

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

*На правах рукописи*

**Эль Елена Сергеевна**

**СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ И РЕПРОДУКТИВНЫХ  
ОРГАНОВ У КЛЮЧЕВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКОВ NYMPHAEALES И  
CERATOPHYLLALES**

Специальность 1.5.9 – ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре высших растений Биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

**Научный руководитель:** ***Соколов Дмитрий Дмитриевич***  
*доктор биологических наук, профессор и член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой высших растений биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»*

**Официальные оппоненты:** ***Чуб Владимир Викторович***  
*доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры физиологии растений и директор НОЦ – Ботанический сад Петра I биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»*

***Савиных Наталья Павловна***  
*доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и методики обучения биологии Института биологии и биотехнологии ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет»*

***Озерова Людмила Викторовна***  
*кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории тропических растений ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН»*

Защита диссертации состоится «19» мая 2023 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.015.6 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, аудитория 389.

E-mail: [dissovet\\_00155@mail.ru](mailto:dissovet_00155@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.6/2475>

Автореферат разослан « » апреля 2023 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

**Д.М. Гершкович**

## Общая характеристика работы

### *Актуальность темы исследования и степень ее разработанности*

Вопросы происхождения и ранней эволюции цветковых растений остаются одними из наиболее актуальных и дискуссионных проблем современной ботаники (Bateman et al., 2006; Doyle, 2008, 2012; Friis et al., 2011; Herendeen et al., 2017; Wang, 2018; Coiro et al., 2019; Bateman, 2020; Zhang et al., 2020; Завьялова, Теклева, 2021; Guo et al., 2021; Asar et al., 2022; Benton et al., 2022). Синтез данных филогенетики, сравнительной морфологии, биологии развития, палеоботаники и генетики развития важен для выявления сценариев ранней эволюции покрытосеменных растений. Несмотря на большой прогресс в этой области, многие вопросы далеки от своего разрешения. Одним из ограничений является недостаток данных по морфологии и особенностям развития побегов и репродуктивных структур для многих видов покрытосеменных растений (Doyle, Endress, 2000; Endress, Doyle, 2009; Sauquet et al., 2017, 2018; De-Paula et al., 2018; Sokoloff et al., 2018; Rümpler, Theißen, 2019).

Порядок Nymphaeales, включающий 9 родов в трех семействах, и монотипный порядок Ceratophyllales – две своеобразные архаичные группы покрытосеменных водных растений, не связанные сестринскими отношениями. Однако их объединяет ряд сходных морфологических черт, не характерных для более продвинутых групп цветковых, и нередко встает вопрос о том, являются эти черты примитивными или, напротив, свидетельствуют о высокой специализации ныне живущих представителей этих древних линий эволюции. Так, представителям и порядка Nymphaeales, и рода *Ceratophyllum* свойственны необычные особенности строения побеговых систем и репродуктивных органов, требующие детального изучения и взвешенной интерпретации. Одной из таких особенностей является кажущееся внепазушным расположение репродуктивных структур, которые у представителей обеих групп при этом выглядят латеральными. Пазушное ветвление (геммаксиллярность) является одной из важнейших общих особенностей (синапоморфий) семенных растений (Гатцук, 1974; Galtier, Holmes, 1982; Мейен, 1987; Chomicki et al., 2017), однако известны случаи, когда морфологически пазушное положение латеральных почек маскируется вторичными преобразованиями побеговых систем.

Цветки представителей семейства Nymphaeaceae выглядят латеральными, но не имеют явно выраженных кроющих листьев. Складывается впечатление, что они являются членами генетической спирали филлотаксиса побега наравне с листьями (Raciborski, 1894; Cutter, 1957). Для изучения и объяснения этой особенности ключевым является род *Nuphar*, представляющий собой сестринскую группу по отношению к остальным кувшинковым (Padgett, 2007). При основании цветоножки большинства цветков *Nuphar* имеется маленький чешуевидный филлом, природу которого разные авторы трактовали по-разному. По мнению E.G. Cutter (1961), эта чешуйка является органом флоральной природы, и внепазушное расположение цветков *Nuphar* является исходным состоянием для этих растений, а геммаксиллярность, таким образом, не является общим свойством всех покрытосеменных. M.F. Moseley (1971) предположил, что цветки *Nuphar* исходно были пазушными и располагались на боковых побегах, но в ходе

эволюции произошла редукция последних до короткого фрагмента оси в основании цветоножки, а чешуйка представляет собой редуцированный кроющий лист цветка, принадлежащий боковому побегу. Р.К. Endress (2001) предложил интерпретировать корневища кувшинковых как гигантские кисти, а чешуйку при основании цветоножки у *Nuphar* – как редуцированный кроющий лист, принадлежащий корневищу. Интерпретация строения цветка *Nuphar* также неоднозначна: особенно это касается типа органотаксиса околоцветника и андроеца (Нерко, 1965; Cronquist, 1981; Wolf, 1991; Endress, 2001; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007), определение которого имеет большое значение для установления типа органотаксиса в цветке общего предка всех покрытосеменных растений (Sauquet et al., 2017).

Репродуктивные структуры *Ceratophyllum* располагаются в узлах побега латерально и, как и у *Nuphar*, выглядят внепазушными. При этом вопрос о границах цветка в пределах репродуктивной структуры роголистника является дискуссионным. И мужские, и женские репродуктивные структуры имеют в основании мутовку листовидных придатков, напоминающую околоцветник, однако, по-видимому, таковым не являющуюся (Endress, 1987, 1994, 2001; Iwamoto et al., 2003, 2015; Endress, Doyle, 2009, 2015; Sokoloff et al., 2018). Даже «листья» роголистника, на первый взгляд, расположенные в мутовках, по мнению ряда авторов представляют собой листовидные органы, возникшие в результате преобразования листовых пластинок и прилистников, а листорасположение является накрест-супротивным (Schaerpi, 1935; Loiseau, 1963; Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2003, 2015). Также существует интерпретация филлотаксиса у роголистника как двурядного с дорзивентральным строением побегов (Raynal-Roques, 1981). *Ceratophyllum* – один из самых загадочных и таксономически обособленных родов ныне существующих цветковых растений, и важной проблемой, затрудняющей установление его родственных связей, а также сценариев ранней эволюции цветковых в целом, является нерешенный вопрос о природе гинееца роголистника. На первый взгляд, он представлен одним асцидиатным плодolistиком, который, однако, обладает некоторыми необычными особенностями (Doyle, Endress, 2014, 2018; Kvaček et al., 2016), в связи с чем существует также интерпретация гинееца *Ceratophyllum* как псевдомономерного (de Klercker, 1885; Iwamoto et al., 2003; Шамров, 2009).

### *Цели и задачи*

**Целью** работы стало исследование строения и морфогенеза побегов и репродуктивных структур у представителей родов *Nuphar* и *Ceratophyllum* и сопоставление характерных для данных групп особенностей в контексте изучения ранней эволюции покрытосеменных.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) изучить закономерности филлотаксиса побегов и исследовать ранние стадии развития цветков у двух видов рода *Nuphar*;
- 2) для трех видов рода *Ceratophyllum*, являющихся представителями трех из четырех клад, выделяемых внутри рода, изучить закономерности филлотаксиса побегов, а также

особенности формирования и расположения на них боковых структур и морфологическое разнообразие репродуктивных единиц;

3) на основе анализа полученных данных и литературных сведений предложить предпочтительные интерпретации строения побеговых систем и репродуктивных органов *Nuphar* и *Ceratophyllum*;

4) проанализировать возможное значение полученных в ходе работы данных и методических подходов для понимания ранней эволюции цветковых растений.

#### *Научная новизна*

Изучены закономерности строения и развития побеговых систем и репродуктивных структур двух видов рода *Nuphar* и трех видов рода *Ceratophyllum*. Впервые зафиксировано формирование коллатеральных почек у представителей семейства Nymphaeaceae. На новом уровне знаний и с привлечением оригинальных данных обоснована концепция моноподиального нарастания корневищ *Nuphar* и латерального положения цветков на них. Впервые проведен количественный анализ характера расположения чашелистиков у представителей рода *Nuphar*, который позволил обосновать представления о расположении пяти чашелистиков в двух кругах, а не в одном пентамерном круге. Использование этого же методического аппарата позволило опровергнуть предложенную ранее интерпретацию юрского ископаемого *Nanjinganthus* как цветка с пентамерным околоцветником. Обобщение этих данных указывает на отсутствие пентамерии в цветках древнейших покрытосеменных. Впервые опубликованы данные о характере развития и разнообразии планов строения цветка европейских видов рода *Nuphar*, документированные изображениями, полученными с помощью сканирующей электронной микроскопии. Показано, что наибольшее разнообразие наблюдается в расположении тычинок. Впервые документированы случаи образования второго круга плодолистиков в гинецее *Nuphar* (у *N. pumila*).

С привлечением оригинальных данных предложена новая интерпретация строения побеговых систем *Ceratophyllum*, подразумевающая наличие сериальных комплексов почек в пазухах листьев. Впервые с использованием сканирующей электронной микроскопии изучены особенности развития вегетативных и репродуктивных органов *Ceratophyllum tanaiticum*. На основе изучения структуры и разнообразия женских репродуктивных структур впервые обосновано представление о наличии у представителей рода *Ceratophyllum* нижней завязи. Получены новые свидетельства в пользу гипотезы о том, что ближайшими современными родственниками Ceratophyllaceae являются представители семейства Chloranthaceae.

#### *Теоретическая и практическая значимость работы*

В ходе работы получены оригинальные данные по строению и развитию побеговых систем и репродуктивных органов представителей двух архаичных групп покрытосеменных растений, а также предложены интерпретации наблюдаемых особенностей и закономерностей, произведен аргументированный выбор между возможными конкурирующими точками зрения.

Восполнение пробелов в фактических сведениях о представителях родов *Nuphar* и *Ceratophyllum* важно для составления корректных наборов данных, лежащих в основе молекулярно-филогенетических исследований. Выбор интерпретации наблюдаемых признаков вегетативной и генеративной сферы этих растений влияет на представления о строении гипотетического общего предка покрытосеменных. Установление характера расположения частей цветка представителей порядка Nymphaeales играет ключевую роль в рассуждениях о строении цветка общего предка покрытосеменных растений, и наши результаты о циклическом характере расположения органов цветка *Nuphar* позволяют более четко описать характер неоднородности типов филлотаксиса в базальной граде покрытосеменных. Наши результаты будут востребованы и уже обсуждаются палеоботаниками и специалистами по морфологии и эволюции растений. Полученные нами данные по развитию цветков *Nuphar* использованы в работе по математическому моделированию развития цветка у базальных покрытосеменных (Walch, Blaise, 2022). Новые подходы к интерпретации морфологических признаков *Ceratophyllum*, развитые в наших исследованиях, важны для понимания эволюции гинецея в обширной кладе, включающей подавляющее большинство видов покрытосеменных растений. Результаты работы могут быть использованы в учебном процессе в высших учебных заведениях. Вид *Ceratophyllum demersum* широко распространен и имеет важное хозяйственное значение как компонент гидробиологических систем (Mjelde, Faafeng, 1997; Cun et al., 2022; Petrov et al., 2023), в связи с чем фундаментальное изучение роголистника и факторов, влияющих на его рост и формирование побеговых систем, оказывается важным в научно-практическом отношении. Изучение особенностей биологии развития *Ceratophyllum tanaiticum* может быть востребовано при ведении региональных Красных книг, в которые включен этот вид.

#### *Методология и методы исследования*

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический. Для выполнения работы были использован комплекс дополняющих друг друга методик, включающий получение серийных срезов органов растений и исследование их при помощи светового микроскопа, а также метод сканирующей электронной микроскопии. Были получены и проанализированы количественные данные по расположению чашелистиков *Nuphar* и частей ископаемого *Nanjinganthus*, а также по распределению вегетативных и генеративных органов на побеге *Nuphar*. В методическом отношении новым был подход с использованием диаграмм-разверток, который позволяет анализировать побеги с большим числом узлов и цветки с выпуклым цветоложем и большим числом частей.

#### *Положения, выносимые на защиту*

1. Отклонения от типичного пазушного ветвления характерны для двух не связанных близким родством групп древнейших водных покрытосеменных растений – семейства Nymphaeaceae и рода *Ceratophyllum*. Корневище *Nuphar* является моноподиальным со спиральным филлотаксисом, цветки занимают латеральные позиции на побеге.

Морфологическое строение побегов *Ceratophyllum* определяется накрест-супротивным листорасположением и формированием комплексов сериальных пазушных почек в сочетании с конкаулесценцией.

2. Расположение частей цветка *Nuphar* является циклическим. Чашечку *Nuphar* нельзя считать пентамерной. В расположении тычинок часто наблюдаются «сбои», число и характер которых варьирует от цветка к цветку.

3. Гинецей представителей рода *Ceratophyllum* является псевдомономерным. Железистый вырост (или выросты) гинецея *Ceratophyllum* представляет собой верхушку листочка околоцветника или стаминодия, приросшего к пестику. Завязь у роголистника, таким образом, является нижней.

#### *Степень достоверности и апробация результатов*

Результаты были получены с использованием современных методов ботаники с привлечением количественной обработки данных. Результаты диссертационной работы были доложены автором на V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 25—29 апреля 2022 года и на заседании кафедры высших растений Биологического факультета МГУ. Они были также представлены на IX Международной научной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2020» (Борок, Ярославская область, Россия, 17-21 октября 2020 г.), 7 конференции Европейского общества по эволюционной биологии развития (Голуэй, Ирландия, 26-29 июня 2018) и на заседании памяти В.А. Красилова (ПИН РАН, Москва, 1 декабря 2017).

#### *Публикации*

По теме диссертации опубликовано четыре статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. – Ботаника, а также тезисы трех докладов на конференциях.

#### *Личный вклад автора*

Заключается в работе с литературными источниками, сборе материала *N. lutea* и *N. pumila*, диаграммировании расположения органов на побегах *Nuphar* и *Ceratophyllum*, изучении материала с помощью сканирующего электронного микроскопа, изготовлении серийных срезов и изучении их с помощью светового микроскопа, количественном анализе углов между частями цветка *Nuphar* и органами *Nanjinganthus*, активном участии в осмыслении результатов, написании диссертационной работы. Результаты, представленные в работе, получены при непосредственном участии автора. Имена всех соавторов указаны в опубликованных работах.

#### *Структура и объем диссертации*

Диссертационная работа изложена на 182 страницах и включает следующие разделы: Введение, Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение результатов,

Заключение, Выводы, Благодарности, Список литературы. Рукопись включает 3 таблицы и 48 рисунков. Список литературы содержит 270 источников.

## **Основное содержание работы**

### **Глава 1. Обзор литературы**

В этой главе приведены литературные данные по строению побеговых систем и репродуктивных органов представителей порядков Nymphaeales и Ceratophyllales; рассмотрены предложенные в работах разных авторов конкурирующие интерпретации наблюдаемых фактов и закономерностей; затронуты вопросы, касающиеся сложностей, с которыми сталкиваются ученые при попытках реконструкции цветка общего предка покрытосеменных растений; подчеркнута значимость корректного определения состояний признаков архаичных представителей цветковых растений для филогенетических построений.

### **Глава 2. Материалы и методы**

Диссертационная работа выполнена на материале двух видов рода *Nuphar* (*N. lutea* и *N. pumila*) и трех видов рода *Ceratophyllum* (*C. demersum*, *C. submersum* и *C. tanaiticum*) из Средней России.

Расположение органов на корневищах *Nuphar* документировали, определяя последовательное расположение органов разного типа в генетической спирали филлотаксиса и учитывая рубцы от опавших органов. Для изучения морфогенеза побегов и цветков *Nuphar* и *Ceratophyllum* использовался метод сканирующей электронной микроскопии. Все работы, связанные с электронной микроскопией, выполнены в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Анатомическое строение цветков *Nuphar* и *Ceratophyllum* было изучено на серийных микротомных срезах. Для анализа расположения частей цветка *Nuphar* и боковых структур на побегах *Ceratophyllum* мы использовали метод построения диаграмм-разверток, при котором на одной из сторон цветка либо побега мысленно проводилась вертикальная линия «разреза», служащая левой и правой границей «развертки» расположения структур на плоскости.

### **Глава 3. Результаты**

#### **3.1. Закономерности расположения органов на оси побега *Nuphar***

Листья и цветки образуются на апексе побега как члены единой генетической спирали с углом дивергенции, близким к углу золотого сечения, т.е. к  $137,5^\circ$ , вследствие чего рубцы опавших органов совместно образуют на корневище явно выраженные парастихи. Генетическая спираль может иметь два различных направления (по и против часовой стрелки), причем это направление сохраняется при ветвлении корневища и, следовательно, должно быть одинаково для всех побегов, выросших из одного семени.

Цветки, как правило, располагаются парами, разделенные одним членом генетической спирали, то есть в позициях  $N$  и  $N+2$ , либо, реже, одиночно. Также были отмечены очень редкие случаи расположения двух цветков в соседних ( $N$ ,  $N + 1$ ) позициях генетической спирали.

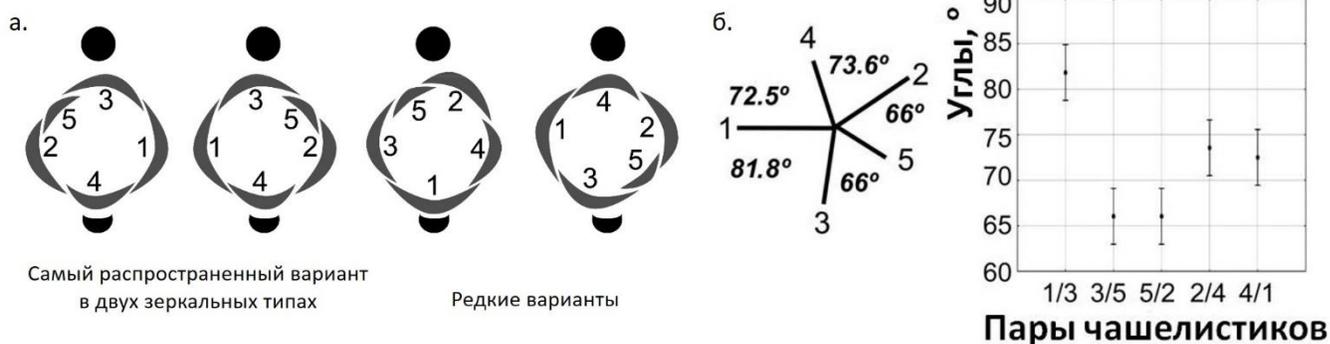
Боковые побеги расположены в пазухах кроющих листьев, которые в большинстве случаев сопровождаются цветком в позиции N+2. В отличие от цветков, боковые побеги, как правило, формируются лишь на латеральных поверхностях корневища. В пазухах листьев, в которых нет боковых побегов, спящие почки отсутствуют. Нам удалось обнаружить два случая наличия двух боковых побегов в пазухе общего кроющего листа, которые, по-видимому, возникли из коллатеральных почек. Как и в случаях с единственным пазушным побегом, кроющий лист группы пазушных побегов в обоих случаях сопровождался цветком в позиции N+2.

### 3.2. Особенности строения цветка *Nuphar*

Развитые цветки располагаются на длинных цилиндрических цветоножках, каждая из которых, в свою очередь, сидит на коротком цилиндрическом основании. При основании цветоножки имеется один или, реже, два чешуевидных филлома. Почти во всех изученных нами цветках *N. lutea* имелся один чешуевидный филлом, располагавшийся в абаксиальном положении относительно корневища, несущего цветок. Нам удалось обнаружить лишь два цветка *N. lutea* с двумя чешуевидными филломами в основании цветоножки. В этих цветках одна чешуйка располагалась абаксиально (в точности так же, как единственная чешуйка у остальных цветков), а вторая – почти адаксиально, но несколько по-разному в каждом из случаев.

Пять **чашелистиков** располагаются квинкунциально, то есть таким образом, что два из них являются внешними, два – внутренними, а один – внешним по отношению к одному соседу и внутренним по отношению к другому (рисунок 1а). При этом чашелистики могут располагаться как по часовой стрелке, так и против нее, причем оба этих типа могут встречаться в цветках одного и того же растения. Два цветка одной пары (см. раздел 3.1.) могут иметь противоположные типы расположения чашелистиков.

Для 23 цветков, изученных на ранних стадиях развития, мы измерили углы между чашелистиками (рисунок 1б). Средний угол между чашелистиками 1 и 2 оказался больше, чем угол между чашелистиками 2 и 3 (около 146° и 132° соответственно, и это различие значимо). Четвертый чашелистик образуется между чашелистиками 1 и 2 примерно на равном расстоянии между ними (средние значения углов составляют 72.5° и 73.6°, и различие между ними не значимо). Пятый чашелистик формируется прямо посередине между чашелистиками 2 и 3.

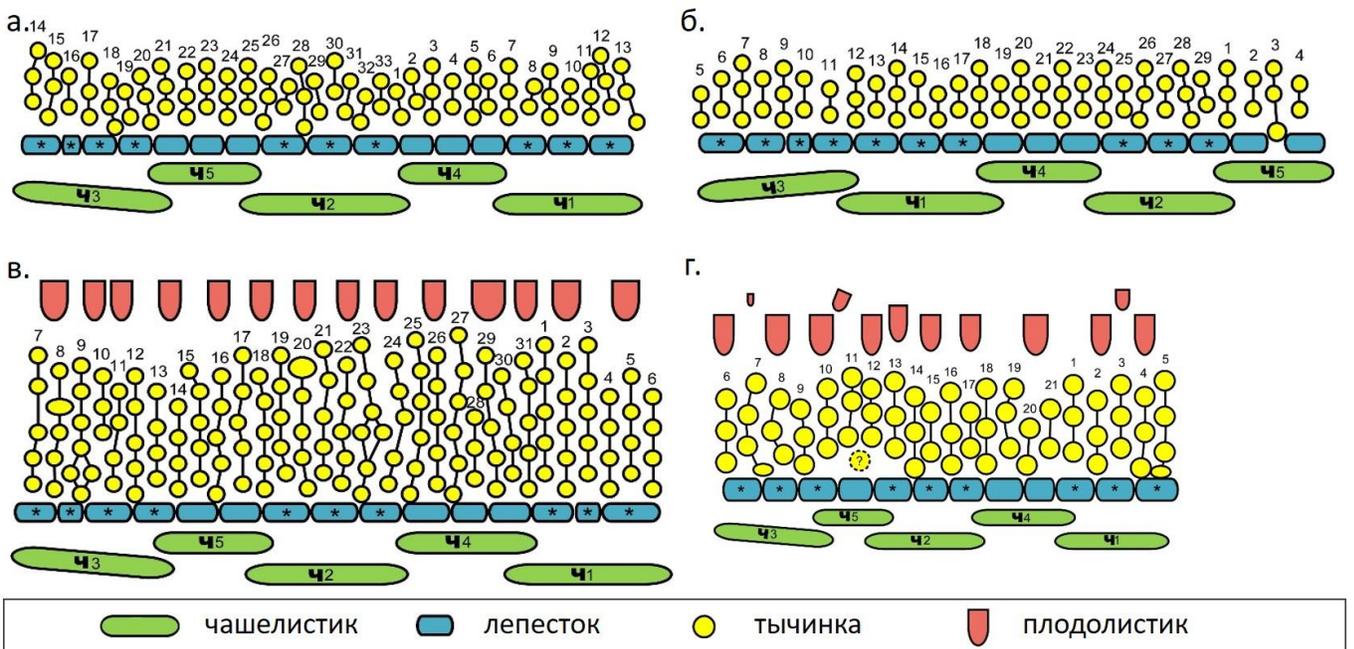


**Рисунок 1. а.** Диаграммы вариантов взаимного расположения чешуйки и чашелистиков у *N. lutea* в цветках с одной чешуйкой. **б.** Средние значения и доверительные интервалы для

углов между смежными чашелистиками (на основе измерений расположения чашелистиков в 23 цветках *N. lutea* на ранних стадиях развития).

Развитые **лепестки** у *N. lutea* намного короче чашелистиков, имеют узкие основания и заходят краями друг за друга. Как правило, они расположены в одном круге.

**Тычинки** в норме располагаются чередующимися кругами. Поскольку тычинки наружного круга андроеца, как правило, чередуются с лепестками, в идеальном случае цветок должен иметь  $N$  лепестков,  $2N$  ортостих андроеца и два равных набора левозакрученных и правозакрученных парастих – по  $N$  в каждом. На рисунке 2а представлена развертка одного из цветков *N. lutea*, имеющего  $2N$  ортостих в андроеце (впрочем, в расположении тычинок данного цветка имеется ряд других отклонений от «идеального» состояния). Большинство цветков кубышки в той или иной степени отклоняются от «идеальной» схемы, предполагающей наличие  $2N$  ортостих и  $N$  парастих каждого из направлений. Нередко наблюдается «выпадение» или «добавление» ортостихи (по сравнению с ожидаемым числом), что приводит к возникновению цветков с «нецелой мерностью», то есть с неравным числом лево- и правозакрученных парастих (рисунок 2б). В некоторых случаях расположение тычинок можно описать как неупорядоченное.



**Рисунок 2.** Развертки цветков *N. lutea* (а – в) и *N. pumila* (г.) а., б. – цветки на стадии заложения внутренних кругов андроеца. в., г. – цветки с заложившимся гинецеем. Ч1 – Ч5 – чашелистики в порядке заложения. Звездочками отмечены лепестки, расположенные на секторах Ч1 – Ч3. Вертикальными линиями показаны ортостихи андроеца. Знаком вопроса обозначен орган, природа которого (лепесток или тычинка) на данной стадии развития цветка не ясна.

Полностью асцидиатные, конгенитально сросшиеся по всей длине **плодолистки** *Nuphar* обычно формируют один круг и чередуются с внутренними тычинками, насколько позволяет

расположение последних (рисунок 2в). Помимо цветков с одним кругом плодолистиков, у *N. pumila* нами впервые были обнаружены цветки с двумя кругами гинецея. Плодолистики внутреннего круга (рисунок 2г) являются стерильными.

### **3.3. Заложение органов на апексе побега и морфогенез цветка у двух видов рода *Nuphar***

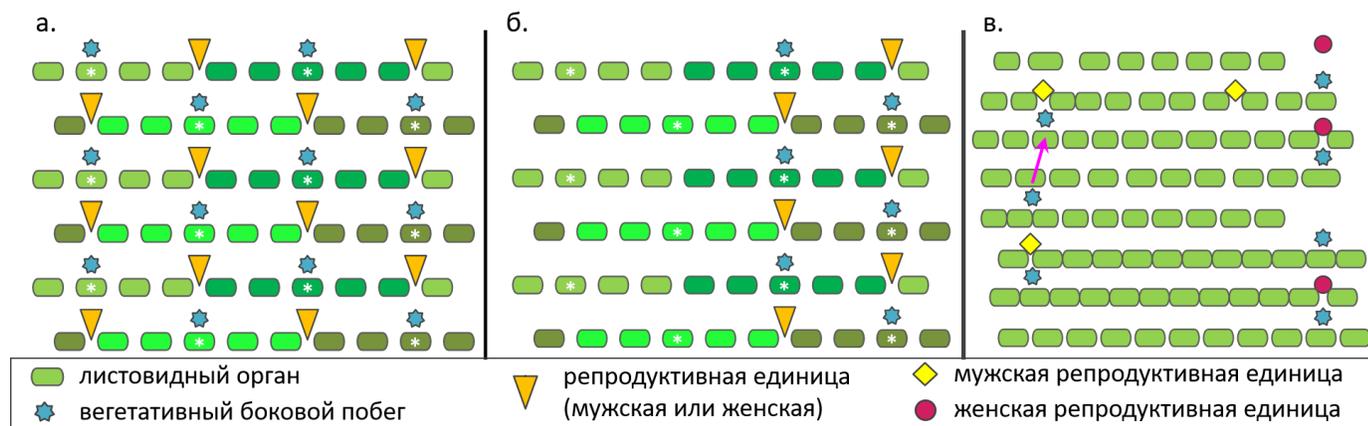
На апексе побега в спиральной последовательности с углом дивергенции, близким к углу золотого сечения ( $137,5^\circ$ ), акропетально формируются примордии. Примордий, который в конечном итоге даст начало цветку, изначально округлый в очертаниях, затем одновременно на его абаксиальной и адаксиальной сторонах соответственно формируются зачаток чешуевидного филлома и примордий собственно цветка. В ходе последующего развития цветка происходит интеркалярный рост цветоножки, в результате которого чешуевидный филлом постепенно отделяется от чашелистиков. На обособившемся примордии собственно цветка образуются зачатки чашелистиков. Момент начала формирования лепестков отделен от заложения последнего чашелистика довольно длительным пластохроном. Лепестки закладываются в цветках *N. lutea* и *N. pumila* почти одновременно. Первые пять лепестков появляются на радиусах между чашелистиками. Первые тычинки, как правило, возникают на радиусах между лепестками и на секторах первых чашелистиков. Заложение лепестков и первых тычинок перекрывается во времени. Заложение гинецея отделено от заложения андроеца длинным пластохроном. Плодолистики закладываются одновременно, и их щелевидные отверстия выглядят как радиальные бороздки, расположенные на лопастях гинецея.

### **3.4. Общие закономерности строения побеговых систем *Ceratophyllum***

Вегетативные листовидные органы производят впечатление расположенных мутовками листьев, однако при детальном рассмотрении ранних стадий развития побега становится понятно, что в каждом узле имеются «настоящие» листовые пластинки двух супротивных листьев, а по бокам от каждой из них – несколько дополнительных листовидных органов, которые можно интерпретировать как результат преобразования прилистников. При этом каждый лист может иметь более двух прилистников.

Побеги *Ceratophyllum* формируют боковые оси двух типов: вегетативные боковые побеги и репродуктивные единицы, которые могут быть мужскими либо женскими. Мужские репродуктивные единицы *Ceratophyllum* представляют собой собрания сидячих двурогих на верхушке тычинок, окруженных общей оберткой – мутовкой листовидных придатков. Женские репродуктивные единицы состоят из единственного пестика и окружающей его обертки. Вегетативные боковые побеги формируются, как правило, в пазухах отдельных листовидных органов, интерпретируемых как листовые пластинки. Репродуктивные единицы располагаются на радиусах между листовидными органами, производя впечатление внепазушных. Боковые побеги и большинство репродуктивных единиц приурочены к нескольким ортостихам (их бывает не более 4), причем оси двух типов чередуются между собой как вдоль ортостихи, так и между соседними ортостихами на уровне узла. На поперечном сечении стебля радиусы соседних

ортостих расположены под углом, близким к 90°, друг к другу (рисунок 3а, б). Все или большинство женских репродуктивных единиц определенного участка побега, как правило, сгруппированы на одной ортостихе, которую можно назвать «ведущей» для данной части побега роголистника (рисунок 3 в). На протяжении побега роль ведущей может переходить от одной ортостихи к другой. В пределах ведущей ортостихи женские репродуктивные единицы чередуются с боковыми веточками (рисунок 3 в).



**Рисунок 3.** Диаграммы-развертки расположения боковых структур на побегах *Ceratophyllum*. а., б. Обобщенные диаграммы в соответствии с накрест-супротивной интерпретацией филлотаксиса. Одинаковыми оттенками зеленого показаны листовидные органы, соответствующие листьям, принадлежащим одной и той же ортостихе. Белыми звездочками отмечены листовидные органы, интерпретируемые как листовые пластинки. а. Боковые структуры присутствуют во всех потенциально возможных позициях и образуют четыре ортостихи. б. Боковые структуры образуют только две ортостихи. в. Диаграмма побега *C. submersum*. Все женские репродуктивные единицы принадлежат ведущей ортостихе. Стрелкой отмечен участок искривления ортостихи.

### 3.5. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum submersum*. Анализ диаграмм побегов

Расположение боковых структур на побегах данного вида в целом соответствует общим закономерностям, описанным выше, однако не во всех позициях, где можно ожидать наличие боковых структур, они присутствуют.

### 3.6. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum submersum*. Формирование органов на апексе побега

Верхушка побега асимметрично изогнута по направлению к поверхности воды. Боковой побег, принадлежащий ведущей ортостихе, и листовидный орган, который можно интерпретировать как пластинку кроющего листа, закладываются единым примордием раньше, чем становятся различимы зачатки остальных листовидных органов узла. Среди всех листовидных органов узла самым последним обособляется тот, на радиусе которого расположен боковой побег. Репродуктивные единицы, принадлежащие ведущей ортостихе, закладываются

практически одновременно с листовидными органами соответствующих узлов и располагаются на радиусах между ними.

### **3.7. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum submersum*. Становление филлотаксиса боковых побегов**

Первые листья бокового побега – два профилла – располагаются в трансверзальных позициях и состоят из листовой пластинки и двух прилистников. Листья во втором узле побега располагаются накрест-супротивно по отношению к листьям первого узла.

### **3.8. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum tanaiticum***

Строение побеговых систем *C. tanaiticum* соответствует описанным выше общим закономерностям, но боковые побеги и репродуктивные единицы, как и у *C. submersum*, присутствуют не во всех позициях, где можно было бы ожидать их наличие.

### **3.9. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum demersum***

Строение побеговых систем *C. demersum* в целом соответствует общим для побегов *Ceratophyllum* закономерностям, но боковые побеги и репродуктивные единицы, как и у *C. submersum* и *C. tanaiticum*, присутствуют не во всех возможных позициях.

### **3.10. Строение и развитие женской репродуктивной единицы *Ceratophyllum demersum***

Женские репродуктивные единицы *C. demersum* практически сидячие. Абаксиальная часть кольцевого валика гинецея на ранних стадиях его развития шире, чем его адаксиальная часть. На чуть более поздней стадии заметно более интенсивное развитие адаксиальной части валика гинецея. На абаксиальной или абаксиально-трансверзальной поверхности пестика уже заметен железистый вырост. У зрелых пестиков абаксиальный железистый вырост находится ниже отверстия гинецея на некотором расстоянии от него.

В одном из изученных пестиков нам впервые удалось наблюдать наличие двух железистых выростов равного размера (при этом завязь в данном цветке была одногнездная).

В большинстве изученных нами пестиков *C. demersum* единственный дистальный вырост располагался на одном радиусе с местом прикрепления семяпочки. Нам также удалось обнаружить пестик с двумя дистальными выростами равной длины, расположенными симметрично в трансверзальных позициях с небольшим смещением на адаксиальную сторону пестика и ряд промежуточных вариантов с двумя выростами неравной длины, в разной степени сросшимися между собой. Изученные нами женские пестики с единственным железистым выростом гинецея имели одногнездную завязь с прикрепленной адаксиально единственной ортотропной семяпочкой. Семяпочка прикрепляется существенно базальнее места расположения железистого выроста, с противоположной стороны от него. Обнаруженный нами пестик с двумя железистыми выростами гинецея и одногнездной завязью, имел не два, а три прокампбиальных тяжа в стенке завязи.

Помимо пестиков с одногнездной завязью, нам впервые удалось обнаружить пестик *C. demersum* с разным числом гнезд в проксимальной и дистальной частях завязи. В проксимальной своей части завязь была двухгнездной, гнезда имели одинаковый размер, в каждом из гнезд горизонтально располагалась семяпочка. Граница между гнездами завязи проходила в трансверзальной плоскости. Дистальная часть завязи была одногнездной, с единственной семяпочкой. Этот пестик имел два железистых выроста, каждый из которых располагался напротив соответствующей семяпочки проксимальной части завязи: один – с адаксиальной стороны пестика, другой – с его абаксиальной стороны, а также два длинных нежелезистых адаксиально-трансверзальных выроста равного размера.

### **3.11. Строение и развитие женской репродуктивной единицы *Ceratophyllum submersum***

Женские репродуктивные единицы *C. submersum* по строению и развитию сходны с таковыми *C. demersum*. Особенностью пестиков *C. submersum* является частое наличие короткого зубовидного абаксиального или абаксиально-трансверзального дистального выроста (помимо длинного адаксиального дистального выроста). В некоторых пестиках абаксиально-трансверзальный зубовидный вырост срастается латерально с длинным адаксиальным выростом. Абаксиальный железистый вырост гинецея очень короткий и зачастую состоит всего из нескольких клеток. Он может быть интерпретирован как рудимент слизевыделяющей железки.

### **3.12. Строение и развитие женской репродуктивной единицы *Ceratophyllum tanaiticum***

На стадии цветения женские репродуктивные единицы *C. tanaiticum* сидячие, однако позднее участок оси репродуктивной единицы проксимальнее мутовки обертки удлиняется и формирует ножку, несущую обертку и молодой плод. У одного из пестиков *C. tanaiticum* нам удалось обнаружить явно выраженный треугольный в сечении вырост с абаксиальной стороны, который, однако, был значительно короче адаксиального выроста, также имевшегося у данного пестика. В другой репродуктивной единице, находившейся на ранней стадии развития (до удлинения адаксиального выроста пестика), наблюдался хорошо развитый железистый вырост на абаксиальной стороне валика гинецея. В еще нескольких пестиках в той же абаксиальной позиции между завязью и уровнем отверстия гинецея присутствовал рудимент железистого выроста.

## **Глава 4. Обсуждение результатов**

### **4.1. Формирование направления генетической спирали филлотаксиса главного побега *Nuphar* и его сохранение при ветвлении побега**

Характерной особенностью корневищ обоих изученных нами видов рода *Nuphar* является тот факт, что направление генетической спирали филлотаксиса сохраняется при ветвлении, то

есть все вегетативные потомки одного растения должны иметь сходную хиральность. Мы предполагаем, что онтогенетические механизмы, ответственные за сохранение хиральности боковых побегов при ветвлении корневищ, могут быть связаны с пространственными различиями между трансверсальной анодной (ближе к завершению генетической спирали) и трансверсальной катодной (ближе к началу генетической спирали) частями пазухи кроющего листа бокового побега (El et al., 2020).

#### **4.2. Закономерности расположения цветков на корневищах *Nuphar***

Складывается впечатление, что цветки *Nuphar* являются членами генетической спирали филлотаксиса побега наравне с листьями. В отличие от боковых побегов, цветки выглядят внепазушными. Наши наблюдения подтверждают, что в основании цветоножки у многих цветков *Nuphar* присутствует маленький чешуевидный филлом (в некоторых случаях два чешуевидных филлома), который смещен на ось репродуктивной структуры, несущую цветок. У *Nuphar*, как и у *Nymphaea*, цветки часто располагаются «парами» (в позициях N, N + 2 генетической спирали).

Симподиальная гипотеза для корневищ рода *Nuphar* встречает ряд противоречий, главным из которых является наличие редких, но четко задокументированных случаев расположения цветков в позициях N, N + 1. В связи с этим мы полностью поддерживаем мнение более ранних авторов о моноподиальном типе нарастания корневищ *Nuphar*.

По мнению M.F. Moseley (1972), цветок кубышки находится на оси третьего порядка в пазухе чешуйки. Пластохрон между образованием чешуевидного филлома и первого чашелистика гораздо длиннее, чем между формированием любых двух чашелистиков. При исследовании ранних стадий развития цветка при помощи сканирующего электронного микроскопа заметно, что флоральная меристема четко отграничена от проксимальной части боковой оси. Анализируя эти данные, можно предположить, что чешуевидный филлом принадлежит боковой оси, а цветок формируется в пазухе данного филлома, завершая ось третьего порядка. На первый взгляд, заложение чешуйки и цветка в виде первоначально общего зачатка подтверждает морфологическую приуроченность чешуйки к боковой оси, однако случаи смещения кроющего листа на цветоножку (явление рекаулесценции) хорошо известны у большого числа покрытосеменных растений (например, Endress, Igersheim, 2000; Endress, Lorence, 2020). Заложение кроющего листа и пазушного цветка в виде единого зачатка также известно у ряда таксонов (например, Remizowa et al., 2013). Наконец, принимая чешуйку (или чешуйки) кубышки как орган бокового побега, мы делаем вывод о внепазушной природе этого бокового побега (в то время как боковые вегетативные побеги кубышки пазушные). Следовательно, существует веская группа аргументов в поддержку точки зрения о том, что чешуйка кубышки (в случае наличия двух чешуек – первая из них) есть орган главной оси (корневища) и представляет собой редуцированный кроющий лист цветка (Endress, Doyle, 2009). В рамках этой гипотезы цветок, таким образом, завершает ось второго, а не третьего, порядка.

### **4.3. Закономерности ветвления корневищ *Nuphar* и выбор программы развития боковых осевых органов**

Наиболее характерной особенностью расположения боковых структур на корневищах *Nuphar* является наличие пар «цветок-цветок» или «цветок-боковой побег» (в позициях N, N + 2 генетической спирали). Физическое расстояние между позициями N и N+2 на толстом корневище с укороченными междоузлиями гораздо меньше, чем между позициями N и N+1. Это дает повод задуматься о возможном существовании гипотетических морфогенетических сигналов, распространяющихся вдоль парастихи и влияющих на морфологическую природу дифференцирующихся органов. В настоящий момент данная гипотеза носит чисто умозрительный характер. Наши предварительные данные говорят о том, что число и расположение цветков на корневищах определяется, вероятно, в первую очередь эндогенными факторами (El et al., 2020).

Не менее интригующей представляется нам закономерность расположения боковых побегов на корневище. С одной стороны, расположение боковых побегов в подавляющем большинстве случаев явно связано с расположением цветков. Однако, если цветки могут быть расположены на любых поверхностях корневища, в том числе и на нижней, боковые побеги почти во всех случаях развиваются только на боковых поверхностях. Исходя из сказанного, можно сделать предположение о возможном двухступенчатом характере регуляции морфогенеза боковых структур на корневище кубышки (El et al., 2020). Сначала относительно случайным образом, но с учетом правила N, N+2, (N+4), определяется расположение позиций органотаксиса, в которых будет развиваться боковая осевая структура, то есть на данном этапе допускается возможность ветвления как такового. Затем, на втором этапе регуляции, в тех случаях, когда один из элементов пары оказывается на боковой поверхности корневища, в нем может развиваться боковой побег.

### **4.4. Расположение чашелистиков *Nuphar* в двух неравных кругах**

Две основные интерпретации расположения чашелистиков у *Nuphar* заключаются в следующем: (1) чашелистики расположены по спирали (спиральные цветки довольно распространены у базальных покрытосеменных) и (2) чашелистики, как у большинства высших двудольных, расположены в одном круге, чашечка пентамерная. Однако наши количественные данные не подтверждают ни одну из этих гипотез и развивают представления Р.К. Endress (2001) о расположении чашелистиков *Nuphar* в двух кругах. Мы предлагаем следующую интерпретацию полученных средних значений углов между чашелистиками *N. lutea*. Имеются три чашелистика наружного круга, углы между которыми не равны между собой. По этой причине внутренний круг чашечки представлен лишь двумя чашелистиками: на секторе между чашелистиками 1 и 3 недостаточно места для формирования еще одного чашелистика второго круга. При этом для двухкруговой чашечки *N. lutea* выполняется главное свойство циклического филлотаксиса: чередование органов соседних кругов (El et al., 2020).

#### **4.5. Значение количественного подхода при анализе типов расположения элементов цветка**

Возможности применения метода количественной оценки признаков строения цветка заслуживают особого внимания в рамках эволюционных исследований (Sauquet et al., 2017). Двойной околоцветник с пентамерной чашечкой – редкая для архаичных групп покрытосеменных особенность. Однако в последние годы был описан ряд юрских ископаемых, например, *Nanjinganthus*, отнесенный соответствующими авторами к покрытосеменным (Fu et al., 2018). Q. Fu с соавторами (Fu et al., 2018), а также развившие их идеи D.W. Taylor и H. Li (2018) подчеркивали, что элементы «цветка» *Nanjinganthus* напоминают пентамерный околоцветник высших двудольных, обращая внимание на чередование элементов внешнего и внутреннего кругов. Таксономическое положение *Nanjinganthus* ставится под сомнение в ряде работ (Herendeen et al., 2017; Coiro et al., 2019). Использование количественного подхода к определению типа расположения элементов околоцветника позволило нам показать, что интерпретация околоцветника как двухкругового является неубедительной, и, в отсутствие других явных признаков цветковых растений, отнесение *Nanjinganthus* к покрытосеменным является недостаточно обоснованным (Sokoloff et al., 2020).

#### **4.6. «Правый» и «левый» типы почкосложения чашелистиков *Nuphar***

Мы обнаружили некоторую автономность чашечки *Nuphar* от других структур в ходе ее развития. Направление «спирали» заложения чашелистиков (право- или левозакрученная) не зависит от направления генетической спирали филлотаксиса корневища, что контрастирует с сохранением хиральности при ветвлении корневища.

#### **4.7. Закономерности расположения лепестков в цветках *Nuphar***

По нашим наблюдениям, относительные размеры зачатков лепестков *N. lutea* не всегда отражают порядок их формирования.

#### **4.8. Развитие андроцея *Nuphar* и закономерности его органотаксиса**

Мы придерживаемся интерпретации андроцея *Nuphar* и других представителей Nymphaeaceae как циклического с теми или иными отклонениями от «идеальной» циклической модели (Endress, 2001; Schneider et al., 2003). При этом цветки с  $N$  и  $N + 1$  парастихами можно рассматривать как циклические, но с нецелой мерностью, равной  $N+1/2$  (El et al., 2020). Интересной особенностью циклических цветков с нецелой мерностью является то, что все круги в этом случае оказываются соединены в единую очень пологую спираль, соседние витки которой на каждом секторе цветка производят впечатление кругов. Использование понятия нецелой мерности хорошо согласуется с идеей о циклической природе цветков у всех Nymphaeales. В противном случае необходимо рассматривать признак расположения тычинок у этих растений как полиморфный, варьирующий между крайне своеобразным спиральным и циклическим.

#### **4.9. Особенности гинецея *Nuphar***

Значительное варьирование в строении гинецея у *N. pumila* показывает необходимость более детального изучения его развития на материале из разных местонахождений. Нам впервые удалось обнаружить случаи возникновения второго круга гинецея у *N. pumila*, состоящего из стерильных плодолистиков.

#### **4.10. Роль эндогенных и экзогенных факторов в ходе развития цветка *Nuphar***

L.P. Ronse De Craene (2018) дал обзор представлений о возможной роли механического давления при развитии цветков покрытосеменных. Примером воздействия давления на поздних стадиях развития является андроцей *Nuphar*. Молодые зачатки тычинок все имеют примерно одинаковую полусферическую форму у обоих рассмотренных нами видов, а на поздних стадиях развития некоторые пыльники имеют необычную форму или оказываются ориентированы необычным образом. Это может быть обусловлено отклонениями от строго циклического органотаксиса андрогцея.

#### **4.11. Закономерности расположения боковых побегов и репродуктивных единиц у *Ceratophyllum***

Полученные нами данные подтверждают наблюдения авторов более ранних исследований по *C. demersum* и *C. submersum* (Strasburger, 1902; Schaepfi, 1935; Raynal-Roques, 1981; Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2015), а также показывают, что строение побегов *C. tanaiticum* подчиняется тем же общим закономерностям. Как и предшественникам, нам удалось наблюдать наличие ведущих ортоствей на побегах *Ceratophyllum*, которым принадлежит большая часть боковых веточек и женских репродуктивных единиц. При этом складывается впечатление, что для *C. tanaiticum* приуроченность женских репродуктивных единиц к одной ведущей ортоствей детерминирована менее строго, чем для *C. demersum* и *C. submersum*.

Наша интерпретация морфологии побеговых систем представителей рода *Ceratophyllum* подразумевает:

- 1) накрест-супротивный тип филлотаксиса;
- 2) наличие сериальных почек, нижняя (главная) из которых дает начало вегетативному побегу, а верхняя (дополнительная) – репродуктивной единице;
- 3) конкаулесценцию, в результате которой верхняя почка комплекса кажется принадлежащей последующему узлу;
- 4) возможность полного подавления нижней, верхней или обеих почек сериального комплекса в пазухах некоторых листьев (Sokoloff et al., 2022a).

#### **4.12. Варианты интерпретации гинецея представителей клады *Ceratophyllum* + *Chloranthaceae***

Наши наблюдения подтверждают наличие железистого выроста абаксиальной стороны гинецея *C. demersum*, описанного A. Iwamoto et al. (2003). У видов *C. submersum* и *C. tanaiticum*

железистый вырост нам удалось выявить лишь в части изученных цветков. Поскольку для *Ceratophyllum* характерно наличие слизевыделяющих железок на концах листовидных органов, элементов обертки и на верхушках тычинок, А. Iwamoto et al. (2003) с соавторами выдвинули предположение, что железистый вырост гинецея также является верхушкой филлома, в данном случае, верхушкой плодолистика. Однако, с учетом полученных нами данных, такая гипотеза встречает ряд противоречий. Во-первых, в зрелых цветках железистый вырост расположен значительно ниже отверстия гинецея. Во-вторых, обнаруженный нами цветок *C. demersum* с двумя железками имел одногнездную завязь. Модифицируя гипотезу А. Iwamoto et al. (2003), мы предполагаем, что железистый вырост гинецея *Ceratophyllum* является верхушкой редуцированного листочка околоцветника либо стаминодия. В этом случае завязь у роголистника оказывается нижней. Данная гипотеза согласуется и с предположением о родстве между родом *Ceratophyllum* и семейством Chloranthaceae, высказанным рядом авторов (Antonov et al., 2000; Endress, Doyle, 2009, 2015; Zeng et al., 2014).

Число дистальных выростов гинецея у представителей трех изученных нами видов роголистника может варьировать. Наблюдавшиеся нами варианты числа и расположения дистальных выростов гинецея *C. demersum* могут быть как (1) следствием случайного раздвоения дистального выроста по типу фасциации, так и (2) проявлением эволюционной тенденции к формированию типичного для роголистника единственного медианно-адаксиального выроста в результате продольного срастания двух его трансверзально-адаксиальных частей, причем последние могут принадлежать как одному и тому же плодолисту (гипотеза 2а), так и к разным плодолисткам (гипотеза 2б). Наблюдением, противоречащим гипотезе 1, является разное число гнезд в проксимальной и дистальной частях завязи одного из изученных нами цветков *C. demersum*: такое строение гинецея не удастся представить как результат «удвоения» типичного гинецея роголистника. К тому же, принимая во внимание, что в ряде изученных нами цветков трех видов *Ceratophyllum* дистальные выросты располагались в разных частях гинецея, более вероятно, что они принадлежат разным плодолисткам – гипотеза (2б), и гинецей, таким образом, является псевдомономерным (de Klercker, 1885; Шамров, 2009). В упомянутом цветке *C. demersum* с разным числом гнезд в проксимальной и дистальной частях завязи два дистальных выроста (которые были равного размера) по расположению напоминают комиссуральные рыльца, известные, в частности, у представителей семейства Papaveraceae, а также Aristolochiaceae (Igersheim, Endress, 1998; Endress, Igersheim, 1999). Интерпретация гинецея роголистника как возникшего в результате редукции немомомерного синкарпного гинецея с комиссуральными рыльцами – это наиболее простое объяснение наблюдаемых вариантов его строения. Принимая данную гипотезу, логично было бы пересмотреть и взгляд на возможность псевдомомерии у представителей семейства Chloranthaceae (Edwards, 1920, Swamy, 1953; Sokoloff, 2015), сближаемого с *Ceratophyllum* (Endress, Doyle, 2009, 2015).

#### **4.13. Особенности побеговых систем *Nuphar* и *Ceratophyllum*, приводящие к «нарушениям» геммаксиллярности**

Одной из необычных особенностей побеговых систем *Ceratophyllum* и *Nuphar* является кажущееся отклонение от геммаксиллярности, которое проявляется в отсутствии у репродуктивных структур явно выраженных кроющих листьев при явно пазушном положении вегетативных боковых побегов. При этом в распределении боковых побегов и репродуктивных структур у этих растений есть устойчивые связи. Формирование дополнительных почек (коллатеральных у *Nuphar* и сериальных у *Ceratophyllum*) в пазухах листьев также является неожиданным сходством двух изученных групп. Другое интересное заключение касается морфологических преобразований комплекса «кроющий лист + пазушная почка». В случае корректности предложенных гипотез, для обеих групп они связаны с метатопиями: конкаулесценцией генеративной почки у *Ceratophyllum* и рекаулесценцией чешуевидного филлома у *Nuphar* (El et al., 2020; Sokoloff et al., 2022a).

#### **4.14. Границы цветка в пределах репродуктивной структуры *Nuphar* и *Ceratophyllum***

Для представителей обоих видов нетривиальным оказывается вопрос о гомологии тех или иных органов, относящихся к репродуктивным структурам, и границах собственно цветка. Для *Nuphar* основным проблематичным моментом является вопрос принадлежности к цветку чешуевидного филлома (или двух филломов) при основании цветоножки. Другой вопрос касается гомологии «чашелистиков» и «лепестков» кувшинкоцветных таковым высших двудольных. Репродуктивные структуры *Ceratophyllum* имеют проксимальную мутовку листовидных придатков, напоминающую околоцветник, однако, по-видимому, таковым не являющуюся. В частности, если верна предложенная нами интерпретация железистого выроста гинецея *Ceratophyllum* как верхушки листочка околоцветника (или стаминодия), это исключает гомологию проксимальной обертки околоцветнику (Sokoloff et al., 2022b).

#### **4.15. Стабильные признаки и варьирование числа и расположения органов в репродуктивных структурах *Nuphar* и *Ceratophyllum***

Репродуктивным структурам *Nuphar* и *Ceratophyllum* характерно постоянство одних признаков и изменчивость других. Так, в цветках изученных видов *Nuphar* наиболее стабильным оказывается число и взаимное расположение чашелистиков, в то время как число лепестков и, в особенности, тычинок и плодолистиков, варьирует в некоторых пределах (El et al., 2020). Для женских репродуктивных единиц *Ceratophyllum* характерно варьирование числа, расположения и степени срастания дистальных выростов гинецея.

#### **Заключение**

В данной главе кратко подведены итоги выполненного исследования и показаны перспективы дальнейшей проработки темы. Так, требуется больше данных по расположению чешуевидных органов в цветках *Nuphar* с двумя чешуйками. Для лучшего понимания

особенностей строения цветка архаичных покрытосеменных необходимо изучение вариантов строения центра цветка *Nuphar*, которое, как показано в настоящей работе, отличается значительной лабильностью. В рамках изучения ранней эволюции гинецея цветка важно рассмотрение бóльших выборок разных стадий развития пестиков *Ceratophyllum* с разным числом, расположением и степенью срастания нежелезистых дистальных выростов. Использование количественного подхода к изучению расположения частей цветка разных покрытосеменных растений может быть рекомендовано для установления соответствия между принятыми для того или иного представителя интерпретациями органотаксиса и наблюдаемыми значениями углов между органами.

### **Выводы**

1. Отклонения от типичного пазушного ветвления, характерные для двух не связанных близким родством групп древнейших водных покрытосеменных растений, имеют разную морфологическую природу. У *Ceratophyllaceae* они связаны с осевым сдвигом верхней (в некоторых случаях – единственной развитой) почки сериального комплекса, а у *Nymphaeaceae* – с тенденцией к утрате кроющего филлома.

2. Для побегов *Nuphar* и *Ceratophyllum* характерны черты дорзивентальности. Расположение боковых осей разного типа вдоль материнского побега определяется сочетанием эндогенных факторов и приуроченностью всех или одного из типов боковых осей к дорзальной (*Ceratophyllum*) или латеральным (*Nuphar*) сторонам главной оси.

3. Двойной околоцветник с пентамерной чашечкой – редкая для архаичных групп покрытосеменных особенность. Цветки видов *Nuphar* с пятью чашелистиками не являются пентамерными. Представления о существовании юрских покрытосеменных с пентамерной чашечкой основаны на неверной интерпретации ископаемого материала и должны быть пересмотрены.

4. Андроцей в цветках *Nuphar* в типичном случае циклический с большим и неустойчивым числом элементов в круге. Андроцей некоторых цветков может быть описан в терминах циклического филлотаксиса с нецелой мерностью или, альтернативно, как имеющий крайне нетипичный вариант спирального филлотаксиса.

5. Гинецей *Nuphar* циклический, с одним или, редко, двумя кругами плодолистиков. В последнем случае плодолистки внутреннего круга стерильные.

6. Гинецей *Ceratophyllum* является псевдомономерным с нижней завязью.

### **Благодарности**

Я благодарна своему научному руководителю Д.Д. Соколову; М.В. Ремизовой и другим соавторам совместных публикаций; Е.В. Печенюк за предоставленный нам для исследования материал *Ceratophyllum submersum* и *C. tanaiticum*; Ю.О. Копылову-Гуськову за помощь в обработке количественных данных по побеговым системам и цветкам *Nuphar*; А.Г. Платоновой за поддержку и ценные советы по тексту работы; И.М. Калиниченко за ободрение в доведении работы до завершённой диссертации и помощь с

оформлением списка литературы; сотрудникам Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ за участие и помощь в подготовке и изучении материала методом сканирующей электронной микроскопии.

### **Список работ, опубликованных автором по теме диссертации**

#### ***Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI***

1) El E.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Developmental flower and rhizome morphology in *Nuphar* (Nymphaeales): an interplay of chaos and stability // *Front. Cell Dev. Biol.* 2020. Vol. 8. 00303. 1,86 печатного листа. IF 2021 = 6,081, SJR 2021 = 1,44.

2) Sokoloff D.D., El E.S., Remizowa M.V. Shoot development in members of an ancient aquatic angiosperm lineage, Ceratophyllaceae: a new interpretation facilitates comparisons with Chloranthaceae // *Symmetry.* 2022a. Vol. 14, №7. e1288. 1,56 печатного листа. IF 2021 = 2.940, SJR 2021 = 0,54.

3) Sokoloff D.D., El E.S., Pechenyuk E.V., Carrive L., Nadot S., Rudall P.J., Remizowa M.V. Refined interpretation of the female flower in *Ceratophyllum* sheds fresh light on gynoeceum evolution in angiosperms // *Front. Cell Dev. Biol.* 2022b. Vol. 10. e868352. 1,81 печатного листа. IF 2021 = 6,081, SJR 2021 = 1,44.

4) Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature // *New Phytol.* 2020. Vol. 228. P. 420-426. 0,38 печатного листа. IF 2021 = 10,323, SJR 2021 = 3,009.

#### ***Прочие публикации***

1) Эль Е.С. Особенности варьирования структуры цветка и побеговых систем в семействах Nymphaeaceae и Ceratophyllaceae // Материалы V (VIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 25 – 29 апреля 2022 г. Санкт-Петербург, 2022. С. 148 – 149.

2) Эль Е.С., Ремизова М.В., Соколов Д.Д. Как живет кубышка: морфогенез цветка и побега *Nuphar* (Nymphaeales) // Материалы Международной научной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2020» (Борок, Россия, 17 – 21 октября 2020 г.) Борок, Ярославль, 2020. С. 185 – 186.

3) Sokoloff D.D., Sadovnikova E.S., Pechenyuk E.V., Nadot S., Rudall P.J., Remizowa M.V. Female flower of the enigmatic basal angiosperm *Ceratophyllum* reinterpreted // EURO EVO DEVO 7th Meeting of the European Society for Evolutionary Developmental Biology. Programme. NUI Galway, 2018. P. 228.