ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ

A D M E M O R I A M

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет

ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ

◆

AD MEMORIAM

Сборник статей

МАКС ПРЕСС

МОСКВА – 2012

УДК 58
ББК 28.5
Л47

Печатается по решению Учёного совета биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова от 17 ноября 2011 г., протокол № 10

Рецензенты:
член-корреспондент РАН, д.б.н., профессор *В.Н. Павлов*
д.б.н., профессор *В.С. Новиков*

Л47 **Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam:** Сборник статей / Ред. А.К. Тимонин. – М.: МАКС Пресс, 2012. – 236 с.: ил.
ISBN 978-5-317-04114-4

Настоящий сборник посвящён 100-летию заведующего кафедрой высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, профессора Л.В. Кудряшова. В сборнике опубликованы биографический очерк и оригинальные статьи, подготовленные в основном московскими ботаниками и отражающие современные исследования по проблемам, которые наиболее интересовали Л.В. Кудряшова в период его работы на биологическом факультете МГУ: географии растений, их биоморфологии, морфологии и эмбриологии.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям, аспирантам и магистрантам, специализирующимся по ботанике.

УДК 58
ББК 28.5

ISBN 978-5-317-04114-4

© Авторы статей, 2012
© Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, 2012

СТРОЕНИЕ ФУНИКУЛУСА И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У *TALINUM PANICULATUM* (JACQ.) GAERTH. И *TALINUM TRIANGULARE* (JACQ.) WILLD. (PORTULACACEAE S. AMPL.)

Т.Д. Веселова, Х.Х. Джалилова, А.К. Тимонин

Veselova T.D., Dzhalilova Kh.Kh., Timonin A.C. STRUCTURE OF FUNICLE AND SEED COAT IN *TALINUM PANICULATUM* (JACQ.) GAERTH. AND *TALINUM TRIANGULARE* (JACQ.) WILLD. (PORTULACACEAE S. AMPL.). Both species are similar in that the very distal part of the funicle develops into small aril. The arils are different in two species, however. The aril of *T. triangulare* contains proteins and lipids. It could enhance ballistic seed dispersal via entomochory (perhaps, mirmecochory) after the seed has been thrown out of the exploded capsule. The aril of *T. paniculatum* has no stored carbohydrates, proteins and lipids. Therefore, it is unable to promote dispersal of the released seed. The funicle of this species uniquely has separating epidermis of swollen thin-walled cells containing elaiosomes. Seeds of *T. paniculatum* passively fall down out of the dehisced capsule for rather long period of time. Very specific funicle epidermis might attract small insects to enter the dehisced capsule, where they move and thus facilitate releasing of the seeds. The seed coat is exotestal endotegminal in both species. In *T. triangulare*, there is an omphalodium in the seed coat in the hylar recess of the seed which is likely to serve for rapid absorbing water by the released seed and thus for rapid germinating. If so, the omphalodium could be an important adaptation of *T. triangulare* to semi-arid habitats. There is no omphalodium in the seed coat of *T. paniculatum*. Instead, its seed coat has numerous tiny hollows throughout. Then, the seed coat of *T. paniculatum* seems to be more water-proof than its counterpart in *T. triangulare*. We believe that higher water resistance of the seed coat in *T. paniculatum* prevents the seed from precocious germinating in the capsule after it has been wetted by accidental rainfall. The water-proof seed coat of *T. paniculatum* could thus be an adaptation to prolonged seed releasing.

Talinum Adans. – род, включающий около 50 видов голых суккулентных трав или полукустарников, обитающих в тропиках или субтропиках Америки, Африки и Азии (Гусев, 1980). Его представители различаются типом соцветий (Timonin, 2005), уровнем плоидности (Steiner,1944), микроскульптурой семенной кожуры (Nyananyo, Olowokudejo, 1986), типами пыльцевых зёрен (Nyananyo,1993), разными способами вскрывания плода (Galati, 1986; Carolin, 1987; Ferguson, 2001; Veselova et al., 2011).

Традиционно этот род включали в семейство Portulacaceae (Pax, 1889; Тахтаджян, 1987). Однако в последнее время на основании главным образом молекулярно-генетических данных его стали выделять в самостоятельное семейство Talinaceae (вместе с родами *Amphipetalum* и *Talinella*), оставив в составе семейства Portulacaceae лишь род *Portulaca* (Nyffeler, Eggli, 2010).

Всестороннее изучение морфологии представителей рода *Talinum*, очевидно, представляет интерес в связи с систематикой сем. Portulacaceae в целом и рода *Talinum* в частности. Наименее изученной остаётся эмбриология этого рода. Наше исследование *T. paniculatum* и. *T triangulare*, полные результаты которого мы здесь не приводим, выявило почти полную идентичность эмбриологических характеристик этих видов. Однако такие структуры как funикулус, ариллус, спермодерма были видоспецифичны. На анатомических особенностях этих структур мы и остановимся в настоящем сообщении.

Материал и методика

Растения *T. paniculatum* и *T. triangulare* были получены из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (С.-Петербург) и Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва). Полученные растения выращивали в комнатных условиях, где они обильно цвели и формировали коробочки с полноценными семенами. У *T. panuculatum* цветки довольно мелкие (диаметр около 0,3 см), розовые, у *T. triangulare* цветки покрупнее (до 0,6 см), белые. У растений обоих видов цветки раскрываются в середине дня на 2–4 часа, после чего листочки околоцветника плотно примыкают к завязи, так что пыльники соприкасаются с рыльцем, обеспечивая самоопыление (Veselova et al., 2011).

Бутоны, цветки и плоды разного возраста были зафиксированы в фиксаторе FAA и обычным способом доведены до парафина (Прозина, 1960). Микротомные срезы толщиной 8–12 микрометров были депарафинированы и окрашены гематоксилином по Rawitz или сафранином с подкраской светлым зелёным или алциановым синим. Были проведены также гистохимические реакции на белок с проционовым синим и реакция ШИК на полисахариды (Барыкина и др., 2004). Для выявления жиров на нефиксированном материале использовали Судан-IV (Барыкина и др., 2004). Микрофотографии получены с помощью светового микроскопа «Axioplan 2 imaging», снабжённого цифровой камерой «AxioCam MR», и сканирующего электронного микроскопа CAMSCAN S-2.

Результаты

Гинецей

у *T. paniculatum* 3-мерный (изредка 2–4-мерный), у *T. triangulare* – всегда 3-мерный, синкарпный с центрально-угловой плацентацией на ранних стадиях и свободной колончатой после разрушения перегородок между гнёздами на стадии мегаспороцитов.

В асцидиатной зоне у *T. paniculatum* закладывается до 15–20 семязачатков, у *T. triangulare* – 25–65 (иногда до 90). Симпликатная зона остаётся стерильной, но в ней располагаются приподнятые на длинных фуникулусах семязачатки. Для обоих видов характерен анакампилотропный, крассинуцеллятный семязачаток с двумя двухслойными интегументами (в области микропиле число слоёв несколько увеличивается). Микропиле образовано более длинным внутренним интегументом (эндостом) (рис. 1, А).

Фуникулусы у исследованных видов различаются строением. У *T. triangulare* фуникулус более длинный, чем у *T. paniculatum*, его длина зависит от положения семязачатка в завязи (многочисленные семязачатки располагаются на разных уровнях). У обоих видов к моменту цветения верхняя часть фуникулуса, примыкающая к семязачатку, образует вырост паренхимной ткани, разрастающийся вокруг проводящего пучка фуникулуса в сторону, противоположную от микропиле (рис. 1, В). Этот вырост по мере развития семени дифференцируется в ариллус. У *T. triangulare* паренхимные клетки выпуклой части ариллуса крупнее остальных клеток фуникулуса (рис. 6, А, Б). У *T. paniculatum* (рис. 2, А, Б) все клетки ариллуса представлены однородной и более мелкоклеточной паренхимой, чем у *T. triangulare*. У обоих видов под ариллусом образуется мелкоклеточный слой, отделяющий зрелое семя от фуникулуса (рис. 2, А; 6, А). После опадения семян фуникулусы остаются на плаценте (рис. 2, В, Г, Д; 6, Г).

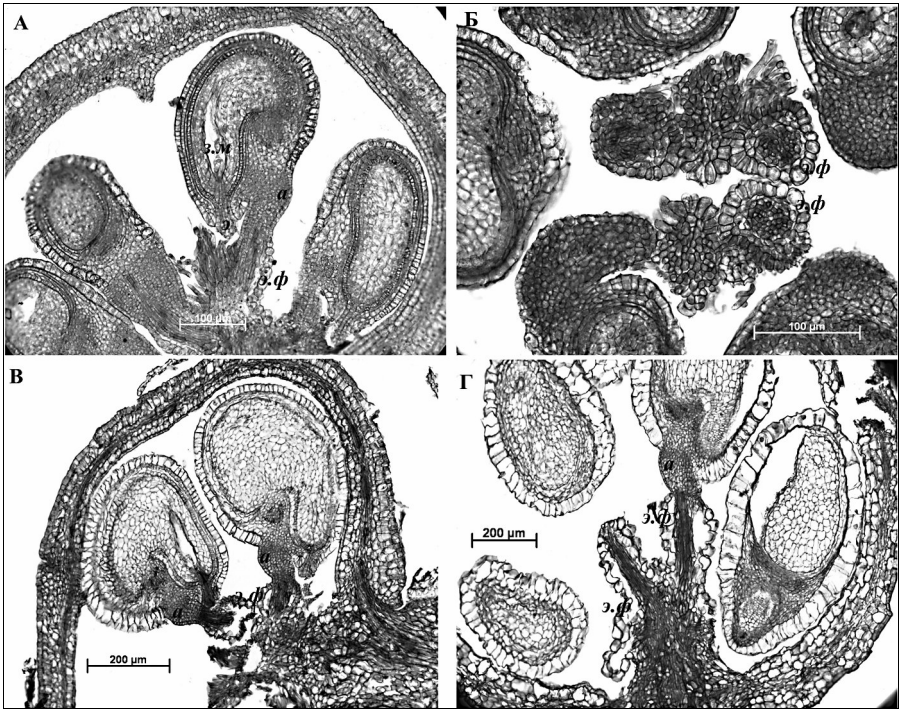

Рис. 1. Строение семязачатка *Talinum paniculatum* на стадии зрелого зародышевого мешка (А, Б) и развития проэмбрио (В, Г):
а – ариллус на стадии заложения; *з.м* – зародышевый мешок; *э* – эндостом; *э.ф* – эпидермис фуникулуса

Особый интерес представляют преобразования фуникулуса у *T. paniculatum*. Ещё до оплодотворения эпидермальные клетки фуникулуса, расположенные ниже зачаточного ариллуса, разрастаются (рис. 1, Б) и отслаиваются от внутренней части фуникулуса, покрывая в виде «юбочки» проводящий пучок и оставшуюся паренхимную ткань (на срезах отставший эпидермис напоминает бусы из шариков) (рис. 1, В, Г). Слагающие эту «юбочку» клетки крупные, шаровидные, с тонкими стенками, местами с фиброзными утолщениями, напоминающими эндотеций пыльников, и с живым содержимым, в котором обнаруживаются элайопласты (реакция с Суданом-IV) (рис. 2, Е, Ж). Стенки этих клеток не одревеснеют. Отслоившаяся эпидерма фуникулуса вместе с его проводящим пучком и примыкающей к нему подсохшей паренхимой остаётся на колонке после опадения семян (рис 2, Г, Д).

Ариллус

взрослого семени *T. paniculatum* (рис. 5) представляет собой маленькое белое складчатое тельце, в клетках которого жиры, белки или крахмал не были обнаружены. У *T. triangulare* ариллус – более крупное гладкое тельце (рис. 6, В, Д), состоящее из крупных тонкостенных клеток, содержащих ядра, густую цитоплазму, дающую интенсивную реакцию на белки и жиры. При высыхании различие во внешнем виде ариллуса у этих видов сглаживается, что особенно заметно под сканирующим микроскопом (рис. 5, 8, Б, В).

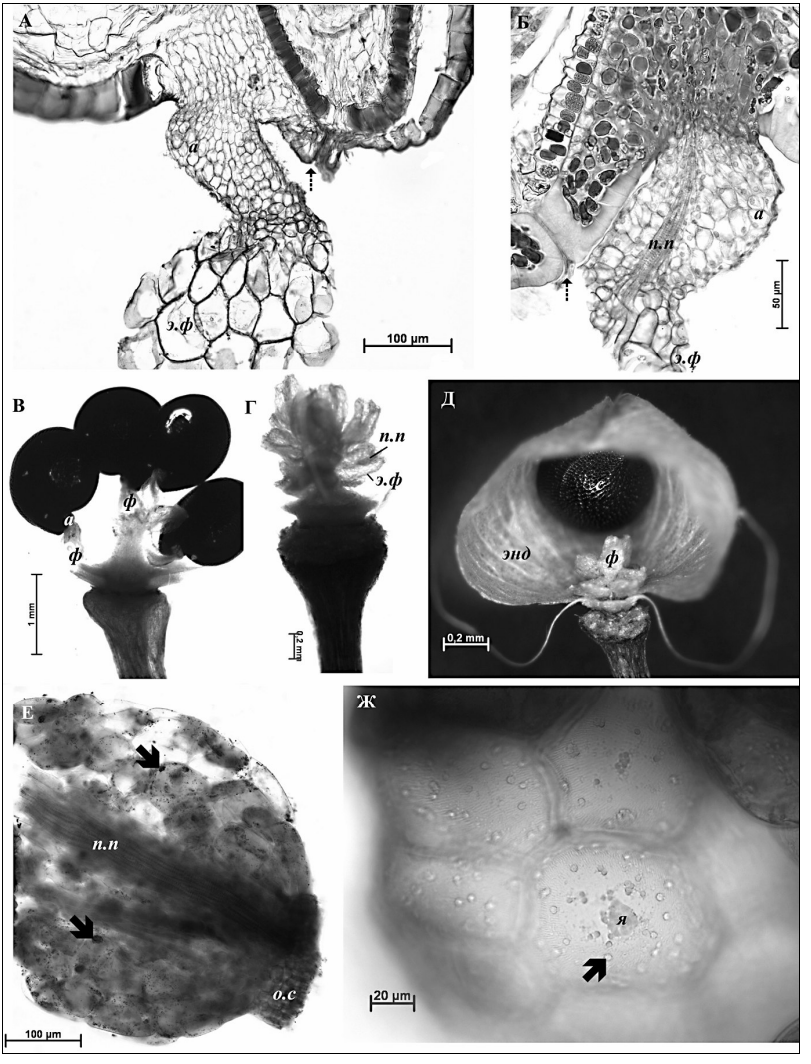

Рис. 2. Преобразование фуникулуса *Talinum paniculatum* после оплодотворения
А, Б – строение фуникулуса на ранних стадиях развития зародыша; В, Г, Д – фуникулус на стадии зрелых семян; Е, Ж – элайопласты в клетках эпидермиса фуникулуса:
а – ариллус; *п.п* – проводящий пучок; *с* – семя; *ф* – фуникулус; *энд* – эндокарпий; *э.ф* – эпидермис фуникулуса; *сплошная стрелка* – элайопласт; *штриховая стрелка* – микропиле

Развитие и внутреннее строение семенной кожуры

Развитие

Семенная кожура у *T. paniculatum* и *T. triangulare* формируется с участием обоих двухслойных интегументов. Сразу после оплодотворения клетки наружного слоя наружного интегумента и внутреннего слоя внутреннего интегумента увеличиваются в размерах, а в их вакуолях накапливаются танины (флобафены) в виде многочисленных мелкозернистых, а затем крупнозернистых включений жёлто-коричневого цве-

та, которые постепенно сливаются в единую массу (рис. 3, А–Г; 7, А, Б). В то же время содержимое этих клеток даёт реакцию на белки и углеводы. Внутренний слой наружного интегумента и примыкающий к нему наружный слой внутреннего интегумента на ранних стадиях развития семени содержат крахмальные зёрна (рис. 7, В). Однако эти слои быстро опустошаются и сминаются. Постепенно исчезает содержимое и из клеток внутреннего слоя внутреннего интегумента, так что в зрелом семени от него остаётся слой тонкостенных прозрачных клеток, лишённых содержимого (эндотегмен) (рис. 3, В, Г, Д; 7, А, В). Характерной особенностью этих клеток является их радиальная исчерченность, обусловленная параллельными утолщениями вторичной оболочки (рис. 4, В, 8, Е).

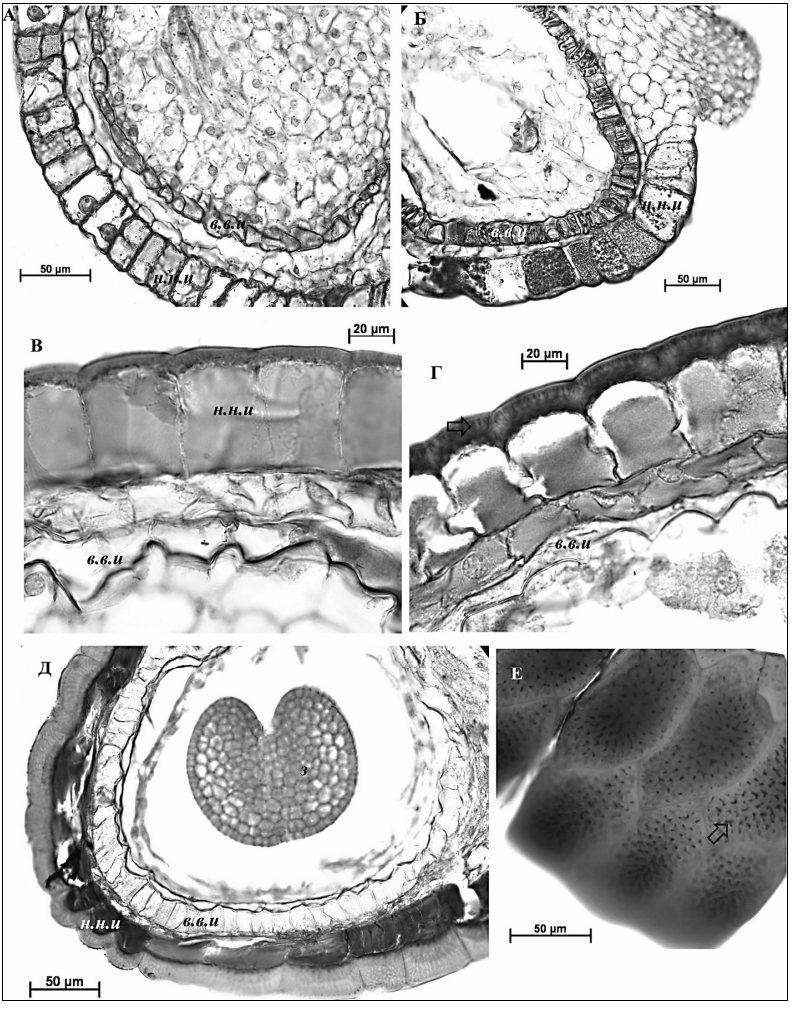

Рис. 3. Формирование семенной кожуры *Talinum paniculatum* по мере созревания семени (А–Д) и поверхность семенной кожуры снаружи (Е): *в.в.и* – внутренний слой внутреннего интегумента; *г* – гаусторий; *з* – зародыш; *н* – нуцеллус; *н.н.и* – наружный слой наружного интегумента; *стрелка* – поровые каналы

Спермодерма формируется главным образом из эпидермиса наружного интегумента (экзотеста), где наряду с отложением флобафенов происходит утолщение наружной стенки, в которой формируются многочисленные поровые каналы (рис. 3, В–Д; 7, А, В, Г, Е), что придаёт клетке с поверхности сетчатый вид (рис. 3, Е; 7, Д). В этот период, несмотря на перегруженность клетки флобафенами, сохраняется живая цитоплазма с ядром, локализованным рядом с утолщающейся наружной стенкой (рис. 7, А). В зрелом семени почти вся полость клетки занята мощной наружной стенкой, в которой просвечивают узкие поровые каналы. Толща стенки пропитана танинами тёмно-коричневого цвета. От полости клеток остаётся лишь узкая щель (рис. 4, А, Б; 8, Д). Снаружи клетки экзотесты покрыты слоем кутикулы. Таким образом, спермодерма обоих видов рода *Talinum* относится к экзотестально-эндотегминальному типу.

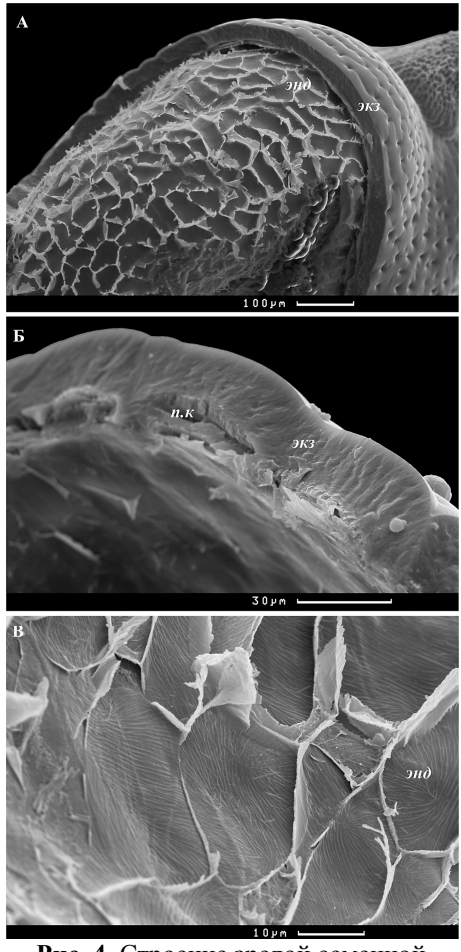

Рис. 4. Строение зрелой семенной кожуры *Talinum paniculatum*: *п.к* – полость клетки; *экз* – экзотеста; *энд* – эндотегмен

Скульптура семян

При полном единстве внутренней структуры и процессов развития спермодерма этих видов имеет некоторые различия, связанные с формой клеток экзотесты и микроскульптурой поверхности семян.

У *T. paniculatum* семена почти чёрные, блестящие, длиной около 1 мм, в очертании почковидные, латерально сжатые (рис. 5, А). Микропилярный край семени несколько выступает над халазальным. Между ними располагается углубление – хилярная область, где находятся рубчик (hilum) и ариллус (рис 5, А–Г).

Под световым микроскопом выявляется первичная структура клеток экзотесты. Они имеют тетра- – гексагональные очертания и слегка вытянуты (рис. 3, Е) в сторону брюшной стороны семени. Антиклинальные стенки прямые или слабоизвилистые, невыступающие. Наружная периклинальная стенка плоская (рис. 4, Б). Под сканирующим микроскопом поверхность семени почти гладкая, форма клеток нечёткая, она лишь намечается благодаря глубоким ямкам в кутикуле по углам на стыке трёх клеток (рис. 4, А; 5). В микропилярно-халазальной (брюшной) зоне клетки чуть более выпуклые (рис. 5, А–Г).

Семена *T. triangulare* имеют такую же форму и окраску, как у *T. paniculatum*, но чуть мельче. Клетки экзотесты пента-гексагональные (рис. 7, Д), несколько вытянутые на боковой стороне семени и почти изодиаметрические, располагающиеся правильными рядами на спинной стороне. Антиклинальные стенки прямые, невысту-

пающие. Наружные периклинальные стенки выпуклые, особенно вокруг хилярной области, где они снабжены в центре сосочками (рис. 6, Д, 8, В, Д). В хилярном углублении вокруг ариллуса расположены клетки, каждая из которых содержит овальное отверстие с ободком, выполняющее, по-видимому, функцию омфалодия (регулятора абсорбции воды при прорастании семени или утраты воды при их высыхании) (рис. 8, Б–Г).

Вероятно, что у *T. paniculatum*, в противоположность *T. triangulare*, поступление воды происходит по всей ямчатой поверхности экзотесты.

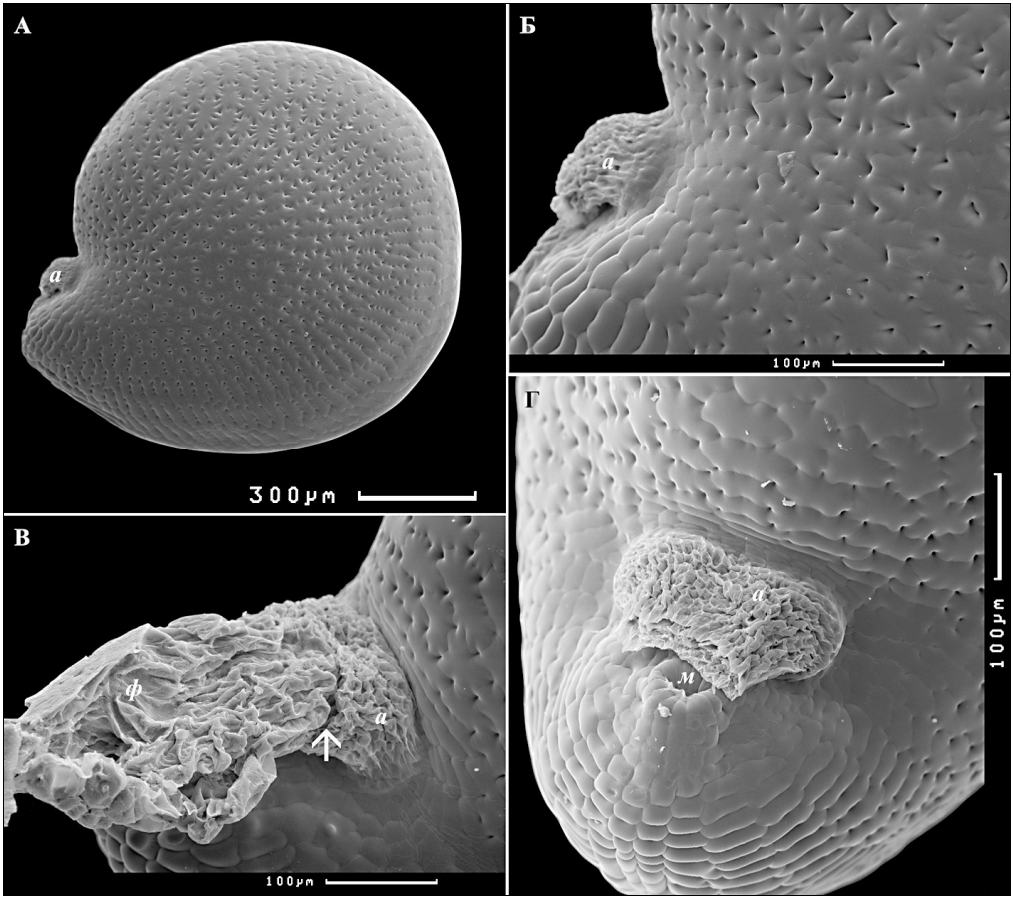

Рис. 5. Поверхность зрелого семени *Talinum paniculatum*

А – семя с латеральной стороны; Б – хилярная область семени;
В – дистальная часть фуникулуса и ариллус; Г – ариллус и микропиле:
а – ариллус; *м* – микропиле; *ф* – фуникулус;
стрелка – место отделения семени с ариллусом от фуникулуса

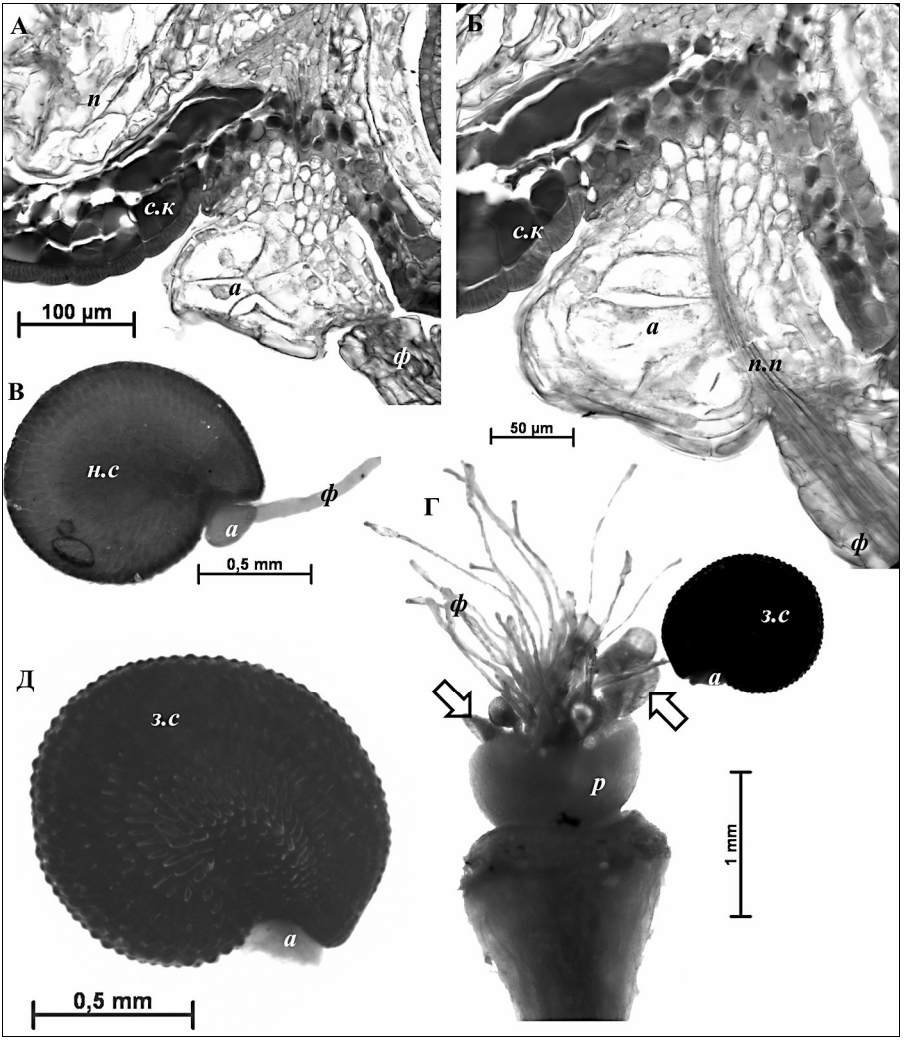

Рис. 6. Ариллус на разных стадиях развития у *Talinum triangulare*

А, Б – ариллус на ранних стадиях развития зародыша; В – ариллус незрелого семени; Г – колонка с фуникулусами и зрелым семенем; Д – зрелое семя:

а – ариллус; *з.с* – зрелое семя; *н.с* – незрелое семя; *п* – формирующийся перисперм; *п.п* – проводящий пучок фуникулуса; *р* – рецептакула; *с.к* – семенная кожура; ф – фуникулус; *стрелка* – недоразвитые семязачатки

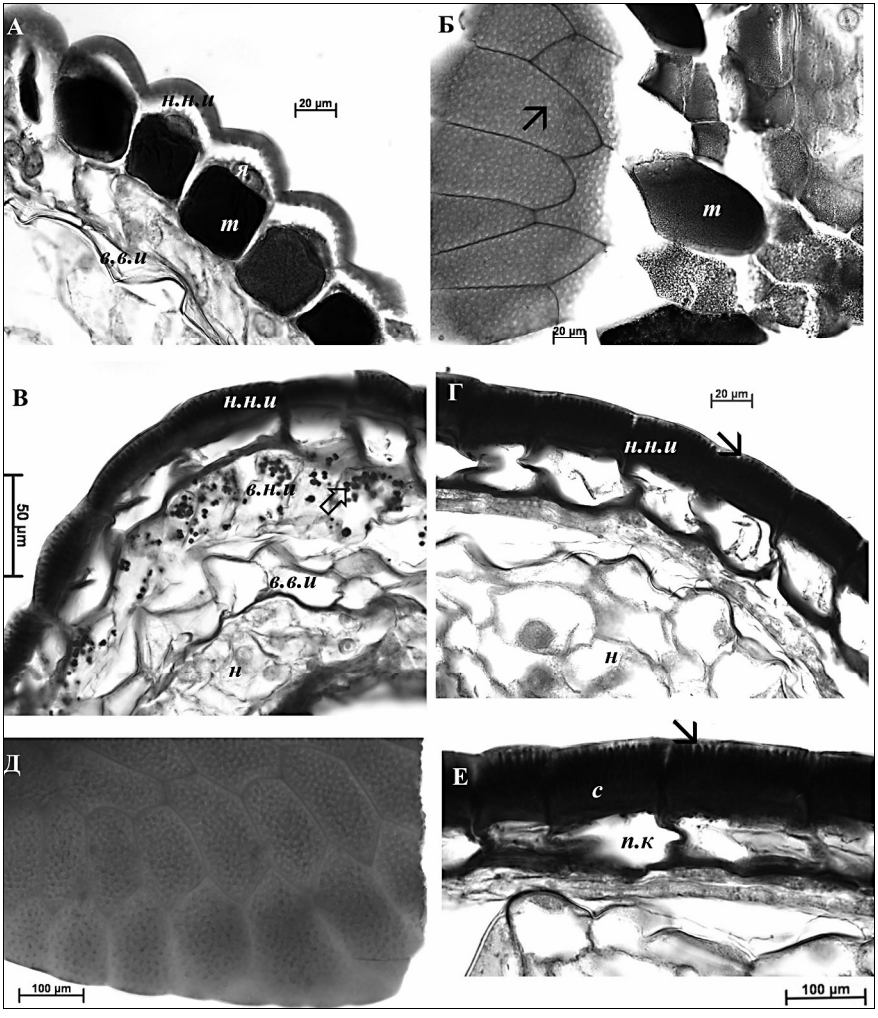

Рис. 7. Формирование спермодермы у *Talinum triangulare*

А, В, Г, Е – поперечные срезы спермодермы; Б – парадермальный срез через толщу незрелой экзотесты; Д – зрелая экзотеста с поверхности:

в.в.и – внутренний слой внутреннего интегумента; *в.н.и* – внутренний слой наружного интегумента; *н* – нуцеллус; *н.н.и* – наружный слой наружного интегумента; *п.к* – полость клетки экзотесты; *с* – наружная стенка клетки экзотесты; *т* – танины; *я* – ядро; *простая стрелка* – поровый канал; *двойная стрелка* – крахмальные зёрна

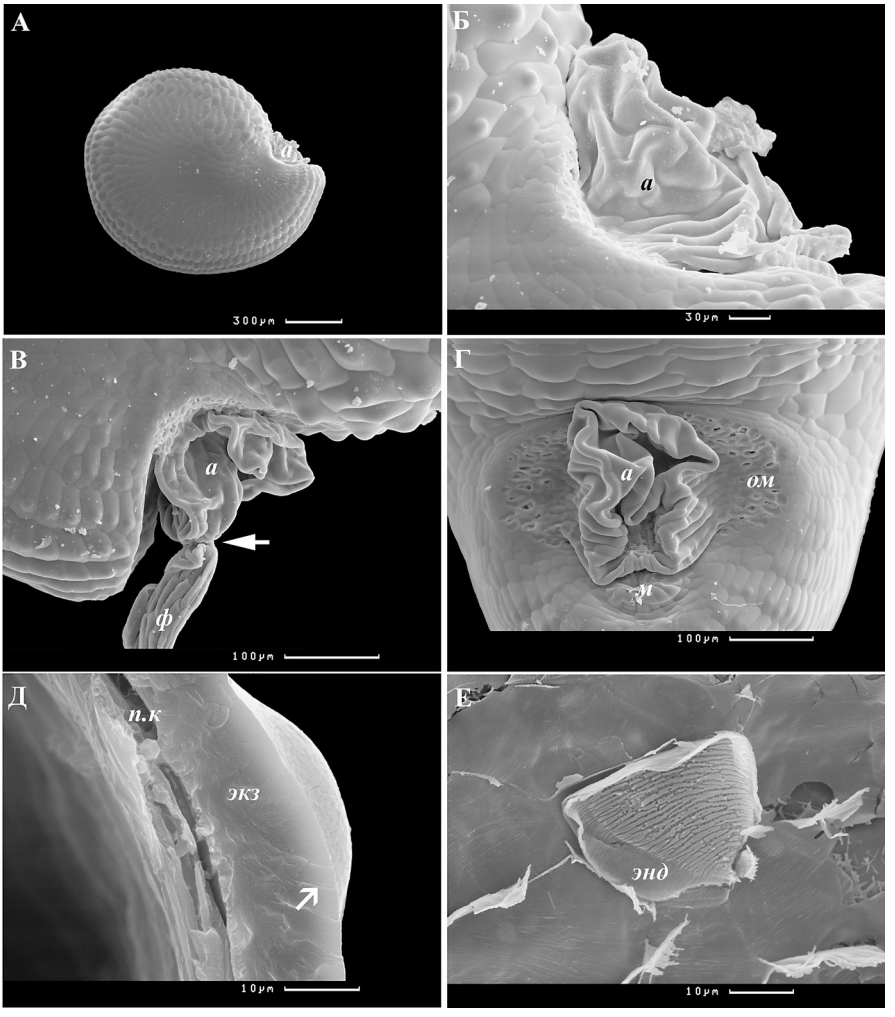

Рис. 8. Зрелое семя *Talinum triangulare*

А – семя с латеральной стороны; Б – хилярная область с ариллусом;
В – дистальная часть фуникулуса и ариллус; Г – омфалодий с поверхности;
Д – семенная кожура в разрезе; Е – клетки эндотегмена:
а – ариллус; *м* – микропиле; *ом* – омфалодий; *п.к* – полость клетки;
ф – фуникулус; *широкая стрелка* – поровые каналы;
узкая стрелка – место отрыва ариллуса от фуникулуса

Обсуждение и выводы

У обоих исследованных видов рода *Talinum* семязачаток крассинуцеллятный, анакампилотропный, с двумя двухслойными интегументами и эндостомом, вполне типичный для Centrospermae. Тип спермодермы – экзотестально-эндотегминальный – также характерен для подавляющего большинства представителей этой группы. Иными словами, такие фундаментальные характеристики как тип семязачатка и спермодермы у представителей рода *Talinum* вполне обычны для всех центросемен-

ных и, стало быть, всех портулакоидных их форм. Анатомическое строение клеток экзотесты в сем. Portulacaceae s. ampl. достаточно разнообразно (Плиско, 1991). Изученные нами виды рода *Talinum* по этой структуре очень похожи на *Claytonia virginica* L. (исчерченность толщи стенок порами, мозаичная структура с поверхности) и отчасти напоминают виды *Pereskia* (Cactaceae) (см. Вышенская, 1991) и *Pleuropetalum* (Amaranthaceae) (Veselova et al., 2009). Таким образом, анатомическое строение семенной кожуры *Talinum* не даёт однозначных подтверждений самостоятельности сем. Talinaceae.

В то же время существует большое разнообразие микроскульптуры семян у видов *Talinum* (Nyananyo, 1993). Эти внешние признаки, по-видимому, связаны с экологией, способом рассеивания и распространения семян.

T. triangulare присуще взрывное разбрасывание семян, когда скручивающиеся створки задевают семена и отбрасывают их на расстояние до полуметра. Такое баллистохорное рассеивание семян, возможно, дополняется последующим зоохорным их распространением, на что указывает наличие ариллуса, содержащего белки и жиры. Наличие омфалодия, вероятно, способствует интенсификации поглощения воды опавшим семенем и его быстрому прорастанию, что может быть адаптивно выгодно в семиаридных местообитаниях, которые в основном и населяют виды *Talinum*.

Хотя *T. triangulare* и выбран в качестве типового вида рода *Talinum* (McNeill, 1977; Brummitt, 1978), присущий ему способ диссеминации не типичен для рода в целом. У большинства его видов коробочка вскрывается постепенно, благодаря образованию продольных дорзальных и кольцевой базальной щелей, дополняющемуся тангенциальным расщеплением перикарпия с образованием наружных и внутренних полустворок (Galati, 1986; Carolin, 1987; Ferguson, 2001; Veselova et al., 2011). Наружные из них сразу же опадают. Вскрывание плода, включающее тангенциальное расщепление перикарпия, – очень редкий способ вскрывания плода (Roth, 1977), его даже не упоминают в работах отечественных авторов по карпологии (Каден, 1962, 1964; Левина, 1981; Бобров и др., 2009).

Возможно, что с этим высоко специфичным способом вскрывания плода *T. paniculatum* связано и необычное преобразование его фуникулуса. После опадения жёстких наружных полустворок семена остаются в плёнчатой внутренней части перикарпия (= эндокарпии), висящей на дорзальных проводящих пучках. Его узкие продольные щели и узкое базальное отверстие препятствуют высвобождению семян, которые в условиях лаборатории могут оставаться там неделями. Такое замедленное выпадение семян, вероятно, может быть ускорено в случае проникновения в полость вскрывшейся коробочки мелких насекомых. Привлекать их может отслоившийся тонкостенный эпидермис фуникулуса, клетки которого содержат элайопласты. В пользу этого предположения свидетельствует то, что ариллус у *T. paniculatum* не содержит питательных веществ и, следовательно, не может эффективно привлекать насекомых для зоохорного распространения семян, дополняющего барохорию. В то же время богатый питательными веществами отслоившийся эпидермис фуникулусов остаётся на плаценте при высвобождении семени из плода и потому не в состоянии обеспечить его зоохорное распространение. Следовательно, этот эпидермис может функционировать только как аттрактант для привлечения насекомых внутрь вскрывшейся коробочки.

Длительное пребывание семян во вскрывшемся плоде должно неизбежно сочетаться с каким-либо механизмом задержки их прорастания. Плёнчатая внутренняя часть перикарпия, удерживающая семена во вскрывшемся плоде, едва ли способна предотвратить их намокание во время дождя (и последующее прорастание in situ). В то же время механизмы глубокого покоя семян скорее всего адаптивно невыгодны в семиаридных условиях. Поэтому мы предполагаем, что у *T. paniculatum* механизмом задержки прорастания семян является отсутствие омфалодия – специализированной структуры поглощения воды семенем, – снижающее водопроницаемость семенной кожуры, что и предохраняет семена от преждевременного прорастания внутри вскрывшейся коробочки.

Список литературы

Барыкина Р.П., Веселова Т Д., Девятов А.Г. и др. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов *Magnoliophyta.* – М.: Книжный дом «Либроком». 400 с.

Вышенская Т.Д. 1991. Семейство Cactaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. – Л.: Наука. С. 41–57.

Гусев Ю.Д. 1980. Семейство портулаковых (Portulacaceae) // Жизнь растений. Т. 5(1). – М.: Просвещение. С. 361–263.

Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 47. № 4 С. 495–505.

Каден Н.Н. 1964. Ещё раз о способах вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1776–1779.

Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука. 160 с.

Плиско М.А. 1991. Portulacaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. – Л.: Наука. С. 28–33.

Тахтаджян А. 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. 439 с.

Brummitt R.K. 1978. Report of the Committee for Spermatophyta, 21 // Taxon. Vol. 27. № 5/6. P. 543–546.

Carolin R. 1987. A review of the family Portulacaceae // Austral. J. Bot. Vol. 35. № 4. P. 382–412.

Ferguson D.J. 2001. *Phemeranthus* and *Talinum* (Portulacaceae) in New Mexico // The New Mexico Bot. Vol. 20. P. 1–7.

Galati B. 1986. Ontogenia del fruto de *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn. (Portulacaceae) // Parodiana. Vol. 4. P. 123–131.

McNeill J. 1977. Proposal to conserve 2406 *Talinum* Adanson with the type *T. triangulare* (Jacq.) Willd. // Taxon. Vol. 26. № 1. P. 147.

Nyananyo B.L. 1993. Pollen morphology in the *Portulacaceae* (Centrospermae) // Folia Geobot. Phytotax. Vol. 27. P. 387–400.

Nyananyo B.L., Olowokudejo J.D. 1986. Taxonomic studies in the genus *Talinum* (Portulacaceae) in Nigeria // Willdenowia. Vol. 15. S. 455–463.

Nyffeler R., Eggli U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data // Taxon. Vol. 59. № 1. P. 227–240.

Pax F. 1889. Portulacaceae // Engler A., Prantl K. (Herausg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 3. Teil 1. Abt. B. – Leipzig: W. Engelmann. S. 51–60.

Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms // Zimmermann W., Carlquist S., Ozenda P., Wulff H.D. [Herausg.] Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil. Band 10. Teil 1. – Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. S. I–XVI, 1–675.

Steiner E. 1944. Cytogenetic studies on *Talinum* and *Portulaca* // Bot. Gaz. Vol. 105. № 3. P. 374–379.

Timonin A.C. 2005. Cymoid evolution resulting in (closed) thyrse: *Talinum* Adans (Portulacaceae) versus Wilhelm Troll // Wulfenia. Bd. 12. S. 1–19.

Veselova T.D., Timonin A.C. 2009. *Pleuropetalum* Hook. f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence // Wulfenia. Bd. 16. P. 99–116.

Veselova T.D., Dzhalilova Kh. Kh., Timonin A.C. 2011. Atypical fruit of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., the type species of the genus *Talinum* (Talinaceae, former Portulacaceae) // Wulfenia. Bd. 18. S. 15–35.

Научное издание

ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ

◆

AD MEMORIAM

Сборник статей

Подготовка оригинал-макета:
Издательство «МАКС Пресс»
Главный редактор издательства: *Е.М. Бугачева*
Компьютерная верстка: *Н.С. Давыдова*
Дизайн обложки: *И.М. Секулич*

При оформлении обложки
использованы фотографии *С.Р. Майорова*

Подписано в печать XX.XX.2012 г.
Формат 70x100 1/16. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 19,18. Тираж 300 экз. Изд. № XXX.

Издательство ООО «МАКС Пресс»
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
МГУ им. М.В. Ломоносова, 2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 939-3890, 939-3891. Тел./Факс 939-3891.

МАКС ПРЕСС