

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Карпунина Полина Владимировна

**СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И
ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА В КРИТИЧЕСКИХ ГРУППАХ
ПОРЯДКА APiales**

Специальность 1.5.9 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., чл.-корр. РАН
Д. Д. Соколов

Москва, 2023

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

Научный руководитель **Соколов Дмитрий Дмитриевич,**
доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН

**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»

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

Титова Галина Евгеньевна,
кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник с возложением
обязанностей заведующей лабораторией
эмбриологии и репродуктивной биологии
ФГБУН «Ботанический институт имени
В.Л. Комарова Российской академии наук»

Защита состоится «10» ноября 2023 г. в 15 ч. 35 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 М-1.

E-mail dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте <https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.6/2693>

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Д.М. Гершкович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Порядок *Apiales* относится к группе астерид – одной из крупных клад высших двудольных. По современным представлениям, в порядок *Apiales* входит семь семейств (APG IV, 2016), среди которых можно выделить крупную кладу из четырех семейств (*Apiaceae*, *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Pittosporaceae*, суммарно почти 6000 видов) и три небольших семейства (*Pennantiaceae*, *Torriceiliaceae* и *Griselinaceae*, суммарно 22 вида), образующих базальную граду (Kårehed, 2001; Tank, Donoghue, 2010; Nicolas, Plunkett, 2014; Lowry et al., 2019; Zhang et al., 2020).

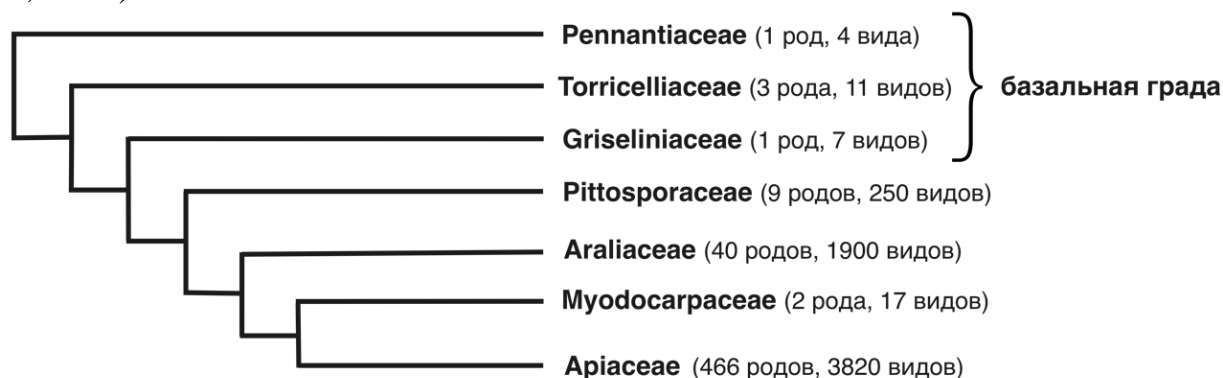


Рисунок 1. Семейства порядка *Apiales* и их родственные связи.

(Tank, Donoghue, 2010; The families and genera..., 2018).

Абсолютное большинство представителей порядка *Apiales* обладает актиноморфными тетрациклическими цветками с пентамерными околоцветником и андроцеом и с синкарпным гинецеом с нижней или полунижней завязью, где каждый плодолистик содержит одну фертильную семязпочку. При этом меризм гинецея значительно варьирует. Есть как виды с высокополимерным гинецеом, так и с единственным фертильным гнездом. Среди гинецеев покрытосеменных с одним фертильным гнездом принято выделять мономерные и псевдомономерные. Мономерный гинецей состоит из одного-единственного плодолистика, а в псевдомономерном гинецею наряду с фертильным плодолистиком присутствуют следы в различной степени редуцированных стерильных плодолистиков, то есть такой гинецей представляет собой частный случай гинецея с диморфизмом плодолистиков (Baumann-Bodenheim, 1955; Кедров, 1969; Philipson, 1985; Stauffer, Endress, 2003; Соколов и др., 2017). В различных группах покрытосеменных псевдомономерные гинецеи могут быть внешне схожи, но обладать важными различиями в особенностях анатомического строения и развития, которые представляют таксономический и эволюционный интерес.

В порядке *Apiales* гинецей с одной фертильной семязпочкой характерен для всех представителей семейств базальной грады и для некоторых представителей *Apiaceae* и *Araliaceae* (Baumann-Bodenheim, 1955; Keraudren, 1958a,b; Magin, 1970, 1988; Philipson, 1967, 1985; Philipson, Stone, 1980; Gardner, Lange, 2002; Kårehed, 2003; Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004b; Takhtajan, 2009; Yembaturova, Konstantinova, 2013; Manchester et al., 2017; Dillon, 2018; Plunkett et al. 2018a,b,c; Potgieter, 2018). Для всех представителей семейств базальной грады порядка характерен синкарпный гинецей из трех (очень редко – четырех) плодолистиков, два (три) из которых в различной степени редуцированы и всегда стерильны. Можно предположить, что такое строение гинецея было исходным для *Apiales*, а затем

в других семействах порядка произошел возврат к фертильности всех плодолистиков в гинецее. Эта гипотеза не укладывается в традиционные (хотя и редко формулируемые в явном виде) представления о необратимости перехода к псевдомономерии в эволюции покрытосеменных. Исходя из этого, важно изучить представителей базальной грады *Apiales* для выявления возможных гомологий и аналогий в строении цветка и, в частности, гинецея. В случае значимых различий в строении гинецея между представителями базальной грады можно было бы предположить независимое возникновение псевдомономерии в каждом из трех семейств.

Степень разработанности темы исследования. Традиционно структуре цветка отводилась важная роль в систематике и филогенетике *Apiales* (например, Тахтаджян, 1966; Philipson, 1967, 1970; Cronquist, 1988; Грушвицкий, 1981; Грушвицкий, Скворцова, 1985). Тем не менее, конкретные сценарии эволюции цветка *Apiales* и набор исходных для порядка особенностей строения цветка не были определены (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Takhtajan, 1997; Schlessman et al., 1990, 2010; Lowry et al., 2001), так как объем порядка был существенно меньшим до появления молекулярных данных. В частности, одно из семейств базальной грады *Pennantiaceae* никогда не сближали с «центральными» семействами порядка – *Apiaceae*, *Araliaceae* и *Pittosporaceae* (Kårehed, 2001). Его относили к семейству *Icacinaeae* s.l., которое по молекулярно-филогенетическим данным оказалось полифилетическим (Kårehed, 2001; Bremer et al., 2002; Lens et al., 2008). В литературе гинецей представителей *Pennantia* описывается как имеющий одно крупное фертильное гнездо со следами присутствия трех плодолистиков в виде трех рылец (Gardner, de Lange, 2002; Kårehed, 2003; Potgieter, 2018), данные о следах стерильных плодолистиков в области завязи противоречивы, что не дает уверенно установить структуру гинецея без дополнительного анализа.

В семейство *Toricelliaceae* входят три рода: *Aralidium*, *Melanophylla* и *Toricellia*, для которых характерно наличие трех гнезд в завязи, лишь в одном из которых присутствует единственная фертильная семяпочка (Keraudren, 1958a,b; Philipson, Stone, 1980; Plunkett et al., 2004b, Manchester, 2017; Plunkett et al. 2018c). До наших работ данные по структуре и развитию цветка в семействе были фрагментарными, а информация об ориентации фертильного гнезда была противоречива и основана лишь на изучении плодов (Тахтаджян, 1970; Keraudren 1958a,b; Yembaturova, Konstantinova, 2013).

Семейство *Griselinaceae* включает один род и семь видов. Современное положение в порядке *Apiales* семейство получило на основании молекулярных данных (Plunkett, 2001). Детальные данные о строении цветка в литературе отсутствуют, а информация по строению гинецея противоречива (Horne, 1914; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Takhtajan, 2009; Dillon, 2018).

Для представителей *Araliaceae* характерно большое разнообразие меризма околоцветника, андроцея и гинецея. Встречаются и представители с одним гнездом завязи и одной фертильной семяпочкой. Морфологическая интерпретация таких гинецеев неодинакова в разных литературных источниках (Baumann-Bodenheim, 1955; Philipson, 1967, 1970, 1985; Plunkett et al., 2004a; Lowry, Plunkett, 2010; Plunkett, Lowry, 2010).

Цель и задачи исследования. Целью работы стало детальное изучение цветков, имеющих гинецей с единственной фертильной семяпочкой, у представителей семейства Araliaceae и базальной грады порядка Apiales и уточнение путей эволюции гинецея в порядке.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологическое и анатомическое строение, а также развитие цветка у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae), *Griselinia littoralis* (Griselinaceae) и двух видов рода *Melanophylla* (Torricelliaceae).
2. Провести комплексное сравнительное изучение цветков с различными вариантами строения гинецея у представителей рода *Polyscias* s.l. (Araliaceae) и интерпретировать результаты в контексте молекулярно-филогенетических данных.
3. Обобщить данные о разнообразии мономерных и псевдомономерных гинецеев в порядке Apiales.

Научная новизна. Впервые проведено детальное сравнительное изучение одногнездных гинецеев в порядке Apiales. Были получены новые данные о морфолого-анатомическом строении цветка для ряда представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) и семейств базальной грады Apiales: Pennantiaceae, Griselinaceae, Torricelliaceae. Для изученных в работе представителей семейства Araliaceae и представителей базальной грады Apiales впервые получены данные о развитии цветка, документированные с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Полученные данные позволили впервые сделать вывод о том, что псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae имеют одинаковый общий план строения гинецея, с семяпочкой, прикрепленной в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-морфологических особенностей не дает доказательств независимого возникновения псевдомономерии в каждом из семейств базальной грады, а наоборот выявляет множество общих признаков. Показано, что у всех изученных представителей базальной грады Apiales фертильный плодолистик расположен на радиусе одного из лепестков.

В рамках данной работы впервые было показано, что фертильный плодолистик *Melanophylla* расположен в трансверзальном положении относительно кроющего листа (а не медианном, как считалось ранее) и может быть справа или слева от него, что всегда скоррелировано с типом симметрии венчика и андроея и в конечном итоге определяется относительным временем заложения левой и правой брактеолы. Впервые показано, что венчик *Melanophylla* имеет скрученное почкосложение. Ранее среди астерид скрученный венчик был отмечен только для группы ламиид, а случай *Melanophylla* стал первым для кампанулид (второй крупной клады в составе астерид). Важным отличием *Melanophylla* от ламиид является непостоянное направление скрученности венчика.

Полученные в работе данные позволяют сделать вывод об истинно мономерной природе одногнездных гинецеев *Polyscias* (Araliaceae). С привлечением оригинальных молекулярно-филогенетических данных впервые показано, что мономерные гинецеи возникали в пределах *Polyscias* как минимум четыре раза. Впервые показано, что представители *Polyscias* независимо от числа плодолистиков характеризуются непостоянной

ориентацией гинецея относительно других органов цветка и кроющего листа. Для цветков с разным числом плодолистиков в составе гинецея отмечено варьирование меризма всех кругов цветка.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в исследовании данные имеют важное значение для понимания эволюции порядка *Apiales* и покрытосеменных в целом, могут быть использованы в учебных курсах по морфологии, эволюции и биологии развития растений. Результаты работы вскрывают конвергентное сходство одногнездных гинецеев в семействе *Araliaceae* (род *Polyscias*) и ряде других семейств *Apiales* и подчеркивают важность всестороннего анализа внешне сходных дефинитивных структур цветка с целью выявления гомологий. Существенно уточненные сведения об анатомическом строении репродуктивных органов ключевых в эволюционном отношении представителей порядка *Apiales* будут полезны для интерпретации палеоботанического материала.

Методология и методы исследования. Работа основана на всестороннем сравнительном изучении дефинитивной структуры и развития цветка с использованием комплекса дополняющих друг друга методик. Материал для работы был собран в ходе экспедиции на Мадагаскар или любезно предоставлен коллегами. Используются общепринятые методики изготовления серийных микротомных срезов и изучения образцов с помощью сканирующего электронного микроскопа. Для уточнения филогенетических отношений в пределах рода *Polyscias* проведено молекулярно-филогенетическое исследование по трем маркерам, включавшее выделения ДНК, амплификацию, секвенирование и последующих филогенетический анализ.

Положения, выносимые на защиту.

1. Псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей семейств *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae* и *Griselinaceae* имеют общий план строения, включающий прикрепление семяпочек в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-морфологических особенностей не дает доказательств независимого возникновения псевдомомерии в каждом из семейств базальной грады.
2. Одногнездные гинецеи изученных представителей рода *Polyscias* (*Araliaceae*) являются истинно мономерными, возникшими при резком уменьшении меризма в синкарпном гинецее. Мономерный гинецей возникал не менее четырех раз в пределах рода *Polyscias*.

Степень достоверности и апробация результатов. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием соискателя. Результаты были получены с использованием современных методов ботаники.

Результаты диссертационной работы, были доложены автором на семи конференциях: XIII Московском совещание по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера» (Москва, 2–6 февраля 2015); V международной Школе для молодых ученых, посвященной памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной (Санкт-Петербург, 9–14 октября 2016); Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2016» (Москва, 11–15 апреля 2016); IX *Apiales* Symposium (Guangzhou, 31 July – 2 August 2017); XIX International Botanical Congress (Shenzhen, 23–29 July 2017); International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova (Москва, 16–22 сентября 2019); V (XIII) Международной

ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. – Ботаника, глава в коллективной монографии, а также 11 тезисов в сборниках материалов конференций.

Личный вклад автора. Все результаты, представленные в работе, получены самим соискателем или при его непосредственном участии в период с 2013 по 2023 г. Личный вклад автора заключается в работе с литературными источниками, сборе материала, работе с гербарными образцами, подготовке материала и его исследовании с помощью сканирующего электронного и светового микроскопов, создании схем, обобщающих и интерпретирующих данные, полученные при изучении оригинальных серийных анатомических срезов, уточнении филогенетических отношений в пределах рода *Polyscias*. Автор принимал активное участие в анализе и осмыслении результатов, написании статей по полученным данным. Имена всех соавторов указаны в опубликованных работах.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы. Список литературы включает 278 работ (из них 27 на русском и 251 на иностранных языках). Общий объем диссертации – 300 страниц. Диссертация включает 106 иллюстраций и 8 таблиц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведены литературные данные по общим закономерностям строения гинецея покрытосеменных растений, рассмотрены пути редукции гинецея, приводящие к возникновению гинецеев с одной фертильной семязпочкой. Приведен обзор работ, посвященных систематике и особенностям строения цветка у *Apiales*, а также обобщены все известные данные о строении гинецея с одной фертильной семязпочкой у разных представителей порядка.

Глава 2. Материалы и методы

Основным методом работы был сравнительно-морфологический. Из семейства *Araliaceae* изучены восемь представителей рода *Polyscias*, типовой вид единственного рода семейства *Pennantiaceae*, один вид единственного рода *Griselinaceae* и два вида *Melanophylla* из семейства *Toricelliaceae*. Часть материала для данной работы была любезно предоставлена А.А. Оскольским (Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Россия) и К. Форд (Allan Herbarium, New Zealand), материал по роду *Melanophylla* и некоторым видам рода *Polyscias* был собран автором совместно с коллегами во время экспедиции на Мадагаскар в 2015 г. В работе также использован материал из коллекций гербариев P и LE. Изучение микроморфологии и развития цветка проводили при помощи сканирующей электронной микроскопии в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Анатомическое строение репродуктивных органов изучали с помощью световой микроскопии после изготовления серийных микротомных срезов. Для восполнения пробелов в данных по филогенетике рода *Polyscias* были получены оригинальные

молекулярно-филогенетические данные по трем ДНК-маркерам: пластидному участку *trnL-trnF* и ядерным участкам ITS и ETS. При описании гинецея использована терминология, предложенная W. Leinfellner (1950), в рамках которой все гинецеи с конгенитальным срастанием между плодолистиками рассматриваются как синкарпные, а гинецеи без конгенитального срастания между плодолистиками как апокарпные (Endress, 1982; Тимонин и др., 2009).

Глава 3. Результаты

3.1. *Pennantia corymbosa*

У *Pennantia corymbosa* есть функционально мужские и функционально женские цветки, расположенные на разных растениях. Для сокращения функционально мужские и функционально женские цветки в дальнейшем описании обозначаются как мужские и женские, соответственно.

3.1.1. Морфология соцветий. Соцветия с цветками обоих типов устроены одинаково и организованы как монотелическая синфлоресценция. Степень ветвления уменьшается от проксимальных паракладиев первого порядка к дистальным. Оси всех порядков заканчиваются терминальными цветками. Цветоножка имеет небольшое расширение чуть ниже чашечки и явно выраженное сочленение с последней.

3.1.2. Морфология цветка. Околоцветник цветков обоих типов устроен одинаково: чашечка в виде небольшого воротничка, венчик из пяти свободных лепестков. Андроцей в цветках обоих типов из пяти тычинок, которые производят обильную пыльцу, но пыльцевые зерна с женских цветков не имеют развитых апертур. В центре мужского цветка присутствует стерильный рудиментарный гинецей. В женском цветке присутствует синкарпный гинецей, завязь верхняя с коротким столбиком и тремя рыльцами. В зрелом цветке рыльце на радиусе между тычинками немного меньше других рылец. Завязь одногнездная, обычно с единственной семяпочкой. Выше места прикрепления семяпочки гнездо постгенитально зарастает к цветению с образованием трехлучевого шва.

3.1.3. Развитие цветка. Наиболее интересные особенности в развитии демонстрируют андроцей и гинецей. При изучении функционально мужских цветков не выявлено закономерных различий в размерах тычинок. В функционально женских цветках такие различия выявлены на ранних стадиях развития (Рис. 2). Стерильный рудиментарный гинецей в мужских цветках становится заметным вскоре после появления всех тычинок и достигает своих окончательных размеров (0,4 мм) к моменту формирования пыльников, но до удлинения тычиночных нитей. В женских цветках закладывается три плодолистика. Два из них заметно крупнее третьего. Меньший плодолистик (плодолистик А) всегда расположен на радиусе лепестка, между тычинками (Рис. 2). Большие плодолистки (В и С) находятся на радиусах тычинок. После начального роста свободных частей плодолистиков (то есть будущих рылец) появляется одногнездная синкарпная часть гинецея за счет роста в кольцеобразной зоне под ними.

Так как женский цветок моносимметричный из-за разницы в размере зачатков плодолистиков, мы объединили данные о средних размерах симметрично расположенных развивающихся тычинок, подразумевая, что у них одинаковые возможности потенциальных взаимодействий с другими элементами цветка в ходе его развития. В первую группу были объединены данные для тычинок, между которыми находится меньшее рыльце (позиции А и Е), а вторая группа включает тычинки, на радиусах которых находятся

большие рыльца (позиции В и D) (Рис. 2В). Обычно самая крупная тычинка находится на максимальном расстоянии от плодолистика, находящегося на радиусе между тычинками (то есть в позиции С). Чаще всего самыми маленькими являются две тычинки, на радиусе которых находятся два плодолистика (положения В и D). Средние по размеру тычинки расположены в положении А и Е, то есть в положении между тычинками двух других групп. 95% доверительные интервалы средних значений всех трех групп тычинок не перекрываются (Рис. 2А).

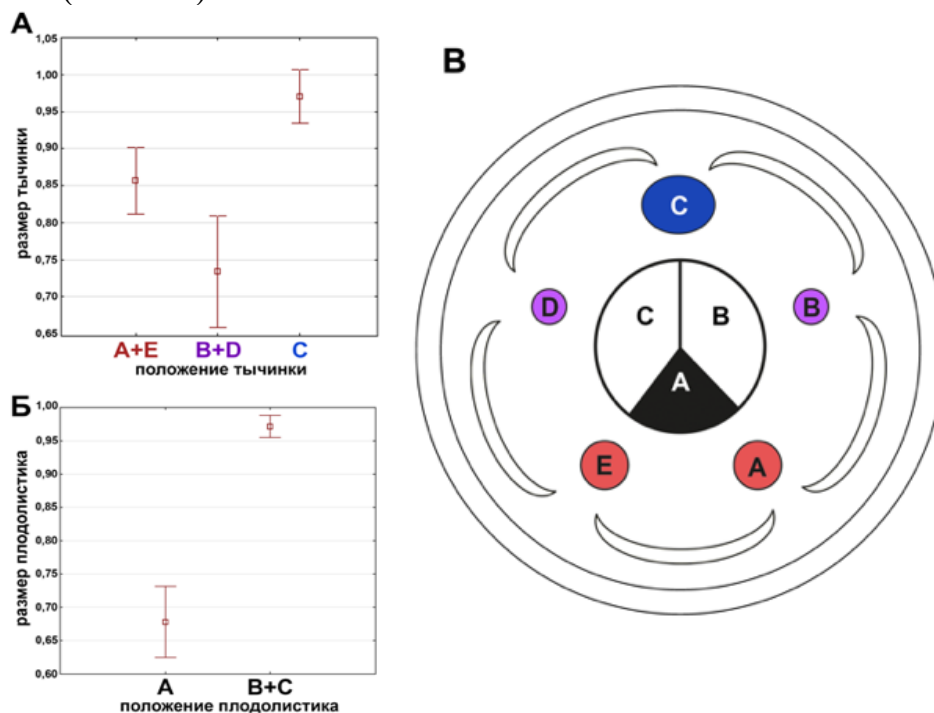


Рисунок 2. Относительный размер и расположение органов функционально женского цветка *Pennantia corymbosa*. В каждом изученном цветке размер самой крупной тычинки и самого крупного плодолистика принят за 1, а размер остальных тычинок и плодолистиков нормализован к этому значению.

А – Средние значения нормализованного размера и их доверительные интервалы для трех категорий тычинок, выделенных согласно их положению относительно плодолистиков.

Б – Средние значения нормализованного размера и их доверительные интервалы для двух размерных классов плодолистиков в пределах изученных цветков.

В – Диаграмма цветка, на которой цвет тычинок соответствует их размерным группам: синий, группа с самым большим размером (позиция С); красный, промежуточная размерная группа (позиции А, Е); фиолетовый, группа с самым маленьким размером (позиции D, В).

3.1.4. Васкулатура цветка. В цветоножке у женских и мужских цветков проходят три проводящих пучка, которые объединяются с образованием кольца проводящих тканей в основании цветка. Чашечка в цветках обоих типов лишена проводящих пучков. На уровне чашечки от общего кольца по радиусам лепестков отделяется пять пучков, затем они входят в лепестки и там делятся на три (редко четыре) ветви. Сразу выше уровня отделения проводящих пучков лепестков от кольца проводящих тканей отделяются пять проводящих пучков, которые занимают радиусы тычинок и иннервируют их. У мужских цветков все сосудистое кольцо на этом уровне разделяется на пять тычиночных следов. В женских цветках оставшееся кольцо проводящих тканей разделяется на шесть коллатеральных пучков, в которых ксилема обращена внутрь. Из них три мы определяем как дорзальные

в связи с их положением на радиусе трех рылец. Три чередующиеся с ними – вентральные пучки, которые в основании завязи сливаются в один крупный синвентральный пучок, иннервирующий семязпочку. Этот пучок образуется в результате слияния трех коллатеральных пучков и имеет амфикириальную природу (три пучка объединяются ксилемой, а флоэма остается снаружи). Такая организация тканей говорит о том, что этот пучок находится в морфологическом центре цветка. На уровне прикрепления семязпочки крупный питающий семязпочку пучок ветвится на две пары пучков. В каждой паре одна ветвь идет вверх в рыльце, находящееся на радиусе тычинки, параллельно с дорзальным пучком, а вторая проходит вдоль гнезда завязи внутри от дорзального и снова ветвится. Одна из новых ветвей идет в то же рыльце на радиусе тычинки, что и предыдущая ветвь, но с другой стороны от дорзального пучка, а вторая ветвь идет вдоль гнезда завязи в рыльце, на радиусе между тычинок, которое находится напротив пучка, питающего семязпочку и, соответственно, места прикрепления семязпочки. Каждое рыльце иннервируется тремя пучками, но природа этих пучков немного различается.

3.2. *Melanophylla* (Torricelliaceae)

3.2.1. Морфология соцветий. Соцветие *Melanophylla* представляет собой полителическую синфлоресценцию. Главное соцветие и кофлоресценции представлены кистями. Каждый цветок имеет кроющий лист и две брактеолы. Относительно кроющего листа брактеолы располагаются почти трансверсально. Они немного перекрываются на адаксиальной стороне, из-за чего можно выделить внешнюю (1) и внутреннюю (2) брактеолу.

3.2.2. Морфология цветка. Цветки обоеполые, с двойным пентамерным околоцветником. Цветоножки не формируют выраженного сочленения в основании цветка. Чашечка из сросшихся чашелистиков. Лепестки свободные, в почкосложении скрученные. Цветки с правой и левой скрученностью венчика встречаются в пределах одного соцветия в почти в равных пропорциях. Направление скрученности венчика коррелирует с расположением брактеол. Если первая брактеола расположена слева относительно кроющего листа, а вторая справа, то лепестки скручены влево. Если наоборот – венчик скручен вправо. Андроцей из пяти тычинок, расположенных в бутоне скручен с направлением скрученности всегда противоположным таковому у венчика в этом же цветке. Гинецей из трех плодолистиков, синкарпный с тремя стилодиями и тремя рыльцами. Из трех плодолистиков фертилен один, в нем находится одна висячая семязпочка, которая прикрепляется в поперечной зоне. Синасцидиатная зона гинецея трехгнездная, два стерильных гнезда меньше фертильного. Фертильное гнездо располагается на радиусе лепестка, ближайшего ко второй брактеоле (Рис. 3).

3.2.3. Развитие цветка. В развитии цветка первыми появляются по очереди две брактеолы. Из чашелистиков первым появляется почти абаксиальный, расположенный немного косо по отношению к кроющему листу, ближе к первой брактеоле. Второй чашелистик – адаксиальный. Третий чашелистик появляется на абаксиальной стороне ближе ко второй брактеоле. Первый лепесток – абаксиальный, второй – адаксиальный, расположенный ближе ко второй брактеоле. Заложение последних элементов чашечки и венчика происходит практически одновременно. Асимметрия в форме молодых лепестков, приводящая к формированию скрученного почкосложения, становится заметна почти сразу после появления последнего

чашелистика, когда лепестки 3–5 еще довольно маленькие. Затем появляются пять зачатков тычинок и далее три зачатка плодолистика.

3.2.4. Васкулатура цветка. В цветоножку *Melanophylla alnifolia* входит кольцо проводящих тканей, от которого сначала отходят два пучка в брактеолы, а затем это кольцо распадается на десять основных проводящих пучков. У *Melanophylla aucubifolia* в цветоножку входит два больших пучка, каждый из которых затем распадается на три. Два из получившихся пучков уходят в брактеолы, а оставшиеся четыре образуют выше уровня отхождения брактеол кольцо из десяти основных проводящих пучков. Каждая брактеола иннервируется одним проводящим пучком. Из десяти проводящих пучков пять иннервируют лепестки, а другие пять делятся пополам в радиальной плоскости. Полученные пучки иннервируют чашелистики и тычинки. Все из десяти изначальных пучков принимают участие в иннервации гинецея. Перед входом в трубку чашечки пучки чашелистиков делятся в тангентальном направлении на три ветви. Центральная продолжается в зубчик чашечки, а боковые соединяются с таковыми от соседних пучков чашечки с образованием круговой комиссуры. В лепесток входит один пучок. В основании цветка от одного из десяти основных пучков ответвляется пучок, который продолжается вверх в перегородке между стерильными гнездами. Затем он разделяется на три пучка, которые иннервируют фертильную и стерильные семяпочки. У *M. alnifolia* в каждом рыльце может быть по одному проводящему пучку или у одного из рылец стерильных плодолистиков может быть два проводящих пучка. У изученных цветков *M. aucubifolia* в рыльце фертильного плодолистика один проводящий пучок, а в каждом рыльце стерильного плодолистика по два.

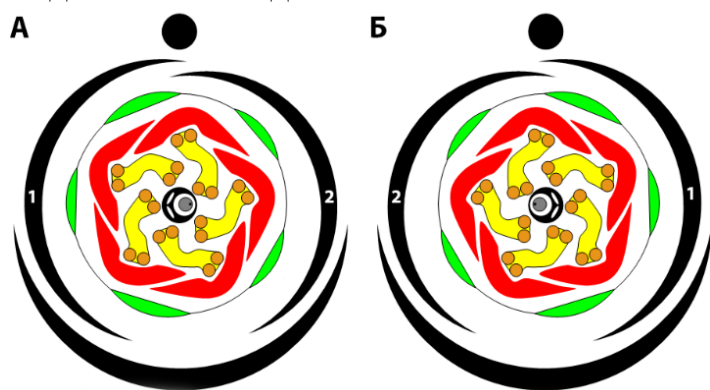


Рисунок 3. Диаграммы двух энантиоморфных форм цветка *Melanophylla*.

А – Венчик левоскрученный, андроцей правоскрученный.

Б – Венчик правоскрученный, андроцей левоскрученный. Черный круг – ось соцветия; черные полукруги – кроющий лист и брактеолы; зеленые полукруги – чашелистики; красные полукруги – лепестки; желтые фигуры с оранжевыми кругами (микроспорангии) – тычинки; черная структура в центре – гинецей; серый круг с черной точкой – фертильная семяпочка и ее проводящий пучок.

3.3. *Griselinia* (Griselinaceae)

У *Griselinia littoralis* можно выделить функционально мужские и функционально женские цветки, которые развиваются на разных растениях. В данной работе были изучены функционально женские цветки, которые для краткости в дальнейшем описании обозначаются как женские.

3.3.1. Морфология соцветия. Соцветие представляет собой монотелическую синфлоресценцию. Большинство изученных соцветий имели паракладии двух порядков, причем лишь 2-3 нижних паракладия первого порядка имели паракладии второго порядка. Число филломов на паракладиях непостоянно. Завершаясь цветком, каждая ось соцветия формирует явно

выраженное сочленение, представленное небольшим расширением вокруг основания цветка и резким сужением оси в месте его присоединения.

3.3.2. Морфология функционально женского цветка. Околоцветник двойной, пентамерный. Чашелистики сростаются, лепестки свободные. Большинство изученных цветков имели пять миниатюрных стаминодиев. Для большинства цветков характерен синкарпный гинецей с тремя рыльцами. Встречаются отклонения от такого строения: гинецей может иметь два, четыре рыльца, в одном цветке их было пять. Завязь нижняя, в большинстве случаев одногнездная, с единственной висючей анатропной семязпочкой, которая прикрепляется в верхней части гнезда, примерно на уровне основания элементов околоцветника. Семязпочка с длинной семяножкой и крупным obturatorом. Непосредственно над уровнем прикрепления семязпочки к цветению внутреннее пространство гинецея полностью постгенитально зарастает. Линия его зарастания имеет на поперечных срезах трехлучевую форму с лучами по радиусам рылец, семязпочка прикрепляется на радиусе между двумя лучами. Иногда луч напротив места прикрепления семязпочки короче двух других, рыльце на этом радиусе обычно меньше двух других рылец. В гинецеях с двумя рыльцами постгенитально зарастающая область на поперечном срезе гинецея чаще всего имеет форму линии. В четырех из пятидесяти изученных на серийных поперечных срезах цветков в самой нижней части завязи развита перегородка, разделяющая на поперечных срезах гнездо завязи на два. Семязпочка у изученных цветков прикрепляется напротив рыльца на радиусе лепестка. Иногда это рыльце может быть немного меньше двух других. В гинецее с двумя рыльцами и развитой семязпочкой отсутствовало рыльце напротив места прикрепления семязпочки.

3.3.3. Развитие функционально женского цветка. Наиболее интересные особенности в развитии демонстрирует гинецей. На самых ранних из доступных нам стадий развития гинецея плодолистика выглядят как отдельные подковообразные структуры с щелью на вентральной стороне. В большинстве изученных цветков было три плодолистика, но встречались цветки с двумя и четырьмя плодолистиками. В случае с тремя плодолистиками один располагался на радиусе лепестка, между тычинками, а два других на радиусах тычинок, между лепестками. Плодолистик на радиусе лепестка часто был меньше двух других. Затем под первоначально свободными зачатками отдельных плодолистиков появляется одногнездная часть гинецея за счет роста в кольцеобразной зоне под ними, который приводит к формированию бокала нижней завязи. В ходе развития полость гинецея выше уровня прикрепления семязпочки зарастает. Брюшные швы каждого плодолистика постгенитально зарастают в области рылец, оставаясь несросшимися на самой верхушке рыльца.

3.3.4. Васкулатура функционально женского цветка. В завязь из цветоножки входят пять пучков, которые ветвятся в тангенциальном направлении с образованием кольца из 17–20 пучков, число которых вокруг гнезда может варьировать. В верхней части гнезда завязи 5 пучков ветвятся в радиальном направлении с образованием пучка лепестка и пучка гинецея. После отхождения пучков лепестков остается 14–16 пучков гинецея. Из них можно выделить группы пучков на радиусах рылец и чередующиеся с ними группы из 1-2 пучков, которые участвуют в иннервации семязпочки. Один пучок, иннервирующий семязпочку, расположен напротив места ее прикрепления, на радиусе между лепестками, остальные пучки, идущие в

семяпочку, тоже расположены на радиусах лепестков и отделены от предыдущего группами пучков, не принимающих участия в иннервации семяпочки. На уровне прикрепления семяпочки пучки, участвующие в ее иннервации и расположенные по бокам от места ее прикрепления, обходят гнездо внутри от пучков гинецея, не участвующих в иннервации семяпочки, формируя кольцо проводящих тканей вокруг гнезда. Пучок на радиусе семяпочки перед вхождением в нее образует две боковые ветви, объединяющиеся с соседними пучками. Все пучки, питающие семяпочку, сливаются в семяножке. Остальные пучки, не принимающие участие в иннервации семяпочки, отклоняются к центру гинецея, принимая участие в формировании кольца проводящих тканей вокруг гнезда на уровне прикрепления семяпочки. Отделить их от ветвей, иннервирующих семяпочку, в кольце проводящих тканей вокруг гнезда на этом уровне невозможно. Они продолжают выше уровня прикрепления семяпочки, формируя группы вокруг лучей линии постгенитального срастания. Их число постепенно сокращается, и они не достигают свободных рылец. В работе описаны особенности васкулатуры гинецеев с различными отклонениями от описанного типичного плана одногнездного гинецея с одной фертильной семяпочкой и тремя рыльцами.

3.4-3.12 Строение цветков и плодов представителей *Polyscias* (*Araliaceae*). Элементарной единицей соцветия всех изученных видов является зонтик. Каждый цветок расположен в пазухе кроющего листа. Цветки на цветоножках. У некоторые изученных видов расширенная часть цветоножки образует подчашие, которое может выглядеть по-разному. У *P. compacta* подчашие несет большое число крупных зубчиков и напоминает чашечку. У *P. andraerum* и *P. aubrevillei* подчашие имеет вид расширения, в основании которого по краю идет большое число волосков. У *P. schatzii* подчашие имеет вид широкой ленты, охватывающей чашечку в основании, и имеет несколько крупных лопастей.

Цветки обоеполые, с двойным околоцветником. Элементы соседних кругов чередуются друг с другом. Меризм кругов изученных цветков был разным (Таблица 1). Наибольшее разнообразие внутри вида отмечено для *P. aubrevillei* и *P. andraerum*, меризм околоцветника и тычинок в одном цветке обычно совпадает и, для каждого варианта возможно разное число плодолистиков.

Таблица 1. Меризм кругов в цветках изученных представителей *Polyscias*.

	Чашечка	Венчик	Андроцей	Гинецей
<i>P. diversifolia</i>	5	5	5	1
<i>P. cf. schultzei</i>	5	5	5	1
<i>P. compacta</i>	4	4	4	1
<i>P. australiana</i>	5	5	5	3
<i>P. aubrevillei</i>	4-5	4-5	4-5	2-3
<i>P. andraerum</i>	7-4	7-4	7-4	2-4
<i>P. schatzii</i>	5	5	5	5
<i>P. duplicata</i>	10	10	10	10

У всех изученных видов завязь полунижняя, с довольно длинной асцидиатной зоной и короткой пликатной. Пликатной зоной мы считаем дистальный участок плодолистика (-ов), который закладывается в виде подковообразного примордия, края которого в дальнейшем зарастают с образованием брюшного шва. У одногнездных представителей

постгенитальное срастание проходит от окончания видимой снаружи границы брюшного шва вниз до уровня прикрепления семяпочек. Ниже этого уровня постгенитальное срастание отсутствует.

Ориентация гинецея у изученных видов относительно других органов и кроющего листа варьирует у всех изученных в этом отношении представителей: *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei*, *P. compacta*, *P. aubrevillei*, *P. andraerum*. *P. schultzei*.

Развитие цветка изучено у *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei*, *P. compacta*, *P. schatzii*. У всех изученных видов заложение элементов цветка происходит акропетально. Чашелистики появляются в виде пяти отдельных зачатков, на более поздних стадиях развития чашелистики срастаются в основании (позднее конгенитальное срастание), дальнейший рост трубки чашечки происходит за счет интеркалярного роста. Далее появляются отдельные зачатки лепестков и тычинок. У *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei* и *P. compacta* гинецей на ранних стадиях развития выглядит как подковообразный зачаток. Следов развития более чем одного плодолистика не отмечено. У *P. schatzii* на ранних стадиях развития пять подковообразных зачатков плодолистиков расположены по кругу, и в ходе развития этот круг вытягивается в одном направлении.

Васкулатура цветка была изучена у *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei*, *P. compacta*, *P. australiana*, *P. aubrevillei* и для димерного плода *P. schultzei*. Особенностью всех изученных представителей *Polyscias* является наличие большого числа симметрично расположенных проводящих пучков в крыше завязи и столбике (или стилодии) (Рис. 4 Д-Е). Ни у одного из представителей с подчашием оно не васкуляризовано.

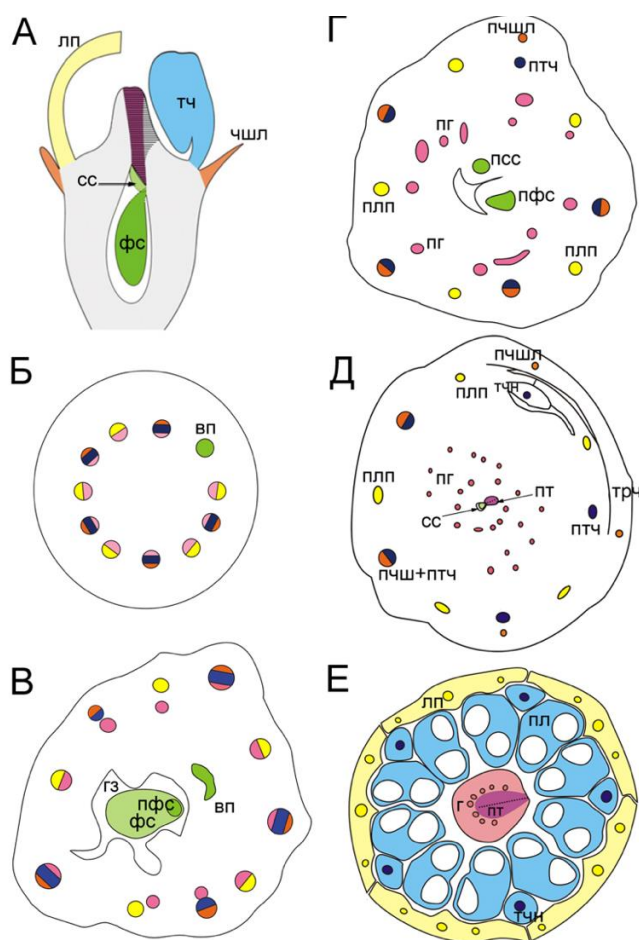


Рисунок 4. *Polyscias cf. schultzei*, диаграммы поперечного (А) и продольных (Б – Е) срезов бутона на поздней стадии развития.

Серый – проводниковая ткань; горизонтальная штриховка – уровень постгенитального срастания. Б–Е – проводящие пучки раскрашены в соответствии с органами, которые они иннервируют. Проводящие пучки, которые в дальнейшем ветвятся и иннервируют несколько органов, обозначены несколькими цветами соответствующих органов. вп – вентральный проводящий пучок г – гинецей; гз – гнездо завязи; пг – проводящий пучок гинецея; лп – лепесток; пл – пыльник; плп – проводящий пучок лепестка; псс – проводящий пучок стерильной семяпочки; пт – проводниковая ткань; птч – проводящий пучок тычинки; пфс – проводящий пучок фертильной семяпочки; пчшл – проводящий пучок чашелистика; сс – стерильная семяпочка; трч – трубка чашечки; тч – тычинка; тчн – тычиночная нить; фс – фертильная семяпочка; чшл – чашелистик.

3.13. Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Polyscias*

Были получены последовательности участков ядерного (ITS и ETS) и пластидного (trnL-trnF) геномов для образцов трех видов: *P. macranthum*, *Polyscias royenii* и *P. cf. schultzei*. С использованием данных из системы GenBank были построены деревья по выровненным последовательностям ITS, ETS и trnL-trnF с использованием метода Байеса и метода максимальной экономии. На объединенном дереве представители Австрало-Малазийской клады и наш образец *P. cf. schultzei* формируют монофилетическую группу с высокими значениями поддержки (PP=1, BP=100%), в эту группу вошли еще два впервые отсеквенированные нами образца: *P. royenii* и *P. macranthum*. *Polyscias willmottii* является сестринским по отношению к остальным представителям клады, в которой с хорошей поддержкой выделяются две группы видов. К первой относятся виды с одногнездным гинецеом, ранее относимые к роду *Arthrophyllum*, вторая включает виды с полимерным гинецеом и наш образец *P. cf. schultzei*.

Глава 4. Обсуждение результатов

4.1. Сравнение структуры соцветий *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae*, *Griselinaceae* и *Araliaceae* (*Polyscias*)

Для *Pennantiaceae* и *Griselinaceae* характерно соцветие метелка и число филломов на осях, заканчивающихся цветком, непостоянно. Вследствие этого теряется смысл изучения ориентации частей цветка относительно кроющего листа. У *Melanophylla* (*Toricelliaceae*) элементарной единицей соцветия является открытая кисть, и можно уверенно сравнивать ориентацию разных цветков по отношению к кроющему листу, так как на цветоножке (которая всегда занимает боковое положение) фиксированное число филломов – две брактеолы. Подробные описания соцветий для представителей двух других родов *Toricelliaceae* – *Aralidium* и *Toricellia* – в литературе отсутствуют, но анализ гербарных коллекций позволяет сделать вывод о том, что у *Aralidium* структурной единицей соцветия является тирс, где в пазухах кроющих листьев на главной оси расположены дихазии. Каждый цветок дихазия имеет кроющий лист и две брактеолы, поэтому сравнение ориентации разных цветков и их частей относительно кроющего листа для *Aralidium* возможно.

У всех изученных в работе видов *Polyscias* элементарной единицей соцветия является зонтик, а каждый цветок развивается в пазухе кроющего листа, брактеолы отсутствуют. Это делает возможным достоверно сравнивать ориентацию различных цветков относительно кроющего листа.

4.2. Особенности морфологии цветоножки у представителей *Apiales*

Для представителей *Polyscias* характерно сильное расширение в месте сочленения цветоножки и цветка, которое напоминает «подчашие». Этот термин используется для описания структур разной морфологической природы, расположенных ниже чашечки, в некоторых случаях вплотную прилегающих к ней. У всех изученных нами *Polyscias* подчашие выглядит немного по-разному, однако данные о его морфогенезе и анатомическом строении указывает на то, что оно не имеет филломной природы, а является расширением цветоножки. Наличие сочленения отмечено для *Pennantia corymbosa* и других видов *Pennantiaceae* (Gardner, de Lange, 2002; Potgieter, 2018; наши данные). У *Griselinia littoralis* есть выраженное сочленение у оси в месте присоединения цветка, устроенное как у *Pennantia*, что впервые установлено в нашей работе и не отмечалось ранее для *Griselinia* (Horne, 1914;

Adams, 1949; Philipson, 1967; Dillon, Muñoz-Schick, 1993; Dillon, 2018). У *Melanophylla* выраженное сочленение между цветоножкой и цветком отсутствует. При этом для двух других представителей *Toricelliaceae* (*Toricellia*, *Aralidium*) такое сочленение описано в литературе (Adams, 1949; Plunket *et al.*, 2018c). Эти данные подтверждают предположение, высказанное в работе Р. Lowry *et al.* (2001) о том, что наличие сочленения между цветком и цветоножкой является исходным в порядке *Apiales*.

4.3. Обоснование одногнездных гинецеев *Polyscias* (Araliaceae) как истинно мономерных

В ходе наших исследований не удалось выявить следов редуцированных плодолистиков у одногнездных представителей на ранних стадиях развития гинецея *Polyscias*.

Рыльце зрелого гинецея *Polyscias diversifolia* несет небольшие округлые лопасти, которые W.R. Philipson (1967) трактовал как следы пяти отдельных плодолистиков. Мы показали, что эти лопасти появляются лишь на поздних стадиях развития, их размер, форма и число непостоянны. Таким образом, они не могут быть интерпретированы как морфологическое проявление присутствия нескольких плодолистиков, и мы считаем, что рыльце в данном случае образовано одним плодолистиком (Karpunina *et al.*, 2016).

Васкулатура цветка также не дает отчетливых доказательств наличия стерильных плодолистиков ни у одного из трех изученных нами одногнездных представителей *Polyscias*. Наши данные о строении проводящей системы цветка *P. diversifolia* вместе с результатами других исследователей (Baumann-Bodenheim, 1955; Philipson, 1967, 1970; Eyde, Tseng, 1971) свидетельствуют о том, что число и относительное расположение проводящих пучков у данного вида не строго фиксировано. Особенностью всех изученных представителей *Polyscias* как с одним гнездом завязи является наличие большого числа симметрично расположенных проводящих пучков в крыше завязи и столбике (или стилодии), которое также встречалось и у изученных видов с двумя и тремя плодолистиками. Появление большого числа пучков, возможно, обусловлено морфогенетическими факторами и может рассматриваться как пример эволюционной лабильности васкулатуры.

4.4. Особенности строения мономерного гинецея *Polyscias*

У изученных одногнездных представителей *Polyscias* завязь полунижняя, с довольно длинной асцидиатной зоной и короткой пликатной занамы. Постгенитальное срастание проходит от окончания видимой снаружи границы брюшного шва вниз до уровня прикрепления семяпочек. Ниже этого уровня постгенитальное срастание отсутствует. Возможно, в этом случае поперечная зона расположена косо, ее наружный конец расположен выше внутреннего. При этом возникновение косой поперечной зоны по всей видимости ограничено изученными в работе представителями *Araliaceae* с мономерным гинецеем, а у других *Apiaceae* и *Araliaceae* поперечная зона горизонтальная (Magin, 1977; Eyde, Tseng, 1971; Nuraliev *et al.*, 2011). Другое предположение состоит в том, что периферическая часть конгенитально сросшейся области у изученных представителей *Polyscias* образована цветоложем. Тогда семяпочки находятся в характерной для всех *Araliaceae* и *Apiaceae* горизонтальной поперечной зоне, но проксимальная часть пликатной зоны оказывается конгенитально сросшейся с периферической тканью цветоложа. В этой проксимальной части брюшной шов не виден извне, так как он окружен тканью цветоложа.

4.5. Гинецей из одного плодолистика появлялся в эволюции *Polyscias* как минимум четыре раза

До нашего исследования можно было выделить три случая возникновения одногнездного гинецея в *Polyscias*: в подродах *Maralia*, *Cuphocarpus* и *Arthrophyllum* (Plunkett, Lowry, 2010). Наши результаты указывают на то, что гинецей из одного плодолистика возникал по крайней мере дважды в пределах Австрало-Малазийской клады, к которой относится подрод *Arthrophyllum*. Таким образом, гинецей с единственным гнездом завязи возникал в пределах рода *Polyscias* не менее четырех раз (Karpunina et al., 2016).

4.6. Варьирование плана строения цветка у представителей *Polyscias*

У изученных представителей *Polyscias* ориентация гинецея относительно кроющего листа варьировала как у видов с несколькими плодолистиками, так и у всех представителей с мономерным гинецеем. При этом меризм цветка в разной степени варьировал у изученных представителей. Общая нестабильность плана строения цветка и ориентации является характерной особенностью рода *Polyscias*, и наряду с таким разнообразием плана строения цветка не удивительно, что в данной группе мог возникнуть гинецей с одним плодолистиком.

4.7. Интерпретация структуры гинецея у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae)

Для *Pennantia* характерна верхняя завязь, что отличает этот род от всех других представителей порядка Apiales, кроме Pittosporaceae (Carolin, Bittrich, 2018). Наши данные по развитию и анатомическому строению цветка *Pennantia corymbosa* подтверждают, что завязь этого вида верхняя на протяжении всего своего развития и никаких признаков вторичности такого положения нет. Наши данные показывают, что гинецей *P. corymbosa* состоит из трех плодолистиков и имеет единственное гнездо в завязи. Более сложным и важным является вопрос установления структуры гинецея этого вида. Существенную роль в решении этого вопроса играет анализ васкулатуры цветка (см. схему на рис. 5).

Гипотетически есть две интерпретации такого гинецея: 1) Псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с гнездом завязи, сформированным асцидиатной зоной одного фертильного плодолистика, два других не имеют гнезд в асцидиатной зоне (Рис.5А–Г). 2) Псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с преобладанием симпликатной зоны. В таком случае гнездо завязи сформировано всеми тремя плодолистиками, при этом две из трех париетальных (постенных) плацент редуцированы (Рис. 5И–Л).

Особенности васкулатуры гинецея *P. corymbosa*, в частности характер ветвления синвентрального пучка на уровне прикрепления семяпочки, согласуются с первой интерпретацией (Рис. 5Д–З). Таким образом гинецей *P. corymbosa* может быть описан как псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков с гнездом завязи, образованным асцидиальной зоной фертильного плодолистика (Karpunina et al., 2021). Гнездо завязи в этом гинецее принадлежит одному (фертильному) плодолистiku, тогда как два других плодолистика стерильны. В молодых цветках *P. corymbosa* выше уровня прикрепления семяпочки находится короткая трехлучевая полость, которую в таком случае мы интерпретируем как короткую симпликатную зону, постгенитально заростающую к цветению. Симпликатная зона на

поздних стадиях образует короткий столбик. Рыльца представляют собой асимплекатную зону. На основании этого, семяпочка прикрепляется на границе между синасцидиатной и симплекатной зонами, т.е. в поперечной зоне, что является типичным для *Apiales* (Erbar, Leins, 1988).

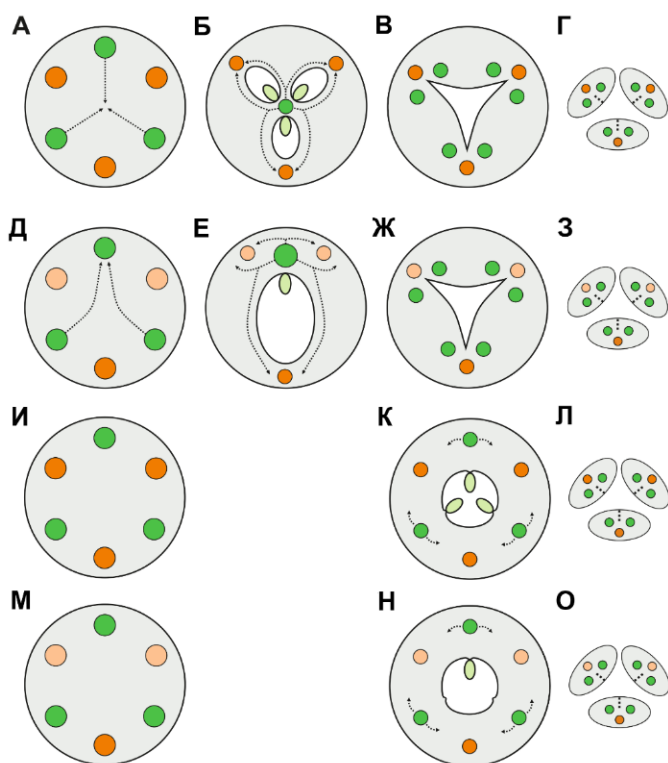


Рисунок 5. Возможные гомологии между тримерными синкарпными гинецеями с псевдомономерией и без нее. Теоретические диаграммы восходящих серий срезов.

Цвета: темно-серый для гинецея; светло-зеленый для семяпочки; темно-зеленый для пучка, питающего семяпочку и его ветвей, идущих в

рыльце; темно-оранжевый для дорзального пучка фертильного плодолистика и его ветвей; светло-оранжевый для дорзальных пучков стерильных плодолистиков и его ветвей. Характер васкуляризации плодолистиков выбран так, чтобы он соответствовал *Pennantia*, по крайней мере, в основании гинецея (А, Д, И, М) и на уровне рылец (Г, З, Л, Н).

А–Г: Гинецей, у которого все плодолистики фертильные, с выраженными синасцидиатной (Б) и симплекатной (В) зонами, семяпочки в синасцидиатной зоне или на границе двух зон.

Д–З: псевдомономерный гинецей, полученный из гинецея, сходного с таковым на А–Г, с гнездом завязи, сформированным асцидиатной зоной фертильного плодолистика (Е).

И–Л: Гинецей, у которого все плодолистики фертильные и без синасцидиатной зоны, с семяпочками расположенными в симплекатной зоне (К).

М–О: псевдомономерный гинецей, полученный из гинецея, подобного таковому в И–Л, имеющий только симплекатную зону (З). Черная пунктирная стрелка указывает направление ветвления пучков выше данного участка.

4.8. Особенности псевдомономерного гинецея у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae)

По нашей интерпретации завязь *Pennantia corymbosa* сформирована плодолистиком, находящимся на радиусе между тычинками и на ранних стадиях развития он имеет самое маленькое рыльце. Рыльца стерильных плодолистиков являются их единственной функциональной частью, и они играют роль увеличения общей поверхности рыльца в цветке.

В пентамерных цветках с тримерным гинецеем можно провести не более одной плоскости симметрии, то есть такие цветки являются моносимметричными или ассиметричными (Endress, 1999, 2012; Nuraliev et al., 2019). Цветки *P. corymbosa* можно считать моносимметричными, ось симметрии проходит через фертильный плодолистик с наименьшим рыльцем, лепесток на том же радиусе и тычинку С (Рис. 2В). На ранних стадиях развития зачатки тычинок демонстрируют различия в размере, которые нивелируются к моменту цветения. Размер развивающейся тычинки коррелирует с ее положением относительно плодолистиков (Рис. 2А). Такая связь между размером тычинки и ее положением теоретически может возникать в результате двух противоположных процессов: влияния размера тычинок на размер и положение плодолистиков (что маловероятно, так как разнообразие в размере тычинок в разных цветках значительно превосходит различия между

плодолистиками) либо это плодолистики влияют на размер тычинок. Вторая гипотеза подтверждается тем, что различия в размере тычинок становится заметным после появления зачатков плодолистиков. В функционально мужских цветках (лишенных диморфизма плодолистиков на ранних стадиях) такое разнообразие в размере тычинок отсутствует.

4.9. Интерпретация структуры гинецея *Griselinia littoralis* (Griselinaceae)

Наши данные о морфогенезе и анатомическом строении гинецея *Griselinia littoralis* подтверждают его псевдомономерную природу. Во всех изученных нами цветках, если в завязи присутствует семяпочка, то она прикрепляется на границе гнезда и зоны постгенитального срастания. В гинецее *Griselinia* общий паттерн ветвления пучков, иннервирующих семяпочку, напоминает таковой у *Pennantia* с небольшими отличиями. Тот факт, что у *Griselinia* два из трех пучков, иннервирующих семяпочку, входят в нее, огибая гнездо завязи внутри от остальных пучков, позволяет нам сделать вывод, что семяпочка прикрепляется на границе синасцидиатной и симпликатной зон гинецея. Таким образом, рыльце фертильного плодолистика находится напротив места прикрепления семяпочки, а по бокам от места прикрепления семяпочки находятся рыльца стерильных плодолистиков. Рыльце фертильного плодолистика всегда находится на радиусе лепестка.

4.10. Особенности псевдомомерного гинецея *Griselinia littoralis* (Griselinaceae)

Как и у *Pennantia corymbosa*, в гинецее *Griselinia littoralis* диморфизм плодолистиков заметен уже на ранних стадиях. По нашей интерпретации, завязь сформирована плодолистиком, чье рыльце находится на радиусе лепестка. Это рыльце часто оказывалось меньше двух других или редуцировалось. Возможно, у *Griselinia* разная степень редукции рыльца фертильного плодолистика может быть переходным этапом к стабильному диморфизму как у *Lagoecia* (Ariaceae), где фертильный плодолистик полностью лишен рыльца и формирует гнездо завязи, а стерильный плодолистик, наоборот, лишен гнезда, но имеет рыльце (Magin, 1980).

4.11. Особенности организации цветка *Melanophylla*

Описанный нами случай скрученного венчика у *Melanophylla* является первым не только в порядке Apiales, но и во всей большой кладе кампанулид. У всех астерид со скрученным венчиком направление спирали строго фиксировано на видовом уровне или выше видового (Endress, 1999, 2001). Случай *Melanophylla* выбивается из общего правила для этой группы. Нами было установлено, что направление скрученности венчика и андроцея зависит от положения первой брактеолы. Если первая брактеола находится справа, то венчик будет скручен вправо, а если слева, то получается левоскрученный венчик (Sokoloff, Karpunina et al., 2018; Karpunina et al., 2019). Андроцей у *Melanophylla* также характеризуется скрученным почкосложением с направлением скрученности андроцея противоположным таковому у венчика.

4.12. Особенности псевдомомерного гинецея *Melanophylla* (Torricelliaceae)

Синкарпный гинецей *Melanophylla* состоит из трех плодолистиков, один из которых фертильный, а два других – стерильные. У фертильного плодолистика развивается одна крупная фертильная семяпочка, а в стерильных гнездах – маленькие стерильные семяпочки. Помимо различий в строении завязи, фертильный и стерильные плодолистики *Melanophylla* различаются васкуляризацией стилодиев и рылец. Рыльца стерильных

плодолистиков имеют два проводящих пучка (*M. aucubifolia*) или только у одного стерильного рыльца наблюдается второй пучок, хотя и не у всех изученных цветков (*M. alnifolia*) (Sokoloff, Karpunina et al., 2018).

Мы показали, что гинецей расположен в трансверсальной плоскости цветка по отношению к оси соцветия и кроющему листу. При этом фертильное гнездо может быть справа и слева от кроющего листа. Два варианта возникают вследствие наличия двух зеркальных вариантов организации цветка и являются строго фиксированными для каждого из них, что можно считать проявлением стабильности плана строения цветка (Рис. 3). При этом фертильный плодolistик всегда находится на радиусе лепестка.

Разнообразие вариантов строения гинецеев с одной фертильной семязпочкой в порядке Apiales

Все представители базальной грады Apiales обладают псевдомономерным синкарпным гинецеем из трех плодolistиков. Для Pennantiaceae характерна верхняя завязь, что является важным отличием от Griselinaceae и Torricelliaceae. Только у Torricelliaceae стерильные плодolistики имеют гнезда в синасцидиатной зоне гинецея. В псевдомономерных гинецеях изученных видов *Pennantia*, *Griselinia* и *Melanophylla* как фертильный, так и стерильные плодolistики имеют рыльце. Мы впервые описали диморфизм рылец для изученных таксонов, который проявляется в характере васкуляризации (*Melanophylla*) или относительных размерах рылец (*Pennantia*, *Griselinia*). Результаты наших исследований подтверждают, что для Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae характерна одинаковая структура гинецея: гнездо завязи фертильного плодolistика представлено его асцидиатной зоной, семязпочка (или семязпочки) прикрепляется в поперечной зоне. Все изученные представители базальной грады обладают схожим общим паттерном васкуляризации гинецея. Во всех случаях иннервация семязпочки происходит за счет вентрального пучка. По сравнению с псевдомономерными гинецеями представителей базальной грады мономерный гинецей *Polyscias* (Araliaceae) имеет значительно большее число проводящих пучков. Большое число симметрично расположенных проводящих пучков в завязи и столбике (или стилодии) является особенностью всех изученных видов *Polyscias*, в том числе и тех, которые имеют полимерный гинецей.

В порядке Apiales ориентация гинецея у всех изученных в этом отношении представителей с псевдомономерным гинецеем является постоянной относительно других органов цветка и кроющего листа (Pennantiaceae, Griselinaceae, Torricelliaceae, Apiaceae), что отличает их от мономерных и полимерных гинецеев *Polyscias* (Araliaceae), где положение гинецея непостоянно относительно других органов цветка и кроющего листа.

Заключение

Проведенное исследование позволило получить новые данные о строении цветков представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) и трех семейств базальной грады Apiales. Полученные результаты позволяют поставить новые вопросы, разработка которых будет представлять научный интерес. Например, остается неясным, почему мономерный гинецей возник как минимум четыре раза именно в роде *Polyscias*, но нигде больше в пределах Araliaceae.

Мы впервые делаем вывод о принципиальном сходстве строения псевдомономерных гинецеев у изученных представителей базальной грады Apiales. В рамках использования метода максимальной экономии можно

сформулировать гипотезу о том, что в порядке Apiales псевдомономерный гинецей является эволюционно исходным состоянием, которое было утрачено в наиболее крупных семействах порядка. Возможно, картина, которую мы видим для порядка Apiales, связана с тем, что современные таксоны базальной грады не отражают репрезентативно все исходное разнообразие строения гинецея у предков Apiales из-за вымирания части архаичных групп. Однако нельзя исключать, что в этом порядке действительно имел место вторичный возврат к типичному для большинства покрытосеменных состоянию гинецея. Дальнейшее использование более тонких подходов к компьютерному моделированию эволюции морфологических признаков, учитывающих длины ветвей, может дать новые аргументы для обсуждения этого вопроса. Однако стоит отметить, что первостепенным в решении подобных вопросов является накопление и углубление знаний о деталях строения цветков и плодов современных растений и более широкое привлечение палеоботанического материала (Sokoloff et al., 2022).

Выводы

1. Псевдомономерные гинецеи из трех плодолистиков у изученных представителей Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griseliniaceae имеют общий план строения, включающий прикрепление семян в поперечной зоне фертильного плодолистика. Сравнение их анатомо-морфологических особенностей не противоречит гипотезе о псевдомономерном гинецее как исходном для Apiales состоянии признака.
2. Фертильный плодолистик всех изученных на сегодня представителей Pennantiaceae, Griseliniaceae и Torricelliaceae стабильно находится на радиусе лепестка. Стабильная в пределах вида ориентация фертильного плодолистика является чертой сходства с теми видами зонтичных (Apiaceae), которые также имеют псевдомономерный гинецей.
3. Для изученных видов *Melanophylla* (Torricelliaceae) характерно наличие в пределах каждого соцветия двух энантиоморфных форм цветка, ключевым фактором в возникновении которых является положение первой брактеолы. Ориентация псевдомономерного гинецея строго фиксирована для каждой из двух морф.
4. Одногнездные гинецеи изученных представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) являются истинно мономерными. Такой тип строения гинецея возникал не менее четырех раз в ходе эволюции группы.
5. Ориентация единственного плодолистика у изученных представителей *Polyscias* (Araliaceae) варьирует по отношению к кроющему листу и другим органам цветка, что является отражением общей нестабильности плана строения и характера ориентации цветка в пределах данного рода и семейства.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WoS,

Scopus, RSCI

1. **Karpunina P.V.**, Oskolski A.A, Nuraliev M.S., Lowry P.P, Degtjareva G.V., Samigullin T.H, Valiejo-Roman C.M., Sokoloff D.D. Gradual vs. abrupt reduction of carpels in syncarpous gynoecia: A case study from *Polyscias* subg. *Arthrophyllum* (Araliaceae: Apiales) // American Journal of Botany – 2016. – Vol. 103. – N 12. – P. 2028-2057. IF 3,05.
2. Sokoloff D.D., **Karpunina P.V.**, Nuraliev M.S., Oskolski A.A. Flower structure and development in *Melanophylla* (Torricelliaceae: Apiales): lability in direction of corolla contortion and orientation of pseudomonomerous gynoecium in a campanulid eudicot // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2018. – Vol. 187. – N 2. – P. 247-271. IF 2,4.
3. Nuraliev, M.S., Sokoloff, D.D., **Karpunina, P.V.**, Oskolski, A.A. Patterns of diversity of floral symmetry in angiosperms: a case study of the order Apiales //Symmetry. – 2019. – Vol. 11. – N 4. – P. 473. IF 2,7.

4. **Karpunina P.V.**, Ford K.A., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. Flower structure and development in Pennantiaceae: uncovering diversity of pseudomonomerous gynoecia in the basal grade of the order Apiales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2021. – Vol. 198. – N 2. – P. 131-164. IF 2,4.

Прочие публикации

Глава в коллективной монографии:

1. **Karpunina P.V.**, Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D. Transference of positional information from bracteoles and sepals to petals in species with labile handedness of contort corolla: mechanical forces or prepatterning? // *Asymmetry in Plants* / ed.: B. Bahadur et al. Boca Raton: CRC Press, 2019. – P. 285-300.

Публикации в сборниках:

1. Карпунина П.В., Оскольский А.А., Нуралиев М.С., Соколов Д.Д. Возможные пути возникновения гинецеев с одногнездной завязью в семействе Araliaceae (Apiales) на примере двух видов из рода *Polyscias* // XIII Московское совещание по филогении растений 50 лет без К.И. Мейера / ред. А.К. Тимонин. Москва: Макс-Пресс Москва, 2015. – С. 138–139.
2. Карпунина П.В., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Соколов Д.Д. Особенности развития цветка у некоторых малагасийских представителей рода *Polyscias* (Araliaceae: Apiales) // Эмбриология, генетика, биотехнология. Материалы V международной Школы для молодых ученых, посвящённой памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной. Санкт-Петербург: Издательство «Левша. Санкт-Петербург, 2016. – С. 98–99.
3. Соколов Д.Д., Карпунина П.В., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Ремизова М.В., Фомичев К.И. Редукционные процессы в эволюции гинецея покрытосеменных растений: мономерия и псевдомономерия // Эмбриология, генетика, биотехнология. Материалы V международной Школы для молодых ученых, посвящённой памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной. Санкт-Петербург: Издательство «Левша. Санкт-Петербург, 2016. – С. 160–161.
4. Карпунина П.В., Нуралиев М.С. Морфология и развитие гинецеев с одногнездной завязью в семействе Araliaceae (Apiales) на примере некоторых видов из рода *Polyscias* // Материалы Международного молодежного научного форума Ломоносов-2016 / ред. И.А. Алешковский и др. – Москва: ООО МАКС Пресс, 2016.
5. Соколов Д.Д., Карпунина П.В., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Ремизова М.В., Фомичев К.И. Редукционные процессы в эволюции гинецея покрытосеменных растений: мономерия и псевдомономерия // Эмбриология, генетика, биотехнология. Материалы V международной Школы для молодых ученых, посвящённой памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной. Санкт-Петербург: Издательство «Левша. Санкт-Петербург, 2016. С. 160–161.
6. Sokoloff D.D., Fomichev S.I., Karpunina P.V., Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Remizowa M.V. Patterns of oligomerization and carpel reduction in angiosperm gynoecia // *Euro Evo Devo abstracts 2016* / ed. G. Budd. – Uppsala: European Society for Evolutionary Developmental Biology, 2016. – P. 168–169.
7. Karpunina P.V., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. Patterns of carpel arrangement in gynoecia of Araliaceae: evidence from *Polyscias* // IX Apiales Symposium. Abstract book / ed.: M. Nuraliev et al. – Guangzhou, 2017. – P. 15–16.
8. Sokoloff D.D., Karpunina P.V., Nuraliev M.S., Oskolski A.A. Flower structure and development in *Melanophylla* (Torricelliaceae): pseudomonomery, contort petal aestivation and implications for evolution of Apiales // IX Apiales Symposium Abstract Book / ed. M.S. Nuraliev. – Guangzhou, China, 2017. – P. 36–37.
9. Соколов Д.Д., Карпунина П.В., Нуралиев М.С., Оскольский А.А. Морфология и морфогенез цветка *Melanophylla* (Torricelliaceae) - представителя базальной грады порядка Apiales // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. – Тверь: Тверской государственный университет, 2017. – С. 378–379.
10. Karpunina P.V., Ford K., Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D. Flower structure and development in *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae) // *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova*. – Vol. 1 / ed.: A.C. Timonin, D.D. Sokoloff. – Moscow: MAKS Press, 2019. – P. 110–113.
11. Карпунина П.В. Эволюция гинецея в порядке Apiales: мономерия и псевдомономерия // Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге / ред.: Д.В. Гельтман и др. – Санкт-Петербург: БИН РАН, 2022. – С. 157–158.