

СТРОЕНИЕ БИКАРПЕЛЛЯТНОГО ГИНЕЦЕЯ *SYMPHYTUM ASPERUM* (BORAGINACEAE) В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ ЭРЕМОВ

© 2023 г. И. И. Шамров^{1,2,*}, Г. М. Анисимова^{2,**}

¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена (РГПУ им. А.И. Герцена) набережная р. Мойки, 48, С.-Петербург, 191186, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИИ РАН) ул. Проф. Попова, 2, С.-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: shamrov52@mail.ru;

**e-mail: galina0353@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

После доработки 20.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Прослежен генезис бикарпеллятного синкарпного гинецея в связи с формированием в нем септ, определяющих структуру эремов и ценобия в целом у *Symphytum asperum*. В гинецее на ранних стадиях развития возникает короткая фертильная синасцидиатная зона за счет базальной септы (септы 1-го типа) при слиянии завернутых краев плодолистиков. Выше формируется симпликатная зона. В основании гинецея возникает двойная U-образная синплацента. Строение базальной септы характеризуется некоторыми особенностями. Сутуры, формирующие ее, являются обратно-стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой – наружу. Септа 1-го типа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминая собой растянутый ромб или обращенные друг к другу 2 четырехгранные пирамиды: короткие лучи располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные – между стенками эремов смежных плодолистиков. Центральная часть септы в дальнейшем останавливается в развитии, а лучи преобразуются в ветви синкарпных сутур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа. В ходе развития протяженность этих септ возрастает в продольном направлении. В стенке завязи с дорзальной стороны в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Затем происходит расщепление этих тяжей и дорзального проводящего пучка пополам.

У *S. asperum* септы 2-го типа не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнезда плодолистиков на отсеки. Они остаются автономными и подобно вставкам соединяют раскрытые вентральные края с дорзальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике. Образующиеся диаспоры (эремы) оказываются окруженными плодовой оболочкой со всех сторон. Подобный рост септ 2-го типа является уникальным и скоррелирован с ростом гинобазического столбика, при этом форма растущих септ идеально совпадает с формой его граней.

Ключевые слова: гинецей, плод, формирование перегородок в завязи, эремы, Boraginaceae, *Symphytum asperum*

DOI: 10.31857/S0006813623060091, **EDN:** ZOTYOA

Плод – репродуктивный орган покрытосеменных растений, в который преобразуется цветок после оплодотворения. Он обеспечивает формирование семян и служит для их защиты и распространения. Его определяющим морфологическим признаком является гинецей, на основании строения которого созданы морфогенетические классификации плодов (Gobi, 1921; Kaden, 1947, 1961; Takhtajan, 1948, 1964; Levina, 1961, 1987). Эти классификации учитывают особенности структуры зрелого плода, однако в них не всегда рассматриваются ранние стадии развития. Некоторые характеристики гинецея при изучении плода ана-

лизируются в классификации А.В. Боброва с соавторами (Bobrov et al., 2009). Авторами предложена реконструкция морфогенетического развития плодов Magnoliophyta. В более поздней работе (Bobrov, Romanov, 2019), в отличие от традиционных систем, выделены морфогенетические типы плодов на основе анатомии перикарпия. Принципиальные различия между основными типами касаются главным образом локализации в различных его зонах (экзокарпии, мезокарпии и/или эндокарпии) непрерывной склеренхимной зоны, обеспечивающей защиту семян, вскрывание и распространение плодов.

Различают многосемянные и односемянные плоды. В многосемянных плодах возникли различные механизмы, обеспечивающие их вскрытие. Существует большое число таких механизмов. Наиболее аргументированными являются представления Н.Н. Кадена (Kaden, 1962), которые были адаптированы в различных анатомических и морфологических исследованиях по изучению плодов. По нашему мнению, способы продольного вскрывания плодов можно свести к следующим. В апокарпиях различают вентрицидное (по брюшному шву – листовка, многолистовка), дорсицидное (по главной жилке напротив дорсального проводящего пучка) и дорсицидно-вентрицидное (по брюшному шву и главной жилке – боб) вскрывание. В ценокарпиях, главным образом в плодах-коробочках, вскрывание осуществляется створками и может быть септицидным (по септам), локулицидным (по главной жилке каждого плодолистика) и септицидно-локулицидным (по септам и главным жилкам плодолистиков одновременно) (Shamrov, 2015). Это не исключает существования и других специфических типов вскрывания.

У ряда растений появились особые приспособления, связанные с диссеминацией, когда диаспорами являются не семена, плоды или плодики в полимерных апокарпиях, а части плодов. В членистых плодах (некоторые Brassicaceae, Fabaceae) диаспоры представляют собой членики плодов, в каждом из которых содержится одно семя. Распад на членики происходит в поперечной плоскости относительно оси плода (Trzeciak-Limeira et al., 2013; Karnaukhova et al., 2021). Перегородки, разделяющие членики, формируются за счет меристемы с вентральной стороны плода и простираются до дорзальной стороны. Склеренимный слой, участвующий в процессе разделения члеников, возникает из клеток внутренней эпидермы стенки завязи (Roth, 1977; Trzeciak-Limeira et al., 2013). В drobных плодах образование самостоятельных диаспор происходит не в поперечной, а продольной плоскости. Единицами таких плодов являются либо мерикарпии, соответствующие отдельным плодолистикам (двукрылатка, Aceraceae – Shamrov, 2019; вислоплодник, Apiaceae – Menglan et al., 2005; De Castro et al., 2015), либо эремы, которые не гомологичны плодолистикам (Winkler, 1941; Stopp, 1950; Kaden, 1964a, b; Kaden, Zakalukina, 1965). Чаще всего считают, что в плодах-ценобиях (Boraginaceae, Ehretiaceae, Heliotropiaceae, Hydrophyllaceae, Lamiaceae) эремы в числе двух соответствуют одному плодолисту (Bonzani et al., 2011; Gottschling et al., 2014; Badamtsetseg, 2016; Jeiter et al., 2018; Elisafenko et al., 2021; Vasile et al., 2021).

Вопросы о том, как возникают септы в ценобиях, дискутируются в литературе. Более того, единицы диссеминации, возникающие в них и

называемые многими отечественными исследователями как эремы (Kaden, Zakalukina, 1965; Melikyan, Devyatov, 2001; Savinov, 2010), в литературе описывают как мерикарпии, или мерикарпиды (Shabes, Morozova, 2010; Jeiter et al., 2018; Molinelli et al., 2020), орешковидные мерикарпиды (Gottschling et al., 2014), мерикарпиоподобные орешки (Bonzani et al., 2011), орешки (Badamtsetseg, 2016), орешки и костянки (Kong, Hong, 2016) и даже пирены (Miller, 2003; Plisco, 2010e). Следует отметить, что в упомянутой классификации морфогенетических типов плодов (Bobrov, Romanov, 2019) все схизокарпные варианты отнесены к различным видам коробочек и пиренариев в зависимости от их анатомического строения и особенностей вскрывания мерикарпиев.

Все эти факты явились основой проведения исследования по строению гинецея и формированию эремов у одного из видов *Symphytum* (Boraginaceae). Для решения вопросов типизации гинецея нами были проведены подробные исследования по особенностям его морфогенеза в динамике, строению отдельных зон и механизмам возникновения перегородок в завязи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования был выбран вид *Symphytum asperum* Lerech. (Boraginaceae) – окопник шершавый, или жесткий. Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученный вид произрастает на территории участка пищевых, кормовых и лекарственных растений.

Были изучены завязи 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 методике (Pausheva, 1974). Срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали сафранином по Картису, фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и светлым зеленым. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата на микроскопе Leica DM 1000. Микрофотографии также получены с помощью этого же микроскопа с использованием цифровой фотокамеры Leica EC3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Соцветие и цветок. У *Symphytum asperum* цветки собраны в сложные цимозные соцветия. Они представлены дихазиями. Структурной единицей соцветия является извилина, которая в дихазиях оказывается двойной (рис. 1, 1, 2). Цветки – 5-членные, актиноморфные, чашечка и венчик – сростнолистные. Венчик воронковидный, с 5 лопа-

стями в верхней части. Свободные лопасти чашечки треугольные, заостренные, покрыты кроющими волосками (рис. 1, 3). Чашечка долго сохраняется (рис. 1, 4) и остается при плодах (см. рис. 5, 1). Окраска венчика различается в ходе морфогенеза цветка — красноватая или карминно-розовая у бутонов и синяя или голубая у цветков (рис. 1, 1–3). В цветке 5 тычинок, которые чередуются с лопастями венчика и прикреплены к его трубке в средней части. Синкарпный гинецей образован 2 плодолистиками. Имеется длинный гинобазический столбик и головчатое рыльце, которое в дистальной части является раздвоенным (рис. 1, 4, 5). В основании завязи формируется кольцевидный 5-лопастной нектарный диск. Завязь почти верхняя, поскольку в основании срастается с элементами венчика, чашечки, андроея и нектарного диска, при этом сросшиеся части венчика располагаются между элементами чашечки напротив элементов диска, а объединенные чашелистики — напротив тычинок.

В развитии гинецея выделены несколько стадий: 1) гинецей во время формирования плацент и примордиев семязачатков, 2) гинецей во время формирования семязачатков, 3) гинецей перед опылением, 4) гинецей, трансформирующийся в плод.

Гинецей во время формирования плацент и примордиев семязачатков. В плацентах происходит заложение примордиев семязачатков, в субэпидермальном слое которых возникает одноклеточный археспорий (рис. 2, 2). Гинецей является синкарпным с присущим ему зональным строением. В акропетальной последовательности в нем конгенитально формируются зоны: короткая фертильная синасцидиатная за счет образования базальной септы (септы 1-го типа) при слиянии завернутых краев плодолистиков (нижняя часть завязи) и симпликатная (средняя и почти вся верхняя части завязи) зоны. Дистальную часть гинецея занимает асимпликатная зона (рис. 2, 1, 3). На этапе формирования плацент столбик и рыльце, входящие в состав этой зоны, еще не различимы (рис. 2, 1). В период роста и дифференциации примордиев семязачатков оформляются столбик и рыльце. Происходит увеличение размеров завязи в ширину и, особенно, в высоту. Это приводит к направленному локальному разрастанию в верхней части, в результате чего возникающий гинобазический столбик погружается в завязь до границы синасцидиатной и симпликатной зон (рис. 2, 3).

В основании гинецея возникает двойная U-образная синплацента. В отличие от синкарпных сатур, которые обычно образуют септы в основании завязи, сатуры между двумя плодолистиками у *S. asperum* имеют другую форму. Сатуры, формирующие базальную септу, являются обратно-

стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой — наружу. Септа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминающей собой растянутый ромб или, обращенные друг к другу, 2 четырехгранные пирамиды (рис. 2, 5).

Уже на этой стадии начинают выделяться выемки как между обоими плодолистиками, так и в центре каждого плодолистика в области дорзального пучка (рис. 2, 4–8). На границе симпликатной и асимпликатной зон нижняя часть столбика срастается с окружающими тканями плодолистиков (рис. 2, 6). На уровне асимпликатной зоны столбик становится отграниченным от завязи и принимает ромбовидную форму (рис. 2, 7, 8). Выше при переходе от средней части к верхней в столбике происходит изменение формы от ромбовидной до овальной (рис. 2, 9, 10). Дистальная часть гинецея представлена двумя лопастями рыльца (рис. 2, 11).

Гинецей во время формирования семязачатков. На этой стадии происходит мегаспорогенез (рис. 3, 5) и начинается формирование зародышевого мешка.

Как мы уже отмечали, во время формирования плацент, возникновения и роста примордиев семязачатков в гинецее образуется лишь септа 1-го типа. Особенности ее строения (4-лучевая структура) определяют форму столбика и играют основную роль при формировании эремов. Короткие лучи септы располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные — между стенками эремов смежных плодолистиков. По мере дифференциации семязачатков центральная часть септы 1-го типа останавливается в развитии, но от нее начинают отходить ветви синкарпных сатур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа (рис. 3, 3, 4). С дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки, напротив которой располагаются септы 2-го типа. Однако эти септы не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнездо каждого плодолистика на 2 отсека. Септы 2-го типа остаются автономными, начинают расти вверх, соединяясь с клетками стенки завязи с дорзальной стороны.

В литературе описана центрально-осевая и транссептальная иннервация семязачатков в синкарпном гинецее. Согласно существующим представлениям (Eyde, 1967), при центрально-осевой иннервации пучки, снабжающие семязачатки, происходят из центральных пучков стелы плодоножки. Для транссептальной иннервации характерно продольное прохождение пучков в стенке завязи, которые входят в семязачатки напротив септ. Второй вариант иннервации был обнаружен, например, у некоторых однодольных (Shamgov, 2010, 2014). У *S. asperum* в эустеле цветоножки

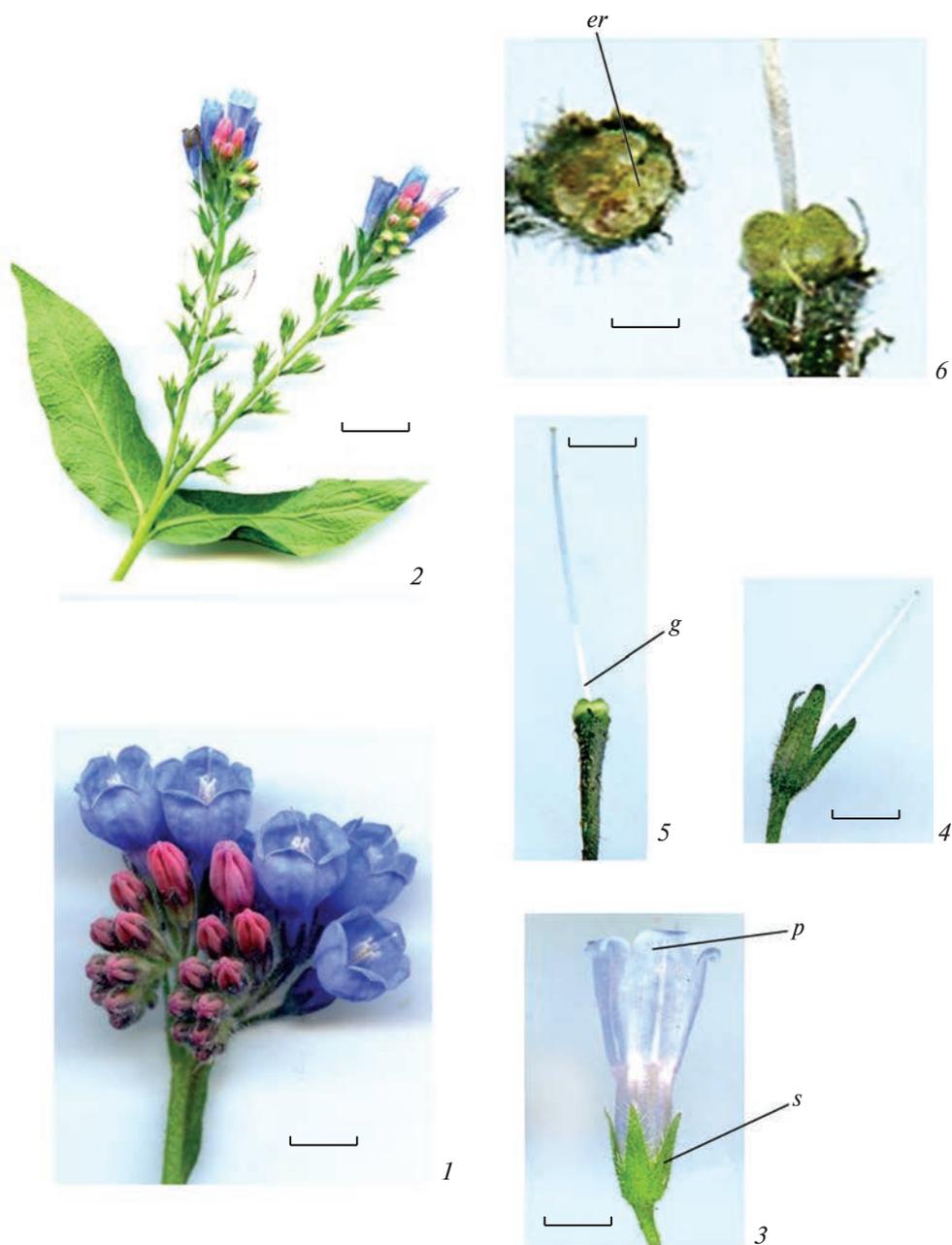


Рис. 1. Строение соцветия и цветка у *Symphytum asperum*

Строение соцветий: дихазий, представленный двойной извилиной, в которой видны бутоны и раскрывающиеся цветки (1), либо в нижней части развивающиеся плоды, а вверху еще бутоны (2). Строение цветка: во время цветения (3), после опыления (4, 5). 6 – плоды на ранней стадии развития, в которых видны 4 формирующихся эрема одинаковых размеров. *er* – эрем, *g* – гинецей, *p* – лепесток, *s* – чашелистик. Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 1. Structure of inflorescence and flower in *Symphytum asperum*.

The structure of inflorescences: dichasium represented by a double bostryx, which contains buds and opening flowers (1), or developing fruits in the lower part and still buds at the top (2). Flower structure: during flowering (3), after pollination (4, 5). 6 – fruits at an early stage of development, with 4 forming eremi of the same size are visible. *er* – eremus (“nutlet”), *g* – gynoecium, *p* – petal, *s* – sepal. Scale bar, mm: 1.

формируются 10 коллатеральных проводящих пучков, от которых отходят пучки в элементы цветка (рис. 3, 1). Как мы уже отмечали, завязь в основании сростается с элементами венчика, ча-

шечки, андроея и нектарного диска. На уровне синасцидиатной зоны сростание завязи с окружающими элементами цветка происходит только наполовину, при этом с завязью полностью объ-

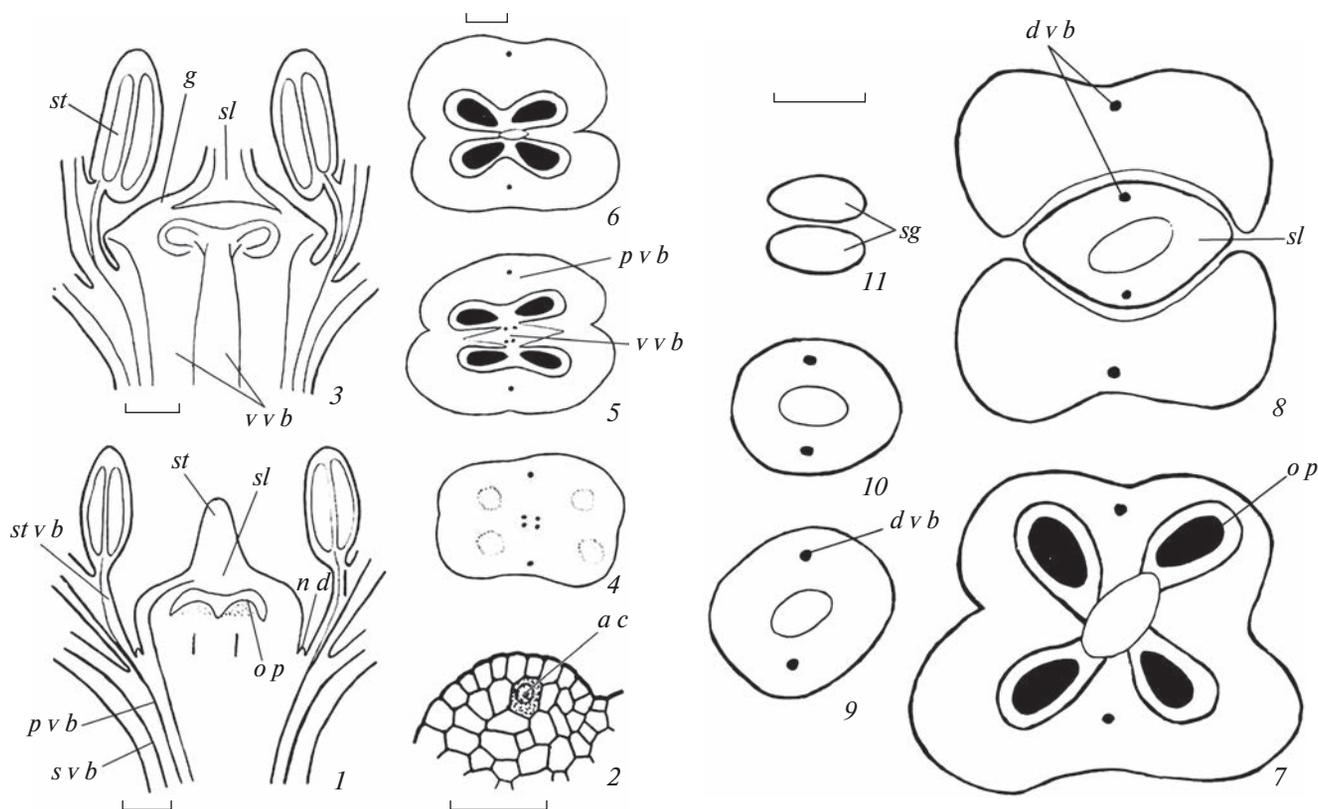


Рис. 2. Строение гинецея во время формирования плацент и примордиев семязачатков у *Symphytum asperum* (1, 3 – продольные срезы, 2, 4–6 – поперечные срезы).

1 – строение гинецея во время формирования плацент (сагиттальный срез в плоскости одного плодолистика); 2 – заложение примордия семязачатка на плаценте, дифференциация археспория; 3 – строение гинецея во время формирования примордиев семязачатков (фронтальный срез в плоскости двух плодолистиков); 4 – основание гинецея, видны контуры гнезд; 5 – нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны, видна септа 1-го типа, с дорзальной стороны плодолистиков начинается образование выемки; 6 – нижняя часть завязи на уровне симпликатной зоны и основания столбика. *ac* – археспориальная клетка, *dvb* – дорзальный проводящий пучок; *g* – гинецей, *nd* – нектарный диск, *op* – примордий семязачатка, *pvb* – проводящий пучок лепестка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *st* – тычинка, *stv* – проводящий пучок тычинки, *svb* – проводящий пучок чашелистика, *vvb* – вентральный проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1, 3–6 – 10, 2 – 30.

Строение гинецея во время формирования плацент и примордиев семязачатков у *Symphytum asperum* (7–11 – поперечные срезы) (продолжение).

7 – средняя часть завязи, контуры столбика повторяют форму септы 1-го типа; 8 – верхняя часть завязи, столбик принимает ромбовидную форму (начинают выделяться выемки как между обоими плодолистиками, так и в центре каждого плодолистика в области дорзального пучка); 9, 10 – изменение формы столбика от ромбовидной до овальной при переходе от средней части к верхней; 11 – дистальная часть гинецея, представленная двумя лопастями рыльца. *dvb* – дорзальный проводящий пучок; *op* – примордий семязачатка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 2. Gynoecium structure during formation of placentae and ovular primordia in *Symphytum asperum* (1, 3 – longitudinal sections, 2, 4–6 – transverse sections).

1 – gynoecium structure during formation of placentae (sagittal section in the plane of one carpel); 2 – initiation of an ovular primordium on the placenta, differentiation of archesporium; 3 – gynoecium structure during formation of ovular primordia (frontal section in the plane of two carpels); 4 – gynoecium base, contours of locules are visible; 5 – lower part of ovary at the level of the synasciadiate zone, the septum of the 1st type is visible, formation of a notch begins from the dorsal side of the carpels; 6 – lower part of ovary at the level of the symplicate zone and the style base. *ac* – archesporial cell, *dvb* – dorsal vascular bundle; *g* – gynoecium, *nd* – nectary disc, *op* – ovular primordium, *pvb* – petal vascular bundle, *sg* – stigma, *sl* – style, *st* – stamen, *stv* – stamen vascular bundle, *svb* – sepal vascular bundle, *vvb* – ventral vascular bundle. Scale bars, μm : 1, 3–6 – 10, 2 – 30. Gynoecium structure during formation of placentae and ovular primordia in *Symphytum asperum* (7–11 – transverse sections) (continued).

7 – middle part of the ovary, the style contours repeat the shape of the septum of the 1st type; 8 – upper part of the ovary, the style takes a diamond shape (notches begin to separate between both carpels and in the center of each carpel in the area of the dorsal bundle); 9, 10 – changing the style shape from diamond-shaped to oval in the transition from the middle part of the style to the top; 11 – distal part of gynoecium represented by two stigma lobes. *dvb* – dorsal vascular bundle, *op* – ovular primordium, *sg* – stigma, *sl* – style. Scale bars, μm : 10.

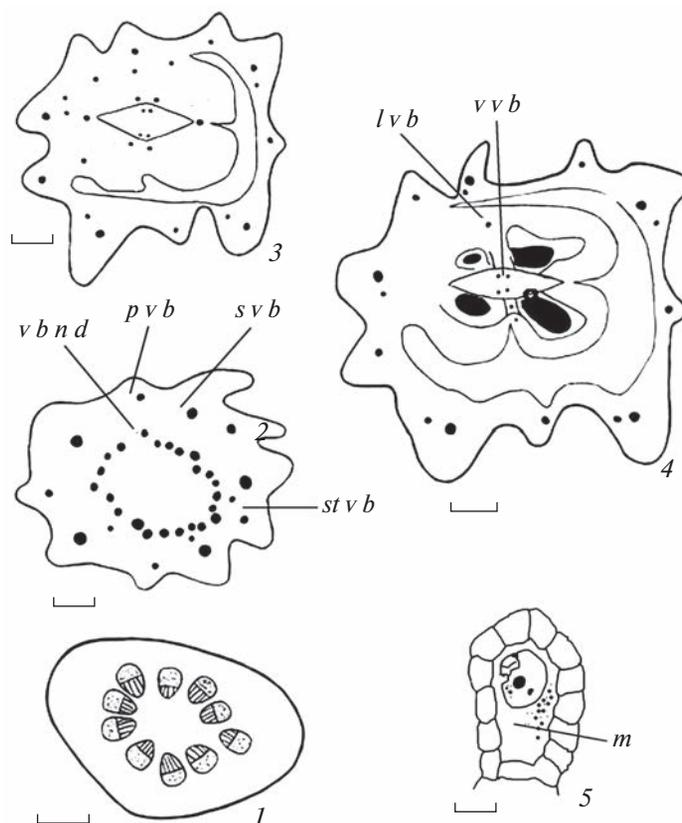


Рис. 3. Строение гинецея во время формирования семязачатков у *Symphytum asperum* (поперечные срезы).

1 – строение эустелы цветоножки, формируются 10 коллатеральных проводящих пучков, от которых отходят пучки в элементы цветка; 2 – срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроецея и нектарного диска, число пучков под завязью увеличивается почти вдвое; 3, 4 – нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны: видны контуры гнезд и септы 1-го типа, срастание завязи с окружающими элементами цветка происходит только наполовину, при этом с завязью полностью объединяется только нектарный диск (3); видны семязачатки, срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное, с дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки, а напротив ее от септы 1-го типа начинают отходить септы 2-го типа (4); 5 – мегаспороцит в окружении нуцеллуса tenuinuцеллятного семязачатка. *d v b* – дорзальный проводящий пучок; *m* – мегаспороцит, *p v b* – проводящий пучок лепестка, *st v b* – проводящий пучок тычинки, *s v b* – проводящий пучок чашелистика, *v b n d* – проводящий пучок нектарного диска, *v v b* – ventральный проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

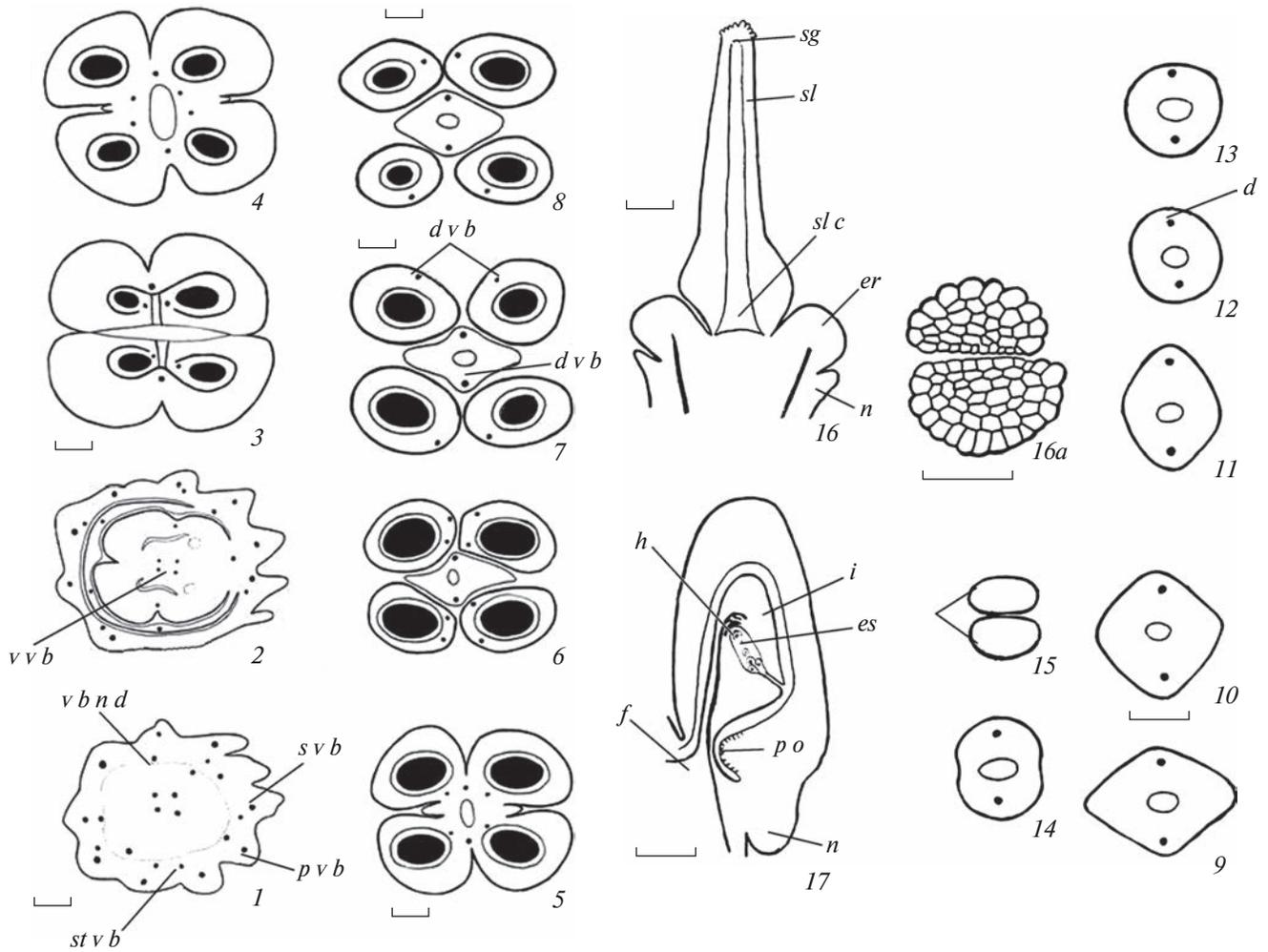
Fig. 3. Gynoecium structure during formation of ovules in *Symphytum asperum* (transverse sections).

1 – structure of the pedicel eustele, 10 collateral vascular bundles are forming, from which bundles extend into the flower elements; 2 – the ovary fuses at the base with the elements of corolla, calyx, androecium and nectary disc, the number of bundles under the ovary almost doubles; 3, 4 – lower part of the ovary at the level of the synasciadiate zone: the contours of the locules and the septum of the 1st type are visible, the ovary fuses with surrounding elements of the flower only halfway, while only the nectary disc is fully merged with the ovary (3); ovules are visible, the fusion of the ovary with surrounding elements of the flower is partial; on the dorsal side of the carpels, the notch continues to increase, and opposite it, the septa of the 2nd type begin departing from the septum of the 1st type (4); 5 – megasporocyte surrounded by nucellus of tenuinuцеллятного ovule. *d v b* – dorsal vascular bundle; *m* – megasporocyte, *p v b* – petal vascular bundle, *st v b* – stamen vascular bundle, *s v b* – sepal vascular bundle, *v b n d* – vascular bundle of nectary disc, *v v b* – ventral vascular bundle. Scale bar, μm : 10.

единяется только нектарный диск (рис. 3, 3). Чуть выше срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное (рис. 3, 4). Число пучков под завязью увеличивается почти вдвое (рис. 3, 1). Хотя тычиночные нити на большем протяжении срастаются с лепестками, из цветоножа в тычинки идут самостоятельные пучки. Вascularное снабжение гинецея обеспечивается двумя группами пучков: периферическими и центральными. Медианные крупные периферические пучки ста-

новятся дорзальными, а центральные – ventральными (рис. 2, 1, 3; 3, 2).

Гинецей перед опылением. В период окончательного формирования семязачатков и возникновения в них зрелых зародышевых мешков (строение типичное – яйцеклетка, 2 синергиды, центральная клетка с двумя полярными ядрами, 3 антиподы; последние находятся на стадии разрушения) (рис. 4, 17) структурные характеристики гинецея в целом сохраняются. Идентифици-



руется срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроеца и нектарного диска, при этом на уровне синасцидиатной зоны это срастание частичное, хотя элементы чашечки, венчика и андроеца остаются слитыми (рис. 4, 1, 2).

Перед опылением в нижней части завязи септы 2-ого типа, отошедшие от септы 1-го типа, продолжают срастаться со стенкой завязи с дорзальной стороны. Это сопровождается увеличением размеров выемки с постепенным смещением дорзального проводящего пучка внутрь (рис. 4, 3). В стенке завязи в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Затем происходит расщепление этих тяжей и дорзального проводящего пучка пополам, начиная с верхней части завязи, подобно локулицидному вскрыванию синкарпных коробочек. Септы 2-го типа постепенно заканчивают расти вверх и, подобно шторкам или вставкам, соединяют раскрытые вентральные края с дорзальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике, входя в дальнейшем в состав пло-

довой оболочки одногнездных эремов. Симпликатная зона при этом разбивается на 4 компартмента. Пары геми-кампилотропных (унитегмальных, tenuinucellатных, с фуникулусом и гипостазой) семязачатков располагаются в центре, как на центрально-угловых плацентах, и между ними формируется будущий цикатрикс.

Асимпликатная зона представлена верхней частью завязи и столбиком. Столбик погружен до границы синасцидиатной и симпликатной зон (рис. 4, 16). На поперечном срезе столбик повторяет форму базальной септы с 4-лучевой структурой и, вероятно, организует рост септ 2-го типа в границах завязи. На уровне симпликатной зоны основание столбика полностью срастается с тканями завязи (рис. 4, 4), выше его сегменты с вентральной стороны становятся свободными (рис. 4, 5). На уровне верхней части завязи столбик становится свободным и принимает ромбовидную форму (рис. 4, 6–8). При переходе от средней части столбика к верхней происходит изменение его формы от ромбовидной до овальной (рис. 4, 9–14). Дистальную часть гинцея занима-

Рис. 4. Строение гинецея перед опылением у *Symphytum asperum* (поперечные срезы).

1 – срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроеция и нектарного диска, в завязи видны только дорзальные и вентральные пучки; 2 – нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны: видны контуры гнезд, срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное, при этом элементы чашечки, венчика и андроеция остаются слитыми, с дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки с постепенным смещением дорзального проводящего пучка внутрь стенки завязи; 3 – нижняя часть завязи, видна септа 1-го типа, отошедшие от которой септы 2-го типа срastaются со стенкой завязи с дорзальной стороны; 4, 5 – нижняя часть завязи на уровне симпликатной зоны: основание столбика полностью срastaется с тканями завязи (4), грани столбика с вентральной стороны становятся свободными (5); 6–8 – верхняя часть завязи, столбик становится свободным от завязи и принимает ромбовидную форму. *d v b* – дорзальный проводящий пучок, *p v b* – проводящий пучок лепестка, *st v b* – проводящий пучок тычинки, *s v b* – проводящий пучок чашелистика, *v b n d* – проводящий пучок нектарного диска, *v v b* – вентральный проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

Строение гинецея перед опылением у *Symphytum asperum* (поперечные срезы) (продолжение).

9–14 – изменение формы столбика от ромбовидной до овальной при переходе от средней части к верхней; 15, 15a – лопасти рыльца, клетки наружной эпидермы папилловидной формы; 16 – гинецей перед опылением (фронтальный срез в плоскости двух плодолистиков), виден канал и рыльце; 17 – строение формирующихся эремов (сагиттальный срез в плоскости одного плодолистика), виден семязачаток с фуникулузом, плацентарный obturator, нектарник и полость в верхней части завязи, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся эремов. *d v b* – дорзальный проводящий пучок; *e s* – зародышевый мешок, *er* – эрем, *f* – фуникулус, *h* – гипостаза, *i* – интегумент, *n* – нектарник, *p o* – плацентарный obturator, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *sl c* – канал столбика. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 4. Gynoecium structure before fertilization in *Symphytum asperum* (transverse sections).

1 – fusion of the ovary at the base with the elements of corolla, calyx, androecium and nectary disc, only dorsal and ventral bundles are visible in the ovary; 2 – lower part of the ovary at the level of the synascidiate zone: the contours of the locules are visible, the fusion of the ovary with surrounding flower elements is partial, while the elements of the calyx, corolla and androecium remain fused; on the dorsal side of the carpels, the notch continues increasing with a gradual displacement of the dorsal vascular bundle into the ovary wall; 3 – lower part of the ovary, the septum of the 1st type is visible, the septa of the 2nd type have departed from it and fuse with the ovary wall on the dorsal side; 4, 5 – lower part of the ovary at the level of the symplicate zone: the style base is completely fused with the ovary tissues (4), the edges of the style on the ventral side become free (5); 6–8 – upper part of the ovary, the style becomes free from the ovary and takes a diamond shape. *d v b* – dorsal vascular bundle, *p v b* – petal vascular bundle, *st v b* – stamen vascular bundle, *s v b* – sepal vascular bundle, *v b n d* – vascular bundle of nectary disc, *v v b* – ventral vascular bundle. Scale bar, μm : 10.

Gynoecium structure before fertilization in *Symphytum asperum* (transverse sections) (continued).

9–14 – change in the style shape from diamond-shaped to oval in the transition from the middle part to the top; 15, 15a – stigma lobes, papilloid cells of outer epiderm; 16 – gynoecium before pollination (frontal section in the plane of two carpels), canal and stigma are visible; 17 – the structure of emerging eremus (sagittal section in the plane of one carpel), the ovule with funiculus, the placental obturator, nectary and cavity in the ovary upper part located under the style and connected to the locules of the emerging eremi, are visible. *d v b* – dorsal vascular bundle; *e s* – embryo sac, *er* – eremus, *f* – funiculus, *h* – hypostase, *i* – integument, *n* – nectary, *p o* – placental obturator, *sg* – stigma, *sl* – style, *sl c* – style channel. Scale bar, μm : 10.

ет головчатое рыльце, которое является раздвоенным. Подобное строение рыльца с вильчато раздвоенными лопастями при наличии длинного гинобазического столбика было описано у *Prunella vulgaris* из сем. Lamiaceae (Godin et al., 2020). Проведенное нами исследование показало, что у *S. asperum* обе лопасти покрыты папилловидными клетками наружной эпидермы (рис. 4, 15, 15a).

Границей между симпликатной и асимпликатной зонами является наличие единой полости в верхней части завязи, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся эремов. В эту полость выходит канал столбика, по которому растут пыльцевые трубки в направлении плацентарного obturatorа и далее микропиле семязачатков (рис. 4, 17). Вascularное снабжение гинецея продолжает обеспечиваться дорзальными и вентральными проводящими пучками (рис. 4, 1–7), при этом дорзальные пучки выявляются на всем протяжении столбика до границы его канала с лопастями рыльца (рис. 4, 1–13).

Гинецей, трансформирующийся в плод. После опыления и оплодотворения происходит оформ-

ление эремов. Плоды на ранних стадиях мало различаются в зависимости от положения в соцветии. В них, как правило, видны 4 формирующихся эрема одинаковых размеров (рис. 1, 6). Однако, в дальнейшем не все эремы развиваются. Уже на ранних стадиях эндоспермо- и эмбриогенеза происходят различные нарушения и большая часть эремов (наблюдались случаи разрушения всех эремов ценобия) дегенерирует.

Проведенное нами исследование показало, что число цветков в одном соцветии может достигать 55–60, т.е. должно было бы сформироваться 220–240 эремов. Но зрелых эремов развивается только 5–10. Созревают эремы, в которых, вероятно, нормально прошли процессы опыления и оплодотворения в период массового цветения, преимущественно в средней части соцветия (рис. 5, 1). На начальных, так же как и на последних, стадиях цветения завязывание плодов, вероятно, ограничено отсутствием оптимальных условий. Обычно в ценобии формируются не 4, а 1–2 крупных эрема, которые занимают либо все гнездо каждого плодолистика (2 эрема – рис. 5, 2; 6, 2), либо пространство обоих плодолистиков

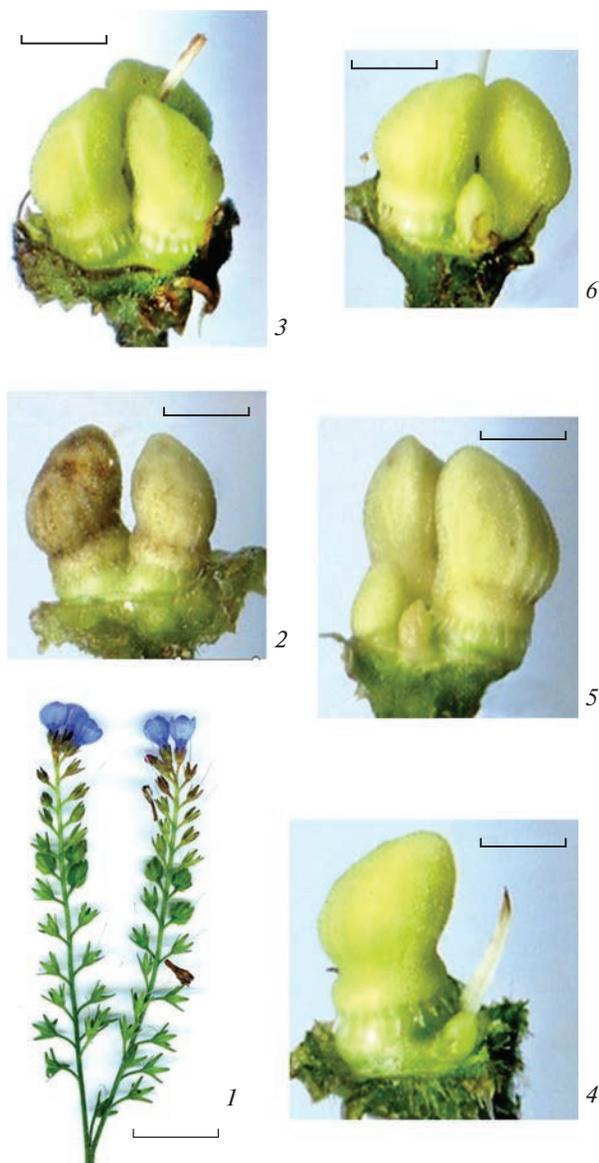


Рис. 5. Строение созревающих плодов и формирующихся эремов у *Symphytum asperum*.

1 – созревающие плоды и сохраняющиеся бутоны в верхней части соцветия; 2–6 – строение и число эремов в ценобии: два (2) или три (3) эрема одинаковых размеров, один крупный и один, остановившийся в развитии (4) эремы, два крупных и два небольших размеров эрема (5), два крупных и один маленький эремы (6). Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 5. Structure of ripening fruits and emerging eremi in *Symphytum asperum*.

1 – ripening fruits and remaining buds in the upper part of inflorescence; 2–6 – structure and number of eremi in the coenobia: two (2) or three (3) eremi of the same size, one large and one stopped in development (4) eremi, two large and two small eremi (5), two large and one small eremi (6). Scale bar, mm: 1.

(один эрем – рис. 6, 3). В ценобии могут сохраниться три эрема одинаковых размеров (рис. 5, 3), один крупный эрем и один маленький, еще не по-

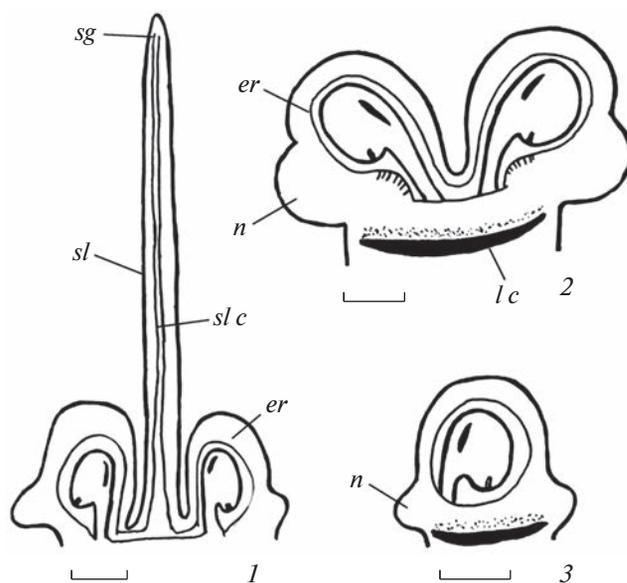


Рис. 6. Строение формирующихся эремов у *Symphytum asperum*.

1 – два формирующихся эрема, под столбиком располагается полость, которая соединяется с гнездами; 2, 3 – строение и число развивающихся эремов: два, одинаковых размеров (2) и один крупный, занимающий пространство обоих плодолистиков (3), показана зона отрыва эремов от карпобазиса из лигнифицированных клеток. *er* – эрем, *lc* – лигнифицированные клетки, *n* – нектарник, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *slc* – канал столбика. Масштабная линейка, мкм: 20.

Fig. 6. The structure of emerging eremi in *Symphytum asperum*.

1 – two emerging eremi, a cavity under the style, connected to the locules; 2, 3 – structure and number of developing eremi: two of the same size (2) and one large, occupying the space of both carpels (3), the zone of the eremi detachment from carpobasis, presented by lignified cells is shown. *er* – eremus, *lc* – lignified cells, *n* – nectary, *sg* – stigma, *sl* – style, *slc* – style channel. Scale bar, μm : 20.

терявший связь со столбиком (рис. 5, 4), два крупных и два небольших размеров эрема (рис. 5, 5), два крупных эрема и один маленький (рис. 5, 6). В течение длительного времени вблизи формирующихся эремов наблюдаются остановившиеся в развитии эремы. Поэтому можно легко установить число эремов в ценобии, которые стали развиваться после опыления. В зависимости от того, сколько эремов сохраняется в ценобии, нектарный диск может целиком окружать эрем (остается только один крупный) либо его кольцо может быть сегментировано на части и не полностью окружать эремы (2–3).

Столбик, как правило, существует во время ранних стадий эмбриогенеза, после чего эремы в большей части становятся раздельными. Ранее мы указывали, что до оплодотворения между симпликатной и асимпликатной зонами формируется полость, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся

эремов. В эту полость выходит канал столбика, по которому растут пыльцевые трубки в направлении семязачатков. Эта полость хорошо выражена и после оплодотворения до тех пор, пока функционирует столбик (рис. 6, 1). Механизмы разделения эремов и столбика в нижней части не изучены. Можно предположить, что именно длительное существование столбика после опыления позволяет создать защитные слои, которые закрывают полость, соединяющую столбик с каждым эремом. Исследование показало, что в области разделения формируется ткань из крупных клеток, заполненных крахмалом. Под ними находятся 4–5 тяжёлых брахисклерейд (рис. 6, 2). Подобный механизм образования защитных слоев клеток характерен для листьев, в которых происходят различные повреждения. В область надреза начинает поступать фитогормон ауксин, под действием которого происходит дедифференциация окружающих клеток постоянных тканей и образуется раневая меристема. В дальнейшем на ее основе формируется механическая ткань, представленная склереидами. Последние закрывают пораженную часть, защищая растение от проникновения различных микроорганизмов (Medvedev, Sharova, 2011).

Изучаются вопросы отрыва эремов от карпобазиса. Существует точка зрения, что они отрываются по кольцевидному отделительному слою (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a). Наше исследование показало, что в основании эремов формируется многослойная ткань, представленная мелкими тонкостенными клетками. Под ней в виде кольца возникает особая склеренхимная ткань из 2–3 слоев, образованная крупными клетками с лигнифицированными стенками (рис. 6, 2, 3). По мере созревания эремов происходит обезвоживание и уменьшение размеров этих клеток. Сжатие лигнифицированных клеток приводит к разрушению вышележащих мелких клеток, а затем к отрыву эремов, что напоминает особый случай неспециализированного вскрывания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение и тип гинецея у представителей семейств, относящихся к порядкам Boraginales (Boraginaceae, Cordiaceae, Ehretiaceae, Nopalestigmataceae, Hydrophyllaceae, Wellstediaceae) и Lamiales (Callitrichaceae, Lamiaceae, Verbenaceae) и характеризующихся плодами-ценобиями, дискутируются в литературе. Тип гинецея идентифицируют как синкарпный (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a, b, d; Godin et al., 2023) или паракарпный (Takhtajan, 1997; Plisco, 2010c). В ряде случаев он не определен. Для представителей сем. Hydrophyllaceae указывают на наличие 2 плодолистиков, преимущественно одногнездную завязь с 2 париетальными плацентами (Hutchinson, 1973; Vasile et al.,

2021). По данным Gottschling et al. (2014) и Vasile et al. (2021), 2 плодолистика гинецея возникают как автономные. Затем они объединяются вдоль краев, и в основании возникает синасцидиатная зона за счет образования септы при срастании завернутых краев плодолистиков. Наше исследование показало, что гинецей *Symphytum asperum* из сем. Boraginaceae является с самого начала синкарпным. Для него характерно наличие базальной септы в синасцидиатной зоне и расположение семязачатков на центрально-угловых плацентах.

Прежде чем обсудить природу септ в плодах-ценобиях, рассмотрим более подробно особенности формирования сутур, септ и их разнообразие. Применительно к гинецею септы (лат. *septum* — перегородка) — это, прежде всего, перегородки разного происхождения, которые разделяют завязь на определенное число изолированных полостей, или гнезд, соответствующих, как правило, числу объединяющихся плодолистиков. Сутуры (лат. *sutura* — шов), или комиссуры (лат. *commissura* — спайка) — это швы, вдоль которых располагаются семязачатки. В апокарпном гинецею они образуются конгенитально в асцидиатной зоне пельтатного плодолистика либо в пликатной зоне в результате постгенитального срастания вентральных краев отдельного плодолистика. В синкарпном гинецею сутуры, образующиеся при объединении смежных плодолистиков адаксиальными сторонами, обычно дорастают до центра завязи и там срастаются либо конгенитально (синасцидиатная зона) либо постгенитально в ходе сближения и последующего совершенного или несовершенного срастания (симплекатная зона), образуя перегородки. Синкарпные сутуры, как правило, хорошо дифференцированы на 3 части: базальную (входящую в состав стенки завязи при полном срастании краев), среднюю (вытянутую в виде ножки, именно за счет этой части создается разная протяженность сутур, в результате чего возникает полная или частичная септированность) и апикальную (имеющую форму стрелы, на боковых сторонах кончика которой дифференцируются плаценты), направленную к центру. Сутуры в большей части паракарпного гинецея нельзя называть септами. В них обычно выделяется базальная часть (на ее боковых сторонах дифференцируются плаценты), слабо выражена средняя часть, а апикальная часть обычно не развита, при этом в области шва выявляется выемка в направлении стенки завязи (Shamrov, 2013, 2020b).

В ходе морфогенеза в ценокарпном и даже апокарпном (полимерно-апокарпном) типах при наличии столбика формируются 2 модификации септ: базальные и апикальные (последний термин предложил Hartl, 1962). Базальные (септы 1-го типа) возникают конгенитально в нижней части

завязи, главным образом в синасцидиатной области. На этом уровне пространство завязи подразделяется на гнезда, что соответствует числу плодололистиков. Апикальные септы (септы 3-го типа) образуются постгенитально в верхней части завязи за счет сближения сатур и сокращения протяженности краев плодололистиков до размеров канала столбика; плаценты в этой части завязи отсутствуют или они стерильные.

В синкарпном и паракарпном типах гинцея над синасцидиатной зоной могут формироваться септы третьей модификации — медианные (септы 2-го типа). Они различаются по происхождению, строению и предназначению. В симпликатной зоне синкарпного типа в ходе постгенитального развития сатуры сближаются в центростремительном направлении, не достигая центра (открытая симпликатная зона). Это приводит к возникновению в этой области неполных септ, но при этом в сатурах хорошо выявляются апикальная и средняя части, а семязачатки на угловых плацентах удалены от стенки завязи. В других случаях в ходе сближения сатуры дорастают до центра завязи и там объединяются постгенитально (закрытая симпликатная зона), формируя полные септы. Образование септ осуществляется, прежде всего, за счет интеркалярного роста средних частей сатур, что позволяет “выносить” плаценты с семязачатками в центр завязи. Важную роль в этом процессе играют локальные периклиналильные деления клеток эпидермы кончика апикальной стреловидной части сатуры (*Juncus filiformis* L. из сем. Juncaceae — Shamrov et al., 2012).

У некоторых растений описано постгенитальное формирование перегородок в паракарпном гинцеце (фрагмокарпный тип — Bobrov et al., 2009). Их образование объясняют разрастанием плацент к центру гинцея и последующим объединением (Puri, 1954; Hue et al., 2007). Однако в этом случае наблюдается пролиферация клеток (как эпидермальных, так и глубже лежащих) в области сатур, как например у *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. из сем. Brassicaceae (Shamrov, Tsarev, 2016). Возникает особая перегородка, или реплум, без участия плацент. Очень подробно процесс образования перегородки (также за счет периклиналильных делений эпидермальных клеток в месте срастания сатур) был описан в гинцеце у *Gratiola officinalis* L. и *Verbascum thapsiforme* Schrad. из сем. Scrophulariaceae (Hartl, 1956).

Особые варианты формирования септ были обнаружены в гинцеце представителей сем. Cucurbitaceae. У *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray паракарпный гинцей состоит из 2 плодололистиков. Его строение имеет зональность (рис. 7, 3–5). В основании формируется синасцидиатная зона (рис. 7, 3). Чуть выше видна гемисинасцидиатная зона, в центре которой формирует-

ся щель в результате неполного конгенитального срастания плодололистиков (рис. 7, 4). Обе эти зоны составляют примерно 1/4 часть высоты завязи. Большая часть завязи демонстрирует гемисимпликатное состояние (рис. 7, 5). В гинцеце создаются перегородки трех типов. В синасцидиатной области конгенитально возникает базальная септа (септа 1-го типа) и пространство завязи подразделяется на 2 гнезда, что соответствует числу плодололистиков (рис. 7, 3). Септы 2-го типа возникают в каждом гнезде. Они, как выросты базальной септы, отходят от центра завязи и срастаются со стенкой завязи с дорсальной стороны (рис. 7, 4). Септа 3-го типа образуется в гемисимпликатной зоне (рис. 7, 5) в результате активизации делений клеток средних частей паракарпных сатур и последующего их смыкания в центре. Таким образом, в основании гинцея *E. lobata* создается 4-гнездность за счет септ 1-го и 2-го типов (рис. 7, 3; 8, 4). В средней и верхней частях завязи гинцея является 2-гнездным (септы 3-го типа). Семязачатки закладываются в основании и располагаются в каждом гнезде вдоль завязи. Формируются 4 анатропных семязачатка (семени) по одному в гнезде. Семязачатки оказываются базальными, но их место прикрепления находится сбоку, в месте смыкания смежных плодололистиков и образования сатур. В ряде случаев наблюдалось формирование плода из 3 плодололистиков, что характерно для многих представителей семейства тыквенных. Однако даже при участии 3 плодололистиков в основании плода создается 4-гнездность, а не 6-гнездность и образуются всего 4 семени (рис. 8, 5, 6). При этом только в одном из плодололистиков возникает септа 2-го типа (рис. 8, 6). Что касается плацентации, то у *E. lobata* она является париетальной (Shamrov, original data). Эта точка зрения согласуется с результатами исследований ряда авторов (Puri, 1954; Matienko, 1969). Перегородку в завязи тыквенных рассматривают обычно как ткань плацентарного происхождения (Matienko, 1969), возможно, образованную дериватами плацентарных проводящих пучков (Devyatov, 2012).

Мы уже отмечали, что в синасцидиатной области *E. lobata* конгенитально возникает септа 1-го типа и пространство завязи подразделяется на 2 гнезда. Септы 2-го типа возникают в каждом гнезде как выросты базальной септы, которые отходят от центра и срастаются со стенкой завязи с дорсальной стороны. Семязачатки закладываются в основании и располагаются на париетальных плацентах. В заключение отметим, что у *E. lobata* внутренняя эпидерма стенки завязи образует волнокарпную сетчатую ткань (эндокарпий). Мезокарпий также волокнистый, но с более крупными ячейками. На экзокарпии имеются шипы (рис. 7, 1, 2). На поверхности плода формируются продольные бороздки, обычно их 10. Образуются сегменты: 8 узких и 2 широких на месте прохождения пере-

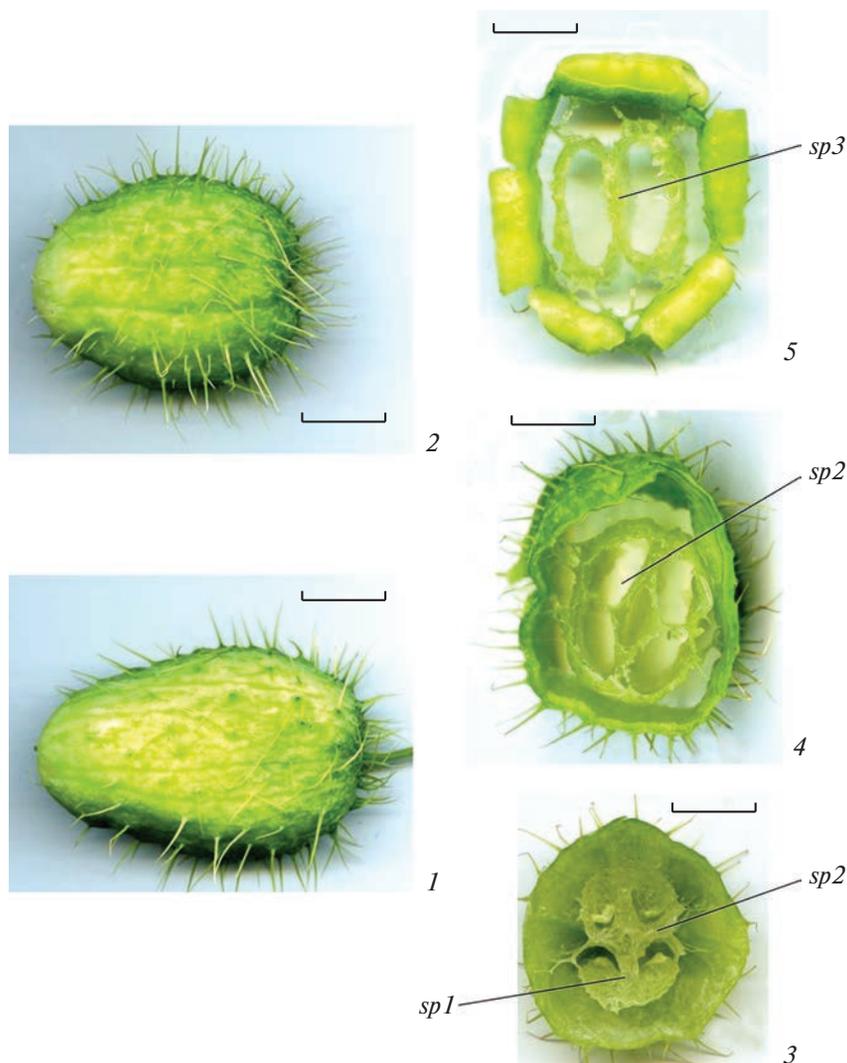


Рис. 7. Строение гинецея и созревающих плодов у *Echinocystis lobata*.

1, 2 – созревающие плоды; 3–5 – зональное строение гинецея: в основании формируется синасцидиатная зона, (3), чуть выше гемисинасцидиатная зона, в центре которой формируется щель в результате неполного конгенитального сращения плодолистиков (4), большая часть гинецея образована гемисимпликатной зоной (5), видна септа 3-го типа. *sp1* – септа 1-го типа, *sp2* – септа 2-го типа, *sp3* – септа 3-го типа. Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 7. Structure of gynoecium and ripening fruits in *Echinocystis lobata*.

1, 2 – ripening fruits; 3–5 – zonate structure of gynoecium: the synascidiate zone arising at the base, septa of the 1st and 2nd types are visible (3), a hemisyncidiate zone with a gap in the center is formed slightly higher as a result of incomplete congenital fusion of carpels (4), most of the gynoecium is formed by the hemisyncidiate zone (5), septum of the 3rd type is visible. *sp1* – septum of the 1st type, *sp2* – septum of the 2nd type, *sp3* – septum of the 3rd type Scale bar, mm: 1.

городец 2-го типа в каждом гнезде. Плод вскрывается сверху 6–10 отгибами (рис. 8, 1, 2). Еще внутри плода семена отрываются от фуникулуса и располагаются свободно в каждом гнезде. К моменту высвобождения из плода семян эндокарпий всех гнезд отрывается от крупных клеток мезокарпия, образуя подобие мешка. Однако при этом границы прохождения перегородок 1-го и 2-го типа остаются хорошо различимыми (рис. 8, 3).

У *Delosperma tradescantioides* (P. J. Bergius) L. Bolus (Aizoaceae) в строении гинецея проявляются признаки двух типов (синкарпного и пара-

карпного), особенно в характере плацентации. На сутурах в местах объединения вентральных краев двух смежных плодолистиков образуются 2 типа плацент: центрально-угловые в центре гинецея (как в синкарпном гинецее) и парietальные по периферии (как в паракарпном гинецее). Признаки синкарпного гинецея (наличие 5 истинных гнезд) выявляются на всем протяжении завязи, в то время как признаки паракарпного гинецея обнаруживаются только в средней расширенной части завязи (рис. 9, 1). В нижней части завязи обнаруживаются 10 гнезд, при этом 5 перегородок

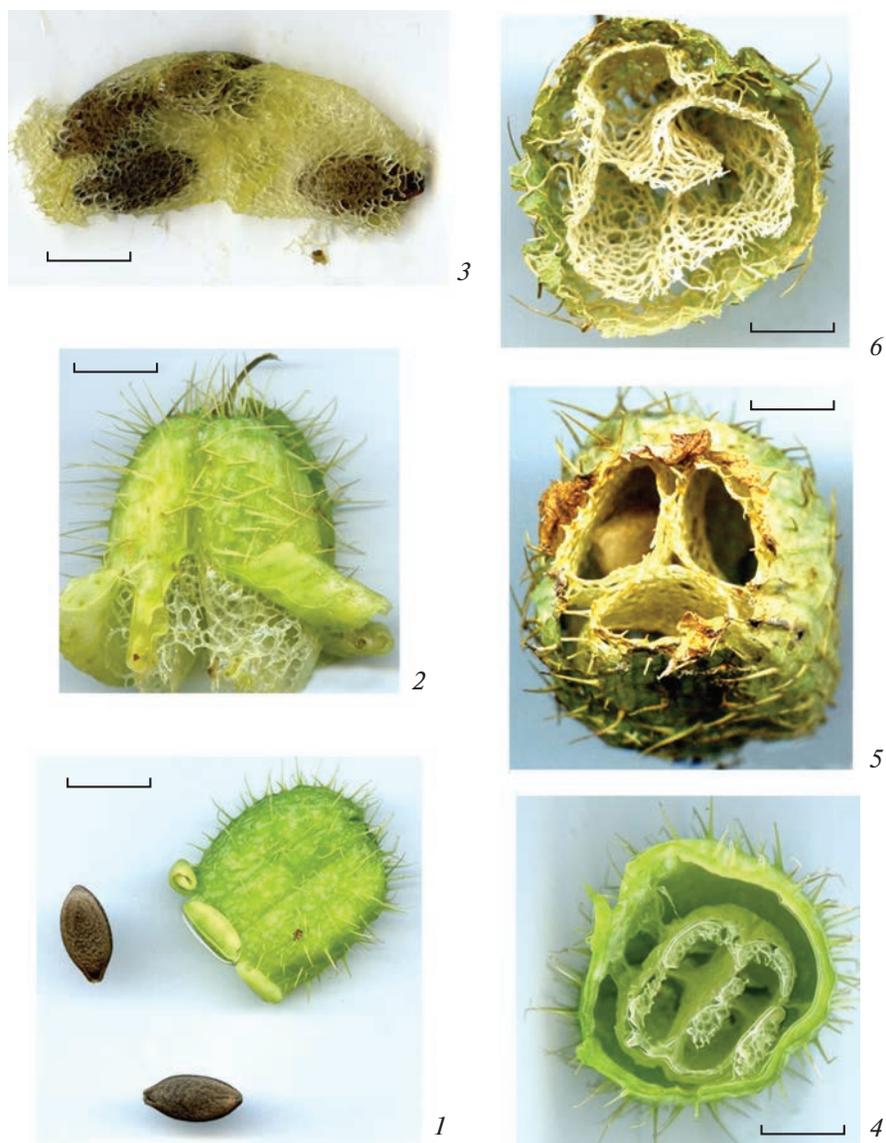


Рис. 8. Строение вскрывающегося плода у *Echinocystis lobata*.

1, 2 – вскрывающиеся плоды; 3 – перед высвобождением семян из плода эндокарпий всех гнезд отрывается от крупных клеток мезокарпия, образуя подобие мешка; 4–6 – в основании плодов создается 4-гнездность (4) или 3-гнездность (5, 6). Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 8. Structure of dehiscent fruits in *Echinocystis lobata*.

1, 2 – dehiscent fruits; 3 – before releasing the seeds from the fruit, the endocarp of all locules breaks away from large mesocarp cells, to form a kind of a bag; 4–6 – a 4-loculate (4) or a 3-loculate (5, 6) structure is formed at the fruit base. Scale bar, mm: 1.

являются истинными (синкарпными септами – септами 1-го типа), а другие 5 – дополнительными перегородками (септами 2-го типа), возникшими при постгенитальном срастании стерильных участков сур: коротких синкарпных сур от центра и более протяженных паракарпных сур от периферии (рис. 9, 2–4). В проксимальной области этой части завязи все плаценты являются стерильными, а семязчатки располагаются на границе со средней частью на фертильных центрально-угловых и париетальных плацентах. Функулусы семязчатков очень длинные, что поз-

воляет им располагаться не в поперечной, а в продольной плоскости, занимая стерильные зоны: семязчатки на центрально-угловых плацентах – нижнюю часть, а семязчатки на париетальных плацентах – верхнюю часть завязи. В средней (расширенной) части завязи сохраняются синкарпные септы, тогда как дополнительные перегородки исчезают, центрально-угловые плаценты становятся стерильными, а семязчатки располагаются на париетальных плацентах (рис. 9, 5, 6). При переходе от средней к верхней части завязи происходит исчезновение фертильных парие-

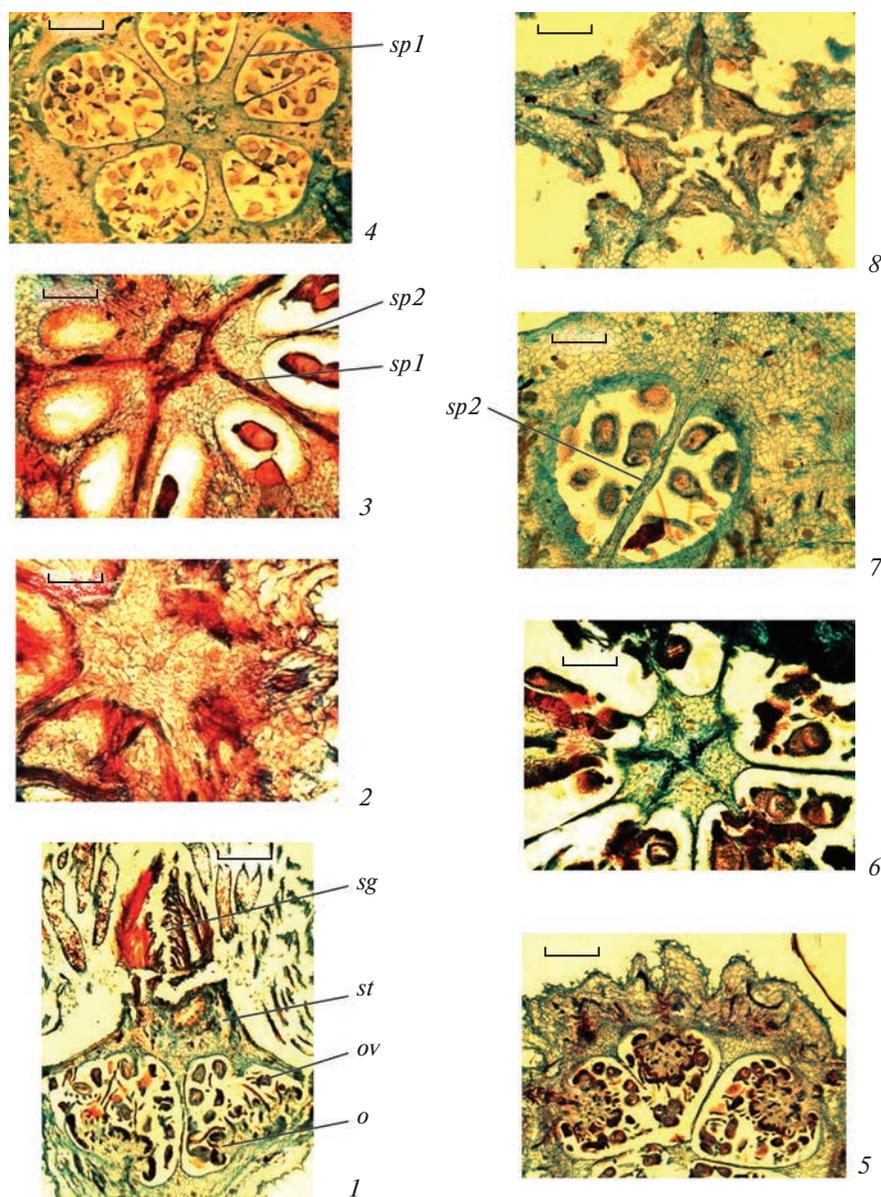


Рис. 9. Строение гинецея перед опылением у *Delosperma tradescantioides*.

1 – строение гинецея: завязь, столбик, рыльце, расположение семязачатков на плацентах; 2–4 – нижняя часть завязи, выявляются 10 гнезд, при этом 5 перегородок являются истинными (септами 1-го типа), а другие 5 – дополнительными перегородками (септами 2-го типа), возникшими при постгенитальном срастании стерильных участков коротких синкарпных суртур от центра и более протяженных паракарпных суртур от периферии, плаценты являются стерильными; 5, 6 – средняя часть завязи, семязачатки располагаются на центрально-угловых и, преимущественно, парietальных плацентах (5), видно формирование септ 2-го типа; 7 – переход от средней к верхней части завязи, происходит исчезновение фертильных парietальных плацент, вновь появляются дополнительные перегородки, а плаценты, как парietальные, так и центрально-угловые, становятся стерильными; 8 – верхняя часть завязи, видны стреловидные выросты наружных стенок гнезд, в центре формируется канал. *o* – семязачаток, *ov* – завязь, *sg* – рыльце, *sp1* – септа 1-го типа, *sp2* – септа 2-го типа, *st* – столбик. Масштабная линейка, мкм: 1, 4, 5 – 500, 2, 3, 6–8 – 200.

Fig. 9. Gynoecium structure before pollination in *Delosperma tradescantioides*.

1 – structure of the gynoecium: ovary, style, stigma, location of the ovules on the placenta; 2–4 – lower part of the ovary, 10 locules are revealed, while 5 septa are true (septa of the 1st type), and the other 5 are additional (septa of the 2nd type), arisen from postgenital fusion of sterile sections of short syncarpous sutures from the center and more extended paracarpous sutures from the periphery, placentae are sterile; 5, 6 – middle part of the ovary, the ovules are located on central-angular and mainly parietal placentae (5), the formation of septa of the 2nd type is visible; 7 – transition from the middle to the upper part of the ovary, fertile parietal placentae disappear, additional septa reappear, and placentae, both parietal and central-angular, become sterile; 8 – upper part of the ovary, arrow-shaped outgrowths of outer walls of the locules are visible, a channel is formed in the center. *o* – ovule, *ov* – ovary, *sg* – stigma, *sp1* – septum of the 1st type, *sp2* – septum of the 2nd type, *st* – style. Scale bar, μm : 1, 4, 5 – 500, 2, 3, 6–8 – 200.

тальных плацент, вновь появляются дополнительные перегородки, а плаценты, как париетальные, так и центрально-угловые, становятся стерильными (рис. 9, 7). В дистальной области завязи в центре появляются сначала полости, а затем канал (рис. 9, 8) и становится хорошо видно, что дополнительные перегородки возникают постгениально по несовершенному типу. Гнезда оказываются неполными, напоминая собой особые кармашки, в которых находятся семязачатки, хотя места их прикрепления, как уже было отмечено, располагаются на границе нижней и средней частей завязи (Shamrov, Mazenkova, original data). Такая особенность возникновения семян в разных областях завязи получила название параспермии (Udalova, 1980).

Формирование синкарпно-паракарпного гинцея у *D. tradescantioides* можно объяснить, исходя из представлений, что в основании гинцея образуется не простая (как это было указано Leinfellner, 1950, 1951), а двойная U-образная синплацента. Подобная синплацента была описана в лизикарпном гинцее *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Juncaceae) и паракарпном гинцее *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae). В этом случае вдоль сатур ветви одной синплаценты простираются вблизи стенки завязи (париетальные плаценты), а ветви другой — в центре завязи (центрально-угловые плаценты). Однако у этих растений какие-то из плацент оказываются стерильными и тогда семязачатки располагаются либо ближе к стенке (в паракарпном гинцее), либо к центру завязи (в синкарпном и лизикарпном типах — Shamrov et al., 2012; Shamrov, 2013).

Вопросы о том, как возникают септы в ценобиях, дискутируются. Их рассматривают как выросты стенки завязи (Kaden, Zakalukina, 1965) или базальной и апикальных септ, которые не доходят до стенки завязи (Gottschling et al., 2014; Jeiter et al., 2018; Vasile et al., 2021). У видов сем. Boraginaceae в результате врастания ложных перегородок с дорсальной стороны завязь становится ложно 4-гнездной. Путем усиленного роста участков наружной стенки завязи, расположенных над семязачатками по обе стороны от средней жилки каждого плодолистика, в завязи к моменту цветения образуется четыре выроста, окружающие центральный гинобазический столбик. Вследствие этого боковые стороны вокруг дорсального пучка каждого плодолистика увеличиваются в размерах и “вздуваются” (Kaden, Zakalukina, 1965). У некоторых видов *Cordia*, относящихся также к сем. Boraginaceae, завязь описана как 4-гнездная (Taroda, Gibbs, 1986). Однако у *C. trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud. она имеет 2 гнезда в основании и 4 гнезда в апикальной части (Souza, 2008).

У *Tiquilia* (Ehretiaceae) в основании завязи образуется короткая синасцидиатная зона, при

этом септа формируется в результате слияния краев плодолистиков. Выше формируется симпликатная зона, единая полость которой разделяется 4 ложными септами на 4 гнезда, в каждом из которых по 1 семязачатку (Gottschling et al., 2014). У видов сем. Hydrophyllaceae (Vasile et al., 2021) описаны интрузивные париетальные плаценты и ложные перегородки в каждом гнезде. Перегородки не доходят до стенки завязи. У *Mentha* (Lamiaceae) в гинцее возникает центральная септа между двумя плодолистиками. От боков плодолистиков отходят ложные септы, не доходящие до центральной септы (Bonzani et al., 2011).

Анализ генезиса гинцея и особенностей формирования в нем септ у *Echinocystis lobata* и *Delosperma tradescantioides* позволил нам понять природу септ, определяющих структуру эремов и ценобия в целом у *Symphytum asperum*. В синкарпном гинцее на ранних стадиях развития возникает короткая фертильная синасцидиатная зона за счет образования базальной септы при слиянии завернутых краев плодолистиков (септа 1-го типа). Выше формируется симпликатная зона. В основании гинцея возникает не простая, а двойная U-образная синплацента, как это было ранее обнаружено у ряда растений (Shamrov, 2020b). Строение базальной септы характеризуется некоторыми особенностями. В отличие от синкарпных сатур, которые образуют септы в основании завязи, сатуры между двумя плодолистиками у *S. asperum* имеют другую форму. Сатуры, формирующие базальную септу, являются обратно-стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой — наружу. Септа 1-го типа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминающей собой растянутый ромб или обращенные друг к другу 2 четырехгранные пирамиды: короткие лучи располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные — между стенками эремов смежных плодолистиков. Центральная часть септы в дальнейшем останавливается в развитии, а лучи преобразуются в ветви синкарпных сатур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа. Протяженность септ 2-го типа возрастает в продольном направлении. В стенке завязи с дорсальной стороны в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Происходит расщепление этих тяжей и дорсального проводящего пучка пополам. Септы 2-го типа подобно шторкам или вставкам соединяют раскрытые вентральные края с дорсальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике, входя в дальнейшее в состав плодовой оболочки одногнездных плодов-эремов. Симпликатная зона при этом развивается на 4 самостоятельных компартмена. Косвенным подтверждением наличия в основании завязи септы 1-го типа, характеризующейся особой 4-лучевой формой, служат данные о том, что эремы при-

крепляются к карпобазису, который может быть в виде 4-гранной пирамиды (Plisco, 2010a). Ранее в завязи ко времени цветения было установлено наличие 4 выростов, окружающих гинобазический столбик (Kaden, Zakalukina, 1965). Было также описано разделение единой полости симпликатной зоны 4 ложными септами на 4 гнезда, в каждом из которых по 1 семязачатку (Gottschling et al., 2014). Однако подробные исследования по генезису гинецея и природе септ отсутствуют.

Еще раз подчеркнем, что у *Symphytum asperum* септы 2-го типа не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнездо каждого плодолистика на 2 отсека, как это, например, мы наблюдали у *Delosperma tradescantioides* и *Echinocystis lobata*. У этих видов перегородки имеют разное происхождение: представляют выросты базальной септы, которые отходят от центра завязи и срastaются со стенкой завязи с дорсальной стороны у *E. lobata*, возникают в результате постгенитального срastания стерильных участков синкарпных сутур от центра и паракарпных сутур от периферии у *D. tradescantioides*. Особый случай представляют септы в плоде *Juglans regia* L. (Juglandaceae). Плод возникает на базе синкарпного бикарпеллятного гинецея. В нем возникают септы (их природа неизвестна), которые располагаются между лопастями двух семядолей единственного семени (Vyshenskaya, 1991). У *S. asperum* септы 2-го типа остаются автономными, начинают расти между раскрытыми краями половинок в каждом плодолистике и входят в состав перикарпия. В отличие от других рассмотренных видов, плоды не вскрываются, а являются дробными. Выросты между эремами не выявляются. Подобный рост септ 2-го типа является уникальным и скоррелирован с ростом гинобазического столбика, при этом форма растущих септ идеально совпадает с формой его граней. Следует отметить, что формирование гинобазического столбика не всегда сопряжено с образованием дополнительных септ в гнездах гинецея. У *Allium ramosum* L. и *A. caspium* (Pall.) M. Vieb (Shamrov, 2010) в синкарпном гинецее из 3 плодолистиков на ранних стадиях развития столбик и рыльце также не различимы, как и у *Symphytum asperum*. Во время дифференциации структур семязачатка оформляются столбик и рыльце. Происходит увеличение размеров завязи в ширину и, особенно, в высоту. Это приводит к направленному локальному разрастанию в верхней части, в результате чего возникающий гинобазический столбик погружается в завязь. Однако у видов *Allium* глубина опускания столбика захватывает только дистальную часть завязи, при этом канал расширяется, и его ответвления входят в полость каждого гнезда. У *S. asperum* столбик доходит почти до основания завязи.

При обосновании актуальности исследования мы обсуждали 2 типа особых плодов, у которых за счет перегородок каждое семя окружается частью перикарпия с образованием односемянных диаспор. Перегородки, разделяющие членики, формируются за счет меристемы с вентральной стороны плода и простираются до дорсальной стороны (Roth, 1977; Trzeciak-Limeira et al., 2013). В дробных плодах *Symphytum asperum* формирование эремов происходит за счет септ 2-го типа, которые соединяют раскрытые вентральные края с дорсальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике. Таким образом, выявляется очевидное сходство при образовании члеников и эремов, конечным результатом которого является не распределение каждого семени по отдельным отсекам внутри плодолистика, а отделение односемянных диаспор либо в поперечной (членики), либо продольной (эремы) плоскости.

В заключение обсудим некоторые биологические особенности *Symphytum* в связи с формированием в плодах эремов. Виды окопника, интродуцированные из природной флоры, используются как кормовые, медоносные, лекарственные, пищевые и декоративные растения. Однако введение растений в культуру сдерживается рядом причин: неодновременностью созревания плодов, их осыпаемостью, а также низкой семенной продуктивностью. Именно последняя причина побудила Н.М. Найда (Nayda, 2000) провести специальное эмбриологическое исследование. Установлена взаимосвязь между семенной продуктивностью и строением семязачатков. Выявлены 4 группы семязачатков: 1 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, развивающиеся в семена; 2 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, но дегенерирующие вследствие нарушений эмбриогенеза и эндоспермогенеза; 3 группа – фертильные неоплодотворенные семязачатки с нарушениями процесса опыления и отсутствием оплодотворения; 4 группа – стерильные семязачатки, в которых обнаружены признаки дегенерации различных эмбриональных структур. Соотношение групп семязачатков различается у исследованных видов. В расчете на побег потенциальная семенная продуктивность составила 1787.6 (*S. officinale* L.), 1749.2 (*S. asperum*), 1672.8 (*S. carpaticum* Yu. M. Frolov), 984.4 (*S. tanaicense* Steven), реальная семенная продуктивность – 330.7 (*S. officinale*), 42.7 (*S. asperum*), 366.3 (*S. carpaticum*), 199.8 (*S. tanaicense*). Но коэффициент продуктивности у большинства видов оказался примерно одинаковым и составил 18.5 (*S. officinale*), 21.9 (*S. carpaticum*), 20.3 (*S. tanaicense*). Однако у *S. asperum* он был очень низким – 2.4 (Nayda, 2000). Таким образом, у большинства изученных видов до зрелого состояния нормально развивались примерно 1/5 часть эремов, тогда как у *S. asperum* этот показатель оказался в 10 раз меньше. Следует отме-

титель, что в сем. Boraginaceae выявлена гетероэремокарпия (Melikyan, Devyatov, 2001). Выделены 3 типа, различающиеся степенью отделения от цитатрикса и характером скульптуры поверхности эремов в пределах плода. У видов этого семейства выявлен дробный ценобий у *Heliotropium* — плод септицидно распадается на два 2-семянных мерикарпия, диэремный ценобий у *Cerithe* — два 2-семянных эрема, псевдомономерный ценобий у *Harpagonella* и *Rochelia* — два односемянных эрема, сформированные только одним плодолистиком, поскольку второй плодолистик недоразвит (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a).

Проведенное нами исследование показало, что созревают эремы только в средней части соцветия. Обычно в ценобии формируются не 4, а 1–2 крупных эрема, которые занимают либо все гнездо каждого плодолистика (2 эрема), либо пространство обоих плодолистиков (один эрем). Следовательно, у *S. asperum* отчетливо проявляется тенденция в направлении увеличения размеров эремов, при этом происходит сокращение их числа в плоде, что является одной из репродуктивных стратегий растений (Shamrov, 2020a). Возможные причины обсуждаются в литературе. Большое внимание уделяется положению семязачатков в завязи и особенностям оплодотворения. Оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводит к перераспределению в поступлении питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} –сахарозы в условиях *in vitro* и влияния гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в нижней части плода (у *Pongamia pinnata* из сем. Fabaceae 2–3-семянный плод становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов на растение после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков (Arathi et al., 1999). Таким образом, абортирование лишнего эрема позволяет растению *S. asperum* создать внутри плода дополнительное пространство для формирования оставшихся крупных и лучше развитых эремов. Исследование видов *Vicia* (Fabaceae) показало, что размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом абортлируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta* (L.) Gray, *V. pubescens* (DC.) Link) характеризуются небольшими семенами и низкой абортированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea* L., *V. sativa* L.) наблюдается обратная зависимость (Ortega-Olivencia, Devesa, 1997). Как мы уже отмечали, у *Symphytum asperum* выявлена высокая степень дегенерации эремов после опыления. Вероятно, этим можно объяснить некоторые варианты гетероэремокарпии, когда семена в сохраняющихся эремах небольших размеров не смогут прорасти из-за нарушений в развитии зародыша и эндосперма. Однако подобные эремы,

возможно, участвуют в процессах диссеминации, как и в случаях гетероспермии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и “Адаптивные реакции биологических систем на специфические и неспецифические воздействия факторов внешней среды” (РГПУ им. А.И. Герцена – описание результатов исследования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arathi H.S., Ganeshiah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). — *Am. J. Bot.* 86(5): 659–662.
- Badamtsetseg B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora of Mongolia. — *Turczaninowia*. 19 (1): 34–41.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>.
- [Bobrov, Melikyan, Romanov] Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М. 397 с.
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. — *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- Bonzani N.E., Bravi V.S., Barboza G.E. 2011. Morpho-anatomical study of gynoecium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species of Argentina. — *Caldasia*. 33 (2): 349–366.
- De Castro O., Colombo P., Gianguzzi L., Perrone R. 2015. Flower and fruit structure of the endangered species *Petagnaea gussonei* (Sprengel) Rauschert (Saniculoideae, Apiaceae) and implications for its reproductive biology. — *Plant Biosyst.* 149 (6): 1–10.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1014007>
- [Devyatov] Девятков А.Г. 2012. Способы распространения *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray в Московской области. — Матер. Межд. научной конф., посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь. С. 353–354.
- [Elisafenko et al.] Елисафенко Т.В., Астащенко А.Ю., Курочкина Р.Ю. 2021. Морфология и прорастание семян *Nepeta formosa* и *N. bucharica* (Lamiaceae). — *Раст. ресурсы*. 57 (4): 320–332.
<https://doi.org/10.31857/S0033994621040051>
- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoecial vasculature of Cornaceae and its systematic significance. — *Phytomorphology*. 17 (1–4): 172–182.
- [Gobi] Гоби Х.Я. 1921. Генетическая классификация плодов семенных растений. — Зап. Лаб. по семеноведению при Гл. бот. саде РСФСР. Петроград, 4 (4): 1–30.

- [Godin et al.] Годин В.Н., Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2023. Гинодиэзия у *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae). — Бот. журн. 108 (2): 155–162. <https://doi.org/>, EDN: EXGEUC. <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Куранова Н.Г., Сергеева Е.О. 2020. Особенности цветения *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в связи с гинодиэзией. — Растительный мир Азиатской России. 1 (37): 32–39. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(32-39\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(32-39))
- Gottschling M., Nagelmüller S., Hilger H.H. 2014. Generative ontogeny in *Tiquilia* (Ehretiaceae: Boraginales) and phylogenetic implications. — Biol. J. Linn. Soc. 112: 520–534.
- Hartl D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. — Österr. Bot. Zeitschr. 103 (2): 185–242.
- Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. — Beitr. Biol. Pflanzen. 37 (2): 241–330.
- Hue C.-Y., Ho N.-N., Li D.-Z. 2007. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy. — Bot. J. Linn. Soc. 155 (3): 383–400.
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants. Oxford. 524 p.
- Jeiter J., Staedler Y.M., Schönenberger J., Weigend M., Luebert L. 2018. Gynoecium and fruit development in *Heliotropium* sect. *Heliothamnus* (Heliotropiaceae). — Int. J. Plant Sci. 179 (4): 275–286. <https://doi.org/10.1086/696219>
- [Kaden] Каден Н.Н. 1947. Генетическая классификация плодов — Вестн. Моск. ун-та. 12: 31–42.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1961. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов — Бот. журн. 46 (4): 496–504.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов — Бот. журн. 47 (4): 495–505.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1964а. Еще о способах вскрывания плодов — Бот. журн. 49 (12): 1776–1779.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1964б. К вопросу о дробных плодах. — Бот. журн. 49 (7): 966–973.
- [Kaden, Zakalukina] Каден Н.Н., Закалюкина Т.П. 1965. Морфология гинецея и плода у бурачниковых и губоцветных. — Вестн. Московск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 3: 31–41.
- [Kamaukhova et al.], H.A. Карнаухова Н.А., Селютина И.Ю., Сыева С.Я. 2021. Репродуктивная биология *Hedysarum theinum* (Fabaceae). — Бот. журн. 106 (6): 556–566. <https://doi.org/10.31857/S0006813621060065>
- Kong M.-J., Hong S.-P. 2016. A comparative study of fruit morphology of Boraginaceae in Korea. — Symb. Bot. Upsal. 38: 153–165.
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. — Österr. Bot. Zeitschr. 97 (3–5): 403–436.
- Leinfellner W. 1951. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 98 (3): 338–358.
- [Levina] Левина Р.Е. 1961. О классификации и номенклатуре плодов — Бот. журн. 46 (4): 488–495.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
- [Matienko] Матиенко Б.Т. 1969. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев. 406 с.
- [Medvedev, Sharova] Медведев С.С., Шарова Е.И. 2011. Биология развития растений. СПб. Т. 1. 253 с.
- [Melikyan, Devyatov] Меликян А.П., Девятков А.Г. 2001. Основные карпологические термины. М. 47 с.
- Menglan S., Fading P., Zehui P. Watson M.F., Cannon J.F.M., Holmes-Smith I., Kljuykov E.V., Philippe L.R., Pimenov M.G. 2005. Apiaceae (Umbelliferae). Flora of China. 14: 1–205.
- Miller J.S. 2003. Classification of Boraginaceae subfam. Ehretioideae: Resurrection of the genus *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. — Adansonia. Ser. 3. 25 (2): 151–189.
- Molinelli M.L., Tarifa R, Perissé P. 2020. Morpho-anatomy of the *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae) diaspores in relation with water uptake and germination. — Phytomorphology. 89 (2): 345–360. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.08796>
- [Nayda] Найда Н.М. 2000. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья. Т. 3. С. 262–266.
- Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17 (6): 639–648.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010а. Семейство Boraginaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 222–245.
- Plisco M.A. 2010b. Cordiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 218–222.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010с. Семейство Ehretiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 210–218.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010d. Семейство Nopalestigmataceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 209–210.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010е. Семейство Verbenaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 310–334.
- Puri V. 1954. Studies in floral anatomy — VII. On placentation in the Cucurbitaceae. — Phytomorphology. 4 (3–4): 127–145.
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 675 p.
- [Savinov] Савинов И.А. 2010. Семейство Callitrichaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 343–346.
- [Shabes, Morozova] Шабес Л.К., Морозова А.А. 2010. Семейство Lamiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 334–343.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2010. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений. — Бот. журн. 95 (8): 1041–1070.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2013. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. — Бот. журн. 98(5): 568–595.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2014. Строение и формирование гинецея у *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae). — Бот. журн. 99 (2): 159–177.

- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2019. Формирование гинцея у *Acer ginnala* (Aceraceae). — Бот. журн. 104 (3): 442–454. <https://doi.org/10.1134/S0006813619030074>
- [Shamrov] Шамров И.И. 2020а. Факторы снижения семенной продуктивности у цветковых растений. — Раст. ресурсы. 56 (1): 1–16. <https://doi.org/10.31857/S0033994620010057>
- Shamrov I.I. 2020b. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — Wulfenia. 27: 145–182.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Котельникова Н.С. 2012. Сравнительный анализ морфогенеза гинцея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Бот. журн. 97 (8): 1–25.
- [Shamrov, Tsarev] Шамров И.И., Царев А.С. 2016. Особенности строения гинцея у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). — Бот. журн. 101 (2): 121–141.
- Souza L.A. 2008. Morphology and anatomy of the *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnston diaspore (Boraginaceae). — Braz. Arch. Biol. Technol. 51 (4): 761–768.
- Stopp K. 1950. Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über Dehnsenformen der Kapsel Früchte. — Abhandl. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse. 7: 165–210.
- Taroda N., Gibbs P. 1986. Studies on the genus *Cordia* L. (Boraginaceae) in Brazil. 1. A new infragenic classification and conspectus. — Rev. Bras. Bot. 9: 1–6.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. 301 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 236 с.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Trzeciak-Limeira F., Pinto D.D., Mourgo K.S.M. 2013. Pericarp ontogenesis with emphasis on the dispersal apparatus of three weed species of Faboideae (Fabaceae). — Acta Bot. Bras. 27 (4): 723–729. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400011>
- [Udalova] Удалова Р.А. 1980. Семейство айзоновые (Aizoaceae). — В кн.: Жизнь растений. М. 5 (1): 350–353.
- Vasile M.-A., Luebert F., Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in Hydrophyllaceae. — Am. J. Bot. 108 (6): 925–945. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>
- [Vyshenskaya] Вышенская Т.Д. 1991. Семейство Juglandaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Двудольные Caryophyllidae–Dilleniidae. Л. 3: 152–162.
- Winkler H. 1941. Verstehen wir das Gynözeum der Angiospermen schon? — Beitr. Biol. Pflanz. 27 (2): 242–267.

STRUCTURE OF BICARPELLATE GYNOECIUM IN *SYMPHYTUM ASPERUM* (BORAGINACEAE) IN RELATION TO EREM FORMATION

I. I. Shamrov^{a,b,#} and G. M. Anisimova^{b,##}

^a Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

^b Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#] e-mail: shamrov52@mail.ru

^{##} e-mail: galina0353@mail.ru

The genesis of the bicarpellate syncarpous gynoecium was analysed in *Symphytum asperum* in relation to the septa formation in it, which determines the structure of erems (a dispersal unit of schizogenetic fruits forming as a result of dividing each carpel of syncarpous gynoecium into two independent parts) and the coenobium as a whole. In the gynoecium, at early stages of development, a short fertile synascidiate zone arises due to the formation of a basal septum (septum of 1st type) at the fusing of the involute carpel edges. A symplicate zone is formed above. A double U-shaped synplacenta appears at the gynoecium base. The structure of the basal septum is characterized by some features. The sutures that form the septum are obsagittate, with their wide part directed towards the center, and their narrow part directed outward. The septum of the 1st type is characterized by a 4-rayed structure, resembling an elongated rhombus or 2 tetrahedral pyramids facing each other: short rays are located between the walls of emerging erems of the same carpel, and long rays are between the walls of the erems of adjacent carpels. The central part of the septum subsequently stops developing, and the rays are transformed into branches of syncarpous sutures (2 in each carpel), to form 4 septa of the 2nd type. The length of the septa of the 2nd type increases longitudinally. In the wall of the ovary on the dorsal side in the area of the vascular bundle, 4 strands of small thin-walled cells are formed. Then, a splitting of these strands and the dorsal vascular bundle in half takes place. The septa of the 2nd type, like curtains or inserts, connect open ventral margins with dorsal halves of the ovary wall in each carpel, later becoming part of the pericarp of single-celled erems. At the same time, the symplicate zone is divided into 4 independent compartments. In *S. asperum*, septa of the 2nd type do not divide the loculi of carpels into 2 compartments and are not united into single partitions. They remain autonomous, growing between open edges of the halves in each carpel. The resulting diaspores (erems) are surrounded by a fruit coat on all sides. The outgrowths are not detected between the erems. This growth of the septa of the 2nd type is unique and correlates with the growth of the gynobasic style, while the shape of the growing septa ideally coincides with the shape of its faces.

Keywords: gynoeceium, fruit, septa formation in ovary, erems, Boraginaceae, *Symphytum asperum*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Adaptive responses of biological systems to specific and non-specific effects of environmental factors” (Herzen State Pedagogical University of Russia – description of the study results).

REFERENCES

- Arathi H.S., Ganeshiaiah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). – *Am. J. Bot.* 86 (5): 659–662.
- Badamtsetseg B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora of Mongolia. – *Turczaninowia*. 19 (1): 34–41. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>
- Bobrov A.V., Melikyan A.P., Romanov M.S. 2009. Morphogenesis of fruits in Magnoliophyta. Moscow. 397 p. (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. – *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- Bonzani N.E., Bravi V.S., Barboza G.E. 2011. Morpho-anatomical study of gynoeceium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species of Argentina. – *Caldasia*. 33 (2): 349–366.
- De Castro O., Colombo P., Gianguzzi L., Perrone R. 2015. Flower and fruit structure of the endangered species *Petagnaea gussonei* (Sprengel) Rauschert (Saniculoideae, Apiaceae) and implications for its reproductive biology. – *Plant Biosyst.* 149 (6): 1–10. <https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1014007>.
- Devyatov A.G. 2012. Sposoby rasprostraneniya *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray v Moscovskoi oblasti v Moskovskoy oblasti [Dissemination modes of *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray in Moscow region]. – *Proc. of the Int. conf. dedicated to 95-anniversary of botany department of Tver' state university. Tver'*. P. 353–354. (In Russ.).
- Elisafenko T.V., Astashenkov A.Yu., Kurochkina N.Yu. 2021. Seed morphology and germination of *Nepeta formosa* and *N. bucharica* (Lamiaceae). – *Rast. res.* 57 (4): 320–332 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994621040051>
- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoeceial vasculature of Cornaceae and its systematic significance. – *Phytomorphology*. 17 (1–4): 172–182.
- Gobi Kh.Ya. 1921. Geneticheskaya klassifikatsiya plodov semennykh rasteniy [Genetic classification of fruits in seed plants] – *Notes of the Laboratory for Seed Science at the Main Botanical Garden of the RSFSR. Petrograd*, 4 (4): 1–30 (In Russ.).
- Godin V.N., Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A. 2023. Gynodioecy in *Nepeta gontsharovii* (Lamiaceae). – *Bot. Zhurn.* 108 (2): 155–162. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>, EDN: EXGEUC.
- Godin V.N., Kuranova N.G., Sergeeva E.O. 2020. Floral biology of gynodioecious *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – *Rastitelnyj Mir Aziatskoj Rossii*. 1 (37): 32–39. (In Russ.) [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(32-39\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(32-39))
- Hartl D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. – *Österr. Bot. Zeitschr.* 103 (2): 185–242.
- Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. – *Beitr. Biol. Pflanzen*. 37 (2): 241–330.
- Hue C.-Y., Ho N.-N., Li D.-Z. 2007. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy. – *Bot. J. Linn. Soc.* 155 (3): 383–400.
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants. Oxford. 524 p.
- Gottschling M., Nagelmüller S., Hilger H.H. 2014. Generative ontogeny in *Tiquilia* (Ehretiaceae: Boraginales) and phylogenetic implications. – *Biol. J. Linn. Soc.* 112: 520–534.
- Jeiter J., Staedler Y.M., Schönenberger J., Weigend M., Luebert L. 2018. Gynoeceium and fruit development in *Heliotropium* sect. *Heliothamnus* (Heliotropiaceae). – *Int. J. Plant Sci.* 179 (4): 275–286. <https://doi.org/10.1086/696219>.
- Kaden N.N. 1947. Geneticheskaya klassifikatsiya plodov [Genetic classification of fruits] – *Bul. Moscow Univ.* 12: 31–42 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1961. O nekotorykh osnovnykh voprosakh klassifikatsii, tipologii i nomenklatury plodov [About some basic questions of classification, typology and nomenclature of fruits] – *Bot. Zhurn.* 46 (4): 496–504 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1962. Tipy prodol'nogo vskryvaniya plodov [Types of longitudinal opening of fruits] – *Bot. Zhurn.* 47(4): 495–505 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1964a. Yeshche o sposobakh vskryvaniya plodov [More about the opening way of fruits] – *Bot. Zhurn.* 49 (12): 1776–1779. (In Russ.).
- Kaden N.N. 1964b. K voprosu o drobnnykh plodakh [On the issue of fractional fruits] – *Bot. Zhurn.* 49 (7): 966–973. (In Russ.).
- Kaden N.N., Zakalukina T.P. 1965. Gynoeceium and fruit morphology in Boraginaceae and Lamiaceae. – *Vestn. Moscov. Univer. Ser. Biol., pochvoved.* 3: 31–41. (In Russ.).
- Karnaukhova N.A., Selyutina I.Ju., Syeva S.Ya. 2021. Reproductive biology of *Hedysarum theinum* (Fabaceae). – *Bot Zhurn.* 106 (6): 556–566 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621060065>
- Kong M.-J., Hong S.-P. 2016. A comparative study of fruit morphology of Boraginaceae in Korea. – *Symb. Bot. Upsal.* 38: 153–165.
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. – *Österr. Bot. Zeitschr.* 97 (3–5): 403–436.

- Leinfellner W. 1951. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 98 (3): 338–358.
- Levina R.E. 1961. O klassifikatsii i nomenklature plodov [On the classification and nomenclature of fruits] — Bot Zhurn. 46 (4): 488–495 (In Russ.).
- Levina R.E. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Matienco B.T. 1969. Comparative anatomy and ultrastructure of Cucurbitaceae fruits. Kishinev. 406 p. (In Russ.).
- Medvedev S.S., Sharova E.I. 2011. Biologiya rasvitiya rastenii [Developmental biology of plants]. St. Petersburg. Vol. 1. 253 p. (In Russ.).
- Melikyan A.P., Devyatov A.G. 2001. Basic carpological terms. Moscow. 47 p. (In Russ.).
- Menglan S., Fading P., Zehui P., Watson M.F., Cannon J.F.M., Holmes-Smith I., Kljuykov E.V., Philippe L.R., Pimenov M.G. 2005. Apiaceae (Umbelliferae). Flora of China. 14: 1–205.
- Miller J.S. 2003. Classification of Boraginaceae subfam. Ehretioideae: Resurrection of the genus *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. — Adansonia. Ser. 3. 25 (2): 151–189.
- Molinelli M.L., Tarifa R., Perissé P. 2020. Morpho-anatomy of the *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae) diaspores in relation with water uptake and germination. — Phytomorphology. 89 (2): 345–360. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.08796>.
- Nayda N.M. 2000. Seed productivity in *Symphytum* L. (Boraginaceae). — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 3. P. 262–266 (in Russ.).
- Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17 (6): 639–648.
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Plisco M.A. 2010a. Boraginaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 222–245 (In Russ.).
- Plisco M.A. 2010b. Cordiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 218–222.
- Plisco M.A. 2010c. Ehretiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 210–218.
- Plisco M. A. 2010d. Hoplestigmataceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 209–210.
- Plisco M. A. 2010e. Verbenaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 310–334.
- Puri V. 1954. Studies in floral anatomy — VII. On placentation in the Cucurbitaceae. — Phytomorphology. 4 (3–4): 127–145.
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 675 p.
- Savinov I.A. 2010. Callitrichaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 343–346.
- Shabes L.K., Morozova A.A. 2010. Lamiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 334–343.
- Shamrov I.I. 2010. The peculiarities of syncarpous gynoecium formation in some monocotyledonous plants. — Bot. Zhurn. 95 (8): 1041–1070 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2013. Revisited: gynoecium types in angiosperm plants. — Bot. Zhurn. 98(5): 568–595 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2014. Structure and formation of gynoecium in *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae). — Bot. Zhurn. 99 (2): 159–177 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2015. Embryology and plant reproduction. St. Petersburg. 200 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2019. Gynoecium formation in *Acer ginnala* (Aceraceae). — Bot. Zhurn. 104 (3): 442–454 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619030074>
- Shamrov I. I. 2020a. Seed productivity reduction factors in flowering plants. — Plant Res. 56 (1): 1–16 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994620010057>
- Shamrov I.I. 2020b. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — Wulfenia. 27: 145–182.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Kotel'nikova N.S. 2012. Comparative analysis of gynoecium morphogenesis in *Juncus filiformis* and *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Bot. Zhurn. 97 (8): 1–25 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Tsarev A.S. 2016. Peculiarities of gynoecium structure in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). — Bot. Zhurn. 101 (2): 121–141 (In Russ.).
- Souza L.A. 2008. Morphology and anatomy of the *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnston diaspore (Boraginaceae). — Braz. Arch. Biol. Technol. 51 (4): 761–768.
- Stopp K. 1950. Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über Dehiscenzformen der Kapselfrüchte. — Abhandl. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse.7: 165–210.
- Taroda N., Gibbs P. 1986. Studies on the genus *Cordia* L. (Boraginaceae) in Brazil. 1. A new infragenic classification and conspectus. — Rev. Bras. Bot. 9: 1–6.
- Takhtajan A.L. 1948. Morphological evolution of angiosperms. Moscow. 301 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1964. Bases of evolutionary morphology of angiosperms. Moscow-Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Trzeciak-Limeira F., Pinto D.D., Mourro K.S.M. 2013. Pericarp ontogenesis with emphasis on the dispersal apparatus of three weed species of Faboideae (Fabaceae). — Acta Bot. Bras. 27 (4): 723–729. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400011>.
- Udalova R.A. 1980. Aizoaceae family. — In: Life of plants. Moscow. 5 (1): 350–353 (In Russ.).
- Vasile M.-A., Luebert F., Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in Hydrophyllaceae. — Am. J. Bot. 108 (6): 925–945. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>.
- Vyshenskaya T.D. 1991 Juglandaceae family. — In: Anatomia seminum comparativa. Dicotyledons Caryophyllidae-Dilleniidae. Leninopoli: Nauka. 3: 152–162. (In Russ.).
- Winkler H. 1941. Verstehen wir das Gynözeum der Angiospermen schon? — Beitr. Biol. Pflanz. 27 (2): 242–267.