

К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HYDROCHARIS* L. (*HYDROCHARITACEAE*)

А.В. Филоненко¹, А.Н. Ефремов², С. Тома³

¹Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия, avfilonenko@yandex.ru

²Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия, stratiotes@yandex.ru

³Kazimierz Wielki University, Bydgoszcz, Poland, cezarytoma@poczta.onet.pl

On the structure of the gynoecium and fruit of the genus *Hydrocharis* L. (*Hydrocharitaceae*)

A.V. Filonenko, A.N. Efremov, C. Toma

The material presents the results of a study of the gynoecium and fruit structure of the genus *Hydrocharis* L. The structure of the female generative organs of *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer was studied and described for the first time. The structure of the gynoecium and fruit of the genus *Hydrocharis* was analyzed from the standpoint of the theory of peltate carpel. It is shown that the receptacle take part in the development of fruit. Histogenesis and the anatomical structure of the fruit wall was studied and described. It has been found that it is more appropriate to consider the *Hydrocharis* fruits as lower hexamerous hemiparacarpous berries and gynoecium, from which they develop, should be described as a lower hexamerous hemiparacarpous too. The close phylogenetic relationships of genera *Hydrocharis* and *Stratiotes* L. have been shown on the basis of comparative carpology data.

Род *Hydrocharis* L. занимает особое положение в системе семейства *Hydrocharitaceae*, обычно его рассматривают в рамках подсемейства *Hydrocharitoideae* Eaton (Angiosperm..., 2008). Наибольшее филогенетическое родство *Hydrocharis* обнаруживает с *Limnobium* Rich., в меньшей степени связан с родами *Stratiotes* L., *Lagarosiphon* Harv., комплексами *Egeria* Planch. + *Eloдея* Michx. и *Влуха* Thouras + *Ottelia* Pers. (Tanaka et al., 1997; Les et al., 1997; Angiosperm..., 2008). В состав рода входит всего 3 вида, распространенных в тропической Африке (*Hydrocharis chevalieri* (De Wild.) Dandy), юго-восточной Азии (*Hydrocharis dubia* (Blume) Backer), в Европе и Центральной Азии (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), последний интродуцирован в Северной Америке (Cook, Ыцнд, 1982).

Изучению репродуктивных структур рода *Hydrocharis*, равно как и других представителей семейства *Hydrocharitaceae*, посвящено достаточно много специальных работ (Serbanescu-Jitariu, 1972; Cook, Ыцнд, 1982, 1982; Toma, 2008; Измestьева, Одинцова, 2010; Toma, 2013). Однако, не смотря на пристальное внимание со стороны морфологов и анатомов в вопросе о структуре гинцея и плода *Hydrocharis* остается ряд дискуссионных моментов. Так, до сих пор нет единого мнения о типе гинцея *Hydrocharis*, по мнению одних авторов, он апокарпный (Troll, 1931), по мнению других, он паракарпный (Тахтаджян 1966, 1987; Бобров и др., 2009), по мнению третьих – синкарпный (Kaul, 1968; Serbanescu-Jitariu, 1972; Измestьева, Одинцова, 2010). Во многом такое положение объясняется труднодоступностью материала, традиционно в большинстве гербарных коллекций водные макрофиты представлены достаточно слабо, что связано с определенными трудностями сбора и сушки материала. Кроме того, обычно гербаризации подвергаются растения на стадии цветения, возможно именно поэтому зрелые плоды и семена *H. chevalieri* до сих пор не описаны (Cook, Ыцнд, 1982). С другой стороны,

ткани женских генеративных структур *Hydrocharitaceae* богаты слизями, что сильно затрудняет анатомирование, особенно на поздних стадиях созревания плодов. В известной мере ситуацию усугубляет отсутствие унифицированной методики выполнения такого рода исследований и несовершенство терминологического аппарата. Так, достаточно часто встречаются разночтения в трактовке терминов “экзокарпий” и “эндокарпий”, нередко имеет место подмена понятий “перикарпий” и “стенка плода”, что делает несопоставимыми результаты разных авторов. Вместе с тем, характер структурных взаимосвязей цветоложа и гинецея в семействе *Hydrocharitaceae* весьма сложен и требует специальных анатомических исследований, на что неоднократно указывалось ранее (Имс, 1964; Тахтаджян 1966; Cook, Lycznd, 1982; Scribailo, Posluzny, 1985; Измestьева, Одинцова, 2010).

Настоящая работа выполнена в рамках изучения структуры гинецея и плода представителей семейства *Hydrocharitaceae* (Ефремов, 2008; Ефремов, Филоненко, 2009) и представляет собой попытку критического анализа литературных и оригинальных данных о морфолого-анатомическом строении указанных структур у *Hydrocharis morsus-ranae* и *H. dubia*. Структура гинецея и плода *Hydrocharis morsus-ranae* была повторно изучена на репрезентативном материале, а для *H. dubia* такого рода исследование выполнено нами впервые. Изучение проводилось на свежем и фиксированном в жидких средах материале, в соответствии со стандартными анатомическими методиками и техниками (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981; Барыкина и др., 2004).

Гинецей *Hydrocharis morsus-ranae* и *H. dubia* располагается на дне вогнутого кубышковидного цветоложа. Завязь *Hydrocharis* нижняя, что типично для многих представителей данного семейства (Ефремов, Филоненко, 2009) и отличает его от других *Alismatidae* (Cronquist, 1968). Надо отметить, что кубышковидное цветоложе характерно только для женских цветков *Hydrocharis* (обоеполые цветки встречаются реже и они имеют менее вогнутое цветоложе, мужские цветки имеют плоское цветоложе), вероятно именно с этим связаны разночтения в вопросе о положении завязи как *Hydrocharis*, так и других представителей семейства *Hydrocharitaceae* (Kaul, 1968; Cutling, Dore, 1982; Kuo et al., 1993; Cook, 1998). Несмотря на то, что при описании цветка *Hydrocharis*, и *Hydrocharitaceae* в целом, часто используется термин “гипантий” (Тахтаджян 1966; Scribailo, Posluzny, 1985), в действительности он не обнаруживается, что отмечалось ранее (Cook, Lycznd, 1982).

В типичном случае гинецей *Hydrocharis* представлен 6 карпеллами, погруженными на s или более в цветоложе. Нередко обнаруживаются цветки (как правило, обоеполые) с меньшим числом карпелл. Каждый плодолистик несет двулопастное рыльце, возвышающееся над цветоложем (рис. 1). Иногда наблюдается дальнейшее членение рыльца на сегменты 2-го и 3-го порядка (Cook, Lycznd, 1982). В зависимости от уровня выполнения поперечного среза гинецей *Hydrocharis* имеет различное строение. Так, в основании гинецея отчетливо выявляется 6 изолированных гнезд завязи, при этом отчетливо видно, что септы образованы тканями сросшихся соседних латеральных стенок карпелл – типичная картина для синкарпного гинецея (рис. 2). С позиции теории пельтатного плодолистика, данная зона является синасцидиатной, что было показано в одной из последних работ, посвященной структуре гинецея *Hydrocharis morsus-ranae* (Измestьева, Одинцова, 2010). Выше располагается симпликатная зона, структурно соответствующая паракарпному гинецею. На поперечном срезе гинецея в этой зоне выявляются 6 самостоятельных септ, неплотно смыкающихся (без срастания) в центре завязи и

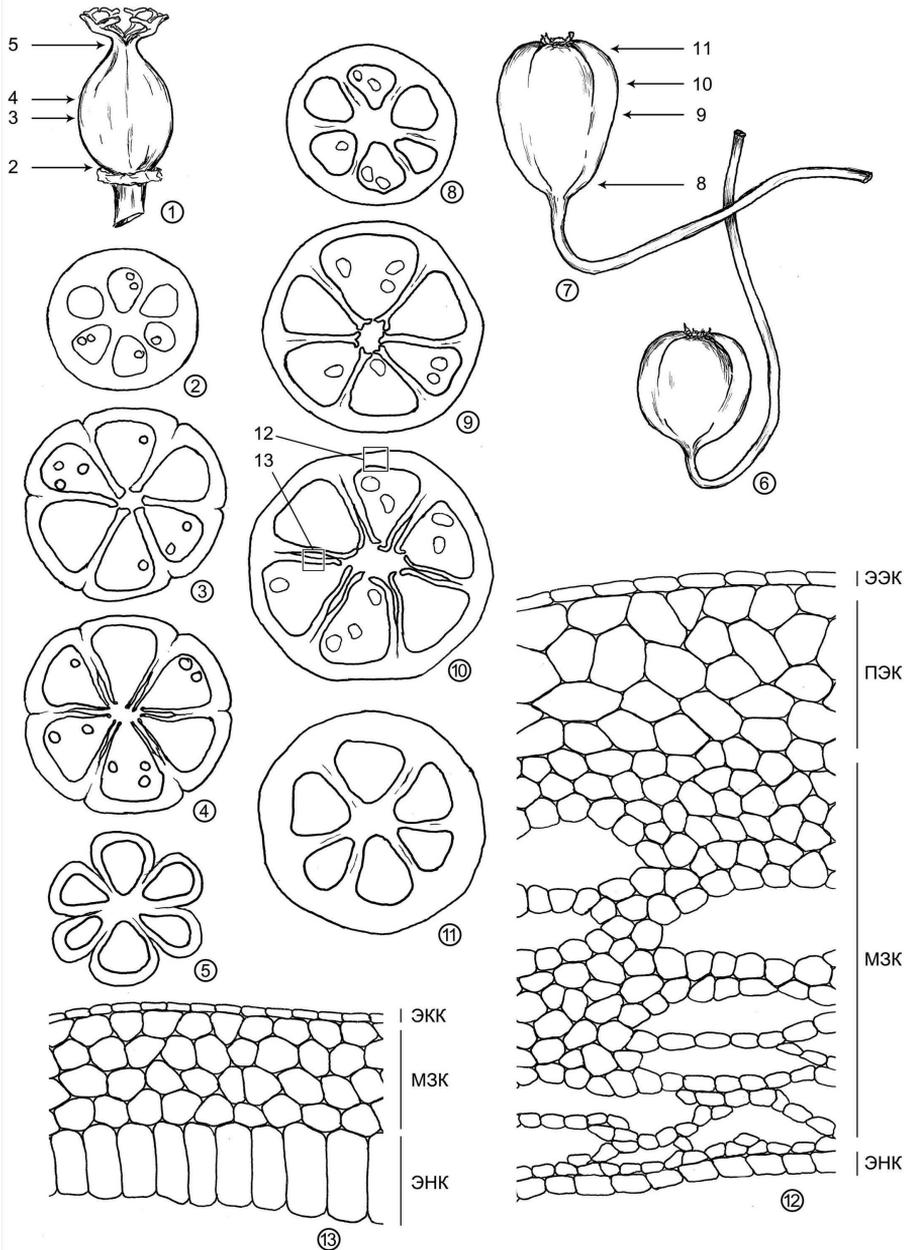


Рис. 1. Морфолого-анатомическое строение гинецея и плода *Hydrocharis dubia* и *H. morsus-ranae*:

1 – гинецей *H. dubia* (цветоложе, периант и андроецй удалены), стрелками показаны места выполнения поперечных срезов; 2, 3, 4, 5 – серия последовательных поперечных срезов гинецея *H. dubia* (на срезах показаны семязачатки); 6 – зрелый плод *H. morsus-ranae*; 7 – зрелый плод *H. dubia*, стрелками показаны места выполнения поперечных срезов; 8, 9, 10, 11 – серия последовательных поперечных срезов плода *H. dubia* (на срезах показаны семена); 12 – поперечный срез стенки плода *H. dubia*; 13 – поперечный срез септы плода *H. dubia*. Условные обозначения: МЗК – мезокарпий, ПЭК – паренхима экстракарпеллярной части стенки плода, ЭКК – экзокарпий, ЭНК – эндокарпий, ЭЭК – эпидерма экстракарпеллярной части стенки плода.

образующих единое гнездо завязи, разделенное на компартменты (рис. 3). Традиционно при карпологических исследованиях срезы выполняются именно в средней части плода, вероятно, именно поэтому большинство авторов описывает именно такую структуру гинецея и плода *Hydrocharis* (Igersheim et al., 2001; Тома, 2008; Измествьева, Одинцова, 2010).

По мере продвижения вверх выявляются септы, демонстрирующие только частичное срастание латеральных стенок карпелл. То есть, на поперечном срезе в центр плода обращены 6 пар свободных латеральных стенок карпелл (рис. 5), аналогичная структура наблюдается у *Stratiotes aloides* L. (Ефремов, Филоненко, 2009). Еще выше, в месте перехода завязи в столбик, располагается зона, в которой на поперечном срезе вновь выявляются 6 изолированных гнезд, однако в отличие от синасцидиатной зоны срастание стенок карпелл здесь наблюдается только в районе их вентральных швов (рис. 5). Вполне логично рассматривать данную зону как асимпликатную. Все зоны гинецея у представителей рода *Hydrocharis*, кроме асимпликатной, несут весьма многочисленные семязачатки (у *Hydrocharis morsus-ranae* до 40, а у *H. dubia* до 36 семязачатков в каждой карпелле). Однако, в литературе для *H. morsus-ranae* указывается несколько большее число семязачатков – до 50 (Igersheim et al., 2001). Семязачатки битегмальные, ортотропные, (Rohrbach, 1873; Igersheim et al., 2001). Женские цветки *Hydrocharis* раскрываются только на один день, и, вне зависимости от того, произошло опыление или нет, вечером того же дня, цветоножки изгибаются на 70–110°, что приводит к погружению цветка в воду. Дальнейшее развитие плодов *Hydrocharis* протекает в воде; в литературе указывается, что срок созревания плодов составляет 4–6 недель (Scribailo, Posluzny, 1985).

Женские цветки *Hydrocharis* раскрываются только на один день и, вне зависимости от того, произошло опыление или нет, вечером того же дня, цветоножки изгибаются на 70–110°, что приводит к погружению цветка в воду. Дальнейшее развитие плодов *Hydrocharis* протекает в воде; в литературе указывается, что срок созревания плодов составляет 4–6 недель (Scribailo, Posluzny, 1985).

Развитие плодов сопровождается постепенной деструкцией перианта и лопастного рыльца и, одновременно, срастанием тканей цветоложа с карпеллами. Результатом таких преобразований является сферический (у *Hydrocharis dubia* – незначительно вытянутый вдоль оси) нижний плод, сидящий на длинной (часто более 6 см) изогнутой плодоножке (рис. 6, 7). Размеры плодов *Hydrocharis* сравнительно невелики, у *H. morsus-ranae* они достигают 4–6 мм в длину, а у *H. dubia* – 6–8 мм. На верхушке зрелых плодов обнаруживаются нерегулярные рубцы от подвергшихся разрушению элементов околоцветника.

На поперечном срезе плод сохраняет структуру аналогичную таковой у гинецея. В нижней части на срезе обнаруживаются 6 изолированных гнезд (рис. 8). В средней части плод имеет одно общее гнездо, внутрь которого обращены 6 свободных септ (рис. 9). Выше, у септ, наблюдается неполное срастание, подобно тому, как это выглядит на стадии гинецея, однако протяженность данного участка существенно меньше (рис. 10). В верхней части плода обнаруживается 6 изолированных гнезд, также как и на стадии гинецея, однако все пространство между гнездами заполнено тканями разросшегося цветоложа (рис. 11).

Стенка плода *Hydrocharis* сформирована тканями разросшегося цветоложа – экстракарпеллярная часть, и тканями плодолистиков – карпеллярная часть. Экстракарпеллярная часть стенки плода представлена однослойной эпидермой, сложенной уплощенными тонкостенными клетками с правильными прямоугольными

очертаниями, что согласуется с более ранними данными (Тона, 2008). У *Hydrocharis morsus-ranae* клетки эпидермы более мелкие и более вытянутые вдоль оси плода, по сравнению с *H. dubia* (рис. 12). Под эпидермой залегают 3–5 слоев (в средней части плода) изодиаметрической паренхимы. В основании и в верхней части плода паренхима экстракарпеллярной части может насчитывать до 10 слоев клеток, однако, при этом клетки более мелкие, нежели в средней части плода. Граница между паренхимой экстракарпеллярной части и паренхимой залегающего глубже мезокарпия не всегда очевидна. На срезах незрелых плодов паренхима экстракарпеллярной части стенки плода отличается более крупными размерами клеток и наличием в них большого числа хлоропластов, тогда как паренхима мезокарпия, напротив, сложена мелкими клетками, лишенными хлоропластов. Кроме того, в паренхиме мезокарпия довольно рано начинают закладываться многочисленные межклетники. В толще паренхимы мезокарпия залегают проводящие пучки: 6 крупных дорзальных пучков карпелл и множество более мелких, что полностью согласуется с полученными ранее другими авторами (Тона, 2008; Измestyeva, Одинцова, 2010). В среднем, число слоев клеток паренхимы мезокарпия у обоих изученных видов *Hydrocharis* не превышает 10, однако, ввиду того, что в зрелых плодах в этой зоне имеется сильно развитая сеть крупных межклетников, точно посчитать эти слои почти невозможно (рис. 12). Стоит отметить, что клетки более глубоких слоев паренхимы мезокарпия, по сравнению с периферическими, более мелкие и среди них рассредоточены идиобласты, продуцирующие слизь, содержащую полисахариды и белки. По мере созревания в наполненных газами межклетниках начинает накапливаться слизь, которую продуцируют идиобласты. Кроме того, слизь наполняет все внутреннее пространство плода. Эндокарпий представлен однослойной эпидермой, выстилающей внутреннюю поверхность гнезд плода. Клетки, выстилающие непосредственно внутреннюю поверхность стенки плода, уплощенные и имеют полигональные очертания, тогда как клетки, выстилающие поверхность септ, имеют высокий профиль, что особенно сильно выражено на краях септ, обращенных в центр плода (рис. 13). Истинный экзокарпий – ткань, производная наружной эпидермы карпелл, обнаруживается на небольших участках свободных краев несросшихся карпелл в верхней части плода. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной мелкими уплощенными клетками (рис. 1: 13).

При созревании плодов происходит нарушение целостности покровных тканей и в аэренхиму мезокарпия проникает вода. Вода вызывает набухание слизей в толще паренхимы мезокарпия и в центре плода, что провоцирует разрыв стенки и высвобождение семян. Разрыв стенки плода носит нерегулярный характер и не имеет никаких каких-либо структурных, анатомически обусловленных, предпосылок.

Плоды *Hydrocharis* неоднократно предлагали рассматривать как ягоды или как ягдовидные/ягодообразные (Cronquist, 1968; Lakshman, 1970; Терехин 1985; Takhtajan, 1997; Takhtajan 2009). В соответствии с морфогенетической классификацией плодов (Бобров и др., 2009), многосемянные ценокарпные плоды, лишенные выраженных механических тканей в перикарпии, описываются как ягоды. Таким образом, суммируя данные морфолого-анатомического строения плодов *Hydrocharis*, можно заключить, что наиболее целесообразно рассматривать их как нижние гексамерные гемипаракарпные ягоды, соответственно гинецей, из которого они развиваются, как нижний гексамерный гемипаракарпный. Учитывая способность плодов *Hydrocharis* к своеобразному вскрыванию, было предложено определять их

тип как ягодovidные коробочки (Cook, Liiond, 1982), что, разумеется, нельзя назвать удачным решением.

По своему морфолого-анатомическому строению плоды *Hydrocharis* очень сходны с таковыми у *Stratiotes* (Ефремов, Филоненко, 2009). Они обнаруживают многие общие черты, такие как нижняя завязь, участие тканей плодоложа в формировании стенки плода, наличие хорошо развитой аэренхимы в мезокарпии и отсутствие лигнификации в эндокарпии. Имеются и существенные различия, так у *Stratiotes aloides* в паренхиме мезокарпии распределены весьма многочисленные, достаточно крупные идиобласты, продуцирующие слизь, которые отличаются не только размерами, но и специфической формой клеток и темной окраской протопласта, тогда как у *Hydrocharis* они менее многочисленные и практически не отличаются от основных клеток паренхимы. Не менее значимое отличие в строении гинецея и плодов *Hydrocharis* и *Stratiotes* заключается в том, что у последнего края свободных карпелл в верхней части плода (асимплекатной зоне) не срстаются, таким образом, у них сохраняется вентральная щель. Данное обстоятельство позволяет рассматривать плоды *Stratiotes aloides* как гемипаракарпные листовки (Ефремов, Филоненко, 2009). Несмотря на это совокупность морфологических признаков указывает на близкие филогенетические связи *Hydrocharis* и *Stratiotes*, что также согласуется с молекулярно-генетическими данными (Les et al., 2003; Tanaka et al., 1997).

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность С.В. Фунниковой за помощь в сборе материала *Hydrocharis dubia*, а также Л.Е. Флитману за помощь, оказанную при подготовке иллюстраций, и А.А. Солотнову за всевозможную помощь и поддержку в работе.

Литература

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009. 286 с.
- Ефремов А.Н. Секреторные ткани гинецея *Stratiotes aloides* L. (*Hydrocharitaceae* Juss.) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. Ч.1.С.33-36.
- Ефремов А.Н., Филоненко А.В. Морфология и анатомия плодов *Stratiotes aloides* L. (*Hydrocharitaceae*) // Матер. V науч. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток, 2009. С. 264-267.
- Ізвест'єва С.В., Одіноцова А.В. Прорівняльна морфологія гинецея *Stratiotes aloides* L. і *Hydrocharis morsus-ranae* L. (*Hydrocharitaceae*) // Біологічні Студії. 2010. Т. 4, № 1. С. 115-122.
- Имс А.Д. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 438 с.
- Angiosperm Phylogeny Website, version 13. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (дата обращения: июнь 2014).
- Cook C.D.K. *Hydrocharitaceae* // The families and genera of Vascular plants. *Alismatanae* and *Commelinanae*. Berlin: Springer, 1998. Vol. IV. P. 234-248.
- Cook C.D.K., Liiond R. A revision of the genus *Hydrocharis* (*Hydrocharitaceae*) // Aquatic Botany. 1982. Vol. 14. P. 177-204.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. London, 1968. 396 p.
- Cutling P.M., Dore W.G. Status and identification of *Hydrocharis morsus-ranae* and *Limnobium spongia* (*Hydrocharitaceae*) in the northeastern North America. // Rhodora. 1982. Vol. 84. P. 523-545.
- Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Botanical Journal of the Linnean Society. 2001. Vol. 136, Iss. 1. P. 1-65
- Kuo J., Long W.L., Coles R.W. Occurrence and fruit and seed biology of *Halophila tricostata* Greenway (*Hydrocharitaceae*) // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1993. Vol. 44. P. 43-57.
- Les D.H., Crawford D.J., Kimball R.T., Moody M.L., Landolt E. Biogeography of discontinuously distributed hydrophytes: a molecular appraisal of intercontinental disjunctions // International Journal of Plant Sciences. 2003. Vol. 164. P. 917-932.

Serbanescu-Jitariu G. Contributions a la connaissance du fruit et de la germination de quelques representants da la famille des *Hydrocharitaceae* // Bulletin de la Société D'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. 1972. T. 63, Fasc. 1-2. P. 19-28.

Kaul R.B. Floral morphology and phylogeny in the *Hydrocharitaceae* // Phytomorphology. 1968. Vol. 18. P.13-35.

Scribailo R.W., Posluszny U. Floral development of *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae). American Journal of Botany. 1985. Vol. 72 (10). P. 1578-1589.

Tanaka Norio, Setoguchi Hiroaki, Murata Jin. Phylogeny of the family *Hydrocharitaceae* inferred from *rbcL* and *matK* gene sequence data // Journal of Plant Research. 1997. Vol. 110, № 4. P. 329-337.

Toma C. Studium karpologiczne gatunkow z podklasy Alismatidae (rzęd Helobiae) wystkpujących w Polsce. Poznac, 2008. 120 p.

Toma C. Reproduction of *Hydrocharis morsus-ranae* taxa in an oxbow lake of the River Vistula // Limnological Review. 2013. Vol. 13, № 3. P. 171-179.

Troll W. Rohrbach, 1873; *Hydrocharitaceae* // Flora. 1931. Bd. 25, № 3. S. 427-456.