

Сообщения

ФОРМИРОВАНИЕ ГИНЕЦЕЯ У *ACER GINNALA* (ACERACEAE)© 2019 г. И. И. Шамров^{1,2,*}¹ *Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, наб. р. Мойки, 48, С.-Петербург, 191186, Россия*² *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, С.-Петербург, 197376, Россия**e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2019 г.

После доработки 08.02.2019 г.

Принята к публикации 12.02.2019 г.

Бикарпеллятный гинецей *Acer ginnala* (Асегасеае) изменяется в ходе развития и на самых ранних стадиях лишь в нижней части завязи демонстрирует черты 2-гнездной синкарпии: наличие синасцидиатной и закрытой симпликатной зон. В средней части завязи наблюдается расхождение смежных краев плодолистиков и в центре симпликатной зоны формируется щель. Верхняя часть завязи представлена асимпликатной зоной разного строения. Она образована пликатными областями, в которых вентральные края каждого плодолистика смыкаются между собой (верхняя часть завязи) либо остаются раскрытыми (большая часть стилодиев). В дальнейшем основное значение приобретает постгенитальное срастание, и гинецей становится синкарпным на всем протяжении завязи. В средней и верхней частях завязи формируется закрытая симпликатная зона: в средней части она характеризуется совершенным срастанием, тогда как в верхней части вентральные края в каждом плодолистике лишь сомкнуты, в центре сохраняется щель, а между объединяющимися плодолистами еще видны признаки несовершенного срастания.

Плацентация – сутуральная. В каждом гнезде симпликатной зоны возникают два семязачатка, развивающиеся сначала как ортотропные и располагающиеся со смещением. Еще до оплодотворения один из них начинает дегенерировать, при этом сохраняющийся семязачаток продолжает развитие на более массивной плаценте. Фертильный семязачаток, закладывающийся латерально на плаценте, постепенно оказывается в центре. Вследствие удлинения фуникулуса он начинает изгибаться в области микропиле, проявляя признаки асимметрии со стороны изгиба, в результате чего семязачаток становится геми-ортотропным. Проводящая система гинецея центрально-осевая и образована вентральными и дорсальными пучками, которые связаны между собой по всей стенке завязи.

На ранней стадии в завязи с дорсальной стороны каждого плодолистика начинается образование крыла. На границе объединения двух плодолистиков образуются две выемки на месте будущего разделения дробного плода. После оплодотворения формируется плод двукрылатка, разделяющийся на два односемянных мерикарпия.

Ключевые слова: гинецей, семязачаток, одностороннее крыло, дробный плод, Асегасеае, *Acer ginnala*

DOI: 10.1134/S0006813619030074

Проблемы строения гинцея и принципы его типизации до сих пор не получили однозначного толкования (Shamrov, 2015). Исторически сложились два направления исследований, объясняющих его организацию: в соответствии с теорией кондуктивного плодolistика типы различаются, главным образом, строением в средней части завязи, тогда как согласно теории пельтатного плодolistика гинцей характеризуется зональностью и представляет в продольном направлении серию разных типов и промежуточных форм. Оба подхода, несмотря на преимущества и более объективное рассмотрение гинцея с позиций теории пельтатного плодolistика, механистически объясняют как разнообразие типов, так и возможные направления их эволюции. При характеристике типов очень часто обращается внимание лишь на возможность плодolistика или плодolistиков обеспечивать закрытость завязи с формированием гнезд, в которых располагаются семязачатки. Плацентации придается второстепенное значение либо плаценты описываются как структуры, на которых возникают семязачатки, и им даже отводится роль в образовании перегородок в завязи. Крайне важно, что формы плацент коррелируют с типами гинцея, при этом они характеризуются спецификой в строении, функционировании и занимают определенное положение в завязи (Shamrov, 2013). Особенности строения плацент, возможно, более значимый признак по сравнению с числом гнезд в зависимости от степени объединения плодolistиков. Еще одной особенностью изучения гинцея является то обстоятельство, что его характеристика часто дается только на одной из средних стадий формирования цветка (обычно в период развития зародышевого мешка). Поэтому актуальным является исследование морфогенеза гинцея в динамике.

Большой интерес представляет изучение гинцея у растений, строение которого различается в разных зонах и изменяется в ходе развития. К таким растениям относятся виды сем. Асегасеае. Обычно указывается, что гинцей у них синкарпный и состоит из двух сросшихся плодolistиков (Prozhina, 1953; Yudin, 1957; Takhtajan, 1966, 2009; Pshennikova, 2000). По отдельным стадиям его развития приводятся фрагментарные сведения (Hall, 1951; Khushalani, 1963; Peck, Lersten, 1991a). Еще одной особенностью является образование крыла в стенке завязи и формирование дробного плода двукрылатки. Морфогенез гинцея в динамике с учетом особенностей его строения в разных зонах не исследован.

В связи с этим нами было проведено исследование гинцея у одного из представителей сем. Асегасеае. В качестве модельного объекта был выбран вид *Acer ginnala* Maxim., ранее почти неизученный в этом отношении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили растения *Acer ginnala*, произрастающие на систематическом участке Агробиостанции Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена в поселке Вырица Гатчинского р-на Ленинградской обл. (табл. I, I).

Были изучены бутоны и цветки на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100:7:7) и обрабатывали по общепринятой методике (Pausheva, 1974). Срезы толщиной 10–20 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата на микроскопе Leica DM 1000, а микрофотографии – с помощью этого же микроскопа с использованием цифровой фотокамеры Leica EC3. Для получения изображений растений использован метод сканерографии (Gerasimov, 2004).

Таблица I

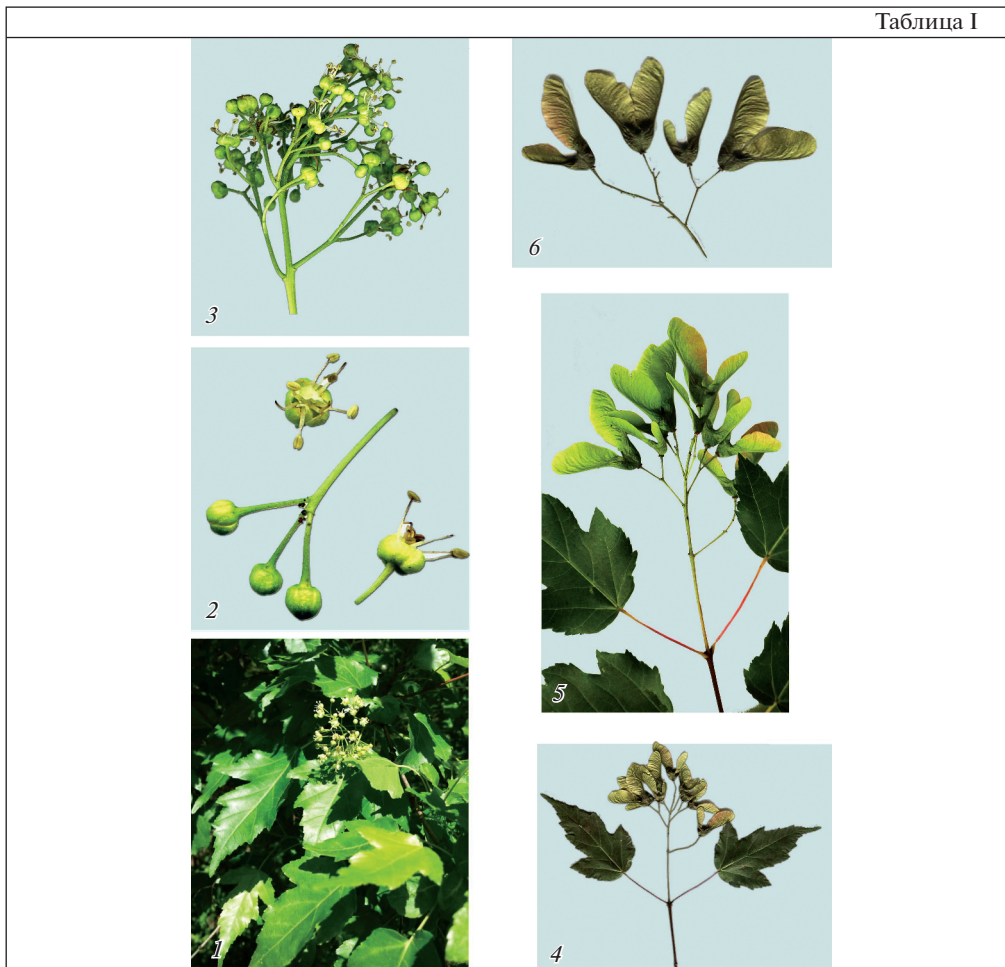


Таблица I. Ветка цветущего растения, цветки и плоды у *Acer ginnala*.

1 – ветка цветущего растения; 2, 3 – андромоноэция: обоеполые (бутоны) и тычиночные (вскрытые пыльники) цветки на одном растении; 4, 5 – ветки растения с плодами; 6 – дробные плоды-двукрылатки, различающиеся по размерам.

Plate I. Flowering branch, flowers and fruits in *Acer ginnala*.

1 – flowering branch; 2, 3 – andromonoecy: bisexual (flower buds) and staminate (opening anthers) flowers in the same plant; 4, 5 – branches with fruits, 6 – separate two-winged fruits differing in sizes.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цветки *Acer ginnala* желтовато-белого цвета. На одном растении встречаются как обоеполые, так и тычиночные цветки (табл. I, 2, 3), т.е. этот вид является андромоноэичным (Демуанова, 2010). Как было показано ранее (Hall, 1951), эта половая форма характерна для многих видов рода *Acer* (*A. platanoides* L., *A. ginnala*, *A. pensylvanicum* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. saccharum* Marsh., *A. spicatum* Lam.). Некоторым видам присуща андродиэция, при этом на одних особях развиваются обоеполые цветки, а на других – тычиночные (*A. rubrum* L., *A. saccharinum*) либо диэция, когда тычиночные и пестичные цветки формируются на разных растениях (*A. negundo* L.).

Мужские цветки зацветают первыми, тогда как в обоеполых цветках *A. ginnala* ни андроцей, ни гинецей не готовы к опылению, а сами цветки оказываются еще закрытыми (табл. I, 2, 3). Подобная одновременность в функционировании разных типов цветков в пределах соцветия или растения, препятствующая самоопылению, характерна для многих видов клена (Аксенова, 1975). В обоеполых цветках, являющихся актиноморфными, 5-членными и пентациклическими, околоцветник состоит из 5 элементов чашечки и 5 элементов венчика. Андроцей представлен 8 тычинками, расположенными в 2 круга (рис. 1, 1, 7; 3, 5, 6), при этом 2 наружные тычинки короче остальных. Гинецей образован 2 плодолистиками, завязь почти верхняя. В тычиночных цветках из репродуктивных структур имеются только 8 тычинок в виде 2 кругов.

В развитии гинецея обоеполых цветков были выделены следующие стадии: 1) гинецей в период дифференциации структур семязачатка (мегаспорогенез), 2) гинецей в период формирования структур семязачатка (развитие зародышевого мешка), 3) гинецей перед опылением (сформированные семязачатки со зрелым зародышевым мешком).

Гинецей во время дифференциации структур семязачатка (мегаспорогенез). Он образован 2 плодолистиками и ему присуще зональное строение. Завязь в нижней части 2-гнездная. В ней формируются конгенитально синасцидиатная (с базальной септой) и постгенитально симпликатная закрытая (с медианной септой) зоны. В симпликатной зоне еще видны границы между объединяющимися плодолистиками, как результат срастания несовершенного типа, при этом они полностью срастаются в центре. По строению она напоминает лежащую под ней синасцидиатную зону, лишенную семязачатков (рис. 1, 1–3; табл. II, 1, 2). В средней части завязи наблюдается расхождение смежных краев плодолистиков и в центре симпликатной зоны формируется щель (рис. 1, 4, 5; табл. II, 3, 4). Верхняя часть гинецея представлена асимпликатной зоной разного строения. Как в апокарпном гинецее, она образована пликатными областями, в которых вентральные края каждого плодолистика смыкаются между собой (верхняя часть завязи) (рис. 1, 6; табл. II, 5) либо остаются раскрытыми (большая часть стилодиев) (рис. 1, 7; табл. II, 6).

Плацентация – сутуральная, представленная центральной синплацентой в синасцидиатной, центрально-угловой в симпликатной и простой угловой плацентами в асимпликатной зонах, кроме стилодиев. В каждом гнезде на границе синасцидиатной и симпликатной зон возникают 2 семязачатка, ориентированные относительно плаценты под углом в 90° и развивающиеся сначала как ортотропные. Семязачатки каждого плодолистика располагаются со смещением относительно друг друга (рис. 1, 2–4). Проводящая система гинецея центрально-осевая и образована вентральными и дорсальными пучками, которые связаны между собой по всей стенке нижней части завязи (рис. 1, 1–3). Эта связь теряется на границе закрытой и открытой областей симпликатной зоны. Дорсальные пучки выявляются по всей длине завязи. Вентральные пучки каждого плодолистика в синасцидиатной зоне попарно объединены в гомокарпеллятные пучки. Они становятся самостоятельными в закрытой симпликатной зоне и от них отходят плацентарные пучки в семязачатки. На этой стадии развития вентральные пучки выявляются не только в завязи, но и в стилодиях (рис. 1, 1–7). Слияние вентральных пучков попарно в 2 синтетических гомокарпеллятных пучка было обнаружено у видов группы А, в которую, кроме *A. ginnala*, включены *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. spicatum* (Hall, 1951).

Уже на этой стадии с дорсальной стороны завязи каждого плодолистика начинают выявляться признаки образования крыла, при этом за счет локальных делений клеток стенки завязи дорсальный проводящий пучок постепенно смещается на периферию крыла. В завязи на границе объединения двух плодолистиков образуются 2 выемки на месте будущего разделения дробного плода (рис. 1, 1–6; табл. II, 1–5).

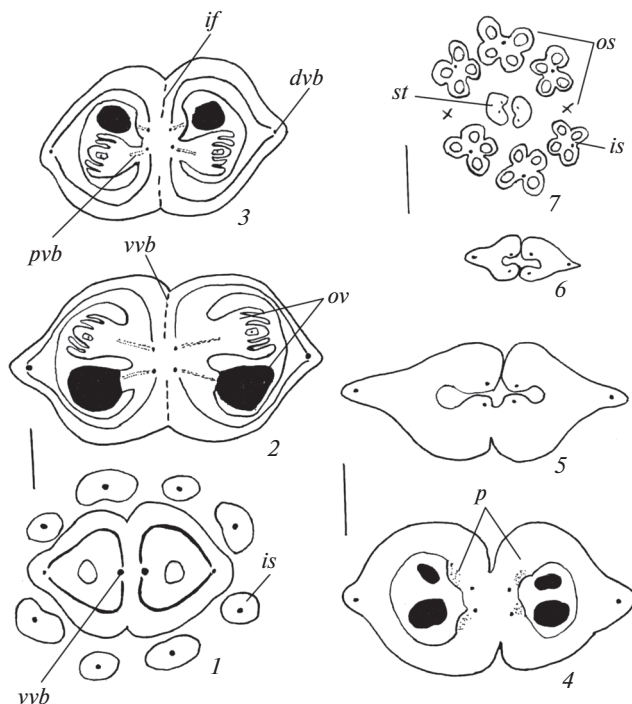


Рис. 1. Строение гинецея в период мегаспорогенеза у *Acer ginnala*.

1–3 – нижняя часть завязи, синасцидиатная (1) и закрытая симпликатная (2, 3) зоны; 4, 5 – средняя часть завязи, закрытая (4) и открытая (5) симпликатные зоны; 6, 7 – верхняя часть гинецея, асимпликатная зона разного строения: вентральные края каждого плодolistика смыкаются между собой (верхняя часть завязи) (6) либо остаются раскрытыми (большая часть стилодиев) (7). *dvb* – дорсальный проводящий пучок, *ip* – несовершенное срастание, *is* – внутренняя тычинка, *os* – наружная тычинка, *ov* – семязачаток, *p* – плацента, *pvb* – плацентарный проводящий пучок, *vnb* – вентральный проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1–5 – 200; 6, 7 – 500.

Fig. 1. Gynoecium structure during megalporogenesis in *Acer ginnala*.

1–3 – lower part of the ovary, synasciadiate (1) and closed symplicate (2, 3) zones; 4, 5 – middle part of the ovary, closed (4) and open (5) symplicate zones; 6, 7 – upper part of the gynoecium, asymplicate zone of different structure: ventral borders of each carpelle are closed up (upper part of ovary) (6) or remain open (most part of stylodia) (7). *dvb* – dorsal vascular bundle, *ip* – imperfect fusion, *is* – inner stamen, *os* – outer stamen, *ov* – ovule, *p* – placenta, *pvb* – placentary vascular bundle, *vnb* – ventral vascular bundle. Scale bars, μm : 1–5 – 200; 6, 7 – 500.

Таким образом, в завязи на этой стадии развития только на границе синасцидиатной и закрытой симпликатной зон формируются семязачатки. Все остальные зоны являются стерильными и создают для развивающихся семязачатков и затем семян дополнительные пространства, способствующие их оптимальному размещению как до опыления, так и в период развития плода.

Гинецей в период формирования семязачатка (развитие зародышевого мешка). В ходе дальнейшего морфогенеза продолжают процессы постгенитального объединения плодolistиков. В нижней и средней частях завязи формируются закрытые симпликатные зоны с медианной септой и 2-гнездным строением (границы между объединяющимися плодolistиками не выявляются, что свидетельствует о процессах совершенного срастания) (рис. 2, 1–3; табл. II, 7, 8). В верхней части завязи также начина-

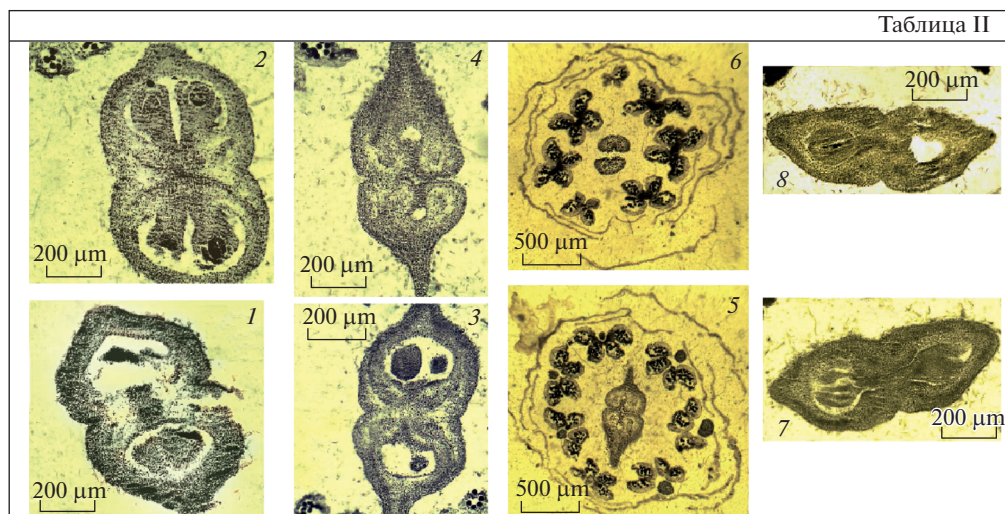


Таблица II. Строение гинецея в период мегаспорогенеза (1–6) и развития зародышевого мешка (7, 8) у *Acer ginnala* (поперечные срезы).

1, 2 – нижняя часть завязи, синасцидиатная (1) и закрытая симпликатная (2) зоны, в симпликатной зоне формируются 2 семязачатка в каждом гнезде; 3, 4 – средняя часть завязи, закрытая (3) и открытая (4) симпликатные зоны. 5, 6 – верхняя часть гинецея, асимпликатная зона разного строения: вентральные края каждого плодолистика смыкаются между собой (верхняя часть завязи) (5) либо остаются раскрытыми (большая часть стилодиев) (6); 7, 8 – симпликатная зона, в ней формируется только один семязачаток в каждом гнезде. Масштабные линейки, мкм: 1–4, 7, 8 – 200, 5, 6 – 500.

Plate II. Gynoecium structure during megasporogenesis (1–6) and embryo sac development (7, 8) in *Acer ginnala* (cross sections). 5, 6 – upper part of the ovary, asymplicate zone of different structure: ventral borders of each carpelle are closed up (upper part of ovary) (5) or remain open (most of stylodia) (6); 7, 8 – symplicate zone, only one ovule is formed in each locule. Scale bars, μm : 1–4, 7, 8 – 200, 5, 6 – 500.

1, 2 – lower part of the ovary, synascidiate (1) and closed symplicate (2) zones, 2 ovules are formed in each locule of symplicate zone; 3, 4 – middle part of the ovary, closed (3) and open (4) symplicate zones.

ется формирование закрытой симпликатной зоны, однако вентральные края в каждом плодолистике лишь сомкнуты, в центре сохраняется щель, а между объединяющимися плодолистиками еще видны признаки несовершенного постгенитального срастания (рис. 2, 4).

На этой стадии развития отчетливо выявляются признаки разрастания завязи, особенно в средней части. Увеличивающиеся в размерах семязачатки смещаются относительно друг друга в разных гнездах снизу вверх, занимая не только нижнюю, но и среднюю части завязи. В обоих гнездах из двух семязачатков один начинает дегенерировать. Этому предшествует разрастание одной из плацент каждого плодолистика, при этом сохраняющиеся семязачатки, закладывающиеся латерально на плаценте, постепенно оказываются в центре и начинают изгибаться в области микропиле, проявляя признаки асимметрии со стороны изгиба (рис. 2, 1–3; табл. II, 7, 8). Следует отметить, что эпидермальные клетки плаценты, особенно той, на которой развивается фертильный семязачаток, начинают функционировать как плацентарный обтуратор. Синасцидиатная зона в нижней части и формирующаяся симпликатная зона в верхней части завязи остаются стерильными, хотя развивающиеся семязачатки начинают их частично заполнять. Наблюдается усложнение хода проводящих пучков в завязи. Связь между вентральными и дорсальными пучками выявляется уже по всей длине за-

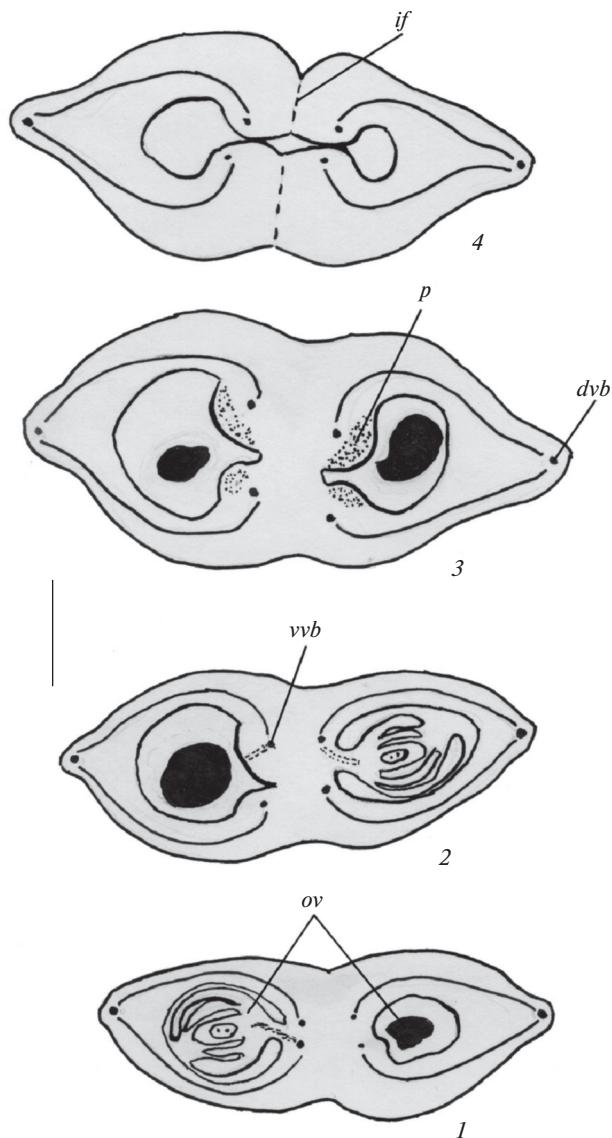


Рис. 2. Строение гинецея в период развития зародышевого мешка у *Acer ginnala*.

1–4 – симплектическая зона в нижней (1), средней (2, 3) и верхней (4) частях завязи, смещение развивающихся семязачатков относительно друг друга в разных гнездах снизу вверх. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: 200.

Fig. 2. Gynoecium structure during embryo sac development in *Acer ginnala*.

1–4 – symplicate zone in lower (1), middle (2, 3) and upper (4) ovary parts, displacement of developing ovules relative to each other in different locules from bottom to top. For abbreviations see Fig. 1. Scale bar, μm : 200.

вязи, при этом вентральные пучки на большем протяжении остаются самостоятельными. Продолжается увеличение размеров одностороннего крыла, особенно в длину (рис. 2, 1–4).

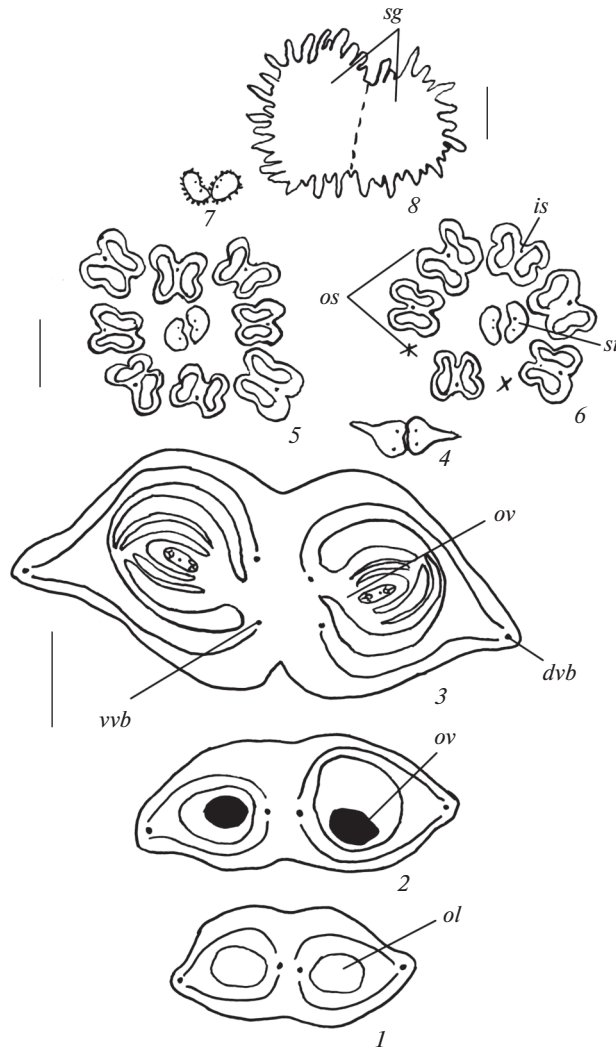


Рис. 3. Строение гинецея перед опылением у *Acer ginnala*.

1–3 – симплектическая зона в нижней (1, 2) и средней (3) частях завязи; 4 – асимплектическая зона при переходе от верхней части завязи к стилодиям; 5–8 – строение стилодиев в свободной части, 2 наружные тычинки короче остальных (5, 6) и срастание стилодиев в дистальной части в головчатое рыльце, покрытое папилловидными клетками (7, 8). *sg* – рыльце, *st* – стилодий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабные линейки, мкм: 1–3 – 200, 4–7 – 500, 8 – 100.

Fig. 3. Gynoecium structure before pollination in *Acer ginnala*.

1–3 – symplicate zone in lower (1, 2) and middle (3) ovary parts; 4 – asymplicate zone in going from upper ovary part to stamens; 5–8 – structure of stamens in free part, 2 outer stamens are shorter than the others (5, 6), and fusing of stamens into head papillate stigma in distal part (7, 8). *sg* – stigma, *st* – stamens. For other abbreviations see Figs. 1 and 2. Scale bars, μm : 1–3 – 200, 4–7 – 500, 8 – 100.

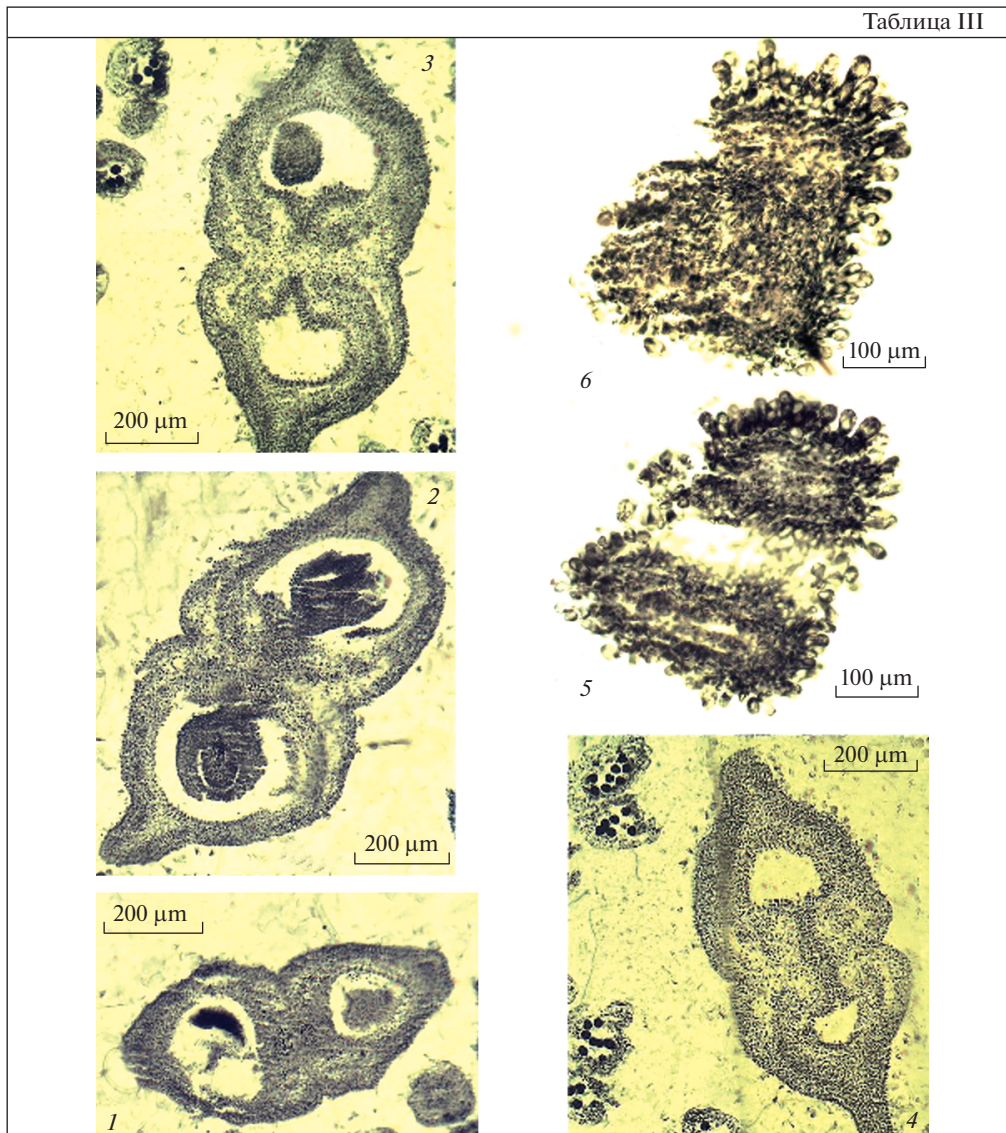


Таблица III. Строение гинецея перед опылением у *Acer ginnala* (поперечные срезы).

1–4 – симплекатная зона в нижней (1), средней (2, 3) и верхней (4) частях завязи; 5, 6 – строение рыльца. Масштабные линейки, мкм: 1–4 – 200, 5, 6 – 100.

Plate III. Gynoecium structure before pollination in *Acer ginnala* (cross sections).

1–4 – symplicate zone in lower (1), middle (2, 3) and upper (4) ovary parts; 5, 6 – structure of stigma. Scale bars, μm : 1–4 – 200, 5, 6 – 100.

Гинецей перед опылением. Он становится синкарпным (преимущественно постгени- тально) и 2-гнездным на всем протяжении завязи, при этом в нижней и верхней частях сохраняются стерильные зоны (рис. 3, 1, 2; табл. III, 1, 4). В каждом гнезде формируется по одному крассинуцеллярному и битегмальному семязачатку, которые располагаются преимущественно в средней части завязи. Семязачаток изменяет свое положение

ние относительно плаценты. Этому способствует увеличение длины фуникулуса, что приводит к повороту семязачатка в геми-положение, и он из ортотропного становится геми-ортотропным (согласно представлениям Shamrov, 2017). Таким образом, сохраняющийся семязачаток занимает пространство, предназначенное для двух развивающихся семязачатков, и располагается по центру в каждом гнезде завязи. Однако исходно он возникает сбоку на плаценте, которая в ходе развития разрастается (также удлиняется фуникулус), что приводит к смещению семязачатка, и он становится геми-ортотропным (рис. 3, 3; табл. III, 2).

К началу опыления лопасти рыльца обоих стилодиев объединяются в дистальной части в одну головчатую структуру. Поверхность рыльца сухая и покрыта папилловидными клетками (рис. 2, 5–8; табл. III, 5, 6), что было отмечено ранее для *A. ginnala* и других 5 видов *Acer* (Peck, Lersten, 1991b).

После оплодотворения на базе гинцея, главным образом 2-гнездной завязи, формируется дробный плод двукрылатка, каждая часть которого (мерикарпий) является односемянной (табл. I, 4, 5). Размеры крыла мерикарпиев могут сильно различаться (табл. I, 6). За счет одностороннего крыла части плода (однокрылатки) под действием ветра переносятся на значительное расстояние от материнского растения.

Как уже было отмечено, гинцей у представителей сем. Aceraceae изучен недостаточно. Обычно указывается, что он состоит из 2 сросшихся плодолистиков (Prozhina, 1953; Khushalani, 1963; Takhtajan, 1966, 2009; Peck, Lersten, 1991a). Есть указания на то, что гинцей является синкарпным (Takhtajan, 1966, 2009). При исследовании гинцея у *Acer saccharicum* Marsh. ssp. *nigrum* [Michx. f.] Desm. (Peck, Lersten, 1991) было выявлено, что бикарпеллярный гинцей имеет короткий столбик, заканчивающийся лопастями рыльца. Рыльца покрыты папилловидными клетками, как и у изученного нами *Acer ginnala*. Также в этой работе было установлено, что сначала завязь двугнездная только в нижней части. Верхняя часть завязи остается не разделенной на гнезда и открывается в короткий столбик.

Результаты исследования, проведенного нами, во многом совпадают с данными С. J. Peck и N. R. Lersten (1991a). Однако мы смогли уточнить характер изменений, происходящих во время развития гинцея. На ранних стадиях развития нижняя часть завязи является 2-гнездной и образована синасцидиатной и закрытой симпликатной зонами. Последняя очень похожа по строению на синасцидиатную зону, которая, в отличие от закрытой симпликатной зоны, лишена семязачатков. В средней части завязи имеется открытая симпликатная зона, в центре которой формируется щель. Верхняя часть завязи и стилодии образованы асимпликатной зоной. В ходе развития в средней, а затем и верхней частях завязи происходит постгенитальное срастание плодолистиков, которое становится совершенным в средней и несовершенным в верхней частях. В результате этого гинцей становится полностью синкарпным и характеризуется наличием трех типов септ: базальной в нижней, медианной в средней и апикальной в верхней частях. Столбик не образуется, стилодии до конца остаются свободными, кроме дистальной части, где они объединяются в головчатое рыльце.

Тип семязачатка у видов рода *Acer* обсуждается (Alimova, 1985). У многих из них его описывают как анатропный: *A. platanoides*, *A. campestre* L., *A. mono* Max., *A. pseudoplatanus*, *A. tataricum* L., *A. ginnala*, *A. semenovii* Rgl. et Herd., *A. negundo* (Yudin, 1957), *A. oblongum* L. (Khushalani, 1963) *A. saccharicum* (Peck, Lersten, 1991a). Однако у *A. platanoides* было показано, что семязачатки являются ортотропными, а не анатропными (Prozhina, 1953). Наши данные также не совпадают с результатами исследования, проведенного В. Г. Юдиным (Yudin, 1957). У *A. ginnala* семязачаток развивается не по анатропному типу. Сначала он похож на ортотропный, но в ходе развития происходит его смещение из латерального положения в центральное. С учетом удлинения фуникулуса и изгибания в области микропиле семязачаток у этого вида можно определить как геми-ортотропный. По-видимому, исходя из иллюстраций, приведенных в статье, семяза-

чаток у *A. saccharicum* (Peck, Lersten, 1991a) также является геми-ортотропным. В отличие от *A. ginnala* он располагается не в трансверсальной, а в сагиттальной плоскости, при этом хорошо видно, что семязачаток занимает боковое положение и является асимметричным. Он находится на разросшейся плаценте, которая принята авторами за наружный интегумент со стороны рафе. При таком положении в завязи семязачаток не может быть анатропным. Клетки эпидермы плаценты *A. saccharicum* сильно вытянуты в радиальном направлении, и, вероятно, как и у *A. ginnala*, функционируют в качестве плацентарного обтуратора.

Из других особенностей отметим время и характер развития крыла с дорсальной стороны каждого плодолостика. В.Г. Юдин (Yudin, 1957) отмечает, что это происходит после оплодотворения, а разделительный слой между мерикарпиями образуется с момента формирования семени. И односторонние крылья, и разделительный слой начинают выявляться с ранних стадий развития гинецея, что было отмечено нами уже с начала мегаспорогенеза в семязачатке. Другое несовпадение с результатами этого автора заключается в том, что, по его мнению, второй семязачаток в каждом гнезде завязи не развивается из-за отсутствия его опыления. Как было показано в нашем исследовании, у *A. ginnala* каждый второй семязачаток в гнезде начинает дегенерировать еще до опыления во время формирования зародышевого мешка. Это связано с тем, что одна из плацент начинает разрастаться и оба семязачатка в гнезде, перекрывая друг друга, не могут разместиться в его пространстве. Такая особенность развития семязачатков связана с тем, что число заложившихся семязачатков не всегда способно реализоваться. В завязи на разных стадиях наблюдается их абортирование, что приводит к снижению числа семян в плоде и появлению мало- и односемянных плодов. Примеры видов растений из разных семейств (Araliaceae, Alismataceae, Brassicaceae, Euphorbiaceae, Menispermaceae, Raonaceae, Rosaceae, Umbelliferae и др.) были приведены нами ранее в одной из обзорных статей (Shamrov, 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (БИН РАН) (сбор, обработка материала и описание результатов исследования) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А.И. Герцена) (обсуждение полученных результатов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alimova] Алимова Г.К. 1985. Семейство Aceraceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология растений. Т. 3. Л. С. 183–185.
- [Aksyonova] Аксенова Н.А. 1975. Клены. М. 96 с.
- [Gerasimov] Герасимов С. 2004. Оружие пролетариата. — В мире растений. 4: 10–12.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2010. Антэкология. Пермь. 116 с.
- Hall B.A. 1951. The floral anatomy of the genus *Acer*. — Amer. J. Bot. 38 (10): 793–799.
- Khushalani I. 1963. Floral morphology and embryology of *Acer oblongum*. — Phytion. 10 (3–4): 275–284.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- Peck C.J., Lersten N.R. 1991a. Gynoecial ontogeny and morphology, and pollen tube pathway in black maple, *Acer saccharum* ssp. *nigrum* (Aceraceae). — Amer. J. Bot. 78 (2): 247–259.
- Peck C.J., Lersten N.R. 1991b. Papillate stigmas in *Acer* (Aceraceae). — Bull. Torrey Bot. Club. 118 (1): 20–23.
- [Prozhina] Прозина М.Н. 1953. Эмбриологическое исследование клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в связи с плохим плодоношением в условиях Калмыкии. — Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. биологии. 58 (2): 66–75.
- [Pshennikova] Пшеничкова Л. М. 2000. Анатомическое строение околоплодника семян семи видов кленов. — В кн.: Растения в природе и культуре. Владивосток. С. 182–184.

- [Shamrov] Шамров И.И. 2013. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. — Бот. журн. 98 (5): 568–595.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений — Бот. журн. 102 (2): 129–146. <https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>
- [Shamrov] Шамров И.И. 2018. Особенности морфогенеза, разнообразие и возможные преобразования семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 103 (2): 163–186. <https://doi.org/>
- [Yudin] Юдин В.Г. 1957. Анатомо-морфологические особенности развития плодов некоторых видов клена. — Бот. журн. 42 (2): 260–272.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Л. 611 с.
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>

GYNOECIUM FORMATION IN *ACER GINNALA* (ACERACEAE)

I. I. Shamrov^{a,b,#}

^a Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

[#] e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

The bicarpellate gynoecium of *Acer ginnala* (Aceraceae) changes during its development, and at the earliest stages demonstrates the features of the 2-locular syncarpy only in the lower part of the ovary: the synacidiate and closed symplicate zones. In the middle part of the ovary, there is a divergence between adjacent margins of the carpels, and a glottis is formed in the center of the symplicate zone. The upper part of the ovary is represented by an asym-plicate zone of different structure. It is formed by plicate regions, in which the ventral margins of each carpel are closed together (the upper part of the ovary) or remain open (most of the stylodia). Subsequently, a postgenital fusion occurs and the gynoecium becomes syncarpous throughout the entire ovary, while a closed symplicate zone forms in the middle and upper parts of the ovary: in the middle part it is characterized by perfect fusion, whereas in the upper part only the ventral margins in each carpel are closed, in the center there is a glottis, and between the united carpels there are still signs of imperfect joining.

The placentation is sutural. In each locule of the symplicate zone, there are 2 ovules, developing first as orthotropous and located with displacement. As early as before fertilization, one of them begins to degenerate, while the remaining ovule continues development on a more massive placenta. A fertile ovule which was laterally laid on the placenta, is gradually turned out in the center. Due to elongation of the funiculus, it begins to bend in the micropyle region, showing signs of asymmetry on the side of the bend, as a result the ovule becomes hemi-orthotropous. The vascular system of the gynoecium is central-axial and formed by the ventral and dorsal bundles, which are connected along the entire wall of the ovary.

At the early stages, the formation of a one-sided wing begins in the ovary from the dorsal side of each carpel. On the boundary of the joint of two carpels, two hollows are formed on the site of the future division of the separate fruit. After fertilization, the two-winged fruit is formed, divided into 2 single-seeded mericarps.

Key words: gynoecium, ovule, one-sided wing, separate fruit, Aceraceae, *Acer ginnala*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research project “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration N AAAA-A18-118031690084-9 – collecting of materials and description of study results), and “Study and conserva-

tion of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, N 34.29.01 – discussion of obtained results).

REFERENCES

- Alimova G.K. 1985. Aceraceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Vol. 3. Leningrad. P. 183–185 (In Russ.).
- Aksyzenova N.A. 1975. Maples. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Gerasimov S. 2004. Oruzhie proletariat [Weapon of proletariat]. – V mire rastenii. 4: 10–12 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2010. Anthecology. Perm. 116 p. (In Russ.).
- Hall B.A. 1951. The floral anatomy of the genus *Acer*. – Amer. J. Bot. 38 (10): 793–799.
- Khushalani I. 1963. Floral morphology and embryology of *Acer oblongum*. – Phyt. 10 (3–4): 275–284.
- Pausheva Z.P. 1974. Workshop on cytology of plants. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Peck C.J., Lersten N.R. 1991a. Gynoecial ontogeny and morphology, and pollen tube pathway in black maple, *Acer saccharum* ssp. *nigrum* (Aceraceae). – Amer. J. Bot. 78(2): 247–259.
- Peck C.J., Lersten N.R. 1991b. Papillate stigmas in *Acer* (Aceraceae). – Bull. Torrey Bot. Club. 118 (1): 20–23.
- Prozhina M.N. 1953. Embriologicheskoe issledovanie klyena ostrolistno (*Acer platanoides* L.) v svyazhi s plochim plodonosheniem v Kalmykii [Embryological investigation of *Acer platanoides* L. in connection with bad fruitage in Kalmyky conditions]. – Bul. Mosk. Obshch. Ispyt. Prir. Otd. Biol. 58 (2): 66–75 (In Russ.).
- Pshennikova L.M. 2000. Anatomicheskoe stroenie okoloplodnika semyan semi vidov klyena [Anatomical structure of seed pericarp in seven species of maple]. – In: Rasteniya v prirode i kulture. Vladivostok. P. 182–184 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2013. Revisited: gynoecium types in angiosperm plants – Bot. Zhurn. 98 (5): 568–595 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2015. Embryology and plant reproduction. St. Petersburg. 200 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants – Bot. Zhurn. 102 (2): 129–146 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>.
- Shamrov I.I. 2018. Peculiarities of morphogenesis, diversity and possible transformations of ovules in flowering plants. – Bot. Zhurn. 103 (2): 163–186. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>.
- Yudin B.G. 1957. Anatomical-morphological peculiarities of fruit development in some species of maple. – Bot. Zhurn. 42 (2): 260–272 (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1966. System and phylogeny of flowering plants. Leningrad. 611 p. (In Russ.).
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>.