



АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ПРИЦВЕТНИКОВ И ПРИЦВЕТНИЧКОВ В ПОРЯДКЕ BRASSICALES

ВИКТОРИЯ Е. ХАРЧЕНКО * и ЕКАТЕРИНА С. БЕРЕЗЕНКО

Аннотация. Результаты сопоставлений анатомии и морфологии листьев, прицветников и прицветничков у представителей порядка Brassicales свидетельствуют о сходстве прицветников и листьев, а так же сходстве прицветничков и прилистников. Это свидетельствует в пользу гомологичности листьев с прицветникам, а прилистников – с прицветничкам.

Ключевые слова: Brassicales, соцветие, прицветник, прицветничек

Луганский национальный аграрный университет, Городок ЛНАУ, Луганск, 91008, Украина; * viktoriakharchenko@rambler.ru

Введение

На современном этапе развития биологии морфология растений приобрела новую актуальность, в связи с тем, что описывает фенотип растения, представляющий интерес для специалистов в области молекулярной биологии и генетики развития (КАРЛАН 2001). В связи с этим, при морфологическом анализе расположения цветков правильность определения состава флоральных единиц имеет принципиальное значение.

По мнению ВЕНТМАН & НОКЕР (1918), при переходе к цветению на побеге происходит субституция листьев прицветниками. Поэтому, если у листьев были прилистники, то при переходе к цветению они чаще всего наблюдаются и у прицветников. Ранее нами было показано, что прицветники гомологичны листьям, а прицветнички – прилистникам, а их формирование подчиняется различным математическим закономерностям (Харченко и др. 2011). При переходе к цветению листовая пластинка и (или) прилистники могут изменяться согласованно либо независимо. Возможно, это связано с тем, что формирование прицветников и прицветничков обусловлено действием разных генов. В частности, согласно литературным данным, у *Arabidopsis thaliana* (L.) Нунн прицветники формируются под действием гена ВРАКТЕА, а прицветнички – гена PUSH1 (Ежова 2001; Пенин 2003; Пенин и др. 2007; BERTONI 2009; KARIM *et al.* 2009).

К порядку Brassicales принадлежат семейства Сapparaceae, Cleomaceae, Resedaceae и Brassicaceae (CHASE & REVEAL 2009). Расположение цветков в семействе Сapparaceae А.Л. Тахтаджян характеризует как кисти с брактеей без

брактеолей (Тахтаджян 1966). Во «Флоре СССР», в обработке семейства Сapparaceae указывается, что у *Capparis spinosa* L. образуются единичные цветки в пазухах листьев, которые имеют шиповидные прилистники. Для семейства Cleomaceae указано, что расположение цветков у *Cleome spinosa* Jacq. характеризуется как кисть с цветками в пазухах прицветников (Котов 1934). В обработке семейства Resedaceae, указано, что у представителей данного семейства формируются кистевидные или колосовидные соцветия, у которых цветки имеют один прицветничек. А в обработке Resedaceae – что лист у основания цветков характеризует как прицветник (Комаров 1939). Тахтаджян А.Л. обращает внимание на формирование у растений *Reseda lutea* L. желёзковидных прилистников и указывает на формирование брактеей и брактеолей, которые могут редуцироваться (Тахтаджян 1966). Таким образом, у растений порядка Brassicales отмечается формирование как прицветников, так и прицветничков. Наши исследования были направлены на установление генезиса листьев в составе флоральной единицы у представителей порядка Brassicales на основании морфологических, анатомических и филогенетических сопоставлений.

Материалы и методы исследований

Изучение морфологии и анатомии прицветников и прицветничков в порядке Brassicales проводилось на представителях семейств Brassicaceae (*Matthiola longipetala* (Vent.) DC., *Lobularia maritima* L., *Lunaria annua* L., *Hesperis sibirica* L.); Resedaceae (*Reseda lutea*), Cleomaceae (*Cleome spinosa*); Сapparaceae (*Capparis spinosa*).

Для гомологизации листьев на побегах растений, принадлежащих к порядку Brassicales, использовались критерии А. РЕМАНЕ (1951). Кроме того, проводили филогенетические сопоставления близкородственных таксонов (ЗИММЕРМАНН 1931).

Постоянные микропрепараты для анатомического изучения морфогенеза соцветия были изготовлены по общепринятой методике (ПАУШЕВА 1980). Верхушки растений фиксировали в растворе Карнуа. Полученные срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха.

Результаты и их обсуждение

У *Capparis spinosa* у основания листьев формируются шиповидные прилистники, а после перехода к цветению у основания прицветников располагаются шиповидные прицветнички. Анатомия и морфология листьев и прицветников у *Capparis spinosa* сходная, они имеют хорошо дифференцированные ткани и чётко выраженные проводящие пучки. Прилистники и прицветнички *Capparis spinosa* так же имеют сходную морфологию и анатомию и состоят из клеток эпидермальной ткани.

У *Cleome spinosa* при переходе к цветению пальчатосложные листья замещаются простыми листовидными прицветниками, однако их анатомия сходна (они имеют хорошо дифференцированные ткани, а проводящие пучки чётко выражены). Прилистники и прицветнички *Cleome spinosa* так же имеют сходную морфологию и анатомию и состоят из клеток покровной ткани.

У *Reseda lutea* флоральные единицы находятся на верхушках побегов и состоят из множества цветков, собранных в кисти, цветки которых формируются в пазухах прицветников с прицветничками.

При переходе данного вида растения к цветению, перисторассечённые листья с чешуевидными прилистниками замещаются простыми прицветниками с чешуевидными прицветничками. Прицветники имеют значительно меньшие размеры, чем листья на побеге, и их линейные размеры сокращаются акропетально. Однако, анатомически листья и прицветники *R. lutea* сходны, так как они имеют хорошо дифференцированные ткани и чётко выраженные проводящие пучки. Прилистники и прицветнички *R. lutea* чешуевидные и

представлены эпидермальными клетками, но в связи с тем, что эти группы клеток имеют чёткую локализацию на побеге, они не могут быть охарактеризованы как диффузные эпидермальные выросты.

Анатомо-морфологическая характеристика прицветников и прицветничков у изученных представителей семейства Brassicaceae отличается в зависимости от принадлежности к трибам. В составе соцветий *Hesperis sibirica*, *Lunaria annua* и *Matthiola longipetala* имеются листовые образования, гомологичные прилистникам – прицветнички. Прицветнички у данных видов резко отличаются как по морфологии, так и по анатомическому строению от стеблевых листьев: линейные размеры уменьшаются в десятки раз, полностью отсутствует проводящая ткань, замещающаяся железистой паренхимой.

В соцветии растений *Lobularia maritima* часть цветков имеют прицветники, морфологически сходные со стеблевыми листьями этого растения. По морфологическим признакам, стеблевые листья *L. maritima* сходны с листьями в составе соцветий: сидячие, цельнокрайние, ланцетовидные. Линейные размеры у листьев расположенных на побеге, как за пределами соцветия, так и в его составе сокращаются в акропетальном направлении. Анатомическое строение стеблевых листьев и листьев в составе соцветий является сходным. Отличия существуют в уменьшении количества элементов проводящего пучка листа, находящегося в составе соцветия, вплоть до полного их замещения паренхимной тканью.

Таким образом, листья на побегах *L. maritima* в составе соцветия и за его пределами имеют сходную морфологию, и сокращаются в размерах в восходящем направлении, причём при переходе к цветению процессы редукции усиливаются. В этой связи прицветники *L. maritima* обладают сходной морфологией по строению и положению со стеблевыми листьями этого растения.

Выводы

На основании строения и положения прицветников у растений порядка Brassicales установлено, листья растений *Capparis herbacea* (Capparaceae) и *Cleome spinosa* (Cleomaceae) имеют колючковидные прилистники, а листья *Reseda lutea* (Resedaceae) – чешуевидные, прицветнички

и прилистники, сходные по морфологии и анатомическому строению.

У представителей семейства Brassicaceae, а именно *Lobularia maritima*, прицветники гомологичны листовой пластинке стеблевых листьев, предшествующих соцветию, а прицветнички *Matthiola longipetala*, *Lunaria annua*, *Hesperis sibirica* сходны по морфологии и анатомическому строению (а, следовательно, гомологичны) прилистникам. Таким образом, у представителей семейства Brassicaceae в составе соцветий могут формироваться прицветники, гомологичные листовой пластинке стеблевого листа и прилистникам стеблевого листа. В связи с этим, предполагается, что предковые формы представителей семейства Brassicaceae имели прицветники и прилистники, которые в ходе эволюции редуцировались.

Цитируемые источники

- ЕЖОВА Т.А. и ПЕНИН А.А. 2001. Новый ген BRACTEA (BRA) – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., отвечающий за формирование открытого абрактеозного соцветия. *Генетика* 37 (7): 935–938.
- КОМАРОВ В.Л. (ред.) 1936–1939. Флора СССР, Т. 5-8. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград.
- КОТОВ М.И. 1934. Семейство Капустных (Cruciferae) Флоры УССР. Дис. д.б.н. Ин-т бот. им. Н.Г. Холодного, Киев.

- ПАУШЕВА З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. Колос, Москва.
- ПЕНИН А.А. 2003. Анализ генетического контроля и моделирование развития структуры соцветия у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Дис. канд. биол. наук. ИОГен РАН, Москва.
- ПЕНИН А.А., БУДАЕВ Р.А., ЕЖОВА Т.А. 2007. Взаимодействие гена BRACTEA с генами TERMINAL FLOWER1, LEAFY и APETALA1 при формировании соцветия и цветка у *Arabidopsis thaliana*. *Генетика* 43 (3): 370–376.
- ТАХТАДЖАН А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Наука, Ленинград.
- ХАРЧЕНКО В. Е., БЕРЕЗЕНКО Е.С., ЧЕРСКАЯ Н.А. 2011. Генезис прицветников у *Matthiola longipetala* (Vent.) DC. и *Lobularia maritima* (L.) Devs. (Brassicaceae). *Зб. наук. праць Луганського НАУ* 28: 69–77.
- BENTMAN G. & HOOKER J.D. 1918. The flowering plants and ferns. L. Reeve and Co. LTD, London.
- BERTONI G. 2009. PUCHI and Floral Meristem Identity. *The Plant Cell* 21 (5): 1327.
- CHASE M.W. & REVEAL J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 (2): 122–127.
- KARLAN D.R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *Am. J. Bot.* 88: 1711–1741.
- KARIM M.R., HIROTA A., KWIAKOWSKA D., TASAKA M., AIDA M. 2009. Role for *Arabidopsis* PUCHI in Floral Meristem Identity and Bract Suppression. *The Plant Cell* 21: 1360–1372.
- REMANE A. 1951. Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie. *Stud. Gener.* 4: 390–399.
- ZIMMERMANN W. 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Abderhalden E (ed.). *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. 9, Teil 3, 2. Hälfte, Heft 6*: 941–1053.

ANATOMY AND MORPHOLOGY OF BRACTS AND BRACTEOLES IN ORDER BRASSICALES

VIKTORIA E. KHARCHENKO * & EKATERINA S. BEREZENKO

Abstract. The results of comparisons of the anatomy and morphology of the leaves, bracts and bracteoles within representatives of the order Brassicales indicate similarity of bracts and leaves, as well as the similarity between bracteoles and stipules. This is evidence in favor of homologous leaf and bracts, and stipules and bracteoles.

Key words: Brassicales, inflorescence, bract, bracteole

Lugansk National Agrarian University, LNAU town, Lugansk, 91008, Ukraine; * viktoriaKharchenko@rambler.ru