается разработать методику превращения этого масла в биодизельное топливо [Aparamarta et al., 2018; Gunawan et al., 2020], а также после его детоксикации и очистки использовать как пищевое масло [Gunawan et al., 2018].

Для растения накопление подобных масел с жирными насыщенными кислотами несет прежде всего запасную функцию. Наличие жирных масел не позволяет сделать определенное заключение о влиянии его на репродуктивную миграцию вида. Тем не менее, наличие такого масла с сильным ароматом в плодах будет безусловно отпугивать одних животных и привлекать других (летучие мыши, птицы, обезьяны), что опосредованно будет влиять на перенос диаспор растения на небольшие расстояния (например, от острова к острову).

Найденные отдельные смоляные вместилища в мезокарпии *Calophyllum inophyllum*, преимущественно во внутренней зоне мезокарпия, также свидетельствует об активных процессах вторичного метаболизма и транспорте различных веществ в структуры семени при начальных этапах формирования плода. В дальнейшем при лигнифицировании клеток эндокарпия смолы скапливаются в отдельных вместилищах. Смолы – сложная группа для идентификации, но по их виду, локализации и гистохимическому окрашиванию можно сказать, что это более жидкие смолы, смешанные с маслами, нежели чистые смолы, которые чаще накапливаются в особых ходах, как у хвойных растений. До этого не было свидетельств о наличие их в перикарпии, но недавно появились работа [Cuesta et al., 2018] об их присутствии в других органах *C. inophyllum* и *C. antillanum* и подавлении активности малярийных простейших *Plasmodium falciparum William H. Welch.*

Таким образом, наличие большого количества в вегетативных и генеративных органах *Calophyllum* вторичных метаболитов как биологически активных веществ имеет большое значение в фармакологии [Filho et al. 2009]. Относительно *Calophyllum inophyllum* это способствует лучшей сохранности плодов и семян растений, и, как следствие, большей выживаемости и распространенности этих растений в формации прибрежно-морских растений, со специфическими почвенно-экологическими условиями (засоленность) и достаточно агрессивной инсектицидно-микробной окружающей средой.

Наличие эпикутикулярного воска на поверхности плодов, его форма и особенности является иногда видовым систематическим признаком. С другой стороны, большое его количество и разные типы, например, в виде стилоидов и отдельных гранул, как было установлено у *C. inophyllum*, возможно связано также и с экологией этого вида – предпочтением к прибрежно-морским местообитаниям. Наличие эпикутикулярного воска с его водоотталкивающими свойствами позволяет плодам меньше смачиваться водой.

Морфолого-анатомическое исследование перикарпия *C. inophyllum* показало отсутствие аэренхимы или особых структур для распространения сочных плодов по морю. Визуальный эксперимент подтвердил это в случае созревающих и большинства зрелых плодов – они тонули. Только в случае деструкции мягких слоев перикарпия или прохождения плодов через пищеварительный тракт животных косточка, представляющая собой одревесневший эндокарпий и защищающая крупное семя со спермодермой, в которой есть зона аэренхимы, способна плавать по водной поверхности и переноситься морскими течениями.

Выводы

1. Последовательное исследование анатомического строения внутренних зон перикарпия *Calophyllum inophyllum* показало, что плод – псевдомономерный пиренарий.

2. В перикарпии не выявлено аэренхимы или других морфолого-анатомических структур, позволяющим плодам распространяться по морю. Это подтвердили и результаты эксперимента, в котором все созревающие зеленые и желтые плоды с гладкой поверхностью и почти все созревшие светло-коричневые плоды с морщинистой поверхностью утонули в море.

3. Плоды, после их опадения на землю и деструкции мягких слоев перикарпия или прошедшие через пищеварительный тракт животных, представляют собой косточки с сохранившимся твердым эндокарпием. В эксперименте они показали хорошую плавучесть, что связано с наличием зоны аэренхимы в семенной кожуре.

4. В плодах *C. inophyllum* были обнаружены отдельные клетки с жирными маслами, по-видимому, это жирные кислоты триацилглицеринов (ТАГ), ранее обнаруженные в семенах этих растений. В перикарпии идиобласты с жирными маслами найдены как в наружных слоях мезокарпия, так и – большее их количество – во внутренних слоях мезокарпия, особенно вокруг проводящих пучков.

5. Идентифицированы смоляные вместилища в мезокарпии *C. inophyllum*, преимущественно в более внутренних слоях клеток. По-видимому, это не чистые смолы, как у представителей хвойных, а жидкие смолы, смешанные с маслами.

6. Образование идиобластов с жирными маслами и смоляных вместилищ происходит в заключительные периоды формирования плода, когда прекращается фотосинтез в наружных клетках перикарпия и отток ассимилятов в семя из-за лигнификации стенок клеток эндокарпия.

7. Накопление вторичных метаболитов в виде жирных масел и смол в плодах имеет многоцелевое назначение: источник запасных веществ, фитонцидное действие для лучшей сохранности диаспор, привлечение животных для распространения плодов.

8. Созревающие плоды *C. inophyllum* из всех животных наиболее активно привлекают летучих мышей из рода *Pteropus* spp., которые, возможно, являются одними из главных распространителей этих растений на ближние расстояния.

9. Обнаруженные два морфологических типа эпикутикулярного воска – стилоиды и отдельные гранулы – можно рассматривать как

систематический видовой признак, так и, вместе с большим количеством воска, как физиологический признак, позволяющий плодам меньше смачиваться водой атмосферных осадков и морскими брызгами, что связано с экологией произрастания этих растений в прибрежных формациях.

10. Найденные морфолого-анатомические особенности строения плодов и заключенных в ней семян, особенности дозревания и перегнивания плодов показали биологическую возможность разных типов распространения генеративных диаспор *Calophyllum inophyllum*: цельных плодов на близкие расстояния с помощью животных, а деструктурированных плодов на дальние расстояния с помощью морских течений.

Библиографический список / References

Василевская В.К., Меликян А.П. О происхождении и основных направлениях эволюции плодов и семян покрытосеменных // Вестник Ленинградского ун-та. Сер. биол. 1982. Вып. 9. С. 23–30. [Vasilevskaya V.K., Melikian A.P. On the origin and main directions of evolution of angiosperm fruits and seeds. *Biological Communications*. 1982. Vol. 9. Pp. 23–30. (In Russ.)]

Гладкова В.Н. Семейство клузиевые (Clusiaceae) // Жизнь растений. 1981. Т. 5. № 2. С. 27–32. [Gladkova V.N. Family Clusiaceae. *Zhizn rasteniy*. 1981. Vol. 5. No. 2. Pp. 27–32. (In Russ.)]

Головкин Б.Н., Золкин С.Ю., Трофимова И.А. Медицинская ботаника. М., 2019. [Golovkin B.N., Zolkin S.Yu., Trofimova I.A. Meditsinskaya botanika [Medicinal Botany]. Moscow, 2019.]

Золкин С.Ю. Экспозиция прибрежных растений тропиков Старого Света в Новой Фондовой оранжерее Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2014. Вып. 200. № 1. С. 3–9. [Zolkin S.Yu. Exposition of Old World seashore tropical plants in the new conservatory of the Main Botanical Garden RAS. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada*. 2014. Vol. 200. No. 1. Pp. 3–9. (In Russ.)]

Кравцова Т.И., Романова В.О. Ультраскульптура поверхности перикарпия у видов трибы Sileneae (Caryophyllaeae) в связи с ее систематикой // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. № 3. С. 209–225. [Kravtsova T.I., Romanova V.O. Ultrasculptura of pericarp surface in species of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) in relation to its systematics. *Botanicheskiy zhurnal*. 2015. Vol. 100. No. 3. Pp. 209–225. (In Russ.)]

Меликян А.П., Девятов А.Г. Основные карпологические термины. Справочник. М., 2001. [Melikian A.P., Devyatov A.G. Osnovnyye karpologicheskiye terminy [The basic carpological terms]. Directory. Moscow, 2001.]

Основы микротехнических исследований в ботанике: Справочное руководство / Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., и др. М., 2000. [Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G. et al. Osnovy mikrotekhnicheskikh issledovaniy v botanike [Fundamentals of microtechnical research in Botany]. Moscow, 2000.]

Разумовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических

и субтропических растений. М., 1980. С. 10–27. [Razumovsky S.M. Botanical and geographical zoning of the World as a precondition for successful plant introduction. *Introduktsiya tropicheskikh i subtropicheskikh rastenii*. Moscow, 1980. Pp. 10–27. (In Russ.)]

Разумовский С.М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюллетень Главного ботанического сада. 1969. Вып. 72. С. 20–28. [Razumovsky S.M. On the limits of the areals and floral lines. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada.* 1969. Vol. 78. Pp. 20–28. (In Russ.)]

Разумовский С.М. Труды по экологии и биогеографии. М., 2011. [Razumovsky S.M. Trudy po ekologii i biogeografii [Works on ecology and biogeography]. Moscow, 2011.]

Созонова Л.И. Сочные масличные плоды. Закономерности развития и строения в связи с накоплением масла: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 1992. [Sozonova L.I. Sochnye maslichnye plody. Zakonomernosti razvitiya i stroeniya v svyazi s nakopleniem masla [Fleshy oil fruits. Regularities of development and structure in connection with the accumulation of oil]. Dr. Hab. theses. Moscow, 1992.]

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. [Takhtajan A.L. Floristicheskie oblasti Zemli [The floristic regions of the World]. Leningrad, 1966.]

Щабес Л.К., Морозова А.А. Семейство Clusiaceae // Сравнительная анатомия семян / Под рук. А.Л. Тахтаджяна. Л., 1991. Т. 3. С. 209–216. [Shabes L.K., Morozova A.A. Family Clusiaceae. *Sravnitelnaya anatomiya semyan*. A.L. Takhtajan (ed.). Leningrad, 1991. Vol. 3. Pp. 209–216. (In Russ.)]

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. No. 1. Pp. 1–20.

Aparamarta H.W., Qadariyah L., Gunawan S., Ju Y.-H. Separation and identification of fatty acid in triacylglycerol isolated from *Calophyllum inophyllum* oil. *ARPN Journal of Engineering and Applied Sciences*. 2018. Vol. 13. No. 2. Pp. 442–451.

Bellwood P. The first farmers: The origins of agricultural societies. Oxford, 2005.

Corner E.J.H. The seed of dicotyledons. Cambridge, 1976.

Cuesta O., Kabani A.O., Alarcon A.B. et al. Antimicrobial assessment of resins from *Calophyllum antillanum* and *Calophyllum inophyllum. Phytotherapy Research*. 2015. Vol. 29. No. 12. Pp. 1991–1994.

Damon F.H. A Story of Calophyllum: From ecological to social facts. *Environmental Anthropology and Ethnobiology. Trees*, *Knots*, *and Outriggers: Environmental Knowledge in the Northeast Kula Ring*. Vol. 21. New York, 2017. Pp. 180–246.

Dweck A.C., Meadows T. Tamanu (*Calophyllum inophyllum*) – the African, Asian, Polynesian and Pacific Panacea. *International Journal of Cosmetic Science*. 2002. Vol. 24. Pp. 341–348.

Filho V.C., Meyre-Silva C., Niero R. Chemical and pharmacological aspects of the genus Calophyllum. *Chemistry & Biodiversity*. 2009. Vol. 6. No. 3. Pp. 313–327.

Gunawan S., Aparamarta H. W., Ju Y.-H. Utilization of *Calophyllum inophyllum* seed oil. *Seed oil: Production*, *Uses and Benefits.* N.K.D. Hong (ed.). New York, 2018. Pp. 111–144.

Gunawan S., Aparamarta H.W., Taufany F. et al. Separation and purification of triglyceride from nyamplung (*Calophyllum inophyllum*) seed oil as biodiesel feedstock by using continuous countercurrent extraction. *Malaysian Journal of Fundamental and Applied Sciences*. 2020. Vol. 16. No. 1. Pp. 18–22.

Tomlinson P.B. The botany of mangroves. 2nd ed. Cambridge, 2016.

The Plant List (a working list of all plant species). 2013. URL: http://www.theplantlist.org (accessed: 15.10.2020)

Vaughan J.G. The structure and utilization of oil seeds. London, 1970.

Статья поступила в редакцию 15.09.2020, принята к публикации 23.11.2020
The article was received on 15.09.2020, accepted for publication 23.11.2020

Сведения об авторе / About the author

Золкин Сергей Юрьевич — кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории тропических растений, Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Sergei Yu. Zolkin – PhD in Biology; Senior Reseacher at the Laboratory of Tropical Plants, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow

ORCID: https://orcid.org/0000-0001-5180-8673
E-mail: szolkin@mail.ru