

УДК 581.9

А.Б. Доуэльд

A. Doweld

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РОДА THOA Aublet (GNETACEAE)

REHABILITATION OF THE GENUS THOA Aublet (GNETACEAE)

Современные исследования анатомии и морфологии репродуктивных органов оболочкосеменных и, в частности, семейства гнетовых, представленного в современных руководствах одним родом *Gnetum* L., выявили неожиданную гетерогенность их строения у разных видов этого рода (Kapil, Rodin, 1969; Gillespie, Nowicke, 1994). Мэбберли (Mabberley, 1993) привел для семейства еще один род *Vinkarella* R. Johns nom. nud., который до сих пор не обнародован согласно требованиям международного кодекса ботанической номенклатуры. По-видимому, речь шла о довольно специализированных малазийских формах гнетумов, у которых семена имеют довольно необычный вид, что позволило предположить о существовании рода, отличного от рода *Gnetum*. Однако отсутствие детальных исследований всех видов этого широко распространенного пантропического рода не позволяло провести границу между разными группами видов, приуроченных к разным регионам, – африканскому (*G. africanum*), южноамериканскому (*G. nodiflora* – *G. urens*-группа) и азиатскому (*G. gnemon*-группа, *G. indicum*–*G. gnemonoides*-группа).

На основании географического распространения рода Маркграф (Markgraf, 1930) построил оригинальную систему, выделив две секции (sect. *Gnetum*, sect. *Cylindrostachys*) и подразделив каждую из них еще на две дополнительные подсекции. Однако эта система не получила своего подтверждения ни в анатомии семян (Rodin, Kapil, 1969), ни в палинологии (Gillespie, Nowicke, 1994). Напротив, было выявлено неожиданное сходство разных довольно удаленных друг от друга групп видов. Система Маркграфа требует коренного пересмотра, который предполагается предпринять в ближайшее время с получением дополнительных материалов из региональных гербариев.

Родин и Капил (Rodin, Kapil, 1969), исследовав анатомию и морфологию семян гнетумов, неожиданно выявили гетерогенность строения семян. В частности? этим исследователям удалось установить, что тройной покров семян сохраняется только у единственно древесного вида *G. gnemon*, в то время как у остальных видов рода, представляющих собой лианы, наружные два семенных покрова срастаются между собой в одну сложную структуру со склерификацией внутренней части этого новообразования. Морфологи и систематики в прошлом веке полагали, что тройной покров гнетумов возникает путём расщепления единственного интегумента, присущего другим голосемянным (Strasburger, 1872), либо представляет собой сложную структуру, состоящую из двух наружных элементов прицветника (perianthium) и самого внутреннего, считавшегося

завязью (Beccari, 1877; Lignier, Tison, 1912) или внутренним интегументом (Griffith, 1859; Benson, 1904a; Coulter, Chamberlain, 1917). Примечательно, что некоторые авторы (Blume, 1848; Eichler, 1875; Strasburger, 1872; Benson, 1904a) полагали, что наружные элементы покровной системы гнетумов – это видоизмененная завязь, т.е. гомолог плодолистика. Современные исследования строения репродуктивного побега гнетумов (Markgraf, 1971; Takaso, Bouman, 1986) подтвердили справедливость отнесения самого внутреннего покрова к интегументальной системе, гомологичной интегументу других семенных растений как производному стерилизовавшейся части спорангиатной системы растения (Benson, 1904b; Doweld, 1998). Два покрова, располагающихся снаружи от этого интегумента, предложено считать фолиарными структурами, т.к. в отличие от присущего интегументам базипетального заложения, эти структуры развиваются на побеге акропетально, как и все филломы побега высшего растения. В отличие от Мартэна (Martens, 1971), продолжающего называть эти элементы прицветниками (perianthium), а сам репродуктивный побег – цветком и его собрание – соцветием, Такасо и Боуман (Takaso, Bouman, 1986) осторожно называют эти два элемента семенной кожуры просто «покровами» (envelopes), а побег – стробилом. К сожалению, для большинства современных голосемянных растений, имеющих принципиально отличное строение репродуктивных органов от таковых современных цветковых, до сих пор не создано оригинальной терминологии, которая бы учитывала гомологии и аналогии строения органов. Использование ангиоспермоидной или птеридофитоидной терминологий или, скорее, их суррогата (Meyen, 1984) для описания строения голосемянных тормозит развитие наших знаний об эволюции и филогенетических связях этих таксонов, часто приводя к ошибочным обобщениям и интерпретациям. Так, в современных работах по анатомии семян гнетумов приходится сталкиваться с употреблением термина «теста» применительно к образованиям фолиарной природы (а не спорангиатной, как у всех других семенных и покрытосемянных в частности). Как следствие, строение этой сложной структуры благодаря сходному термину совершенно необоснованно напрямую сравнивается с таковым покрытосемянных, вымерших тригонокарповых (медуллозовых) и беннеттитовых. Строго говоря, в отсутствие документированных и аргументированных доказательств гомологии этой «тесты» гнетумов с таковой покрытосемянных (для которых этот термин был и создан), а также других групп современных и ископаемых семенных, от употребления этого строго морфологического термина в применении к данным структурам следует воздержаться.

В описательную морфологию репродуктивного побега гнетумов мы предлагаем ввести ряд терминов, строго основываясь на полученных ранее данных о строении и гомологиях составляющих его структурных элементов (Markgraf, 1971; Takaso, Bouman, 1986). В частности, самый внутренний покров семени гнетовых мы вслед за большинством современных исследователей рассматриваем как интегумент. Мы рассматриваем его как гомолог наружного интегумента семенных (в том числе и покрытосемянных), принимая во внимание обнаружен-

ные английской исследовательницей Мэри Тодей (Thoday, 1921) рудименты заложения кнутри от данного интегумента еще дополнительного покрова (читай: внутреннего интегумента). Это вполне согласуется с современной точкой зрения о примитивности битегмического типа семязачатка семенных растений (Smith, 1964; Doweld, 1998) и специализированности однопокровного, который и обнаружен у гнетумов. Таким образом, мы определяем этот единственный интегумент как сохранившийся наружный исходного битегмического семязачатка пра-гнетовых, в котором внутренний интегумент, по-видимому, подвергся абортации. В этой связи термин “теста” нами оставлен только за этим структурным элементом стробила гнетумов.

Учитывая с определенностью установленную гомологию двух наружных покровов семязачатка гнетовых декуссатным парным листовым образованиям (Takaso, Bouman, 1986), мы предлагаем каждую из этих фолиарных систем называть специальным термином – **тегулой** (*tegula*, lat., a *tegule*, Engl.), – определяя ее как двусоставной (димерный) интегументоподобный фолиарный покров, возникающий в процессе эволюции от двух брактеозных кроющих образований, срастающихся в единую кольцеобразную структуру вокруг семени. Две свободные (не срастающиеся) тегулы отмечаются только у одного вида гнетумов – *G. gnemon*, – в то время как у всех других видов (Thoday, 1921; Rodin, Kapil, 1969) эти тегулы срастаются, образуя единый специализированный покров семени с очень своеобразным анатомическим строением (специализированной склерификацией внутренней части, которая, по нашим данным, не обнаружена больше ни у каких других групп семенных). Такой тип мы предлагаем назвать **синтегулой** (*syntegula*, lat., a *syntegule*, Engl.), чтобы в описаниях анатомического строения семян гнетумов строго придерживаться разграничения гомологичных и аналогичных структур. С точки зрения установленных гомологий составляющих репродуктивного побега гнетовых абсолютно лишена обоснованности попытка Такасо и Боумана (*ibid.*) гомологизировать пахихалазу покрытосемянных со сходным (морфогенетически) становлением синтегулы гнетовых и таким образом ввести ничем не обоснованный термин «эндохалаза» к этому своеобразному образованию.

Применительно к описанию всего репродуктивного побега гнетовых, состоящего из нуцеллуса, покрытого единственным (наружным) интегументом, и двух пар свободных или срастающихся тегул, мы настоятельно рекомендуем отказаться от употребления термина «цветок», ограничивая применение последнего только для покрытосемянных. Полагая справедливым мнение о возникшей абстрактности термина «стробил» в современной морфологии высших растений, который применяется и в описаниях любых собраний репродуктивных структур от хвощей и папоротников до современных голосеменных и даже покрытосемянных, мы вводим собственный термин для «семян» гнетовых, которые в эволюционном плане представляют собой морфологическое новообразование такого же ранга, как плод покрытосемянных и шишка хвойных, но которое было незаслуженно обойдено в органографии семенных растений из-за малого

количества представителей гнетовых (всего один род) и их внешнего структурного однообразия. Нами предлагается термин **glandidium** (от лат. glandioideus – желудеобразный) (русс. – гландидий). Считаем неприемлемым использовать термин «костянка» (Parlatore, 1868) применительно к гландидиям гнетовых, поскольку распространение карпологического термина на голосемянные растения внесет только путаницу и неразбериху. Мы считаем совершенно неоправданным с точки зрения морфологии всего репродуктивного побега гнетовых использовать термин «шишкоягода» (arcesthidium) (Spjut, 1994), который обычно применяется для описания своеобразного репродуктивного побега сем. *Cupressaceae*, поскольку его использование может вызвать необоснованные ассоциации с общим происхождением и структурным сходством данных репродуктивных систем.

Учитывая, что в гландидии гнетовых происходит становление нового типа покровных структур (синтегулы), мы предлагаем классифицировать гландидии по аналогии с плодами покрытосемянных на так называемые верхние (**superior**), или гландидии с двумя парами тегул (только *G. gnemon*), и нижние гландидии (**inferior glandidia**), в которых происходит срастание тегул в синтегулу, что в принципе напоминает становление нижних плодов аппендикулярного типа, у которых происходит срастание плодолистиков с наружными филломными элементами (Douglas, 1944, 1957). Предпринятое нами разграничение типов гландидиев поможет правильно (с точки зрения аналогий и гомологий) сравнивать многочисленные ископаемые остатки, ряд которых сегодня относят к гнетовым (Красилов, 1989; Doweld, 1996). Собрания гландидиев вместо неприемлемого термина «соцветие» следует называть **inglandescentia** (лат., по аналогии с соцветием – inflorescentia, lat.; inglandescence, Engl. согландетие, русск., по аналогии с соцветием).

Введение нами новых терминов и морфологических понятий для описания выявленного разнообразия строения репродуктивных органов гнетовых находит свое отражение и в систематике этой древней группы. Анатомия семян и палинологические исследования Джиллеспи и Новики (Gillespie, Nowicke, 1994) указывают на архаичность единственного древесного представителя рода – вида *G. gnemon* – и на его таксономическую изолированность в роде, так как вид отличается от всех других видов гнетумов примитивными верхними гландидиями, древесным (а не лиановидным) габитусом и строением микроспор. По нашему мнению, следует придать ранг отдельных родов этим двум группам видов – с верхними и нижними гландидиями, – чтобы таким образом подчеркнуть существование двух разных ныне существующих типов гнетоидных фруктификаций. Наиболее старшим родовым названием для группы видов с нижними гландидиями является позабытое только в середине XIX столетия родовое название *Thoa* (Aublet, 1775), которое широко использовалось в литературе до обобщающих систематику предшествующих эпох синопсиса хвойных Эндлихера (Endlicher, 1847) и Декандоллевого продромуса (Parlatore, 1868). Не перенося формально внутривидовые таксономические единицы, установленные Маркграфом в 1930 г., которые не получили своего подтверждения в современных

исследованиях репродуктивных органов гнетовых, нами предложены комбинации для всех видов, которые сегодня признаются в составе рода *Gnetum*, за исключением *G. gnemon*. В последующей планируемой ревизии рода будут введены внутривидовые подразделения для отражения в системе современной картины иррадиации рода.

***Thoa* Aublet, 1775, Hist. Pl. Guiane, 2 : 874; Scop. 1777, Intr. Hist. Nat. : 265; Juss. 1789, Gen. Pl. : 406; Gmel. 1791, Syst. : 826; Schreb. 1791, Gen. Pl. 2 : 650; Batsch, 1802, Tab. : 178; St. Hil. 1805, Йхpos. Fam. 2 : 312; Willd. 1805, Sp. Pl. 4, 1 : 476; Pers. 1807, Ench. Bot. 2 : 573; Spreng. 1817, Anleit. Kenntn. Gew. 2, 1 : 361; id. 1825, Syst. 2 : 461; C. Agardh, 1825, Aphor. Bot. 14 : 204; Reichenb. 1828, Consp. Regn. Veg. : 92; Blanco, 1837, Fl. Philipp. : 764. — *Gnetum* sect. *Thoa* Endl. 1847, Syn. Conif. : 251. — *Gnetum* sect. *Erecta* Griffith, 1859, Trans. Linn. Soc. London, 22 : 308. — *Gnetum* sect. *Scandentia* Griffith, 1859, l.c. : 308. — *Ula* Rheede, 1688, Hort. Malab. 7 : 41, tab. 22, nom. prae-Linn. — *Abutua* Loureir. 1790, Fl. Conchinch. 2 : 773–774. — *Gnemon* Rumph. ex O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 796, p.p., excl. typo. — *Arthostema* Necker, 1790, Elem. Bot. 2 : 280, nom. utique rejic., p.p. (excl. typo).**

Т и п: *Th. urens* Aublet

34 вида:

***Thoa acuta* (Markgr.) Doweld comb. nov. — *Gnetum acutum* Markgr. 1972, Fl. Males. Ser. 1, 6, 6 : 947. — *Gnetum acutatum* Markgr. 1966, Blumea, 13, 2 : 404, nom. invalid., non Miq. 1861, Fl. Ind. Bat. Suppl. 588. Голотип: P. S. Ashton 17804 (L).**

***Thoa africana* (Welw.) Doweld comb. nov. — *Gnetum africanum* Welw. 1869, Trans. Linn. Soc. London, 27, 1 : 73.**

***Thoa arborea* (Foxw.) Doweld comb. nov. — *Gnetum arboreum* Foxw. 1911, Philipp. J. Sci. Bot. 6, 3 : 174.**

***Thoa buchholziana* (Engl.) Doweld comb. nov. — *Gnetum buchholzianum* Engl. 1907, Bot. Jahrb. Syst. 40, 1 : 519.**

***Thoa catasphaerica* (H. Shao) Doweld comb. nov. — *Gnetum catasphaericum* H. Shao, 1994, Guihaia, 14, 4 : 297.**

***Thoa contracta* (Markgr.) Doweld comb. nov. — *Gnetum contractum* Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sŕr. 3, 10, 4 : 470.**

***Thoa cuspidata* (Blume) Doweld comb. nov. — *Gnetum cuspidatum* Blume, 1848, Rumphia, 4 : 5. — *Gnetum longispicum* Ridl. 1911, J. As. Soc. Straits, 60 : 63 (“longispica”). — *Gnetum penangense* Ridl. 1911, l.c. : 62.**

***Thoa diminuta* (Markgr.) Doweld comb. nov. — *Gnetum diminutum* Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sŕr. 3, 10, 4 : 483.**

***Thoa edulis* Willd. 1805, Sp. Pl. 4 : 477. — *Gnetum ula* Brongn. 1829, in Duperrey, Voy. Coquille : 12.**

***Thoa globosa* (Markgr.) Doweld comb. nov. — *Gnetum globosum* Markgr. 1971, Blumea, 19, 1 : 108. Голотип: T. C. Whitmore F.R.I. 15262 (L).**

Thoa gnemonoidea* (Brongn.) Doweld comb. nov. — *Gnetum gnemonoides* Brongn. 1829, in Duperrey, Voy. Coquille : 12. — *Gnetum rumphianum* Beccari, 1877, Malesia, 1 : 182. — *Gnetum macrocarpum* Beccari, 1877, l.c. : 182. — *Gnetum

verrucosum Karst. 1893, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 11 : 216. – *Gnetum kerstingii* K. Schum. et Lauterb. 1901, Fl. Deutsch. Sьdsee : 157. – *Gnetum wrayi* Gamble, 1925, Kew Bull. 2 : 92.

***Thoa hainanensis* (C.Y. Cheng ex L.K. Fu, Y.F. Yu et M.G. Gilbert) Doweld comb. nov.** – *Gnetum hainanense* C.Y. Cheng ex L.K. Fu, Y.F. Yu et M.G. Gilbert, 1999, Novon, 9, 2 : 187. – *Gnetum hainanense* C.Y. Cheng, 1975, Acta Phytotax. Sin. 13, 4 : 88, nom. invalid. Голотип: Trang et Fung 554 (PE).

***Thoa indica* (Loureir.) Doweld comb. nov.** – *Abutua indica* Loureir. 1790, Fl. Conchinch. 2 : 775. – *Gnetum latifolium* Blume, 1834, Tijdschr. Natuur. Gesch. 1, 3 : 160–161. – *Gnetum minus* Foxw. 1911, Philipp. J. Sci. Bot. 6, 3 : 176 (“minus”). – *Gnetum laxifrutescens* Elmer, 1912, Leafl. Philipp. Bot. 4 : 1478. – *Gnetum indicum* Merrill, 1917, Interpr. Rumph. Herb. Amboin. : 77.

***Thoa klossii* (Merrill ex Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum klossii* Merrill ex Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sьr. 3, 10, 4 : 478.

***Thoa leptostachya* (Blume) Doweld comb. nov.** – *Gnetum leptostachyum* Blume, 1848, Rumphia, 4 : 5.

***Thoa leyboldii* (Tulasne) Doweld comb. nov.** – *Gnetum leyboldii* Tulasne, 1858, Ann. Sci. Nat. Bot. Sьr. 4, 10 : 115. – *Gnetum paraense* Huber, 1902, Bol. Mus. Paraense Hist. Nat. Ethnogr. 3 : 403.

***Thoa loerzingii* (Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum loerzingii* Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sьr. 3, 10, 4 : 480.

***Thoa macrostachya* (J.D. Hook.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum macrostachyum* J.D. Hook. 1890, Fl. Brit. Ind. 5 : 642.

***Thoa markgrafii* Doweld nom. nov.** – *Gnetum bosavicum* Markgr. 1977, Blumea, 23, 2 : 478, nom. invalid. (quoad descr. lat.). Голотип: M. Jacobs 8783 (L).

***Thoa microcarpa* (Blume) Doweld comb. nov.** – *Gnetum microcarpum* Blume, 1848, Rumphia, 4 : 7. – *Gnetum apiculatum* Griff. 1854, Notul. Pl. Asiat. 4 : 30. – *Gnetum sylvestre* Gamble ex Ridl. 1925, Fl. Malay Penins. 5 : 275, nom. illeg. non Brongn. 1829, in Duperrey, Voy. Coquille : 12.

***Thoa montana* (Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum montanum* Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sьr. 3, 10, 4 : 466.

***Thoa neglecta* (Blume) Doweld comb. nov.** – *Gnetum neglectum* Blume, 1848, Rumphia, 4 : 6.

***Thoa nodiflora* (Brongn.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum nodiflorum* Brongn. 1829, in Duperrey, Voy. Coquille : 12. – *Gnetum amazonicum* Tulasne, 1858, Ann. Sci. Nat. Bot. Sьr. 4, 10 : 116. – *Gnetum dioicum* Leyb. ex Tulasne, 1858, l.c. : 115, 116. – *Gnetum cruzianum* Gleason, 1925, Bull. Torrey Bot. Club, 52 : 196. – *Gnetum melinonii* Benoist, 1945, Bull. Mus. d’Hist. Nat. Paris, Sьr. 2, 17, 1 : 66.

***Thoa oblonga* (Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum oblongum* Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sьr. 3, 10, 4 : 471.

***Thoa oxycarpa* (Ridl.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum oxycarpum* Ridl. 1926, Kew Bull. 2 : 94.

***Thoa paniculata* (Spruce ex Benth.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum*

paniculatum Spruce ex Benth. 1856, Hook. J. Bot. 8 : 357. – *Gnetum microstachyum* Spruce ex Benth. 1856, l.c. : 358.

***Thoa parvifolia* (Warb.) Doweld comb. et stat. nov.** – *Gnetum scandens* var. *parvifolium* Warb. 1900, Monsunia, 1 : 196. – *Gnetum parvifolium* (Warb.) W.C. Cheng, 1964, Acta Phytotax. Sin. 9, 4 : 386.

***Thoa raya* (Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum raya* Markgr. 1967, Blumea, 14, 1 : 284. Голотип: Jugah Kudi S. 23801 (L).

***Thoa ridleyi* (Gamble ex Markgr.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum ridleyi* Gamble ex Markgr. 1930, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Ser. 3, 10, 4 : 479. – *Gnetum ridleyi* Gamble ex Burkill et H.R. Henderson, 1925, Garden's Bull. Straits Settl. 3 : 458, nom. nud.

***Thoa scandens* (Roxb.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum scandens* Roxb. 1814, Hort. Bengal. : 66.

***Thoa schwackeana* (Taub. ex A. Schenk) Doweld comb. nov.** – *Gnetum schwackeanum* Taub. ex A. Schenk, 1893, in W. Schimper, Bot. Mitt. Tropen, 5, 2 : 249.

***Thoa tenuifolia* (Ridl.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum tenuifolium* Ridl. 1911, J. As. Soc. Straits, 59 : 188.

***Thoa urens* Aublet** 1775, Hist. Pl. Guiane, 2 : 874. – *Gnetum thoa* Brongn. 1829, in Duperrey, Voy. Coquille : 12. – *Gnetum urens* (Aubl.) Blume, 1834, Tijdschr. Natuur. Gesch. 1, 3 : 162. – *Gnetum pyriformium* Miq. ex Parlat. 1869, in DC. Prodr. 16, 2 : 350.

***Thoa venosa* (Spruce ex Benth.) Doweld comb. nov.** – *Gnetum venosum* Spruce ex Benth. 1856, Hook. J. Bot. 8 : 358.

***Gnetum* L.** f. 1767, Mant. 1 : 18, 125; Syst. Nat. ed. 12 : 637. – *Gnemon* Rumph. 1741, Herb. Amboin. 1 : 181, nom. prae-Linn. – *Gnemon* Rumph. ex O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 796. – *Arthostema* Necker, 1790, Elem. Bot. 2 : 280, nom. utique rejic., p.p.

Т и п: *G. gnemon* L.

2 (?) вида: *G. gnemon*, (?) *G. costatum* K. Schum. 1889, in K. Schum. et Hollr. Fl. Kais. Wilh. Land : 13.

Species incertae sedis:

G. cavaleriei Leveille, 1914/15, Fl. Kouy-Tcheou : 186. Примечание: единственный экземпляр этого вида представляет собой облиственные побеги тополя.

G. karstenianum Warb. 1900, Monsunia, 1 : 196–197. Примечание: отсутствуют репродуктивные органы, позволяющие идентификацию вида.

G. nigrum Carrière, 1855, Traité Gen. Conif. : 545. Примечание: отсутствуют репродуктивные органы, позволяющие идентификацию вида.

ЛИТЕРАТУРА

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М., 1989. –

264 с.

Agardh C.A. Aphorismi botanici. Lund, 1825. – Pt. 14. – P. 204.

Aublet J. B. Ch. F. Histoire des plantes de la Guiane Françoise, rangées suivant le méthode sexuelle, avec plusieurs mémoires sur différents objets intéressans, relatifs a la culture et au commerce de la Guiane Françoise, et une notice des plantes de l'Isle-de-France. – London, Paris, 1775. – t. 2. – P. 874–876.

Beccari O. Della organogenia dei fiori feminei del Gnetum gnemon L. // Nuovo Giorn. Bot. Ital. 1877. – t. 9. – P. 91–100.

Benson M.J. The origin of flowering plants // New Phytol. 1904a. – t. 3. – P. 49–51.

Benson M.J. Telangium scotti, a new species of Telangium (Calymmatotheca) showing structure // Ann. Bot. (London). 1904b. – t. 18. – P. 161–177.

Blume C.L. De Gnetaceis // Rumphia. 1848. – t. 4. – P. 1–10.

Coulter J.M., Chamberlain C. Morphology of spermatophytes. – New York, 1901. – 188 p.

Douglas G.E. The inferior ovary // Bot. Rev. 1944. – t. 10. – P. 125–186.

Douglas G.E. The inferior ovary. II // Bot. Rev. 1957. – t. 23. – № 1. – P. 1–46.

Doweld A.B. On the origin of the carpel as evidenced by its vascular skeleton // Phytomorphology. 1996. – t. 46. – № 4. – P. 387–394.

Doweld A.B. On the morphological nature of the cupules of some Upper Devonian / Lower Carboniferous seed plants // Geophytology. 1998. – t. 26. – № 2. – P. 1–12.

Eichler A.W. Вьтendiagramme. – Leipzig, 1875. – Bd 1–2. – P. 71–72.

Endlicher S. Synopsis Coniferarum. – Sangalli, 1847. – 368 p.

Gillespie L.J., Nowicke J.W. Systematic implications of pollen morphology in Gnetum // Acta bot. Gallica. 1994. – t. 141. – № 2. – P. 131–139.

Griffith W. Remarks on Gnetum // Trans. Linn. Soc. London. 1859. – t. 22. – P. 299–312.

Lignier O., Tison A. Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique // Ann. Sci. Nat. Sér. 9, Bot. 1912. – t. 15. – P. 55–185.

Mabberley D.J. The plant book: a portable dictionary of the higher plants. Ed. 2. – Cambridge, 1993. – 711 p.

Markgraf F. Monographie der Gattung Gnetum // Bull. Jard. Bot. Buitenzorg. 1930. – t. 10. – P. 407–511.

Martens P. Les Gnétophytes // Handb. Pflanzenanat. 1971. – Bd 12. – Teil 2. – 295 p.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. – t. 50. – № 1. – P. 1–111.

Parlatore F. Gnetaceae // A. de Candolle. Prodromus systematis naturalis Regni Vegetabilis. Paris, 1868. – t. 16. – Pt. 2. – P. 347–360.

Rodin R.J., Kapil R.N. Comparative anatomy of the seed coats of Gnetum and their probable evolution // Amer. J. Bot. 1969. – t. 56. – № 4. – P. 420–431.

Smith D.L. The evolution of the ovule // Biol. Rev. 1964. – t. 39. – P. 137–159.

Spjut R.W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard. 1994. – t. 70. – P. 1–182.

Strasburger E. Die Coniferen und die Gnetaceen. – Jena, 1872. – 442 s.

Strasburger E. Die Angiospermen und die Gymnospermen. – Jena, 1879. – 173 s.

Takaso T., Bouman F. Ovule and seed ontogeny in *Gnetum gnemon* L. // Bot. Mag. Tokyo. 1986. – t. 99. – P. 241–266.

Thoday M.G. Anatomy of the ovule and seed in *Gnetum gnemon*, with notes on *Gnetum funiculare* // Ann. Bot. (London). – 1921. – t. 35. – P. 37–53.

SUMMARY

A new system of classification of the genus *Gnetum* L. f. is proposed upon the base of distinct reproductive morphology and pollen morphology in particular. All species of the genus, having a dimerous system of seed coats, are transferred into a nearly forgotten genus *Thoa* Aublet, which is an older available generic name for that group of species. The genus *Gnetum* s.str. is re-circumscribed as consisting of two species only, *G. gnemon* L. and *G. costatum* K. Schum., which are characterized by more primitive, trimerous system of seed coats. To put into order the descriptive morphology of gnetoid reproductive shoots, a new system of terms is introduced. The trimerous system is considered as most archaic; the inner envelope is treated as a homologue of the outer integument of other seed plants (the inner one is probably aborted in seed evolution and sometimes reported as rudiments within the outer one); the other coats (“envelopes”) are considered as collar derivatives of the two pairs of originally decussate bracteose foliar structures, which are fused within *Thoa* into a single compound structure. New terms were proposed for a descriptive morphology of gnetoid fructifications: a tegule (tegula, lat.), which is applied to outer and middle envelopes of the *Gnetum* seed, a syntegule (syntegula, lat.) termed a compound single outer seed-coat consisting of two concrescent tegules (in a *Thoa* seed), glandidium – a new term introduced instead of “flower”, “drupe”, “arcesthide” and “seed” for gnetoid “seeds”, inglandescence (inglandescentia, lat. by analogy of inflorescentia, lat., inflorescence) for the aggregations of male and female glandidia. A further re-classification of glandidia is proposed: superior glandidia (having free tegules – in *Gnetum* s.str.) and inferior ones (characterized by concrescent tegules – syntegules – in *Thoa*). A new system of morphological terms should be used in the analysis of homological/analogical structures within extant and extinct spermatophytes. 33 new nomenclatural combinations were validated.

Национальный институт карпологии
(Гертнеровский Институт)
г. Москва

Получено 10.10.2000 г.