

Т. И. Кравцова, В. О. Романова

Карпологические исследования рода *Silene* s. l. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН

T. I. Kravtsova, V. O. Romanova

Carpological studies of *Silene* s. l. in Komarov Botanical Institute RAS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
kraveleon@yandex.ru

Сделан обзор проведенных в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН ранее и осуществляемых авторами в настоящее время исследований строения плодов и семян у представителей рода *Silene* — одного из самых таксономически сложных в сем. *Caryophyllaceae*.

Ключевые слова: карпология, сравнительная анатомия, *Silene*, *Caryophyllaceae*.

Карпологические исследования, благодаря консервативности многих признаков строения плодов и семян, занимают важное место среди традиционных методов, используемых в систематике и филогении растений. Не удивительно, что тематика первых работ созданной в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в 1943 г. лаборатории, а позже отдела анатомии и морфологии растений была карпологической (Александров, Яковлев, 1957; Яковлева, 2007). Эти исследования, выполненные в 1941–1953 гг. под руководством профессора В. Г. Александрова, посвящены развитию и строению плода многих семейств цветковых растений — злаков, зонтичных, сложноцветных, розоцветных, жимолостных, крушиновых и др.

Одним из продолжателей этого направления в БИНе был Василий Игоревич Кожанчиков, осуществивший морфолого-географическое исследование семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. флоры европейской части СССР (Кожанчиков, 1967, 1968, 1970, 1975). У видов рода *Silene* L., близких родов трибы *Sileneae* DC. и других гвоздичных он изучал в основном морфологию семени, включая скульптуру поверхности семенной кожуры, насколько позволял в то время световой микроскоп. Работа представляет интерес как для сравнительной морфологии, так и для систематики. Одним из вопросов, которые интересовали Василия Игоревича, была изменчивость морфологических признаков семян у представителей изучаемой группы (Кожанчиков, 1975), что нередко остается без достаточного внимания со стороны исследователей. Им проанализирован огромный материал и определена изменчивость этих признаков у одного экземпляра растения, в пределах популяции и вида в целом. Полученные результаты показали, что виды гвоздичных различаются по данному свойству: у одних структурные

признаки семян мало изменчивы, у других коэффициент их вариации весьма значителен. У большинства же видов минимальной выборкой могут служить 5–10 семян, взятых с разных растений. Изменчивость семян в пределах вида (в частности, у *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhancz., *Silene acaulis* L. = *Xamilenis acaulis* (L.) Tzvel.) выше, чем в пределах популяции, при этом географическая изменчивость носит клинальный характер и отражает особенности расселения видов. Мелкие семена встречаются в зоне первичного ареала, а более крупные, иногда с изменениями в скульптуре поверхности и величине окрыления — в тех районах, которые заселялись позднее.

Возможные направления эволюции морфологических признаков в трибе *Sileneae* сем. *Caryophyllaceae* проанализированы Н. Н. Цвелевым (2001). Выявление тенденций эволюции семян и плодов гвоздичных является заслугой В. И. Кожанчикова, хотя в приведенных им схемах вероятных направлений эволюции ряда признаков — формы и скульптуры поверхности семян, зародыша, перисперма, плодов (Кожанчиков, 1967) роды из разных подсемейств и триб перемешаны. Иное представление об изменении структуры семени в процессе эволюции рода *Silene* имеет Г. А. Лазыков (2003): существенными для понимания эволюции семян в этой группе он считает форму их дорсальной стороны (спинки), наличие на ней выемок, крыловидных выростов, а также ушковидно изогнутых краев. По его мнению, форма семян имеет таксономическое значение на секционном и подродевом уровнях, строение же семени в целом нередко видоспецифично.

Проведенные В. И. Кожанчиковым исследования позволили выявить наиболее стабильные признаки семени, имеющие таксономическую значимость (в том числе для полиморфного рода *Silene* и близких родов) и составить ключи для определения видов по морфологии семени. Он пришел к выводу, что эти признаки в данной группе могут быть использованы при определении взаимоотношений как отдельных родов, так и внутривидовых категорий: подроде, секций, рядов и т. п. В свете полученных результатов им рассмотрены различно понимаемые разными авторами взаимоотношения родов *Silene* L., *Melandrium* Roehl. и *Otites* Adans. Показано, что целесообразно выделять виды, относящиеся к подроду *Gastrolychnis* рода *Melandrium*,

в самостоятельный род *Gastrolychnis* Reichenb. С другой стороны, морфологические признаки семян не дают основания для выделения видов группы *Silene otites* (L.) Sm. в отдельный род *Otites*; они указывают на эту группу лишь как на подрод рода *Silene*.

Новые таксономические обработки, сравнительно-морфологические и молекулярно-генетические исследования рода *Silene* привели с тех пор к весьма противоречивым результатам: этот род понимается некоторыми авторами очень широко и включает почти всю трибу (например, Greuter, 1995), другими, наоборот, разделяется на очень мелкие роды (Цвелев, 2001). Во «Флоре Восточной Европы» (2004) не только признается самостоятельность большинства описанных ранее родов (*Atocion* Adans., *Carpophora* Klotzsch, *Ebraxis* Raf., *Otites* Adans., *Oberna* Adans., *Polyschemone* Schott, Nym. et Kotschy, *Silenanthe* (Fenzl) Griseb. et Schenk, *Viscaria* Bernh., *Xamilenis* Rafin. и др.), но принимается еще более дробное деление *Silene* и *Lychnis* L., из которых выделены роды *Sofianthe* Tzvel., *Ussuria* Tzvel. и *Minjaevia* Tzvel. Дискуссионность многих вопросов систематики рода *Silene* делает актуальным поиск новых таксономически важных признаков, в частности, признаков строения плода и семени.

Продолжая начатое В. И. Кожанчиковым изучение семян *Silene* s. l., мы наблюдали микроморфологию семенной кожуры с помощью сканирующего электронного микроскопа. Предыдущие работы в этом направлении (Melzheimer, 1987, 1980; Федосеев, 1988а, б; Нерсисян, 1990; и др.) охватывают небольшое число видов. Этот метод по сравнению со световой микроскопией позволил выявить значительно больше деталей поверхности семени, как ее первичной, так и вторичной и третичной скульптуры (Romanova, Kravtsova, 2012; Романова, Кравцова, 2013). Клетки экзотесты у представителей сем. гвоздичных нередко приводятся в ботанической литературе как пример своеобразных бугорчатых (папиллозных) клеток с волнистыми радиальными стенками (Cutter, 1978; Barthlott, 1981; Voesewinkel, Bouman, 1984). Нам удалось установить, что не только число зубцов радиальных стенок (лучей, по Кожанчикову) важно для характеристики видов, но и характер их волнистости, классифицируемый как S-, U-, V- и Omega-типы (Barthlott, 1984; Werker, 1997). W. Barthlott (1984) придает этому признаку большое таксономическое значение. S-тип волнистости характерен, например, для расположенных на латеральной стороне семени экзотестальных клеток *Agrostemma githago* L., его можно найти у аналогичных клеток *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng., V-тип — у *S. dichotoma* Ehrh., U-тип — у *S. longiflora* Ehrh., Ω-тип — у клеток экзотесты на дорсальной стороне семени *S. cephalantha* Boiss. Однако у большинства изученных видов отмечено варьирование в пределах одной клетки экзотесты (а также семени) формы зубцов радиальных стенок, что приводит к сочетанию разных типов волнистости, при этом в пределах семени преобладает тот или иной тип. Синусоидный тип (S-тип) преобладает,

например, у большинства изученных видов рода *Silene* s. str., V-тип — у *Atocion*, *Elisanthe* (Fenzl) Fenzl, *Lychnis*, *Oberna*, *Pleconax* Rafin. У разных видов рода *Melandrium* Roehl. доминирует либо S-, либо V-тип волнистости клеточных стенок. Уникальный тип волнистости радиальных клеточных стенок клеток экзотесты, при котором форма зубцов бутылковидная (рис., 1), обнаружен у *Silene repens*, выделяемой в секцию *Repentes* (Chowdhuri) Tzvel. (*Silene*, подрод *Siphonomorpha* (Otth) Endl.).

Сканирующий электронный микроскоп позволил также установить наличие на поверхности семенной кожуры в изучаемой группе третичной скульптуры, обусловленной наличием эпикутикулярных восковых отложений. В противоположность поверхности листьев, стеблей и плодов, отложения воска очень редко встречаются на поверхности семян (Barthlott, 1981; Werker, 1997), преимущественно у очень мелких семян, поверхность которых обладает водоотталкивающими свойствами, например у семян *Droseraceae* Salisbury, *Sarraceniaceae* Dumort. Ранее они были найдены нами у некоторых *Orobanchaceae* Vent. (Терехин, Кравцова, 1983). Считается, что их происхождение и природа имеют особое таксономическое и систематическое значение. Структурированные образования воска, называемые кристаллоидами (Barthlott et al., 1998), у семян *Silene* и близких родов встречаются в виде гранул, расположенных часто или довольно редко, отдельных пластинок, палочек, пластинок, параллельно сближенных в конгломераты, монокристаллов типа октаэдра (рис., 2, 3) и друз (шесток) кристаллов (рис., 4); наиболее крупными являются кристаллы (около 10 мкм дл. отдельные кристаллы и 15–17 мкм друзы). Эпикутикулярные структуры в виде гранул и пластинок, единичных или конгломератов, более или менее соответствуют некоторым из установленных W. Barthlott et al. (1998) типов эпикутикулярных восковых отложений. Кристаллоиды в виде монокристаллов, по-видимому, очень редко встречаются у растений, так как они не упоминаются в известных классификациях восковых покрытий (de Bary, 1871, цит. по: Martin, Juniper, 1970; Amelunxen, Morgenroth, Picksak, 1967, цит. по: Martin, Juniper, 1970; Barthlott et al., 1998); отмечены лишь расположенные пучками кристаллы (tufted crystals), например, у бобовых (Martin, Juniper, 1970) и друзы кристаллов среди восковых отложений другой формы (Barthlott et al., 1998). Еще одной особенностью семян гвоздичных является полиморфизм восковых отложений: они могут быть разной формы на разных сторонах одного семени (на латеральной и дорсальной) или на разных частях одной клетки. Таксономическая значимость эпикутикулярных структур пока неясна, так как этот признак является нестабильным, присутствует не у всех образцов одного вида. Вместе с тем, полученные результаты показывают, что форма кристаллических образований — отдельные кристаллы в сочетании с друзами (например, у *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ.) или только друзы (*Coccyganthe flos-*

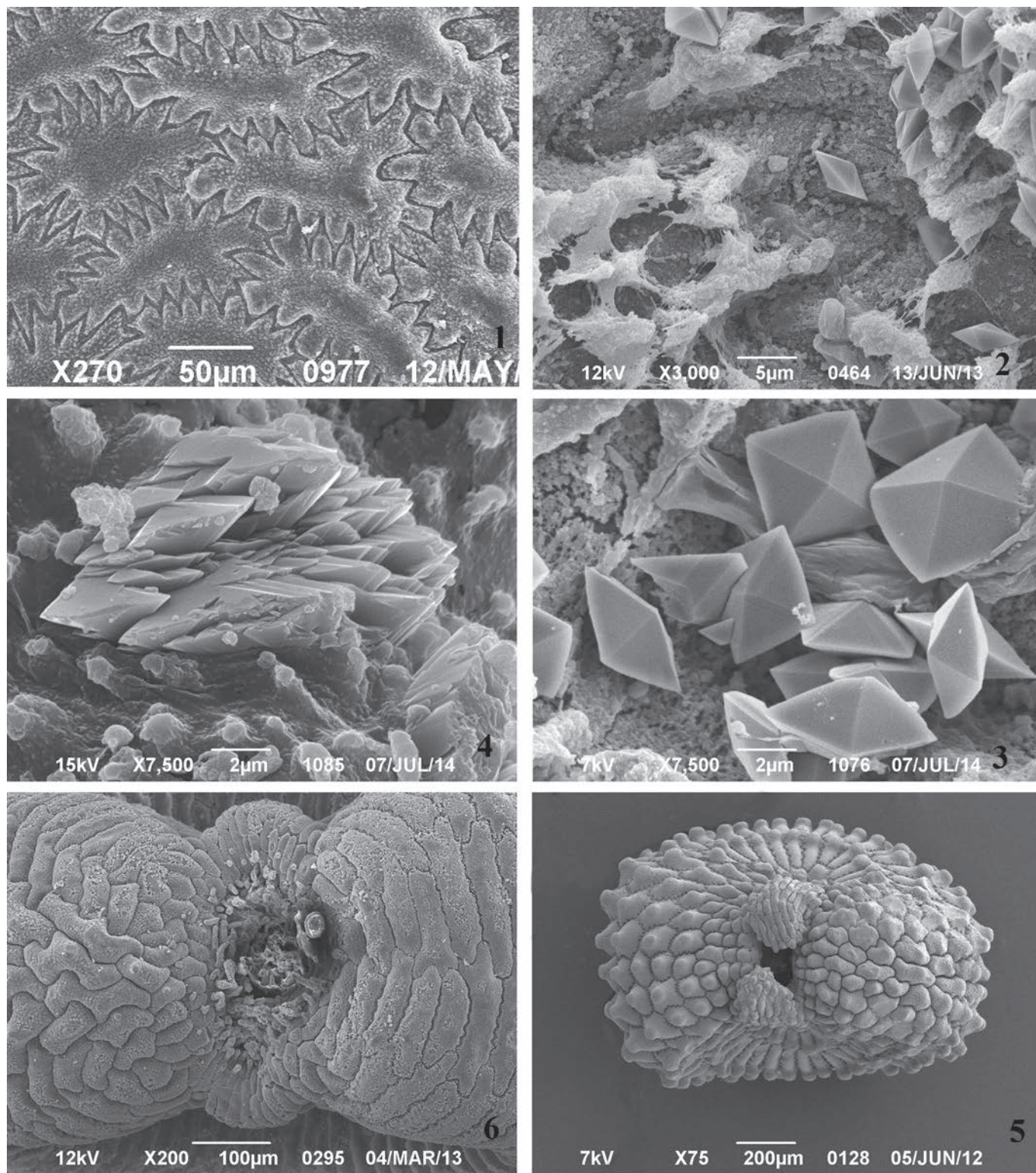


Рис.

1 — клетки экзотесты в плане на латеральной стороне семени *Silene repens*; 2, 3 — фрагменты поверхности клеток экзотесты у *Melandrium dioicum*; 4 — друза на поверхности кутикулы в клетках экзотесты *Coccyanthe flos-cuculi*; 5, 6 — семена *Silene dichotoma* и *S. gallica* с вентральной стороны (соответственно).

cuculi (L.) Fourr.) — может различаться у представителей разных родов.

С помощью сканирующего электронного микроскопа впервые семена гвоздичных из трибы *Sileneae* были детально изучены с вентральной стороны (со стороны рубчика), что позволило выявить их новые морфологические особенности у видов (Romanova, Kravtsova, 2012). Края углубления, в котором находится рубчик, могут быть ровными (например, у многих видов *Silene* s. str.) либо окружены полукруглым или почти округлым валиком, у некоторых видов с латеральных сторон от рубчика имеются складки или выступы. Крупные складки, значительно прикрывающие рубчик, найдены нами у семян *Silene dichotoma* Ehrh. (рис., 5), *S. iberica* Bieb., *Oberna behen* (L.) Ikonn. Они образованы узкими мелкими клетками и имеют, очевидно, фуникулярное происхождение, то есть являются придатками семени. Особенностью *Silene gallica* L., не встречающейся более ни у одного вида, является наличие у экзотестальных клеток, расположенных вокруг рубчика, выростов в виде волосков (рис., 6). Полученные результаты показывают, что признаки строения основания семени и микроморфология семенной кожуры в этой области имеют некоторое таксономическое значение, в основном на видовом уровне, и могут быть использованы для диагностики видов рода *Silene*.

В изучении поверхности плодов *Silene* и близких родов мы являемся последователями московских ботаников (Девятков, 1991, 1992, 1996 и др.; Меликян, Девятков, 2000). А. П. Меликян и А. Г. Девятков впервые показали, что особенности строения поверхности экзокарпия у представителей сем. *Caryophyllaceae* важны как систематический признак. В продолжение этих идей нами предпринята попытка выяснить таксономическое значение признаков скульптуры поверхности перикарпия в роде *Silene* s. str. Использование СЭМ позволило детализировать наблюдения наших предшественников. Выяснено, что у изученных видов смолёвок и некоторых близких родов скульптура поверхности перикарпия разнообразна, ее типы (их 8) определяются в основном формой клеток экзокарпия, степенью сближенности элементов скульптуры (однотипных частей клеток), а также сочетанием клеток разного морфологического типа (если они имеются). Мелкобугристая и волнистая скульптура, а также поверхность переходного типа наиболее широко распространены у изученных видов, а некоторые виды из типового подрода (например, *Silene dichotoma*, *S. gallica*) отличаются усложненной, наиболее специализированной, специфичной поверхностью перикарпия, что подтверждает их помещение в отдельные секции.

В дальнейшем мы планируем изучить также внутреннее строение перикарпия и семенной кожуры — признаки, которые обычно представляют интерес для решения различных вопросов систематики и филогении растений.

Авторы выражают благодарность за помощь в работе с СЭМ руководителю отделения сканирующей электронной микроскопии БИН РАН Л. А. Карцевой.

Список литературы

- Александров В. Г., Яковлев М. С. Работы по морфологии, анатомии и эмбриологии растений // От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л., 1957. С. 189–201.
- Девятков А. Г. О типах вскрывания коробочек в трибе *Lychnideae* Fenzl in Endlicher (*Caryophyllaceae*) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1991. Вып. 5. С. 64–69.
- Девятков А. Г. Морфолого-анатомические признаки генеративной сферы в систематике трибы *Lychnideae* Fenzl. (*Caryophyllaceae* — *Silenoideae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 17 с.
- Девятков А. Г. Об основных направлениях эволюции плодов в семействе гвоздичных // Материалы IX Моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 44–47.
- Кожанчиков В. И. Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 7. С. 1277–1286.
- Кожанчиков В. И. Методика изучения клинальной изменчивости (на примере морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae*) // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 7. С. 952–960.
- Кожанчиков В. И. Морфолого-географическое исследование семян представителей *Caryophyllaceae* Juss. европейской части СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 18 с.
- Кожанчиков В. И. Изменчивость морфологических признаков семян представителей сем. *Caryophyllaceae* Juss. // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 108–128.
- Лазыков Г. А. Род *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) во флоре Евразии (систематика, распространение, история): Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 454 с.
- Меликян А. П., Девятков А. Г. Особенности строения поверхности экзокарпия представителей семейства *Caryophyllaceae* как систематический признак // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2001. Т. 105, вып. 1. С. 54–68.
- Нерсисян А. А. К изучению поверхности семян некоторых видов рода *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) флоры Армении // Тр. III молодеж. конф. ботаников. Л., 1990. Ч. 1. С. 85–94.
- Романова В. О., Кравцова Т. И. Вторичная скульптура поверхности семени у некоторых видов трибы *Sileneae* флоры России // Современная ботаника в России: Тр. XIII съезда Рус. ботан. о-ва и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 1. Тольятти, 2013. С. 81–83.
- Терехин Э. С., Кравцова Т. И. Карполого-анатомический анализ рода *Phelipanche* (*Orobanchaceae*) // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1488–1496.
- Федосеев Г. Е. Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Биол. науки. 1988а. № 6. С. 58–68.
- Федосеев Г. Е. О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt) Kudo // Биол. науки. 1988б. № 10. С. 60–65.

- Флора Восточной Европы. Т. 11. Покрытосеменные. Двудольные [*Ariaceae*, *Caryophyllaceae* etc.] / Отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. СПб., 2004. 536 с.
- Цвелев Н. Н. О родах трибы смолевковых (*Sileneae* DC., *Caryophyllaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2001. Т. 33. С. 90–113.
- Яковлева О. В. Василий Георгиевич Александров, 1887–1963. М., 2007. 180 с.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1, № 3. P. 345–355.
- Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // V. H. Heywood, D. M. Moore (eds.). Current concepts in plant taxonomy. 1984. P. 95–105 (Syst. Assoc. Spec. Vol. 25).
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126, № 3. P. 237–260.
- Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure // B. M. Johri (ed.). Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg, 1984. P. 567–610.
- Cutter E. G. Plant anatomy: cells and tissues. Pt 1. 2nd ed. London, 1978. 315 p.
- Greuter W. *Silene* (*Caryophyllaceae*) in Greece: a subgeneric and sectional classification // Taxon. 1995. Vol. 44. P. 543–581.
- Martin J. T., Juniper B. E. The cuticles of plants. London, 1970. 347 p.
- Melzheimer V. Biosystematische Revision einiger *Silene*-Arten (*Caryophyllaceae*) der Balkanhalbinsel (griechenland) // Bot. Jahrb. Syst. 1977. Bd 98, H. 1. S. 1–92.
- Melzheimer V. Revision einiger balkanischer Arten von *Silene* sect. *Inflatae* (*Caryophyllaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1980. Bd 101, H. 2. S. 153–190.
- Romanova V. O., Kravtsova T. I. Hilum structure in members of the tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*) // “*Caryophyllales*: new insights into the phylogeny, systematics and morphological evolution of the order”: Proc. Symp. Moscow, M. V. Lomonosov State University, 24–27 September 2012. P. 107–113.
- Werker E. Seed anatomy. Stuttgart, 1997. 424 p. (Encyclopedia of plant anatomy. Bd 10, Teil 3).