

УДК 581.465

МОРФОГЕНЕЗ ЦВЕТКА У РАЗДЕЛЬНОЛЕПЕСТНЫХ И СПАЙНОЛЕПЕСТНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ERICACEAE s.l. (ERICALES)

Н.А. Вислобоков

(кафедра высших растений; e-mail: number22@yandex.ru)

Раздельнолепестность *Rhododendron tomentosum* является результатом вторичной редукции. Наши данные подтверждают сведения Р. Leins [1] о том, что рудиментарная трубка венчика возникает на ранних стадиях морфогенеза. У *Empetrum* подобные рудименты нами не обнаружены. Раздельнолепестность *Empetrum* может быть как первичным состоянием, так и результатом глубокой перестройки общего плана строения цветка. Близкие представители базальных астерид имеют спайнолепестность разных типов конгенитального срастания. У *Phyllodoce caerulea* тип позднего срастания, у *Loiseleuria procumbens* — раннего, в то время как тип спайнолепестности маркирует крупные клады высших астерид.

Ключевые слова: *Ericaceae*, раздельнолепестность, ранняя спайнолепестность.

Для подавляющего большинства двудольных растений характерны цветки с двойным околоцветником. Одна из ключевых особенностей двудольных растений из группы астерид — наличие спайнолепестного венчика. Поскольку среди астерид есть раздельнолепестные формы, не образующие компактной таксономической группы, эволюция данного признака изобилует гомоплазиями, которые могут быть результатом как параллелизмов, так и реверсий. В этом отношении интересно семейство *Ericaceae* (вересковые). Для вересковых в целом характерна спайнолепестность, однако она наблюдается не у всех представителей. Так, например, у представителей трибы *Empetreae* венчик раздельнолепестный, а у представителя трибы *Rhododreae* *Ledum palustre* L. венчик в раскрытом цветке выглядит раздельнолепестным. Этот вид близок к видам рода *Rhododendron* (которые имеют развитую трубку венчика) и в современной литературе рассматривается как *Rhododendron tomentosum* (Stokes) Harmaja [1]. Изучение морфогенеза цветка этого растения на сериях анатомических срезов выявило наличие на ранних стадиях развития короткой трубки венчика, что говорит о вторичной раздельнолепестности [2].

Спайнолепестность большинства астерид, в том числе вересковых, носит конгенитальный характер, т.е. в процессе морфогенеза не наблюдается срастание изначально свободных краев лепестков. Трубка венчика сразу закладывается как единая структура. Неполное конгенитальное срастание можно разделить на позднее и раннее. В первом случае сначала развиваются свободные части структур, а позднее сросшаяся часть. Во втором случае сразу происходит заложение единой структуры, из которой позднее развиваются свободные части [3]. В пределах

астерид тип конгенитального срастания маркирует (с рядом исключений) две крупные клады высших астерид, включающие в себя группы порядков [4]. Порядок *Ericales* принадлежит к так называемым базальным астеридам. В опубликованных ранее описаниях морфогенеза цветка представителей *Ericaceae* вопрос о типе спайнолепестности детально не обсуждается [2, 5].

Объекты и методы исследования

Мы изучили морфогенез цветка у двух раздельнолепестных (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup и *Rh. tomentosum*) и двух спайнолепестных (*Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. и *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab.) вересковых, относящихся к единой по молекулярно-филогенетическим данным группе — подсемейству *Ericoideae* [6]. Околоцветник и андроцей тримерные у *E. hermaphroditum* и пентамерные у остальных изученных видов. У *E. hermaphroditum* и *L. procumbens* один круг андрогенеза, а у *P. caerulea* и *Rh. tomentosum* — два. Гинецей состоит из 6—9 плодolistиков у *E. hermaphroditum*, из 5 плодolistиков у *Rh. tomentosum* и *P. caerulea* и из 2—3 плодolistиков у *L. procumbens*. Весь собранный материал был зафиксирован в 70%-м этаноле. Материал препарировали с помощью пинцетов и препаровальных игл под бинокулярным микроскопом МБС-10. Отпрепарированный материал переводили в 100%-й ацетон, выдерживая в 80%-м этаноле, затем в 96%-м этаноле, в смеси этанол(96%)-ацетон(100%) в пропорции 1:1 и 2 раза в чистом ацетоне (все стадии по 30—60 мин). Затем объекты высушивали в критической точке при помощи прибора НІТАСНІ НСР-2 с использованием жидкого углекислого газа. Высушенные образцы монтировали на металлические

столики с помощью двусторонней клейкой пленки или лака, напыляли платиной и палладием в напылителе Giko IB-3 Ion Coater и изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа CamScan S-2. Полученные изображения сохраняли в электронном виде.

Результаты и обсуждение

Чашечка *Rh. tomentosum* закладывается в виде меристематического кольца, на котором различимы вершины пяти чашелистиков. У *P. caerulea* и *L. procumbens* чашелистики закладываются отдельными примордиями в спиральном порядке. У *E. hermaphroditum* чашелистики закладываются также отдельными примордиями, но одновременно.

На ранних стадиях развития гинецея у *Rh. tomentosum* и *P. caerulea* между лепестками появляются перемычки. У *P. caerulea* они дают начало трубке венчика, наблюдаемой в дефинитивном цветке, а у *Rh. tomentosum* не получают дальнейшего развития. Венчик у *L. procumbens* закладывается сразу в виде меристематического кольца, на котором становятся различимы вершины пяти лепестков. Таким образом трубка венчика у *L. procumbens* развивается по типу раннего конгенитального срастания, тогда как у *Rh. tomentosum* и *P. caerulea* по типу позднего конгенитального срастания.

Наши наблюдения подтверждают данные [2] о наличии у *Rh. tomentosum* рудимента трубки венчика, что говорит в пользу утраты спайнолепестности в этой линии эволюции. У *E. hermaphroditum* какие-

либо следы трубки венчика отсутствуют на всех стадиях морфогенеза. Не исключено, что раздельнолепестность носит здесь первичный характер. Однако возможно, что у предков *E. hermaphroditum* имела место утрата всех следов спайнолепестности в связи с глубокой перестройкой общего плана строения цветка.

Выводы

Раздельнолепестность *Rhododendron tomentosum* есть результат вторичной утраты трубки венчика. Раздельнолепестность *Empetrum* может быть как первичным состоянием, так и результатом глубоких вторичных изменений общего плана строения цветка.

Для близких представителей базальных астерид из семейства Ericaceae (*Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce caerulea*) свойственны различные типы спайнолепестности, наличие которых маркирует крупные клады высших астерид. Варьирование типа спайнолепестности, вероятно, представляет собой архаичную особенность.

Автор выражает благодарность Д.Д. Соколову за помощь и руководство работой.

* * *

Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ (проект № МД-2644.2009.4), Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 09-04-01155) и ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Harmaja H. New names and nomenclatural combinations in *Rhododendron* (Ericaceae) // Ann. Bot. Fennici. 1990. Vol. 27. N 2. P. 203—204.
2. Leins P. Entwicklungsgeschichtliche Studien an Ericales-Blüten // Bot. Jahrb. Syst. 1964. Bd. 83. S. 57—88.
3. Соколов Д.Д., Ремизова М.В., Тимонин А.К., Осольский А.А. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Мат-лы междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23—27 января 2006 г.). Казань, 2006. С. 99—101.
4. Leins P., Erbar C. Floral developmental studies: some old and new questions // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. N 6. P. S3—S12.
5. Седова Е.А., Василевская Н.В. Поливариантность онтогенетических процессов *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. (Ericaceae Juss.) в горных тундрах Субарктики // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 2003. № 2. С. 44—49.
6. Kron K.A., Judd W.S., Stevens P.F., Crayn D.M., Anderson A.A., Gadek P.A., Quinn C.J., Luteyn J.L. Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence // Bot. Rev. 2002. Vol. 68. N 3. P. 335—423.

Поступила в редакцию
24.05.10

FLORAL MORPHOGENESIS OF CHORIPETALOUS AND SYMPETALOUS MEMBERS OF ERICACEAE s.l. (ERICALES)

N.A. Vislobokov

Choripetaly of *Rhododendron tomentosum* is the result of secondary reduction. Our data support earlier observations of P. Leins [1] that a rudimentary corolla tube occurs during early stages of floral development. Choripetaly of *Empetrum* may be a plesiomorphic condition, because any vestiges of corolla tube were not detected throughout all stages of flower development. However,

a complete loss of corolla tube cannot be excluded. The type of congenital petal fusion varies within a group of closely related taxa of Ericaceae: *Phyllodoce caerulea* has late sympetaly while *Loiseleuria procumbens* has early sympetaly. In contrast, in euasterids, the type of sympetaly appears to characterize taxa of higher rank.

Key words: *Ericaceae*, *choripetaly*, *early sympetaly*.

Сведения об авторе

Вислобоков Николай Александрович — студент кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел: (905)797-28-30; e-mail: number22@yandex.ru