

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

РЕМИЗОВА Маргарита Васильевна

ПАТТЕРНЫ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА У БАЗАЛЬНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ

Специальность 1.5.9 – ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2022

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный консультант: **Тимонин Александр Константинович,**
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Костина Марина Викторовна,**
доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры ботаники
Института биологии и химии ФГБОУ ВО
«Московский педагогический
государственный университет»

Нотов Александр Александрович,
доктор биологических наук,
профессор кафедры ботаники ФГБОУ ВО
«Тверской государственной университет»

Шнеер Виктория Семеновна,
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник лаборатории
биосистематики и цитологии ФГБУН
«Ботанический институт им. В.Л. Комарова
Российской академии наук»

Защита диссертации состоится «17» **февраля 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

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС ИСТИНА: <https://istina.msu.ru/dissertations/517582966/>

Автореферат разослан «__» декабря 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Д.М. Гершкович

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Цветок – основное эволюционное приобретение покрытосеменных растений, которое, наряду с другими признаками, обеспечило широкое расселение и главенство этой группы в растительных сообществах. Разнообразие планов строения цветков покрытосеменных растений складывается в основном из числа, взаимного расположения и наличия органов того или иного типа, особенностей срастания между ними (Leins, Erbar, 2010). Дополнительный вклад вносят цвет и форма органов, наличие эволюционных новообразований, например, нектарников разных типов. Выделение структурных типов в сравнительной морфологии (например, типов строения соцветия, цветка, гинецея) является в первую очередь выявлением определенной связи признаков друг с другом, включая признаки морфогенеза. Тем не менее, выявление морфогенетических корреляций и изучение их распространенности у тех или иных групп растений не стали магистральным направлением в изучении цветков покрытосеменных.

Цветки однодольных растений сами по себе редко становятся объектом исследования (например, Arber, 1925; Проханов, 1974; Dahlgren et al., 1985; Endress, 1995), обычно строение и эволюцию цветка в этой группе рассматривают в рамках общих представлений о строении и эволюции цветка покрытосеменных в целом. Связано это с тем, что однодольные в большинстве систем, включая современные, рассматриваются как производная группа, а их цветки принято считать достаточно однотипными, особенно в сравнении с высшими двудольными и базальными покрытосеменными.

С наступлением эры молекулярной филогенетики роль морфологии в ботанике была пересмотрена, морфологические исследования, в том числе связанные с изучением репродуктивных структур, получили несколько иную направленность (Endress, 2002; Scotland, Olmstead, Bennett, 2003; Wiens, 2004; Remizowa, Graham, Rudall, 2022). В первую очередь выясняют согласованность структурных признаков с молекулярно-филогенетическими данными. Эволюцию признаков строения цветка, в том числе и у однодольных, изучают, используя методы компьютерного анализа, основанные на топологии молекулярно-филогенетических деревьев (например, Endress, Doyle, 2007, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017). Для анализа морфологической эволюции целостность цветка искусственно разбивают на отдельные признаки. Однако цветки не развиваются изолированно, а включены в соцветия, где они являются частью сложной системы осей и филломов. Поэтому механистический подход с анализом отдельных признаков вряд ли является продуктивным, так как разные особенности одного организма тесно связаны друг с другом в силу функциональных и морфогенетических корреляций. Признаки цветка не комбинируются произвольно, какие-то сочетания оказываются предпочтительными, а какие-то встречаются реже, не для всех сочетаний признаков нам понятна их функциональная нагрузка (Endress, 2008). Выявление такого рода корреляций, осуществляемое через выявление паттернов строения и развития, представляется нам важным на пути к познанию структурного разнообразия цветков, пониманию филогенетической значимости морфологических признаков и закономерностей морфологической эволюции.

Степень разработанности темы исследования. Изучению морфогенеза цветка однодольных растений посвящено достаточно большое число работ, однако почти все они выполнены в целях систематики и таксономии отдельных достаточно узких групп растений или с целью выявить разнообразие и эволюционные преобразования какой-либо отдельной структуры цветка. Исследований, призванных выявить закономерности развития цветка у однодольных как целостного образования, очень мало. До сих пор одной из самых подробных сводок об особенностях морфогенеза цветка однодольных оставалась небольшая статья П.К. Эндресса (Endress, 1995). Главной особенностью морфогенеза цветка

однодольных Р.К. Endress считает тенденцию к образованию общих примордиев, обычно дающих начало лежащим на одном радиусе внутреннему элементу околоцветника и тычинке. На формирование крупных, вытянутых радиально, общих примордиев расходуется большой объем флоральной меристемы, из-за чего заложение гинецея задерживается и происходит на слегка вогнутом цветоложе. У однодольных без общих примордиев элементы околоцветника и тычинки закладываются по отдельности, а апекс цветка перед заложением гинецея выпуклый. Р.К. Endress предполагает, что тримерный цветок в силу того, что разделен на меньшее число секторов, чем пентамерный цветок высших двудольных, обладает большей стабильностью. Каждый сектор в тримерном цветке занимает относительно большой объем, поэтому всегда имеется место для заложения и нормального развития всех органов, составляющих данный сектор. В свою очередь это дает дополнительную возможность для образования общих примордиев и срастаний органов в пределах сектора. Сами флоральные примордии могут быть полисимметричными, моносимметричными и асимметричными, от этого зависит порядок заложения органов. Тип симметрии, характерный для флорального примордия, и порядок заложения органов не обязательно приводят к соответствующему типу симметрии зрелого цветка. Тем не менее, у растений с моносимметричным апексом цветка задержка в развитии абаксиальных органов является предпосылкой к образованию зигоморфных цветков (Endress, 1995). По мнению П.К. Эндресса, отклонения от общего тримерного пентациклического плана строения цветка у однодольных вторичны. Цветки однодольных с меньшим числом органов являются результатом редукции. При этом в силу тесной секторальной ассоциации элементов околоцветника и тычинок последовательно редуцируются не сами органы по отдельности, а целые сектора цветка, что непосредственно приводит к уменьшению мерности. В заключение автор отмечает, что накопленных данных по морфологии и развитию цветка у однодольных недостаточно для построения общей теории эволюции цветка в этой группе растений (Endress, 1995).

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы – выявление с использованием обширного оригинального материала закономерностей строения и развития цветков и соцветий однодольных растений с последующим выделением структурных типов и связанных с ними паттернов развития. В связи с этим были поставлены следующие задачи исследования: изучить строение и особенности морфогенеза цветка и соцветия у выбранных представителей базальных однодольных, по возможности на массовом материале; выявить корреляции между дефинитивной структурой цветков и соцветий и особенностями их морфогенеза и сделать предположения о возможных сценариях эволюции паттернов строения и морфогенеза репродуктивной сферы у однодольных.

Положения, выносимые на защиту.

1. У однодольных наблюдаются повторяющиеся паттерны строения и развития цветка и соцветия, не связанные с систематическим положением растений. Максимальное разнообразие наблюдается у представителей базальных для порядков семейств.
2. Признаки, определяющие разнообразие строения и развития цветка и соцветия у однодольных, не сочетаются произвольно. Существуют предпочитаемые и запрещенные комбинации признаков.
3. Наличие морфогенетических корреляций и запретов позволяет до некоторой степени предсказать характер развития цветка и соцветия по их дефинитивной структуре.

Методология и методы исследования. Методы, использованные в настоящей работе, подробно описаны в разделе «Материалы и методы». В основном в работе использованы методы сравнительной морфологии, цветки рассматривали как системные

объекты, являющиеся компонентами систем более высокого иерархического уровня – соцветий. Для выполнения задач исследования были использованы общепринятые стандартные методики изготовления серийных микротомных срезов и изучения образцов под сканирующим электронным микроскопом после сушки в критической точке.

Научная новизна. Впервые получены данные по строению и морфогенезу цветка у широкого круга таксонов из семейств Tofieldiaceae, Posidoniaceae Petrosaviaceae, Nartheciaceae, Triuridaceae, Dasypogonaceae, Rapateaceae и Eriocaulaceae. Существенно уточнены или дополнены сведения о строении и развитии цветков у представителей семейств Scheuchzeriaceae, Potamogetonaceae, Juncaginaceae, Dioscoreaceae, Melanthiaceae, Liliaceae и Asparagaceae. Показана связь между особенностями заложения органов цветка и наличием, числом и взаимным расположением филломов, окружающих цветок. Выдвинута гипотеза о способах эволюционной трансформации брактей и пути перехода к эбрактеозному соцветию. Рассмотрены вариации отклонения от типичного для однодольных тримерного пентациклического цветка, показаны модусы исчезновения внутреннего круга околоцветника и одного из двух кругов андроея, подтверждена гипотеза о переходе к апокарпии как о причине изменения типичного для однодольных плана строения цветка. Рассмотрен феномен общих примордиев как наиболее частой причины гетерохроний в развитии цветка. Выявлено разнообразие типов плодолистиков, установлен порядок формирования зон плодолистика, показано, что целиком асцидиатные плодолистики представителей Alismatales представляют собой отдельный структурный тип, они не гомологичны полностью асцидиатным плодолистиками базальных покрытосеменных. Для всех объектов с ценокарпным гинецеем выявлена относительная роль конгенитальных и постгенитальных срастаний в формировании гинецея. Показано разнообразие типов септальных нектарников у однодольных, предложена новая их классификация по критерию расположения секреторных поверхностей в той или иной зоне плодолистика. Предложена новая гипотеза об эволюции гинецея однодольных, учитывающая вторичность апокарпии в этой группе растений.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты и выводы имеют значение для понимания общих принципов устройства и морфогенеза цветков однодольных в целом. Они могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в ВУЗах, а также в сводках по морфологии, анатомии и систематике растений. Результаты исследования уже нашли отражение в справочной системе Angiosperm Phylogeny Web (Stevens, 2022), монографиях по систематике растений (Takhtajan, 2009; Jaklitsch et al., 2016) и фундаментальной сводке по диаграммам цветка покрытосеменных (Ronse De Craene, 2010, 2022). Обсуждаемые в работе подходы к анализу закономерностей морфогенеза цветка и их преобразований в ходе эволюции имеют методическое значение и могут быть использованы при изучении других групп растений, в том числе модельных объектов. С другой стороны, выявленные паттерны строения и морфогенеза цветка дают возможность использовать новые модельные объекты и тем самым избежать недостаточно обоснованных экстраполяций результатов изучения традиционных модельных объектов генетики развития и физиологии развития. В результате полевых исследований автора пополнились коллекции живых растений открытого и закрытого грунта ботанического сада МГУ и ГБС РАН, которые могут быть использованы как декоративные растения. Изучение особенностей морфогенеза имеет большое значение и для прикладных аспектов репродуктивной биологии растений.

Степень достоверности и апробация результатов диссертации. Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных данных. Результаты исследований были представлены на

многочисленных научных мероприятиях – конференциях, съездах, совещаниях и симпозиумах – включая международные, а также опубликованы в трудах конференций, симпозиумов, совещаний в виде полноразмерных рецензируемых статей. Материалы диссертации в виде устных докладов (перечислены только те конференции, где автор участвовал лично) доложены на: Юбилейной научной конференции «Николай Константинович Кольцов и биология XXI века (Москва, 2022), IX Международной научной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2020» (Борок, 2020); Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновации и традиции в современной ботанике», посвященной 150-летию со дня рождения академика В. Л. Комарова (48-е Комаровские чтения) (Санкт-Петербург, 2019); XVIII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2019); II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) (Москва, 2018); 6th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons (Натал, Бразилия, 2018); Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники ТвГУ «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017); II Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной памяти профессора А.П. Меликяна «Карпология и репродуктивная биология высших растений» (Москва, 2014); Euro Evo Devo Conference (Лиссабон, Португалия, 2012); всероссийской конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия» (Москва, 2012); Международной научной конференции, посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012); Early events in monocot evolution (Лондон, Великобритания, 2010); XII Московском совещании по филогении растений (Москва, 2010); The Fourth International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons & The Fifth International Symposium on Grass Systematics and Evolution (Копенгаген, Дания, 2008); Конференции по систематике и морфологии растений, посвященной 300-летию Карла Линнея (Москва, 2007); XVII International Botanical Congress (Вена, Австрия, 2005). Диссертация апробирована на заседании кафедры высших растений биологического факультета МГУ 01 декабря 2022 г.

Личный вклад автора. Все результаты, представленные в работе, получены самим соискателем или при его непосредственном участии в период с 2005 по 2022 г. Автору принадлежит выбор и обоснование темы, разработка задач и методов исследования, непосредственная подготовка и анализ материала, обобщение и изложение полученных результатов. Все описания и иллюстрации в диссертации являются оригинальными или взяты в переработанном виде из работ, написанных автором (лично или в соавторстве).

Публикации по теме диссертации. Непосредственно по теме диссертации опубликовано 28 статей, из них 5 статей в журналах из списка ВАК и 17 в журналах Web of Science.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов, списка литературы из 377 наименований. Текст изложен на 320 страницах и содержит 112 рисунков и 1 таблицу.

Благодарности. Автор благодарен всем, кто так или иначе помог в выполнении работы. Огромная благодарность коллегам, оказавшим помощь в сборе материала. Выражаю глубокую признательность моим соавторам и особенно Д.Д. Соколову, В.В. Чубу, М.С. Нуралиеву и Р.Ж. Rudall за многолетнее сотрудничество и возможность в любой момент

обсудить положения работы, и А.С. Зернову за полезное обсуждение и ценные замечания по тексту диссертации. Я глубоко благодарна моему научному консультанту – А.К. Тимонину, который много способствовал и стимулировал автора к завершению работы, оказывая всемерную поддержку. Мне особенно приятно выразить благодарность всему коллективу Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ, так как без их содействия данная работа не была бы возможна.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе представлен обзор существующих представлений о паттернах строения цветка и их эволюционных взаимоотношений в применении к однодольным растениям. Рассмотрены основные закономерности и паттерны морфогенеза цветка. Проведен анализ классификаций септальных нектарников и представлений об эволюции этих образований, приведены сведения о морфогенезе гинецея с септальными нектарниками. Показана фрагментарность и неконгруэнтность данных разных авторов, а также несоответствие многих ранее выдвинутых гипотез об эволюции цветка однодольных или его частей современным представлениям о филогении однодольных.

Глава 2. Материалы и методы

Для изучения были выбраны представители грады из нескольких порядков, находящихся в основании молекулярно-филогенетических деревьев базальнее *Asparagales* и коммелинид (APG IV, 2016). Для нашего исследования мы выбирали, по возможности, наименее изученных представителей с разным планом строения цветка. Также для проверки универсальности выявленных закономерностей нами были изучены несколько представителей аспарагоидных и коммелиноидных однодольных, обладающих цветками типичного для однодольных плана строения. Часть объектов целиком изучены нами впервые, для других в литературе представлены неполные сведения или наши данные позволили прояснить некоторые спорные интерпретации. При изучении строения соцветий мы в первую очередь обращали внимание на характер взаимного расположения цветков и осей соцветия, наличие кроющих листьев (брактей), филломов на цветоножке (брактеол) и ориентации цветка относительно оси соцветия и окружающих цветков филломов. При изучении строения цветка нас интересовали план строения цветка (мерность, полнота, срастание органов) и строение гинецея. Изучая строение гинецея, мы учитывали тип плодолистика, вклад конгенитального и постгенитального срастания в формирование гинецея, что отразилось в описании его зональности по терминологии W. Leinfellner (1950), приуроченность плацент и септальных нектарников к той или иной зоне плодолистика или гинецея. Основным методом работы был сравнительно-морфологический. Анатомическое строение цветков и соцветий изучали на постоянных препаратах серийных поперечных и продольных микротомных срезов с использованием светового микроскопа. Развивающиеся соцветия и цветки изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии на материале после сушки в критической точке. Всего изучены представители 28 родов однодольных, принадлежащих 17 семействам и 8 порядкам. Объем семейств принят согласно APG IV (2016).

Глава 3. Результаты исследования

В тексте работы для каждого рода приведены подробные, составленные по единому плану описания дефинитивной структуры цветка и соцветия и описания их морфогенеза. Ниже эти данные представлены в виде сводных таблиц и рисунков.

Для большей части исследованных нами растений характерны терминальные соцветия с рацемозным характером ветвления (терминология Endress, 2010) – открытые или закрытые кисти, колосья, головки (таблица 1). Реже встречаются тирсы и одиночные цветки. По наличию филломов на осях соцветия цветки можно разделить на имеющие только брактей, брактей и брактеолы и не имеющие ни брактей, ни брактеол. В соцветиях с брактеолами обычно развита только одна брактеола, наличие двух брактеол – редкое явление. Отдельную группу составляют объекты, на цветоножках которых имеются 3 и более филломов. Это представители *Tofieldiaceae* и *Rapateaceae*. Гомологии филломов под цветком представителей этих семейств до конца не ясны.

Таблица 1. Строение соцветия у изученных объектов.

Порядок	Семейство	Род	Тип соцветия	Терминальный цветок	Брактея	Филломы на цветоножке
Alismatales	Tofieldiaceae	<i>Tofieldia</i> spp.	Кисть	–	+	Подчашие, 3
		<i>Tofieldia pusilla</i>	Кисть	–	–	Подчашие, 3
		<i>Triantha</i>	Тирс из дихазиев	+	+	Подчашие, 3; брактеолы
		<i>Harperocallis flava</i>	Одиночный	+	–	Подчашие, 3
		<i>Harperocallis</i> spp.	Кисть	+	+	Подчашие, 3
	Scheuchzeriaceae	<i>Scheuchzeria</i>	Кисть	+	+	–
Juncaginaceae	<i>Triglochin</i>	Колос/кисть	+	–	–	
Maundiaceae	<i>Maundia</i>	Колос	–	–	–	
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton</i>	Колос	–/+	–/+	–	
Posidoniaceae	<i>Posidonia</i>	Колос	–	+	–	
Petrosaviales	Petrosaviaceae	<i>Petrosavia</i>	Зонтик	–	+	Брактеола, 1
		<i>Japonolirion</i>	Кисть	–	+	Брактеола, 1
Dioscoreales	Nartheciaceae	<i>Aletris</i>	Кисть	–	+	Брактеола, 1
		<i>Metanarthecium</i>	Кисть	–	+	Брактеола, 1
		<i>Narthecium</i>	Кисть	–	+	Брактеола, 1
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea tokoro</i>	Кисть/тирс из монохазиев	–	+	Брактеола, 1	
Pandanales	Triuridaceae	<i>Sciaphila</i>	Кисть	–	+	–
Liliales	Melanthiaceae	<i>Chamaelirium</i> <i>Paris</i>	Кисть Одиночный	– +	+	–
	Liliaceae	<i>Tricyrtis hirta</i> <i>T. formosana</i>	Тирс из ди- /монохазиев	+	+	Брактеолы, 2 Брактеола, 1
Asparagales	Asparagaceae	<i>Ledebouria</i>	Кисть	–	+	Брактеола, 1
Arecales	Dasypogonaceae	<i>Dasypogon</i>	Двойная головка	+	+	–
Poales	Rapateaceae	<i>Duckea</i> , <i>Guacamaya</i> , <i>Potarophytum</i> , <i>Saxofridericia</i>	Головка	–	+	Много
	Xyridaceae	<i>Xyris</i>	Колос	–	+	–
	Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon</i>	Головка	–	+	–

Взаимное расположение цветков, осей и филломов соцветия показано на рисунках (1-4). У большинства растений с брактями и без брактеол (рис. 1) цветки расположены таким образом, что медианный наружный листочек околоцветника находится на одном радиусе с брактеей (верхний ряд). Развитие элементов цветка (по крайней мере наружного круга

околоцветника) задерживается с абаксиальной стороны флоральной меристемы (со стороны брактей). Реже (*Dasypogon* и *Eriocaulon*) медианный листочек околоцветника занимает абаксиальное положение. *Chamaelirion* с зигоморфными поникающими цветками уникален в том, что ни один из листочков околоцветника не является медианным, по обе стороны от брактей расположены два маленьких листочка околоцветника (наружный и внутренний). Такое расположение листочков околоцветника позволяет обеспечить наклон цветка, не встречая препятствия в виде брактей.

У всех изученных в работе объектов с брактеей и одной брактеолой филлотаксис в соцветии спиральный, и единственная брактеола занимает трансверзальное или близкое к нему положение (рис. 2). У растений с кистями/колосьями положение брактеолы не закреплено строго: в пределах соцветия брактеола может быть расположена как слева, так и справа от цветка, ближе к оси соцветия или ближе к брактее. У объектов с тирсами из монохазиев положение брактеолы строго закреплено: она обычно расположена трансверзально, у первого цветка в монохазиях-извиликах в пределах тирса – только слева или только справа. На одном радиусе с брактеолой находится внутренний листочек околоцветника, ориентация цветка относительно оси соцветия и брактей может быть разной, так как положение брактеолы варьирует. Заложение околоцветника (по крайней мере наружного его круга) спиральное – первым закладывается листочек околоцветника, расположенный на одной линии с брактеолой, но на противоположной от нее стороне флоральной меристемы (угол дивергенции 180°).

У растений с двумя брактеолами (рис. 3) цветки ориентированы так же, как у растений, в соцветии которых имеются только брактей (*Tricyrtis hirta*, центральный цветок дихазия *Triantha*). У *Rapateaceae* с многочисленными филломами под цветком ориентация цветка относительно оси соцветия зависит от расположения трех последних филломов (на диаграмме показан только один из вариантов, изображены только три первые и три последние филлома). Подчашие *Tofieldia* (на диаграмме показано серым) занимает то же положение, что наружные листочки околоцветника у растений без подчашия, вследствие этого в собственно цветке наружный медианный листочек околоцветника абаксиальный. У *Triantha* центральный цветок дихазия имеет две брактеолы, а сам цветок расположен также, как одиночные цветки в кистях *Tofieldia*. Боковые цветки *Triantha* имеют только одну брактеолу, и их ориентация относительно центрального цветка подчиняется закономерностям, выявленным для цветков с одной брактеолой.

В соцветиях без видимых филломов, характерных для представителей порядка *Alismatales*, ориентация цветка относительно оси соцветия такая же, как в соцветиях с брактеей (рис. 4). В ряде случаев в эбрактеозных соцветиях сохраняется тот же паттерн развития цветка, что и у цветков с брактеей. У *Triglochin maritima* и *Tofieldia pusilla* медианный абаксиальный филлом (наружный листочек околоцветника и листочек подчашия соответственно) в развитии проявляет черты брактей, так как закладывается первым и некоторое время закрывает бутон, но в зрелом состоянии не отличим от боковых элементов, расположенных в том же круге.

Среди изученных родов встречаются достаточно многочисленные отклонения от типичного для однодольных тримерного пентациклического плана строения цветка. Для представителей порядков *Alismatales* и *Pandanales* характерны как изменения мерности, так и числа кругов органов. Для представителей остальных порядков чаще характерна редукция внутреннего круга околоцветника или одного из кругов андроцея (рис. 5).

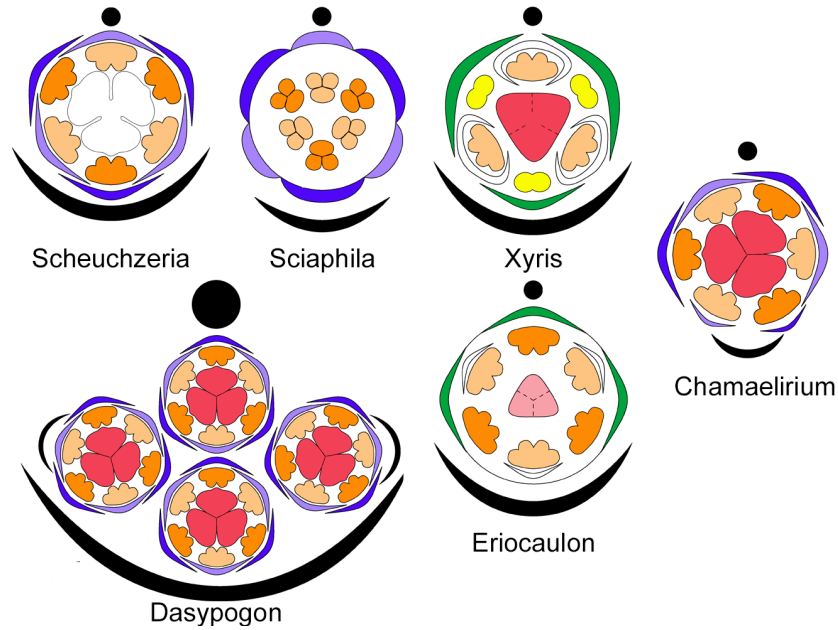


Рисунок 1. Взаимное расположение цветка, оси и филломов в соцветиях с брактеей. На этом и последующих рисунках у объектов с простым околоцветником листочки околоцветника фиолетовые, в цветках с двойным околоцветником чашелистики показаны зеленым, лепестки – белым.

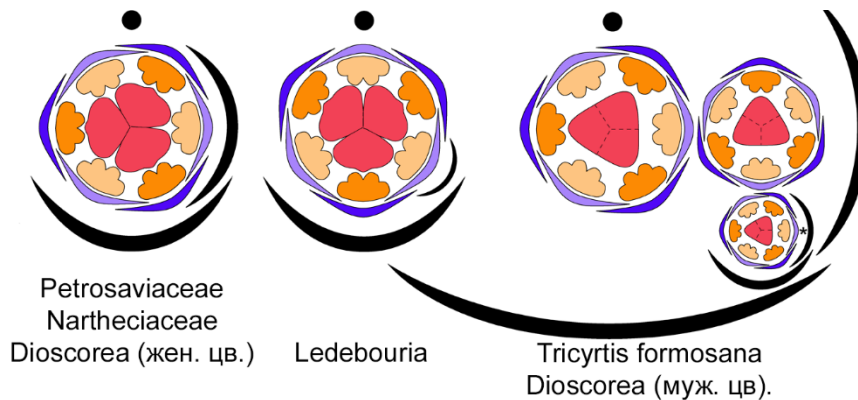


Рисунок 2. Взаимное расположение цветка, оси и филломов в соцветиях с брактеей и одной брактеолой. В функционально женских цветках *Dioscorea* тычинки представлены стаминодиями, в функционально мужских – гинецей в виде карпеллодиев.

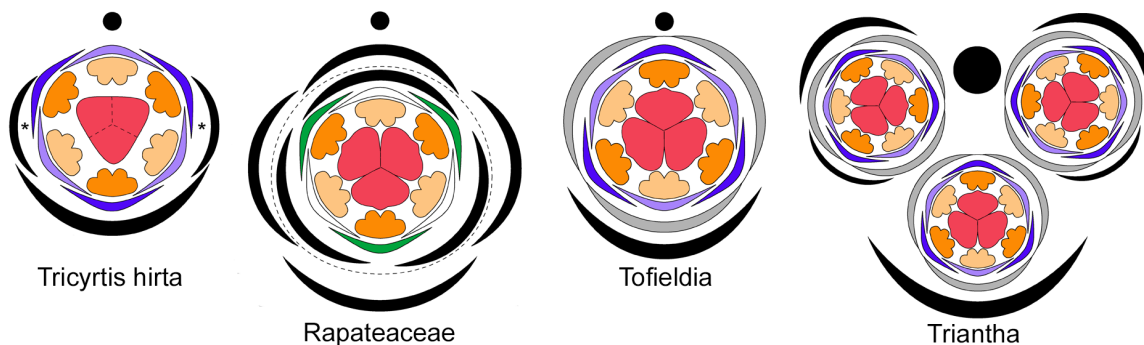


Рисунок 3. Взаимное расположение цветка, оси и филломов в соцветиях с брактеей и двумя и более филломами на цветоножке.

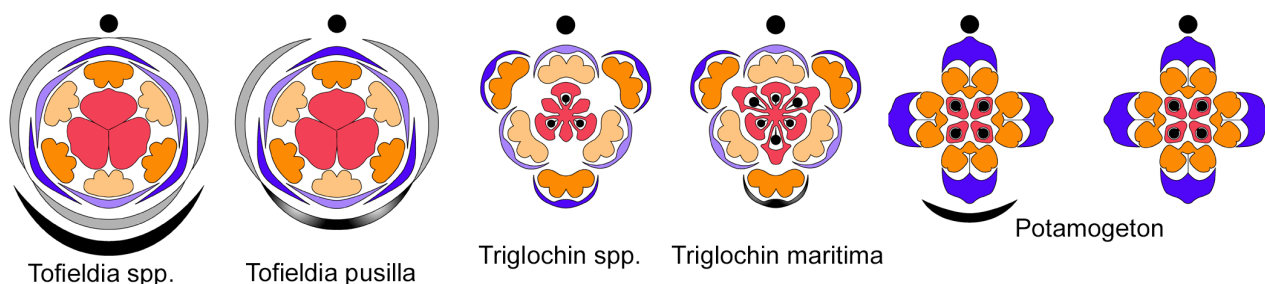


Рисунок 4. Ориентация цветка относительно оси соцветия в брактеозных и эбрактеозных соцветиях Alismatales.

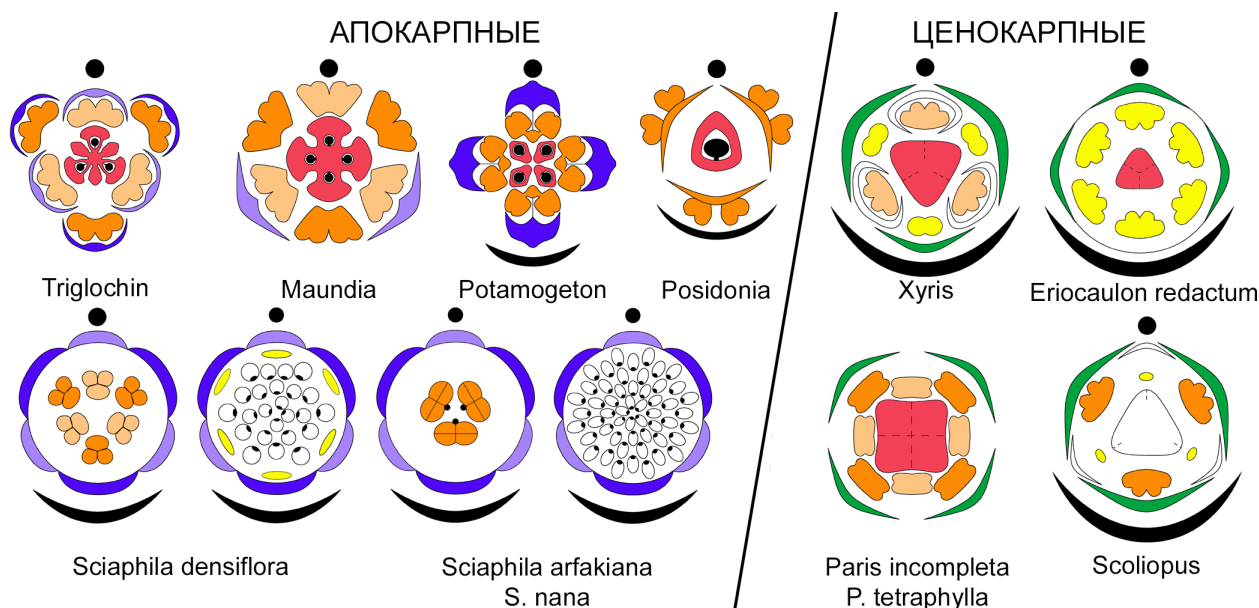


Рисунок 5. Отклонения от типичного тримерного пентациклического цветка. Верхний ряд слева – представители порядка Alismatales. Нижний ряд слева – представители порядка Pandanales. Верхний ряд справа – Poales, у *Eriocaulon reductum* показан женский цветок. Нижний ряд справа – Liliales, у *Paris* кроме тетрамерных встречаются 3- и 5-мерные цветки. Стаминодии показаны желтым.

Для ряда объектов в развитии цветка характерно наличие общих примордиев, которыми обычно закладываются внутренний элемент околоцветника и противолежащая ему тычинка (таблица 2). В зависимости от строения околоцветника общие примордии можно разделить на РА-примордии, встречающиеся у растений с простым околоцветником, и СА-примордии, характерные для растений с двойным околоцветником. У *Tofieldia* общими РА-примордиями закладываются весь околоцветник и андроцей. Наличие общих примордиев приводит к одновременному заложению части органов цветка.

Таблица 2. Наличие общих примордиев у изученных объектов.

Порядок	Семейство	Род	Тип общих примордиев и их число	Одновременное заложение
Alismatales	Tofieldiaceae	<i>Tofieldia</i>	6 РА	Околоцветник и андроцей
Dioscoreales	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	3 РА	Внутренние листочки околоцветника и андроцей

Liliales	Melanthiaceae	<i>Paris</i>	3-5 СА	Лепестки и андроцей
Poales	Xyridaceae	<i>Xyris</i>	3 СА	Лепестки и андроцей
	Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon</i>	3 СА	Лепестки и андроцей

Для большей части изученных нами объектов характерны плодолистики с асцидиатной и пликатной зонами (таблица 3). В плодолистиках с пликатной зоной она чаще всего фертильна и с нее же начинается развитие плодолистика. Целиком пликатные плодолистики без асцидиатной зоны редки (*Triantha*, *Scheuchzeria*, *Scoliopus*) и встречаются только в пределах тех семейств, где плодолистики других представителей имеют обе зоны, причем асцидиатная зона, как правило, стерильна. В плодолистиках с единственной семяпочкой в поперечной зоне развитие плодолистика, если гинецей апокарпный, начинается с заложения асцидиатной зоны.

Таблица 3. Строение и особенности развития плодолистиков.

Порядок	Семейство	Род	Пликатная зона	Асцидиатная зона	Первая зона в развитии
Alismatales	Tofieldiaceae	<i>Tofieldia</i>	+ фертильная	+	Асцидиатная/пликатная
		<i>Triantha</i>	+ фертильная	-	Пликатная
		<i>Harperocallis</i>	+ фертильная	+фертильная	Нет данных
	Scheuchzeriaceae	<i>Scheuchzeria</i>	+ фертильная	-	Пликатная
	Juncaginaceae	<i>Triglochin</i>	-	+ фертильная	Асцидиатная
	Maundiaceae	<i>Maundia</i>	-	+ фертильная	
Petrosaviales	Petrosaviaceae	<i>Petrosavia</i>	+ фертильная	+ фертильная	Пликатная
		<i>Japonolirion</i>	+ фертильная	(+/-)	Пликатная
Dioscoreales	Nartheciaceae	<i>Aletris</i>	+ фертильная	+ фертильная	Пликатная
		<i>Metanarthecium</i>	+ фертильная	+ фертильная	Пликатная
		<i>Narthecium</i>	+ фертильная	+ фертильная	Пликатная
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	+ фертильная	+	Пликатная	
Pandanales	Triuridaceae	<i>Sciaphila</i>	+	+ фертильная	Асцидиатная
Liliales	Melanthiaceae	<i>Chamaelirium</i>	+ фертильная	+	Пликатная
		<i>Paris</i>	+ фертильная	+	Пликатная
	Liliaceae	<i>Tricyrtis</i>	+ фертильная	+	Пликатная
		<i>Scoliopus</i>	+ фертильная	-	Пликатная
Asparagales	Asparagaceae	<i>Ledebouria</i>	+ фертильная	+	Пликатная
Arecales	Dasypogonaceae	<i>Dasypogon</i>	+ фертильная	+	Пликатная
Poales	Rapateaceae	<i>Duckea</i>	+	+ фертильная	Пликатная
		<i>Potarophytum</i>	+	+ фертильная	Пликатная
		<i>Guacamaya</i>	+ фертильная	+	Пликатная
		<i>Saxofridericia</i>	+ фертильная	+	Пликатная
		<i>Stegolepis</i>	+ фертильная	+	Пликатная
	Xyridaceae	<i>Xyris</i>	+ фертильная	+	Пликатная
	Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon</i>	+	+ фертильная	Асцидиатная

Септальные нектарники обнаружены нами у представителей 6 из 8 изученных порядков (таблица 4). В каждом порядке и семействе помимо представителей с септальными нектарниками имеются и представители без них. Септальные нектарники у изученных

объектов либо в виде единого инфралокулярного трехлучевого нектарника, либо в виде трех отдельных полостей в септах, в этом случае они интерлокулярные или супралокулярные (терминология Simpson, 1998). Инфралокулярные нектарники характерны для растений с верхней завязью, а интерлокулярные и супралокулярные чаще развиваются при нижней и полунижней завязи, но могут присутствовать и у растений с верхней завязью. В развитии гинецея с септалными нектарниками обязательно присутствует постгенитальное срастание между плодолистиками.

Таблица 4. Тип септалных нектарников и положение завязи.

Порядок	Семейство	Род	Срастание между плодолистиками	Наличие нектарников	Завязь	Положение относительно завязи
Alismatales	Tofieldiaceae	<i>Tofieldia Triantha</i>	Постгенитальное Постгенитальное	+ 3-лучевой + 3-лучевой	Верхняя Верхняя	Инфралокулярные Инфралокулярные
Petrosaviales	Petrosaviaceae	<i>Petrosavia Japonolirion</i>	Пост/конгенитальное Постгенитальное	+ отдельные + 3-лучевой	Полуниж. Верхняя	Интерлокулярные Инфралокулярные
Dioscoreales	Nartheciaceae	<i>Aletris Metanarthecium</i>	Пост/конгенитальное Пост/конгенитальное	+ отдельные +отдельные	Полуниж. Верхняя	Интерлокулярные Интерлокулярные
	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea (жен)</i>	Пост/конгенитальное	+отдельные	Нижняя	Супралокулярные
Asparagales	Asparagaceae	<i>Ledebouria</i>	Пост/конгенитальное	+отдельные	Верхняя	Интерлокулярные
Arecales	Dasypogonaceae	<i>Dasypogon</i>	Пост/конгенитальное	+отдельные	Верхняя	Инфралокулярные

По расположению секреторных участков эпидермы септалные нектарники можно разделить на расположенные преимущественно в асцидиатной зоне и/или на ножке плодолистика, преимущественно в пликатной зоне и расположенные в обеих зонах плодолистика (таблица 5). Трехлучевые септалные нектарники образуются, если секреторные клетки расположены на брюшной и боковых сторонах плодолистика в асцидиатной зоне и/или на ножке плодолистика. Срастание плодолистиков в этом случае только постгенитальное. При расположении секреторных клеток только на боковых поверхностях плодолистика образуются три отдельных нектарника, срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное в асцидиатной зоне (даже если там расположен нектарник) и постгенитальное в пликатной.

Таблица 5. Тип септалных нектарников и приуроченность к зоне плодолистика.

Порядок	Семейство	Род	Наличие нектарников	Зона с нектарниками (основная)	Срастание между плодолистиками в области нектарника в центре гинецея
Alismatales	Tofieldiaceae	<i>Tofieldia Triantha</i>	+ 3-лучевой + 3-лучевой	Ножка, асцидиатная Ножка	Нет Нет
Petrosaviales	Petrosaviaceae	<i>Petrosavia Japonolirion</i>	+ отдельные + 3-лучевой	Пликатная Ножка	Постгениатальное Нет, постгенитальное
Dioscoreales	Nartheciaceae	<i>Aletris Metanarthecium</i>	+ отдельные + отдельные	Пликатная Пликатная	Постгенитальное Постгенитальное
	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	+ отдельные	Пликатная	Постгенитальное
Asparagales	Asparagaceae	<i>Ledebouria</i>	+ отдельные	Асцид., пликатная	Кон/постгенитальное
Arecales	Dasypogonaceae	<i>Dasypogon</i>	+ отдельные	Асцид., пликатная	Кон/постгенитальное

Глава 4. Существующие данные по структуре и морфогенезу цветка у изученных родов в сравнении с данными, полученными в настоящей работе

В главе представлены имеющиеся в литературе данные по строению и развитию соцветий и цветков у изученных в настоящей работе родов. Для каждого объекта показана новизна полученных данных и/или сделаны уточнения и дополнения, если имеются, к данным других авторов.

Глава 5. Соцветия и их морфогенез

Структурное разнообразие соцветий базальных однодольных. Разнообразие соцветий однодольных строится не только на длине осей, характере их нарастания, наличии или отсутствии терминального цветка. Большой вклад в разнообразие соцветий вносит наличие филломов на осях соцветия (таблица 1). Разнообразие типов соцветия выше в тех семействах, где все или только некоторые представители имеют брактеолы. Наличие/отсутствие брактеол является стабильным признаком на уровне родов и даже семейств, может характеризовать крупные клады, выявляемые на молекулярно-филогенетических деревьях (Remizowa et al., 2013a). Наличие профилла на цветоножке — это важный структурный признак, так как предоставляет возможность (и является необходимым условием) для размещения цветка в его пазухе, тем самым обеспечивая переход к тирсу (Remizowa et al., 2013a). Более обычна ситуация, когда виды одного рода или роды одного семейства различаются степенью разветвленности соцветий. Например, в пределах *Nartheciaceae* кисть имеют *Narthecium*, *Metanarthecium* и *Aletris*, тирсы развиваются у *Lophiola* и *Nietneria* (Tamura, 1998; Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2008; Remizowa et al., 2013a; Tobe et al., 2018). Переход к тирсу возможен также и на внутривидовом уровне. Так, на нашем материале в мощных многоцветковых соцветиях у *Petrosavia*, *Narthecium*, *Metanarthecium* и *Aletris* в нижних узлах соцветия часто находятся не одиночные цветки а 2-цветковые монохазии, т.е. нижняя часть соцветия представляет собой тирс. Таким образом, у однодольных рацемозные соцветия с брактеолами тесно связаны с тирсами, так как существует возможность перехода от одного типа соцветия к другому и обратно. Для растений, которые типично развивают тирсы, важно, чтобы брактеолы закладывались упорядоченно – всегда только с одной стороны от цветоножки или попеременно слева и справа.

У растений, не имеющих брактеол, вариабельность соцветия связана с наличием кроющих листьев цветков и особенностями их заложения. Среди изученных нами базальных групп однодольных эбрактеозные соцветия наиболее часто встречаются у представителей *core-Alismatales* с простым околоцветником, хотя отмечены и в других таксонах, например, у *Acorus* и *Araceae* (Mayo, Bogner, Boyce, 1998; Buzgo, 2001; Buzgo et al., 2006). У изученных нами *Alismatales* с простым околоцветником тип соцветия (брактеозное, эбрактеозное) непостоянен даже иногда в пределах вида. Например, в пределах богатого видами рода *Potamogeton* s.l. встречаются представители как с брактеозными, так и с эбрактеозными соцветиями (см. также Sattler, 1965; Posluszny, Sattler, 1974; Posluszny, 1981, 1982; Tomlinson, 1982; Charlton, Posluszny, 1991; Sun et al., 2000; Remizowa et al., 2006; Sokoloff et al., 2006; Lock et al., 2009).

Влияние филломов соцветия на морфогенез цветка. У изученных нами представителей однодольных развитие цветка в большой степени зависит от окружающих цветков структур. Для растений, цветки которых собраны в соцветия, этими структурами являются ось соцветия, на которой расположен цветок, кроющий лист цветка и филломы на цветоножке. Важную роль играет и филлотаксис в соцветии (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa et al., 2013a). Для растений с цимозными группировками цветков роль оси

соцветия играет цветоножка цветка предыдущего порядка. При отсутствии брактеол у большей части изученных нами объектов с типичными для однодольных тримерными цветками один из наружных элементов околоцветника (листочек простого околоцветника или чашелистик) занимает медианное абаксиальное положение, т.е. находится на одном радиусе с кроющим листом (рис. 1). В развитии цветка у этих растений флоральный примордий оказывается расположен между кроющим листом и осью соцветия, что определяет его несколько вытянутую в трансверзальной плоскости форму. При этом чем крупнее брактеи и чем раньше они появляются относительно цветков, тем сильнее давление брактеи на флоральный примордий, тем заметнее «сдавленная» форма флорального примордия. По-видимому, брактея создает определенный градиент ингибирования, возрастающий по направлению к ней. Ингибирующее влияние брактеи приводит к неодновременному развитию элементов околоцветника в пределах круга, в первую очередь наружного. В тримерных цветках первыми закладываются боковые наружные элементы околоцветника, медианный закладывается позднее. Этот феномен ранней асимметрии развития цветка вдоль медианной плоскости можно наблюдать и в нетримерных цветках. Чем крупнее брактея (или ее примордий), тем ярче выражено неодновременное заложение (а часто и последующее развитие) органов околоцветника с задержкой со стороны брактеи. Билатеральная симметрия, характерная для флорального примордия, и задержка заложения и развития органов на абаксиальной стороне цветка не обязательно приводят к зигоморфии зрелого цветка. У многих однодольных с таким паттерном развития зрелые цветки актиноморфные (см. также Endress, 1995). Терминальные цветки, если соцветие закрытое, с самого начала радиально симметричные, например, у *Scheuchzeria*.

Отдельного внимания заслуживает феномен одновременного заложения брактеей и цветков в их пазухе. Обычно принято считать, что флоральные примордии появляются в пазухах уже вполне оформившихся брактеей (например, Prenner, Vergara-Silva, Rudall, 2009). Однако мы установили одновременное заложение брактеей и цветка у ряда представителей порядка Alismatales (виды *Tofteldia*, *Potamogeton natans* и *P. lucens*, *Posidonia*). Более того, у *T. coccinea*, *Potamogeton natans* и *P. lucens* брактея и цветок закладываются из общей меристемы, а у последнего вида брактеей обособляются одновременно с заложением боковых листочков околоцветника. Развитие брактеей и цветка из общей меристемы примечательно тем, что это – структуры на разных порядках ветвления. Однако особенности заложения никак не сказываются на дефинитивном устройстве соцветий – внешний вид и васкулатура соцветий одинаковы у видов с общими примордиями брактеей-цветков и без таковых (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa et al., 2013b; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Одновременное заложение цветка и его брактеей не ограничивается только алисматидами: это явление обнаружено и у некоторых двудольных, например у *Lotus* (Sokoloff et al., 2007), некоторых Asteraceae (Claßen-Bockhoff, Bull-Hereñu, 2013; Claßen-Bockhoff, 2016). Вероятно, феномен одновременного заложения цветка и его кроющего листа распространен более широко. На наш взгляд, с большей вероятностью этот паттерн реализуется в рацемозных соцветиях, чаще плотных и многоцветковых.

В цветках с единственной брактеолой на цветоножке (рис. 2) при спиральном филлотаксисе брактеола расположена сбоку от цветка, занимая трансверзальную или близкую к ней позицию, но никогда не бывает расположена медианно (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa et al., 2013a). Цветок ориентирован так, что на одном радиусе с брактеолой находится один из внутренних элементов околоцветника (листочек простого околоцветника или лепесток). Формирование цветка у однодольных с единственной брактеолой, таким образом, происходит в окружении трех структур – оси соцветия, кроющего листа и брактеолы. Форма флоральной меристемы перед заложением околоцветника треугольная. Взаимодействие ингибирующего влияния брактеей и брактеолы

приводит к спиральному заложению наружных элементов околоцветника (листочков простого околоцветника или чашелистиков) на вершинах треугольника. При этом первым закладывается наружный элемент околоцветника, расположенный строго напротив брактеолы. Следующий примордий в зависимости от силы воздействия кроющего листа появляется между брактеолой и осью соцветия или между брактеолой и брактеей. Элементы внутреннего круга околоцветника также могут закладываться по спирали – первый внутренний элемент околоцветника закладывается напротив третьего наружного.

Наличие двух брактеол на цветоножке (рис. 3) – достаточно редкое для однодольных явление (Eichler, 1875; Rüter, 1918; Arber, 1925; Tomlinson, 1970). Все эти 3 структуры, окружающие флоральную меристему, расположены симметрично вдоль медианной плоскости, что делает «расклад сил» похожим на случай с наличием только брактей и оси соцветия, и цветки ориентированы так же, как в соцветиях без брактеол на цветоножке – из трех наружных листочков околоцветника два трансверзально-адаксиальные и один медианно-абаксиальный. Развитие органов цветка может задерживаться со стороны кроющего листа.

Таким образом, структуры, окружающие флоральную меристему, определяют ориентацию цветка относительно материнской оси и влияют на последовательность развития элементов околоцветника. Во всех случаях, когда окружающие цветок структуры расположены симметрично вдоль медианной плоскости на одном радиусе с брактеей обычно находится один из наружных элементов околоцветника, а развитие органов в разной степени задерживается с абаксиальной, ближней к брактее, стороны цветка. В соцветиях, где цветки развиваются в окружении оси соцветия, брактей и единственной трансверзальной брактеолы, ориентация цветка относительно материнской оси определяется брактеолой, элементы околоцветника, по крайней мере, наружного круга закладываются по спирали, начиная с позиции строго с противоположной стороны от брактеолы. Некоторое разнообразие в порядке заложения органов у цветков, имеющих одинаковый план строения, является проявлением эквивиальности морфогенеза. Зная характер расположения цветков в соцветии, можно достаточно достоверно предсказать последовательность заложения структурных компонентов цветка (Ремизова, Локк, 2012).

Эбрактеозные соцветия. Исчезновение брактей – это достаточно необычное и до последнего времени слабо изученное явление. Расположение пазушных цветков в соцветии определяется расположением филломов на осях соцветия, поэтому переход в эбрактеозное состояние без сохранения позиционной информации от брактей, по-видимому, невозможен (Чуб, 2010). Ранее для *Arabidopsis* была предложена гипотеза, объясняющая механизм перехода к эбрактеозному соцветию через морфологическую супрессию брактей и их переход в «криптическое» состояние (см.: Чуб, Пенин, 2004; Vaum, Day, 2004). Сохранение позиционной информации от исчезнувшей, а точнее морфологически неоформленной, брактей предполагает, что она оказывает на цветок такое же влияние, как и обычная «нормально» развитая брактея. Это влияние должно проявляться как в особенностях ориентации цветка относительно оси соцветия, так и в особенностях его развития. Подобные явления можно наблюдать на примере представителей порядка *Alismatales* в родах *Tofieldia*, *Triglochin* и *Potamogeton*. Полученные нами данные показывают, что у представителей рода *Alismatales* в соцветиях реализуются два состояния брактей, отражающие направления ее редукции: криптическая брактея и брактея, участвующая в формировании «гибридной» структуры (рис. 6).

Началом редукционного процесса является уменьшение физического размера брактей и/или смещение заложения флоральных меристем на все более ранние стадии. У ряда растений с некрупными брактеейми они закладываются одновременно с цветком и часто из

одной с ним меристемы. При одновременном заложении брактей и ее пазушного цветка в ходе дальнейшей редукции стадия формирования примордия брактей элиминируется, но позиционная информация от брактей сохраняется на уровне разметки, происходит морфологическое подавление (супрессия) брактей. Формирование «гибридного» органа, сочетающего признаки брактей и лежащего с ней на одном радиусе филлома – реже встречающийся вариант. Относительная редкость этого паттерна, по-видимому, связана со сложностью реализации двух программ развития в одном примордии. Эволюционной предпосылкой к формированию «гибридного» органа является заложение брактей и цветка из одной меристемы. В этом случае в медианной абаксиальной позиции происходит слияние двух примордиев – брактей и расположенного над ней филлома цветка. Позиционная информация сохраняется от обоих филломов, входящих в состав «гибридного» органа. Адаптивным смыслом формирования эбрактеозных соцветий можно признать экономию пластического материала, отведенного на морфогенез соцветия.

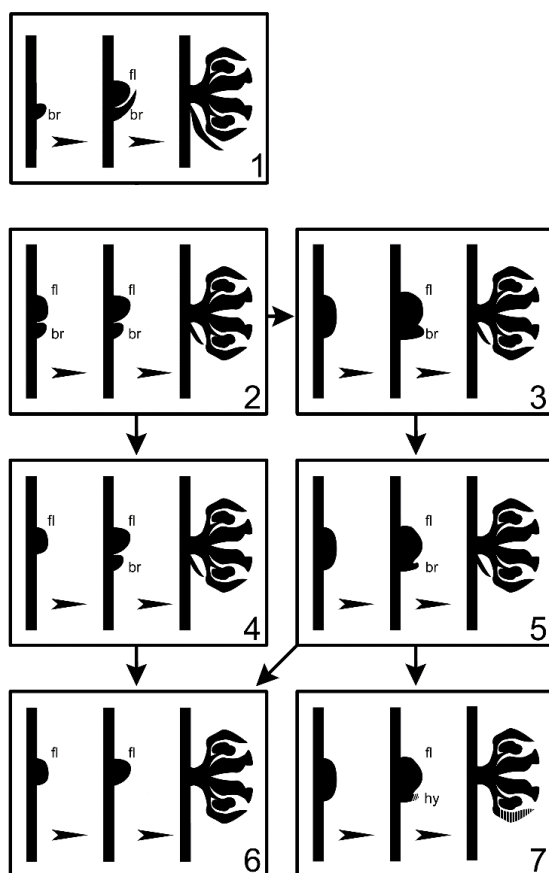


Рисунок 6. Возможные пути перехода к эбрактеозным соцветиям на примере рода *Potamogeton*. 1 – гипотетическое предковое состояние, сначала закладывается брактей, затем – цветок в ее пазухе. 2, 4 – брактей и цветок закладываются отдельными примордиями, одновременно или брактей несколько позже цветка, *P. zosteriformis*, *P. octandrus* и *P. richardsonii*. 3, 5 – брактей и цветок закладываются одновременно общим примордием, случаи различаются размером брактей, *P. natans*, *P. lucens*. 6 – брактей не закладывается, соцветие эбрактеозное, *P. crispus*. 7 – цветок с гибридным медианно-абаксиальным филломом, сочетающим признаки брактей и листочка околоцветника, соцветие эбрактеозное, (*P. densus* = *Groenlandia densa*). Стрелки внутри квадратов показывают стадии морфогенеза, между квадратами – возможные эволюционные преобразования. br – примордий брактей, fl – флоральный примордий, hy – гибридный филлом (заштрихован).

Глава 6. Расположение элементов в цветках однодольных

В главе представлен обзор распространения и разнообразия цветков с нетипичным для однодольных планом строения. Наиболее разнообразны паттерны строения цветка у алисматид и представителей порядка Pandanales (рис. 5). По нашему мнению, это разнообразие связано с переходом к апокарпии (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Потеря конгенитального срастания между плодолистиками «расшатывает» весь цветок, теряется тесная секторальная ассоциация органов, так характерная для цветков однодольных. Это открывает возможности для относительно независимого изменения числа кругов и их мерности. Апокарпия, несомненно, вторична у однодольных, и переход к гинецею со свободными плодолистиками неоднократно происходил в разных группах однодольных. Характерно, что при потере срастания между плодолистиками в разных группах однодольных происходят одинаковые изменения плана строения цветка, особенно заметные у растений с однополыми цветками. Переход к полимерному андроцею и особенно к полимерному гинецею возможен у однодольных только при переходе к апокарпии, при этом плодолистики в цветках однодольных зачастую более многочисленны, чем тычинки, что отличает однодольные от высших двудольных и базальных покрытосеменных.

Среди изученных нами растений с ценокарпным гинецеом изменение типичного плана строения цветка связано с исчезновением одного из кругов околоцветника или андроцея, а также с изменением мерности цветка (рис. 5). Редукция внутреннего круга околоцветника осуществляется у изученных нами объектов через супрессию. Внутренние элементы околоцветника закладываются, но не развиваются. Привлекая данные литературы, можно заключить, что во всех известных немногочисленных случаях исчезновения одного из кругов околоцветника у однодольных с ценокарпным гинецеом подвергается редукции именно внутренний круг. Однодольных с исчезнувшим наружным кругом околоцветника при сохранении внутреннего, кроме некоторых core-Alismatales (*Maundia*, *Aponogeton*), нет (но имеются цветки совсем без околоцветника), что отличает однодольные от высших двудольных, где распространены все возможные паттерны редукции околоцветника (Endress, 1990, 1996; Leins, Erbar, 2010; Ремизова, 2019).

При исчезновении тычинок редукции может подвергаться как наружный их круг, так и внутренний. Так, внутренние тычинки отсутствуют у изученных нами *Sciaphila nana* и *S. arfakiana* (Triuridaceae) и *Scoliopus* (Liliaceae). У *Xyris* в стаминодии превращены наружные тычинки. Паттерны редукции круга андроцея, как нам представляется, связаны с наличием общих примордиев. Так, у видов с заложением внутренних тычинок и противоположащих им лепестков общими примордиями, исчезает наружный круг тычинок – редукции подвергаются «свободные», закладывающиеся индивидуальными примордиями тычинки, а тычинки, закладывающиеся в составе общих примордиев, сохраняются. При отсутствии общих примордиев редуцируется внутренний круг андроцея.

Глава 7. Общие примордии и гетерохронии в развитии цветка

В главе обсуждено наполнение термина «общий примордий» и предложено его уточненное определение. Мы предлагаем рассматривать общие примордии как вариант одновременного заложения разноименных органов, лежащих на одном радиусе и принадлежащих одному сектору флоральной меристемы. Для визуального выявления общих примордиев необходимо, чтобы органы в составе общего примордия развивались из единого массива меристематической ткани. Типы общих примордиев и распространение их у изученных нами объектов представлены в Таблице 2. Общие примордии вопреки представлениям П.К. Эндресса (Endress, 1995) могут формироваться не только на

поверхности плоской флоральной меристемы, но и по склонам сильно выпуклой флоральной меристемы.

Под выдвинутый нами критерий общего примордия попадают две принципиально разные ситуации: 1) на общем примордии с изначально ровной поверхностью по мере его роста появляется горизонтальное углубление, разделяющее формирующиеся органы (например, у *Xyris*) и 2) у общего примордия с самого начала присутствует углубление или ложбинка, разделяющая примордий на части. Вариант 1 равнозначен появлению на первичном примордии вторичных примордиев. Вариант 2 можно интерпретировать как два «слившихся» примордия, именно этот паттерн вызывает наибольшие проблемы, поскольку бывает довольно трудно решить, видны ли два отдельных или два слившихся примордия. L.P. Ronse De Craene (2018) считает, что к формированию общих примордиев (он рассматривает это явление у двудольных) приводят два эволюционных обстоятельства, действующих как независимо, так и в сочетании: 1) задержка в развитии лепестков как проявление гетерохронии и 2) уменьшение высоты флоральной меристемы. Несомненно, что наличие общих примордиев – это проявление гетерохроний в развитии цветка. Но никак нельзя согласиться с утверждением, что у однодольных их причиной является задержка развития внутренних элементов околоцветника. Второе предположение более правдоподобно, но из выделенных нами типов общих примордиев объясняет только формирование общих примордиев второго типа. На наш взгляд, одним из необходимых условий для формирования общих примордиев является одинаковая ширина оснований образующихся из них органов. Так, общие примордии обычно овальной формы, они не бывают треугольными. Именно по этой причине общие примордии наружных элементов околоцветника и тычинок очень редки. Наружные элементы околоцветника у однодольных обычно шире, чем внутренние. У *Potamogeton* ситуация обратная – примордии тычинок значительно шире примордиев листочков околоцветника, общих примордиев также нет.

Еще один немаловажный фактор – одновременность заложения органов в пределах круга. По-видимому, флоральная меристема в состоянии контролировать одновременное заложение органов по радиусам только в том случае, если развитие органов, принадлежащих одному кругу, также происходит одновременно. В случае, если листочки околоцветника закладываются неодновременно, то общие примордии не образуются даже при одинаковой ширине листочков околоцветника и тычинок. Таким образом, предпосылками для формирования общих примордиев, на наш взгляд, в первую очередь являются одинаковые тангенциальные размеры органов и одновременное заложение органов в пределах круга (для органов, которые будут развиваться из общих примордиев).

Отклонения от строго акропетального заложения органов у изученных нами объектов связаны с наличием общих примордиев элемента околоцветника и тычинки. P. Rudall (2010, 2011) в обзорах, посвященных базипетальным паттернам развития цветка, рассматривает их как проявления базипетального развития. Здесь, на наш взгляд, говорить о базипетальном развитии некорректно, так как наличие общего примордия является свидетельством того, что элементы околоцветника закладываются одновременно с противолежащими им тычинками. Последовательность развития цветка такая: после заложения наружных элементов околоцветника одновременно появляются примордии наружных тычинок и общие примордии. Наши данные и анализ литературы, в том числе и по двудольным растениям, позволяют сделать заключение, что во всех случаях заложения внутренних элементов околоцветника и тычинок общими примордиями внутренние тычинки не закладываются раньше тычинок, расположенных напротив наружных элементов околоцветника (Endress, 1995, 2010b; Ronse De Craene, Clinckemaillie, Smets, 1993; Ronse De Craene, Smets, 1993, 1995), заложение всего андроцея происходит одновременно с заложением внутренних

элементов околоцветника. У изученных нами видов *Tofieldia* и наружные, и внутренние листочки простого околоцветника почти одинаковые и закладываются общими примордиями с тычинками. Все шесть общих примордиев появляются практически одновременно (наружные лишь немного ранее внутренних) и одновременно же разделяются на индивидуальные примордии листочков околоцветника и тычинок. Такой же паттерн развития был обнаружен у *Allium* (Amaryllidaceae: Asparagales) (Kodaira, Fukai, 2005; Sattler, 1973) и *Thismia* (Thismiaceae: Burmanniales) (Nuraliev et al., 2021). Таким образом, заложение околоцветника и андроеца происходит одновременно.

Глава 8. Структурные типы плодолистиков

В главе приведен анализ распространения структурных типов плодолистиков по наличию пликатной и асцидиатной зон и наличию в них плацент (таблица 3). Развитие плодолистиков с пликатной зоной начинается обычно с формирования пликатной зоны, кроме случаев расположения единственной семязпочки в поперечной зоне. Целиком пликатные, как и целиком асцидиатные плодолистики у однодольных редки. Из изученных нами объектов целиком асцидиатные плодолистики мы обнаружили только у алисматид с простым околоцветником и апокарпным гинецеем – *Triglochin*, *Potamogeton* и *Posidonia*.

Асцидиатные плодолистики исходного типа с заложением семязпочек после формирования стенки плодолистика и запечатанные слизью у однодольных известны только у Araceae (Buzgo, 2001). Изученные нами целиком асцидиатные плодолистики алисматид демонстрируют совершенно иной характер развития. Семязпочка в них закладывается очень рано, сразу же после формирования кольцевого примордия плодолистика. Выше места прикрепления семязпочки имеется массив тканей, т.е. в основании стилодий кажется образованным асцидиатной зоной. Если принять, что положение семязпочки в поперечной зоне краевое, т.е. на образование плаценты расходуетя именно край плодолистика, а не субмаргинальные ткани, то приходится признать, что над поперечной зоной формируется вторичный край плодолистика. Образование вторичного края над поперечной зоной известно у магнолиид и высших двудольных (van Heel, 1981; Cresens, Smets, 1989; Endress, 2015), но никогда не достигает такой степени выраженности, как у однодольных. В морфогенезе стенки плодолистика как бы обрастают семязпочку со всех сторон, в том числе и над поперечной зоной. В подобных случаях вторичный край над поперечной зоной наряду с краями в пликатной зоне участвует в образовании брюшного шва, который оказывается смещен на верхушку плодолистика. Постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, а не запечатывание его слизью, и полная изоляция полости плодолистика от внешней среды отличают асцидиатные плодолистики алисматид от таковых у базальных покрытосеменных. Характерно, что большая часть этих растений – целиком погруженные в воду и даже цветут под водой. Поэтому постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, носит адаптивный характер.

В целом же тип заложения плодолистика и порядок возникновения зон представляются консервативными признаками, закрепленными, по крайней мере, на уровне рода. Разнообразие паттернов строения гинецея не имеет четкой таксономической приуроченности. Единственное, что можно заметить, – в некоторых семействах и порядках строения гинецея более стабильно. Большее разнообразие в строении гинецея наблюдается в тех таксонах, где все или часть представителей имеют септальные нектарники, а также в семействах, занимающих в своих порядках базальное положение.

Глава 9. Септальные нектарники

Септальные нектарники – одно из ключевых эволюционных приобретений однодольных (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010).

Поскольку септальные нектарники не являются органами, а представляют собой выделяющие нектар поверхности, то для установления принадлежности нектарника к той или иной зоне плодолистика не нужно устанавливать тип гинецея в целом, а более логично рассмотреть, где в плодолистике эти поверхности расположены (таблица 5). В то же время можно временно оставить в стороне спорные вопросы интерпретации структуры гинецея, например, при нижней завязи, так как для установления зоны плодолистика нужно в первую очередь обращать внимание на вентральную и боковые его стороны, которые не задействованы в образовании внешней стенки завязи и связанных с ней проблемах гомологизации и установления зональности по W. Leinfellner (1950).

В пликатной зоне нектарники расположены на боковых поверхностях плодолистика, они никогда не затрагивают район брюшного шва и спинку плодолистика; если плодолистика срастаются, то они могут быть интер- и супралоккулярными, а положение завязи – любым. Нектарники всегда в виде отдельных полостей по числу плодолистиков. Изнутри каждый из них отграничен постгенитально сросшимися краями плодолистиков, а снаружи – более или менее высокой внешней стенкой завязи (безотносительно ее происхождения). В асцидиатной зоне нектарники могут быть расположены как на боковых, так и на вентральной поверхностях плодолистика. Если у плодолистика есть ножка, то также и на ней. Целиком асцидиатные плодолистика нектарников лишены. Наличие нектарников в асцидиатной зоне коррелирует с наличием (асим)пликатной зоны, отверстия нектарников расположены именно там. По наличию секреторных поверхностей на брюшной поверхности плодолистика можно выделить два структурных типа гинецея с септальными нектарниками в асцидиатной зоне. Если вентральные поверхности являются секреторными, то нектарники «объединены» в центре гинецея, образуется единый трехлучевой (если плодолистиков 3) нектарник.

Наши данные позволяют уточнить последовательность развития гинецея с разными типами септальных нектарников в зависимости от того, к какой зоне они приурочены. В ходе развития гинецея с нектарниками на боковых и вентральной поверхностях ножек и переходящими на основание асцидиатной зоны плодолистика закладываются отдельными примордиями, нектарники появляются очень поздно, так как ножки у плодолистиков удлиняются в последнюю очередь. Срастание плодолистиков только постгенитальное, так как осуществить конгенитальное срастание выше остающихся свободными оснований плодолистиков в принципе невозможно. У растений с нектарниками на боковых поверхностях плодолистика вне зависимости от зоны плодолистика закладываются отдельными подковообразными примордиями, срастание плодолистиков в асцидиатной зоне конгенитальное в центре гинецея (даже если там расположен нектарник), в пликатной зоне – постгенитальное. Интернализация нектарников по периферии гинецея достигается путем инвагинации цветоложа/перехода к нижней или полунижней завязи или, если гинецей ценокарпный с верхней завязью, то посредством выроста цветоложа, формирующего внешнюю стенку завязи ниже асимпликатной зоны.

При рассуждении об эволюции гинецея с септальными нектарниками (да и вообще гинецея однодольных) необходимо учесть, что: 1) септальные нектарники в эволюции однодольных возникли один раз как способность к секреции через абаксиальную эпидерму плодолистика и потом многократно терялись в ходе эволюции, 2) нектарники приурочены преимущественно к одной из зон гинецея, но при этом небольшая их часть при внимательном рассмотрении заходит в другую зону, 3) для однодольных, вероятно, исходным типом является плодолистик с короткой асцидиатной и длинной пликатной зонами и 4) апокарпия вторична у однодольных. При утрате септальных нектарников способ срастания плодолистиков менялся на конгенитальный в той зоне, где были расположены

нектарники. В линиях эволюции с септальными нектарниками происходили разнообразные преобразования, связанные со смещением нектарных поверхностей в базальном или дистальном направлениях и с разным способом интернализации и положением завязи. Трехлучевые нектарники с расположением секреторных поверхностей не только на боковых, но и на брюшной стороне плодолистика в асцидиатной зоне/ножке плодолистика являются более продвинутым типом. В гинецее с трехлучевыми нектарниками больше признаков апокарпии, при потере постгенитального срастания между плодолистиками в центре гинецея плодолистика становятся целиком свободны.

В **заключении** кратко изложены основные положения глав 5–9.

ВЫВОДЫ

1. Выявленные закономерности в строении и развитии цветков носят универсальный для однодольных характер. Одни и те же паттерны развития повторяются практически у всех порядков однодольных.
2. У однодольных как в рацемозных, так и в цимозных соцветиях ориентация пазушного цветка относительно материнской оси и характер заложения органов цветка определяются филлотаксисом в соцветии, наличием, числом и взаимным расположением филломов, окружающих цветок. В эбрактеозных соцветиях сохраняется позиционная информация от морфологически неоформленной брактей.
3. Изменение исходного для однодольных тримерного пентациклического плана строения цветка с переходом к полиандрии и полигинии связано с эволюционной потерей срастания плодолистиков. При сохранении срастания между плодолистиками наиболее распространенный вариант – уменьшение или увеличение мерности цветка и/или исчезновение кругов органов.
4. Изменение строго акропетального порядка заложения органов цветка у однодольных связано, в основном, с наличием общих примордиев, что приводит к одновременному заложению органов, лежащих на одном радиусе.
5. Стабильность строения гинецея разная в разных группах однодольных. Разнообразие типов гинецея у исследованных однодольных определяется степенью и способом срастания плодолистиков, а также относительными размерами и фертильностью асцидиатной и пликатной зон плодолистика, положением завязи.
6. Вариации строения септальных нектарников определяются приуроченностью секреторных поверхностей к асцидиатной или пликатной зоне плодолистика, что накладывает определенные ограничения на способ срастания плодолистиков, но не на положение завязи.
7. Больше разнообразие паттернов строения и развития можно наблюдать у базальных для порядков семейств.
8. Более «стабильным» цветком обладают таксоны с гинецеем из конгенитально сросшихся плодолистиков и особенно без септальных нектарников, так как конгенитальное срастание предполагает большую синорганизацию плодолистиков.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

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

1. Ремизова М. В. Строение и развитие гинецея *Ledebouria socialis* (Asparagaceae) как ключ к пониманию эволюции септалных нектарников в порядке Asparagales // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107. – № 7. – С. 672-679.
2. Ремизова М. В. Шаг вверх, два шага вниз: порядок заложения органов цветка // Онтогенез. – 2019. – Т. 50. – № 6. – С. 407-423.
3. Ремизова М. В. Структура цветка у *Japonolirion* и *Petrosavia* (Petrosaviales) // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – № 2. – С. 198-214.
4. Ремизова М. В., Локк И. Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных как отражение филогенетических и морфогенетических процессов // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 2. – С. 183-202.
5. Ремизова М. В., Соколов Д. Д., Москвичева Л. А. Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (Tofieldiaceae) // Ботанический журнал. 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 840-853.
6. Koblova S. D., Rudall P. J., Sokoloff D. D., Stevenson D. W., Remizowa, M. V. Flower and spikelet construction in Rapateaceae (Poales) // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 12. – e3331.
7. Nuraliev M. S., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // *PeerJ*. – 2020. – V. 8. – e10205.
8. Remizowa M. V., Graham S. W., Rudall P. J. Editorial: Monocot Phylogenetics and Trait Evolution // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – e1076169.
9. Remizowa M. V., Kuznetsov A. N., Kuznetsova S. P., Rudall P. J., Nuraliev M. S., Sokoloff D. D. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (Xyridaceae, Poales); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2012a. – V. 170. – N 1. – P. 93-111.
10. Remizowa M. V., Rudall P. J., Choob V. V., Sokoloff D. D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // *Annals of Botany*. – 2013a. – V. 112. – N 8. – P. 1553-1566.
11. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Calvo S., Tomasello A., Rudall P. J. Flowers and inflorescences of the seagrass *Posidonia* (Posidoniaceae, Alismatales) // *American Journal of Botany*. – 2012b. – V. 99. – N 10. – P. 1592-1608.
12. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W., Rudall, P. J. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): Evidence from comparative floral morphology // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – N 4. – P. 1076-1094.
13. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Kondo K. Early flower and inflorescence development in *Dioscorea tokoro* (Dioscoreales): shoot chirality, handedness of cincinni and common tepal-stamen primordia // *Wulfenia*. – 2010. – V. 17. – P. 77-97.
14. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Evolutionary history of the monocot flower // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – V. 97. – N 4. – P. 617-645.

15. Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2008. – V. 158. – N 1. – P. 1-18.
16. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* // Aliso. – 2006a. – V. 22. – N 1. – P. 159-171.
17. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // Plant Systematics and Evolution. – 2006b. – V. 258. – N 3-4. – P. 183-209.
18. Sokoloff D. D., Remizowa M. V. The use of plant ontologies in comparative and evolutionary studies should be flexible // American Journal of Botany. – 2021. – V. 108. – N 6. – P. 909-911.
19. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Bateman R. M., Rudall P. J. Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // American Journal of Botany. – 2018. – V. 105. – N 1. – P. 5-15.
20. Sokoloff D. D., von Mering S., Jacobs S. W., Remizowa M. V. Morphology of *Maundia* supports its isolated phylogenetic position in the early-divergent monocot order Alismatales // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2013. – V. 173. – N 1. – P. 12-45.
21. Sokoloff D. D., Yadav S. R., Chandore A. N., Remizowa M. V. Stability despite reduction: flower structure, patterns of receptacle elongation and organ fusion in *Eriocaulon* (Eriocaulaceae: Poales) // Plants. – 2020. – V. 9. – N 11. – e1424.
22. Sokoloff D., Rudall P. J., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // Journal of Experimental Botany. – 2006. – V. 57. – N 13. – P. 3517-3530.
23. Volkova O. A., Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Severova E. E. A developmental study of pollen dyads and notes on floral development in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2016. – V. 182. – N 4. – P. 791-810.

Прочие публикации

1. Ремизова М. В., Соколов Д. Д. О строении плода *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae, Alismatales) // Мемориальный каденский сборник / Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. – М.: Макс Пресс, 2014. – С. 191-202.
2. Remizowa M., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s.str. // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. – 2003. – V. 124. – N 3. – P. 255-271.
3. Remizowa M. V. Sokoloff D. D., Timonin A. C., Rudall P. J. Floral vasculature in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) is correlated with floral morphology and development // Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons. – Copenhagen: Aarhus university press, 2010. – P. 81-99.
4. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Timonin A. C., Oskolski A. A., Nuraliev M. S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots) // Biologia Serbica. – 2018. – V. 40. – P. 16-46.
5. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Patterns of bract reduction in racemose inflorescences of early-divergent monocots // Early Events in Monocot Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013b. – P. 185-207.