

И. И. Шамров

О статусе паракарпного гинецея покрытосеменных растений

I. I. Shamrov

About status of paracarpous gynoecium in angiosperms

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

ivan.shamrov@gmail.com

Многообразие гинецея покрытосеменных растений укладывается в 3 типа: апокарпный, синкарпный и паракарпный. Типы различаются между собой числом гнезд в завязи в зависимости от степени объединения плодолистиков и, главным образом, особенностями строения плацент. Они характеризуются особыми репродуктивными стратегиями в направлении создания оптимальных условий для развития семязачатков в завязи. Являясь исходным для ценокарпных вариантов, сам апокарпный тип, по-видимому, трансформировался в незначительной степени. Направления эволюции паракарпного и синкарпного гинецея были, вероятно, независимыми. В синкарпном гинецее, характеризующемся наличием гнезд на большем протяжении (типичная вариация), при сохранении признаков симпликатного строения завязь почти по всей длине может оставаться открытой в ходе развития (симпликатная вариация) либо пространство создается после разрушения септ в процессе морфо- или филогенеза (лизикарпная вариация). В паракарпном гинецее (типичная вариация) возможны случаи постгенитального появления медианных септ (полных — септальная вариация, неполных — гемисептальная вариация) либо разрушения возникших септ (вторично асептальная вариация), которые также являются пространственными вариантами. Рассмотрение в качестве самостоятельных синкарпного и паракарпного типов расширяет возможности использования данных о морфологии гинецея для целей систематики и филогении.

К л ю ч е в ы е с л о в а : морфогенез, гинецей, плацентация, строение, типы.

Принципы типизации гинецея до сих пор не получили однозначного толкования. Анализ имеющейся литературы свидетельствует о том, что все его разнообразие очень часто базируется лишь на одном морфологическом признаке — числе гнезд в завязи в зависимости от степени объединения плодолистиков. В первой классификации (Grisebach, 1854) были предложены 3 типа: апокарпный (полость завязи образуется при смыкании или срастании краев одного плодолистика), паракарпный (полость завязи формируется за счет смыкания двух и более плодолистиков) и синкарпный (завязь становится дву-, многогнездной при полном срастании боковых краев). Однако многие ботаники середины XIX — начала XX в., как, впрочем, и ряд

современных зарубежных исследователей, все разнообразие гинецея рассматривают в рамках апокарпного и синкарпного типов (последний понимается широко и равнозначен ценокарпному). Тем не менее, ряд зарубежных, и особенно отечественных исследователей придавали паракарпному и синкарпному вариантам гинецея статус самостоятельных типов. Такая точка зрения особенно получила развитие в работах А. Л. Тахтаджяна (1942, 1948, 1964, 1980), который выделял четыре типа: апокарпный, синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

При исследованиях гинецея в его разных областях было замечено, что паракарпный и синкарпный типы часто являются «не чистыми» и включают в себя различные лежащие друг над другом области (Troll, 1928, 1932). Это заставило ряд авторов усомниться в наличии резких различий между синкарпным и паракарпными типами. Действительно, в основании любого гинецея, включая и полимерно-апокарпный (Шамров, 2012, 2013), очень рано может формироваться многогнездная область (Winkler, 1941; Baum, 1949), часто стерильная. В синкарпном гинецее нижняя зона, формирующаяся конгенитально, была определена как первичная синкарпная, а средняя зона, возникающая постгенитально, — как вторичная синкарпная (Baum, 1949).

С позиций теории пельтатного плодолистика, в апокарпном гинецее ниже вентральной щели происходит полное срастание краев каждого плодолистика за счет функционирования меристемы поперечной зоны (возникает асцидиатная область). Вышележащие части плодолистика были определены как пликватная (кондупликатная) и аппликватная области. В сростнокарпеллятных вариантах гинецея первичная синкарпная зона в проксимальной части трактуется как синасцидиатная область (за счет объединения меристем поперечных зон всех плодолистиков), а вторичная синкарпная зона, возникающая постгенитально на базе исходной паракарпии в средней части — как симпликатная. В дистальной части такого гинецея находится асимпликатная область. На уровне синасцидиатной области пространство завязи подразделяется на определенное число гнезд. В симпликатной области плодолистиков соединяются в центре, срастаясь только абаксиальными поверхностями, и в завязи формируется одно общее гнездо. Асимпликатная область соответствует лопастям рыльца или стилодиям с рыльцами. Между

симпликатной и асимпликатной областями выделяют гемисимпликатную область, в которой плодолистики объединяются только по периферии (Leinfellner, 1950). Подобная зональность в синкарпном типе (преимущественно на заключительных стадиях развития) описывается в настоящее время многими современными авторами. В исследовании W. Leinfellner (1950) были выявлены две особенности синкарпного гинецея: в его строении могут быть представлены не все зоны; соотношение зон в гинецее может быть различным. Исходя из этого, было предложено различать несколько вариантов синкарпии. Подобный анализ строения гинецея был предпринят позднее в одной из работ отечественных исследователей (Волгин, Тихомиров, 1980), при этом термин «синкарпный» использовался авторами в широком значении (все варианты сростнокарпеллятных гинецеев).

Следует обратить внимание, что при идентификации типов гинецея почти не использованы возможности существующего разнообразия плацент и их локализации в завязи, хотя многие авторы пытались выявить приуроченность форм плацент к определенному типу гинецея. Еще А. Grisebach (1854) заметил, что в паракарпном пестике формируются либо париетальные, либо центральная плаценты. К. Goebel (1933) ограничил содержание термина «паракарпный гинецей», понимая под ним только гинецей с одногнездной завязью и осевой (центральной) плацентой в виде колонки как продолжения оси цветка. Однако W. Troll (1928), В. Kausmann (1963), а затем другие исследователи (например, в широко известном издании учебника ботаники Страсбургера, русская версия которого вышла в 2007 г., — Зитте и др., 2007) вернулись к пониманию паракарпного гинецея, предложенному Grisebach (1854), т. е. не считали целесообразным отличать гинецей с париетальными плацентами от гинецея с центральной плацентой. Для синкарпного гинецея был введен дополнительный признак — формирование центрально-угловой плаценты (Troll, 1928). В большинстве англоязычных работ плацентация в синкарпном гинецее получила название угловой (англ. *axile placentation*). Сокращение типов сростнокарпеллятного гинецея до одного синкарпного, принятого во многих зарубежных исследованиях, привело авторов к необходимости включать в его характеристики, кроме угловой плацентации, еще париетальную (характерную для паракарпного гинецея) и свободную центральную (характерную для лизикарпного гинецея), обосновывая это тем, что плацентация может изменяться по длине завязи от угловой в нижней части завязи до париетальной в средней и верхней частях. При таком подходе неизбежен возврат к представлениям ранних исследователей, которые описывали в синкарпном гинецее паракарпное состояние (симпликатную область) с присущей ему париетальной плацентацией над первичной синкарпной (синасцидиатной) зоной с угловыми плацентами. Однако с подобной точкой зрения трудно согласиться, поскольку строение завязи

над первичной синкарпной зоной лишь напоминает паракарпию (наличие полости, отхождение сутур с плацентами от центра), так как при этом сохраняются основные черты синкарпии (центрально-угловая плацентация в синасцидиатной области и угловая плацентация — в симпликатной области), а тип строения плацент не изменяется.

Плаценты по своей природе индивидуальны, и каждая может стать интрузивной, образуя при разрастании дополнительные «очаги» в случае формирования на ней большого числа семязачатков. При таком строении семязачатки располагаются несколькими рядами на наружных и внутренних ветвях плаценты, смещаясь в пространстве друг относительно друга. Анализируя литературные и собственные данные, можно сделать заключение, что при сутуральной плацентации плаценты во всех типах гинецея (апокарпном, синкарпном и паракарпном) морфологически сходны и являются угловыми. Чтобы отразить их специфическое положение в завязи, целесообразно было бы сохранить для синкарпного гинецея понятие «центрально-угловая плацентация (составная)», для паракарпного гинецея — «париетальная плацентация» (медианно-угловая — Шамров, Геворкян, 2010б), а для апокарпного гинецея ввести уточнение — «угловая плацентация (простая)».

Морфологической базой сутуральной плацентации является U-образная плацента (Leinfellner, 1951). В апокарпном гинецее она начинается в основании асцидиатной зоны на уровне вентральной борозды, где образована поперечной зоной (медианная плацента = центральная плацента: Шамров, 2010), а ее ветви простираются вверх вдоль объединенных краев плодолистика пликатной зоны (латеральные плаценты = угловые плаценты: Шамров, 2010). В ценокарпном гинецее формируется U-образная синплацента: синцентральная в синасцидиатной зоне в синкарпном и паракарпном типах гинецея (часто стерильная) и центрально-угловая в симпликатной зоне синкарпного гинецея, а париетальная в гемисимпликатной зоне паракарпного гинецея. В синасцидиатной зоне синкарпного гинецея может формироваться фертильная центрально-угловая плацентация. U-образная плацента, по-видимому, формируется и при ламинальной плацентации, при этом ее ветви проходят по всей пластинке плодолистика, захватывая и срединную жилку.

Именно поэтому в качестве второго принципа типизации гинецея следует назвать особенности строения плацент: способность к формированию семязачатков (фертильные и стерильные плаценты), локализацию (на вентральных краях одиночного плодолистика, на сутурах вблизи стенки завязи в паракарпном гинецее, на сутурах в центре завязи в синкарпном гинецее, на стенке плодолистика при ламинальной плацентации) и протяженность в завязи (нижняя, средняя или верхняя часть).

В литературе указывается на участие плацент в образовании септ. По нашему мнению, случаи срастания

смежных плацент возможны, но их рост и участие в образовании септ маловероятны, так как септы возникают при смыкании и последующем объединении сугур разного происхождения.

Апокарпные сугуры образуются конгенитально в асцидиатной зоне либо постгенитально в пликастной зоне в результате срастания вентральных краев отдельного плодолистика (брюшной, или семенной шов — Кирпичников, Забинкова, 1977). Синкарпные сугуры, образующиеся при объединении смежных плодолистиков адаксиальными сторонами, как правило, хорошо дифференцированы на 3 части: базальную (входящую в состав стенки завязи при полном срастании краев), среднюю (вытянутую в виде ножки и образованную боковыми краями объединяющихся плодолистиков) и апикальную (в форме стрелы, на боковых сторонах кончика которой дифференцируются плаценты). Паракарпные сугуры, или паракарпные швы (Кирпичников, Забинкова, 1977), не сильно выдаются из стенки завязи или даже образуют выемки (*Gentianaceae* — Шамров, Геворкян, 2010б; Шамров, 2013), слабо разрастаются центрипетально (*Apocynaceae*, *Brassicaceae* — Шамров, Геворкян, 2010а; Шамров, 2012, 2013) или морфологически не выделяются из стенки завязи (*Orobanchaceae* — Терехин, Никитичева, 1981). По сравнению с синкарпными сугурами, в них обычно выделяется базальная часть и почти не развиты средняя и апикальная части, при этом плаценты располагаются практически пристенно либо смещаются на пластинку плодолистиков, имитируя вторично-ламинальную плацентацию (*Gentianaceae*, *Orobanchaceae*).

В ходе морфогенеза в ценокарпном и даже апокарпном (полимерно-апокарпном) типах при наличии столбика формируются 2 модификации септ: апикальные (термин предложил Hartl, 1962) и базальные. Апикальные септы образуются постгенитально в верхней части завязи за счет сближения сугур и сокращения протяженности краев плодолистиков до размеров канала столбика; плаценты в этой части завязи отсутствуют или стерильные. Базальные септы образуются конгенитально в нижней части завязи, главным образом в синасцидиатной области. У ряда представителей семейств *Orobanchaceae* (*Orobanche caesia*) и *Scrophulariaceae* (*Lathraea squamaria*) в основании паракарпного гинецея вместо обычного 2-гнездного строения наблюдается одногнездность, что, возможно, свидетельствует о сильной редукции стерильной синасцидиатной зоны, уменьшении высоты центральной синплаценты и опускании уровня отхождения париетальных плацент (Терехин, Никитичева, 1981).

В синкарпном и паракарпном типах гинецея над синасцидиатной зоной могут формироваться септы третьей модификации — медианные. В симпликатной зоне синкарпного типа в ходе постгенитального развития сугуры сближаются в центростремительном направлении, не достигая центра (открытая симпликатная зона). Это приводит к возникновению в этой области неполных септ, но при этом в сугурах выяв-

ляются апикальная и средняя части, а семязачатки на угловых плацентах удалены от стенки завязи. В других случаях в ходе сближения сугуры дорастают до центра завязи и там объединяются постгенитально (закрытая симпликатная зона), образуя полные септы. Образование септ осуществляется прежде всего за счет интеркалярного роста средних частей сугур, что позволяет «выносить» плаценты с семязачатками в центр завязи (Шамров и др., 2012). У некоторых растений описано постгенитальное формирование перегородок в паракарпном гинецее (фрагмокарпный тип, по Боброву и др., 2009). Их образование объясняют разрастанием плацент к центру гинецея и последующим объединением (Puri, 1952; Hue et al., 2007). Однако в этом случае наблюдается пролиферация клеток (как эпидермальных, так и глубже лежащих) в области сугур, как, например, у *Capsella bursa-pastoris* из сем. *Brassicaceae* (Шамров, 2002). Возникает особая перегородка, или реплум, без участия плацент. Очень важно, что при этом сохраняется пристенное положение плацент с семязачатками.

Особые варианты формирования септ были обнаружены в гинецее представителей семейств *Boraginaceae*, *Cucurbitaceae* и *Lamiaceae*. У *Echinocystis lobata* (*Cucurbitaceae*) гинецей состоит из 2 плодолистиков. В завязи создаются перегородки двух типов: перегородки 1-го типа возникают за счет активизации делений апикальных частей паракарпных сугур и последующего их смыкания в центре, перегородки 2-го типа возникают в каждом гнезде, образованном одним плодолистиком, возможно, в результате делений клеток апокарпных сугур от вентральных краев до дорсального края. Именно за счет подобных перегородок каждое гнездо 2-гнездной завязи синкарпного гинецея у представителей семейств *Lamiaceae* и *Boraginaceae* делится на 2 части, в результате чего формируется плод — ценобий, состоящий из 4 эремов. Считается, что перегородки 2-го типа формируются как выросты стенки завязи (Каден, Закалюкина, 1965). В гинецее *E. lobata* выявляется 4-гнездность (перегородки обоих типов): в основании она создается фертильной синасцидиатной областью, а в средней части завязи — гемисинасцидиатной областью, в которой образуется центральная щель при неполном срастании паракарпных сугур. В верхней части завязи гинецей 2-гнездный (перегородки 2-го типа). Семязачатки располагаются в каждом гнезде вдоль завязи, и граница их размещения заканчивается между 2-гнездным и 4-гнездным состоянием. Всего формируется 4 анатропных семязачатка (1 семязачаток в гнезде). Семязачатки оказываются базальными, но их место прикрепления находится сбоку в месте смыкания смежных плодолистиков и образования сугур. Все семязачатки располагаются пристенно, как в паракарпном гинецее. В ряде случаев наблюдалось формирование плода из 3 плодолистиков, что характерно для многих представителей семейства тыквенных. Однако даже при участии 3 плодолистиков в плоде создается 4-гнездность, а не 6-гнездность и формируются всего

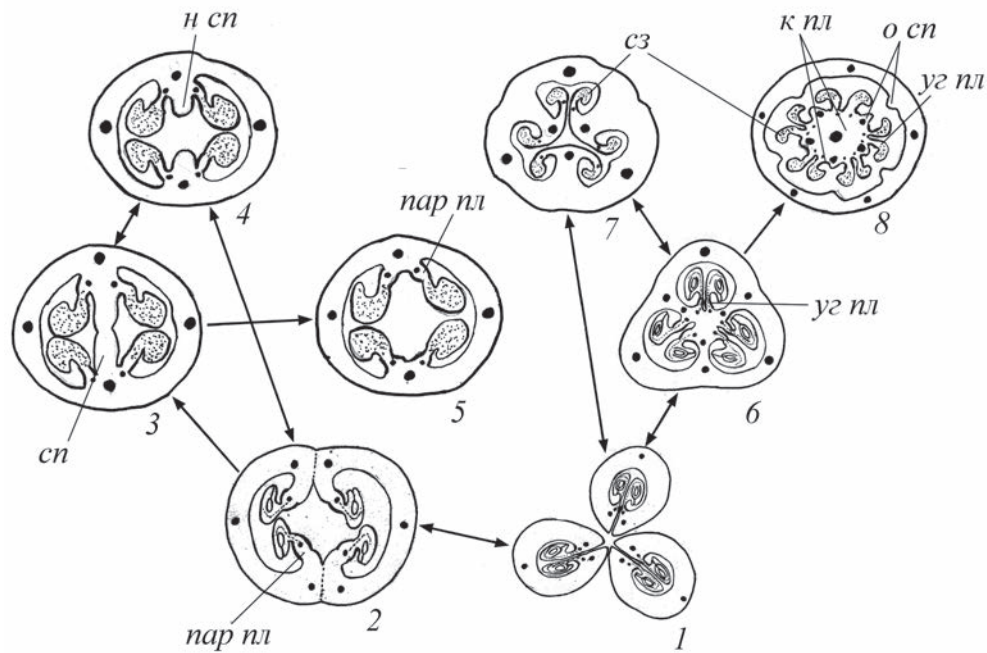


Рис. Типы гинецея покрытосеменных растений и вероятные направления его эволюции.

1 — апокарпный (полимерный) тип; 2–5 — паракарпный тип и его вариации: 2 — типовая (асептальная), 3 — септальная, 4 — гемисептальная, 5 — вторично асептальная; 6–8 — синкарпный тип и его вариации: 6 — типовая, 7 — симпликатная (по Leinfellner, 1950, с изм.), 8 — лизикарпная.

к пл — колончатая плацента, н сп — неполная септа, пар пл — париетальная плацента, сз — семязачаток, сп — септа, уг пл — угловая плацента.

4 семени. При этом только в одном из плодолистиков возникает перегородка 2-го типа. Что касается плацентации, то у *E. lobata* она является париетальной даже при базальном положении семязачатков на «дне» завязи. Эта точка зрения согласуется с результатами исследований ряда авторов (Pugi, 1954; Матиенко, 1969). Перегородку в завязи тыквенных рассматривают обычно как ткань плацентарного происхождения (Матиенко, 1969), возможно, образованную дериватами плацентарных проводящих пучков (Девятов, 2012).

Анализ литературных и оригинальных данных свидетельствует о том, что на современном этапе развития морфологии система типов гинецея может быть представлена не двумя (как принято в большинстве зарубежных исследований) и не четырьмя (как считал Тахтаджян), а только тремя типами: апокарпным, паракарпным и синкарпным (рис.). Эти типы различаются между собой комплексом признаков: степенью объединения плодолистиков; строением завязи, особенно в средней части; строением плацент, суртур и септ. Всем типам гинецея свойственно зональное строение.

В мономерно-апокарпном гинецее в проксимальной области либо очень рано дифференцируется асцидиатная область (пельтатный плодолистик), либо эта область отсутствует (эпельтатный, или кондупликатный плодолистик). В эпельтатном плодолистике снизу вверх имеются 2 зоны: кондупликатная, или пликатная (завязь) и аппликатная (стилодий с рыльцем). В пельтатном плодолистике различают 3 зоны: пельтатную, или асцидиатную (нижняя часть завязи), пликатную (средняя и верхняя части завязи) и

аппикатную (стилодий с рыльцем). Возможны промежуточные структурные состояния плодолистиков, особенно в нижней части завязи. В полимерно-апокарпном гинецее в ходе морфогенеза гинецея формируются 2 модификации септ: апикальные и базальные. Апикальные септы приурочены к верхней части завязи и возникают при наличии столбика или компитума. Особенностью строения полимерно-апокарпного гинецея является наличие синасцидиатной зоны, которая обычно указывается для синкарпного типа. На этом уровне формируются базальные септы, а пространство завязи подразделяется на гнезда, что соответствует числу плодолистиков.

В синкарпном гинецее также формируются апикальные и базальные септы. Базальные септы в нижней части завязи синкарпного гинецея создаются в синасцидиатной области, в которой могут как отсутствовать плаценты и семязачатки (стерильный участок), так и формироваться плаценты с семязачатками (фертильный участок). Завязь на большем протяжении характеризуется симпликатным строением, при этом вентральные края в средней и апикальной частях суртур могут быть сросшимися или оставаться свободными. Такое строение сохраняется в дальнейшем и приводит к образованию неполных медианных септ (открытая симпликатная зона), либо в ходе сближения синкарпных суртур в центре постгенитально создаются полные медианные септы (закрытая симпликатная зона — завязь на большем протяжении имеет локулярное строение). На границе синасцидиатной и симпликатной зон обнаруживаются различные переходные состояния.

Паракарпный тип не представлен в схеме Leinfellner (1950). Однако подобный вариант строения описан им на примере видов *Gentiana* как одной из моделей синкарпного типа. В паракарпном гинецее также возникают апикальные и базальные септы (Шамров, 2013). Последние в нижней части завязи (синасцидиатной области) создаются, вероятно, на основе конгенитального объединения плодолистиков в основании (обычно это стерильный участок). У некоторых растений (*Gentiana lutea*) вместо синасцидиатной зоны возникает короткая симпликатная стерильная зона. Большая часть паракарпного гинецея демонстрирует гемисимпликатное состояние, поскольку суртуры занимают пристенное положение (плаценты при этом оказываются только париетальными, а семязачатки располагаются вблизи стенки завязи). Это позволяет сделать заключение об отсутствии фертильной симпликатной зоны в паракарпном гинецее. Гемисимпликатная область различается по репродуктивной способности формировать семязачатки: фертильная в средней части и стерильная в основании над синасцидиатной областью и в верхней части вблизи апикальной септы (соответствует гемисимпликатной области синкарпного гинецея). Дистальная часть гинецея (отдельные рыльца) характеризуется асимпликатным строением.

Эволюционные направления развития гинецея в большинстве классических морфологических исследований рассматриваются как процесс постепенного усложнения и объединения плодолистиков от апокарпного к синкарпному и паракарпному типам. Тахтаджян (1942, 1948, 1964, 1980) предложил оригинальную схему взаимосвязей типов и полагал, что паракарпный гинецей мог возникнуть на основе как апокарпного, так и синкарпного в результате филогенетического «раскрывания» швов, при этом края каждого плодолистика раздвигаются, оставаясь сросшимися с краями соседних плодолистиков. По его мнению, паракарпный гинецей возник независимо в самых разных линиях эволюции цветковых растений. Результаты, полученные по особенностям морфогенеза гинецея, характеризующим его различные варианты в рамках трех основных типов, позволяют согласиться с существующей точкой зрения о многовекторности эволюции гинецея с возможной реверсией в исходное положение (Endress, Matthews, 2012).

Прежде всего, во всех типах выявляются сходные изменения в строении базальной и апикальной частей завязи (формирование базальных и апикальных септ) и стилодиев (возникновение столбика или компитума). И если трансформации, наблюдающиеся в основании завязи, отражают общие тенденции эволюции в направлении олигомеризации одноименных органов (в том числе появления псевдомонотипных вариантов гинецея), то образование столбика или компитума при объединении верхней части завязи и стилодиев свидетельствует об изменениях в репродуктивной биологии, особенно в механизмах опыления и оплодотворения, т. е. является своего рода одной из адаптаций.

Рассматриваемые три типа гинецея характеризуются особыми репродуктивными стратегиями в направлении создания оптимальных условий для развития семязачатков в завязи. Являясь исходным для ценокарпных вариантов (рис., 1), сам апокарпный тип, вероятно, трансформировался в незначительной степени. В ходе эволюции происходило сокращение числа плодолистиков и возникновение мономерно-апокарпного варианта на базе полимерно-апокарпного. Кроме того, у некоторых растений при сохранении общего плана строения апокарпного гинецея возникла необходимость в увеличении пространства в завязи для развивающихся семязачатков и семян. В этом случае без создания особых механизмов потенциальное число семязачатков не реализуется и в завязи на разных стадиях наблюдается абортирование лишних семязачатков.

В паракарпном гинецее, характеризующемся париетальной плацентацией и гемисимпликатным строением завязи, всегда имеется свободное пространство для оптимального расположения развивающихся семязачатков, поэтому строение завязи обычно не различается по высоте — типовая, или асептальная вариация (рис., 2). Различия в этом случае касаются репродуктивной способности семязачатков, которые, являясь фертильными на большем протяжении, могут быть стерильными в базальной и апикальной частях завязи. В гинецее представителей ряда семейств (*Brassicaceae*, *Capparaceae*) постгенитально могут формироваться медианные септы (рис., 3) в результате разрастания апикальных областей паракарпных суртур (вторично многогнездный паракарпный, или фрагмокарпный гинецей — Бобров и др., 2009). Важно подчеркнуть, что в гинецее сохраняются признаки пристенного положения семязачатков на париетальных плацентах, а наличие септы позволяет описывать подобный гинецей в рамках септальной вариации паракарпного типа. В паракарпном гинецее постгенитально могут возникать неполные медианные септы (гемисептальная вариация — рис., 4). Примеры растений с таким гинецеем требуют пересмотра и подробных исследований. Еще одной вариацией паракарпного типа могут быть случаи, когда постгенитально образовавшаяся септа разрушается на последних стадиях морфогенеза гинецея или в ходе развития плода (вторично асептальная вариация — рис., 5). Совершенно особой вариацией является гинецей в сем. *Cucurbitaceae*, в котором образуются септы не только между смежными плодолистиками, но и внутри каждого плодолистика.

В синкарпном типе трансформации гинецея происходили в 3 основных направлениях. Первое направление связано с созданием полных септ и гнезд на большем протяжении завязи. Гнезда формируются не только в синасцидиатной, но и в симпликатной зонах (типовая вариация — рис., 6). Второе направление связано с созданием дополнительного пространства в завязи для развития всех заложившихся семязачатков: завязь почти по всей длине сохраняет признаки сим-

пликатного строения и остается открытой в ходе морфогенеза. При этом в ее центре создается полость, но плацентация остается центрально-угловой или угловой (симпликатная вариация — рис., 7). У ряда растений дополнительное пространство в завязи создается после разрушения септ в процессе морфо- (*Caryophyllaceae*, *Amaranthaceae*, *Portulacaceae*) или филогенеза (*Lentibulariaceae*, *Primulaceae*) — лизикарпная вариация (рис., 8). Гинецей начинает развиваться в рамках типовой вариации синкарпного типа с сохранением в дальнейшем зоны с полными септами, особенно в основании завязи. Возникающая при этом особая колончатая плацентация не является новообразованием или продолжением оси цветка, а представляет собой видоизмененную центрально-угловую (Шамров, Котельникова, 2011; Котельникова, Шамров, 2012).

Существуют растения, например *Delosperma tradescantioides* (*Aizoaceae*), в строении гинецея которых проявляются признаки двух типов (синкарпного и паракарпного), особенно в характере плацентации (И. И. Шамров, И. Н. Баранова, ориг. данные). У *D. tradescantioides* черты синкарпии и паракарпии проявляются в том, что на сугурах в местах объединения вентральных краев двух смежных плодолистиков образуются 2 типа плацент: центрально-угловые в центре гинецея (как в синкарпном гинецее) и париетальные по периферии (как в паракарпном гинецее). Это заставляет нас предположить, что гинецей у этого растения представлен не 5, а 10 плодолистиками. Признаки синкарпного гинецея (наличие 5 истинных гнезд) выявляются на всем протяжении завязи, в то время как признаки типичного паракарпного гинецея обнаруживаются только в средней расширенной части завязи. Немаловажно, что наряду с истинными синкарпными септами в гинецее возникают дополнительные перегородки в результате объединения стерильных участков синкарпных и паракарпных сугур. В нижней части завязи обнаруживаются 10 гнезд, при этом 5 перегородок являются истинными (синкарпными септами), а другие 5 — дополнительными перегородками, возникшими при постгенитальном срастании стерильных участков сугур: коротких синкарпных сугур от центра и более протяженных паракарпных сугур от периферии. В проксимальной области этой части завязи все плаценты являются стерильными, а семязачатки располагаются чуть выше на центрально-угловых и, преимущественно, париетальных плацентах. В средней (расширенной) части завязи сохраняются истинные перегородки, тогда как дополнительные перегородки исчезают, центрально-угловые плаценты становятся стерильными, а семязачатки располагаются на париетальных плацентах. Следует отметить, что париетальные плаценты сильно разрастаются, становятся интрузивными. Их ветви являются стерильными и хорошо выделяются за счет эпидермальных палисодоподобных секреторных клеток, функционирующих как плацентарные обтураторы. При переходе от средней к верхней части завязи происходит исчезновение

фертильных париетальных плацент, вновь появляются дополнительные перегородки, а плаценты, как париетальные, так и центрально-угловые, становятся стерильными, сохраняя возможность к образованию дополнительных перегородок. В дистальной области верхней части завязи в центре появляются сначала полости, а затем канал и становится хорошо видно, что дополнительные перегородки возникают постгенитально по несовершенному типу. Гнезда оказываются неполными, напоминая особые кармашки, в которых находятся семязачатки, хотя места их прикрепления располагаются ниже в средней части завязи. Подобный вариант гинецея в литературе ранее не описывался. Формирование синкарпно-паракарпного гинецея у *D. tradescantioides* можно объяснить только исходя из представлений, что в основании гинецея образуется не простая (как это было отмечено Leinfellner, 1950, 1951), а двойная U-образная синплацента. Подобная синплацента была описана в лизикарпном гинецее *Luzula pedemontana* из *Juncaceae* и паракарпном гинецее *Gentiana lutea* из *Gentianaceae*. В этом случае вдоль сугур ветви одной синплаценты простираются вблизи стенки завязи (париетальные плаценты), а ветви другой — в центре завязи (центрально-угловые плаценты). Однако у упомянутых растений какие-то из плацент оказываются стерильными, и тогда семязачатки располагаются либо ближе к стенке (в паракарпном гинецее), либо к центру завязи (в синкарпном и лизикарпном типах — Шамров и др., 2012; Шамров, 2013). У изученного нами растения оба типа плацент в нижней и средней частях завязи оказываются фертильными.

Таким образом, паракарпный гинецей коренным образом отличается по строению от синкарпного и не может рассматриваться в рамках единого типа с последним. Направления эволюции паракарпного и синкарпного гинецея были, вероятно, независимыми, при этом слишком проблематичными являются трансформации (как прямые, так и возвратные) одного типа в другой. В обоих типах репродуктивные стратегии осуществлялись разными путями.

Из двух принципов типизации гинецея (1 — число гнезд в завязи в зависимости от степени объединения плодолистиков; 2 — особенности строения плацент) наиболее существенным, по нашему мнению, является второй принцип. Именно по особенностям строения плацент можно идентифицировать типы гинецея: на вентральных краях одиночного плодолистика (простая угловая) — апокарпный гинецей, на сугурах вблизи стенки завязи (париетальная) — паракарпный, на сугурах в центре завязи (центрально-угловая) и на некотором удалении (простая угловая) — синкарпный, на стенке плодолистика (ламинальная) — апокарпный и синкарпный. Наличие септ в типичном синкарпном или их отсутствие в типичном паракарпном гинецее не всегда свидетельствует о типе гинецея. Наряду с типичными вариациями в синкарпном гинецее могут отсутствовать септы (симпликатная и лизикарпная вариации синкарпного типа) и, наоборот, они будут

формироваться в паракарпном гинецее (септальная, гемисептальная, вторично-асептальная вариации). Но самое главное — строение плацент и их расположение — во всех вариациях внутри одного типа оказываются одинаковыми. Объединение всех вариантов сростнокарпеллатного гинецея в один синкарпный тип, принятое в зарубежной литературе, свидетельствует о том, что этот тип неоднороден и является агрегатным, что подчеркивается в исследованиях особенностями плацентации. Среди ценокарпных вариантов гинецея целесообразно рассматривать 2 типа (синкарпный и паракарпный), каждому из которых присуща особая плацентация. Это позволяет расширить возможности использования данных о морфологии гинецея для целей систематики и филогении.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00852).

Список литературы

- Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М., 2009. 400 с.
- Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 63–74.
- Зитте П., Вайлер Э. И., Кадерайт Й. В. и др. Ботаника. М., 2007. Т. 3. 576 с.
- Киртичников М. Э., Забинкова Н. Н. Русско-латинский словарь для ботаников. Л., 1977. 854 с.
- Котельникова Н. С., Шамров И. И. Развитие и типизация гинецея у представителей подсемейства *Silenoideae* (*Caryophyllaceae*) // Вестн. СПбГУ. 2012. Сер. 3. Вып. 4. С. 50–67.
- Матиенко Б. Т. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев, 1969. 406 с.
- Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1942. Т. 3–4 (17–18). С. 91–112.
- Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
- Тахтаджян А. Л. Плодолистики, или карпеллы // Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М., 1980. С. 31–33.
- Терехин Э. С., Никитичева З. И. Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., 1981. 228 с.
- Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) в связи с особым способом формирования эндотелия // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 2. С. 1–18.
- Шамров И. И. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 8. С. 1041–1070.
- Шамров И. И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 4. С. 417–451.
- Шамров И. И. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 5. С. 568–595.
- Шамров И. И., Анисимова Г. М., Котельникова Н. С. Сравнительный анализ морфогенеза гинецея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 8. С. 1–25.
- Шамров И. И., Геворкян М. М. Структурная организация гинецея в семействе *Aposynaceae* // Ботан. журн. 2010а. Т. 95, № 2. С. 145–168.
- Шамров И. И., Геворкян М. М. Сравнительная характеристика гинецея в семействах *Aposynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentianaceae* // Ботан. журн. 2010б. Т. 95, № 12. С. 1673–1699.
- Шамров И. И., Котельникова Н. С. Особенности формирования гинецея у *Coccyganthe flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 7. С. 826–850.
- Baum H. Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynözeen und die Homologie ihrer fertile Abschnitte // Österr. Bot. Z. 1949. Bd 96, H. 1. S. 64–82.
- Endress P. K., Matthews M. L. Progress and problems in the assessment of flower morphology in higher-level systematic // Pl. Syst. Evol. 2012. Vol. 298, № 2. P. 257–276.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. 460 S.
- Grisebach A. Grundriss der systematischen Botanik. Göttingen, 1854. 180 S.
- Hartl D. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums // Beitr. Biol. Pflanzen. 1962. Bd 37, H. 2. S. 241–330.
- Hue C.-Y., Ho N.-N., Li D.-Z. Embryology of *Swertia* (*Gentianaceae*) relative to taxonomy // Bot. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 155, № 3. P. 383–400.
- Kaussmann B. Pflanzenanatomie. Jena, 1963. 624 S.
- Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Z. 1950. Bd 97, H. 3–5. S. 403–436.
- Leinfellner W. Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österr. Bot. Z. 1951. Bd 98, H. 3. S. 338–358.
- Puri V. Placentation in angiosperms // Bot. Rev. 1952. Vol. 18, № 9. P. 603–651.
- Puri V. Studies in floral anatomy — VII. On placentation in the *Cucurbitaceae* // Phytomorphology. 1954. Vol. 4, № 3–4. P. 127–145.
- Troll W. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenocarpen Gynaeceums überhaupt // Planta. 1928. Bd 6, H. 2. S. 255–276.
- Troll W. Morphologie der schildförmigen Blätter // Planta. 1932. Bd 17. H. 1. S. 153–230; H. 2. S. 231–314.
- Winkler H. Verstehen wir das Gynözeum der Angiospermen schon? // Beitr. Biol. Pflanzen. 1941. Bd 27, H. 2. S. 242–267.