

Н. С. Котельникова, И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ И ТИПИЗАЦИЯ ГИНЕЦЕЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SILENOIDEAE* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Проблемы типизации гинцея изучаются начиная с XIX в. [1–10] и по сегодняшний день [11–20]. Особенно дискутируется в литературе выделение лизикарпного гинцея. Впервые он был предложен в качестве оригинального типа в работах А. Л. Тахтаджяна для видов, у которых происходит лизис септ в завязи либо в ходе онтогенеза, как у *Portulacaceae* и некоторых *Caryophyllaceae*, либо в процессе филогенеза, как у *Primulaceae*. Следует отметить, что особенности возникновения подобного варианта с колончатой плацентой за счет редукции (исчезновения) боковых стенок, связывающих вентральные края с дорсальными частями сросшихся плодолистиков, отмечали как до [21–23], так и после [24–26] заключения А. Л. Тахтаджяна [11] о самостоятельности лизикарпного типа. К настоящему времени лизикарпный тип ценокарпного гинцея обнаружен у многих видов семейств *Caryophyllaceae* [21, 22, 24, 27–32], *Lentibulariaceae* [24, 33–36], *Portulacaceae* [25, 37], *Primulaceae* [23, 28, 38–40], некоторых представителей семейств *Scrophulariaceae* [24], *Gesneriaceae* [41], *Amaranthaceae* [42, 43], *Celastraceae* [44], *Ctenolophonaceae*, *Rhizophoraceae*, *Erythroxylaceae* [45].

Основной проблемой при анализе данных является то, что строение гинцея с разрушающимися перегородками чаще всего изучается на отдельных (часто несопоставимых) стадиях либо без указания области, в которой проведено исследование. В современной литературе описание гинцея проводят согласно двум альтернативным теориям. Исходя из постулатов теории кондупликатного плодолистика структура гинцея и, прежде всего, завязи принципиально не изменяется в продольном направлении. В соответствии с теорией пельтатного плодолистика в гинцее можно выделить лишь серию промежуточных форм, поскольку он чаще всего имеет зональное строение. Проведенные исследования [46–49] показали, что характеристика гинцея в терминах любой из теорий отражает лишь сформированное (статическое) состояние перед опылением и не учитывает особенностей развития (динамическую составляющую). В ходе развития изменяется не только соотношение зон в гинцее, но и выявляются различия в пределах каждой зоны, поэтому дефинитивная организация гинцея может сильно отличаться от инициальной.

В связи с этим данная работа посвящена изучению в динамике формирования лизикарпного гинцея у представителей подсемейства *Silenoideae* с использованием статического и динамического подходов [49].

Материал и методы исследования

Объектами исследования послужили 3 вида из подсемейства *Silenoideae*, входящие по системе А. Л. Тахтаджяна [15] в трибы *Lychnideae* (*Viscaria vulgaris* Bernh. (= *V. viscosa* (Scop.) Aschers.) и *Diantheae* (*Saponaria officinalis* L., *Dianthus arenarius* L.).

Для изучения были выбраны виды, занимающие различные положения на филогенетическом древе в системе Angiosperm Phylogeny Group [50].

Бутоны и цветки исследуемых объектов были собраны с обоеполых растений в местах естественного произрастания в Новгородской (Шимский р-н, левый берег р. Мшага вблизи пос. Водосы), Ленинградской (Лужский р-н, геостанция «Железо», песчаный край дороги вблизи метеостанции) областях в 2009–2010 гг., а также в Вологодской обл. (Чагодощинский р-н, сосняк вблизи рек Песь и Чагодоща) в 2009–2011 г.

Материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100:7:7) и обрабатывали по общепринятой цитологической методике [51]. Толщина срезов 10–12 мкм. Постоянные препараты окрашивали сафранином по Картису, функсин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Эрлиху. Анатомическое строение цветков изучали по серии продольных и поперечных срезов. Рисунки получены с помощью светового микроскопа Leica DM 1000.

Для объектов составлены описания морфогенеза гинецея и схематические реконструкции его строения на разных стадиях развития.

Результаты исследования

Гинецей исследуемых видов изучался на ранних (Стадия I: формирование плацент, заложение семязачатков), средних (Стадия II: формирование семязачатков) и поздних (Стадия III: сформированные семязачатки) фазах развития. При его описании проводилось сравнение с ранее изученным модельным объектом *Coccyganthe flos-siculi* [49]. Результаты показали, что в развитии гинецея у изученных видов являются как общие, так и специфические черты. Обладая общим планом строения, виды имеют особенности в морфогенезе и происхождении выделяемых зон гинецея.

Особенности строения гинецея у представителей трибы *Lychnideae*. Гинецей представлен пятью сросшимися плодолистиками и характеризуется структурной зональностью, что дает возможность типизировать его как с позиции теории пельтатного, так и кондупликатного плодолистиков.

Изучение гинецея у *Coccyganthe flos-siculi* (горлицы кукушкина) показало, что он является синкарпно-паракарпным на ранних и средних стадиях, при этом синкарпная зона завязи составляет примерно $\frac{2}{3}$, а паракарпная зона — $\frac{1}{3}$ (рис. 1, 1–8 слева). Синкарпная зона завязи сформирована синасцидиатной областью разного происхождения и ей присуща центрально-угловая плацентация. На ранних стадиях развития плаценты являются одиночными. Постепенно они становятся интрузивными. Наружные плаценты, ориентированные к септам, являются стерильными и в дальнейшем функционируют как плацентарные obturators. Семязачатки располагаются в каждом гнезде двумя рядами на внутренних плацентах и формируются в базипетальном направлении.

В основании гинецея очень рано формируется U-образная синплацента [10], базальная часть которой представлена составной центральной плацентой (как продолжение меристемы оси цветка) — колумеллой [46], а боковые ответвления — угловыми плацентами в каждом плодолистике. Составная центральная плацента, или колумелла, является стерильной (рис. 1, 1, 2). Колумелла характеризуется радиальной симметрией и хорошо отличается по строению клеток. Они располагаются в виде

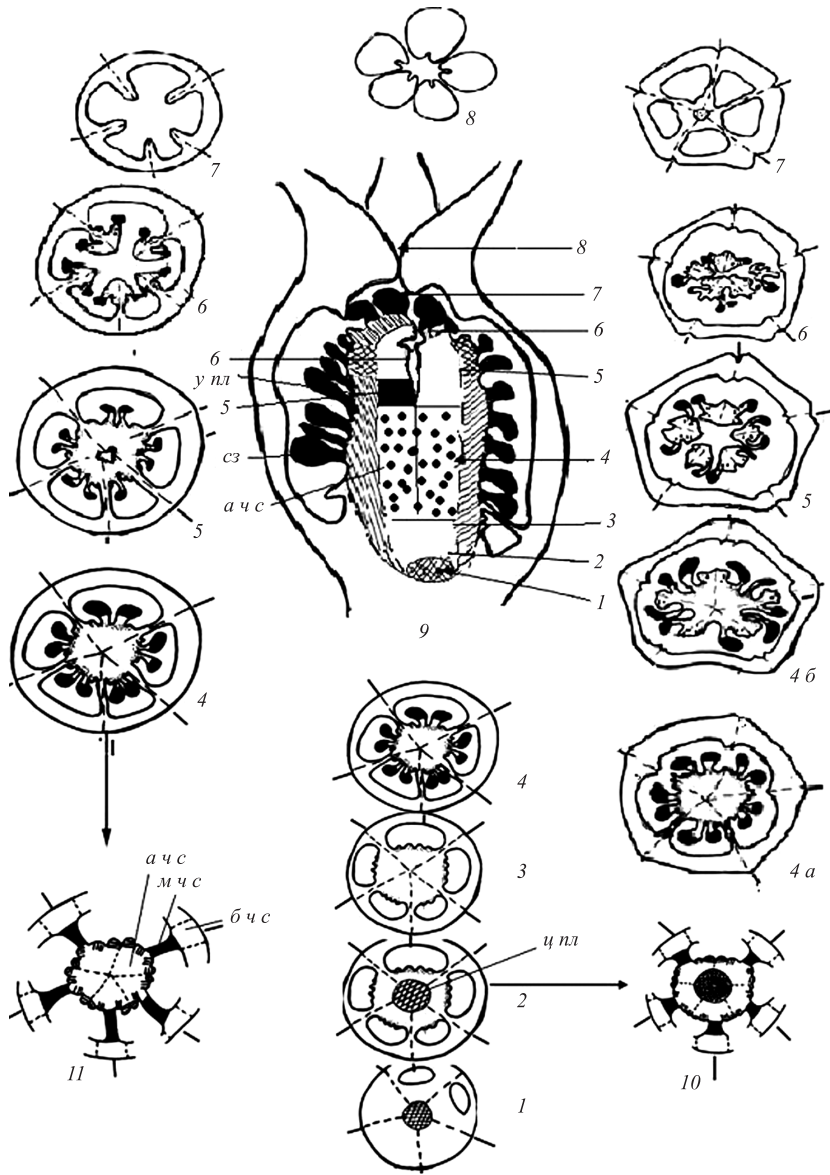


Рис. 1. Реконструкция строения гинецея *Cossyganthe flos-cuculi* (9–11) на средних (1–8) и поздних (1–4, 4а, 4б, 5–8) стадиях морфогенеза (схематизированно)

Области гинецея: 1–4, 4а, 4б — синасцидиатная (1–3 — стерильная, 4, 4а, 4б — фертильная части); 5 — гемисинасцидиатная; 6 — симпликатная; 7 — гемисимпликатная; 8 — асимпликатная (границы плодолистиков показаны прерывистыми линиями); 10, 11 — строение нижней части завязи за счет суртур и центральной плаценты (10) и только с участием суртур (11) (границы суртур показаны точками). у пл — угловая плацента, а ч с — апикальная часть суртуры, б ч с — базальная, м ч с — медианная (собственно септа), ц пл — центральная плацента. □ — синасцидиатная область (пельтатный фрагмент); ◻ — синасцидиатная область (кондупликатный фрагмент); ■ — гемисинасцидиатная область.

концентрических слоев, при этом наружные клетки характеризуются более плотной цитоплазмой и активно делятся периклинально. Таким образом, в основании гинецея за счет объединения центральных плацент (меристемы поперечной зоны) плодolistиков возникает пельтатный фрагмент синасцидиатной области. На границе с кондупликатной областью колумелла не выявляется. В центре гинецея наблюдается образование единой синтетической структуры за счет смыкания и последующего срастания апикальных частей сутур с угловыми плацентами, на которых формируются семязачатки (см. рис. 1, 3, 4). У *C. flos-cuculi* кондупликатная область синкарпной зоны возникает также, вероятно, конгенитально.

В верхней части завязи над кондупликатной областью сутуры начинают расходиться с образованием щели в центре (гемисинасцидиатная область синкарпной зоны) (см. рис. 1, 5 *слева*). Дальнейшее расхождение сутур приводит к формированию полости в завязи (симпликатная область), которая также демонстрирует различную организацию: фертильная (больше половины) (см. рис. 1, 6 *слева*) и стерильная (см. рис. 1, 7 *слева*). При этом на внутренних плацентах постепенно исчезают семязачатки, и они, как и наружные плаценты, начинают функционировать как клетки проводниковой ткани пестика. В дистальной части происходит обособление 5 стилодиев (апокарпная, или асимпликатная зона) (см. рис. 1, 8).

Переход от средней (формирование семязачатков) к поздней (семязачатки перед опылением) стадии является критическим периодом, поскольку в это время за счет разрушения клеток септ происходит обособление колончатой структуры и гинецей преобразуется в лизикарпно-синкарпный (см. рис. 1, 1–4, 4а, 4б, 5–8 *справа*). Наблюдается ряд особенностей в строении гинецея. Прежде всего, изменяется форма завязи, что обусловлено процессами разрастания от основания до средней части синкарпной зоны. В фертильной области синкарпной зоны изменяется форма гнезд, которые из овальных становятся широкотреугольными, при этом происходит приподнимание септ и разрастание угловых плацент в ее стерильной области вблизи колумеллы. В результате этих процессов нижние семязачатки фертильной области оказываются в латеральном положении. Еще одной особенностью является увеличение размеров клеток в септах и аккумуляция в них друз с кристаллами оксалата кальция. Друзы, накапливающиеся в стерильных областях (нижней синкарпной, верхней паракарпной и апокарпной зонах), участвуют в процессах метаболизма и исчезают в ходе развития. На большем протяжении завязи (до границы кондупликатного и пельтатного фрагментов синасцидиатной области) происходит разрушение клеток с друзами, что приводит к образованию полостей в септах. Процесс деструкции клеток осуществляется в базипетальном направлении и затрагивает сначала клетки паренхимы, а затем эпидермы. В основании завязи септы не разрушаются и гинецей сохраняет синкарпное строение [49].

У *Viscaria vulgaris* (смолки обыкновенной) из этой же трибы гинецей на ранних стадиях развития является преимущественно синкарпным (рис. 2, 1–7 *слева*). Степень выраженности синкарпии в разных частях завязи неодинакова. Нижняя часть завязи включает пельтатный фрагмент синасцидиатной области ($1/4$). В отличие от горичвета кукушкина, этот фрагмент длиннее и представлен не только стерильным, но и фертильными участками (см. рис. 2, 1–3 *слева*). По мере исчезновения колумеллы над синасцидиатной областью в центре завязи выявляется щель, образуется гемисинасцидиатная область ($2/4$) (см. рис. 2, 4), а затем наблюдается расхождение краев смежных

плодолистиков. В формирующейся симпликатной области ($1/4$), отчетливо выявляются промежуточные черты синкарпии (сохраняется центрально-угловая плацентация) и паракарпии (формируется общая полость в центре). Симпликатная область включает фертильный (рис. 2, 5) и стерильный (рис. 2, 6) участки. Паракарпная зона (гемисимпликатная область) представляет собой короткий столбик, в центре которого формируется канал (рис. 2, 7). В дистальной части происходит обособление 5 стилодиев (апокарпная, или асимпликатная зона) (рис. 2, 8).

Хотя плацентация является центрально-угловой, строение и протяженность плацент иные, чем у *Coscyganthe flos-cuculi*. Интрузивность (дифференциация внутренних и наружных ветвей) плацент выявляется с самых ранних стадий развития. При этом внутренние плаценты заканчиваются в симпликатной фертильной области (рис. 2, 5), тогда как наружные плаценты являются стерильными и заканчиваются на границе со стилодиями (рис. 2, 2–6 слева). На средних стадиях развития в каждом гнезде завязи (от гемисинасцидиатной до гемисимпликатной области) вследствие разрастания вентральных краев возникают дополнительные медианные плаценты, на которых формируется по одному ряду семязачатков (рис. 2, 4, 5, 6а, 6б). Формирование семязачатков происходит в базипетальном направлении.

На поздних стадиях развития гинецей у *V. vulgaris* становится синкарпно-лизикарпным (рис. 2, 1–7 справа). Как и у горичеца кукушкина, зональность в гинецеце сохраняется. Отличительной особенностью гинецеца у смолки обыкновенной является постгениральное формирование длинного кондупликатного фрагмента синасцидиатной области за счет смыкания и срастания апикальных частей сатур (рис. 2, 3б). Также иными оказываются и механизмы становления и проявления лизикарпии. Разрастание завязи происходит не в средней, а в базальной части. В клетках септ кроме идиобластов с большим количеством мелких кристаллов («кристаллического песка») и цистолитов накапливаются друзы с кристаллами — оксалатами кальция. Именно за счет последних и происходит разрушение клеток септ. Хотя процессы деструкции у обоих видов происходят в базипетальном направлении, топография разрушающихся клеток у видов различается: у смолки обыкновенной дегенерация выявляется в области апикальных, а не средних частей сатур, при этом частично сохраняются эпидермальные слои. В центре завязи возникает колонка, простирающаяся до границы пельтатного и кондупликатного фрагментов синасцидиатной области. Степень выраженности лизикарпии различна. В нижней (до границы с колумеллой) и средней частях завязи эпидермальные слои сохраняются на большем протяжении, тогда как в верхней части они присутствуют только со стороны стенки завязи. Еще одной особенностью верхней части завязи является наличие пяти семязачатков на медианных плацентах, которые характеризуются более крупными размерами, большей длиной фуникулуса и располагаются не в трансверсальной, а в продольной плоскости (рис. 2, 4–6а, 6б).

Особенности строения гинецеца у представителей трибы *Diantheae*. Гинецей у *Saponaria officinalis* L. и *Dianthus arenarius* L., входящих в состав трибы *Diantheae*, представлен двумя плодолистиками и характеризуется структурной зональностью на каждой из стадий развития. Соотношение зон изменяется в динамике. Несмотря на общий план строения гинецеца, виды имеют особенности в его развитии и генолизе выделяемых в нем зон.

Завязь у *Saponaria officinalis* (мыльнянки лекарственной) верхняя, одногнездная, с многочисленными семязачатками [52–54]. Отдельные этапы морфогенеза гинецеца были описаны ранее [55]. Анализируя морфологическое строение завязи *S. officinalis*,

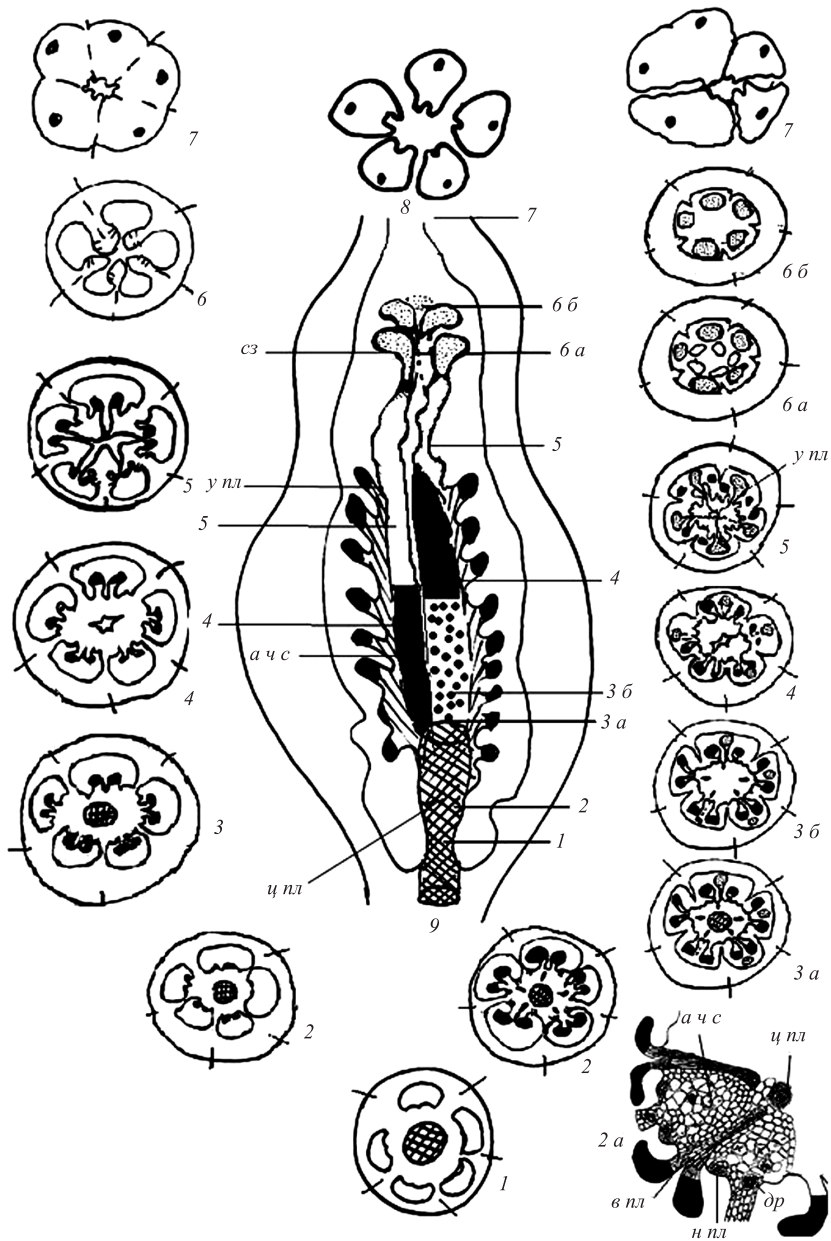


Рис. 2. Реконструкция строения гинецея *Viscaria vulgaris* (9) на ранних (1-8 слева) и поздних (1-8 справа) стадиях морфогенеза (схематизированно)

Области гинецея: 1-3а, 3б — синасцидиатная (1 — стерильная, 2, 3а, 3б — фертильная); 4 — гемисинасцидиатная; 5, 6, 6а, 6б — симпликатная (5 — фертильная, 6, 6а, 6б — стерильная); 7 — симпликатная, 8 — асимпликатная (границы плодolistиков показаны прерывистыми линиями). *в пл* — внутренние плаценты; *др* — друзы; *м пл* — медианные плаценты, *н пл* — наружные плаценты. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

можно отметить, что ее форма не идеально цилиндрическая, а, скорее всего, «кеглеобразная»: в верхней части заужена, тогда как в средней и, особенно в нижней, частях она расширена.

Гинецей у *S. officinalis* лизикарпно-синкарпный на ранних стадиях развития. Синкарпная зона ($1/3$) в основании завязи (рис. 3, 1–3 слева) сформирована синасцидиатной областью, вероятно, возникшей без участия колумеллы в результате очень раннего срастания вентральных краев смежных плодолистиков. Эта зона гетерогенна по строению и функции и подразделена на 2 участка примерно равной высоты: стерильный (проксимальный) и фертильный, в гнездах которого асинхронно (по диагонали) формируется 2 ряда кампилотропных семязачатков. В стерильном участке перегородки сохраняются в ходе всего морфогенеза гинецея. В фертильном участке уже на ранних стадиях развития (стадии заложения семязачатков) в паренхимных клетках средней области сутур накапливаются одиночные друзы кристаллов оксалата кальция, отмечаются признаки разрушения септ на границе с лизикарпной зоной (рис. 3, 3 слева). В результате дегенерации этих клеток в центробежном направлении вблизи лизикарпной зоны происходит асинхронное разрушение септ (рис. 3, 3 слева). Протяженная лизикарпная зона ($2/3$) (рис. 3, 4–5) имеет также различное строение. В средней части завязи лизикарпия, возникшая, возможно, на базе синкарпного строения, характеризуется формированием восьмиостной колонки в центре. Впадины звезды и внутренние выступы вблизи вентральных краев, на которых формируются семязачатки, соответствуют фертильным плацентам, а наружные выступы — стерильным. Следует отметить, что наружные плаценты не дорастают до основания завязи (их эпидермальные клетки становятся папилловидными, секреторными и функционируют как плацентарные обтураторы), но разрастаются в верхней части и входят в канал очень короткого столбика как трубка меньшего размера. Подобное строение обтуратора в области микропиле позволяет определить его как плодолистиковый [56], или париетальный [57]. Впадины (внутренние плаценты) и внутренние выступы звезды (медианные плаценты) также гетерогенны по своей структуре. В синкарпной и нижней части лизикарпной зон функциональными являются только внутренние плаценты, на которых формируется по одному ряду семязачатков с каждой стороны. В средней, морфологически зауженной части лизикарпной зоны и выше фертильными становятся медианные плаценты (рис. 3, 4), при этом изменяется положение семязачатков в завязи. Семязачатки на медианных плацентах почти сидячие, ориентированы в продольной плоскости, тогда как на внутренних плацентах — в трансверсальной. Во всех вариантах семязачатки на плацентах расположены со смещением.

В верхней «кеглеобразной» части завязи число семязачатков в лизикарпной зоне уменьшается вследствие стерилизации внутренних плацент. Эта часть является, по видимому, симпликатной по происхождению (семязачатки сохраняют центрально-угловое положение). В ней наблюдается расхождение апикальных частей сутур (рис. 3, 5 слева). При переходе завязи в рыльце формируется короткий столбик (паракарпная зона). В паренхимных клетках его канала отмечено накопление одиночных друз. Апокарпная зона представлена двумя стилодиями.

Начиная со средних стадий развития (стадии формирования семязачатков), идиобласты с друзами оксалата кальция активно дегенерируют на всем протяжении синкарпной зоны завязи, тем самым увеличивая протяженность лизикарпной зоны (ср. рис. 3, 1–7 слева и 1–7 справа). Все это приводит к тому, что на заключительных

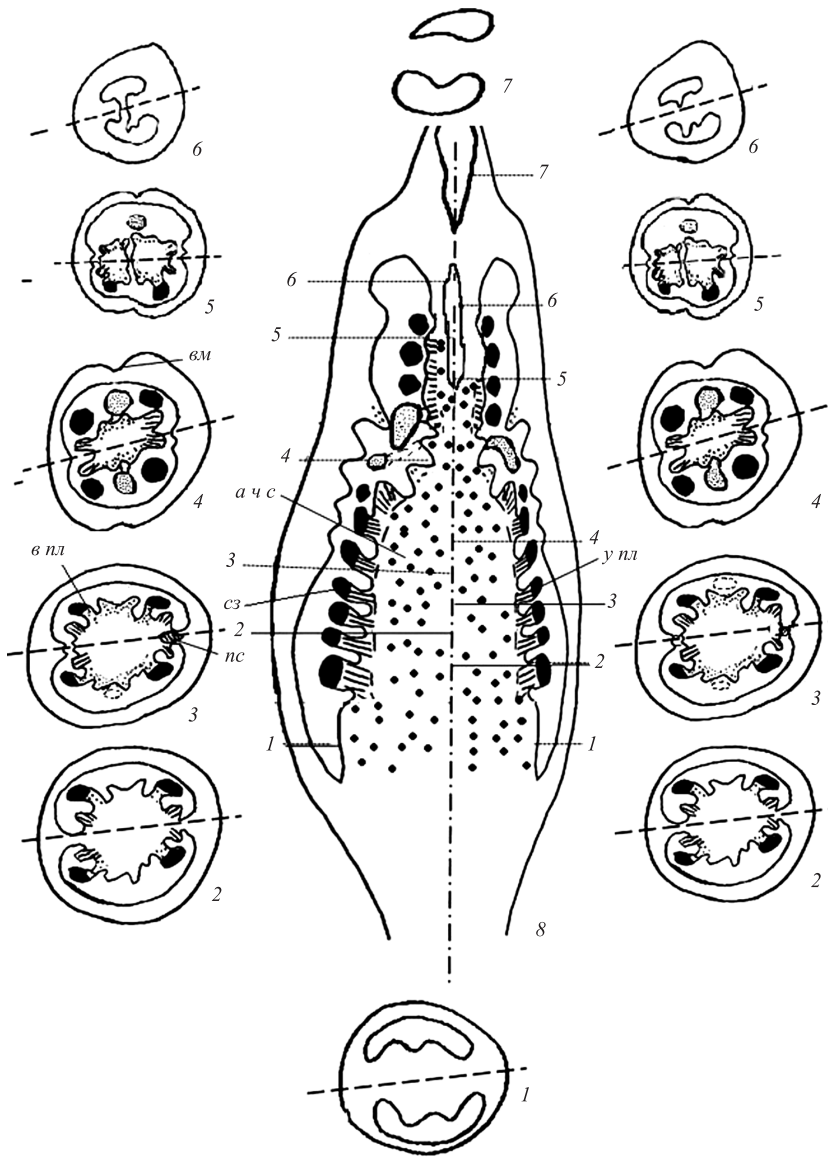


Рис. 3. Реконструкция строения гинецея *Saponaria officinalis* (8) на ранних (1-6 слева) и средних (1-6 справа) стадиях морфогенеза (схематизированно)

Области гинецея: 1, 2 — синасцидиатная (1 — стерильная, 2 — фертильная); 3 — переходная; 4 — лизикарпная; 5, 6 — симпликатная (5 — фертильная, 6 — стерильная); 7 — асимпликатная (границы плодолистиков показаны прерывистыми линиями). *впл* — выемка; *пс* — полость. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

стадиях (сформированные семязачатки) гинецей на большем протяжении завязи является лизикарпным (примерно $\frac{4}{5}$). И лишь в основании сохраняется короткая синкарпная зона ($\frac{1}{5}$), в фертильной зоне которой выявляется лишь один ряд семязачатков, располагающихся на внутренних плацентах. Столбик становится закрытым в результате постгенитального срастания сатур (рис. 3, б справа).

У *Dianthus arenarius* (гвоздики песчаной), начиная с ранних стадий (со стадии заложения семязачатков) развития, гинецей преимущественно синкарпный (рис. 4, 1–5 слева). В основании завязи путем конгенитального срастания абаксиальных поверхностей вентральных краев каждого из смежных плодолистиков формируется продолжительная синкарпная зона. Она сформирована синасцидиатной и гемисинасцидиатной областями разного происхождения и ей присуща центрально-угловая плацентация. В основании синасцидиатной области в отличие от *S. officinalis* в результате объединения центральных плацент (меристемы поперечной зоны) возникает пельтатный фрагмент с колумеллой (рис. 4, 1 слева). Кондупликатный фрагмент синасцидиатной области синкарпной зоны возникает также конгенитально. При этом сатуры с угловыми плацентами объединяются в центре гинецея без участия колумеллы (рис. 4, 2 слева). Стоит отметить, что составная плацента пельтатного фрагмента синкарпной зоны лишена семязачатков и является стерильной, тогда как в кондупликатном фрагменте данной зоны в каждом гнезде на внутренних плацентах начинают закладываться примордии семязачатков. Продолжительная гемисинасцидиатная область (рис. 4, 3 слева) у *D. arenarius* характеризуется расхождением сатур и образованием щели между слитыми вентральными краями плодолистиков. Дальнейшее расхождение сатур приводит к появлению полости и формированию симпликатной зоны: фертильной (рис. 4, 4 слева) и стерильной (рис. 4, 5 слева). Выше расположена апокарпная (асимпликатная) зона, представленная 2 свободными стилодиями (рис. 4, 6 слева).

Начиная со средних стадий развития (мейоз и начало развития зародышевого мешка), без изменения остается лишь проксимальный пельтатный фрагмент синкарпной зоны. В кондупликатном фрагменте и в гемисинасцидиатной области этой зоны отмечается ряд значительных структурных изменений. Прежде всего, начиная с верхней части и заканчивая пельтатным фрагментом синкарпной зоны, в центре завязи возникает полость и соответственно строение завязи на большем протяжении становится симпликатным. Это вызвано дифференциацией наружных плацент и появлением на них дополнительных рядов семязачатков. Полость, имеющаяся до этого в первичной симпликатной области, начинает формироваться в гемисинасцидиатной зоне за счет расхождения вентральных краев смежных плодолистиков. Сама же гемисинасцидиатная область становится очень короткой, оказывается рядом с пельтатным фрагментом и образуется за счет формирования лизигенной щели в месте срастания апикальных частей сатур кондупликатного фрагмента синкарпной зоны. В верхней части завязи за счет сближения и срастания сатур формируется столбик закрытого типа.

Средняя стадия развития гинецея у *D. arenarius* является критической, поскольку во время нее появляется полость не только в центре, но и в средних частях сатур, в результате чего создается пространство для дополнительных семязачатков. Внутренние паренхимные клетки в средних частях сатур начинают увеличиваться в размерах и разрушаются, эпидермальные слои сохраняются полностью, вызывая провисание перегородок. При этом в отличие от *S. officinalis* в них не отмечается отложения ни друз, ни гранул.

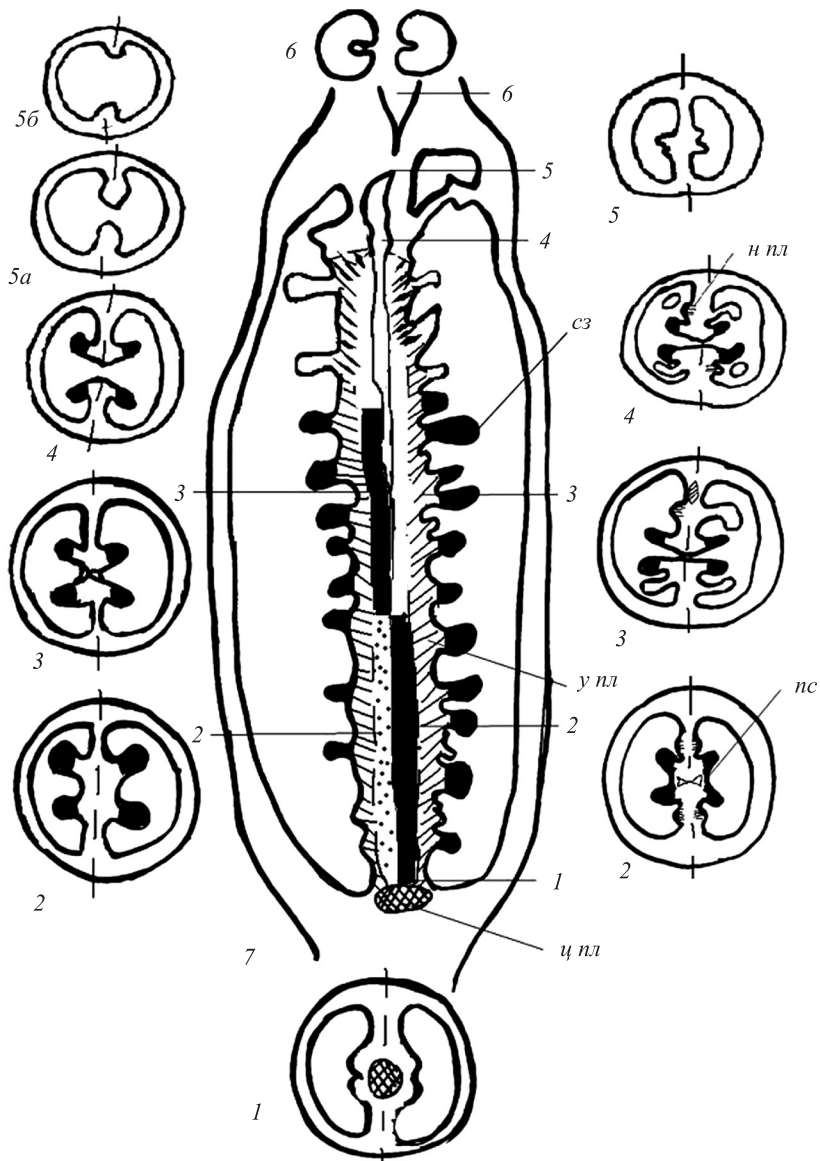


Рис. 4. Реконструкция строения гинецея *Dianthus arenarius* (7) на ранних (1-6 слева) и средних (1-6 справа) стадиях морфогенеза (схематизированно)

Области гинецея: 1, 2 (слева) — синасцидиатная (синкарпная: 1 — стерильная, 2 — фертильная); 2 (справа) и 3 (слева) — гемисинасцидиатная; 3, 4 (справа) и 4 (слева) — симпликатная; 5, 5а, 5б — гемисимпликатная; 6 — асимпликатная (границы плодолистиков показаны прерывистыми линиями). н пл — наружные плаценты. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1-3.

Все это приводит к тому, что на поздних стадиях (сформированные семязачатки) гинецей у *D. arenarius* становится преимущественно лизикарпным (см. рис. 4, 2–5 *справа*). При этом в гемисинасцидиатной области, как и на большем протяжении завязи происходит разрушение эпидермальных и внутренних клеток средних частей сатур. Лишь в основании гинецея сохраняется незначительная ($1/5$) стерильная пельтатная синкарпная зона, в которой клетки, образующие септы очень крупные, с большими межклетниками и напоминают губчатый мезофилл.

Обсуждение результатов исследования

Исследования, посвященные изучению строения гинецея у представителей семейства *Caryophyllaceae*, носят фрагментарный характер, порой несопоставимы между собой и ориентированы чаще всего на уточнение системы данного семейства.

В сем. *Caryophyllaceae* имеются сведения лишь по общей характеристике гинецея у таких видов, как *Lychnis dioica* [21], *Lychnis diurna* [22], *Silene noctiflora*, *Sagina procumbens*, *Saponaria officinalis* [27], *Dianthus barbatus*, *Lychnis flos-jovis* [29], *Corrigiola litoralis*, *Herniaria glabra* [30], *Melandrium album*, *Silene cucubalus*, *Stellaria media* [24], различные виды *Melandrium* [21], *Lychnis coronaria*, *Herniaria glabra* [32].

В литературе нет однозначного ответа на вопрос о природе лизикарпного типа гинецея. Возникновение гинецея с колончатой плацентой объясняется разрушением септ: у *Caryophyllaceae* этот процесс происходит в онтогенезе, тогда как у *Primulaceae* и *Lentibulariaceae* — в ходе филогенеза. Обычно считается, что деструкция септ происходит в цветке перед опылением. По данным [24], сначала дегенерируют внутренние клетки септ, а затем эпидермальные слои, при этом в основании гинецея септы остаются целыми.

В ходе нашего исследования было отмечено отложение разнообразных видов кристаллов (друз оксалата кальция, одиночных палочковидных кристаллов и кристаллического песка) в стенках завязи вблизи сатур, в паренхимных клетках септ и в апикальных частях перегородок. В подавляющем числе случаев клетки, содержащие эти вещества, увеличивались в размерах и были подвержены разной степени дегенерации. По литературным данным [58–60] у большого числа растений с иным строением гинецея по сравнению с представителями сем. *Caryophyllaceae* в клетках формирующейся завязи обнаружено большое количество оксалата кальция. Так, К. Дормер [61], при исследовании анатомической структуры плодов многих представителей трибы *Cardueae* семейства *Asteraceae*, указал на наличие слоя кристаллоносной ткани во внутренней части стенки завязи и пришел к выводу, что тип кристаллов имеет важное таксономическое значение. Наибольшее количество кристаллов наблюдается в перикарпии и тесте молодой семянки, а в зрелых плодах их количество уменьшается. При этом клетки мезокарпии, содержащие кристаллы, имеют перфорированные утолщенные стенки. Это мнение подтверждают и другие исследователи. Так, авторы работы [62], исследуя кристаллы оксалата кальция в завязи представителей семейства *Asteraceae*, предложили вариант возможного эволюционного развития сложноцветных, где отсутствие кристаллов оксалата кальция у таксонов, не содержащих дополнительно фитомелан, принято как примитивное состояние. Известно, что кристаллы оксалата кальция в виде друз накапливаются в клеточной оболочке (у голосеменных часто в коре и древесине стебля), вакуолях и цитоплазме. По мнению В. Г. Александрова [58],

в тканях из живых клеток оксалат кальция может быть вовлечен в обмен веществ. Однако чаще всего кристаллы оксалата кальция представляют собой вторичные метаболиты и их присутствие свидетельствует о старении или дегенеративных процессах, например, в перикарпии созревших и высыхающих плодов, стареющих листьях, корке стволов деревьев и кустарников.

Интересной особенностью морфогенеза гинецея у изученных видов является базипетальное разрушение клеток с друзами. В литературе существует мнение о корреляции между типом плацентации и направлением развития семязачатков [63–66]. Так, на осевых плацентах семязачатки развиваются в базипетальном направлении, на париетальных — в акропетальном и в обоих направлениях на переходных плацентах [65].

По мнению Т. Д. Веселовой [32], процесс разрушения септ у представителей семейства *Caryophyllaceae* связан с формированием особого септального obturatora. При этом отмечалось накопление крахмала и многочисленных друз оксалата кальция в клетках паренхимы. После оплодотворения кристаллоносные клетки разрушаются. Подтверждая существующую точку зрения о том, что клетки с друзами, возможно, проявляют признаки старения [58], Т. Д. Веселова [32] пришла к выводу, что разрушение клеток с друзами индуцируется железистой тканью obturatora и эти изменения служат одним из механизмов активного лизиса перегородок завязи и примыкающих частей плаценты. Наличие друз в перегородках гвоздичных отмечалось ранее у *Minuartia sclerantha* [67], однако нет никаких указаний на связь между накоплением друз и процессами разрушения септ в гинецее.

С формированием obturatora связывали и появление колончатой плаценты. Как и Т. Д. Веселова [32], ряд авторов [24, 28, 38] считают, что колонка оканчивается осевой структурой, которая контактирует с каналом столбика или рыльцем. Известно, что у цветковых растений obturatory, как специализированные ткани секреторного типа, формируются для обеспечения прохождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок. Они локализованы в различных частях завязи (париетальный, плацентарный и септальный) и семязачатка (фуникулярный, интегументальный, нуцеллярный) и представлены эпидермальными удлинненными клетками, которые растут в направлении микропиле и часто закрывают вход в него [57]. Возможно, что осевую структуру на верхушке колонки можно назвать париетальным, или столбиковым obturatorом. Но obturator такого типа обнаружен и у других растений, в гинецее которых колончатая плацента не возникает. У исследованных видов (*Coccyganthe flos-cuculi*, *Viscaria vulgaris*, *Dianthus arenarius*) obturator, вероятно, плацентарного типа. В него трансформируются эпидермальные клетки наружных стерильных плацент. У *Saponaria officinalis* кроме плацентарного, было отмечено наличие париетального [57] obturatora.

Еще одной особенностью морфогенеза лизикарпного гинецея является формирование в нем не одной полости (одного гнезда), а двух полостей. Большая полость, образующаяся за счет разрушения септ, не гомологична гнезду паракарпного гинецея. Наряду с этим у изученного нами вида при отсутствии смыкания и срастания сугур в центре симпликатной области формируется настоящая полость, располагающаяся в центре. Это не позволяет согласиться с мнением ряда авторов, объединяющих гинецей с колончатой плацентацией с собственно паракарпным гинецеем с париетальной плацентацией в рамках единого паракарпного типа [1, 5, 68].

Завязь и семязачаток возникли в ходе эволюции как единая система, обеспечивающая опыление, оплодотворение и возникновение нового спорофита. Поэтому изме-

Таблица 1. Особенности строения завязи и плаценты семейства *Sagurhuaceae* в связи с возникновением лизикарпии

Таксон (подсемейство, триба)	Вид	Форма завязи	Строение плаценты и семязачатков		
			наружные	внутренние	медианные
<i>Silenoideae</i> , <i>Lychnoideae</i>	<i>Cossuganthe flos-siculi</i>	Завязь «кубышкообразная», расширена в средней части	Стерильные; от пельтатного фрагмента синасцидиатной области до симпликатной	Фертильные, от фертильной части пельтатного фрагмента синасцидиатной области до симпликатной; семязачатки на коротких фуникулусах, ориентированы в трансверсальной плоскости	Отсутствуют
	<i>Viscaria vulgaris</i>	Завязь «келлеобразная», заужена в верхней и расширена в средней части	То же	Фертильные, от фертильной части пельтатного фрагмента до симпликатной фертильной области; семязачатки на коротких фуникулусах, ориентированы в трансверсальной плоскости	Фертильные от гемисинасцидиатной до гемисимпликатной области;
<i>Silenoideae</i> <i>Diantheae</i>	<i>Saponaria officinalis</i>	То же	Стерильные, от фертильной части синасцидиатной области до фертильной симпликатной	Фертильные, от фертильной части синасцидиатной области до фертильной симпликатной; семязачатки на коротких фуникулусах, ориентированы в трансверсальной плоскости	Фертильные в средней зауженной лизикарпной фертильной зоне; семязачатки почти сидячие, ориентированы в продольной плоскости
	<i>Dianthus arenarius</i>	Эллиптическая завязь	От симпликатной области до гемисимпликатной	Фертильные, от фертильного кондуктатного фрагмента синасцидиатной области до симпликатной	Отсутствуют

Таблица 2. Время и механизмы становления лизикарии у изученных таксонов семейства *Sagurorhynchoaceae*

Таксон (подсемейство, триба)	Вид	Число плодо- листиков	Тип гинецея		Критическая стадия разви- тия гинецея	Время и механизмы возникновения лизикарии		
			В начале развития	Перед опылением		Направленность и локализация мест разрушения сепа	Особенности разрушающихся клеток	Протяженность лизикарии
<i>Silenoideae</i> , <i>Lychnoideae</i>	<i>Coccyganthe</i> <i>flos-cuculi</i>	5	С-П	Л-С	Стадия II	Базипетальное; средние части сутур	Друзы оксалата кальция	От симпликатной до границы конулли- катного и пельтагно- фрагментов синасци- диатной области
	<i>Viscaria</i> <i>vulgaris</i>	5	С	С-Л	Стадия III	Базипетальное; апикальные части сутур, с частичным сохранением эпи- дермальных слоев	Друзы оксалата кальция	От стерильной сим- пликатной до пель- тагно фрагмента синасцидиатной об- ласти
<i>Silenoideae</i> <i>Diantheae</i>	<i>Saponaria</i> <i>officinalis</i>	2	Л-С	Л-С	Стадия I	Базипетальное; средние части сутур	Идиобласты с друзами оксалата кальция	От фертильной сим- пликатной до пере- ходной зоны синасци- диатной области
	<i>Dianthus</i> <i>areolaris</i>	2	С	Л	Стадия II	Базипетальное; средние части сутур	Апоптоз	От симпликатной до стерильного пельтаг- ного фрагмента си- насцидиатной области

Примечание. Процессы, происходящие на стадиях (Стадия I, Стадия II, Стадия III) указаны в тексте. Л — лизикариный; Л-С — лизикарино-синкарпный; С — синкарпный; С-Л — синкарпно-лизикариный; С-П — синкарпно-паракарпный.

нения одной структуры вызывали соответствующие трансформации другой. В основе становления многосемянных типов гинецея, особенно ценокарпного, лежат универсальные принципы организации, предложенные ранее для характеристики семязачатка и его отдельных структур [57]. Применительно к гинецею, каждое структурное преобразование возникает на определенной стадии развития и в определенной зоне (принцип пространственно-временной координации). При этом необходимость создания пространства в завязи для размещения всех развивающихся семязачатков вызывает изменения в форме завязи, строении плацент (табл. 1), семязачатков (особенно фуникулуса и обтуратора), расхождении краев смежных плодолистиков, разрушении септ, которые осуществляются сопряженно (каскадно) в разное время. В результате этого перед опылением формируются разнообразные типы строения гинецея.

В связи с этим мы склонны предположить, что лизикарпный тип гинецея является экологическим вариантом преимущественно синкарпного типа. Его становление связано с созданием условий в завязи, необходимых для развития всех заложившихся семязачатков. Возникая в морфогенезе представителей семейства *Caryophyllaceae*, лизикарпный тип является своего рода экологической идиоадаптацией. Становление лизикарпии проявляется на разных стадиях и в разных частях завязи (табл. 2) в виде полного или частичного разрушения септ: в верхней части (до середины синасцидиатной зоны границы пельтатного и кондупликатного фрагментов) у *Viscaria vulgaris*, в средней расширенной части у *Coccyganthe flos-cuculi* (до границы кондупликатного и пельтатного фрагментов синасцидиатной зоны), в нижней расширенной части *Saponaria officinalis* (до фертильной области синкарпной зоны), в нижней части *Dianthus arenarius* (до стерильного пельтатного фрагмента синкарпной зоны).

* * *

Авторы благодарят сотрудника Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Г. Ю. Конечную за помощь при сборе материала.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00277).

Литература

1. Grisebach A. Grundriss der systematischen Botanik. Göttingen, 1854. 180 S.
2. Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1923. Teil 3. S. 1821–2078.
3. Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A. F. W. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena, 1900. Auflage 4. 588 S.
4. Wettstein R. R. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig; Wien, 1903–1908. 577 S.
5. Troll W. Zur Auffassung des parakarpn Gynaeceums und des coenokarpn Gynaeceums überhaupt // Planta. 1928. Bd 6. Hf. 2. S. 255–276.
6. Troll W. Morphologie der schildförmigen Blätter // Planta. 1932. Bd 17. Hf. 1. S. 153–230; Hf. 2. S. 231–314.
7. Troll W. Über Bau und Nervatur der Karpelle von *Ranunculus* // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1934. Bd 52. Hf. 4. S. 214–220.
8. Troll W. Die morphologische Natur der Karpelle // Chronica Bot. 1939. Bd 5. Hf. 1. S. 38–41.
9. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena, 1957. 420 S.
10. Leinfellner W. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. 1951. Bd 98. Hf. 3. S. 338–358.

11. Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков // Изв. Арм. филиала АН СССР. 1942. Т. 3–4 (17–18). С. 91–112.
12. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.
13. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
14. Тахтаджян А. Л. Плодолистики, или карпелли // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 31–33.
15. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
16. Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 63–74.
17. Endress P. K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162, N 5. P. 1111–1140.
18. Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (*Celastraceae*, *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 149, N 2. P. 129–194.
19. Schönnenberger J. Comparative floral structure and systematic of Fouquieriaceae and Polemoniaceae (Ericales) // Int. J. Plant Sci. 2009. Vol. 170, N 9. P. 1132–1167.
20. Takhtajan A. Flowering plants. Springer, 2009. 871 p.
21. Van Tieghem P. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris, 1868. 261 p.
22. Lister G. On the origin of the placentas in the tribe *Alsineae* of the order Caryophylleae // J. Linn. Soc. Bot. 1884. Vol. 20, N 130. P. 423–429.
23. Douglas G. E. Studies in the vascular anatomy of the *Primulaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 3. P. 199–212.
24. Hartl D. Die Beziehungen zwischen den Plazenten der Lentibulariaceen und Scrophulariaceen nebst einem Excurs über Specialisationsrichtungen der Plazentation // Beitr. Biol. Pflanz. 1956. Bd 32. Hf. 3. S. 471–490.
25. Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.
26. Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
27. Dawson M. L. The floral morphology of the *Polemoniaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 7. P. 501–511.
28. Dickson J. Studies in the floral anatomy. III. An interpretation of the gynaecium in the *Primulaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 6. P. 385–393.
29. Thomson B. F. The floral morphology of the *Caryophyllaceae* // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29, N 4. P. 333–349.
30. Eckardt T. Nachweis der Blattbürtigkeit ("Phyllosporie") grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen // Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1955. Bd 68. Hf. 4. S. 167–182.
31. Bocquet G. The structure of the placental column in the genus *Melandrium* (*Caryophyllaceae*) // Phytomorphology. 1959. Vol. 9, N 3. P. 217–221.
32. Веселова Т. Д. О морфологической природе obturatora у гвоздичных // Биол. Науки. 1991. № 2. С. 93–103.
33. Dickson A. On the development of the flower of *Pinguicula vulgaris* L. with remarks on the embryos of *P. vulgaris*, *P. grandiflora*, *P. lusitanica*, *P. caudata*, and *Utricularia minor* // Transact. Royal Soc. Edinburgh. 1869. Vol. 25. P. 639–653.
34. Kamienski F. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien // Bot. Zeitung. 1877. Bd 35, N 48. S. 761–776.
35. Luetzelburg P. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien // Flora. 1910. Bd 145. S. 145–212.
36. Khan R. A contribution to the embryology of *Utricularia flexuosa* Vahl // Phytomorphology. 1954. Vol. 4, N ½. P. 80–117.
37. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.
38. Schlagorsky M. Das Bauprinzip des Primulaceengynözeums bei der Gattung *Cyclamen* // Österr. Bot. Zeitschr. 1949. Bd 96, Hf. 3–3. S. 361–368.

39. Roth I. Histogenese und morphologische Deutung der Plazenta von *Primula* // Flora. 1959. Bd 148, Hf. 2. S. 129–152.
40. Pankow H. Histogenetische Untersuchungen an der Plazenta der Primulaceen // Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1959. Bd 72, Hf. 3. S. 111–122.
41. Иванина Л. И. Семейство геснериевых. Карпологический обзор. Л., 1967. 126 с.
42. Веселова Т. Д., Тимонин А. К. Развитие женской генеративной сферы *Pleuropetalum darwini* Hook. f. (*Caryophyllidae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 4. С. 33–39.
43. Veselova T. D., Timonin A. C. *Pleuropetalum* Hook.f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 99–116.
44. Трусов Н. А. Морфолого-анатомическое строение плодов представителей семейства *Celastraceae* R. Br. в связи с их масличностью : автореф. ... канд. биол. наук. М., 2010. 20 с.
45. Matthew M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematic in *Rhizophoraceae*, *Erythroxylaceae* and the potentially related *Ctenolophonaceae*, *Linaceae*, *Irvingiaceae* and *Caryocaraceae* (Malpighiales) // Bot. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 166. S. 331–416. With 197 figures.
46. Шамров И. И. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 8. С. 1041–1070.
47. Шамров И. И., Геворкян М. М. Структурная организация гинецея в семействе *Аросунасеае* // Бот. журн. 2010а. Т. 95, № 2. С. 145–168.
48. Шамров И. И., Геворкян М. М. Сравнительная характеристика гинецея в семействах *Аросунасеае*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* // Бот. журн. 2010б. Т. 95, № 12. С. 1673–1699.
49. Шамров И. И., Котельникова Н. С. Особенности формирования гинецея у *Coccycyanthe flos-ciculi* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 7. С. 826–850.
50. Angiosperm phylogeny group. An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII // Bot. J. Lin. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
51. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.
52. Турсунов Д. Ю. Морфолого-биологическая характеристика видов мыльного корня. Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, 1973. С. 41–47.
53. Мотхин И. Н. Биологические особенности мыльнянки лекарственной (*Saponaria officinalis* L.) в культуре под Ташкентом. Перспективные сапониноносные растения и опыт их культуры. Ташкент, 1975. С. 54–72.
54. Шульц В. А. Род Мыльнянка (*Saponaria* L. s.l.) во флоре СССР. Рига, 1989. 123 с.
55. Котельникова Н. С., Шамров И. И. Сравнительный анализ формирования гинецея у *Coccycyanthe flos-ciculi* и *Saponaria officinalis* (*Caryophyllaceae*) // Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Карпология и репродуктивная биология высших растений», посвященная памяти профессора А. П. Меликяна / Москва, ГБС им. Н. В. Цицина РАН, 18–19 октября 2011 г. М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. С. 122–128.
56. Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.
57. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.
58. Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1954. 499 с.
59. Савченко М. И., Комар Г. А., Белякова Г. Н. О связи процесса дегенерации ядра растительной клетки с образованием в ней кристаллов оксалата кальция // Рост растений. II Морфогенез. Львов: Изд-во Львовского университета, 1959. С. 66–69.
60. Савченко М. И., Комар Г. А. Образование и роль кристаллов оксалата кальция в растительной клетке // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII. Вып. 5. М.; Л., 1962. С. 86–106.
61. Dormer K. J. The crystals in the ovaries of certain Compositae // Ann. Bot. London. 1961. Vol. 25. P. 241–254.
62. Mukherjee S. K., Nordenstam B. Distribution of calcium oxalate crystals in the cypselar walls in some members of the Compositae and their taxonomic significance // Comp. Newsl. 2010. N 48. P. 63–88.
63. Payer J.-B. Traite d'organogenie comparee de la fleur. Paris: Masson, 1857. Т. 1–2. P. 785.

64. Kaplan D. R. Histogenesis of the androecium and gynoecium in *Downingia bacigalupii* // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. P. 933–950.
65. Okamoto M. Centrifugal ovule inception I. Sequence of ovule inception in *Silene cucubalus* // Bot. Mag. Tokyo. 1984. Vol. 97. P. 345–353.
66. Endress P. K. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution // Ann. Bot. 2011. Vol. 107. P. 1465–1489.
67. Mattfeld J. Zur Kenntnis der Phylogenie unterständiger Fruchtknoten bei den Caryophyllaceen // Ber. deutsch. Bot. Gesellsch. 1921. Bd 39. S. 275–280.
68. Ehrendorfer F. Spermatophyta, Samenpflanzen // Denffer von D., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H. Lehrbuch der Botanik. Jena, 1978. S. 698–855.

Статья поступила в редакцию 7 июня 2012 г.