

На правах рукописи

Геворкян Маргарита Мартиновна

**ФОРМИРОВАНИЕ ГИНЕЦЕЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
Arosynaceae L. de Jussieu**

03.02.01 – «Ботаника»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2010

Работа выполнена в Российском государственном педагогическом университете им. А.И. Герцена

Научный руководитель

доктор биологических наук

Шамров Иван Иванович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,

профессор

Найда Надежда Михайловна

доктор биологических наук,

Кравцова Татьяна Ивановна

Ведущая организация

Санкт-Петербургский

государственный университет

Защита состоится **26 января 2011 г. в 14 часов** на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел. (812)346-47-06, факс (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Автореферат разослан « » ноября 2010 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук

О.Ю. Сизоненко

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Начиная с первой классификации пестиков (Grisebach, 1854), в литературе дискутируются принципы выделения типов гинецея покрытосеменных растений. Существует широкий спектр мнений, как по структурной типификации вариантов гинецея, так и возможным направлениям их эволюционных преобразований (Troll, 1928, 1939; Goebel, 1933; Eckard, 1937, 1938; Leinfellner, 1950, 1951, 1969a, b; Winkler, 1941; Тахтаджян, 1948, 1964, 1980; Baum, 1952a, 1953; Ehrendorfer, 1978; Varabe et al., 1987; Тимонин, 2005; Шамров, 2009, 2010a, б; Takhtajan, 2009). Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что определение типа гинецея, главным образом, по особенностям его строения в средней части завязи (теория кондупликатного плодолистика), не всегда правомерно, так как необходимо учитывать также особенности строения завязи в основании и верхней части (теория пельтатного плодолистика). Сторонниками пельтатной теории плодолистика при окончательном определении типа истинными признаются лишь те варианты гинецея, которые возникают при конгенитальном срастании, тогда как явление постгенитального объединения плодолистиков при этом не учитывается. При идентификации типов гинецея большое значение придается характеру плацентации семязачатков в завязи. Однако специфика строения плацент и приуроченность их к определенным типам гинецея до сих пор дискутируется в литературе (Troll, 1928; Зажурило, Кузнецова, 1939; Lindsey, 1940; Тахтаджян, 1942, 1964; Puri, 1952, 1961; Имс, 1964; Takhtajan, 2009). Актуальность таких разработок определяется не только теоретической целесообразностью при решении проблем морфологии и анатомии завязи и гинецея в целом, но и значимостью этих структур при обсуждении спорных вопросов систематики и филогении.

В семействе *Аросупасеае* проблемы типизации гинецея, состоящего из двух плодолистиков, находятся в центре внимания многих исследователей. В нём описаны различные варианты гинецея (апокарпный, вторично апокарпный, паракарпный, псевдо-синкарпный, синкарпный, эусинкарпный и вторично синкарпный) и положения завязи (верхняя, нижняя, полунижняя), что, по-видимому, отражает специфику внутрисемейственных взаимосвязей таксонов различного ранга (Baillon, 1891; Woodson, 1930; Carr, Carr, 1961; Тахтаджян, 1966; Fallen, 1985, 1986; Endress, Bruyns, 2000; Wyatt, Lipow, 2007). Именно особенности организации гинецея

и завязи были учтены при выделении подсемейств и триб в сем. *Arosynaceae* в системе K.Schumann (1895). Однако, вследствие недостаточной изученности морфогенеза целесообразность выделения ряда типов гинецея является неоправданной. Возможно, одной из причин является отсутствие единых подходов по анализу строения гинецея, поскольку его исследование в сем. *Arosynaceae* чаще всего проводилось только на одной из стадий формирования цветка. Эти термины и соответственно характеристики типов гинецея вошли в систематические обзоры и статьи по отдельным таксонам семейства, что не позволяет проводить качественное сравнение и решать вопросы систематики и филогении.

Для сравнения формирования гинецея были взяты представители близкородственных семейств *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* из порядка *Gentianales*. Как свидетельствуют литературные данные, в сем. *Arosynaceae* наряду с апокарпным гинецеом (как в сем. *Asclepiadaceae*) был обнаружен паракарпный тип (как в сем. *Gentianaceae*).

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является выявление морфологической природы гинецея у ряда представителей семейства *Arosynaceae* и некоторых видов близкородственных семейств *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* в связи с проблемами его типизации. Исходя из этого определены следующие **задачи исследования:**

1. Изучить морфогенез гинецея в процессе развития цветка у представителей семейств *Arosynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae*.
2. Выявить особенности строения гинецея в различных его областях.
3. Выявить морфологические особенности гинецея, определяющие разные его типы.
4. Выявить черты сходства и различия при формировании однотипных вариантов гинецея, включая особенности плацентации, у представителей семейств *Arosynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae*.

Научная новизна. Впервые прослежен генезис гинецея на разных стадиях развития и составлены детальные описания морфогенеза цветка у 9 представителей семейств *Arosynaceae* (5 видов), *Asclepiadaceae* (1 вид) и *Gentianaceae* (3 вида). У 4 видов, взятых для исследования (*Allamanda cathartica*, *Tabernaemontana divaricata*, *Trachomitum sarmatiense*, *Vincetoxicum hirundinaria*), данные по структуре гинецея

получены впервые. Проведен сравнительный анализ строения гинецея на разных этапах развития у представителей этих семейств.

Уточнен тип плацентации в семействе *Gentianaceae*. Впервые обнаружен промежуточный вариант плацентации у *Vincetoxicum hirundinaria* (сем. *Asclepiadaceae*). Выявлено, что в этом случае семязачатки формируются не только вдоль вентральных краев, но и на боковых поверхностях пластинки плодолистика.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты вносят теоретический вклад для решения проблем типизации гинецея, в том числе завязи, покрытосеменных растений. Данные по строению гинецея включены в характеристику семейства *Arosynaceae* для 7-го тома «Сравнительная анатомия семян» (2010). Полученные сведения могут оказаться полезными при обсуждении спорных вопросов систематики и филогении, а также в выявлении тенденций эволюции гинецея. Они могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в ВУЗах по морфологии, анатомии и систематике растений. Разработанные подходы, включающие комплексный анализ материала по серии продольных и поперечных срезов с учетом стадии развития и особенностей строения в различных областях гинецея, имеют методическое значение и могут быть использованы при изучении других групп растений.

Апробация. Материалы, содержащиеся в диссертационной работе, были представлены на научной конференции аспирантов и студентов ПГПУ «Молодежь – Науке» (Псков, Псковский государственный педагогический университет им. С.М. Кирова, 1-3 апреля 2008 г.; 1-3 апреля 2009 г.), на межвузовской конференции молодых ученых «Герценовские чтения» (Санкт–Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, 13-16 апреля, 2008 г.; 30 марта – 2 апреля, 2009 г.; 30 марта – 2 апреля, 2010 г.), на VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (Москва, Московский педагогический государственный университет, 12-16 ноября 2009 г.), на XVII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2010» (Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова, 12-15 апреля 2010 г.), на заседаниях кафедры ботаники Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена в 2007-2010 гг. и на заседании научного семинара Лаборатории анатомии и морфологии.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 работ, из них статей в рецензируемых журналах – 2, в коллективной монографии – 1, в сборниках трудов научных мероприятий – 6, тезисов – 1.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, списка литературы (196 наименований, в том числе 118 на иностранных языках) и приложения. Работа изложена на 130 страницах, включает 49 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Гинецей имеет различное строение и может быть образован одним или несколькими плодолистиками: апокарпный (из свободных плодолистиков) и ценокарпный. Ранние исследователи (Troll, 1928, 1932; Goebel, 1933) выделяли в ценокарпном гинецее два типа: синкарпный и паракарпный. А.Л. Тахтаджян (1942, 1948, 1964) паракарпный тип гинецея ограничил одногнездным гинецеем с париетальной плацентацией, а гинецей со свободной центральной плацентой выделил в особый – лизикарпный. Многие отечественные ботаники разделяют представления Тахтаджяна о наличии 4 типов гинецея (апокарпный, синкарпный, паракарпный и лизикарпный), которые вошли почти во все крупные сводки, учебники и оригинальные исследования. В зарубежной, особенно англоязычной, литературе все разнообразие гинецея сведено к двум – апокарпному и синкарпному (последний понимается широко и равнозначен ценокарпному). Тахтаджян (Takhtajan, 2009) в своей последней монографии вместо ценокарпного использовал синкарпный гинецей и выделял в нем эусинкарпный, паракарпный и лизикарпный типы. Выделяют также псевдоценокарпный (Troll, 1934; Schaepfi, 1937), псевдомономерный (Eckard, 1937; Тахтаджян, 1980; Eames, 1961; Varabe et al., 1987), фрагмокарпный (Бобров и др., 2009).

Организацию гинецея рассматривают с позиций различных гипотез. Согласно теории кондупликатного плодолистика строение плодолистика или пестика характеризуется одинаковым строением на всем протяжении завязи. Это упрощает процесс исследования и позволяет при типизации гинецея учитывать структуру не всей завязи, а чаще всего ее средней части на поперечном срезе (Goebel, 1933; Тахтаджян, 1948; Bailey, Swamy, 1951; Eames, 1961; Swamy, Periasamy, 1964). Однако

принципы выделения типов и терминология, которая используется при этом, широко дискутируются.

В противовес теории кондупликатного плодолистика была предложена концепция пельтатного плодолистика, согласно которой плодолистик можно представить как асцидий (в виде кувшина) с косо срезанным краем (Troll, 1932, 1939; Leinfellner, 1941, 1950, 1951). В таком плодолистике различают следующие зоны: проксимальную асцидиатную (не обнаруживается ни краев плодолистика, ни швов) и дистальную пликатную. В нижней части синкарпного гинецея находится синасцидиатная зона (завязь подразделяется на определенное число гнезд). Выше находится синпликатная (мы используем первичное написание «synplikate» - Leinfellner, 1950 - вместо широко распространенного термина «симпликатный») зона (плодолистики в этой части соединяются в центре, срастаясь только абаксиальными поверхностями, и в завязи на этом уровне имеется только одно общее гнездо). Дистальные участки синкарпного гинецея остаются свободными, составляя асинпликатную зону (она соответствует лопастям рыльца или стилодиям с рыльцами). В гинецее, характеризующимся неодинаковым строением в различных своих частях, была описана особая поперечная зона, или U-образная синплацента, которая проходит по адаксиальной стороне в асцидиатной или в центре синасцидиатной зоны (медианная плацента) и двумя ветвями (латеральные плаценты) продолжается по краям единственного плодолистика в пликатной или каждого плодолистика в синпликатной зоне. Эта точка зрения получила в дальнейшем широкое распространение в литературе (Leinfellner, 1950, 1969; Baum, Leinfellner, 1953; Frank, 1976; Волгин, Тихомиров, 1980; Taylor, 1991; Endress, 2001; Matthews, Endress, 2005; Тимонин, 2005).

Согласно представлениям W.Leinfellner (1950), синкарпный гинецей может быть двух типов: эусинкарпным и гемисинкарпным. Выявлены 2 основные особенности строения синкарпного гинецея: в его строении не все зоны могут быть представлены; их соотношение в гинецее может быть различным. Исходя из этого, было предложено различать несколько вариантов синкарпии: 1 - с синасцидиатной и асинпликатной зонами, 2 - с синасцидиатной, синпликатной и асинпликатной зонами, 3 - с синпликатной и асинпликатной зонами, 4 - с синасцидиатной и синпликатной зонами, 5 - с синасцидиатной зоной, 6 - с синпликатной зоной (Волгин, Тихомиров, 1980).

Таким образом, в литературе широко дискутируются принципы выделения типов гинецея, что возможно связано, с отсутствием единых подходов при описании строения гинецея. Это положение хорошо иллюстрируется изученными нами видами из порядка *Gentianales* по системе Тахтаджяна (Тахтаджян, 1966, 1987; Takhtajan, 1997, 2009).

Литературные данные по морфогенезу гинецея в семействе *Aposynaceae* либо очень фрагментарны, либо отсутствуют. Наиболее подробно на нескольких стадиях развития изучено формирование гинецея у *Allamanda schottii* (Fallen, 1985). Имеются отрывочные сведения по строению цветка у представителей семейств *Aposynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Gentianaceae* (Baillon, 1891; Melchior, 1964; Endress, Bruyns, 2000), строению завязи у *Catharanthus roseus* (= *Vinca rosea*) (Maheswari Devi, 1971), особенностям постгенитального объединения плодолистиков у этого же вида (Voke, 1949), объединению стилодиев с образованием столбика и рыльца у *Vinca minor* (Hanf, 1936), структуре гиностегия у *Aposynum androsaemifolium* (Endress, 2000), строению завязи в средней части на разных стадиях развития у *Gentiana cruciata*, *Swertia iberica* (Шамров, 1990, 2008; Shamrov, 1991).

В сем. *Asclepiadaceae* для большинства ранее изученных видов гинецей описан как апокарпный (Baillon, 1891; Melchior, 1964; Gori, 1973; Kadereit, Bernhard von Hagen, 2003), в то время как в сем. *Aposynaceae* наряду с апокарпным были обнаружены различные варианты ценокарпного гинецея (Baillon, 1891; Abrams, 1951; Engler, 1964; Melchior, 1964; Fjell, 1983; Li Ping-tao et al, 1995; Sipes, Wolf, 1997; Johnson et al., 1998; Sennblad et al., 1998; Endress, Bruyns, 2000). У небольшого числа представителей сем. *Aposynaceae* формируется паракарпная (хотя авторы называют ее синкарпной) одногнездная завязь (Baillon, 1891; Woodson, 1930; Fallen, 1985, 1986). Подобный тип строения гинецея отмечается и в большинстве работ по сем. *Gentianaceae* (Stolt, 1921; Melchior, 1964; Письяюкова, 1966; Hue et al., 2007; Шамров, 2008).

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были 9 видов из семейств *Aposynaceae* (*Allamanda cathartica* L., *Aposynum androsaemifolium* L.; *Tabernaemontana divaricata* (L.) R.Br., *Trachomitum sarmatiense* Woodson, *Vinca minor* L.), *Asclepiadaceae* (*Vincetoxicum*

hirundinaria Medik.) и *Gentianaceae* (*Gentiana cruciata* L., *G. lutea* L., *Swertia iberica* Fisch. et Mey.).

Материал был собран в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) на территории парка, интродукционного питомника, в оранжереях, а также в местах естественного произрастания (Себежский р-он Псковской обл.) в течение 2007-2009 гг.

Были изучены бутоны и цветки на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7) и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Паушева, 1974; Барыкина и др., 2004). Срезы получены с помощью ротационного микротомы. Толщина срезов 10-12 мкм. Препараты окрашивали сафранином по Картису, фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и светлым зеленым (Камелина и др., 1992; Жинкина, Воронова, 2000; Барыкина и др., 2004). Рисунки выполняли с применением копирующего устройства L3/20 на микроскопе Leica DM 1000. С полученных срезов были сделаны фотографии при помощи микроскопа со встроенной камерой Leica EC3.

Для обработки и визуальной оценки живого и зафиксированного материала были применены микроскоп Leica BME и стереоскопические микроскопы МБС-1, Stemi 2000C (Zeiss). Микрофотографии получены с помощью цифровой фотокамеры Nikon D70, установленной на стереоскопическом микроскопе Stemi 2000C (Zeiss). Изображения растений получены с помощью цифрового фотоаппарата Nikon Coolpix S220 и методом сканерографии (Герасимов, 2004) – сканер CanoScan LIDE 60.

ГЛАВА III. ФОРМИРОВАНИЕ ГИНЕЦЕЯ В СЕМЕЙСТВЕ *APOCYNACEAE*

Дано подробное описание морфогенеза у изученных нами видов по стадиям: 1) гинеей до заложения семязачатков, 2) гинеей во время заложения семязачатков, 3) гинеей во время формирования семязачатков, 4) гинеей на стадии сформированных семязачатков, 5) плод после опыления (только для *Vinca minor*). Приведены рисунки, соответствующие стадиям.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что в сем. *Apocynaceae*, по-видимому, отсутствуют таксоны с типичными синкарпным и апокарпным типами гинеея. Для большинства видов семейства характерно срастание элементов цветка

(чашелистиков, лепестков, тычиночных нитей, нектарников), плодолистиков между собой и с окружающими структурами, что приводит к формированию нижней или полунижней завязи. Даже при образовании верхней завязи плодолистки, включая их общую ножку, как правило, срastaются в основании (Шамров, Анисимова, Геворкян, 2010).

У большинства изученных нами представителей сем. *Аросунасеае* гинецей состоит из 2 плодолистиков и возникает как преимущественно апокарпный. Изучение морфогенеза показало, что топография зон гинецея, механизмы и степень срастания плодолистиков различаются у разных видов и изменяются в ходе формирования гинецея у одного вида.

Прежде чем анализировать формирование гинецея, обсудим некоторые примитивные и продвинутые черты в его организации. Как уже было отмечено, до сих пор нет общепринятой классификации, учитывающей имеющееся разнообразие гинецея покрытосеменных растений. И если генеральное направление его эволюции от апокарпного к синкарпному и паракарпному типам принято многими исследователями, то вопрос относительно исходного строения карпели в полимерно-апокарпном гинецее до сих пор не решен.

Исходя из общих направлений морфологической эволюции растений, полагаем, что в качестве примитивных (плезиоморфных) признаков при обсуждении полученных нами результатов следует рассматривать следующие: наличие ножки в плодолистике, разомкнутость его вентральных краев, свободное расположение элементов гинецея и, разумеется, его апокарпное состояние. К продвинутым (апomorphicным) признакам могут быть отнесены: отсутствие ножки в одиночном плодолистике или срастание ножек отдельных плодолистиков в одну общую структуру, объединение вентральных краев плодолистиков (способ и характер срастания изменяются от несовершенного постгенитального к совершенному постгенитальному, и, наконец, к конгенитальному) даже при условии их свободного расположения в гинецее, паракарпное и синкарпное состояние гинецея. К этому следует добавить, что ряд положений относительности эволюционного уровня некоторых черт гинецея согласуется с представлениями других авторов, использовавших для обсуждения вопросов систематики и филогении сем. *Аросунасеае* более 50 морфологических признаков (Endress et al., 1996; Alvarado-Cardenas, Ochoterena, 2007). Согласно концепции составления экономичных (филогенетических) деревьев (most parsimonious trees – MPTs) и представлениям этих

авторов, анцестральным является апокарпный гинецей, который своеобразно и преобразуется во вторично синкарпный у *Allamanda*, а также независимо и многократно в частично синкарпный у других таксонов семейства.

Изученные виды сем. *Aprocynaceae* различаются временем и особенностями формирования синкарпной зоны гинецея, строением завязи в апокарпной зоне и расположением компитума. *Aprocynum androsaemifolium* и *Trachomitum sarmatiense* присущи в большей степени специализированные черты в организации гинецея. Это проявляется, прежде всего, в том, что дифференциация меристемы поперечной зоны и образование центральной плаценты происходят раньше, чем у других видов (на стадии заложения семязачатков). Однако у *A. androsaemifolium* первичная синкарпная зона гинецея морфологически еще не выражена, хотя уже видны контуры двух сросшихся плодолистиков и их будущих гнезд. У *T. sarmatiense* выше этой зоны уже формируются первичные фертильные 2-гнездная синкарпная и одногнездная паракарпная зоны. У *A. androsaemifolium* первичная паракарпная зона выявляется только на средних стадиях развития цветка (семязачатки перед мейозом). У обоих видов протяженность фертильной синкарпной зоны увеличивается к моменту опыления за счет постгенитального преобразования участка первичной паракарпной зоны во вторично синкарпный. В апокарпной зоне плодолистиков сначала плотно прилегают друг к другу, а затем срастаются постгенитально по несовершенному (*A. androsaemifolium*) либо совершенному (*T. sarmatiense*) типам. К продвинутым признакам у этих растений также относятся: формирование полунижней завязи, отсутствие ножек у плодолистиков; подковообразная форма плодолистиков и их постгенитальное срастание в апокарпной зоне; закрытый столбик, в центре которого дифференцируется проводниковая ткань. В качестве примитивного признака следует отметить формирование в стенке завязи очень большого числа проводящих пучков, которые оканчиваются в цветоложе.

У *Vinca minor* в организации гинецея доминируют признаки промежуточного характера: позднее (к началу мегаспорогенеза) формирование синкарпной зоны гинецея, которое происходит как конгенитально за счет меристемы поперечной зоны, так и постгенитально в результате преобразования паракарпной области; нижняя и средняя части компитума характеризуются признаками полужакрытого столбика (наблюдается совершенное постгенитальное срастание краев

плодолистиков), тогда как его верхняя часть часто напоминает открытый столбик с каналом. Продвинутые черты: полунижняя завязь и совершенное постгенитальное срастание вентральных краев каждого плодолистика в апокарпной зоне гинецея. Примитивные черты: формирование в стенке завязи большого числа проводящих пучков наряду с дорсальным и вентральными.

Гинецей *Tabernaemontana divaricata* характеризуется преимущественно примитивными чертами в организации гинецея: завязь с признаками верхней и полунижней, что обусловлено асимметрией срастающихся элементов цветка; разомкнутость вентральных краев каждого плодолистика в апокарпной зоне; очень позднее (на стадии завершения мейоза в семязачатках) формирование синкарпной зоны гинецея, которое осуществляется с участием меристемы поперечной зоны, но главным образом в результате преобразования полупаракарпной области (возникающей в результате одностороннего срастания плодолистиков); открытый столбик, за исключением входящего в него гиностегия. Из продвинутых признаков выявлено лишь конгенитальное срастание ножек плодолистиков в одну общую черешковую структуру.

У небольшого числа представителей сем. *Aposynaceae* формируется паракарпный гинецей с одногнездной завязью (*Allamanda* - Baillon, 1891; Woodson, 1930; *Ambelania*, *Landolphia* - Fallen, 1986; *Carissa*, вероятно, *Acokanthera* - Endress, Bruyns, 2000). Исследование, проведенное нами у *Allamanda cathartica* показало, что на ранних стадиях развития в основании гинецея конгенитально формируются короткие стерильные синкарпная (выявляется только центральная плацента без семязачатков) и первичная паракарпная (срастание краев смежных плодолистиков происходит по несовершенному типу, присутствуют только латеральные плаценты без семязачатков) зоны. Большая часть гинецея является апокарпной, как и у других изученных видов сем. *Aposynaceae*. Однако, у *A. cathartica* в ходе развития первичная паракарпная зона трансформируется во вторичную стерильную паракарпную зону, при этом срастание краев смежных плодолистиков становится совершенным. Выше за счет смыкания и несовершенного срастания плодолистиков, за исключением лопастей рыльца, гинецей из апокарпного становится паракарпным.

Независимо от различий, касающихся времени и особенностей формирования различных зон в завязи, к моменту оплодотворения стилодии в дистальной части

гинецея объединяются в одну структуру с образованием столбика (открытый, закрытый, полужакрытый), заканчивающегося особой структурой - гиностегием.

По данным молекулярно-генетических исследований, в сем. *Aposynaceae* плезиоморфными признаками обладает подсемейство *Rauvolfioideae*, занимающее основание системы семейства. Различное строение цветка и плода делало весьма затрудненным выделение в нем достоверных взаимосвязей на уровне родов и триб (Endress et al., 2007a). На основании анализа 41 рода из этого подсемейства по данным морфологии и особенностям строения генома хлоропластов было выявлено, что это подсемейство является парафиллетическим и все таксоны укладываются в границы 12 клад (Simões et al., 2007). По мнению последних авторов, использовавшиеся ранее для разделения триб такие морфологические признаки, как синкарпные завязи, невскрывающиеся плоды, простые головчатые столбики и крылатые семена, по-видимому возникали в подсемействе параллельно и многократно. Изученные нами виды, относящиеся к трех самостоятельным подсемействам *Plumerioideae*, *Tabernaemontanoideae* и *Cerberioideae* (по Тахтаджяну, 1987) или к одному единому подсемейству *Plumerioideae* (по Takhtajan, 1997) либо *Rauvolfioideae* (по Takhtajan, 2009 и в большинстве филогенетических систем), по данным молекулярно-генетических исследований (Endress et al., 2007b) включены в разные трибы (всего выделено 12 триб) подсемейства *Rauvolfioideae*: *Vinceae* (*Vinca*), *Tabernaemontaneae* (*Tabernaemontana*), *Plumerieae* (*Allamanda*, сюда же относится *Cerbera*, а также *Plumeria*, характеризующаяся, по нашему мнению, самым примитивным строением гинецея – типичным апокарпным). Следует отметить, что по морфологическим данным род *Allamanda* было предложено выделить в отдельную подтрибу *Allamandinae* (Alvarado-Cardenas, Ochoterena, 2007), что подтверждается и нашими данными по строению и развитию гинецея: хотя у *Allamanda catartica* завязь верхняя (примитивный признак), его гинецей в ходе формирования из апокарпного состояния становится паракарпным (продвинутый признак). Виды родов *Aposynum* и *Trachomitum* во всех филогенетических системах включены в подсемейство *Aposynoideae* (в трибу *Aposyneae* – по Endress et al., 2007b).

ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ ГИНЕЦЕЯ В СЕМЕЙСТВАХ ASCLEPIADACEAE И GENTIANACEAE

Для сравнения формирования гинецея были взяты представители родственных семейств, так как в сем. *Aposynaceae* наряду с апокарпным гинецеом (как в сем. *Asclepiadaceae*) был обнаружен паракарпный тип (как в сем. *Gentianaceae*).

Гинецей у *Vincetoxicum hirundinaria* возникает как преимущественно апокарпный и состоит из 2 плодолистиков, которые конгенитально срастаются в основании. Они в большей части не срастаются с окружающими элементами цветка - нектарниками (их 10), тычиночными нитями, трубкой венчика, чашелистиками и прицветными листьями, за исключением короткой базальной области, при этом к моменту опыления срастание оказывается асимметричным. Таким образом, завязь у *V. hirundinaria* почти верхняя. Гинецей в основании является синкарпно-апокарпным (паракарпная зона не формируется в ходе развития), при этом его проксимальная область преобразуется в короткую стерильную синкарпную зону. Апокарпное строение присуще большей части гинецея, при этом от завязи до гиностегия плодолистики характеризуются признаками стилодиев. Выше гиностегия выявляются черты полужакрытого столбика (наличие проводниковой ткани и канала до границы с лопастями рыльца). В стенке завязи дифференцируется большое число проводящих пучков. Наряду с формированием семязачатков вблизи вентральных краев плодолистика выявлены случаи образования дополнительных семязачатков на боковых поверхностях пластики плодолистика (промежуточный вариант плацентации) (Шамров, Геворкян, 2010б).

Таким образом, у *V. hirundinaria* (*Asclepiadaceae*) морфогенез гинецея происходит как у большинства изученных видов семейства *Aposynaceae*. Однако ему присущ комплекс более примитивных черт, среди которых почти верхняя завязь, свободные до гиностегия стилодии, дополнительные семязачатки на пластинке плодолистика.

Гинецей в сем. *Gentianaceae*, состоящий из 2 плодолистиков, обычно описывают как паракарпный. У изученных нами видов сем. *Gentianaceae* гинецей, развивающийся преимущественно как паракарпный, имеет зональное строение, которое изменяется в ходе развития. Еще до формирования семязачатков в основании гинецея выявляется стерильная первичная синкарпная зона. Над ней формируется самая протяженная первичная паракарпная одногнездная зона, образованная за счёт объединения и последующего постгенитального срастания двух плодолистиков по несовершенному типу. Дистальная часть гинецея является апокарпной и

представлена двумя стилодиями, заканчивающимися лопастями рыльца. Паракарпная область гинецея не одинакова по строению и репродуктивной способности. Она стерильная в нижней и верхней частях, при этом механизмы срастания плодолистиков в них неодинаковые: совершенное постгенитальное срастание в нижней части (вторично паракарпная зона) и несовершенное – в верхней (первичная паракарпная зона). В средней (фертильной) части завязи отмечается срастание обоих типов. Стилидии также срастаются по несовершенному типу, при этом в коротком столбике формируется канал, закрывающийся при переходе в лопасти рыльца.

Таким образом, в гинецее изученных нами видов четко прослеживается структурная зональность, и его нельзя однозначно описать ни как апокарпный, ни как ценокарпный. С позиций концепции пельтатного плодолистика в гинецее преимущественно апокарпного типа у каждого плодолистика можно выделить короткую стерильную асцидиатную и протяженную фертильную пликатную зоны, а в гинецее соответственно - короткие синасцидиатную (2-гнездное строение) и нижнюю синпликатную (одногнездное строение) зоны, очень протяженную – нижнюю асинпликатную зону, верхнюю синпликатную и короткую верхнюю асинпликатную (лопасти рыльца, у *V. minor* часто и верхняя часть столбика) зоны. У всех изученных нами видов в разные периоды формирования гинецея в ходе постгенитального срастания происходит исчезновение одногнездности в нижней синпликатной зоне и вся проксимальная часть завязи становится 2-гнездной за счет постепенного объединения не только латеральных, но и вентральных краев смежных плодолистиков. Указанное строение гинецея (наличие синасцидиатной, чередующихся нижней, верхней синпликатной и асинпликатной зон) укладывается в одну из разновидностей 2-го варианта синкарпии (Волгин, Тихомиров, 1980). В гинецее преимущественно паракарпного типа выделяются следующие зоны: синасцидатная, синпликатная и асинпликатная. В отличие от видов с преимущественно апокарпным гинецеем, особенности развития паракарпного гинецея соответствуют типичному 2-му варианту синкарпии упомянутой выше классификации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существует точка зрения, что возникновение различных типов ценокарпного гинецея характерно лишь для примитивных представителей сем. *Arosynaseae*, тогда как

большинству видов (Fallen, 1986) характерен вторично апокарпный гинецей, который рассматривается как более продвинутый по сравнению с синкарпным. Считается, что во многих родах подсемейства *Rauvolfioideae* завязи синкарпные, тогда как у большинства представителей подсемейства *Aposynoideae* два плодолистика гинецея свободны в области, где формируются семязачатки, но сливаются в верхней части, образуя компитум (Wyatt, Lipow, 2007). По мнению этих авторов, в семействе *Aposynaceae* (особенно в подсемействе *Asclepioideae*) из-за отсутствия слияния плодолистиков в верхней части произошла потеря процессов образования компитума. Но поскольку подсемейство *Asclepioideae* формирует одну более продвинутую кладу APSA с *Aposynoideae*, *Periplocoideae*, *Secamonoideae*, на основании нового объяснения сделан вывод, что в этом случае возникает вторичная апокарпия. Было обнаружено, что становление вторичной апокарпии у некоторых видов подсемейства *Asclepioideae* (*Asclepias*, а также и у изученного нами *Vincetoxicum*) коррелирует с функционированием поздно проявляющейся системы самонесовместимости. При этом обычно один плодолистик опыляется и образуется в дальнейшем единственный плод, а второй из-за нехватки пыльцы часто дегенерирует. У *Vincetoxicum hirundinaria*, по нашим данным, дистальная область гинецея характеризуется наличием компитума (представленного гиностегием), как и у других представителей сем. *Aposynaceae* s.l. Срастание стилодиев в нижней части отсутствует, но большая часть представляет единую структуру – столбик специфического строения. Недоразвитие одного из плодолистиков мы обнаружили у одного из представителей не продвинутого, а примитивного подсемейства *Rauvolfioideae* сем. *Aposynaceae*. У *Vinca minor* в ряде случаев второй плодолистик отстает в развитии, что приводит к недоразвитию одного из двух плодов либо к гетерокарпии. Для этого вида характерны отклонения в строении верхней части столбика (выше гиностегия). Чаще всего здесь обнаруживается канал и разобщенность плодолистиков, при этом протяженность апикальной области столбика может быть различной. Иногда плодолистики в этой зоне компитума оставались сросшимися, как и на всем протяжении столбика, но в центре на месте канала и в месте перехода в лопасти рыльца формировалась ткань секреторного типа из мелких густоплазменных клеток.

С другой стороны, указав на наличие синкарпного гинецея в большинстве родов подсемейства *Rauvolfioideae*, при характеристике таксонов авторы (Wyatt, Lipow, 2007) отмечают синкарпные завязи только для двух триб (*Carisseae*, *Willughbeieae*),

апокарпные также для двух триб (*Aspidospermeae*, *Hunterieae*). В остальных трибах гинецей характеризуется как апокарпный, так и синкарпный (частично, полу- или полностью).

Как уже было отмечено, при типизации гинецея важное значение придается строению и положению плацент в завязи. В связи с этим, отметим некоторые особенности плацентации в паракарпном гинецее. Ещё Puri (1952a) различал первичную (простую) париетальную плацентацию (плаценты, вероятно, формируются из тканей пластинки плодолистика) и вторичную, возникающую из осевой (точнее, угловой). В первом случае плацентация тяготеет к поверхностной, на что уже обратил внимание Lindsey (1940), а А.Л. Тахтаджян (1948) определил ее как ложно-ламинальную.

Исходя из анализа литературных и собственных данных, мы считаем, что именно последнюю форму следует называть париетальной и относить ее к ламинальной плацентации, т.е. семязачатки удалены от сатур (мест срастания краев смежных плодолистиков), которые не выдаются за пределы стенки завязи, а плаценты располагаются на стенке (пластинке) плодолистика. Такой тип плацентации характерен для изученных нами видов *Swertia* и *Gentiana* (*Gentianaceae*). Другой вариант (плаценты с семязачатками располагаются на выступающих сатурах), присущий также паракарпному гинецею горечавковых, который традиционно определяется как париетальный в системе сатуральной плацентации (Stolt, 1921; Lindsey, 1940; Puri, 1961; Maheshwari Devi, 1962; Melchior, 1964; Hue et al., 2007), следует обозначить как медианно-угловая по аналогии с угловой в апокарпном гинецее и центрально-угловой – в синкарпном (Шамров, Геворкян, 2010б). Этот вариант был выявлен нами у *Allamanda cathartica* (*Aposynaceae*).

Таким образом, у представителей семейств *Aposynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* гинецей состоит из 2 плодолистиков. От завязи до рыльца в гинецее прослеживается структурная зональность. У видов, характеризующихся преимущественно апокарпным строением гинецея, выделяются следующие зоны завязи. В основании гинецея находятся 2-гнездная синкарпная и одногнездная паракарпная зоны (*Aposynum androsaemifolium*, *Trachomitum sarmatiense*, *Vinca minor* - *Aposynaceae*), либо 2-гнездная синкарпная и полупаракарпная зоны (*Tabernaemontana divaricata* - *Aposynaceae*), либо синкарпно-апокарпная (*Vincetoxicum*

hirundinaria - *Asclepiadaceae*). Самой протяженной зоной гинецея является апокарпная. Наибольшим набором примитивных признаков, среди которых дополнительные проводящие пучки в стенке завязи и латеральные семязачатки на пластинке плодолистиков, как при ламинальной плацентации, характеризуется *V. hirundinaria*. При формировании гинецея паракарпного типа у *Allamanda cathartica* (*Apocynaceae*) и представителей семейства *Gentianaceae* выявляются черты сходства на ранних стадиях развития: в основании гинецея выявляются короткие первичные синкарпная и паракарпная зоны. У *Allamanda cathartica* большая часть гинецея сначала является апокарпной, а затем за счет несовершенного срастания плодолистиков становится первично паракарпной. У *Gentiana cruciata*, *G. lutea* и *Swertia iberica* (*Gentianaceae*) апокарпное состояние в ходе развития гинецея не обнаруживается.

ВЫВОДЫ

1. У представителей семейства *Apocynaceae* еще до заложения семязачатков гинецей на большом протяжении является апокарпным. В ходе дальнейшего развития его строение изменяется, оставаясь апокарпным в средней и верхней частях завязи у большинства видов или становясь паракарпным у *Allamanda cathartica*.
2. У *Vincetoxicum hirundinaria* (*Asclepiadaceae*) морфогенез гинецея происходит как у большинства изученных видов семейства *Apocynaceae*. Однако ему присущ комплекс более примитивных черт, среди которых верхняя завязь, свободные стилодии до границы с гиностегием, дополнительные семязачатки на пластинке плодолистика.
3. У изученных видов семейства *Gentianaceae* и *Allamanda cathartica* (*Apocynaceae*) формирование паракарпного гинецея происходит различными способами. У *A. cathartica* на ранних стадиях завязь преимущественно апокарпная, тогда как в семействе *Gentianaceae* апокарпное состояние не обнаруживается ни на одной из стадий морфогенеза.
4. У исследованных видов из семейств *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae*, начиная с ранних стадий развития, выявляется зональность (различное строение частей гинецея). Различия касаются времени, способов объединения двух плодолистиков и особенностей формирования синкарпной зоны в проксимальной

части гинецея, строения завязи в апокарпной либо паракарпной зоне, столбика и рыльца.

5. Изученные представители различаются типом плацентации. В апокарпном гинецее семязачатки формируются на вентральных краях (большинство видов семейства *Arosynaceae*) либо вблизи краев и на боковых поверхностях пластинки плодолистика (*Vincetoxicum hirundinaria*, *Asclepiadaceae*). В паракарпном гинецее обнаружено два типа плацентации семязачатков: сугуральная (*Allamanda cathartica*, *Arosynaceae*) и ламинальная (виды *Gentiana* и *Swertia*, *Gentianaceae*).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Шамров И.И., Геворкян М.М. Структурная организация гинецея в семействе *Arosynaceae* // Бот. журн. – 2010. – Т. 95. – № 2. – С.145-168.
2. Шамров И.И., Геворкян М.М. Сравнительная характеристика гинецея в семействах *Arosynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* // Бот. журн. – 2010. – Т.95. – №12. – С. 1673-1699.

В прочих изданиях:

3. Шамров И.И., Анисимова Г.М., Геворкян М.М. Семейство *Arosynaceae* // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука. 2010. – Т.7. – С.85-96.
4. Геворкян М.М. Черты сходства и различия в строении гинецея *Arosynum* и *Vinca* (*Arosynaceae*) // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.:МПГУ, 2009. – Т.1. – С. 119-123.
5. Геворкян М.М. Особенности формирования гинецея у *Trachomitum sarmatiense* // «Ломоносов – 2010»: XVII международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология». Тез. докл. – М.: МАКС Пресс. 2010. – С.72.
6. Геворкян М.М. Разнообразие типов гинецея в семействе *Arosynaceae* // Герценовские чтения: Материалы международной конференции молодых ученых. – СПб.: Издательство «ТЕССА». 2008. – Выпуск 8. –С.14-16.

7. **Геворкян М.М.** Особенности формирования гинцея у *Arosunum androsaemifolium* L. // Герценовские чтения: Материалы межвузовской конференции молодых ученых. – СПб.: Издательство «ТЕССА», 2009. –Выпуск 9. – С.13-14.
8. **Геворкян М.М.,** Жегулова О.И. Особенности формирования гинцея у *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (*Asclepiadaceae*) // Герценовские чтения: Материалы межвузовской конференции молодых ученых. – СПб.: Издательство «ТЕССА», 2010. – Выпуск 10. – С.7-8.
9. **Геворкян М.М.** Особенности строения гинцея в семействе *Arosynaceae* // Молодежь – Науке. Материалы научной конференции аспирантов и студентов ПГПУ. – Псков. 2008. – Т.8. – С.13-14.
10. **Геворкян М.М.** Тип гинцея у *Arosunum androsaemifolium* L. (*Arosynaceae*) // Молодежь – Науке. Материалы 54-й научной конференции студентов и аспирантов ПГПУ. – Псков. 2009. – Т.9. –Выпуск 1. – С.27-28.