

УДК 576:581.6/581.9

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОВЫХ ДРЕВЕСНЫХ И ДРЕВОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ

Е. Н. Муратова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 10.12.2018 г.

Сделан обзор основных плодовых древесных и древовидных растений тропической зоны. Дана их характеристика, рассмотрены биологические особенности, приведены данные о местах их происхождения, о регионах, где они культивируются. Представлена информация о результатах кариологических исследований этих видов, использовании методов молекулярной цитогенетики, сравнительной геномики и транскриптомики для некоторых из них. В тропических странах выращиваются такие культуры, как манго индийское – один из самых вкусных и популярных фруктов, хлебное дерево, индийское хлебное дерево (джекфрут), дынное дерево (папайя), сырное дерево (моринда цитрусолистная), томатное дерево (тамарилло), огуречное дерево (билимби), широко употребляемые в пищу. Приведена информация по таким интересным плодовым растениям, как дуриан, мангостин, питахайя, лонган, личи, рамбутан, пулазан, канистель, аки и др. Проведен обзор видов плодовых растений родов *Annona*, *Psidium*, *Syzygium*, *Averrhoa*, *Ziziphus*, *Passiflora*. Огромное значение в плодоводстве тропиков и субтропиков имеют разные виды цитрусовых и сорта бананов. Установлено, что среди тропических плодовых древесных и древовидных растений имеются ди-, три- и тетраплоиды, в кариотипах некоторых видов встречаются В-хромосомы. Многие тропические плодовые являются полиплоидными (манго, хлебное дерево, джекфрут, виды родов *Psidium*, *Syzygium* и *Ziziphus*). Некоторые виды, возможно, древние полиплоиды, об этом свидетельствуют результаты секвенирования их геномов. У ряда тропических плодовых древесных растений наблюдаются явления каули- и рамифлории (джекфрут, чемпедак, папайя, дуриан), когда цветы и затем плоды образуются на стволе и крупных ветвях. Некоторые виды размножаются вегетативным путем. У рассматриваемых плодовых, как и у многих других растений, широко распространена гибридизация (мангостин, виды родов *Citrus*, *Annona*, *Hylocereus*, *Musa*), встречается полиэмбриония.

**Ключевые слова:** каулифлория, рамифлория, гибридизация, полиэмбриония, числа хромосом, полиплоиды, секвенирование, вегетативное размножение, сравнительная геномика, транскриптомика.

DOI: 10.15372/SJFS20190405

### ВВЕДЕНИЕ

Тропический пояс Земли занимает около 40 % суши и располагается между тропиком Рака (23°30' с. ш.) и тропиком Козерога (23°30' ю. ш.). Но обычно тропический пояс рассматривают шире – примерно от 30° с. ш. до 30° ю. ш. (Schultze, 1995). Для тропической зоны характерна примерно одинаковая температура в течение всего года, здесь нет холодного сезона, фотопериод также мало варьирует в течение года.

Тропическая флора обладает огромным биологическим разнообразием и неисчерпаемым

запасом генетических ресурсов. На протяжении многих веков человек проводил отбор наиболее ценных видов растений, в том числе и плодовых. В мире насчитывается около 40 семейств, 200 родов и более двух тысяч видов растений, плоды которых используются человеком. В тропической Америке известно около 1000 видов плодовых культур, в Азии – около 500, на Индийском субконтиненте – около 300, в Африке – около 1200. Большая часть фруктов (90–95 %) не экспортируется и известна только в местах произрастания. Из экспортируемых 90 % составляют цитрусовые, бананы, манго, ананасы, еще 5 % – папайя, авокадо, финики. Оставшиеся 5 %

составляют 20 видов, среди которых хлебное дерево, личи, мангостин, пассифлора, кокосовый орех и др. (Paull, Duarte, 2011). Цель данной работы – сделать обзор наиболее популярных плодовых древесных и древовидных растений тропической зоны, рассмотреть систематическую принадлежность, проанализировать особенности размножения, выявить цитогенетические и другие особенности их биологии.

## ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

К числу важнейших плодовых деревьев тропиков относится манго – плоды видов рода *Mangifera* L. из семейства анакардиевые, или сумачовые, Anacardiaceae R. Вг. Наиболее известно манго индийское, или мангифера индийская *M. indica* L. – один из самых вкусных и популярных фруктов. *M. indica* представляет собой высокое вечнозеленое дерево с крупными листьями. Цветки мелкие, по несколько тысяч штук собранные в длинные метелки, из которых потом развиваются 1–2 плода (рис. 1, а, б).

Родина манго – влажные тропические леса индийского штата Ассам и государства Мьянма (Morton, 1987).

У манго индийского известны дикая форма и множество культурных сортов, которые выращиваются в тропических странах на всех материках. У сортов и культиваров этого вида часто встречается полиэмбриония (Viruel et al., 2005; Ogata et al., 2016). Кроме манго индийского известны и другие его виды со съедобными плодами – *M. altissima* Blanco, *M. caesia* Jack, *M. foetida* Lour., *M. lagenifera* Griff., *M. odorata* Griff., *M. sylvatica* Roxb., *M. zeylanica* Hook. f. и др. (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2011). Но их плоды менее вкусные, у некоторых видов с резким запахом, поэтому они не имеют широкой известности. Число хромосом нескольких изученных видов *Mangifera*, в том числе и *M. indica*,  $2n = 40$  (Mukherjee, 1950; Mehra, 1972; Mo et al., 2005; Pierozzi, Rossetto, 2011). Предполагается, что *M. indica* – древний аллотетраплоид, возникший в результате гибридизации (Mukherjee, 1950; Pierozzi, Rossetto, 2011).

Во многих тропических странах культивируются виды рода *Artocarpus* J. R. Forst. & G. Forst. из семейства Moraceae Gaudich. (тутовые). Наиболее известно хлебное дерево, плоды которого широко употребляются в пищу и по вкусу напоминают хлеб (рис. 2).

Под этим названием подразумеваются три вида артокарпуса, произрастающие на остро-

вах Тихого океана: питательный *A. altilis* (Parkinson) Fosberg [син. *A. incisus* (Thunb.) L. f. и *A. communis* J. R. Forst. et G. Forst.], каманси *A. camansi* Blanco и марианский *A. marianensis* Trécul. Предполагается, что некоторые культивары в Микронезии являются гибридами *A. altilis* с *A. camansi* или *A. marianensis*. Иногда *A. altilis* и *A. marianensis* рассматриваются как синонимы (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2012).

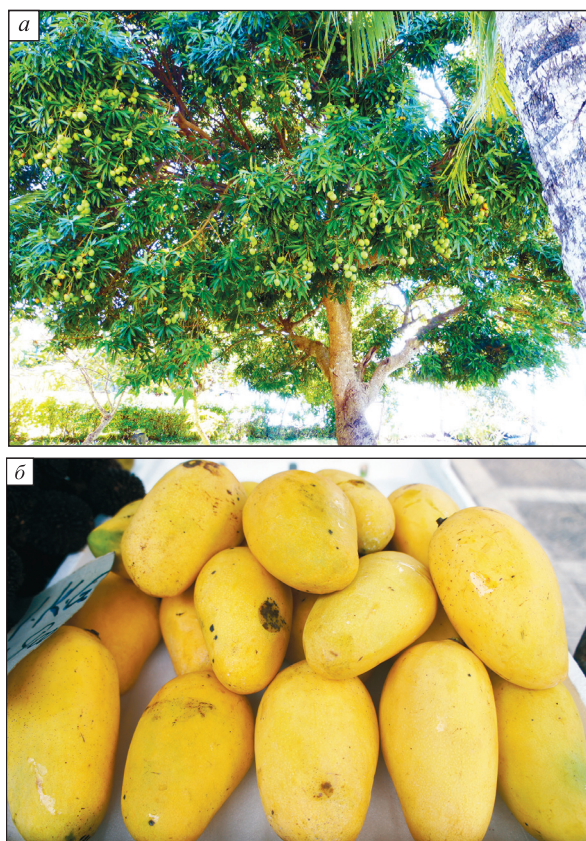
У хлебного дерева есть близкие родственники: *A. heterophyllus* Lam. – индийское хлебное дерево, или джекфрут, чемпедак [*A. integer* (Thunb.) Merr.] и маранг, или тарап, *A. odoratissimus* Blanco (рис. 3, а, б).

Представители рода *Artocarpus* – однодомные растения с мужскими и женскими цветками на одной особи. У джекфрута и чемпедака наблюдается явление каулифлории – женские цветки и плоды массой по несколько килограммов формируются прямо на стволе. Такие цветки легче отыскать опылителям – фруктовым летучим мышам, а плоды – птицам, распространяющим семена.

Каулифлория встречается и у других тропических и субтропических растений (какао, хурма, дуриан), среди растений средней полосы – у облепихи, волчьего лыка, иудина дерева. У хлебного дерева плоды образуются на толстых ветках, для этого применяется другой термин – рамифлория. Иногда рами- и каулифлорию употребляют как синонимы. У хлебного дерева есть формы семенные и бессемянные, а у культивируемых форм встречается партенокарпия (Hasan, Razak, 1992).

Предполагается, что родина хлебного дерева – Папуа–Новая Гвинея, Индонезия и Филиппины, затем его завезли на острова Океании и Карибы. Родиной джекфрута считаются Индия и Бангладеш, чемпедака – Малайя (Morton, 1987; Zerega et al., 2004).

У *A. altilis* встречаются числа хромосом  $2n = 56$  и  $2n = 84$  (характерно для многих бессемянных сортов), у *A. heterophyllus*, *A. camansi*, *A. marianensis* и *A. integer* – только  $2n = 56$ , как и у большинства исследованных видов *Artocarpus* (Hans, 1972; Oginuma, Tobe, 1995; Pedrosa, 1999; Ragone, 2001). По мнению ряда авторов (Hans, 1972; Oginuma, Tobe, 1995), виды и формы с  $2n = 56$  представляют собой тетраплоиды с основным числом хромосом  $x = 14$ , а с  $2n = 84$  – гексаплоиды. Другие же авторы (Ragone, 2001) считают число хромосом  $2n = 56$  диплоидным. На основе анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов и сравнитель-



**Рис. 1.** Манго индийское: *а* – дерево с зелеными плодами, Западное Самоа; *б* – зрелые плоды манго, Малайзия.

\* Здесь и далее фотографии Е. Н. Муратовой, сделанные в 2010–2017 гг., кроме фото 9.

ной геномики, установлено, что полиплоидные таксоны покрытосеменных растений формировались в несколько раундов и при этом были возвраты к диплоидоподобному состоянию (Першина, 2009). Можно предположить, что и данные виды древние полиплоиды (палеополплоиды), вернувшиеся к диплоидному состоянию на основе числа  $x = 28$ .

Среди экзотических фруктов одно из первых мест занимает дуриан («король фруктов») – так называются плоды видов рода *Durio* Adans, естественно произрастающих в дождевых тропических лесах Юго-Восточной Азии. Наиболее известен дуриан цибетиновый *D. zibethinus* L. Род включают в семейство бомбаксовые *Bombacaceae* Kunth, туда же входит африканский баобаб, или в подсемейство *Bombacoideae* Burnett семейства мальвовые *Malvaceae* Juss. Виды рода – крупные вечнозеленые деревья с цветками и плодами, развивающимися на стволах (каулифлория) или крупных ветвях (рамыфлория). Плоды дуриана массой до 4 кг имеют твердую оболочку с мощными колючками (рис. 4).



**Рис. 2.** Плоды хлебного дерева, Западное Самоа.



**Рис. 3.** Индийское хлебное дерево (джекфрут): *а* – дерево с плодами, *б* – зрелый плод, Таиланд.



**Рис. 4.** Дуриан. Малайзия.

Запах дуриана напоминает гнилое мясо и тухлое яйцо, но сами фрукты очень вкусные. Во многих отелях и других публичных местах висит знак, запрещающий входить с дурианом. Местом происхождения рода считается регион между Борнео и Суматрой (Morton, 1987). Дуриан широко культивируется в Юго-Восточной Азии, Южной Америке и Африке. Число хромосом у единственного изученного вида *D. zibethinus*  $2n = 28$  (Datta, Biswas, 1969). Недавно секвенировали его геном и доказали, что он является палеотетраплоидом, образовавшимся на основе числа  $x = 7$  (Teh et al., 2017).

Драконов фрукт, питайя, питахайя – обобщенное название плодов разных видов кактусов из родов *Hylocereus* (A. Berger) Britton et Rose и *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. семейства кактусовые Cactaceae Juss. Систематика этих родов сложная и разработана недостаточно. Растения древовидные или лианоподобные. Самый распространенный вид – гилоцереус волнистый или красный *H. undatus* Britton & Rose, имеет плоды с красно-розовой кожицей и белой мякотью, гилоцереус костариканский *H. costaricensis* Britton et Rose – красную кожицу и красную мякоть, гилоцереус желтый [*H. megalanthus* (K. Schum. ex Vaupel) Ralf Bauer, син. *Selenicereus megalanthus* (K. Schum. ex Vaupel) Moran] – желтую кожицу и белую мякоть (рис. 5).

В роде *Stenocereus* съедобные плоды имеют *S. gummosus* (Engelm.) A. C. Gibson et K. E. Horak, *S. queretaroensis* (F. A. C. Weber) Vuxb. [син. *Cereus queretaroensis* F. A. C. Weber], *S. thurberi* (Engelm.) Vuxb.] и др.

Крупные белые ароматные цветки кактусов раскрываются поздним вечером или ночью и опыляются насекомыми. Их родина – Центральная и север Южной Америки (Tel-Zur et al., 2004). В настоящее время эти виды широко культивируются в странах Юго-Восточной Азии, на Гавайях, в Северной Австралии. Число хромосом большинства вышеперечисленных видов  $2n = 22$  – это диплоиды с  $x = 11$ . Исключением является *H. megalanthus* с тетраплоидным числом хромосом  $2n = 44$  (Pinkava et al., 1977; Pinkava, Parfitt, 1982; Lichtenzweig et al., 2000; Tel-Zur et al., 2003, 2004). Предполагается, что он образовался в результате гибридизации между двумя диплоидными видами, возможно, *H. undatus* и *H. polyrhizus* (F. A. C. Weber) Britton & Rose (Tel-Zur et al., 2003, 2004).

Мангостин – гарциния мангостана *Garcinia* × *mangostana* L. из семейства клузиевые Clusiaceae Lindl. – вечнозеленые деревья 20–

25 м высотой. Растения двудомные с мужскими и женскими цветками на разных особях. Плоды размером 3–8 см покрыты толстой кожурой бордово-фиолетового цвета, внутри съедобная мякоть, по виду напоминающая дольки чеснока. Предполагается, что родина мангостина – Юго-Восточная Азия (Morton, 1987) (рис. 6).

В диком виде мангостин не встречается. В настоящее время широко культивируется в странах Южной и Восточной Азии, Центральной Америки, Африки.

*G. × mangostana* размножается апомиктическим путем (Richards, 1990a; Paull, Duarte, 2012). Имеет высокое число хромосом  $2n = 96$  (Chennaveeraiah, Razdan, 1975) и, по-видимому, является высокополиплоидным видом (октоплоид или выше). На основе изучения морфологических признаков и анализа последовательностей межгенных спейсеров ITS1 и ITS2 рДНК сделано заключение, что *G. × mangostana* образовался в результате естественной гибридизации двух видов – *G. celebica* L. (син. *G. hombroniana* Pierre) и *G. malaccensis* Hook. f. (Richards, 1990b; Yapwattanaphun et al., 2004; Nazre, 2014).

Сантол, или дикий мангостин, сандорикум кетяп *Sandoricum koetjape* Merr. – представитель семейства мелиевых Meliaceae Juss., характеризуется крупными плодами, кожица которых содержит латекс. Родина – регион Малайского п-ова и соседних стран Юго-Восточной Азии (Morton, 1987). Сантол выращивается в Южной Азии. Числа хромосом  $2n = 22, 44$  (Ramirez, 1961a), т. е. у вида есть ди- и тетраплоидная хромосомные расы.

Аки, или блигия вкусная *Blighia sapida* K. D. Koenig, из семейства сапидовые Sapindaceae Juss. – невысокое дерево с плодами в форме груши, по цвету напоминающими персик (рис. 7).

Родина – Западная тропическая Африка (Morton, 1987). Была завезена в Центральную Америку (на Ямайке это национальный фрукт), позже распространилась на север Южной Америки. Число хромосом  $2n = 32$  (Sarkar et al., 1982), вероятно, это тетраплоид.

Лонган, «глаз дракона», димокарпус лонган *Dimocarpus longan* Lour., син. *Nephelium longana* Cambess., *Euphoria longana* Lam., из семейства сапидовые. Распространен в странах Юго-Восточной Азии. Плоды лонгана имеют тонкую кожицу, растут гроздьями, по вкусу напоминают личи, близким родственником которого лонган является (рис. 8).



Рис. 5. Драконов фрукт, Малайзия.



Рис. 6. Мангостин, Малайзия.



Рис. 7. Блигия вкусная, Ямайка.



Рис. 8. Лонган, Малайзия.



Рис. 9. Рамбутан, Индонезия. Фото В. Н. Янчук, 2015 г.



Рис. 10. Пулазан, Малайзия.



Рис. 11. Канистель, Гавайи. Фото Е. Н. Муратовой, 2016 г.



Рис. 12. Саподилла, Гавайи.

Личи китайское, китайская слива *Litchi chinensis* Sonn., син. *Nephelium litchi* Cambess. из семейства сапиндовые. Вечнозеленое дерево с многочисленными цветками, собранными в длинные соцветия, из которых развивается всего несколько плодов с кожурой красного цвета, покрытой многочисленными острыми бугорками. Родина личи – Южный Китай, а родиной лонгана предполагается либо территория к западу от Мьянмы, либо зона происхождения личи в Южном Китае (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2011). Оба вида характеризуются числом хромосом  $2n = 30$  (Mehra et al., 1972; Singhal et al., 1980; Sarkar et al., 1982; Lu et al., 1987).

Рамбутан, нефелиум репейниковый *Nephelium lappaceum* L., син. *Euphoria nephelium* DC., *Dimocarpus crinitus* Lour. из семейства сапиндовые. Высокое дерево, плоды покрыты кожурой с жесткими, загнутыми на концах волосками, растут гроздьями по 25–30 шт. (рис. 9). Близкий родственник рамбутана – пулазан, нефелиум плодовой *Nephelium mutabile* Blume, имеет похожие плоды, но с более короткими и грубыми волосками (рис. 10). Оба вида родом, вероятно, из Малайзии (Morton, 1987), широко культивируются в странах Юго-Восточной Азии и некоторых других регионах. Число хромосом рамбутана  $2n = 22$  (Ramirez, 1961b), пулазана – неизвестно.

Несколько видов плодовых растений есть в семействе сапотовые Sapotaceae Juss., среди них – канистель, путерия кампече [*Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni], лукума, путерия лукума [*P. lucuma* Kuntze, син. *P. obovata* (R. Br.) Baehni, *Lucuma obovata* Kunth] и сапота, мармеладное дерево, путерия сапота [*P. sapota* (Jacq.) H. E. Moore et Stearn]. Представляют собой вечнозеленые деревья высотой до 8 м с коричневой корой, содержащей латекс. Плоды канистели лимонного цвета, внешне напоминают манго (рис. 11). Плоды лукумы и сапоты ярко-зеленые, со сладкой мякотью.

Представителем сапотовых также являются хризифиллум каинито, или звездное яблоко *Chrysophyllum cainito* L., и саподилла, чико, древесный картофель, манилкара саподилла [*Manilkara zapota* (L.) Roeyen], син. *Achras zapota* L.]. Плоды каинито на поперечном срезе имеют характерный звездообразный рисунок. Саподилла внешне напоминает маленькое манго (рис. 12).

Родина плодовых семейства сапотовых – Центральная Америка (Morton, 1987), там они широко культивируются, некоторые введены в

культуру в Юго-Восточной Азии, Западной Африке и на Гавайских островах.

Число хромосом *Pouteria obovata*  $2n = 26$  (Johnson, 1991), *P. campechiana* –  $2n = 28$  (Zhang et al., 2011). У *Manilkara zapota* и *Chrysophyllum cainito* разными авторами установлены разные числа:  $2n = 24$  (Bawa, 1973; Sarkar, 1992; Pedrosa, 1999) и  $2n = 26$  (Miège, 1954; Zhang et al., 2011). Для *M. zapota* приводится также число хромосом  $2n = 24 + 1-3$ . В кариотипе этого вида предполагается наличие В-хромосом (Pedrosa, 1999). Детальных кариологических исследований древесных растений семейств сапиндовых и сапотовых нет, у некоторых видов не определены даже числа хромосом.

К ценным плодовым растениям тропиков относятся представители рода *Annona* L. семейства анноновые Annonaceae Juss. Это вечнозеленые деревья до 10 м высотой с большими листьями: аннона колючая *A. muricata* L. – сметанное яблоко (рис. 13, а), аннона чешуйчатая *A. squamosal* L. – сахарное яблоко, или нойна, аннона черимойя *A. cherimola* Miller – черимойя (рис. 13, б), аннона сетчатая *A. reticulate* L. – кремовое яблоко, аннона атемойя *A. × atemoya* Mabb. – гибрид черимойи и сахарного яблока и другие виды.

Родина анноны – Центральная Америка (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2011). Широко культивируется в тропических странах Америки, Австралии, Океании, Африки.

Большинство видов *Annona* диплоиды с числом хромосом  $2n = 14$  (Tanaka, Okada, 1972; Bawa, 1973; Datta, De, 1990). У *A. squamosa* встречаются две хромосомные расы – диплоидная с  $2n = 14$  (Datta, De, 1990) и тетраплоидная с  $2n = 28$  (Gill et al., 1981, 1990).

Широкое применение имеет культивируемая в тропиках и субтропиках папайя, карика папайя, или дынное дерево *Carica papaya* L., из семейства кариковые Caricaceae Dumort. Это многолетнее травянистое растение с древовидно-подобным стволом высотой 4–6 м напоминает пальму (рис. 14, а).

На стволе в пазухах больших рассеченных листьев развиваются цветки, а потом янтарно-желтые плоды (рис. 14, б), т. е. у нее тоже наблюдается явление каулифлории. Местом происхождения рода предположительно являются юг Мексики и соседние области Центральной Америки (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2011). Сейчас папайя выращивается во всех тропических и субтропических зонах мира. Экспериментальные посадки есть и на Черноморском побережье



Рис. 13. Плоды видов *Annona*: а – сметанное яблоко; б – черимойя, Гавайи.

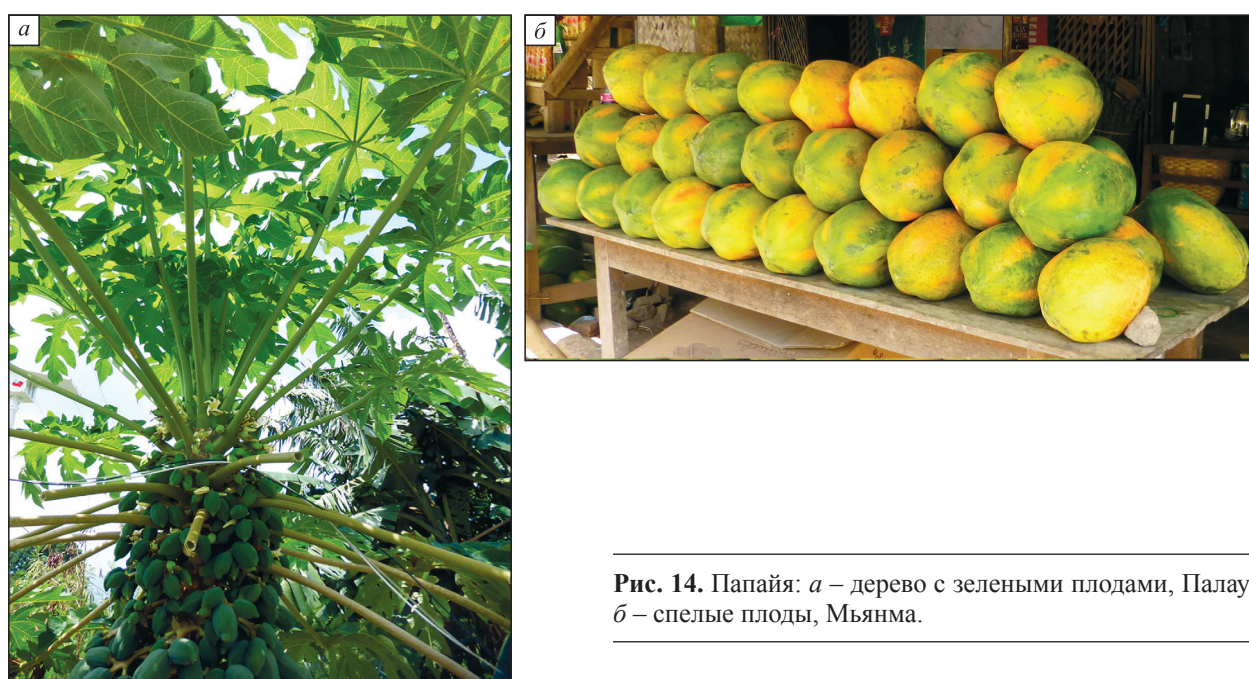


Рис. 14. Папайя: а – дерево с зелеными плодами, Палау; б – спелые плоды, Мьянма.

Кавказа. У этого вида известны две хромосомные расы – диплоидная с  $2n = 18$  (Sarkar et al., 1973; Joshi, Ranjekar, 1982) и тетраплоидная с  $2n = 36$  (Fernández Casas, 1981).

Огромное значение в плодоводстве тропиков и субтропиков имеют цитрусовые – виды рода *Citrus* L. из семейства рутовые Rutaceae Juss., в мировом производстве плодов занимающие первое место. К основным видам цитрусовых относятся: лимон [*C. limon* (L.) Osbeck, рис. 15], мандарин *C. reticulata* Blanco, танжерин *C. tangerina* Tanaka – близкий родственник мандарина, лайм [*C. aurantiifolia* (Christm.) Swingle], помело [*C. maxima* (Burm.) Merr., син. *C. grandis* Osbeck].

Очень интересен цитрон пальчатый, или «рука Будды» [*C. medica* var. *sarcodactylis* (Siebold) Swingle, син. *C. sarcodactylis* Siebold],

который предлагается в храмах как символ удачи и долголетия.

Среди цитрусовых много гибридов, которые многократно скрещивались между собой (Barrett, Rhodes, 1976; Nicolosi et al., 2000; Shimizu et al., 2016 и др.), а также таксоны с неопределенным статусом. Гибридное происхождение от скрещивания мандарина и помело предполагается для апельсина *C. × sinensis* Osbeck – самой распространенной цитрусовой культуры во всех тропических и субтропических областях мира. Возможным гибридом этих же двух видов является померанец *C. × aurantium* L. Грейпфрут *C. × paradise* Masfad. предположительно произошел от скрещивания помело с апельсином, бергамот *C. × bergamia* Risso & Poit. – померанца и цитрона *C. medica* L. Каламанси, или каламондин

[× *Citrofortunella mitis* J. Ingram et H. E. Moore, син. *Citrus* × *microcarpa* Bunge, × *Citrofortunella microcarpa* (Bunge) Wijnands], представляет собой межродовой гибрид мандарина *C. reticulata* и кумквата *Fortunella margarita* Swingle. Под *Fortunella* Swingle иногда включают в состав рода *Citrus* в широком его понимании.

Большинство современных видов *Citrus* неизвестно в диком состоянии. Родиной цитрусовых, предположительно, является обширный регион Южной и Восточной Азии, южных островов Тихого океана (Morton, 1987). Число хромосом у видов *Citrus* и гибридов стабильное – это диплоиды с  $2n = 18$  (Singhal et al., 1983; Liang, 1990; Cornélio et al., 2003 и др.).

Нони, сырное дерево, моринда цитрусолистная *Morinda citrifolia* L. – невысокое дерево семейства мареновые Rubiaceae Juss. Плоды по форме напоминают картофелину (рис. 16), по вкусу – испорченный сыр.

Возможное происхождение – Южная Азия (Morton, 1992). Широко распространена на южных островах Тихого океана и используется как продукт питания в странах Океании (Фиджи, Самоа, Тонга и др.). Широко применяется в полинезийской медицине, причем в дело идут все части растения. Особую ценность имеет очень длинный (до 40 м) корень. Во многих странах большую популярность получил сок нони. *M. citrifolia* имеет число хромосом  $2n = 44$  (Sarkar et al., 1974; Philip, Mathew, 1988) и, вероятно, представляет собой тетраплоид.

В семействе миртовых Myrtaceae Juss. широко культивируются виды родов *Psidium* L. и *Syzygium* P. Browne ex Gaertn. Среди многочисленных видов *Psidium* наиболее известны гуава земляничная (псидиум Кеттли *P. cattleyanum* Sabine) и гуайява (псидиум гуайява *P. guajava* L.) – вечнозеленые и полулистопадные кустарники высотой до 4 м. Их плоды похожи на небольшие яблочки с неровной поверхностью. Из еще более многочисленных видов *Syzygium* в пищу используются плоды сизигиумов малаккского (малайское яблоко) *S. malaccense* (L.) Merr. & L. M. Perry, син. *Eugenia malaccensis* L., яванского (яванское яблоко) – *S. samarangense* (Blume) Merr. et L. M. Perry, син. *S. javanicum* Miq., *E. javanica* Lam., ямбоза, или джамбоза (розовое яблоко, или малабарская слива, рис. 17) *S. jambos* (L.) Alston, син. *E. jambos* L., прозрачноплодного (водяное яблоко) *S. aqueum* Alston, син. *E. aquea* Burm. f. и других видов.

Родина рода *Psidium* – Центральная и Южная Америка (Morton, 1987). Некоторые виды введе-

ны в культуру в Африке, Индии, Юго-Восточной Азии и Океании. Число хромосом *P. guajava*  $2n = 22$ . Кроме диплоидной у вида есть триплоидная с  $2n = 33$  и тетраплоидная с  $2n = 44$  формы (Kumar, Ranade, 1952; Roy, Jha, 1962; Naithani, Shirastava, 1966; Singhal, 1980; Pedrosa, 1999; Costa Itayguara, 2006). *P. cattleyanum* – тетраплоид с  $2n = 44$  (Costa Itayguara, 2006). Родина рода *Syzygium* – п-ов Малакка, Андаманские и Никобарские острова (Morton, 1987). Культивируются в Южной и Юго-Восточной Азии, на тихоокеанских островах, в Африке, на Карибах. Число хромосом рассматриваемых видов *Syzygium* варьирует от диплоидного  $2n = 22$  до гексаплоидного  $2n = 66$ . Высокая вариация чисел хромосом отмечена у *S. samarangense* и *S. javanicum* –  $2n = 22, 33, 44, 55$  (Roy, Jha, 1962; Gill et al., 1989; Pedrosa, 1999).

Из представителей семейства кисличные Oxalidaceae R. Br. в пищу используются плоды дерева аверроа карамбола *Averrhoa carambola* L. – карамбола, карамболь, звездный фрукт. Это растение имеет плоды желтоватого цвета, по вкусу представляющие собой нечто среднее между яблоком, крыжовником и огурцом. К этому же роду относится огуречное дерево – аверроа билимби *A. bilimbi* L., или билимби – листопадное дерево высотой 5–10 м с коротким разветвляющимся на несколько вертикальных ветвей стволом. Метелки с цветками образуются на стволе (каулифлория) или на толстых ветках (раμιфлория). Плоды по цвету и форме напоминают огурцы и растут гроздьями. Вероятная родина *Averrhoa* L. – Цейлон и Молуккские острова (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2012). Карамбола и билимби выращиваются в странах Юго-Восточной и Южной Азии, Центральной Америки, северной части Южной Америки, во Французской Полинезии, в южных штатах США, на Гавайях, в некоторых странах Африки. Для обоих видов – *A. bilimbi* и *A. carambola* – приводятся два числа хромосом  $2n = 22$  и  $2n = 24$  (Mathew, 1958; Sarkar et al., 1973, 1982; Pedrosa, 1999).

Еще в древности окультурен китайский финик, зизифус настоящий *Ziziphus jujuba* Lam., син. *Z. mauritiana* Lam. из семейства жостеровые, или крушиновые Rhamnaceae Juss. Родина этого вида – обширный район Южной Азии – от китайской провинции Юннань, Афганистана, Малайзии до Австралии (Morton, 1987). Около 400 культурных сортов выращиваются в Индии, Китае, по всей Азии, в Средиземноморье, на юге Европы, в Австралии. Числа хромосом составляют большой полиплоидный ряд на основе





Рис. 15. Экзотические лимоны, Малайзия.



Рис. 16. Моринда цитрусолистная с плодами, Тонга.



Рис. 17. Розовое яблоко (сизигиум ямбоза), Малайзия.



Рис. 18. Сладкая гранадилла, Гавайи.



Рис. 19. Соцветие банана с плодами, Тувалу.



Рис. 20. Кокосовая пальма, Малайзия.

$x = 12$ ;  $2n = 24, 36, 48, 60, 72, 96, 120$ ; в кариотипе этого вида встречаются В-хромосомы (Khoshoo, Singh, 1963; Mehra, 1972; Sareen et al., 1974; Qu et al., 1986).

Маракуйя, или гранадила – общее название съедобных плодов видов очень большого рода *Passiflora* L. из семейства страстоцветные, или пассифлоровые *Passifloraceae* Juss. ex Roussel. Многие из них являются лазящими кустарниками или вечнозелеными тропическими лианами, в том числе и травянистыми. Важнейший представитель – страстоцвет съедобный, или пассифлора съедобная *P. edulis* Sims с кисло-сладкими пурпурно-фиолетовыми или желто-оранжевыми плодами разных форм. Съедобные плоды имеет также сладкая гранадила *P. ligularis* Juss (рис. 18).

Известны и другие виды *Passiflora*, имеющие съедобные плоды, но они используются только в пределах своих регионов: *P. laurifolia* L., *P. mollissima* L. Н. Bailey, *P. quadrangularis* L. (син. *P. macrocarpa* Mast.), *P. maliformis* L. (Morton, 1987; Paull, Duarte, 2012). Родина рода *Passiflora* – регион между Южной Бразилией, Парагваем и Северной Аргентиной (Morton, 1987). Культура выращивается в Австралии, странах Южной и Центральной Америки, Южной Африки, Юго-Восточной Азии, Океании. Вышеперечисленные виды, как и большинство других видов *Passiflora*, диплоиды с числом хромосом  $2n = 18$  (Storey, 1950; Guerra, 1986; Soares Scott et al., 2003).

Цифомандра свекольная, или томатное дерево [*Cyphomandra betacea* Sendtn., син. *Solanum betaceum* Cav.], из семейства пасленовые *Solanaceae* Adans. – небольшое вечнозеленое дерево или куст высотой 2–3 м. Плоды по цвету и форме напоминают длинноплодные томаты, растут гроздьями. Точное происхождение неизвестно, предположительно – горы Анды в районе Перу, Чили, Боливии (Morton, 1987). Выращивается в Центральной и Южной Америке. К семейству пасленовых относится также pepino, или дынная груша *Solanum muricatum* Aiton – вечнозеленый полуудревесневший кустарник до 1.5 м высотой. Плоды по вкусу напоминают смесь дыни, огурца и тыквы. Родина – Южная Америка. Широко культивируется в Чили, Перу, Новой Зеландии. Число хромосом *S. betacea* и *S. muricatum*  $2n = 24$  (Roe, 1967; Madhavadian, 1968; Sarkar et al., 1974; Pringle, Bernardello, Anderson, 1990; Murray, 1993). Недавно проведено изучение транскриптома *S. muricatum* и пяти

его близких родственников, в том числе картофеля и томата (Herraiz et al., 2016).

Из представителей класса однодольных к основным и древнейшим культурам тропических стран принадлежат бананы (рис. 19) – плоды видов рода *Musa* L. из семейства банановые *Musaceae* Juss.

Это важнейшая статья экспорта, по производству плодов занимающая второе место в мире после цитрусовых. Растения представляют собой гигантские, похожие на деревья многолетние травы (Imam, Akter, 2011). Цветки банана развиваются в верхушечных соцветиях, среди которых есть однополые – мужские и женские и обоеполые цветки, которые бесплодны. По размерам плоды бананов самые разнообразные – длиной от 3 до 40 см, шириной (толщиной) – от 2 до 8 см. Цвет кожицы и мякоти может быть от белого до желтого, зеленого и красного. С ботанической точки зрения банан – многосемянная ягода. Соплодия содержат до 200–300 плодов массой 50–60 кг.

Родиной бананов считаются острова Индо-Малайского архипелага (Morton, 1987). В диком виде представители рода *Musa* встречаются в тропической зоне Азии и Африки. Большинство культивируемых сортов (их известно более 500) произошло от искусственного гибридного вида, созданного человеком, – от банана райского *M. × paradisiaca* L. Это гибрид бананов заостренного *M. acuminata* Colla, Бальбиса *M. balbisiana* Colla и реже Маклая *M. maclayi* F. Muell. *M. acuminata* и *M. balbisiana* имеют диплоидную ( $2n = 22$ ) и триплоидную ( $2n = 33$ ) хромосомные расы (Chakravorti, 1951; Lu et al., 1986; Wang et al., 1994; Osuji et al., 1998). Число хромосом *M. maclayi*  $2n = 20$  (Bartoš et al., 2005). В кариотипах некоторых видов, в том числе и *M. acuminata*, встречаются В-хромосомы (Govindaswami, 1965). Большинство сортов *M. × paradisiaca* триплоидные (Rekha, Hiremath, 2008). Они стерильны и размножаются вегетативно.

К экономически ценным растениям относятся пальмы (семейство пальмовые *Arecaceae* Bercht. et J. Presl). Кроме того, что они используются как строительный материал, многие виды имеют съедобные плоды. Одна из самых ценных пальм – кокосовая *Cocos nucifera* L. Это высокое стройное дерево без боковых ветвей с перисторассеченными листьями (рис. 20). Растение однодомное. Мелкие мужские и женские цветки собраны в колоски, а колоски – в пазушные метелки. Женские цветки находятся в нижних ча-

стях колоска, мужские – в верхних для лучшего опыления, плод – костянка. Кокосы используются полностью – от скорлупы до ядра. Кокосовая пальма повсеместно распространена в тропиках обоих полушарий. Ее родина, предположительно, – регион между Индией, Малайзией и Меланезией (Harries, 1992).

Число хромосом *C. nucifera*  $2n = 32$  (Raveendranath, Ninan, 1973; Röser, 1995; Perera et al., 2008; Pereira et al., 2017). Несмотря на высокое число хромосом, кокосовая пальма считается диплоидом. Об этом свидетельствуют результаты изучения мейоза и кариологические исследования *C. nucifera* с использованием флуорохромов СМА и DAPI, а также молекулярно-цитогенетическое изучение хромосом методом FISH (Pereira et al., 2017).

Представителем семейства пальмовые также является змеиный фрукт, или салак [*Salacca zalacca* (Gaertn.) Voss, син. *S. edulis* Reinw ex Blume]. Это невысокая пальма (до 2 м) со множеством стволов и перистыми листьями, черешки которых сплошь покрыты шипами. Растение двудомное: длинные (до 1 м) мужские соцветия находятся на одних растениях, короткие женские – на других, плоды покрыты кожурой, напоминающей змеиную кожу, а вкус ананасово-банановый с ореховым оттенком. Родина – Юго-Восточная Азия (Mogea, 1982). Выращивается в Таиланде, Малайзии, Индонезии. Число хромосом  $2n = 28$  (Nadi et al., 2002; Rangsiruji et al., 2006; Verma et al., 2018).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный перечень тропических плодовых растений, безусловно, является далеко не полным. Результаты изучения мировой литературы показывают, что среди древесных и древовидных растений тропической зоны есть большое число ценных плодовых, пряных, лекарственных, оказывающих тонизирующее действие, и многих других полезных растений, которые еще с древних времен используются человеком.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Першина Л. А. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений // Вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 336–344.
- Bartoš J., Alkhimova O., Doleželová M., De Langhe E., Doležel J. Nuclear genome size and genomic distribution of ribosomal DNA in *Musa* and *Ensete* (Musaceae): taxonomic implications // Cytogen. Genome Res. 2005. V. 109. N. 1–3. P. 50–57.
- Barrett H., Rhodes A. A. Numerical taxonomic study of affinity relationships in cultivated *Citrus* and its close relatives // Syst. Bot. 1976. V. 1. P. 105–136.
- Bawa K. S. Chromosome numbers of tree species of a lowland tropical community // J. Arnold Arboretum. 1973. V. 54. N. 4. P. 422–434.
- Bernardello L. M., Anderson G. J. Karyotypic Studies in *Solanum* Section *Basarthrum* (Solanaceae) // Amer. J. Bot. 1990. V. 77. N. 3 P. 420–431.
- Chakravorti A. K. Origin in cultivated bananas of South East Asia // Ind. J. Genet. Plant Breed. 1951. V. 11. N. 1. P. 34–46.
- Chennaveeraiah M. S., Razdan M. K. The basic chromosome number in the genus *Garcinia* L. (Guttiferae) // Proc. Ind. Sci. Cong. Ass. 1975. V. 62. P. 127.
- Cornélio M. T. M. N., Figueirôa A. R. S., Santos K. G. B., Carvalho K., Filho W. S. S., Guerra M. Chromosomal relationships among cultivars of *Citrus reticulata* Blanco, its hybrids and related species // Plant Syst. Evolut. 2003. V. 240. N. 1–4. P. 149–161.
- Costa Itayguara R. Chromosome studies in Brazilian species of *Campomanesia* Ruiz & Pavon and *Psidium* L. (Myrtaceae Juss.) // Caryologia. 2006. V. 59. N. 1. P. 7–13.
- Datta P. C., Biswas C. Karyotype study of *Durio zibetinus* L. // Genetica. 1969. V. 40. N. 1. P. 40–42.
- Datta P. C., De B. Karyology of some Indian Annonaceae // Cytologia. 1990. V. 55. N. 2. P. 187–196.
- Fernández Casas F. J. Recuentos cromosómicos de algunas angiospermas de Bolivia y Perú // Saussurea. 1981. V. 12. P. 157–164.
- Gill B. S., Bir S. S., Singhal V. K. Chromosome number reports LXXI / Á. Löve (Ed.) // Taxon. 1981. V. 30. N. 2. P. 513–514.
- Gill B. S., Singhal V. K., Kaur A. Genetic variability in trees of social forestry – I. *Eugenia jambolana* Lamk. // Aspects of Plant Science. XI. Plant Science Research in India. New Delhi: Today and Tomorrow's Printers and Publ., 1989. P. 279–284.
- Gill B. S., Singhal V. K., Bedi Y. S., Bir S. S. Cytological evolution in the woody taxa of Pachmarhi Hills // J. Cytol. Genet. 1990. V. 25. P. 308–320.
- Govindaswami S. Cytogenetical studies in the genus *Musa* L. Edible diploid *Eumusa Safetvelchi* and *Metbalai* // Cytologia. 1965. V. 30. N. 1. P. 42–53.
- Guerra M. Citogenética de Angiospermas coletadas em Pernambuco – I // Revista Brasileira Genética. 1986. V. 9. N. 1. P. 21–40.
- Hans A. S. Cytomorphology of arborescent Moraceae // J. Arnold Arboretum. 1972. V. 53. N. 2. P. 216–225.
- Harries H. C. Biogeography of the Coconut *Cocos nucifera* L. // Principes. 1992. V. 36. N. 3. P. 155–162.
- Hasan S. M. Z., Razak A. R. Parthenocarpy in seedless breadfruit [*Artocarpus incisus* (Thunb.) L.] // Acta Horticulturae. 1992. V. 321. P. 648–652.
- Herráiz F. J., Blanca J., Ziarsoło P., Gramazio P., Plazas M., Anderson G. J., Prohens J., Vilanova S. The first de novo transcriptome of pepino (*Solanum muricatum*): assembly, comprehensive analysis and comparison

- with the closely related species *S. caripense*, potato and tomato // BMC Genomics. 2016. V. 17. N. 321. 17 p.
- Imam M. Z., Akter S. *Musa paradisica* L. and *Musa sapientum* L. A phytochemical and pharmacological review // J. of Applied Pharmaceutical Science. 2011. V. 1. N. 5. P. 14–20.
- Johnson M. Cytology // The Genera of Sapotaceae. Royal Bot. Gardens, Kew, U. K., 1991. P. 15–22.
- Joshi C. P., Ranjekar P. K. Visualiazation and distribution of heterochromatin in interphase nuclei of several plant species as revealed by a new Giemsa banding technique // Cytologia. 1982. V. 47. N. 3–4. P. 471–480.
- Khoshoo T. N., Singh N. Cytology of North-West Indian Trees. I. *Zizyphus jujuba* and *Z. rotundifolia* // Silvae Genet. 1963. Bd. 12. Hf. 5. S. 158–174.
- Kumar L. S. S., Ranade S. G. Autotriploidy in Guava (*Psidium guajava* Linn.) // Curr. Sci. 1952. V. 21. N. 3. P. 75–76.
- Liang G.-l. Studies on the cytotaxonomy of *Citrus*. I. Karyotype and evolution of thirty taxa of the genus *Citrus* // J. Wuhan Bot. Res. 1990. V. 8. N. 1. P. 1–7.
- Lichtenzweig J., Abbo S., Nerd A., Tel-Zur N., Mizrahi Y. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus* // Amer. J. Bot. 2000. V. 87. N. 7. P. 1058–1065.
- Lu L.-x., Chen J.-l., Chen X.-j., Chen R.-m. Cytological observation on some cultivars and a wild form of banana in Fujian // Acta Horticulture Sinic. 1986. V. 13. P. 169–174.
- Lu L.-x., Chen J.-l., Chen X.-j. An approach to the chromosome number and meiosis of pollen mother cells in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) // J. Fujian Agr. College. 1987. V. 16. P. 224–228.
- Madhavadian Ph. Chromosome numbers in South Indian Solanaceae // Caryologia. 1968. V. 21. N. 4. P. 343–347.
- Mathew P. M. Cytology of Oxalidaceae // Cytologia. 1958. V. 23. N. 2. P. 200–210.
- Mehra P. N. Cytogenetical evolution of hardwoods // Nucleus. 1972. V. 15. N. 1. P. 64–83.
- Mehra P. N., Khosla P. K., Sareen T. S. Cytogenetical studies of Himalayan Aceraceae, Hippocastanaceae, Sapindaceae and Staphyleaceae // Silvae Genet. 1972. Bd. 21. Hf. 3–4. S. 96–102.
- Miège J. Nombres chromosomiques et répartition géographique de quelques plantes tropicales et équatoriales // Rev. Cytol. Biol. Véget. 1954. V. 15. N. 4. P. 312–348.
- Mo R., Luo Y.-h., Zhou Sh.-m., Liu J.-p. Polyembryony in mango (*Mangifera indica* L.) and genetic analysis // J. Tropical Subtropical Bot. 2005. V. 13. N. 6. P. 475–479.
- Mogea J. P. *Salacca zalacca*, the Correct Name for the Salak Palm // Principes. 1982. V. 26. P. 70–72.
- Morton J. F. Fruits of warm climates. Miami, Florida: Creative Res. Syst., Inc., Winterville, 1987. 517 p.
- Morton J. F. The Ocean-going Noni, or Indian Mulberry (*Morinda citrifolia*, Rubiaceae) and some of its colorful relatives // Econ. Bot. 1992. V. 46. N. 3. P. 241–256.
- Mukherjee K. Mango: its allopolyploid nature // Nature. 1950. V. 166. N. 4213. P. 196–197.
- Nadi P. S., Purwantoro A., Prajitno D. Identifikasi kromosom dalam penentuan jenis kelamin tanaman salak [*Salacca zalacca* (Gaertner) Voss] // Agrosains. 2002. V. 15. N. 1. P. 31–46.
- Naithani S. P., Shirastava H. C. Autotetraploidy in *Psidium guajava* Linn. // Naturwissenschaften. 1966. V. 53. N. 8. P. 205–206.
- Nazre M. New evidence on the origin of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) based on morphology and ITS sequence // Genet. Res. Crop Evolut. 2014. V. 61. N. 6. P. 1147–1158.
- Nicolosi E., Deng Z. N., Gentile A., La Malfa S., Continella G., Tribulato E. *Citrus* phylogeny and genetic origin of important species as investigated by molecular markers // Theor. Appl. Genet. 2000. V. 100. N. 8. P. 1155–1166.
- Ogata T., Yamanaka Sh., Shoda M., Urasaki N., Yamamoto T. Current status of tropical fruit breeding and genetics for three tropical fruit species cultivated in Japan: pineapple, mango, and papaya // Breed. Sci. 2016. V. 66. N. 1. P. 69–81.
- Oginuma K., Tobe H. Karyomorphology of some Moraceae and Cecropiaceae (Urticales) // J. Plant Res. 1995. V. 108. N. 3. P. 313–326.
- Osuji J., Crouch J., Harrison G., Heslop-Harrison J. S. Molecular cytogenetics of *Musa* species, cultivars and hybrids: location of 18S-5.8S-25S and 5S rDNA and telomere-like sequences // Ann. Bot. 1998. V. 82. N. 2. P. 243–248.
- Paull R. E., Duarte O. Tropical fruits. 2<sup>nd</sup> ed. V. 1. UK, Wallingford: CAB Int., 2011. 400 p.
- Paull R. E., Duarte O. Tropical fruits. 2<sup>nd</sup> edition. V. 2. UK, Wallingford: CAB Int., 2012. 371 p.
- Pedrosa A. Citogenética de angiospermas coletadas em Pernambuco – V // Acta Bot. Brasil. 1999. V. 13. N. 1. P. 49–60.
- Pereira T. N. S., Neto M. F., Souza M. M. de, Geronimo I. G. C., Melo C. A. F. de, Pereira M. G. Cytological characterization of Brazilian green dwarf coconut (*Cocos nucifera* L.) via meiosis and conventional and differential karyotyping // Cytologia. 2017. V. 82. N. 2. P. 167–174.
- Perera P. I. P., Wickremasinghe I. P., Fernando W. M. U. Morphological, cytogenetic and genotypic differences between spicata and ordinary tall coconut (*Cocos nucifera* L.) // J. Nat. Sci. Found. Shri Lanka. 2008. V. 36. N. 1. P. 103–108.
- Philip K. O., Mathew P. M. Cytology of the south Indian Rubiaceae and its bearing on the evolution and systematics of the family // Glimpses in Plant Res. 1988. V. 8. P. 177–244.
- Pierozzi N. I., Rossetto C. J. Chromosome characterization of two varieties of *Mangifera indica* L. // Revista Brasil. Fruticultura. 2011. V. 33. N. 1. P. 546–551.
- Pinkava D. J., McGill L. A., Reeves T. Chromosome numbers in some cacti of western North America. III // Bull. Torrey Bot. Club. 1977. V. 104. N. 2. P. 105–110.
- Pinkava D. J., Parfitt B. D. Chromosome numbers in some cacti of western North America. IV // Bull. Torrey Bot. Club. 1982. V. 109. N. 2. P. 121–128.
- Pringle G. J., Murray B. G. Karyotypes and C-banding patterns in species of *Cyphomandra* Mart. ex Sendtner

- (Solanaceae) // Bot. J. Linnean Soc. 1993. V. 111. N. 3. P. 331–342.
- Qu Z.-z., Wang Y.-h., Lu Z.-r., Yan G.-j. Studies on the chromosome number of Chinese jujube // Acta Hort. Sinica. 1986. V. 13. N. 4. P. 232–236.
- Ragone D. Chromosome numbers and pollen stainability of three species of Pacific Island breadfruit (*Artocarpus*, Moraceae) // Amer. J. Bot. 2001. V. 88. N. 4. P. 693–696.
- Ramirez D. A. Cytology of Philippine plants. VI. *Nephelium sandoricum koetape* (Burm. F.) Merr. // Philippine Agriculturist. 1961a. V. 45. N. 5. P. 275–278.
- Ramirez D. A. Cytology of Philippine plants. VII. *Nephelium lappaceum* Linn. // Philippine Agriculturist. 1961b. V. 45. N. 6. P. 340–342.
- Rangsiruji A., Pongpawe T., Donsakul Th. Karyotypes of Some *Salacca* in Thailand and Indonesia // Srinakharinwirot Sci. J. 2006. V. 22. N. 2. P. 48–61.
- Raveendranath T. G., Ninan C. A. A study of somatic chromosome complements of tall and dwarf coconuts (*Cocos nucifera* L.) and its bearing on intervarietal variation and evolution in coconuts // J. Plantat. Crops. 1973. V. 1. N. 1–2. P. 17–22.
- Rekha A., Hiremath S. C. Chromosome studies and karyotype analysis of some triploid banana (*Musa* species) cultivars of AAA genomic group // J. Hort. Sci. 2008. V. 3. N. 1. P. 30–34.
- Richards A. J. Studies in *Garcinia*, dioecious tropical forest trees: agamospermy // Bot. J. Linnean Soc. 1990a. V. 103. N. 3. P. 233–250.
- Richards A. J. Studies in *Garcinia*, dioecious tropical forest trees: the origin of the mangosteen (*G. mangostana* L.) // Bot. J. Linnean Soc. 1990b. V. 103. N. 4. P. 301–308.
- Roe K. R. Chromosome numbers in some Solanaceae // Sida. 1967. V. 3. N. 3. P. 153–155.
- Röser M. Trends in the karyo-evolution of palms // Proc. IV Kew Chromosome Conf. 1995. P. 249–265.
- Roy R. P., Jha R. P. Cytological studies in Myrtaceae // Proc. 49<sup>th</sup> Ind. Sci. Congr. 1962. Pt. 3. Abstr. 336.
- Sareen T. S., Khosla P. K., Mehra P. N. Meiotic studies in Himalayan Celastraceae and Rhamnaceae // Cytologia. 1974. V. 39. N. 2. P. 335–339.
- Sarkar A. K. An interesting observation on the karyotype studies of the parasite, *Macrosolen cochinchinensis* (Lour.) van Tiegh., growing on different hosts // Proc. Ind. Sci. Congr. Ass. 1992. V. 79. N. 3 (VIII). P. 124–125.
- Sarkar A. K., Datta N., Chatterjee U., Datta R. IOPB chromosome number reports. XLII / Á. Löve (Ed.) // Taxon. 1973. V. 22. N. 5–6. P. 647–654.
- Sarkar A. K., Datta N., Raychowdhury M. IOPB chromosome number reports. XLVI / Á. Löve (Ed.) // Taxon. 1974. V. 23. N. 5–6. P. 801–812.
- Sarkar A. K., Datta N., Chatterjee U., Hazra D. IOPB chromosome number reports. LXXVI / Á. Löve (Ed.) // Taxon. 1982. V. 31. N. 3. P. 576–579.
- Schultze J. The ecozones of the world: the ecological divisions of the geosphere. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1995. 252 p.
- Shimizu T., Kitajima A., Nonaka K., Yoshioka T., Ohta S., Goto Sh., Toyoda A., Fujiyama A., Mochizuki T., Nagasaki H., Kaminuma E., Nakamura Y. Hybrid origins of citrus varieties inferred from DNA marker analysis of nuclear and organelle genomes // PLoS ONE. 2016. V. 11. E0166969. 58 p.
- Singhal V. K., Gill B. S., Bir S. S. IOPB chromosome number reports. LXVII / Á. Löve (Ed.) // Taxon. 1980. V. 29. N. 2–3. P. 355–357.
- Singhal V. K., Gill B. S., Bir S. S. Cytology of some members of Rutaceae // Proc. Ind. Acad. Sci. Ser. B. 1983. V. 92. P. 381–385.
- Soares-Scott M. D., Meletti L. M., Recco-Pimentel S. M. Meiotic behaviour and pollen fertility in sexual and somatic hybrids of *Passiflora* species // Caryologia. 2003. V. 56. N. 1. P. 129–137.
- Storey W. B. Chromosome numbers of some species of *Passiflora* occurring in Hawaii // Pacific Sci. 1950. V. 4. N. 1. P. 37–42.
- Tanaka R., Okada H. Karyological studies in four species of Annonaceae, a primitive angiosperm // J. Sci. Ser. B. Div. 2 (Bot.). 1972. V. 14. P. 85–105.
- Teh B. T., Lim K., Yong C. H., Young C. C., Rao S. R., Rajasegaran V., Lim W. K., Ong C. K., Chan K., Cheng V. K. Y., Soh P. Sh., Swarap S., Rozen S. G., Nagarajan N., Tan P. The draft genome of tropical fruit durian (*Durio zibethinus*) // Nature. Genet. 2017. V. 49. N. 11. P. 1633–1641.
- Tel-Zur N., Abbo S., Bar-Zvi D., Mizrahi Y. Chromosome doubling in vine cacti hybrids // J. Heredity. 2003. V. 94. N. 4. P. 329–333.
- Tel-Zur N., Abbo S., Bar-Zvi D., Mizrahi Y. Genetic relationships among *Hylocereus* and *Selenicereus* vine cacti (Cactaceae): evidence from hybridization and cytological studies // Ann. Bot. 2004. V. 4. N. 4. P. 527–534.
- Verma A. K., Mishra M., Singh H., Bharati K. A. Database on chromosome count of some Indian plants // Chromosome Bot. 2018. V. 13. N. 1. P. 37–60.
- Viruel M. A., Escribano P., Barbieri M., Ferri M., Hormaza J. I. Fingerprinting, embryo type and geographic differentiation in mango (*Mangifera indica* L., Anacardiaceae) with microsatellites // Molecul. Breed. 2005. V. 15. N. 4. P. 383–393.
- Wang Z.-x., Lin Z.-p., Pan K.-q. Cytogenetical studies in *Musa* (*Eumusa*) // Acta Genet. Sinica. 1994. V. 21. N. 6. P. 453–462.
- Yapwattanaphun Ch., Subhadrabandhu S., Honsho Ch., Yonemori K. Phylogenetic relationship of mangosteen (*Garcinia mangostana*) and several wild relatives (*Garcinia* spp.) revealed by ITS sequence data // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2004. V. 129. N. 3. P. 368–373.
- Zerega N. J. C., Ragone D., Motley T. J. The complex origins of breadfruit (*Artocarpus altilis*, Moraceae): implications for human migrations in Oceania // Amer. J. Bot. 2004. V. 91. N. 5. P. 760–766.
- Zhang L., Wang J.-b., Chen Y.-y., Li S.-g., Luo Sh.-r. The karyotype analysis of sapodilla and egg-fruit-tree // J. Plant Genet. Res. 2011. V. 12. N. 3. P. 486–488.

## BIOLOGICAL SPECIFICITY OF THE FRUIT WOODY AND ARBORESCENT PLANTS OF THE TROPICAL ZONE

E. N. Muratova

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

---

E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Tropical Flora of the Earth contains inexhaustible stock of genetic resources. Review of the main fruit trees and woody plants of this region has been carried out. Their characteristics, biological features, data on their places of origin and regions of cultivation are given. Information on the results of karyological studies of these species, use of molecular cytogenetics methods, comparative genomics and transcriptomics for some of them are presented. In tropical countries the trees, such as Indian mango, one of the most delicious and popular fruits, are grown. Widely used for food the fruits such as bread fruit tree, jackfruit, papaya, cheese fruit tree, tomato tree, bilimbi tree are also common. Information on such interesting fruit trees and woody plants as durian, mangosteen, pitahaya, longan, litchi, rambutan, pulasan, kanistel, ackee and others are given. A review of fruit plant species of the genera *Annona*, *Psidium*, *Syzygium*, *Averrhoa*, *Ziziphus*, *Passiflora* has been presented. Different species of *Citrus* and banana cultivars are of great importance in fruit production in the tropics and subtropics. It was established that among tropical fruit trees and woody plants there are diploids, triploids, tetraploids, while in karyotypes of some species B-chromosomes may occur. Many tropical fruit woody plants are polyploid (mango, bread fruit tree, jackfruit, species of the genera *Psidium*, *Syzygium* and *Ziziphus*). The results of the genomes sequencing indicate that some species possibly are ancient polyploids. A number of tropical fruit trees exhibit the phenomena of cauliflora and ramiflora (jackfruit, chempedak, papaya, durian) when flowers and then fruits are formed on the trunk and large branches. Some species reproduce vegetatively. Among fruit woody plants, as well as in many other plants, hybridization is widely spread (mangosteen, species of genera *Citrus*, *Annona*, *Hylocereus*, *Musa*) and polyembryony may be found.

**Keywords:** cauliflora, ramiflora, hybridization, polyembryony, chromosome numbers, polyploids, sequencing, vegetative reproduction, comparative genomics, transcriptomics.

**How to cite:** Muratova E. N. Biological specificity of the fruit woody and arborescent plants of the tropical zone // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 4. P. 49–63 (in Russian with English abstract).