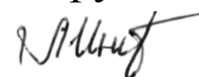


На правах рукописи



Локк Ингрид Эдвиновна

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАВЕРШЕНИЯ  
МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЯ У МОДЕЛЬНОГО  
ОБЪЕКТА *ARABIDOPSIS THALIANA* И У  
НЕМОДЕЛЬНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ  
ИЗ ПОРЯДКА ALISMATALES**

Специальность 03.02.01 – Ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва — 2015

Работа выполнена на биологическом факультете ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

**Научный руководитель:**

**Соколов Дмитрий Дмитриевич**  
доктор биологических наук

**Официальные оппоненты:**

**Нотов Александр Александрович**  
доктор биологических наук, доцент,  
профессор на каф. ботаники  
ФГБОУ ВО  
«Тверской государственной университет»

**Александр Андреевич Бобров**  
кандидат биологических наук,  
и.о. зав. лаб. систематики и географии  
водных растений  
ФГБУН  
«Институт биологии внутренних вод  
имени И.Д. Папанина Российской академии наук»

**Ведущая организация:**

ФГБОУ ВПО  
«Российский государственный педагогический  
университет им. А.И. Герцена»

Защита состоится 11 декабря 2015 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, биологический факультет МГУ, ауд. М1.

Факс: 8(495)939-43-09

Интернет-сайт: [www.bio.msu.ru](http://www.bio.msu.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова и на сайте [www.bio.msu.ru](http://www.bio.msu.ru).

Автореферат разослан «\_\_» октября 2015 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



А.В. Щербаков

## Общая характеристика работы

**Актуальность исследования.** Наличие или отсутствие терминального цветка – один из важнейших признаков, на основе которых строятся классификации и описания соцветий (например, Troll, 1964; Тахтаджян, 1966; Weberling, 1983, 1989; Кузнецова, 1991; Tucker, Grimes, 1999; Endress, 2010). У модельных организмов экспериментальной ботаники *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Antirrhinum majus* L. в диком типе соцветия открытые, однако у мутантов по некоторым регуляторным генам на верхушке соцветия развивается цветкоподобная структура, которая отличается по структуре от боковых цветков, характеризуется высокой изменчивостью и не имеет общепринятой морфологической интерпретации (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Alvarez et al., 1992; Bradley et al., 1996; Larsson et al., 1998; Пенин и др., 2005). Во многом это связано с недостаточной изученностью цветков и соцветий таких мутантов методами классической ботаники. Высказано предположение о вероятной роли подобных мутаций в эволюционных преобразованиях соцветий от открытых к закрытым (например, Prusinkiewicz et al., 2007). С другой стороны, согласно наиболее широко распространенному мнению, исходным типом соцветия как для покрытосеменных в целом, так и для ряда крупных групп цветковых были одиночные терминальные цветки или закрытые соцветия (Weberling, 1965; Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1991). Редукция терминального цветка рассматривается как одно из ключевых преобразований в предложенных рядом авторов сценариях эволюции соцветий покрытосеменных растений (Sell, 1969; Maresquelle, 1970; Кузнецова, 1985).

Хотя традиционно эволюционный переход от закрытых к открытым соцветиям считают в основном необратимым процессом, для двух групп покрытосеменных: порядка Alismatales и семейства Hamamelidaceae (относимого сейчас к порядку Saxifragales) – ранее отмечали, что терминальный цветок развит у эволюционно продвинутых представителей, характеризующихся высокой специализацией к опылению водой или ветром (Endress, 1977; Мавродиев, Соколов, 1998; Sokoloff et al., 2006). В порядке Alismatales s.l. (включая Acoraceae, Шипунов, 2003; Тимонин и др., 2009; Petersen et al., 2015) у представителей семейств Acoraceae (Buzgo, Endress, 2000), Potamogetonaceae (Sokoloff et al., 2006), Tofieldiaceae (Ремизова, 2008), которые в норме имеют открытые соцветия, при изучении естественной изменчивости структуры соцветий в их природных популяциях были выявлены цветкоподобные структуры на верхушке соцветия. Они могут быть представлены полимерной структурой, либо структурой, аналогичной типичному или обедненному боковому цветку, но окруженной несколькими брактеей (Sokoloff et al., 2006; Ремизова, 2008). Иногда на верхушке соцветия находят трубчатые или нитчатые образования. Различные структуры, возникающие на верхушке соцветия, были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (Buzgo, Endress, 2000; Sokoloff et al., 2006), однако некоторые вопросы, связанные с их морфологической интерпретацией, остались нерешенными. Кроме того, в литературе до наших исследований отсутствовали какие-либо количественные данные о характере варьирования

структуры верхушки соцветия у этих объектов, особенностях ее морфогенеза и деталях васкулатуры терминальных структур, что послужило основанием для постановки части задач данной работы.

Мы провели сравнение спектров варьирования терминальных структур, возникающих у мутантов, у которых изменяется характер завершения оси соцветия, и растений, у которых варьирование структуры верхушки соцветия имеет место в природных популяциях и в эволюции группы привело к возникновению терминального цветка у представителей более продвинутых семейств. Характер генетической регуляции морфогенеза верхушки соцветия, основанный на анализе мутантов, лучше всего изучен у *A. thaliana*, что и определило наше обращение к этому модельному объекту. Из двух упомянутых ранее порядков покрытосеменных растений, где предполагались эволюционные переходы от открытых соцветий к закрытым, был выбран порядок Alismatales из-за наличия у его представителей определенного типа варьирования соцветий в природных популяциях и возможности сбора достаточного количества материала.

**Цели и задачи исследования.** Цель работы – изучение закономерностей завершения морфогенеза соцветия у мутантов *tfl1* и *tfl2* модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и в природных популяциях некоторых представителей порядка Alismatales, а также сравнение спектров варьирования, способов образования и морфологической природы структур, расположенных на верхушке соцветия. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

- изучить морфологию цветкоподобных и аномальных структур на верхушках соцветий у некоторых представителей порядка Alismatales (*Triglochin*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*) и у мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*;
- выявить частоты встречаемости терминальных структур в природных популяциях некоторых видов из порядка Alismatales;
- исследовать морфогенез верхушки соцветия у представителей родов *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*, *Groenlandia*, *Triglochin* и у растений дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*, изучить васкулатуру оси соцветия в связи с варьированием характера завершения морфогенеза соцветия;
- провести сравнение спектров варьирования дефинитивной структуры, характера морфогенеза и васкулатуры верхушки соцветия у различных объектов и дать возможные интерпретации морфологической природы выявленных терминальных образований в соцветиях.

**Научная новизна.** Впервые на единой методической основе проведено изучение характера варьирования дефинитивной терминальной структуры, васкулатуры и процессов морфогенеза, имеющих место в дистальной части соцветия мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* и растений ряда представителей порядка Alismatales – объектов, для которых установлен или предполагается переход от открытых к закрытым соцветиям. Важным аспектом работы стало последовательное рассмотрение характера расположения цветков в сопряжении с варьированием плана строения цветка. Впервые на основе комплексного изучения общей морфологии, васкулатуры и характера морфогенеза верхушек соцветия у 5 мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* *A. thaliana* протестирована

гипотеза о наличии у них терминального цветка. Показано, что все соцветия этих мутантов завершаются истинными цветками, хотя и отличными по плану строения от боковых цветков. Впервые установлено, что в ходе морфогенеза терминальных цветков у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana* отсутствует стадия закрытого бутона, а у боковых цветков этих мутантов ее образование происходит позже, чем у растений дикого типа экотипа *Columbia*. Впервые для изученных мутантов *A. thaliana* показано, что заложение первых органов терминального цветка происходит по спирали, продолжающей единую спираль расположения органов на оси соцветия. Впервые показаны различия в характере варьирования васкулатуры оси соцветия у мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* *A. thaliana*. На примере 4 видов впервые получены количественные данные о частоте встречаемости терминальных структур у растений природных популяций представителей порядка Alismatales. Для 6 видов *Potamogeton*, *Stuckenia pectinata* (L.) Börner и *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande наличие терминальных цветкоподобных структур были зафиксировано впервые. На примере видов рода *Potamogeton* впервые комплексно изучены морфогенез и анатомическое строение аномальных трубчатых и нитчатых структур в соцветиях Alismatales и предложена их морфологическая интерпретация как единственного листочка околоцветника сильно редуцированных стерильных цветков. Эта гипотеза согласуется с отсутствием трубчатых и нитчатых структур у видов *Ruppia*, не имеющих околоцветника. Показано принципиальное сходство характера морфогенеза тычинок в терминальных структурах и латеральных цветках *Potamogeton*, а в латеральных цветках – у тычинок в трансверзальном и медианном положении, что уточняет существовавшие представления о развитии андроцея у видов рода. Впервые обнаружены и детально описаны (морфология, морфогенез, анатомия) хорошо развитые брактей у *S. pectinata*, а также лопастная трубчатая структура на верхушке соцветия, образованная сросшимися брактейми. Впервые выявлены характерные особенности васкулатуры дистальной части оси соцветия в семействе Potamogetonaceae (изучено 10 видов). Выявлено два принципиально разных типа иннервации латеральных цветков у Potamogetonaceae, обоснована гипотеза о неоднократном возникновении одного из этих типов в связи с уменьшением числа цветков в соцветии и диаметра главной оси. Впервые задокументированы случаи разделения проводящих пучков в радиальной (а не тангентальной) плоскости в дистальной части оси соцветия *Potamogeton*, выдвинута гипотеза, объясняющая этот необычный для семенных растений феномен. Для соцветий *Ruppia maritima* L. и мутанта *tfl1* *A. thaliana* впервые описаны случаи инверсии полярности органов (тычинок), имеющие место при срастании или тесном расположении цветков соответственно.

**Научная и практическая значимость работы.** Результаты исследований подтверждают целесообразность сопряженного изучения варьирования плана строения цветка и характера цветорасположения у покрытосеменных растений – как при рассмотрении внутривидовой изменчивости, так и при анализе морфологической эволюции. Наши результаты иллюстрируют на примере соцветий представителей порядка Alismatales

принципиальное единство (и сложность разграничения) процессов конгенитального срастания и разделения структур у модульных организмов. В силу этого полученные обобщения должны представлять интерес для широкого круга исследователей, разрабатывающих концепцию модульной организации. Результаты работы будут востребованы в исследованиях, связанных с поиском общих закономерностей эволюции соцветий покрытосеменных растений. Они указывают на существование морфологического континуума между открытыми и закрытыми соцветиями и невозможность, применительно к ряду объектов, выделения дискретных состояний этого признака для целей кладистического анализа филогенетических отношений между таксонами или моделирования эволюции цветорасположения.

Наши данные указывают на то, что наличие у *S. pectinata* лопастной структуры и хорошо развитых брактеев могут рассматриваться как признаки, потенциально полезные в систематике группы. Изученные нами признаки могут представлять интерес при дальнейшем изучении микроэволюции в пределах рода *Ruppia*. Полученные данные об инверсии полярности тычинок в некоторых случаях срастания или тесного расположения цветков на верхушке соцветия в силу большой редкости подобных явлений у покрытосеменных могут представлять интерес при обсуждении общих вопросов регуляции морфогенеза цветка и поддержания стабильности ориентации его органов.

Полученные данные могут использоваться как при чтении курсов лекций, так и при проведении практических занятий по морфологии, анатомии и морфогенезу растений в ВУЗах.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Открытые и закрытые соцветия не всегда являются двумя дискретными состояниями признака, а могут быть связаны почти непрерывными рядами переходных форм, что определяет необходимость сравнительного изучения не планов строения, а спектров варьирования верхушек соцветий при анализе эволюции соцветий покрытосеменных растений.

2. Спектры варьирования верхушек соцветий у представителей семейств Juncaginaceae, Potamogetonaceae и Ruppiaceae подчиняются общим закономерностям, но отдельные таксоны различаются частотами встречаемости различных морфотипов. При эволюционной интерпретации выявленных морфологических рядов в зависимости от принимаемого направления эволюционных изменений можно говорить о наличии у конкретных таксонов явлений фасциации или о срастании латеральных цветков с потерей их индивидуальности и появлением терминального цветка.

3. Спектры варьирования верхушек соцветий у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana* сильно отличаются от таковых у представителей порядка Alismatales и не имеют параллелей у растений, близкородственных *Arabidopsis*.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на 8 Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009), на 12 Московском совещании по филогении растений (Москва, 2010), на 3 и 4 конференциях Европейского общества по эволюционной биологии развития (Париж, 2010, Лиссабон, 2012),

на Международной конференции «Ранние этапы эволюции однодольных» (Лондон, 2010), на Международном форуме молодых систематиков (Лондон, 2011), на 2 (10) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2012), на 21 Международном симпозиуме по биоразнообразию и эволюционной биологии, организованном Германским ботаническим обществом (Майнц, 2012), на Международной конференции по функциональной анатомии растений (Москва, 2013), на 15 Годичной встрече биологических систематиков и 22-м Международном симпозиуме по биоразнообразию и эволюционной биологии, организованном Германским ботаническим обществом (Дрезден, 2014).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 4 статьи на русском и английском языках в рецензируемых журналах (все 4 – в журналах, рекомендованных ВАК или приравненных к ним), а также ряд тезисов докладов и работ в материалах конференций.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 188 работ, в том числе 143 работы на иностранных языках. Общий объем диссертации – 296 страниц (основной текст – 279 страниц, приложение – 17 страниц). Диссертация включает 139 рисунков и 23 таблицы.

**Благодарности.** Автор искренне благодарит своего научного руководителя – Д.Д. Соколова – за чуткое руководство и моральную поддержку в работе над кандидатской диссертацией; А.А. Пенина (без участия которого данная работа могла и не состояться), А.А. Криницыну, М.В. Ремизову, А.К. Тимонина, В.В. Чуба, Р.Ж. Rudall, С.Р. Майорова, О.А. Волкову, А.Г. Платонову за плодотворное обсуждение результатов; А.В. Щербакова за помощь в оформлении документов при подготовке к защите; Т.Е. Крамину и Ю.О. Копылова-Гуськова за помощь в освоении необходимых статистических методов для обработки данных; А.С. Безра консультацию по методическим вопросам; А.И. Рудько за предоставление оборудования и реактивов; А.В. Щербакова, С.Р. Майорова, М.В. Ремизову, Г.В. Дягтяреву, О.Н. Демину, Н.А. Вислобокова, Е.А. Кузьмичеву, М.А. Левину, П.А. Сутягину за помощь в сборе материала; А.В. Щербакова, С.Р. Майорова за помощь в определении рдестов; С. Prychid и сотрудников Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова за помощь при работе с электронным микроскопом; Е.В. Альберта, А.В. Клепикову, Н.В. Демиденко за помощь в освоении техники выращивания *A. thaliana*.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

Раздел 1.1. посвящен обзору регуляторных генов *A. thaliana* и отчасти других модельных растений, поддерживающих апикальную меристему побега в недифференцированном состоянии, и генов, связанных с функционированием меристемы соцветия и цветка (в частности, речь идет о взаимодействии генов *TFL1* и *TFL2* с другими регуляторными генами).

В разделе 1.2. приведен подробный обзор литературных данных по морфологии и морфогенезу соцветий дикого типа *A. thaliana* и мутантов *tfl1* и *tfl2*.

Раздел 1.3. содержит подробное описание родственных связей внутри порядка Alismatales и обзор литературных данных по морфологии соцветий, морфогенезу и васкулатуре цветков выбранных для изучения представителей порядка: *Triglochin*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Groenlandia*, *Ruppia*.

В разделе 1.4. рассмотрены значения терминов фасциация и дефасциация в описательной морфологии цветковых растений и явления, описываемые этими терминами. В данной работе мы используем термин «фасциация», в основном следуя взглядам W.S. Worsdell (1905), понимая под ним аномальное разрастание, вплоть до расщепления, верхушки органа, которое может быть выражено в разной степени. Собранные вместе, фасциации разной степени выраженности образуют морфологический ряд от слабо полимерных структур через сильно полимерные структуры до полного расщепления верхушки (в нашем случае соцветий) на две или несколько равноправных частей (то есть дихотомическое или плейотомическое ветвление).

## Глава 2. Материалы и методы

Изучены 14 видов однодольных растений из порядка Alismatales (*Stuckenia pectinata*, *Groenlandia densa* (L.) Fourr., 8 видов *Potamogeton*, 2 вида *Ruppia*, 2 вида *Triglochin*) из природных популяций, а также 5 мутантов по гену *TFL1*, мутант *tfl2-1* и растения дикого типа (экотип *Columbia*) *A. thaliana*.

**Особенности сбора материала немодельных объектов.** Материал по однодольным из порядка Alismatales был собран в 70% спирт или в фиксатор ФАА из природных популяций.

**Особенности выращивания и сбора материала *A. thaliana*.** Эксперименты по выращиванию растений дикого типа и мутантов *A. thaliana* *tfl1-2*, *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14* и *tfl2-1* проводили в 2011-2013 гг. на базе кафедры генетики Биологического факультета МГУ. Семена яровизировали в течение 7 дней в холодильнике при температуре 4°C, а затем помещали в условия с фотопериодом 16 ч день/8 ч ночь, при которых происходило прорастание и дальнейшее выращивание растений. Растения на разных стадиях были собраны в 70% спирт или в фиксатор ФАА.

**Исследование морфологии.** Морфологическую изменчивость верхушек соцветий всех выбранных объектов изучали с помощью стереомикроскопа, результаты оформляли путем зарисовки диаграмм и внешнего вида целых соцветий, а также фотографировали.

**Метод обобщенных диаграмм.** Для выявления общих закономерностей строения цветков с вариабельной структурой у мутантов *A. thaliana* использовали метод построения обобщенных диаграмм. Такой метод уже применялся для изучения изменчивости плана строения цветка (Penin, Logacheva, 2011). При построении диаграмм цветков *A. thaliana* использовали программу CorelDraw X5. Выравнивание ориентации всех диаграмм терминальных цветков проводили двумя способами: по плоскости срастания плодолистиков или по верхнему боковому цветку вокруг неподвижного центра.



Для построения обобщенных диаграмм цветков использовалась программа BMPtone, написанная М.Н. Тихомировым.

**Сканирующая электронная микроскопия.** Морфогенез соцветий у всех выбранных объектов изучен при помощи сканирующих электронных микроскопов CamScan-S2, JSM 6380-LA в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова и Hitachi cold-field emission S-4700-II в Royal Botanic Gardens, Kew.

**Анатомические исследования.** Для анатомических исследований верхушки соцветий заключали в парафин по стандартной методике (Справочник..., 2004) с последующим изготовлением серийных срезов толщиной 15 мкм с помощью ротационного микротомы МПС-2. Срезы окрашивали пикроиндигокармином с карболовым фуксином (Аксенов, 1967) или алциановым синим с сафранином вручную или с помощью аппарата для покраски срезов Varistain Gemini ES и заключали в среду Biomount.

**Световая микроскопия.** Постоянные препараты срезов верхушек соцветий изучены с помощью микроскопов Микромед-2, Микромед-3, AxioPlan 2 imaging MOT Carl Zeiss, Olympus CX31. Некоторые серии срезов были сфотографированы камерами AxioCam-MR, Infinity 2 с помощью программ AxioVisionDemo, Infinity Capture – Infinity-2 -3C.

**Статистическая обработка данных.** Для проведения количественной оценки отличий в плане строения цветка у мутантов *Arabidopsis* в зависимости от положения цветка в соцветии или от мутации в определенном гене (*TFL1* и *TFL2*) были составлены таблицы с числом тех или иных органов в цветках у *A. thaliana*. Наши данные по *A. thaliana* не отвечали критерию нормальности распределения согласно тесту Колмогорова-Смирнова, поэтому мы использовали методы непараметрической статистики: критерий Mann-Whitney для сравнения двух независимых выборок и критерий Kruskal-Wallis для сравнения нескольких выборок (Малета, Тарасов, 1982; Zar, 2010). В многомерном методе попарное сравнение выборок проводили с помощью критерия Siegel a. Castellan (Zar, 2010). Статистически достоверными отличия считались при уровне значимости меньше 5%. Для выявления корреляций использовали ранговый коэффициент корреляции Spearman. Статистическую обработку данных проводили в программах STATISTICA 7 и StatPlus 2009.

### Глава 3. Результаты

В данной главе приведены подробные описания морфологии и морфогенеза цветка и соцветия и строения васкулатуры верхушек типичных и нетипичных соцветий для каждого изученного объекта.

**3.1. Potamogetonaceae.** Элементарное соцветие изученных видов – колос с мутовчатым, реже спиральным и очень редко хаотическим расположением цветков. Брактеи (кроющие листья цветков) всегда отсутствуют у *Groenlandia densa* и *Potamogeton crispus* L. и обычно развиты у остальных изученных видов. Брактеи *Stuckenia pectinata* заметно крупнее, чем у других изученных видов. На верхушке большинства соцветий этого вида расположена стерильная трубчатая лопастная структура. Она закладывается последней в виде нескольких примордиев, которые затем объединяются основаниями. Несмотря на ее

заметные размеры, трубчатая терминальная структура, как и достаточно крупные брактей, неваскуляризована.

Примерно у 25% соцветий всех изученных видов (кроме *G. densa*) в терминальном положении с разной частотой можно встретить полимерные структуры, структуру, сходную по строению с нормальным цветком или обедненные структуры, крайние случаи которых представлены трубчатыми и нитчатыми структурами. Все эти структуры также могут встречаться среди нормальных цветков в верхних мутовках.

Морфогенез цветков типичного строения у всех изученных представителей протекает сходным образом. Скорость развития тычинок может различаться даже в пределах одного цветка, в котором можно наблюдать и примордий тычинки в виде удлиненного валика, и примордий с двумя сильно выраженными лопастями по бокам, который кажется двойным.

Все цветки на соцветии закладываются и развиваются в акропетальной последовательности. Терминальные структуры у *Potamogeton* и *S. pectinata* закладываются одним цельным или лопастным примордием, размер которого варьирует и определяет полимерность или олигомерность дефинитивной терминальной структуры. Трубчатые и нитчатые структуры на ранней стадии неотличимы друг от друга и закладываются одним маленьким примордием, иногда с волнистым краем. Затем примордий либо равномерно вытягивается и образует ниточку, либо его края активно растут, а центр – нет, и формируется трубочка. Терминальные структуры с числом органов больше двух формируют бутон, где листочки околоцветника плотно закрывают репродуктивные органы.

У *P. natans* L. в оси соцветия 3 пучка, в узле каждый из пучков тангентально делится на три, один из которых отходит в цветок, а два – вправо и влево. Боковые ответвления соседних пучков сливаются друг с другом, так что в вышележащем междоузлии снова проходят три пучка, которые чередуются по радиусам с пучками предыдущего междоузлия (Ремизова, Локк, 2012). Терминальные структуры снабжаются 3 пучками у *P. natans* или 4 пучками у *P. lucens* L., у которого в оси соцветия идет 4 пучка. У рдестов в верхней мутовке соцветия пучки могут делиться радиально. У *P. crispus* в оси соцветия идет 4 пучка, затем эти пучки сливаются в кольцо, от которого отходят пучки к отдельным органам боковых цветков. Сходная васкулатура развита у *P. berchtoldii* Fieber и *G. densa*. У *S. pectinata* в основании оси соцветия идет один концентрический проводящий пучок. В каждый из цветков уходит по одному пучку, от которого затем ответвляются пучки, идущие в органы цветка.

**3.2. *Triglochin*.** Соцветие – эбрактеозная кисть со спиральным расположением цветков. У *T. palustris* L. соцветие всегда заканчивается терминальным цветком. У *T. maritima* L. в большинстве случаев развит терминальный цветок, однако иногда кисть бывает открытой, либо на ее верхушке расположена полимерная или обедненная терминальная структура или 2-4 сильно сближенных цветка, среди которых невозможно по внешним признакам выделить один терминальный. В составе терминальных структур *T. maritima* иногда встречаются тычинки с большим числом микроспорангиев

(до 7), недоразвитые тычинки, нитчатые и трубчатые структуры и органы промежуточной природы между листочком околоцветника и тычинкой.

В ходе морфогенеза цветки на соцветии закладываются акропетально. Терминальный цветок закладывается последним, но опережает в развитии несколько самых верхних боковых цветков. Все цветки имеют стадию закрытого бутона. В ходе развития бутон терминального цветка открывается раньше, чем у нескольких верхних боковых цветков. При наличии на верхушке полимерной терминальной структуры или 2-3 тесно сближенных цветков, они, как и терминальный цветок, обгоняют нижележащие боковые цветки в развитии.

В соцветиях *T. palustris* с единственным терминальным цветком, имеющим тот же набор органов, что и боковые цветки, можно видеть четкие различия в иннервации боковых и терминального цветков: из пяти пучков в оси соцветия по одному пучку отходит в боковые цветки, а в терминальный цветок уходят три пучка. Ту же закономерность мы видим в тех соцветиях *T. maritima*, где по положению четко выделяется терминальный цветок, отделенный удлиненным междоузлем от самого верхнего бокового цветка: в боковой цветок отходят один или два пучка, образованные ветвями соседних пучков оси соцветия, а в терминальный цветок уходит целое кольцо, состоящее из 5-11 проводящих пучков. Иначе снабжаются соцветия с двумя тесно сближенными цветками на верхушке: пучки главной оси делятся поровну между этими цветками, образуя два полукольца, от которых отходят пучки ко всем органам.

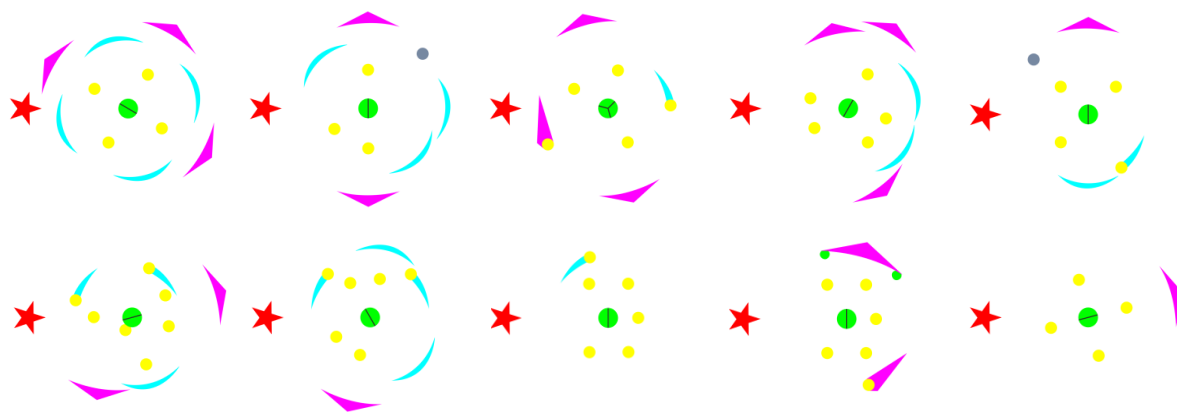
**3.3. *Ruppia*.** Соцветие руппии состоит из двух противоположащих друг другу цветков. Цветок в типичном случае состоит из двух сидячих тычинок, расположенных медианно, и четырех или большего числа плодолистиков. На наружной стороне широкого связника у тычинки развит придаток связника. В популяциях *R. maritima* и *R. cirrhosa* обнаружены соцветия с конгенитально сросшимися в разной степени цветками. Выявлены резкие различия в частотах встречаемости таких соцветий в разных популяциях двух изученных видов. Соцветий *Ruppia* со сросшимися цветками было гораздо больше в популяциях, где среднее число плодолистиков в свободных цветках было большим. У *R. maritima* могут срастаться два цветка, иногда такая сросшаяся структура напоминает терминальный цветок с немного увеличенным числом органов. При срастании цветков у *R. maritima* иногда образуются инвертированные латеральные тычинки с придатком связника с внутренней, а не наружной стороны. У *R. cirrhosa* встречены соцветия с тремя полностью обособленными цветками. В таких соцветиях могут срастаться два верхних цветка. Цветки закладываются и развиваются в акропетальной последовательности. Проводящая система цветоноса *Ruppia* сильно редуцирована и представлена концентрическим проводящим пучком, от которого на разных уровнях отходят пучки к разным цветкам. При любой степени срастания цветков в соцветиях *R. maritima* и *R. cirrhosa* проводящие пучки ко всем органам сросшейся структуры отделяются от общего проводящего пучка цветоноса на одном уровне.

**3.4. *Arabidopsis thaliana*.** У мутантов *A. thaliana* по генам *TFL1* и *TFL2* образуется соцветие с терминальным цветком (ТЦ) и небольшим числом боковых цветков (не более 8 на соцветии главной оси), которые могут сидеть в пазухе развитых брактей. При сравнении ТЦ мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* было выявлено, что практически по всем параметрам (кроме плодолистиков) ТЦ *tfl2-1* более редуцирован (несет меньшее число органов). По числу органов в верхней части соцветия у мутантов по гену *TFL1* четко выделяются три категории цветков: ТЦ, ЛЦ1 (= самый верхний латеральный цветок) и ЛЦ2/3 (= второй и третий сверху латеральные цветки). ТЦ наиболее редуцированный и содержит обычно меньшее число чашелистиков, лепестков, тычинок и органов в сумме, чем боковые цветки растений дикого типа (рис. 1, 2; Lock et al., 2012a, 2012b). ЛЦ2/3 крайне редко отличаются по строению от цветка дикого типа. ЛЦ1 занимает промежуточное положение между ЛЦ2/3 и ТЦ. На обобщенных диаграммах ЛЦ1 (рис. 2) изученных мутантов видно, что верхний медианный чашелистик редуцируется чаще других, что связано с сильной приближенностью ЛЦ1 к ТЦ.

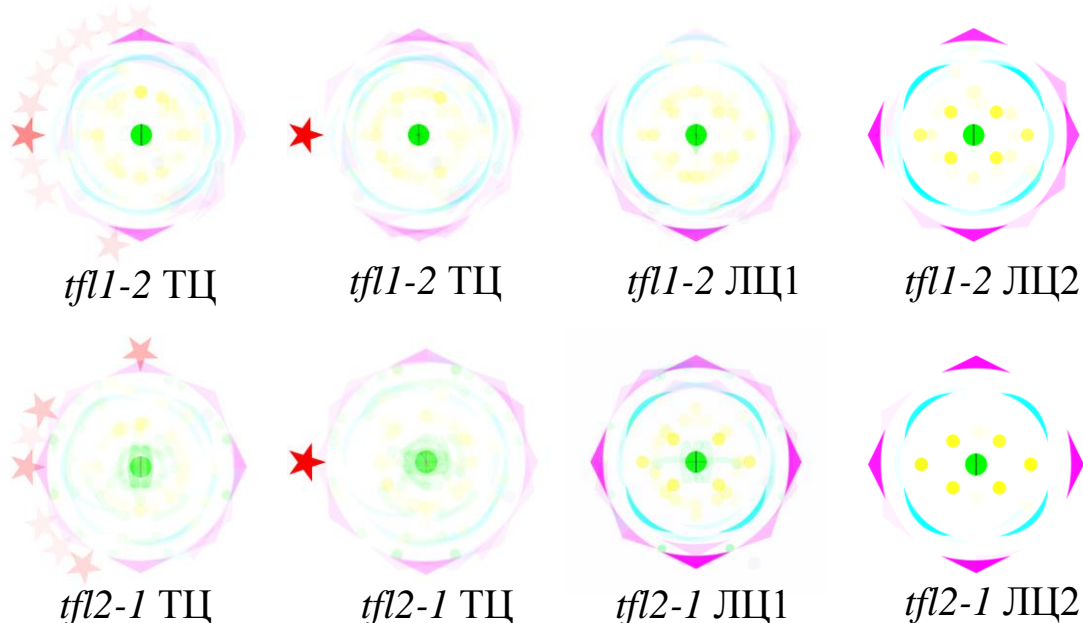
У мутантов *A. thaliana* по генам *TFL1* и *TFL2* в состав цветков входят не только типичные органы, но двойные и тройные «гибридные» органы (имеют промежуточное строение между двумя или тремя разными органами; см. Лодкина, 1983). Иногда наблюдается инверсия ориентации тычинок (экстрорзные вместо интрорзных) у ТЦ на границе тесного соприкосновения с приближенным боковым цветком (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012a, 2012b).

Развитие боковых цветков у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* в общих чертах сходно с таковым у дикого типа. Отличия состоят в скорости развития чашелистиков и, как следствие, во времени образования стадии бутона. У растений дикого типа чашелистики полностью смыкаются раньше, чем у мутантов. Морфогенез соцветий у всех изученных мутантов одинаковый. Цветки на соцветии закладываются в акропетальном порядке, однако ТЦ опережает в своем развитии несколько верхних боковых цветков. У ТЦ полностью отсутствует стадия бутона, которая в той или иной степени характерна для всех боковых цветков. Примордии органов (как минимум наружного круга) ТЦ у всех изученных нами мутантов закладываются, продолжая спираль расположения органов оси соцветия.

На примере мутанта *tfl1-2* были подробно изучены васкулатура главной оси и паракладиев. ТЦ снабжается большим числом пучков, чем боковые. Причем это справедливо как для главной оси, так и для паракладиев (Локк и др., 2012). Данные по васкулатуре главной оси у других изученных мутантов по гену *TFL1* также подтверждают эту закономерность. Васкулатура мутанта *tfl2-1* очень вариабельна. Есть соцветия, которые очень сходны по васкулатуре с соцветиями *tfl1-2*, и в них в терминальных цветках уходит 5 пучков. У других же к верхушке соцветия в оси из 3-6 пучков остается только один, от которого отходят пучки, снабжающие еще 2-3 боковых цветка и терминальный.



**Рисунок 1.** Разнообразие строения терминальных цветков на примере некоторых растений мутанта *tfl1-2*. Условные обозначения: сиреневый – чашелистики, голубой – лепестки, желтый – тычинки, зеленый – плодолистики, звезда обозначает положение ЛЦ1.



**Рисунок 2.** Обобщенные диаграммы цветков мутантов *tfl1-2* и *tfl2-1*. ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ1 – верхний латеральный цветок, ЛЦ2 – второй сверху латеральный цветок. Условные обозначения – как на рис. 1.

#### Глава 4. Обсуждение

Для определения морфологического положения структур на верхушке соцветия, наряду с положением брактей (у тех видов растений, у которых они есть), важны данные по морфогенезу и данные васкулярной анатомии, поэтому для выяснения природы терминальных цветкоподобных структур у *Alismatales* мы будем анализировать одновременно три критерия: морфологию, морфогенез и васкулатуру соцветия. Эти же критерии нам помогут и в понимании строения терминального цветка у мутантов *tfl1* и *tfl2* *Arabidopsis*.

**4.1. Potamogetonaceae. Типичные соцветия. Морфология соцветий.** Наличие у *S. pectinata* трубчатой лопастной структуры на верхушке соцветия и хорошо развитых брактей может являться систематическим признаком для этого вида. Данная структура на верхушке, скорее всего, произошла при

срастании брактей, в пазухах которых нет цветков, что подтверждают данные по морфогенезу и васкулатуре.

Морфогенез соцветий и цветков. В литературе было описано два типа морфогенеза цветка для *Potamogeton* s.l. по заложению латеральной тычинки двумя примордиями у *P. crispus* и *G. densa* (Hegelmaier, 1870; Posluszny, Sattler, 1973) или одним примордием у других изученных видов (например, Posluszny, Sattler, 1974b; Charlton, Posluszny, 1991; Nunes et al., 2012). Феномен заложения тычинки у *Potamogetonaceae* то одним, то двумя примордиями можно объяснить тем, что тычинка закладывается одним продолговатым примордием, который начинает формироваться с боков (где больше пространства для начала развития) к центру (который располагается непосредственно под формирующимся примордием листочка околоцветника). Таким образом, на наш взгляд, выделение двух типов морфогенеза по заложению латеральных тычинок несостоятельно, и у всех изученных видов сем. *Potamogetonaceae* морфогенез андроцея одинаковый.

Васкулатура соцветий. Наличие тангентального ветвления проводящих пучков в стеле стебля – консервативная особенность большинства современных семенных растений. У многих покрытосеменных отсутствие радиального ветвления пучков в стебле, в том числе в оси соцветия, сочетается с его наличием в цветках (Remizowa et al., 2010b). Появление радиального ветвления пучков только в верхней части соцветия у *Potamogeton* можно интерпретировать как черту сходства с характером проводящей системы цветка.

***Нетипичные соцветия.*** Морфология соцветий. У *Potamogeton* спектры необычных структур, расположенных терминально, и структур, найденных в составе верхних, а иногда средних и нижних мутовок, практически идентичны. Видимо, они отражают варьирование размера участка меристемы, из которой они образуются: апекса соцветия, который переходит к формированию терминальной структуры в первом случае и флоральной меристемы – во втором (Lock et al., 2009). При очень небольшом объеме меристемы мы наблюдаем сильно обедненные структуры (трубчатые и нитчатые образования).

Морфогенез соцветий и цветков. По литературным данным, терминальные цветки в закрытых соцветиях покрытосеменных обычно опережают в своем развитии верхние боковые цветки (например, Bull-Hereñu, Claßen-Bockhoff, 2013). Так как у *Potamogeton* и *S. pectinata* мы не наблюдаем опережения в развитии терминальных структур, это лишь подтверждает наше предположение, что они возникают в результате конгенитального срастания боковых цветков.

Васкулатура соцветий. Васкулатура терминальных структур, изученная на примере двух видов, сходна с васкулатурой терминальных структур и терминальных цветков у *Triglochin*. Во всех случаях терминальные структуры или цветки снабжаются большим числом пучков, чем боковые цветки.

**4.2. *Ruppia*.** Морфология соцветий. В.Р. Kaul (1993), изучивший количественно варьирование числа органов у канадских растений *R. maritima* и *R. occidentalis* S.Watson, ни разу не наблюдал случаев срастания двух цветков.

Насколько нам известно, срастание цветков у *R. maritima* было ранее описано только в работе D.D. Sokoloff et al. (2006). Возможно, эта особенность наблюдается только в некоторых популяциях, о чем свидетельствуют резкие различия в частотах встречаемости соцветий со сросшимися цветками в разных популяциях *R. maritima* и *R. cirrhosa* (Локк и др., 2011; Локк 2012). Требуются дальнейшие исследования для установления причин выявленных нами межпопуляционных различий (генетическая разнородность популяций, разные экологические условия и т.д.). Возможно, некоторые исследователи систематически исключали из рассмотрения варианты со сросшимися цветками как «аномальные».

Обнаруженная нами своеобразная «инвертированность» латеральных тычинок представляет, на наш взгляд, большой интерес, поскольку хорошо документированные случаи изменения полярности органов цветка крайне редки у покрытосеменных растений. Сложность изучения этого вопроса состоит в том, что тычинки покрытосеменных растений часто не имеют четких морфологических признаков для различения наружной и внутренней стороны, каковым в случае руппии можно считать придаток связника (Локк и др., 2011).

По степени срастания цветков в соцветии *R. maritima* можно построить следующий морфологический ряд: (1) два отдельных цветка, (2) два цветка в разной степени сросшиеся; (3) терминальная структура, практически идентичная по строению боковому цветку.

В отличие от вида *R. maritima*, у которого (если начинать морфологический ряд от соцветия с типичным строением) обнаруживается тенденция к редукции числа цветков и образованию терминального цветка, у *R. cirrhosa* выявляется тенденция к образованию третьего цветка на оси соцветия (Локк, 2012). Аномальные соцветия, найденные у *R. cirrhosa*, можно выстроить в следующий морфологический ряд: (1) два свободных цветка; (2) три цветка, где два верхних в разной степени срослись между собой; (3) три свободных цветка (Локк, 2012).

Оба построенных морфологических ряда руппий можно «читать» в обе стороны. Таким образом, тенденции у двух видов могут быть действительно разными, или же есть одна общая тенденция - редукция числа цветков в соцветии. На наличие редукционного тренда указывает сравнение с внешними группами, и мы принимаем эту интерпретацию.

Морфогенез соцветий и цветков. Большее среднее число плодolistиков в популяциях с большим процентом сросшихся цветков косвенно говорит о большем среднем размере флоральных примордиев в этих популяциях. Можно выдвинуть гипотезу, что увеличение объема флоральной меристемы служит предпосылкой к формированию терминальных структур, развивающихся из объединенных зачатков боковых цветков у *Ruppia*. В процессе морфогенеза конгенитальное срастание цветков выражается в формировании вместо двух обособленных примордиев цветков двух в той или иной степени объединенных зачатков (Локк и др., 2011; Локк, 2012).

Васкулатура соцветий. Из анатомических данных по *Ruppia* следует, что при срастании между цветками такая объединенная структура может быть

интерпретирована как терминальная. Однако если соцветие обладает двумя или тремя свободными цветками, то положение каждого из них явно латеральное.

**4.3. *Triglochin*.** Морфология соцветий. Число органов в терминальной структуре может быть как больше, так и меньше, чем в нормальном цветке. Терминальные структуры *T. maritima* сходны с описанием W.S. Worsdell (1905) фасцированных верхушек *Campanula medium* L. с четырьмя цветками на верхушке соцветия, которые срослись в единую структуру с 20 плодolistиками, и описаниями O.E. White (1948) фасцированных верхушек соцветий, представленных «срастанием» двух или нескольких в равной степени терминальных цветоножек. O.E. White (1948) отмечал, что разные типы фасциаций могут встречаться у одного и того же вида, что мы и наблюдаем у *T. maritima*.

Морфогенез соцветий и цветков. Опережение в развитии, свойственное не только терминальному цветку, но и двум-трем тесно сближенным цветкам на верхушке, свидетельствует о наличии фасциации в самой верхней части соцветия, которая в крайнем своем проявлении приводит к образованию нескольких равноправных цветков на верхушке.

Васкулатура соцветий. Наличие на верхушке некоторых соцветий двух или нескольких цветков, иннервация которых подобна таковой у единственного терминального цветка типичных соцветий этого вида, подтверждает, что мы имеем дело с явлением фасциации. На возможную роль фасциаций в формировании терминальных структур у представителей порядка Alismatales обращали внимание и раньше (Sokoloff et al., 2006).

**4.4. *Arabidopsis thaliana*.** Морфология соцветий. Частая редукция верхнего медианного чашелистика ЛЦ1 (рис. 1) связана с сильной приближенностью ЛЦ1 к ТЦ. Согласно представлениям о механических взаимодействиях примордиев в ходе развития (Чуб, 2010; Remizowa et al., 2013), можно предположить, что в ходе морфогенеза более развитые органы ТЦ затрудняют или полностью подавляют развитие ближайшего чашелистика, а иногда лепестков. Присутствие «гибридных» органов, которое ранее отмечали и другие исследователи (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Alvarez et al., 1992), в верхних боковых и терминальном цветках (рис. 2) можно объяснить развитием этих органов на границе областей расположения органов разного типа.

Морфогенез соцветий. Периодизацию развития цветка, приведенную D.R. Smyth et al. (1990), можно использовать для описания морфогенеза цветка у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2*, однако необходимо скорректировать начальные границы четвертой и шестой стадий, которые D.R. Smyth et al. (1990) маркируют по степени развития чашелистиков, соотнеся их с развитием других органов цветка. При использовании такой скорректированной периодизации у растений дикого типа закрывание бутона идет на 6 стадии, а у латеральных цветков мутантов – на стадии 7. Наши данные по развитию соцветия и формированию ТЦ у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* согласуются с предыдущими исследованиями мутантов *tfl1-1* (Bradley et al., 1997), *tfl2-1* (Alvarez et al., 1992). Наличие общих закономерностей морфогенеза у 5 изученных нами мутантов по гену *TFL1* и у мутанта *tfl1-1*, изученного



D. Bradley et al. (1997), свидетельствует об одинаковом ходе морфогенеза соцветий у всех мутантов по гену *TFL1*.

Васкулатура соцветий. Терминальный цветок мутантов по гену *TFL1* снабжается большим числом пучков, чем боковые. Данные по васкулатуре мутанта *tfl2-1* не дают столь однозначной интерпретации, что связано с общим слабым развитием проводящей системы у этих растений (Локк и др., 2012).

**4.5. Заключение.** Из наших исследований видно, что некоторым таксонам (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*) невозможно приписывать наличие только открытого (или закрытого) соцветия, так как при изучении естественных популяций выявляется целый морфологический ряд вариаций с наличием терминальных структур как одним из крайних вариантов. Возможно, что большинство более ранних исследователей просто не обращали внимания на такие «уродства» и отклонения, однако они составляют весьма значимый процент либо во всех популяциях (например, у *Potamogeton* и *Stuckenia* около 25%), либо от популяции к популяции (где максимальное число отклоняющихся форм достигает 50% у *Ruppia*). Таким образом, исследуемый нами признак не распадается на дискретные состояния, присущие конкретным таксонам. Большинство исследователей, обсуждавших эволюцию соцветий, выстраивали ряды их преобразований с использованием только «канонических» форм цветкорасположения и не привлекали варианты типа фасциаций (Sell, 1969; Maresquelle 1970; Кузнецова, 1985; Takhtajan, 1991). На наш взгляд, при анализе морфологической эволюции, в частности эволюции соцветий, надо изучать весь спектр возможных вариаций, так как именно они могут являться переходными вариантами между дискретными состояниями, и их рассмотрение поможет увидеть пути возможных преобразований.

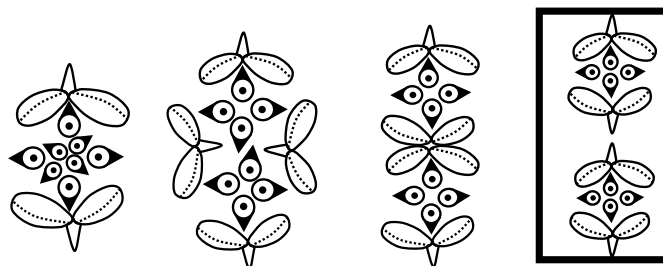
Для изученных объектов решающим критерием в определении природы терминальных структур мы считаем морфогенез соцветий. Вероятно, этот признак является наиболее консервативным. Морфогенез типичного ботриоида (ботриоид – кисть, заканчивающаяся терминальным цветком – см. Endress, 2010), согласно нашим данным, происходит следующим образом: все цветки закладываются в акропетальном порядке, но затем терминальный цветок опережает в развитии самые верхние боковые цветки, что полностью согласуется с литературными данными (например, Takhtajan, 1991; Bull-Hereñu, Claßen-Bockhoff, 2013). Такой морфогенез определяет порядок зацветания, где терминальный цветок открывается раньше верхних боковых цветков. Крайнее проявление этого эффекта можно видеть у изученных мутантов *tfl1* и *tfl2-1* *A. thaliana*, у которых терминальный цветок всегда открытый, так как у него полностью отсутствует стадия бутона. В случае же открытой кисти и заложение, и зацветание цветков идет обычно в акропетальном порядке (Endress, 2010). Если же цветкоподобная структура на верхушке соцветия не опережает в развитии боковые и не открывается первая, то логично предположить, что природа ее отличается от истинного цветка (случаи *Potamogeton* и *Ruppia*).

Согласно выбранным критериям (верхушечное положение, опережение в развитии терминального цветка относительно боковых, снабжение

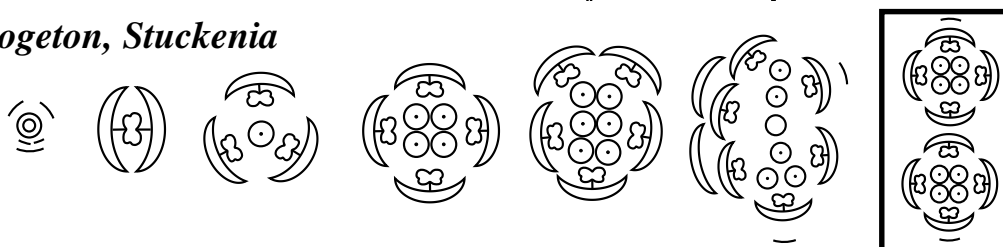
терминального цветка большим числом пучков, чем боковых цветков) для типичных соцветий *Triglochin* и для соцветий мутантов *A. thaliana* характерны истинные цветки на верхушке соцветий. У *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Ruppia* по этим же критериям (верхушечное положение, в некоторых случаях наличие нескольких брактеек, запаздывание в развитии, снабжение большим числом пучков) на верхушке соцветия располагаются терминальные структуры, составленные из нескольких сросшихся боковых цветков. В некоторых частных случаях (снабжение лишь одним или двумя пучками) на верхушках соцветий *Potamogeton* мы наблюдаем боковые цветки в псевдотерминальном положении как результат обеднения самой верхней мутовки. Это наблюдение хорошо укладывается в наш вывод о природе терминальных структур у рдестов.

Природа терминальных структур, возникающих на верхушках соцветий у *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Ruppia*, одинаковая. Спектры варьирования терминальных структур *Ruppia* меньше, чем у *Potamogeton* и *Stuckenia*, так как обедненные структуры и трубчатые или нитчатые структуры найдены не были (рис. 3). Срастание цветков *Ruppia*, находящихся с противоположных сторон оси соцветия, определяет сложное размещение органов в пространстве и специфический облик полимерных терминальных структур. Наличие поливариантности морфогенеза верхушки соцветия такого типа, как мы наблюдаем у рдестов и руппий, в ходе эволюции, вероятно, может приводить к возникновению терминального цветка на исходно открытом соцветии путем закрепления одного варианта из уже существующего набора. Так как на месте исходного колоска в этом ряду появляется единственный терминальный цветок, вопрос о ритмике зацветания цветков не встает. Хотя приведенные ряды выявлены на внутривидовом уровне и даже на уровне варьирования в пределах одного растения, они могли бы показывать пути становления закрытых соцветий, характерных для ближайших родственников этих растений – представителей семейств *Zannichelliaceae* и *Cymodoceaceae*. В пользу того, что закрытые соцветия *Zannichelliaceae* и *Cymodoceaceae* – эволюционно производные состояния, свидетельствует наличие у этих растений целого комплекса эволюционно производных признаков строения репродуктивных органов, таких как однополость соцветий, редукция околоцветника и ряд сложных приспособлений к опылению в толще воды. Говоря об эволюционных интерпретациях внутривидовой изменчивости, мы имеем в виду, что эти вариации являются морфологическими связующими звеньями между ситуациями, когда у конкретных родственных таксонов никакой изменчивости не наблюдали (например, *Groenlandia* – *Potamogeton* – *Zannichellia*). Образование терминального цветка в семействах *Zannichelliaceae* и *Cymodoceaceae* в обоих случаях связано с общей редукцией (главного) соцветия до одного цветка. Возможно, именно наличие сильно специализированных и, как следствие, редуцированных соцветий позволяет нам однозначно увидеть направление эволюционных преобразований (Тимонин, 1993). В случае с *Hamamelidaceae* появление терминального цветка также связано с редукцией и приспособлением к ветроопылению.

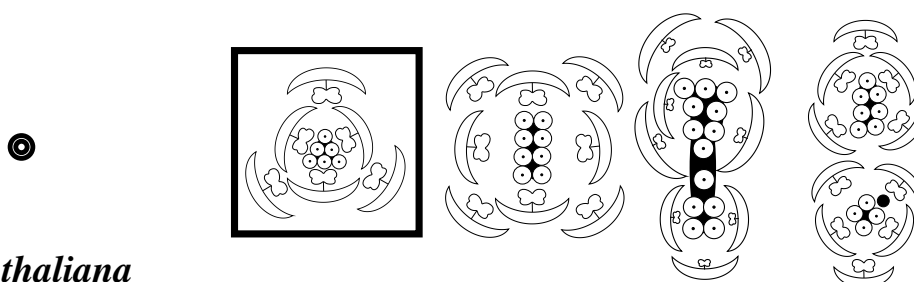
*Ruppia*



*Potamogeton, Stuckenia*

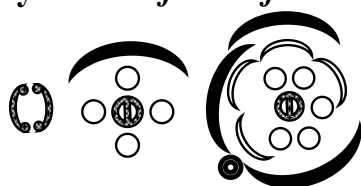


*Triglochin*

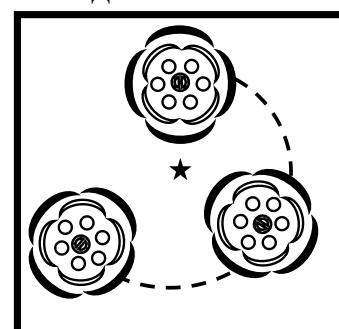


*Arabidopsis thaliana*

мутанты *tfl 1* и *tfl2*



ДИКИЙ ТИП



**Рисунок 3.** Морфологические ряды терминальных структур на верхушках соцветий у *Ruppia*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Triglochin* и мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana*. В рамки обведены типичные (наиболее часто встречающиеся) варианты строения верхушки соцветий. Условные обозначения: пунктиром показана единая спираль расположения цветков на оси соцветия, звездой – верхушка оси соцветия.

Спектр варьирования терминальных структур *Triglochin maritima* похож на таковой у *Potamogeton* и *Stuckenia* (рис. 3), но типичное для одной группы состояние является более редким и выглядит как аномалия у другой и наоборот. Это хорошо согласуется с представлениями С.В. Мейена (Meуen, 1973) о частотной природе различий между таксонами. Если задаться целью эволюционной интерпретации полученных морфологических рядов и рассматривать типичное состояние как плезиоморфное для каждой группы, то терминальную структуру в соцветиях *Potamogeton* следует рассматривать как результат срастания нескольких боковых цветков, а случаи нахождения двух

одинаковых цветков на верхушке соцветия *Triglochin* можно рассматривать как фасциации, причем каждый из цветков будет морфологически терминальным.

Спектр варьирования структуры терминального цветка у мутантов *tfl1* и *tfl2 Arabidopsis* сильно отличается от спектров варьирования верхушки соцветия у изученных представителей порядка Alismatales (рис. 3). Варианты строения верхушки соцветия у изученных представителей порядка Alismatales для каждого таксона можно выстроить в морфологический ряд, связывающий через ряд переходных форм варианты с типичными открытыми соцветиями и варианты с терминальным цветком или цветкоподобной структурой. Совершенно иначе обстоит дело у изученных мутантов *Arabidopsis*, где терминальный цветок присутствует всегда. При этом изменчивость структуры терминального цветка у мутантов очень велика. Строение терминального цветка у каждого конкретного экземпляра мутанта практически уникально. Варьирует число и положение органов всех типов (чашелистиков, лепестков, тычинок, плодолистиков), нередко встречаются «гибридные» органы, сочетающие признаки органов разного типа. Следует подчеркнуть, что спектры варьирования верхушек соцветия, наблюдаемые у этих мутантов, не похожи не только на таковые у изученных представителей порядка Alismatales, но и на что-либо известное для крестоцветных и родственных им семейств.

Интересно обсуждение полученных нами данных в контексте представлений о возможной роли резких сальтационных изменений в эволюции архитектуры растений (например, Bateman, DiMichele, 2002; Theißen, 2009). Мутации в регуляторных генах, подобных генам *TFL1* и *TFL2*, могли играть ключевую роль в эволюции соцветий и, в частности, в переходе от открытых соцветий к закрытым. Однако мутации в генах *TFL1* и *TFL2* приводят не только к возникновению терминальных цветков, но и вносят целый ряд других сильных изменений, таких как спорадическое наличие бракт, наличие большого числа «гибридных» органов, задержка образования стадии закрытого бутона, большее число проводящих пучков, снабжающих боковые цветки. Конечно, другие мутации могут стабилизировать характер морфогенеза (и, соответственно, плана строения) цветка или уменьшить проявление сопряженных изменений, однако терминальный цветок сильно отличается по своей морфологии от латеральных цветков и в целом лишен того плана строения, который характеризует цветки большинства крестоцветных и, вероятно, имеет определенное адаптивное значение. Мы считаем, что мутации в регуляторных генах, подобных генам *TFL1* и *TFL2*, сами по себе не могли привести в эволюции к появлению (или исчезновению) терминальных цветков, если только это не сопровождалось радикальной перестройкой всего плана строения растений в конкретных линиях эволюции. Следует подчеркнуть, что переход к постоянному формированию терминальных цветков в упомянутых выше семействах *Cymodoceaceae* и *Zannichelliaceae* – что бы ни определяло этот эволюционный процесс – как раз сопровождался радикальной перестройкой всего плана строения растений, включая радикальное упрощение структуры цветка.

## Выводы

1. Частота встречаемости терминальных структур у растений в природных популяциях изученных видов базальных однодольных с открытым в типе соцветием (кроме *Groenlandia densa*) составила в среднем около 25%. Образование терминального цветка имело место во всех соцветиях всех изученных образцов мутантов *tfl1* и *tfl2 Arabidopsis thaliana*.

2. У *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Ruppia* терминальные структуры в соцветиях образуются в результате конгенитального срастания боковых цветков с потерей их индивидуальности.

3. У вида *Triglochin maritima*, имеющего в большинстве случаев терминальный цветок, сложные полимерные терминальные структуры образуются в результате фасциации, происходящей в самой верхней части соцветия, которая при крайнем выражении приводит к формированию двух и более равноправных терминальных цветков. Спектр варьирования терминальных структур *T. maritima* похож на таковой у *Potamogeton* и *Stuckenia*, хотя природа терминальных структур различна.

4. В двух линиях эволюции порядка Alismatales появление соцветий, постоянно имеющих терминальные цветки, вероятно, было связано с закреплением одного варианта из широкого спектра структур, развивавшегося на верхушке соцветий у предковых форм. Эти процессы были сопряжены с общей редукцией числа цветков в соцветии и числа органов в цветке.

5. У изученных мутантов *tfl1* и *tfl2 A. thaliana* терминальный цветок и 1-3 сидячих верхних боковых цветка обычно тесно сближены между собой, но без потери индивидуальности каждого из них. Плотное расположение может приводить к редукции числа органов, уменьшению стабильности в их расположении и более частому появлению «гибридных» органов в терминальном и верхнем боковом цветках на границе их соприкосновения. Для боковых цветков мутантов *tfl1* и *tfl2 A. thaliana* характерна задержка образования стадии закрытого бутона в процессе морфогенеза, а у терминального цветка – ее полное отсутствие.

6. В терминальных структурах *R. maritima* и одного из мутантов *A. thaliana* выявлены случаи инверсии полярности тычинок, связанные с общим изменением пространственной организации терминальных структур по сравнению с латеральными цветками типичного строения.

## Список публикаций по теме диссертации

### Статьи в журналах из списка ВАК или приравненных к ним

1. Lock I.E., Ashurkova L.D., Belova O.A., Kvasha I.G., Chashkina N.B., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales) // *Wulfenia*. – 2009. – V. 16. – P.33-50.

2. Локк И.Э., Соколов Д.Д., Ремизова М.В. Лабильность морфогенеза репродуктивных органов *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales): от двух латеральных цветков к одному терминальному // *Онтогенез*. – 2011. – Т. 42, № 4. – С. 285-299.

3. Локк И.Э. Аномальные соцветия *Ruppia cirrhosa* (Ruppiaceae, Alismatales): морфология, анатомия и развитие // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, №3. – С. 345-356.

4. Ремизова М.В., Локк И.Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных и филогенетическая значимость этого признака // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, № 2. – С. 183-202.

#### **Тезисы докладов и публикации в материалах конференций**

1. Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Morphological nature of terminal flower-like structures in *Potamogeton*: evidence from vasculature // The Fourth International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons & The Fifth International Symposium on Grass Systematics and Evolution: abstracts. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2008. – P. 39.

2. Локк И.Э., Соколов Д.Д., Ремизова М.В. Изменчивость морфологии и васкулатуры соцветий *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales) // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 2. – С. 34-37.

3. Локк И.Э. Морфологическая изменчивость верхушек соцветий у представителей рода *Potamogeton* и возможные эволюционные преобразования соцветий в семействе Potamogetonaceae s.l. (Alismatales) // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: материалы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 276-279.

4. Ремизова М.В., Локк И.Э., Соколов Д.Д., Рудалл П.Дж. Сравнительная морфология цветка некоторых представителей семейства Potamogetonaceae sensu Engler (Alismatales) // там же. – С. 204-206.

5. Lock I.E. Morphology and vascular anatomy of terminal structures in inflorescences of *Triglochin* (Juncaginaceae, Alismatales) // Early events in monocot evolution. A joint meeting of the Linnean Society of London and Royal Botanic Gardens, Kew: abstracts. - Kew: Royal Botanic Gardens, 2010. – P. 18.

6. Remizowa M.V., Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Comparative floral morphology in Posidoniaceae and Ruppiaceae (Alismatales) // ibid. – P. 8-9.

7. Lock I.E., Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J. Flower identity and organ identity in terminal flower-like structures of basal monocots: evidence from anatomy // 3<sup>rd</sup> Euro Evo Devo (EED) Conference, 6-9 July 2010: abstracts. – Paris, 2010. – P. 216.

8. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Lock I.E., Rudall P.J. Floral vasculature contradicts homology of the angiosperm flower with vegetative shoots. // ibid. – P. 238-239.

9. Remizowa M.V., Choob V.V., Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Racemose inflorescences in monocots: diversity, development and evolution // XVIII International Botanic Congress: abstracts. – Melbourne, 2011. – P. 206-207.

10. Lock I.E., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Different patterns of variation of inflorescence structure in two species of *Ruppia* (Ruppiaceae, Alismatales) // Young Systematists' Forum: abstracts. – London, 2011. – P.17.

11. Lock I.E., Penin A.A., Rudall P.J., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Inflorescence development, vasculature and patterns of terminal flower formation in mutants of *Arabidopsis* (*tfl 1-2* and *tfl 2-1*) // 21<sup>st</sup> International Symposium «Biodiversity and Evolutionary Biology» of the German Botanical Society (DBG), September 16<sup>th</sup>-19<sup>th</sup> 2012. – Mainz: Johannes Gutenberg Universität, 2012a. - P. 50.

12. Lock I.E., Penin A.A., Rudall P.J., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Patterns of terminal flower formation in mutants of *Arabidopsis* and in natural populations of some basal monocots // Euro Evo Devo, Lisbon 2012 July 10-13: abstract book. – Lisbon: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 2012b. – P. 200.

13. Локк И.Э., Пенин А.А., Рудалл П.Дж., Ремизова М.В., Соколов Д.Д. Анализ мутантов *tfl1-2* и *tfl2-1* *Arabidopsis thaliana*, развивающих терминальный цветок // Тезисы докладов II (XI) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб., 2012. – С. 49.

14. Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like and abnormal structures at inflorescence tip in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales): by-products of morphogenesis? // Functional plant anatomy: abstracts. – M.: MAKS Press, 2013. – P. 106-108.

15. Lock I.E., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Morphology and vasculature of inflorescence tips in Potamogetonaceae (Alismatales) // BioDivEvo 2014: abstracts. – Dresden: Technische Universität Dresden, 2014. – P. 120-121.