

## Структурные и морфогенетические особенности плодов *Erythronium* L. (Liliaceae)

### Structural and morphogenetic features of *Erythronium* L. (Liliaceae) fruits

Иовлев П. С.<sup>1</sup>, Бобров А. В.<sup>2</sup>, Тимченко А. С.<sup>1</sup>

Iovlev P. S.<sup>1</sup>, Bobrov A. V. F. Ch.<sup>2</sup>, Timchenko A. S.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mails: iovlev.petr@gmail.com, ant.timchenko@yandex.ru  
<sup>1</sup> Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Science, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: avfch\_bobrov@mail.ru  
<sup>2</sup> M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**Реферат.** Плоды представителей Liliaceae – Lilioideae – локулицидные коробочки с большим количеством семян, распространяющихся обычно ветром. Семена *Gagea* и *Erythronium* характеризуются большей степенью развития эндосперма по сравнению с остальными Lilioideae, а также наличием на семенах элайосом, запасящих жиры и указывающих на мирмекохорию. Для выявления структурных особенностей плодов мирмекохорных Lilioideae и определения морфогенетических паттернов плодов было изучено анатомическое строение стенки завязи и перикарпия видов *Erythronium* методом световой микроскопии. Было выявлено большое количество полостей в перикарпии *Erythronium*. Морфогенетическая обусловленность наличия этих полостей – экономия ресурсов для развития перикарпия из-за формирования у семян, запасящих жиры элайосом, что более энерго- и ресурсозатратно по сравнению с продуцированием анемохорных семян.

**Ключевые слова.** Анатомия плодов, механизм вскрывания, морфогенез плодов, развитие плодов, структура перикарпия.

**Summary.** The Lilioideae fruits are loculicidal capsules, with a large number of seeds, which are in most cases anemochorous. *Gagea* and *Erythronium* are characterized by a greater degree of endosperm development compared to the rest of the Lilioideae and indicating myrmecochoria elaiosomes on the seeds. To identify the structural features of the fruits of myrmecochore Lilioideae and to determine the morphogenetic patterns of the their fruits development, anatomical structure of the ovary wall and the pericarp of *Erythronium* species were studied with light microscopy method. A large number of cavities in the pericarp of the *Erythronium* species have been identified. The morphogenetic pattern of the presence of these cavities is the saving of resources for the development of pericarp due to the formation of elaiosomes in seeds, which is more energy- and resource-intensive compared to the production of anemochorous seeds.

**Key words.** Fruit anatomy, fruit development, fruit morphogenesis, mechanism of dehiscence, pericarp structure.

Семейство Liliaceae Juss. занимает терминальное положение в порядке Liliales Perleb sensu APG IV и состоит из 4 подсемейств: *Tricirtidoideae* Thorne et Reveal (базальное), *Calochortoideae* Dumort., *Medeoloideae* Benth. и *Lilioideae* Eaton (терминальное); типовое подсемейство включает 7 родов, распределяемых по двум трибам: *Tulipeae* Duby (*Gagea* Salisb., *Tulipa* L., *Erythronium* L., *Amana* Honda) и *Lilieae* Ritgen (*Notholirion* Wall. ex Boiss., *Cardiocrinum* (Endl.) Lindl., *Lilium* Tourn. ex L., *Fritillaria* Tourn. ex L.) (Lu et al., 2021). Представители Lilioideae – луковичные многолетники с тримерными цветками, тримерным ценокарпным гинецеем. Плоды Lilioideae – локулицидные коробочки, с большим количеством семян, распространяющихся в большинстве случаев ветром. Семена *Gagea* и *Erythronium* характеризуются большей степенью развития эндосперма по сравнению с остальными Lilioideae, а также наличием на семенах элайосом, запасящих жиры и указывающих на мирмекохорию (Tamura, 1998). Для выявления структурных особенностей плодов *Erythronium* (одного из двух мирмекохорных родов Lilioideae) и определения морфогенетических паттернов были изучены анатомическое строение стенки завязи и перикарпия видов *Erythronium*.

Завязи и плоды *Erythronium caucasicum* Woronow и *E. revolutum* Sm. были собраны в Ботаническом саду Дворца пионеров и зафиксированы в 70%-м этаноле. Препараты изготавливались на салязочном микротоме МС-2 с замораживающим столиком ОМТ-2802Е. Толщина срезов – 20–40 мкм.

Окраска препаратов производилась сафранином и альциановым синим (Прозина, 1960). Исследование препаратов производилось на световом микроскопе Olympus CX 41.

Гинецей у *Erythronium* фрагмокарпный, ложно-трехгнездный (редко – ложно-четырёхгнездный). Проводящие пучки сосредоточены на периферии завязи. Дорзальные пучки расположены напротив центра каждой ложной локулы. Вентральные пучки располагаются в основании ложных септ. В центре завязи в каждой ложной септе расположена пара плацентарных пучков. Ложные септы имеют различную степень срастания на разной высоте завязи. В проксимальной части септы срастаются и границы срастания неразличимы. В средней части септы хорошо выражены границы их срастания. В дистальной части септы лишь соприкасаются внутренними эпидермами.

Стенка завязи *E. caucasicum* состоит из 14–18 слоев клеток. Внешняя эпидерма состоит из округлых или продолговатых клеток с утолщенными стенками. Мезофилл сложен 12–16 слоями клеток. Наружный субдермальный слой образован удлинёнными в тангентальном направлении клетками. В зоне дорзального пучка наружный субдермальный слой не выражен (клетки наружной эпидермы могут быть отделены межклетниками между от клеток мезофилла). Мезофилл состоит из 10–14 слоев округлых или продолговатых на поперечном срезе клеток с межклетниками, сопоставимыми или превосходящими размер клеток. В мезофилле отмечено радиальное деление клеток. В зоне дорзального пучка размер клеток меньше по сравнению с остальными участками мезофилла. Внутренний субдермальный слой состоит из почти прямоугольных клеток. Внутренняя эпидерма сложена тангентально вытянутыми клетками с утолщенными, но не одревесневшими, стенками. В центре завязи, в месте прикрепления семязачатков, на поверхности ложных септ присутствует стигматоидная ткань, представленная клетками внутренней эпидермы, вытянутыми перпендикулярно поверхности септ.

Плод *Erythronium* – ложно-трехгнездная локулицидная коробочка (редко развивается 2 или 4 ложных гнезда). Перикарпий *E. caucasicum* состоит из 14–18 слоев клеток. Экзокарпий сложен эллипсоидальными или округлыми на поперечном срезе клетками с немного утолщенными, но не одревесневшими, стенками. Мезокарпий состоит из 12–16 слоев клеток неправильной формы с порами в стенках. В мезокарпии сосредоточено большое количество межклетников. Субдермальные слои на стадии почти зрелого плода практически не выражены. Эндокарпий состоит из прямоугольных клеток со слегка утолщенными, но не лигнифицированными, стенками и большим количеством пор. На стадии зрелого плода происходит утолщение стенок клеток экзокарпия и появление в их стенках пор; лигнификация стенок при этом не происходит.

Плоды *E. revolutum* отличаются от таковых у *E. caucasicum* наличием непрерывных зон лигнификации в эндокарпии, в срединных частях ложных септ, а также – механической обкладки пучков и склеренхимных тяжей в центре плода в месте срастания септ.

#### **Особенности строения гинецея и плодов *Erythronium*.**

Для гинецея *Erythronium* характерно: 1. Расположение крупных пучков на периферии гинецея (в основании септ на поперечном срезе), что соотносится с расположением вентральных пучков у базальных Liliaceae (*Medeola*, *Scoliopus*, *Tricyrtis*: Berg, 1962; Sterling, 1978). Эти пучки часто являются одиночными, но иногда парные. В центре гинецея, в каждой септе, у места прикрепления семязачатков располагаются пары пучков меньшего размера, аналогично плацентарным пучкам *Medeola*, *Scoliopus*, *Tricyrtis*. 2. Разная степень срастания септ на разной высоте завязи (уменьшающаяся от проксимальной к дистальной части). Подобная закономерность выявлена в гинецее *Medeola*, являющимся паракарпным, но имеющим ложные локулы в базальной части, образованные сросшимися ложными септами (Berg, 1962). 3. Наличие стигматоидной ткани в центре гинецея, аналогично таковой в гинецее *Medeola* и *Scoliopus* (Berg, 1962). Исходя из вышеизложенного, мы рассматриваем тип гинецея *Erythronium* как фрагмокарпный (Бобров и др., 2009).

Увеличение размера плода *Erythronium* происходит благодаря увеличению размеров клеток и их радиальным делениям. Нами установлено, что количество слоев клеток в процессе развития перикарпия остается неизменным со стадии завязи.

Функциональная роль полостей в перикарпии *Erythronium*, образованных межклетниками, остается неясной. Подобная анатомическая организация перикарпия обеспечивает меньшие, по сравнению с тканями без межклетников, энергетические затраты на развитие плода. В отличие от анемохорных семян большинства *Lilioideae*, имеющих небольшие размеры, уплощенную форму, менее развитый эндосперм, баро- и мирмекохорные семена *Erythronium* сферические или продолговатые, мясистые, с

хорошо развитым эндоспермом, имеют элайосому (Tamura, 1998). Наличие запасющей жиры элайосомы может обуславливать бóльшие, по сравнению с остальными *Lilioideae*, затраты веществ и энергии на формирования семян, что в процессе морфогенеза могло привести к экономии ресурсов при формировании ткани перикарпия и, как следствие – образованию большого количества межклетников.

Коробочки *E. revolutum* имеют развитый «механический каркас» из лигнифицированных зон перикарпия. Роль «механического каркаса» плода *E. caucasicum* выполняют фибриллярно утолщенные пористые стенки клеток эндокарпия. По классификации А. В. Боброва и М. С. Романова (Bobrov, Romanov, 2019) коробочки *Erythronium* относятся к *Lilium*-типу, с развитой механической тканью в эндокарпии. При этом эндокарпий у *E. caucasicum* представлен клетками с утолщенными, но не одревесневшими клетками, а у *E. revolutum* – с полностью одревесневшими.

#### **Вскрытие коробочек *Erythronium***

Механизм вскрытия формируется благодаря прекращению роста клеток перикарпия у дорзального пучка и, как следствие – отсутствию утолщения перикарпия в процессе развития в зоне дорзального пучка. Подобная структура механизма вскрытия характерна и для коробочек мирмекохорного рода *Gagea* (Иовлев и др. 2022).

#### **Выводы**

1. Гинецей *Erythronium* фрагмокарпный, с ложными септами, являющимися производными плацент (как минимум, в бóльшей своей части).

2. Рост плода *Erythronium* происходит благодаря увеличению размеров клеток и их радиальным делениям, в то время как количество слоев клеток перикарпия остается неизменным со стадии опыленной завязи.

3. Морфогенетическая обусловленность наличия межклетников в перикарпии *Erythronium* – экономия ресурсов на формировании перикарпия из-за перехода к мирмекохории, развития эндосперма и формирования элайосом у семян, что более энерго- и ресурсозатратно по сравнению с продуцированием анемохорных семян.

4. По классификации А. В. Боброва и М. С. Романова (Bobrov, Romanov, 2019) коробочки *Erythronium* относятся к *Lilium*-типу.

Механизм вскрытия плодов *Erythronium* сформирован благодаря истончению перикарпия в зоне дорзального пучка, аналогично с коробочками мирмекохорного рода *Gagea*.

**Благодарности.** Исследование выполнено в рамках ГЗ Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН № 122042700002–6 на УНУ «Фондовая оранжерея», ГЗ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

#### **ЛИТЕРАТУРА**

- Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С.** Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: URSS, 2009. – 398 с.
- Иовлев П. С., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Тимченко А. С.** Строение гинецея и плода видов *Gagea* Salisb. (Liliaceae) // Биоморфология растений: традиции и современность: Матер. междунар. науч. конф. (19–21 октября 2022, г. Киров). – Киров, 2022. – С. 336–342.
- Прозина М. Н.** Ботаническая микротехника: Учебное пособие. – М.: Высшая школа, 1960. – 207 с.
- APG IV.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. – Vol. 181, № 1. – P. 1–20. DOI: 10.1111/boj.12385
- Berg R. Y.** Contribution to the comparative embryology of the Liliaceae: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris* and *Medeola*. – Oslo: Naturvidenskabelig, 1962. – 64 p.
- Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S.** Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters, 2019. – Vol. 166, № 3. – P. 366–399. DOI: 10.1080/23818107.2019.1663448
- Lu R. S., Yang T., Chen Y., Wang S. Y., Cai M. Q., Cameron K. M., Li P., Fu C. X.** Comparative plastome genomics and phylogenetic analyses of Liliaceae // Botanical Journal of the Linnean Society, 2021. – Vol. 196, № 3. – P. 279–293. DOI: 10.1093/botlinnean/boaa109
- Sterling C.** Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Hewardieae, Petrosavieae, and Tricyrteae // Botanical Journal of the Linnean Society, 1978. – Vol. 74, № 4. – P. 95–106. DOI: 10.1111/J.1095-8339.1977.TB01186.X
- Tamura M. N.** Liliaceae // The families and genera of vascular plants. Vol. 3. *Liliana*e (except Orchidaceae). Monocotyledons / Ed. Kubitzki K. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 343–353.