

Московский Государственный Университет  
имени М. В. Ломоносова

*На правах рукописи*

**Эль Елена Сергеевна**

**Структура и развитие побеговых систем и репродуктивных  
органов у ключевых представителей порядков Nymphaeales и  
Ceratophyllales**

1.5.9 – ботаника

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

**Научный руководитель:**

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

Москва – 2023

## Оглавление

Введение .....	4
Глава 1. Обзор литературы.....	15
1.1. Порядок Nymphaeales.....	15
1.2. Порядок Ceratophyllales.....	24
1.3. Проблемы изучения ранней эволюции цветка покрытосеменных.....	29
Глава 2. Материалы и методы.....	31
Глава 3. Результаты .....	34
3.1. Закономерности расположения органов на оси побега <i>Nuphar</i> .....	34
3.2. Особенности строения цветка <i>Nuphar</i> .....	44
3.3. Заложение органов на апексе побега и морфогенез цветка у двух видов рода <i>Nuphar</i> .....	64
3.4. Общие закономерности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum</i> .....	71
3.5. Особенности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum submersum</i> . Анализ диаграмм побегов.....	83
3.6. Особенности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum submersum</i> . Формирование органов на апексе побега.....	84
3.7. Особенности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum submersum</i> . Становление филлотаксиса боковых побегов.....	86
3.8. Особенности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum tanaiticum</i> .....	87
3.9. Особенности строения побеговых систем <i>Ceratophyllum demersum</i> .....	95
3.10. Строение и развитие женской репродуктивной единицы <i>Ceratophyllum demersum</i> .....	98
3.11. Строение и развитие женской репродуктивной единицы <i>Ceratophyllum submersum</i> .....	110
3.12. Строение и развитие женской репродуктивной единицы <i>Ceratophyllum tanaiticum</i> .....	115
Глава 4. Обсуждение результатов .....	120
4.1. Формирование направления генетической спирали филлотаксиса главного побега <i>Nuphar</i> и его сохранение при ветвлении побега.....	120
4.2. Закономерности расположения цветков на корневищах <i>Nuphar</i> .....	121
4.3. Закономерности ветвления корневищ <i>Nuphar</i> и выбор программы развития боковых осевых органов .....	126
4.4. Расположение чашелистиков <i>Nuphar</i> в двух неравных кругах.....	129
4.5. Значение количественного подхода при анализе типов расположения органов в цветках..	131
4.6. «Правый» и «левый» типы почкосложения чашелистиков <i>Nuphar</i> .....	135
4.7. Закономерности расположения лепестков в цветках <i>Nuphar</i> .....	136
4.8. Развитие и закономерности филлотаксиса андроеца <i>Nuphar</i> .....	137
4.9. Особенности гинецея <i>Nuphar</i> .....	139

4.10. Роль эндогенных и экзогенных факторов в ходе развития цветка <i>Nuphar</i> .....	140
4.11. Закономерности расположения боковых побегов и цветков у <i>Ceratophyllum</i> .....	142
4.12. Варианты интерпретации гинецея представителей клады <i>Ceratophyllum</i> + <i>Chloranthaceae</i> ....	149
4.13. Особенности побеговых систем <i>Nuphar</i> и <i>Ceratophyllum</i> , приводящие к «нарушениям» геммаксиллярности.....	155
4.14. Границы цветка в пределах репродуктивной единицы <i>Nuphar</i> и <i>Ceratophyllum</i> .....	158
4.15. Стабильные признаки и варьирование числа и расположения органов в цветках <i>Nuphar</i> и <i>Ceratophyllum</i> .....	159
Заключение.....	161
Выводы .....	162
Благодарности.....	163
Список литературы.....	163

## **Введение**

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

Вопросы происхождения и ранней эволюции цветковых растений остаются одними из наиболее актуальных и дискуссионных проблем современной ботаники (Bateman et al., 2006; Doyle, 2008, 2012; Friis et al., 2011; Herendeen et al., 2017; Wang, 2018; Coiro et al., 2019; Bateman, 2020; Zhang et al., 2020; Завьялова, Теклева, 2021; Guo et al., 2021; Asar et al., 2022; Benton et al., 2022). Синтез данных филогенетики, сравнительной морфологии, биологии развития, палеоботаники и генетики развития дает потенциал для выявления направлений эволюционных преобразований морфологических признаков в ходе ранней эволюции покрытосеменных растений. Несмотря на большой прогресс в этой области, достигнутый в последние десятилетия, многие вопросы все еще далеки от своего разрешения. В частности, это связано с неполнотой фактических данных по структурной организации и закономерностям морфогенеза вегетативных и репродуктивных единиц у представителей ряда ключевых таксонов, а также с разногласиями в интерпретации уже известных сведений (Doyle, Endress, 2000; Endress, Doyle, 2009; Sauquet et al., 2017, 2018; De-Paula et al., 2018; Sokoloff et al., 2018a; Rümpler, Theißen, 2019). Одним из ограничений при реконструировании исходных состояний признаков является недостаток данных по морфологии и особенностям развития для многих видов покрытосеменных растений (Sauquet et al., 2017; Sauquet, Magallón, 2018; Sokoloff et al., 2018a).

Представителям рано дивергировавших групп цветковых растений свойственны некоторые особенности, не характерные для более продвинутых групп, составляющих бóльшую часть покрытосеменных растений, и нередко встает вопрос о том, являются эти особенности примитивными или, напротив, свидетельствуют о высокой специализации конкретной древней линии эволюции. А.Л.Тахтаджян (1966), анализируя закономерности эволюционных преобразований живых организмов, сформулировал принцип гетеробатмии, согласно которому темпы эволюционных изменений различных признаков таксона могут различаться, что проявляется в мозаичном сочетании у организма более архаичных и более прогрессивных признаков. Такая внутрисистемная структурная «разноступенчатость» очень характерна, в частности, для архаичных представителей покрытосеменных растений, дополнительно усложняя анализ путей преобразований признаков (Тахтаджян, 1966).

Характерной чертой большинства покрытосеменных, а также голосеменных растений является геммаксиллярность, приобретенная семенными растениями на ранних этапах их эволюции (Гатцук, 1974). Геммаксиллярным растениям свойственно пазушное ветвление побегов, которое подразумевает, что латеральные почки формируются в пазухах кроющих листьев. Пазушное ветвление является одной из важнейших общих особенностей

(синапоморфий) семенных растений (Galtier, Holmes, 1982; Мейен, 1987; Chomicki et al., 2017). Лишь небольшое число групп современных семенных растений на первый взгляд не обладает этим фундаментальным свойством, однако предполагается, что морфологически пазушное положение латеральных почек, по крайней мере в ряде случаев, маскируется вторичными преобразованиями побеговых систем. Наиболее известными примерами подобных преобразований являются так называемые метатопии – явления «сдвига» пазушной почки выше пазухи листа или, наоборот, на кроющий лист (Weberling, 1989).

Порядок Nymphaeales и род *Ceratophyllum* (выделяемый сейчас в отдельный порядок Ceratophyllales) – две очень своеобразные рано дивергировавшие группы покрытосеменных водных растений, не связанные сестринскими отношениями. Однако обеим этим группам свойствен ряд сходных морфологических черт, непростых в объяснении, но принципиально важных для понимания сценариев ранней эволюции цветковых растений. В частности, для представителей этих групп характерны необычные особенности архитектуры побеговых систем, требующие детального изучения и взвешенной интерпретации. Строение репродуктивных органов как растений порядка Nymphaeales, так и рода *Ceratophyllum* вызывает ряд вопросов, касающихся границ и гомологии репродуктивных единиц, а также интерпретации наблюдаемого строения тех или иных органов. Молекулярно-филогенетические исследования выявили в пределах покрытосеменных растений монофилетическую группу Mesangiospermae, в состав которой вошли однодольные, высшие двудольные (Eudicots), магнолииды, *Ceratophyllum* и Chloranthaceae; три оставшиеся ветви цветковых – Amborellales, Nymphaeales и Austrobaileyales – составляют базальную граду покрытосеменных (Moore et al., 2007; APG IV, 2016; Graham, Ples, 2009; Soltis et al., 2011; Sauquet et al., 2017; Sauquet, Magallón, 2018). Согласно молекулярно-филогенетическим данным, порядок Nymphaeales (в составе семейств Cabombaceae, Nymphaeaceae, Hydatellaceae), вероятно, представляет собой сестринскую группу ко всем прочим современным покрытосеменным за исключением *Amborella* (APG IV, 2016; Graham, Ples, 2009; Soltis et al., 2011). Род *Ceratophyllum* занимает обособленное и неопределенное положение в группе Mesangiospermae, и анализ разных наборов молекулярно-филогенетических данных, а также применение различных методов их обработки приводили разных авторов к различным выводам касательно его родственных связей (Jansen et al., 2007; Moore et al., 2007; One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Guo et al., 2021; Antonov et al., 2000; Moore et al., 2011; Zeng et al., 2014; Xue et al., 2020). Тщательное изучение и сопоставление морфологических признаков, обоснование той или иной интерпретации органов представителей порядка Nymphaeales и рода *Ceratophyllum* имеет большое значение не только для понимания особенностей этих групп, но и для возможности корректно генерировать наборы данных для дальнейших филогенетических

построений, которые, в свою очередь, могут повлиять на фундаментальные представления об эволюции тех или иных признаков покрытосеменных растений.

Порядок *Nymphaeales* давно привлекает пристальное внимание исследователей в силу целого ряда причин. Прежде всего, по многим признакам (травянистая жизненная форма, отсутствие вторичного утолщения осевых органов, на первый взгляд беспорядочное расположение многочисленных проводящих пучков в стебле, строение проростков, особенности устройства апикальной меристемы корня, некоторые особенности строения репродуктивных органов) представителей *Nymphaeales* ранее сближали с однодольными, предполагая происхождение однодольных от кувшинкоцветных либо происхождение двух этих групп от общего предка (например, Schaffner, 1904; Hallier, 1905; Мейер, 1960; Тахтаджян, 1966, 1987). При этом различные авторы по-разному трактовали уникальные черты кувшинкоцветных, такие как кажущееся внепазушным положение боковых побегов. Данные молекулярной филогенетики противоречат гипотезе о сестринских отношениях между кувшинкоцветными и однодольными, но согласуются с традиционными представлениями о том, что *Nymphaeales* – одна из архаичных групп покрытосеменных растений. Род *Nuphar*, принадлежащий к семейству *Nymphaeaceae*, считается сестринским по отношению к остальным его представителям (Padgett, 2007) и представляет особый интерес, поскольку обладает рядом архаичных особенностей, таких как верхняя завязь (Les et al., 1999; Borsch et al., 2008; Taylor, 2008; He et al., 2018). Этот род также является ключевым для решения вопроса о морфологической природе уникальных побеговых систем кувшинковых.

Для представителей семейства *Nymphaeaceae* характерно наличие синкарпного гинецея и формирующихся из него типов плода (Borsch et al., 2008; Яценко и др., 2012; Bobrov, Romanov, 2019). Из двух других семейств, относимых к порядку *Nymphaeales*, представителям *Sabombaceae* свойственна апокарпия, а пестики у *Hydatellaceae* образованы единственным плодолистиком (Moseley et al., 1984; Igersheim, Endress, 1998; Rudall et al., 2007; Sokoloff et al., 2013). Полученные путем анализа пластидных геномов данные также не исключают сестринское положение *Nuphar* по отношению к *Sabombaceae* (Gruenstaeudl et al., 2017; Gruenstaeudl, 2019). Как отмечено М. Gruenstaeudl (2019), вопрос о монофилии семейства *Nymphaeaceae* остается открытым, и характер филогенетических построений сильно зависит от конкретного анализируемого пластидного гена и метода обработки данных. Двойственное положение *Nuphar* дополнительно усложняет реконструирование архаичного состояния ряда признаков, в частности, признака ценокарпии. В сложившейся ситуации представляется крайне важным детальное изучение морфологии *Nuphar*.

Для каждого из семейств порядка *Nymphaeales* морфологическая интерпретация расположения боковых побегов и, в особенности, цветков, является весьма противоречивой

(Raciborski, 1894a, b; Cutter, 1957a, b, 1958, 1959; Chassat, 1962; Richardson, 1969; Moseley, 1972; Schneider et al., 2003; Grob et al., 2006; Endress, Doyle, 2009; Sokoloff et al., 2009). Наиболее необычной особенностью корневищ кувшиноквых является то, что расположенные на них цветки выглядят латеральными, но не имеют ясно выраженных кроющих листьев. По мнению E.G. Cutter (1961), расположение цветков и листьев *Nuphar* и *Nymphaea* как членов единой генетической спирали является исходным состоянием для этих растений, и, таким образом, геммаксиллярность не является обязательным, неизменным свойством всех покрытосеменных. По другому пути решения этой проблемы идет M.F. Moseley (1971), полагая, что цветки у *Nuphar* исходно были пазушными и располагались на боковых побегах, но в ходе эволюции произошла редукция последних до короткого фрагмента оси в основании цветоножки. Высказано также мнение о том, что исходно развитые кроющие листья цветков редуцировались в ходе эволюции, а корневища кувшиноквых следует интерпретировать как гигантские кисти (Endress, 2001). Дополнительно можно высказать предположение о симподиальном нарастании побегов у представителей *Nymphaeaceae*, при котором каждый из цветков является терминальным, а «продолжение» побега на самом деле представляет собой пазушный боковой побег. Такое строение побеговой системы выявлено, в частности, у *Pinguicula moranensis* из семейства *Lentibulariaceae*, причем авторы проводят сравнение с кувшинковыми, хотя и не делают вывод о единстве плана строения побеговых систем в этих группах (Grob et al., 2007; Degtjareva, Sokoloff, 2012). Разным способам объяснения видимой равноценности цветков и листьев в филлотаксисе у *Nuphar* и *Nymphaea* сопутствовали разные трактовки природы чешуевидного образования, которое имеется при основании цветоножки у *Nuphar* и отсутствует у *Nymphaea*. По мнению E.G. Cutter (1959), этот орган представляет собой первое производное флоральной меристемы, гомологичное первому чашелистику *Nymphaea*. M.F. Moseley (1971) же приходит к выводу о том, что это чешуевидный прицветный лист редуцированного побега, несущего данный цветок. Наконец, по мнению P.K. Endress a. J.Doyle (2009), чешуевидный орган является редуцированным кроющим листом цветка.

Вероятно, именно сложности в интерпретации чешуевидного филлома при основании цветоножки у *Nuphar* и противоречивые взгляды различных исследователей на его природу (Trecul, 1845; Raciborski, 1894a; Cutter, 1959; Chassat, 1962; Moseley, 1972; Endress, Doyle, 2009) заставили авторов одной из сводок по эволюции кувшиноквых (Borsch et al., 2008) вообще отказаться от использования этого признака для кладистического анализа. Очевидно, что при решении данной проблемы будут важны результаты комплексного изучения морфогенеза побега в целом и цветка, включая порядок заложения и характер пространственного расположения примордиев на апексах побега и цветка.

Другой важный вопрос касается типа органотаксиса околоцветника и андроцея у *Nuphar*. Одни авторы считают его циклическим, другие – спиральным (Нерко, 1965; Cronquist, 1981;

Wolf, 1991; Endress, 2001; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007). Определение характера расположения органов цветка *Nuphar* имеет большое значение для установления типа расположения органов в цветке общего предка всех покрытосеменных растений (Sauquet et al., 2017). В современной литературе наиболее распространенным является мнение о циклическом типе филлотаксиса органов цветка *Nuphar*, однако ряд авторов, например, D. Padgett (2007), описывает наличие спирально расположенных элементов цветка, окружающих завязь. Оценки ряда моментов, касающихся расположения частей цветка – в частности, числа кругов лепестков – разнятся даже у авторов, придерживающихся сходного мнения о циклической организации цветка *Nuphar*.

Европейские виды рода *Nuphar* являются одними из наиболее доступных представителей базальных покрытосеменных растений. Видам этого рода, а также другим представителям порядка Nymphaeales посвящено множество публикаций, авторы которых нередко по-разному интерпретируют одни и те же наблюдаемые морфологические особенности кувшиноцветных (Trecul, 1845; Raciborski, 1894a, b; Cutter, 1957a, b, 1958, 1959, 1961; Dormer, Cutter, 1959; Chassat, 1962; Moseley, 1965, 1972; Wolf, 1991; Igersheim, Endress, 1998; Endress, 2001; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007; Endress, Doyle, 2009). Часть выполненных к настоящему моменту исследований в этой области проведена без использования метода сканирующей электронной микроскопии. Работы, в которых этот метод использовался, во-первых, преимущественно посвящены североамериканским видам *Nuphar*: *N. advena* (Endress, 2001) и *N. polysepala* (Schneider et al., 2003), выделяемым в секцию *Astylus*, и, во-вторых, в основном касаются морфогенеза самого цветка, в меньшей степени охватывая вопрос о морфогенезе чешуевидного органа при основании цветоножки.

**Род *Ceratophyllum*** является одним из самых загадочных и таксономически обособленных ныне существующих родов архаичных покрытосеменных растений (например, Les, 1988). Он включает 6 видов полностью погруженных в воду травянистых растений с мелкими однополыми цветками и очень характерным типом подводного опыления (Les, 1986, 1989; Szalontai et al., 2018). У этих растений отсутствуют корни на всех стадиях онтогенеза, у них нет проводящих элементов ксилемы, а также устьиц. Очень характерными являются листовидные органы роголистника: они дихотомически рассечены на линейные сегменты (до четырежды рассеченных) с зубчатыми краями. На первый взгляд, «листья» кажутся расположенными в мутовках, но более детальное рассмотрение филлотаксиса позволило предположить, что листорасположение является двурядным либо накрест супротивным, а каждый лист, помимо пластинки, несет два или большее число похожих на нее структур, вероятно, возникших из прилистников (Schaepfi, 1935; Loiseau, 1963; Raynal-Roques, 1981; Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2003, 2015).

Имеющиеся на данный момент работы по изучению строения побеговых систем и закономерностей ветвления *Ceratophyllum* в основном были посвящены лишь двум видам: *C. demersum* и *C. submersum*. Отсутствие устойчивой интерпретации строения побеговых систем *Ceratophyllum*, которая была бы основана на анализе представителей различных клад, выделяемых в пределах рода по данным молекулярно-филогенетических исследований, не позволяет проводить адекватное сопоставление этой группы с другими ветвями покрытосеменных растений, а также не дает учитывать признаки, касающиеся строения побегов и филлотаксиса *Ceratophyllum*, в филогенетических построениях.

При изучении морфологии репродуктивных единиц представителей *Ceratophyllum* одним из нерешенных вопросов оказывается проблема интерпретации гинецея как мономерного или псевдомономерного, что также затрудняет не только установление родственных связей данного рода, но и не позволяет делать достаточно обоснованные предположения о строении гинецея общего предка группы Mesangiospermae и покрытосеменных растений в целом. Согласно молекулярно-филогенетическим данным (Szalontai et al., 2018), в пределах рода *Ceratophyllum* выделяется четыре основных клады. Имеющиеся на данный момент работы по развитию цветка *Ceratophyllum*, выполненные с использованием метода сканирующей электронной микроскопии, посвящены лишь двум видам: *C. demersum* и *C. submersum* (Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2003, 2015).

#### *Цели и задачи*

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

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

- 1) изучить закономерности филлотаксиса побегов и исследовать ранние стадии развития цветков у двух видов рода *Nuphar*;
- 2) для трех видов рода *Ceratophyllum*, являющихся представителями трех из четырех клад, выделяемых внутри рода, изучить закономерности филлотаксиса побегов, а также особенности формирования и расположения на них боковых структур и морфологическое разнообразие репродуктивных единиц;
- 3) на основе анализа полученных данных и литературных сведений предложить предпочтительные интерпретации строения побеговых систем и репродуктивных органов *Nuphar* и *Ceratophyllum*;

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

#### *Научная новизна*

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

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

### *Теоретическая и практическая значимость работы*

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

### *Методология и методы исследования*

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический. Для выполнения работы были использован комплекс дополняющих друг друга методик, включающий получение серийных парафиновых срезов органов растений, а также изготовление серийных срезов с использованием полимерной смолы Technovit; исследование их при помощи светового микроскопа; метод сканирующей электронной микроскопии. Особенностью объекта *Nuphar* в рамках нашей работы явилась необходимость сочетания изучения строения крупных фрагментов

корневищ с применением очень тонких методов препарирования верхушек побегов при подготовке их к электронномикроскопическому исследованию. Для оценки сезонных закономерностей нарастания побегов *Nuphar lutea* живые корневища в естественном местообитании были помечены в начале сезона, а в конце сезона изучены. Были получены и проанализированы количественные данные по расположению чашелистиков *Nuphar* и частей ископаемого *Nanjinganthus*, а также распределению вегетативных и генеративных органов на побеге *Nuphar*. Для анализа расположения частей цветка *Nuphar* и боковых структур на побегах *Ceratophyllum* с помощью программы были построены диаграммы. В методическом отношении новым был подход с использованием предложенных нами диаграмм-разверток, который позволяет анализировать побеги с большим числом узлов и цветки с выпуклым цветоложем и большим числом частей.

#### *Положения, выносимые на защиту*

1. Отклонения от типичного пазушного ветвления характерны для двух не связанных близким родством групп древнейших водных покрытосеменных растений – семейства Nymphaeaceae и рода *Ceratophyllum*. Корневище *Nuphar* является моноподиальным со спиральным филлотаксисом, цветки занимают латеральные позиции на побеге. Морфологическое строение побегов *Ceratophyllum* определяется накрест-супротивным листорасположением и формированием комплексов сериальных пазушных почек в сочетании с конкаулесценцией.

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

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

*Степень достоверности и апробация результатов*

Результаты были получены с использованием современных методов ботаники с привлечением количественной обработки данных. По теме диссертации опубликовано четыре статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. – Ботаника:

1) El E.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Developmental flower and rhizome morphology in *Nuphar* (Nymphaeales): an interplay of chaos and stability // *Front. Cell Dev. Biol.* 2020. Vol. 8. 00303. <https://doi.org/10.3389/fcell.2020.00303>

2) Sokoloff D.D., El E.S., Pechenyuk E.V., Carrive L., Nadot S., Rudall P.J., Remizowa M.V. Refined interpretation of the female flower in *Ceratophyllum* sheds fresh light on gynoecium evolution in angiosperms // *Front. Cell Dev. Biol.* 2022. Vol. 10. e868352. <https://doi.org/10.3389/fcell.2022.868352>

3) Sokoloff D.D., El E.S., Remizowa M.V. Shoot development in members of an ancient aquatic angiosperm lineage, Ceratophyllaceae: a new interpretation facilitates comparisons with Chloranthaceae // *Symmetry.* 2022. Vol. 14, №7. e1288. <https://doi.org/10.3390/sym14071288>

4) Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature // *New Phytol.* 2020. Vol. 228. P. 420-426. <https://doi.org/10.1111/nph.15974>.

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

*Личный вклад автора*

Личный вклад автора заключается в работе с литературными источниками, сборе материала *N. lutea* и *N. pumila*, диаграммировании расположения органов на побегах *Nuphar* и *Ceratophyllum*, подготовке материала к изучению с помощью сканирующего электронного микроскопа и собственно электронномикроскопическом исследовании, изготовлении серийных срезов и изучении их с помощью светового микроскопа, количественном изучении углов между частями цветка *Nuphar* и *Nanjinganthus*, активном участии в анализе и осмыслении результатов, написании диссертационной работы. Результаты, представленные в диссертационной работе,

получены при непосредственном участии автора. Имена всех соавторов указаны в опубликованных работах.

*Структура и объем диссертации*

Диссертационная работа изложена на 182 страницах и включает следующие разделы: Введение, Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение результатов, Заключение, Выводы, Благодарности, Список литературы. Рукопись включает 3 таблицы и 48 рисунков. Список литературы содержит 270 источников.

## Глава 1. Обзор литературы

**1.1. Порядок Nymphaeales** представлен тремя семействами: Cabombaceae, Nymphaeaceae и Hydatellaceae и, по-видимому, представляет собой сестринскую группу ко всем остальным покрытосеменным растениям, за исключением *Amborella* (APG IV; Moore et al., 2007). Семейство Nymphaeaceae включает травянистые однолетние и, чаще, многолетние водные растения с прямостоячими стеблями или горизонтальными корневищами (Снигиревская, 1980; Лелекова, 2006; Бобров, 2017). В семейство, по традиционным представлениям, входит шесть родов, самый крупный из них – *Nymphaea* – включает около 50 видов и распространен по всему земному шару (Schneider, Williamson, 1993). Род *Ondinea* включает лишь один вид, эндемичный для запада Австралии (по современным данным, этот род должен быть объединен с *Nymphaea* – Borsch et al., 2007). Три вида рода *Victoria*, выделение которых подтверждается молекулярно-филогенетическими данными, обитают в Южной Америке (Smith et al., 2022). Единственный вид рода *Euryale* произрастает на севере Индии, в Китае, Пакистане, Непале, Японии и на Тайване, а также встречается на Дальнем Востоке России и включен в Красную книгу Российской Федерации (2008), а также Красные книги Хабаровского (2008) и Приморского краев (2008). Род *Barclaya* включает четыре вида, распространенных в Индонезии, Малайзии и Новой Гвинее. Наконец, род *Nuphar* встречается в Северной Америке, Европе и Азии (Schneider, Williamson, 1993). Род *Nuphar* подразделяется на 11 видов (Padgett, 2007). В основе их выделения лежат данные, полученные в результате исследований морфологических признаков (в том числе – с использованием кладистического анализа), использования метода RAPD, а также изучения жизнеспособности семян и фертильности пыльцы гибридов (Padgett, 2007). По результатам эволюционных построений, основанных как на морфологических, так и на молекулярных данных, род *Nuphar* занимает базальное положение в семействе кувшинковых (Borsch et al., 2007, 2008). Результаты анализа как молекулярных, так и морфологических данных легли в основу выделения двух эволюционных линий в пределах рода *Nuphar*. Этим двум линиям соответствуют две секции рода: sect. *Nuphar* и sect. *Astylus*. Все проведенные исследования демонстрируют большое морфологическое разнообразие и тесные родственные связи в пределах каждой секции (Padgett, 2007). Наиболее полная находка ископаемой кубышки относится к секции *Astylus* и включает фрагменты корневищ с листовыми рубцами и придаточными корнями, тычинки, рыльцевый диск, органы околоцветника, плоды и семена из эоценовых отложений Северной Америки (DeVore et al., 2015). Также известен ряд эоценовых находок, относимых к роду *Nuphar* (Ozaki, 1978; Chen et al., 2004; Friis et al., 2017).

Согласно «Флоре СССР», на территории бывшего Советского Союза встречается 2 вида кубышек: *N. lutea* – кубышка желтая и *N. pumila* – кубышка малая, а также гибрид между ними:

*N. lutea* × *pumila* – кубышка средняя, или кубышка Спеннера (Комаров, 1937; Чернова, 2012а). *Nuphar lutea* и *N. pumila* можно различить по форме рыльца (у кубышки желтой оно вогнутое, у малой – выпуклое), а также по числу лучей рыльца (10-20 лучей у *N. lutea* и 8-10 – у *N. pumila*). Также эти два вида различаются по толщине корневища (у *N. pumila* оно имеет диаметр до одного, реже – до двух сантиметров, в то время как у *N. lutea* может достигать толщины 5-7 см) и размеру пластинок плавающих листьев (до 17 см длиной у *N. pumila* и до 35 см – у *N. lutea*). Гибрид *N. lutea* × *N. pumila* по размерам и габитусу занимает промежуточное положение между родительскими видами. По некоторым данным (Крупкина, 2001), изредка в речных заводях можно встретить одичавшие экземпляры североамериканского вида *N. advena* из секции *Astylus*, отличающегося от *N. lutea* цветками с шестью чашелистиками. Существуют также указания на нахождение вида *N. japonica* в водоемах Дальнего Востока (Лисицина, Папченков, 2000). *Nuphar lutea* является наиболее распространенным видом кубышек на территории России и представляет интерес как компонент гидробиологических сообществ и растительный ресурс. В частности, ряд исследований посвящен продуктивности и расчету показателей биомассы разных частей этого растения (Чернова, 2006, 2012а, 2013, 2014, 2019, 2021; Чернова, Папченков, 2012а, б; Lebedeva et al., 2020), а также его жизненной форме, развитию побеговых систем (Савиных, Лелекова, 2005; Чернова, Савиных, 2010) и механизмам адаптации к неблагоприятным условиям (Чернова, 2011).

Представители секции *Nuphar* – *N. lutea* и *N. pumila* в силу своего широкого распространения на территории Евразии были использованы как модельные объекты реконструкции путей распространения пресноводных растений по территории континента методами филогеографии (Volkova et al., 2018). Помимо анализа пластидных маркеров и последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров рибосом в ядерной ДНК, авторы учитывали также варьирование морфологических признаков и степень жизнеспособности пыльцы представителей рассматриваемых видов, а также гибрида между ними. Согласно полученным данным, секция *Nuphar* возникла и дала начало отдельным эволюционным линиям в восточноазиатской части континента, откуда *N. pumila* попала также в Северную Америку (Volkova et al., 2018).

По жизненной форме представителей рода *Nuphar* можно отнести травянистым поликарпическим вегетативно-подвижным короткокорневищным многолетникам, водным гемикриптофитам (Лелекова, 2006). Первое в онтогенезе цветение происходит на 5-7 году жизни растения и сопровождается первым ветвлением побега (Савиных, Лелекова, 2005; Лелекова, 2006), при этом ветвление корневища всегда происходит в его апикальной части (Чернова, Савиных, 2010). Характерной особенностью *Nuphar* является то, что расположенные на корневище листья срединной формации, цветки и боковые побеги занимают равноценные

позиции в единой генетической спирали. Это свойственно также видам рода *Nymphaea* (Cutter, 1957a, b; Weidlich, 1976a, b). Все эти органы, по крайней мере, на первый взгляд, являются производными непосредственно апикальной меристемы побега, что позволило ряду исследователей (Cutter, 1957a, b; Weidlich, 1976a, b) считать их гомологичными, что весьма необычно, если не уникально для покрытосеменных растений. Впрочем, такая точка зрения принимается не всеми исследователями (например, ее не разделяют Endress, Doyle, 2009).

В отличие от представителей рода *Nuphar*, листья которых лишены прилистников на всех стадиях своего развития (Cutter, 1957a), листья *Nymphaea* имеют парные прилистники, сросшиеся между собой на некотором протяжении (Grob et al., 2006). У *Victoria* и *Euryale* листья также имеют сросшиеся прилистники, которые на ранних стадиях развития органов, вблизи апекса побега, защищают зачаток цветка, ассоциированного с данным листом (Schneider et al., 2003; Weidlich, 1980). У *Ondinea* прилистники отсутствуют (den Hartog, 1970).

Проводящая система корневища кувшинковых напоминает атактостелу однодольных из-за беспорядочного на первый взгляд расположения многочисленных закрытых проводящих пучков на поперечном срезе (Metcalf, Chalk, 1950). Многократно высказывалось предположение, что кувшинковые в широком смысле в ходе эволюции дали начало предковой группе однодольных растений либо находятся в близком родстве с такой группой (Schaffner, 1904; Hallier, 1905; Мейер, 1960; Тахтаджян, 1966, 1987). Однако, по данным W.H. Weidlich (1976a, b), кувшинки имеют своеобразный вариант эустелы. В лист у них отходят три проводящих пучка (а не множество, как у однодольных), которые в узле сливаются друг с другом, а затем снова разделяются (Weidlich, 1976a, b).

В ряде работ было подробно изучено строение проводящей системы некоторых представителей семейства. Так, работа W.H. Weidlich (1976a) посвящена роду *Nymphaea*, для которого были исследованы виды двух подродов (*Castalia* и *Hydrocallis*). В корневищах изученных видов имеется обычно восемь осевых концентрических проводящих пучков, окруженных более мелкими пучками-спутниками. В каждый лист отходят два латеральных листовых следа и один медианный. Также присутствуют корневые следы, соответствующие придаточным корням, расположенным рядами при основании листа. Каждый цветок или боковой побег при рассмотрении проводящей системы оказывается ассоциирован с нижележащим листом, отделенным от него тремя органами генетической спирали и расположенным на соседней ортостихе, которых автор выделяет восемь. Согласно описанию автора, эти ортостихи чередуются по радиусам с восемью осевыми пучками стебля, и два соседних члена каждой из них разделены восемью органами и тремя витками генетической спирали. Однако при спиральном расположении органов в генетической спирали с углом дивергенции, близким к предельному значению ряда Фибоначчи, т.е. к  $137,5^\circ$ , ортостихи отсутствуют. Выделение

автором ортостих объясняется тем, что в своей работе W.H. Weidlich принимает расположение органов у *Nymphaea* как соответствующее спирали  $3/8$ . Теоретически угол дивергенции при спирали  $3/8$  равен  $360^\circ \cdot 3/8 = 135^\circ$ . Разница в два с половиной градуса настолько мала, что при используемых методах практического изучения филлотаксиса установить ее непросто.

Проводящие пучки, уходящие в цветок, берут начало от четырех осевых пучков корневища, также снабжающих ассоциированный с этим цветком лист (отделенный от него тремя органами генетической спирали). Пройдя некоторое расстояние в сердцевине корневища, эти проводящие пучки сливаются в единый массив проводящей ткани, дающий начало пучку одной цветоножки у подрода *Castalia* и двух цветоножек у подрода *Hydrocallis*. Автор делает вывод о высокой специализации рода *Nymphaea*, поскольку проводящая система кувшинки не является типичной ни для однодольных, ни для двудольных и не может рассматриваться как переходная между этими типами (Weidlich, 1976a).

Во второй части работы W.H. Weidlich (1976b) изучено строение сосудистой системы представителей трех оставшихся подродов рода *Nymphaea* (*Anecphyua*, *Lotos* и *Brachyceras*) и проведено сравнение организации васкулатуры стеблей между всеми пятью подродами. Наибольшее сходство в строении проводящей системы выявлено у подродов *Castalia*, *Hydrocallis* и *Anecphyua* (не образующих, впрочем, единой клады – Borsch et al., 2007), для представителей которых характерна вышеописанная связь между цветком либо боковым побегом и ассоциированным с ним листом. Сосудистые системы представителей подродов *Lotos* и *Brachyceras* более сложны для изучения и интерпретации, поскольку осевые проводящие пучки, продолжающиеся на всем протяжении стебля, у растений двух этих групп многократно разветвляются и сливаются между собой без видимой закономерности.

В третьей части работы W.H. Weidlich (1980) анализирует васкулатуру стеблей видов *Victoria* и *Euryale*. В отличие от кувшинки, цветки у этих видов закладываются не как члены единой генетической спирали листорасположения, а как зачатки, расположенные базально по отношению к ассоциированному с каждым из них листу со смещением относительно пазухи этого листа, причем приблизительно в то время, когда ассоциированный лист займет положение четвертого примордия. Цветки у *Victoria* и *Euryale* формируют собственную спираль на побеге. Однако во взрослом состоянии связь васкулатуры цветка и ассоциированного с ним листа сходна с таковой у *Nymphaea*. В каждом узле у *Victoria* и *Euryale* присутствуют корневой след, два латеральных и один медианный листовые следы, а также массив проводящей ткани, от которого ответвляется проводящий пучок цветоножки и частично медианный листовой след.

Для морфологической интерпретации побеговых систем кувшинковых важны также данные, касающиеся расположения и порядка заложения органов в апексе побега и развития

цветков. Этим вопросам посвящен целый ряд работ, выполненных в разные годы исследователями из разных стран.

Классическими являются работы E.G. Cutter (1957a, b). В первой работе из цикла (1957a), посвященного архитектуре побегов представителей семейства Nymphaeaceae, рассмотрены аспекты, связанные с морфологией корневищ *Nuphar lutea* и *Nymphaea alba*, взаимоотношениями листьев, цветков и боковых почек, а также особенностями организации апексов стеблей и закономерностями заложения органов. По мнению автора, листья, цветки и боковые побеги *Nuphar lutea* занимают равноценные позиции в единой генетической спирали филлотаксиса, причем цветки чаще всего располагаются парами, разделенные одним листом в генетической спирали, хотя возможны и другие варианты: цветки могут располагаться одиночно или по три. В последнем случае они занимают позиции N, N+2, N+4 в генетической спирали либо, намного реже, занимают в ней три последовательные позиции. Боковые побеги являются пазушными по своему положению. При этом лист, в пазухе которого соответствующий боковой побег формируется, сопровождается цветком в позиции через один орган генетической спирали от него. Также E.G. Cutter обращает внимание на то, что примордии, расположенные спирально вокруг апекса побега, не контактируют между собой основаниями, что отмечалось также у некоторых папоротников. По мере развития молодого растения размер апекса корневища увеличивается, соответственно, уменьшается относительный размер примордиев, а также начинает проявляться тенденция к заблаговременному формированию апексом листьев и цветков, которые будут функционировать лишь на третий год после своего заложения. Последняя особенность, как отмечает автор, также свойственна некоторым папоротникам.

Вторая работа из цикла (Cutter, 1957b) посвящена исследованию ранних стадий формирования цветка у *Nymphaea* и *Nuphar*, на которых происходит заложение чешуевидной брактей (у *Nuphar*) и чашелистиков (у *Nymphaea* и *Nuphar*). Автор делает вывод, что чешуевидный филлом, расположенный у основания цветоножки взрослого цветка *Nuphar*, наличие которого неоднократно и ранее фиксировалось разными исследователями, возникает как первый примордий, сформированный меристемой цветка. Он располагается абаксиально по отношению к флоральному апексу и, по мнению автора, гомологичен первому чашелистику *Nymphaea*. Следовательно, в интерпретации E.G. Cutter, цветки *Nuphar* не могут рассматриваться как пазушные, как предполагают другие авторы, в частности, P.K. Endress и J. Doyle (2009), а занимают, как и у *Nymphaea*, позиции листьев в единой генетической спирали листорасположения. Расположение чешуйки в основании цветоножки обусловлено ее ранним заложением в ходе развития цветка, предшествующим формированию интеркалярной меристемы цветоножки. Ограниченное развитие первого производного меристемы цветка у *Nuphar*, приводящее к формированию чешуйки, а не чашелистика, E.G. Cutter (1957b) связывает не

столько с его пространственным положением, сколько со специфическим регуляторным статусом флоральной меристемы на ранних этапах ее функционирования. Однако характер этого регуляторного статуса E.G. Cutter не поясняет, и этот вопрос остается не вполне понятным. Второй и третий примордии, образуемые апексом цветка, представляют собой зачатки первого и второго (у *Nuphar*) либо второго и третьего (у *Nymphaea*) чашелистиков, причем у *Nuphar*, в отличие от *Nymphaea*, они расположены не строго латерально напротив друг друга, а несколько смещены на абаксиальную сторону, что, по мнению автора, свидетельствует об ослаблении ингибирующего влияния первого примордия – чешуйки. У *Nymphaea*, как сказано, первый примордий является зачатком чашелистика, и ослабления его ингибирующего влияния не происходит, в результате чего второй и третий чашелистики закладываются латерально строго напротив друг друга (Cutter, 1957b). Последнее предположение E.G. Cutter кажется сомнительным, поскольку если бы описанное ингибирование было наиболее значимым фактором, то второй орган занимал бы адаксиальное положение. E.G. Cutter отмечает случаи формирования в основании цветоножки у *Nuphar* двух чешуевидных придатков, которые могут располагаться рядом друг с другом, на противоположных сторонах цветоножки либо под углом, примерно равным углу Фибоначчи. Эти две чешуйки могут различаться также по форме и размеру. Автор отмечает, что способность флоральной меристемы образовывать листоподобный орган говорит о ее вегетативной потенции.

Еще одна работа E.G. Cutter (1959) посвящена сравнению развития цветков видов *Nuphar*: *N. lutea*, *N. pumila* и их естественного гибрида *N. × intermedia*. Чешуйка, расположенная у основания цветоножки *N. lutea*, обнаружена у части изученных цветков *N. × intermedia* и небольшой части цветков *N. pumila*. У *N. × intermedia* и *N. pumila* чешуйка хорошо заметна на ранних стадиях развития цветка, однако затем ее рост, как правило, прекращается, и она представляет собой малозаметный рубец, скрытый трихомами цветоножки. Также автор указывает, что для *Nuphar lutea*, в отличие от других видов *Nuphar*, характерно вхождение в чешуевидный филлом проводящего пучка.

В обобщающей работе E.G. Cutter (1961) проводит сравнение закономерностей расположения листьев, цветков и боковых побегов для четырех родов семейства Nymphaeaceae: *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria* и *Euryale*. Как указано и в предыдущих работах автора, для *Nuphar* и *Nymphaea* характерно расположение листьев и цветков в единой генетической спирали филлотаксиса, а боковые побеги занимают позиции, характерные для цветков, как бы заменяя их. У представителей родов *Victoria* и *Euryale* цветки формируют свою собственную спираль, отдельную от спирали расположения листьев, причем если некоторые из цветков не были сформированы, то на их месте остаются пропуски в спирали расположения цветков. Последующие цветки закладываются в этом случае так, как если бы отсутствующие цветки были

сформированы, и спираль не нарушается. Боковых побегов у этих видов автором обнаружено не было.

Анатомическое строение цветка видов рода *Nuphar*, в том числе васкулатура цветка, рассмотрена М.Ф. Мозелем (1965). Автор указывает на то, что чашелистики располагаются в двух кругах, а лепестки и тычинки образуют контактные парастихи. Гинецей синкарпный с асцидиатными плодолистиками.

По данным М.Ф. Мозеля, в основании цветоножки имеется один круг проводящих пучков, формирующий концентрическое сплетение пучков. От этого сплетения, которое располагается прямо под интеркалярной меристемой цветоножки, берут начало наружный и внутренний круги проводящих пучков, которые в свою очередь формируют в основании цветоложа сложный комплекс проводящих тканей, напоминающий по форме корзину. От последнего в каждый чашелистик отходят по три проводящих пучка, в лепестки и тычинки – по одному. Спинной и брюшные проводящие пучки плодолистиков ответвляются от основных пучков напоминающего корзину сплетения, то есть от «ободка корзины». Два брюшных пучка одного плодолистика встречаются с брюшными пучками смежного плодолистика в основании перегородки между последними, однако обычно не сливаются, а лишь сближаются и параллельно друг другу проходят через основание септы. Спинной пучок отделяется одновременно с брюшными и входит в плодолистик, а на его верхушке разделяется на две ветви, каждая из которых сливается с соответствующим вентральным пучком.

В другой работе, посвященной развитию цветка у видов *Nuphar*, М.Ф. Мозель (1971) описывает наличие короткой проксимальной части цветоножки с одним кругом проводящих пучков (что свойственно побегам двудольных) как аргумент в поддержку гипотезы о том, что чешуйка в основании цветоножки представляет собой прицветный лист, а не орган цветка. Короткая базальная часть цветоножки, по данным автора, представляет собой редуцированный вегетативный побег либо редуцированную ось соцветия. Этой гипотезе не противоречат и данные Саттера о возможности формирования при основании цветоножки нескольких чешуек. Фолиарное происхождение чешуйки, по М.Ф. Мозелю, подтверждается также наличием перетяжки между короткой базальной частью цветоножки и ее основной частью, имеющей собственно флоральное происхождение, поскольку чешуйка прикрепляется проксимальнее этой перетяжки и получает проводящий пучок от пучков базальной части цветоножки. Также в пользу данной гипотезы говорит сходство зональности меристемы, формирующей цветок и чешуевидный филлом, на первых этапах ее функционирования, с зональностью апикальной меристемы побега.

Расположение органов в цветках представителей семейства Nymphaeaceae было подробно изучено Р.К. Endress (2001), который проанализировал на основании большого объема оригинальных и ранее опубликованных данных признаки строения, развития и функционирования цветков и предпринял попытку интерпретации тех или иных признаков как архаичных и свойственных цветкам наиболее примитивных покрытосеменных.

Автор берет термины «лепесток» и «чашелистик» в кавычки, подчеркивая, вероятно, что уровень дифференциации околоцветника на лепестки и чашелистики у кувшинкоцветных ниже, чем у многих высших двудольных, а само становление двойного околоцветника имело место независимо от такового у прочих покрытосеменных растений. Расположение органов в цветках представителей кувшинковых, как отмечает Р.К. Endress, в литературе интерпретируется неоднозначно. По его мнению, для рода *Nuphar* характерно круговое расположение наружных элементов околоцветника. Несмотря на то, что 5 либо 6 «чашелистиков» закладываются последовательно по спирали, более продолжительный пластохрон между формированием третьего и четвертого листочков околоцветника обуславливает их конечное расположение в двух кругах. В процессе развития цветка «чашелистики» наружного круга скрывают «чашелистики» внутреннего. У изученного Р.К. Endress вида *N. advena*, имеющего шесть чашелистиков, интерпретируемых автором как расположенные в двух тримерных кругах, органы третьего круга расположены не одиночно, а парами. Таким образом, в третьем круге 6 органов, а именно «лепестков». Как отмечает Р.К. Endress (2001), парное расположение органов третьего круга характерно и для других представителей порядка Nymphaeales (*Cabomba*, *Nymphaea*, *Victoria*).

Далее при движении к центру цветка филлотаксис у кувшинковых и в том числе – у кубышки довольно скоро становится беспорядочным. Поскольку каждый отдельный орган имеет малый размер по сравнению с флоральным апексом, это приводит к нарушению заложенной на ранних этапах развития цветка круговой модели расположения органов. В кругах, расположенных внутри третьего, число органов соответствует их числу в третьем круге, то есть шести или восьми, однако число органов в самых внутренних кругах может вновь сокращаться до исходного, равного трем или, реже, четырем. Плодолистики формируют один круг, более-менее чередуясь с тычинками внутреннего круга. Таким образом, очевидно, что филлотаксис в цветках кувшинковых не является спиральным: сначала расположение органов является круговым, затем становится беспорядочным. Плодолистики на ранних стадиях развития представлены радиально расходящимися от центра цветка бороздками, что определяет образование синкарпного гинецея при отсутствии внутреннего компитума. Таким образом, каждый плодolistик лишен выраженного апекса и не дифференцирован на дорзальную и вентральную стороны. На ранних стадиях развития бороздки располагаются наклонно по отношению к вертикальному положению (Endress, 2001).

Еще более подробно развитие цветка *Nuphar* описано в работе E. L. Schneider et al. (2003), в которой, помимо оригинальных данных, приводятся результаты выполненных ранее исследований по теме. Из рода *Nuphar* авторами был рассмотрен вид *N. polysepala*, апексы корневищ которого были изучены под сканирующим электронным микроскопом. Что касается природы чешуевидного филлома при основании цветоножки, авторы воздерживаются от принятия какой-либо одной из существующих гипотез. Помимо мнений, высказанных E.G. Cutter (1959) и M.F. Moseley (1971), в работе приводится гипотеза о произошедшей в ходе эволюции редукции более сложного соцветия, как это имеет место у некоторых бобовых. Однако авторы высказывают сомнение в применимости этой гипотезы к кувшинковым, имеющим одиночные цветки.

Лепестки во взрослых цветках *Nuphar*, по данным E. L. Schneider et al. (2003), расположены в одном либо в двух кругах. У *N. advena* шесть лепестков располагаются парами в одном круге. У *N. polysepala* такого расположения лепестков не обнаружено, однако они также закладываются кругами, причем три первых лепестка чередуются со внутренними чашелистиками. За первым кругом лепестков закладываются дополнительные круги, лепестки которых занимают места между первыми тремя. Если при этом остается свободные пространства между зачатками лепестков, их занимают зачатки тычинок. Быстрое увеличение в размерах первых лепестков временно вносит в цветок асимметрию, но радиальная симметрия апекса цветка сохраняется. На этапе заложения элементов околоцветника апекс цветка представляет собой невысокий холмик, но с началом формирования тычинок он начинает резко расти в объеме, в результате чего увеличивается площадь его поверхности. Многочисленные зачатки тычинок закладываются чрезвычайно плотно и имеют очень маленький размер по сравнению с куполообразным апексом цветка; в их расположении различимы многочисленные контактные парастихи, а также ортостихи. Плотная упаковка тычинок сохраняется до раскрытия цветка. После формирования последних тычинок одновременно закладываются примерно 18 плодолистиков, расположенных в одном круге.

Авторы отмеченных выше работ рассматривают андроцей кувшинковых как исходно циклический, но указывают на возможность неупорядоченного расположения тычинок. Более подробно вопрос о расположении тычинок кувшинковых рассматривает в своем кратком сообщении M. Wolf (1991). К сожалению, эти результаты не были затем оформлены в виде журнальной статьи. Основной вопрос, интересовавший автора, - можно ли интерпретировать андроцей кувшинковых как спиральный. При изучении андроеца *Nymphaea alba* выявлено большое разнообразие типов расположения тычинок. У небольшого числа цветков автор обнаружил наличие такого числа контактных парастих, идущих в различных направлениях, которое характерно для филлотаксиса по Фибоначчи (угол дивергенции на генетической спирали

137.5°) либо для филлотаксиса по Лукасу (угол дивергенции 99.5°). Автор считает эти случаи исключениями. Чаще расположение парастих отвечало более экзотическим вариантам филлотаксиса. Спектр обнаруженных вариантов охватывал случаи от 8+11 парастих противоположного направления (угол дивергенции 132.2°) до 9+10 парастих (угол дивергенции 37.4°). Были отмечены случаи, когда число и правых, и левых парастих было четным. Были и цветки, в которых никаких парастих выделить не удалось из-за неупорядоченности расположения тычинок. Автор не указывает, какой вид *Nuphar* он изучал, но, судя по отмеченному им наличию 5 чашелистиков, это мог быть вид *Nuphar lutea*. У *Nuphar* отмечен широкий спектр варьирования органотаксиса в андроее, включая циклические и спиральные варианты. Отмечен вариант расположения тычинок, который автор описывает как 16+17+33 (очевидно, число парастих разного направления и крутизны), с углом дивергенции 21.7°.

**1.2. Порядок Ceratophyllales**, как и Nymphaeales, является архаичной группой покрытосеменных растений. В состав порядка входит единственное ныне существующее семейство Ceratophyllaceae с единственным современным родом *Ceratophyllum* (реже выделяют два рода, Mavrodiev et al., 2021). В составе рода *Ceratophyllum* выделяют 6 видов высокоспециализированных полностью погруженных в воду растений с подводным опылением, полностью лишенных корней (Szalontai et al., 2018). Эти растения широко распространены на территории нашей страны и являются важным компонентом пресноводной флоры (например, Буланый, Чеботарева, 2012; Щербаков, Любезнова, 2017; Печенюк, 2014, 2017, 2018а, б; Лисицина, Папченков, 2000) Строение побеговых систем *Ceratophyllum* является необычным для большинства цветковых растений и, как и в случае с представителями семейства Nymphaeaceae, возникает вопрос о применимости к *Ceratophyllum* признака геммаксиллярности. Очень характерными являются и «листья» роголистника: они представляют собой дихотомически разветвленные от двух до четырех раз вегетативные органы с зубчатыми дистальными сегментами (Rutishauser, Sattler, 1987; Csiky et al., 2010). На первый взгляд кажется, что все листовидные органы каждого узла равноценны и расположены мутовками, однако более детальное изучение филлотаксиса привело разных авторов к разным выводам относительно типа листорасположения у роголистника (Schaepfi, 1935; Loiseau, 1963; Raynal-Roques, 1981; Rutishauser, Sattler 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2003, 2015). Так, A. Raynal-Roques (1981) предположила, что филлотаксис у роголистника двурядный, и все листовидные органы каждого узла принадлежат одному и тому же рассеченному листу, а A. Iwamoto с соавторами (2003, 2015) пришли к выводу, что листорасположение у *Ceratophyllum* является накрест-супротивным. Решение вопроса о типе филлотаксиса побегов *Ceratophyllum*, как и объяснение кажущегося внепазушным расположения цветков на корневищах *Nuphar*, важно для

интерпретации разнообразия морфологических особенностей побеговых систем покрытосеменных растений.

Плоды *Ceratophyllum* односеменные и, как правило, имеют характерные игольчатые выросты поверхности (Каден, 1953). Ископаемые плоды, напоминающие плоды современных представителей рода *Ceratophyllum*, известны с раннего мела (Dilcher, Wang, 2009; Wang, Dilcher, 2018).

Исторически род *Ceratophyllum* рассматривается как узкоспециализированная группа, родственная семействам Nymphaeaceae и Cabombaceae (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981), отчасти потому, что рассеченные подводные листья *Cabomba* внешне напоминают листовидные органы *Ceratophyllum* (Schaepfi, 1935). Однако молекулярные данные не поддерживают гипотезу о сестринских отношениях между *Ceratophyllum* и порядком Nymphaeales (включая семейство Hydatellaceae (Saarela et al, 2007; Soltis et al., 2011; One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Albert and Renner, 2020). Детальные эмбриологические исследования также выявили серьезные морфологические различия между данными группами. Для *Ceratophyllum* характерны ортотропные унитегмальные семяпочки, семиклеточный женский гаметофит, триплоидный эндосперм, семена с тонкой семенной кожурой, лишенные крышечки (оперкулюма), в которых запасаящая роль принадлежит зародышу (Шамров, 1983, 1997; Шамров, Батыгина, 1984). Представителям порядка Nymphaeales свойственны анатропные битегмальные семяпочки, четырехклеточный гаметофит, диплоидный эндосперм, экзотестальные семена с крышечкой и запасующий перисперм (Винтер, Шамров, 1991a, b; Батыгина, Васильева, 2002; Williams, Friedman, 2002; Friedman, Williams, 2004; Friedman, 2008; Rudall et al., 2008, 2009). Таким образом, по многим признакам различия между роголистником и кувшинкоцветными очень существенны.

Первые молекулярно-филогенетические исследования поддержали выдвинутую ранее на основе морфологических данных гипотезу D.H. Les (1988) о сестринском положении *Ceratophyllum* по отношению ко всем остальным современным видам покрытосеменных растений (Les et al., 1991; Chase et al., 1993). Однако последующие работы выявили более сложную топологию эволюционного древа цветковых, а также укрепили обособленное положение на нем роголистника. Авторы разных молекулярно-филогенетических исследований помещали *Ceratophyllum* в различные позиции вблизи основания эволюционного древа, чаще всего, в положение, сестринское к высшим двудольным в составе клады Mesangiospermae, в состав которой, помимо роголистника, входят четыре современные группы: однодольные, двудольные, магнолииды и Chloranthaceae (Jansen et al., 2007; Moore et al., 2007; Gitzendanner et al., 2018, One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Albert, Renner, 2020). А.С. Антонов с соавторами, по-видимому, были первыми исследователями, получившими данные о вероятном сестринском положении *Ceratophyllum* по отношению к семейству Chloranthaceae (Antonov et al.,

2000; см. также Moore et al., 2011; Zeng et al., 2014, Xue et al., 2020). Выдвигались и обсуждались и другие предположения касательно положения роголистника на филогенетическом древе (напр., Zanis et al., 2002; Goremykin et al., 2009; Ruhfel et al., 2014). Но, как отмечают М.А. Gitzendanner et al. (2018), родственные связи роголистника все еще остаются неоднозначными. И род *Ceratophyllum*, и семейство Chloranthaceae – древние группы растений, хорошо представленные в ископаемом состоянии. Р.К. Endress, J. Doyle (2009, 2015; Doyle, Endress, 2018) в нескольких исследованиях подытожили морфологические свидетельства сестринского положения рода *Ceratophyllum* по отношению к Chloranthaceae. Эти группы растений кардинально отличаются друг от друга как по условиям обитания, так и по морфологии. Представители семейства хлорантовых являются наземными древесными или травянистыми растениями с накрест супротивным листорасположением и просто устроенными мелкими ветро- или насекомоопыляемыми цветками. Семена содержат обильный запасующий триплоидный эндосперм и маленький зародыш. Мужские репродуктивные единицы *Ceratophyllum* напоминают таковые у *Hedyosmum* (Chloranthaceae): они состоят из проксимальной мутовки стерильных органов, сросшихся в основании, и оси, несущей многочисленные свободные сидячие тычинки. И для *Ceratophyllum*, и для *Hedyosmum* существуют различные варианты интерпретации строения мужских репродуктивных единиц. Разные авторы считали их либо гомологами цветка, либо соцветиями с сильно редуцированными цветками (Leroy, 1983; Endress, 1987, 1994, 2001; Iwamoto et al., 2003, 2015; Endress, Doyle, 2009, 2015; Sokoloff et al., 2018). Женские репродуктивные единицы роголистника представляют собой пестик с единственной семяпочкой, окруженный оберткой – проксимальной мутовкой из стерильных листовидных придатков, окружающих асцидиатный плодолистик, сходный с таковым у Chloranthaceae (Endress, Doyle, 2009, 2015). В частности, подобным асцидиатным плодолистиком представлен женский цветок *Ascarina* (Endress, 1994; Endress, 2001). Семяпочки и у *Ceratophyllum*, и у *Hedyosmum* ортотропные, свисают в полость завязи. Относительно недавние детальные филогенетические исследования, в которые были включены, в том числе, несколько меловых ископаемых растений, таких, как *Canrightia* (предположительно относящаяся к семейству Chloranthaceae), *Montsechia* и *Pseudoasterophyllites*, а также роголистник, показали, что ныне живущие представители рода *Ceratophyllum* и семейства хлорантовых принадлежат к кладе архаичных покрытосеменных растений, которая в прошлом была гораздо богаче видами и разнообразнее в морфологическом отношении, а ее представители имеют одногнездную завязь, и их гинецей обычно интерпретируют как мономерный, представленный асцидиатным плодолистиком (Doyle, Endress, 2014, 2018; Kvaček et al.; Gomez et al., 2020; Kvaček et al., 2020). Существует и альтернативная интерпретация гинецея *Ceratophyllum* как синкарпного

псевдомономерного с единственным фертильным плодолистиком (de Klercker, 1885; Шамров, 2009).

Таким образом, несмотря на внешне простую организацию женских репродуктивных единиц роголистника, их морфологическая интерпретация очень неоднозначна. Особенно интригующей является морфологическая природа длинного нитевидного дистального выроста гинецея, иногда именуемого «рыльцем». Данный вырост расположен с той же стороны относительно оси плодолистика, что и семяпочка (Troll, 1933; Шамров, 1983; Endress, 1994; Igersheim and Endress, 1998; Endress, 2001; Iwamoto et al., 2003; Endress and Doyle, 2015). По отношению к оси, несущей данную репродуктивную единицу, этот вырост располагается на плодолистике медианно-адаксиально (однако следует отметить, что явно выраженные кроющие листья у репродуктивных единиц роголистника отсутствуют: Raynal-Roques, 1981; Rutishauser and Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2003, 2015). В большинстве случаев у базальных цветковых растений дистальные выросты плодолистиков занимают дорзальное положение. В частности, не воспринимающие пыльцу дорзальные выросты плодолистиков присутствуют у *Nymphaea* и ряда близких родов (Endress, 2001; Zini et al., 2019). У представителей Lauraceae и многих других цветковых на дорзальной стороне плодолистика имеется вырост, формирующий пликатный столбик и рыльце (Endress, 2015). В соответствии с наиболее распространенной интерпретацией, гинецей *Ceratophyllum* представлен единственным асцидиатным плодолистиком (Igersheim, Endress, 1998), и в этом случае установить, какая из сторон плодолистика является вентральной, а какая – дорзальной, затруднительно. С другой стороны, у большинства покрытосеменных растений, гинецей которых образован единственным плодолистиком, брюшная его сторона расположена адаксиально. Это позволяет предположить, что медианно-адаксиальный дистальный вырост плодолистика *Ceratophyllum* является вентральным. У большинства покрытосеменных растений, имеющих единственную семяпочку в плодолистике, она располагается в вентральной его части (Igersheim, Endress, 1998). Дистальный вырост гинецея *Ceratophyllum* является производным той же части плодолистика, где расположена семяпочка, поэтому можно предположить, что он расположен в вентральной части. Однако у некоторых представителей порядка Nymphaeales, исторически сближаемого с родом *Ceratophyllum*, имеет место дорзальная плацентация. Независимо от интерпретации дистального выроста гинецея *Ceratophyllum* как вентрального или дорзального, его расположение относительно семяпочки (в той же части гинецея) необычно для покрытосеменных с единственной семяпочкой в плодолистике (Igersheim, Endress, 1998).

Возможным объяснением необычного взаимного расположения семяпочки и дистального выроста плодолистика *Ceratophyllum* является гипотеза о псевдомономерной природе гинецея роголистника (de Klercker, 1885). Р.К. Endress (1994) отвергает данную гипотезу на основании

отсутствия свидетельств заложения двух плодолистиков на ранних стадиях развития гинцея *Ceratophyllum*, в то время как И.И. Шамров (2009), исследуя варьирование анатомического строения гинцея роголистника, счел эту гипотезу правомерной.

Развитие представлений о строении побеговых систем *Ceratophyllum* также включало выдвижение различными авторами противоречащих друг другу гипотез. Н. Schaeppi (1935) предоставил свидетельства в пользу накрест супротивного листорасположения у роголистника, при котором листовидные органы каждого узла принадлежат двум супротивно расположенным листьям. А. Iwamoto et al. (2015) развили и доработали эту гипотезу, и, по их мнению, лишь два центральных расположенных друг напротив друга листовых сегмента узла представляют собой листья, а все остальные филломы являются результатом умножения прилистников этих листьев. А. Raynal-Roques (1981), тем не менее, придерживалась взгляда об двурядном типе филлотаксиса у *Ceratophyllum*, основываясь на анализе побегов, у которых все боковые веточки принадлежали двум ортостихам.

Расположение боковых структур (вегетативных побегов и репродуктивных осей) в побеговых системах *C. demersum* и *C. submersum* подчиняется ряду устойчивых закономерностей (Strasburger, 1902; Schaeppi, 1935; Raynal-Roques, 1981; Rutishauser, Sattler; 1987, Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2015). Все боковые структуры формируют ортостихи на поверхности главного побега. Боковые веточки располагаются на радиусах листовидных органов узла (Strasburger, 1902; Schaeppi, 1935; Raynal-Roques; 1981, Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2015) и, таким образом, считаются пазушными, а листовидный орган, на радиусе которого находится боковой побег, интерпретируется как медианный, или листовая пластинка. В рамках интерпретации филлотаксиса роголистника как накрест супротивного максимальное число боковых побегов в каждом узле должно быть равно двум.

Репродуктивные единицы роголистника всегда располагаются на радиусах между листовидными органами (Strasburger, 1902; Schaeppi, 1935; Aboy; 1936, Raynal-Roques, 1981; Les, 1986; Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2015) и, в отличие от боковых веточек, производят впечатление внепазушных. Положение репродуктивных единиц идеально совпадает с ожидаемыми границами двух листьев одного узла, если придерживаться взгляда о накрест супротивном характере филлотаксиса у *Ceratophyllum*. В рамках гипотезы о дорзивентральном типе двурядного филлотаксиса у роголистника репродуктивные единицы можно интерпретировать как возникшие из коллатеральных почек, расположенных с обеих сторон от центральной пазушной почки, давшей начало вегетативному боковому побегу (Raynal-Roques, 1981). А. Raynal-Roques обнаружила случаи наличия четырех мужских репродуктивных единиц в одном узле, две из которых, расположенные ближе к боковому побегу, были больше по размеру, чем две оставшиеся, что согласуется с предположением о возникновении их из ряда

коллатерельных почек (Raynal-Roques, 1981). A. Iwamoto et al. (2015) развили гипотезу о накрест супротивном филлотаксисе у роголистника, при этом интегрировав в нее представление о возникновении репродуктивных единиц из коллатеральных почек. По их мнению, каждый из двух супротивно расположенных листьев каждого узла может сформировать до двух коллатеральных почек (помимо центральной, дающей начало вегетативному побегу). Расположение всех репродуктивных единиц на ортостихах, сформированных боковыми побегами, может быть результатом супрессии развития одной из коллатеральных почек каждого листа.

### 1.3. Проблемы изучения ранней эволюции цветка покрытосеменных

Изучение морфологических особенностей представителей рано дивергировавших групп цветковых растений имеет большое значение для реконструкции признаков цветка общего предка покрытосеменных – задачи, которая имеет длительную историю и до сих пор не является полностью решенной. На протяжении нескольких веков построение системы покрытосеменных базировалось, главным образом, на экспертной оценке ученых, которая, в свою очередь, была основана на интерпретации морфологических черт представителей таксонов. С появлением молекулярно-филогенетических методов эволюционные деревья цветковых растений претерпели ряд существенных изменений, что естественным образом отразилось и на представлениях о примитивности и продвинутости тех или иных признаков цветка, а также на предположениях о строении цветка ближайшего общего предка покрытосеменных растений (Sauquet et al., 2017). Так, среди рано дивергировавших групп цветковых неоднородным оказывается признак типа расположения частей цветка: у представителей порядка Amborellales – сестринской группы ко всем остальным покрытосеменным – цветки спиральные, у большинства представителей семейства Nymphaeales – циклические, а у Austrobaileyaales – спиральные (Doyle, Endress, 2000; Sauquet et al., 2017). В связи с этим особенно значимым оказывается вопрос о типе расположения частей цветка у *Nuphar*: в частности, является ли органотаксис единообразным для околоцветника, андроцея и гинецея (Нерко, 1965; Cronquist, 1981; Wolf, 1991; Endress, 2001; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007). H. Sauquet et al. (2017) на основе анализа состояний 20 признаков по 792 видам покрытосеменных растений предложили модель цветка их общего предка, и анализ данной модели, а также дальнейшие исследования в этом направлении подчеркнули важность корректного выявления состояний признаков для растений, включаемых в наборы данных для филогенетических построений (Sauquet et al., 2017, 2018, Sokoloff et al., 2018).

В случае *Ceratophyllum* неоднозначным признаком является состояние гинецея – выбор между представлениями о его синкарпности или мономерии. Традиционно считается, что

наличие апокарпного гинецея является исходным состоянием, в то время как синкарпия – продвинутый признак, неоднократно приобретаемый различными представителями покрытосеменных растений в ходе эволюции (Тахтаджян, 1966; Doyle, Endress, 2000; Sauquet et al., 2017). В ряде работ было показано, что приобретение синкарпного гинецея имело адаптивный смысл, главным образом, за счет обеспечения возможности конкурентного роста пыльцевых трубок в разных плодолистиках одного цветка (Endress, 1982; Armbruster et al., 2002). Несмотря на значительный прогресс в области эволюционной ботаники, достигнутый в последние десятилетия, представления о путях эволюции гинецея покрытосеменных растений все еще не являются исчерпывающими. В частности, остается ряд вопросов, касающихся возникновения и эволюции синкарпного гинецея. Использование метода максимальной экономии не позволяет обосновать наличие у ближайшего общего предка Mesangiospermae апокарпного либо синкарпного гинецея (например, Sokoloff et al., 2013a; Massoni, 2014). Результат эволюционно-морфологической оценки того или иного таксона напрямую зависит от выбранной морфологической интерпретации соответствующего признака, что, в свою очередь, влияет на полученные в итоге представления о его эволюции, в особенности для таксономически обособленных и древних групп растений. При этом, как в случае гинецея *Ceratophyllum* и органотаксиса в цветках *Nuphar*, морфологическая интерпретация признака, лежащая в основе филогенетических построений, может быть крайне неоднозначна (Нерко, 1965; Cronquist, 1981; Wolf, 1991; Endress, 2001; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007; Szalontai et al., 2018).

## Глава 2. Материалы и методы

Фрагменты корневищ *Nuphar lutea* (растущие верхушки корневищ и целые корневища) были собраны в реке Усманка в окрестностях Биологического учебно-научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета (Новоусманский р-н Воронежской области) в июне 2009 г. и в реке Москва в окрестностях села Луцино Одинцовского р-на Московской области в июне-сентябре 2012 г. Фрагменты корневищ *N. pumila* были собраны в Вашутинском озере Переславского района Ярославской области в июле 2013 года.

Целые растения и верхушки молодых побегов трех видов рода *Ceratophyllum* (*C. demersum*, *C. submersum* и *C. tanaiticum*) были зафиксированы в 70% этаноле в июне 2017 г. Материал *C. demersum* был собран в небольшом пруду в Одинцовском районе Московской области на территории Звенигородской биостанции. Растения *C. submersum* и *C. tanaiticum* были собраны в Воронежской области на территории Хопёрского заповедника Е.В. Печенюк и любезно предоставлены нам для исследования.

Материал был зафиксирован в 70% этаноле, а в отдельных случаях изучение проводили на живом материале.

Расположение органов на корневищах *Nuphar* документировали путем диаграммирования. При этом определяли последовательное расположение органов разного типа в генетической спирали филлотаксиса. Так как корневище *Nuphar* не отмирает долгое время после опадения листьев и цветков, учитывали не только положение листьев и цветков, но и рубцы от опавших органов.

19 корневищ *N. lutea* были использованы для количественного изучения закономерностей филлотаксиса.

Для изучения потенциальных сезонных закономерностей в формировании органов были выбраны четыре корневища живых растений *N. lutea*, растущих в окрестностях села Луцино. В начале июня 2012 г. каждое из них было помечено под водой проволочным кольцом, которое прикрепили базальнее первого развернувшегося в данном вегетационном сезоне листа. В конце вегетационного сезона 2012 г. (в октябре) эти корневища были изъяты, зафиксированы в 70% этаноле и проанализированы с точки зрения филлотаксиса.

Для изучения морфогенеза побегов и цветков двух видов рода *Nuphar* и трех видов рода *Ceratophyllum* с помощью сканирующего электронного микроскопа объекты были отпрепарированы в 70% этаноле с использованием бинокулярного микроскопа, затем обезвожены в ходе проводки через 96% этанол (две смены по 30 мин.), смесь 96% этанола и ацетона 1:1 (30 мин.), до 100% ацетона (три смены по 30 мин.). Затем образцы были высушены в критической точке для CO<sub>2</sub> с помощью аппарата Hitachi HCP-2, смонтированы на алюминиевые столики с использованием двусторонних клейких дисков и напылены золотом либо платиной с

помощью прибора Eiko IB-3 ion-coater. Далее материал изучали на сканирующих микроскопах CamScan 4 DV и JSM-6380LA, сохраняя изображения в цифровом формате. Все работы, связанные с электронной микроскопией, выполнены в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Чтобы получить постоянные препараты срезов цветков *N. pumila* и фрагментов цветоножек *N. lutea* с чешуйками при основании, а также серийные поперечные срезы цветков *Ceratophyllum*, образцы, исследованные ранее с помощью сканирующего электронного микроскопа, были вновь проведены до 70% этанола через 100% ацетон и смесь 100% ацетона и 70% этанола (по 60 минут в каждой жидкости). Затем препараты прошли проводку до 100% хлороформа через следующие этапы в соответствии со стандартными методами микротехники (Справочник по ботанической микротехнике, 2004):

- 96% этанол – 30 минут;
- 100% этанол (Dehyol absolute) – две смены по 60 минут;
- смесь 100% этанола и 100% хлороформа в пропорции 3:1 – 30 минут;
- смесь 100% этанола и 100% хлороформа в пропорции 1:1 – 30 минут;
- смесь 100% этанола и 100% хлороформа в пропорции 1:3 – 30 минут;
- 100% хлороформ – 2 смены по 60 минут.

После проводки материал был заключен в смесь 100% хлороформа и среды Paraplast с температурой плавления 57°C и оставлен в термостате с температурой 60°C на 3 недели для полного испарения хлороформа, после чего при помощи микротомы HM 355S Automatic Microtome (Thermo Fisher Scientific) были изготовлены серийные срезы толщиной 15 мкм. Для заточки ножа использовался прибор KS-250 (Thermo Fisher Scientific).

Срезы выдержаны в термостате с температурой 37°C 3 недели, после чего окрашены пикроиндигокармином и карболовым фуксином по Аксёнову либо сафранином с алциановым синим при помощи станции покраски Varistain GEMINI ES Automated Slide Stainer и заключены в среду BioMount (Bio-Optica, Milano).

Часть срезов *C. demersum* была изготовлена с использованием полимерной смолы Technovit и окрашена толуидиновым синим.

Готовые препараты изучены и сфотографированы под световым микроскопом Zeiss AxioPlan.

При изучении закономерностей филлотаксиса побегов *Ceratophyllum* в общей сложности было изучено около 15 побегов каждого вида. Верхние части побегов *C. submersum* были использованы для диаграммирования расположения репродуктивных единиц и вегетативных боковых побегов с использованием бинокулярного микроскопа.

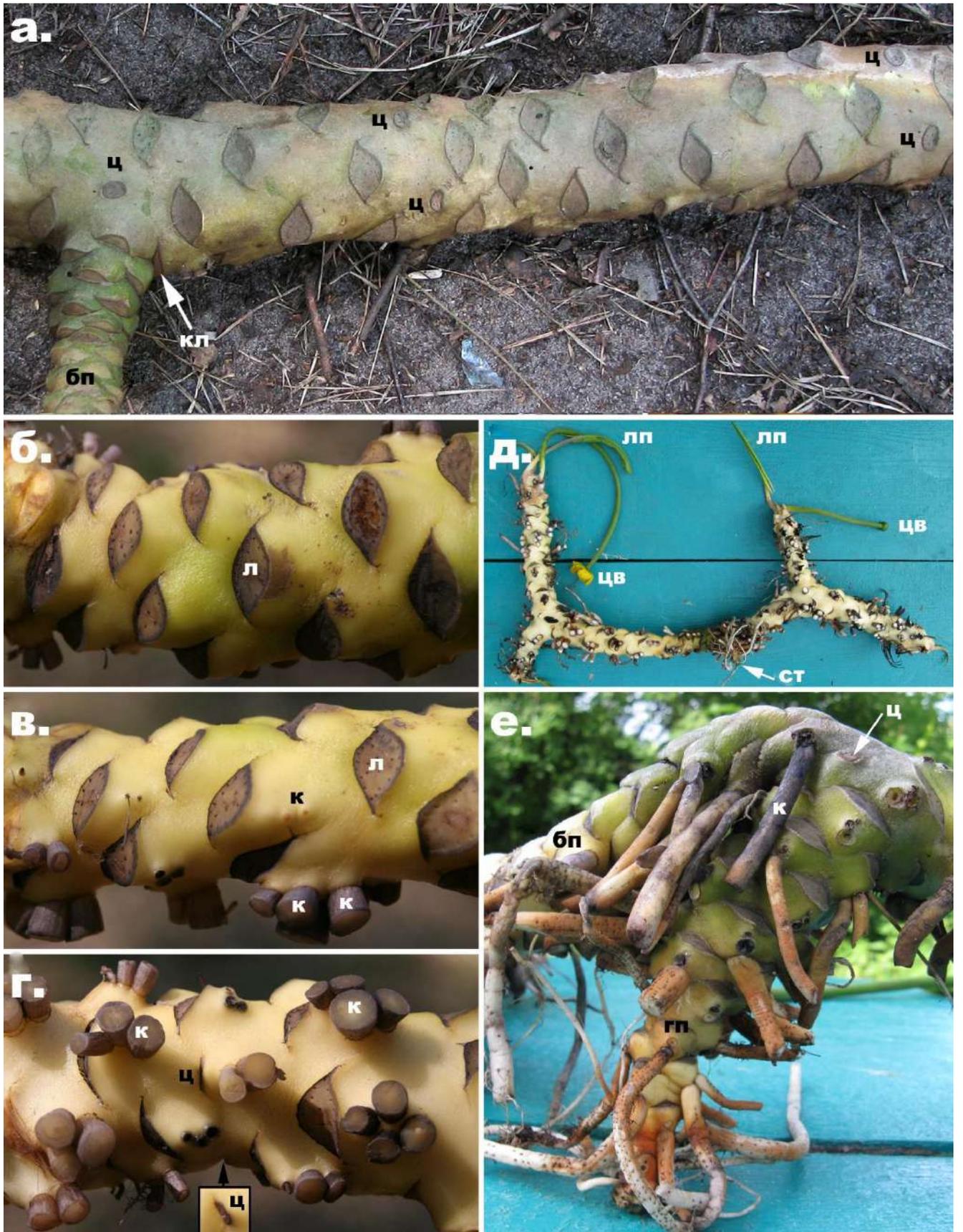
Для анализа расположения частей цветка *Nuphar* и боковых структур на побегах *Ceratophyllum* мы использовали метод построения диаграмм-разверток, при котором на одной из сторон цветка либо побега мысленно проводилась вертикальная линия «разреза», служащая левой и правой границей «развертки» расположения структур на плоскости. В результате части цветка одного круга или боковые структуры одного узла побега на диаграмме располагаются горизонтальными рядами, члены которых, в соответствии с закономерностями расположения структур, в той или иной степени чередуются между собой.

## Глава 3. Результаты

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

Описание морфологии корневищ в нашей работе основано на материале *N. lutea*. Выявленные закономерности оказались также свойственны и изученным нами корневищам *N. pumila*, за исключением наличия коллатеральных групп боковых побегов. Молодые неразветвленные корневища изучались нами лишь на материале *N. lutea*.

Корневища кубышки *N. lutea* толстые, ползучие (рис. 1а). Корневища *N. pumila* более тонкие (рис. 2). Характерной их чертой является отсутствие катафиллов, расположенных непосредственно на корневище (рис. 1а).



**Рис. 1.** Корневища *Nuphar lutea* **а.** Вид на дорзальную сторону корневища с боковым побегом. Видны рубцы пяти цветоножек. Четыре из них образуют две пары, а пятый ассоциирован с боковым побегом. **б.** Вид на дорзальную сторону корневища **в.** Вид на

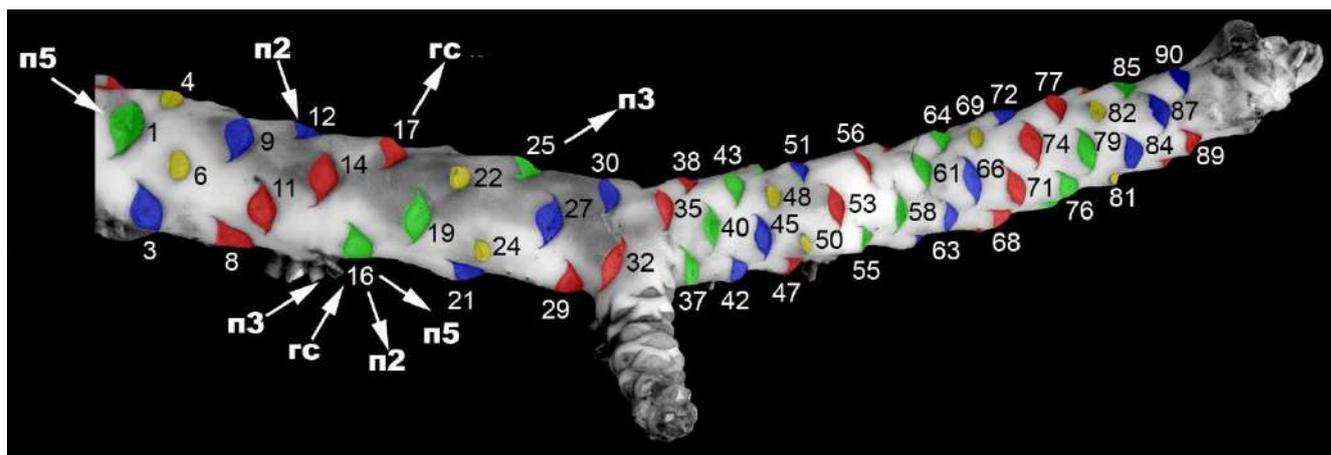
латеральную сторону корневища. г. Вид на вентральную сторону корневища (корни отрезаны). На вставке показан рубец от цветоножки, который плохо виден на общем ракурсе. д. Вид на вентральную сторону корневища с сохранившейся самой старой, вертикальной его частью. е. Более крупный план самой старой, вертикальной части корневища, показанного на д., вид сбоку. цв – цветок; лп – листовая пластинка; гп – главный побег; бп – боковой побег; ст – самая старая, вертикальная часть корневища; л – рубец от черешка листа; ц – рубец от цветоножки; к – корень; кл – рубец от кроющего листа бокового побега.



**Рис. 2.** Корневище *Nuphar pumila*: общий вид.

Листья и цветки образуются на апексе побега как члены единой генетической спирали с углом дивергенции, близким к предельному значению ряда Фибоначчи ( $1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13 \dots$ ), т.е. к  $137,5^\circ$  (рис. 1а, 3). Следствием такого расположения органов является то, что рубцы опавших листьев и цветоножек совместно образуют на корневище явно выраженные парастихи, число которых для каждого из двух направлений закручивания (по или против часовой стрелки) равняется какому-либо из чисел Фибоначчи (2, 3, 5, 8, ...), например, 3 парастихи, закрученных

по часовой стрелке и 5 парастих, закрученных против часовой стрелки (рис. 3). Корневища сохраняются в субстрате живыми на протяжении нескольких лет после отмирания и отгнивания листьев и цветков. Позиции отмерших органов легко установить по форме оставшихся от них рубцов, которые сохраняются четко различимыми на протяжении всей жизни корневища (рис. 1, 3). Рубцы листьев имеют форму ромбов со скругленными тупыми углами и оттянутыми острыми, они вытянуты поперечно оси побега (рис. 1а – г, 3). Рубцы цветоножек округлые или эллипсовидные и несколько меньше по размеру (рис. 1а, г, е, 3).



**Рис. 3.** Морфология корневища *Nuphar lutea* а. Вид на дорзальную сторону корневища с раскрашенными в разные цвета рубцами от боковых органов. Желтые – рубцы от цветоножек; зеленые, синие и красные – рубцы от черешков листьев, принадлежащих разным парастихам (цветоножки, как и листья, являются членами парастих). Боковые органы корневища пронумерованы в акропетальном порядке начиная от крайнего листового рубца, попавшего на данную фотографию. Лист №32 является кроющим листом бокового побега. В позиции №34 находится рубец от цветоножки (расположен на вентральной стороне корневища). На примере листа №16 стрелками показаны четыре типа спиралей, которые могут быть проведены через каждый боковой орган корневища: гс – генетическая спираль филлотаксиса; п2 – парастиха из «набора» из двух штук (включает все органы с четными номерами, вторая же включает все органы с нечетными номерами); п3 – парастиха из «набора» из трех штук (включает все листовые рубцы, покрашенные в зеленый цвет, а также рубцы цветоножек №№ 4, 22, 34, 82) ; п5 – парастиха из «набора» из пяти штук (включает органы №№ 1, 6, 11, 16, 21, 26, 31, 36, 41, 46, 51, 56, 61, 66, 71, 76 и т.д.). Направление парастихи п3 совпадает с направлением генетической спирали, направление парастих п2 и п5 противоположно направлению генетической спирали.

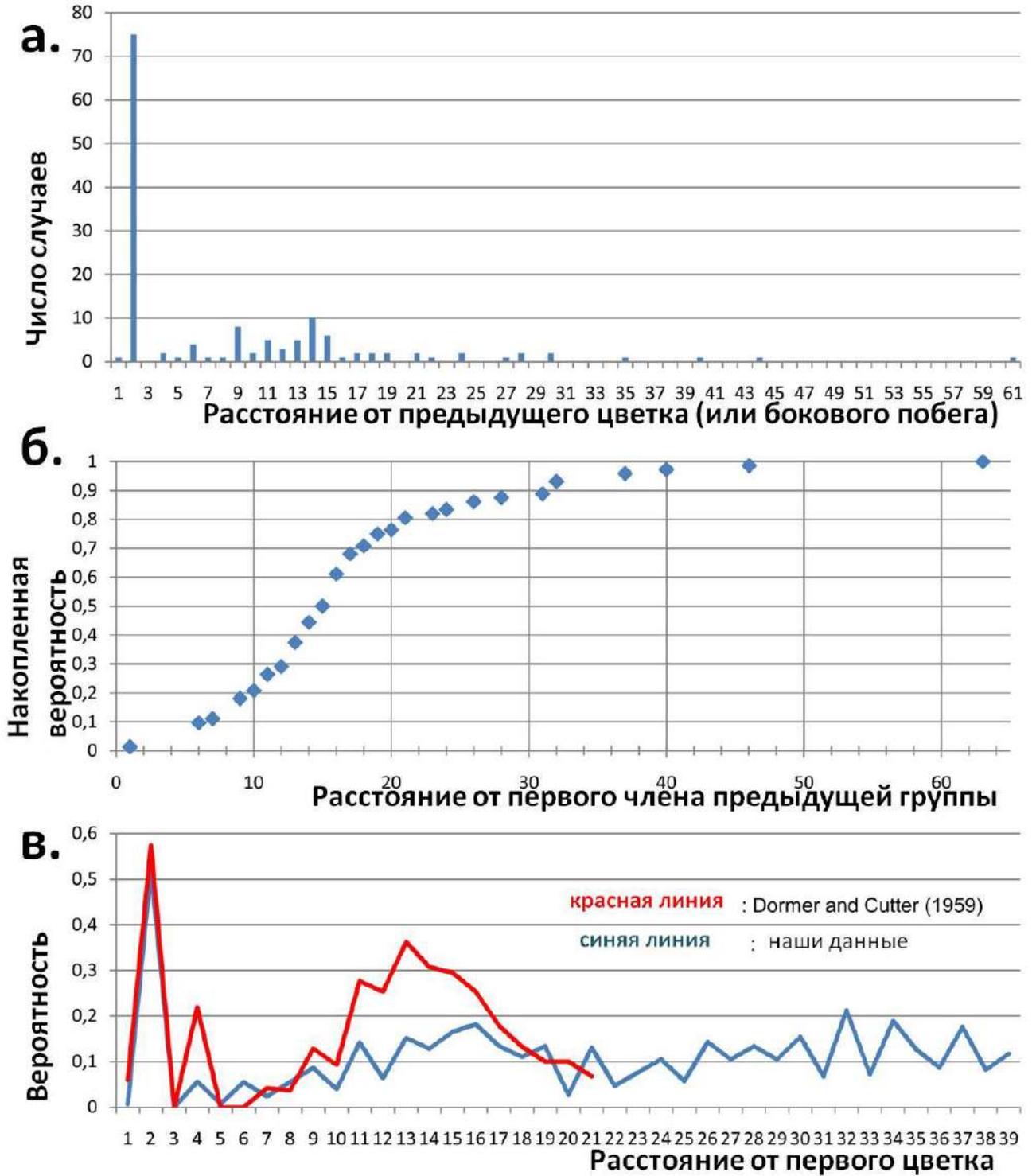
В каждом из направлений можно провести разное число парастих различной крутизны, и чем больше парастих, тем они круче. Пронумеровав следы органов на каждой парастихе (каждый последующий орган данной парастихи будет иметь номер  $(k+m)$ , где  $k$  – номер предыдущего члена парастихи, а  $m$  – число парастих для данного направления), можно восстановить порядок заложения органов в апексе корневища и выявить генетическую спираль филлотаксиса побега (рис. 3).

Генетическая спираль может иметь два различных направления (по и против часовой стрелки), причем это направление, по нашим данным, сохраняется при ветвлении корневища и одинаково для всех побегов, выросших из одного семени. Парастихи, число которых равно 3, 8 и т.д., имеют одинаковое направление с генетической спиралью, а парастихи, число которых равно 2, 5 и т.д., имеют направление, противоположное направлению генетической спирали (рис. 3).

Корневища *Nuphar* несколько уплощены в дорзовентральном направлении, за исключением радиально-симметричных корневищ проростков. В связи с наклонным положением апекса корневища (смещен на дорзальную сторону побега), во-первых, на вентральной стороне основания листьев и цветоножек сдвинуты по направлению к апексу, а во-вторых, на латеральных сторонах корневища листовые следы и эллипсовидные следы цветоножек располагаются косо (рис. 1в), в то время как на дорзальной и вентральной сторонах – трансверзально (рис. 1б, 1г). Придаточные корни отходят от стебля группами по 2-4 штуки базальнее мест прикрепления черешков листьев и цветоножек, расположенных на вентральной и латеральных сторонах корневища (рис. 1в, г). На дорзальной стороне корневища придаточные корни не развиваются (рис. 1б). Цветоножки встречаются на дорзальной, вентральной и латеральных поверхностях корневища без видимого предпочтения (рис. 1а, г, 3).

В расположении на корневище цветков и боковых побегов можно выделить ряд закономерностей (рис. 4). Цветки, как правило, располагаются парами, разделенные одним членом генетической спирали, то есть в позициях  $N$  и  $N+2$ , либо, реже, одиночно (рис. 1а, 3). Иногда далее следует цветок в позиции  $N+4$ . Таким образом, если нумеровать органы в соответствии с последовательностью из заложения на апексе побега, цветки, как правило, занимают позиции  $N$  и  $N + 2$ , в то время как в позициях  $N + 1$  (как и в позициях  $N-1$  и  $N + 3$ ) находятся листья. На корневище, изображенном на рис. 3, присутствуют три пары цветков (в позициях 4 и 6, 22 и 24 и 48 и 50). Два цветка одной пары располагаются на корневище пространственно близко друг к другу (рис. 1а, 3), занимая соседние позиции на парастихе (конкретно, на той парастихе, которая входит в «набор» из двух). Примером одиночного цветка является цветок в позиции 69 на рис. 3 (в положениях 67 и 71 располагаются листья, лист №67 находится на вентральной стороне корневища и на рисунке не виден). Нами были отмечены

очень редкие случаи расположения двух цветков в соседних ( $N, N + 1$ ) позициях генетической спирали филлотаксиса (рис. 4а, а также цветки № 81 и №82 на рис. 3). Корневище *N. pumila* устроено сходно.



**Рис. 4.** Количественные данные по расположению цветков и боковых побегов на корневищах *Nuphar lutea*. Графики построены для 19 корневищ, собранных в Воронежской обл.  
**а.** Встречаемость различных расстояний (измеренных в числе членов генетической спирали)

между позициями соседних цветков (или соседних цветков и боковых побегов). По оси ординат отложены числа встреченных случаев для каждого из расстояний по всем 19 корневищам. В более чем половине случаев расстояние между соседними цветками / цветком и боковым побегом равнялось 2 членам генетической спирали (цветки и/или боковые побеги располагались в позициях  $N$  и  $N + 2$ ). **б.** Встречаемость различных расстояний между группами (между первыми членами соседних групп), в каждой из которых было один, два ( $N, N + 2$ ) или три ( $N, N + 2, N + 4$ ) боковых осевых органа. **в.** Сравнение между нашими подсчетами и количественными данными К.Д. Dormer и Е.С. Cutter (1959). Каждый из двух графиков показывает вероятность появления бокового осевого органа в каждой из позиций на корневище, при условии, что боковой осевой орган присутствует в позиции 0. Для проведения данного анализа, позиция первого бокового осевого органа на корневище принималась равной 0 и фиксировались расстояния до всех боковых осевых органов (БОО) и всех листьев (Л). Затем позиция второго бокового осевого органа принималась равной 0, и подсчеты повторялись, и т.д. В соответствии с алгоритмом К.Д. Dormer и Е.С. Cutter (1959), вероятность рассчитывалась как  $\text{БОО}/(\text{БОО} + \text{Л})$ .

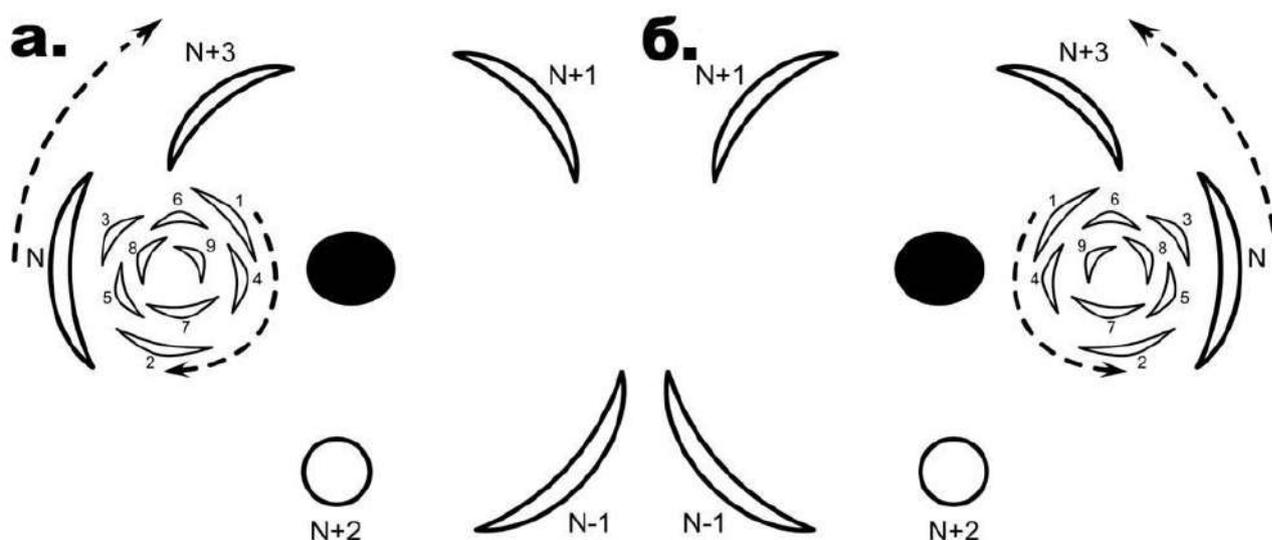
Первое в онтогенезе ветвление корневища происходит одновременно с формированием первого цветка (рис. 1д, е). Самая старая часть корневища (до первого разветвления) расположена в субстрате вертикально и имеет радиальную симметрию, в отличие от дорзовентрально уплощенных более молодых частей. На радиально-симметричном участке корневища придаточные корни присутствуют базальнее оснований всех листьев (рис. 1 е). Дистальнее первого разветвления корневища как главный, так и боковые побеги дорзовентрально уплощены (рис. 1е).

Боковые побеги расположены в пазухах кроющих листьев, которые не отличаются от прочих листьев срединной формации, и, как правило, сопровождаются цветком в позиции  $N+2$  относительно кроющего листа побега (рис. 1а, 3, 4а): из 24 зафиксированных нами случаев бокового ветвления в 22 случаях побег занимал позицию, где можно было бы ожидать наличие первого цветка из пары. В двух оставшихся случаях цветок располагался в позиции  $N-2$  относительно кроющего листа бокового побега, то есть в позицию, в которой мог бы находиться второй цветок из пары. Как правило, ветвление происходит лишь на латеральных поверхностях корневища (в отличие от формирования цветков, которое, как сказано выше, происходит также на дорзальной и вентральной сторонах). Среди всех изученных нами корневищ *N. lutea* нам встретилось одно, на котором боковой побег располагался на дорзальной стороне корневища. К сожалению, эта часть корневища была отмирающей, и следы многих органов на ней были неразличимы, вследствие чего установить точный характер расположения органов на данном участке побега не удалось. Корневища кубышки ветвятся силлептически, то есть формирование

боковых побегов происходит при продолжающемся росте главной оси. В пазухах листьев, в которых нет боковых побегов, спящие почки полностью отсутствуют, что подтверждается, помимо морфологических и анатомических исследований разных стадий развития корневищ, изучением апексов побегов с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Число органов на генетической спирали между ближайшими цветками либо парами/тройками цветков, а также парами цветков/побег может сильно варьировать (рис. 4б), и выявить связь с каким-либо конкретным фактором нам не удалось. Для 19 изученных нами корневищах примерно половина расстояний между группами цветков (либо единичными цветками или группами цветков+побег), измеренных в числе членов генетической спирали, попадает в интервал от 11 до 19 с медианой 15 (рис. 4б). Из 138 встреченных нами на корневищах цветков 69 имели вблизи места прикрепления придаточные корни, а у 69 оставшихся придаточные корни отсутствовали.

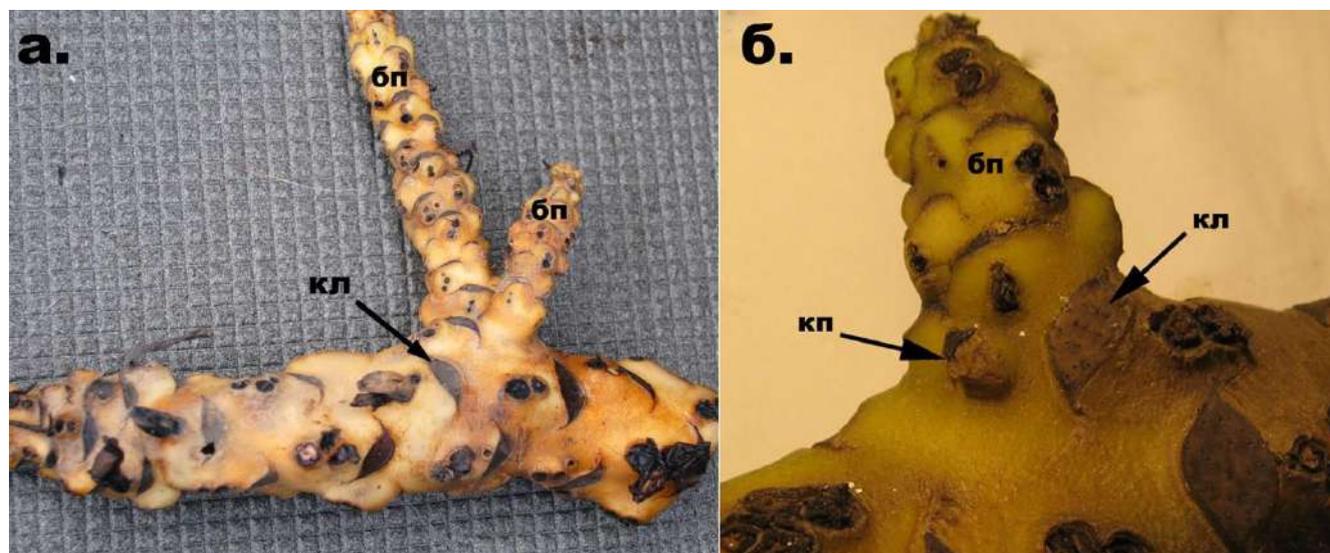
Филлотаксис на боковом побеге начинается с листьев срединной формации одинаково на всех изученных корневищах. Первый лист пазушного побега закладывается на его анодной (трансверзальной ближе к завершению генетической спирали) по отношению к кроющему листу стороне. Второй – на катодной стороне (трансверзальной ближе к началу генетической спирали), третий – адаксиально по отношению к пазухе кроющего листа с небольшим смещением на анодную сторону. Далее листорасположение продолжается в соответствии с моделью Фибоначчи (рис 5 а, б). Направление генетической спирали бокового побега всегда совпадает с таковым у материнского корневища и одинаково для всех побегов, выросших из одного семени.



**Рис. 5.** Диаграммы, иллюстрирующие закономерности ветвления корневищ *Nuphar lutea*. **а.** Правозакрученная генетическая спираль филлотаксиса. **б.** Левозакрученная генетическая спираль филлотаксиса. Черный овал обозначает ось корневища, несколько уплощенного в

дорзовентральном направлении; полумесяцы с толстой границей – листья на главном побеге; полумесяцы с тонкой границей – листья бокового побега (1-9); пустой кружок – цветок; стрелки показывают направление генетической спирали; N-1, N, N + 1, N + 2, N + 3 – позиции на генетической спирали главного побега, в положении N находится кроющий лист бокового побега, а в положении N + 2 – цветок.

Нам удалось зафиксировать два случая наличия двух боковых побегов в пазухе общего кроющего листа (рис. 6). Одно из этих растений было взято из реки Москва на территории Звенигородской Биологической станции, другое – из Вашутинского озера. Корневища обоих этих растений также имели и другие боковые побеги на латеральных сторонах. Более крупный боковой побег в каждой паре располагался в катодной позиции относительно кроющего листа, а меньший – в анодной. Как и в случаях с единственным пазушным побегом, группа пазушных побегов в обоих случаях сопровождалась цветком в позиции N+2 относительно кроющего листа группы (у корневища, показанного на рис. 1б, цветок в позиции N+2 был расположен на вентральной стороне корневища). В обоих случаях расположение первых листьев на каждом из пазушных побегов относительно кроющего листа оказалось сходным и не отличалось от такового у одиночных пазушных побегов, и направления спиралей филлотаксиса главного и боковых побегов совпадали.



**Рис. 6.** Случаи наличия двух боковых побега в пазухе одного листа. **а.** Участок корневища с двумя боковыми побегами, возникшими в пазухе одного кроющего листа. **б.** Участок корневища с боковым побегом и коллатеральной почкой, возникшей в пазухе кроющего листа побега. бп – боковой побег, кл– кроющий лист, кп – коллатеральная почка.

За один сезон на корневище разворачивается и отмирает 25 – 35 органов. В верхней части корневища после окончания сезона остаются неразвернувшиеся органы: как листья, так и цветки. Таким образом, по крайней мере часть органов, функционирующих в течение сезона, закладывается в предыдущем году. В течение периода вегетации, из четырех изученных с точки зрения сезонного прироста корневищ на одном развернулся лишь один цветок, не связанный с боковым побегом, на другом – два цветка в позициях N и N+2, на третьем – три цветка (два в позициях N и N+2 и один, ассоциированный с боковым побегом), на четвертом – две пары цветков в положениях N и N+2 каждая. Предпочтений в формировании листьев, цветков и боковых побегов в начале и конце сезона нам выявить не удалось. Ниже приведены диаграммы этих четырех корневищ от начала последнего вегетационного сезона. Цифрами обозначены номера органов в генетической спирали; номера без скобок соответствуют листьям, номера в скобках – цветкам; нижнее подчеркивание обозначает наличие придаточных корней на основании данного органа; если в пазухе листа имеется побег, это указывается в круглых скобках после номера листа.

**Корневище 1.** 1 2 3 4 5 6 7 8 (9) 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24  
(Далее при движении к апексу побега распложены органы, которые развернутся лишь в следующем сезоне.)

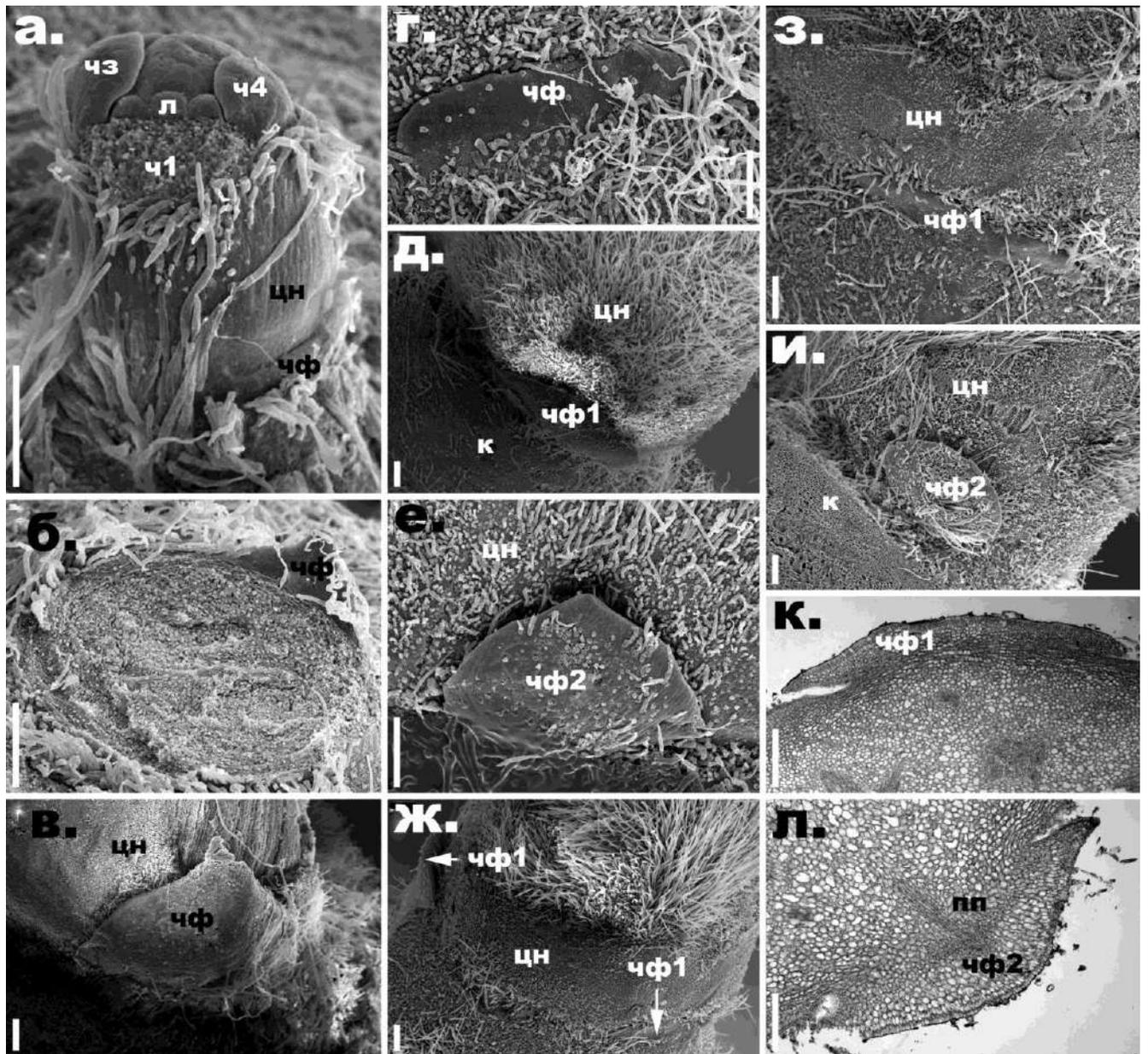
**Корневище 2.** 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 (14) 15 (16) 17 18 19 20 21 22 23  
24 25 26 (Далее – неразвернувшиеся органы.)

**Корневище 3.** 1 2 3 (4) 5 (6) 7 8 9 10 11 12 13(бок.побег) 14 (15) 16 17 18 19 20  
21 22 23 24 25 26 27 (Далее – неразвернувшиеся органы.)

**Корневище 4.** 1 2 3 4 (5) 6 (7) 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23  
24 25 26 27 28 29 (30) 31 (32) 33 (Далее – неразвернувшиеся органы.)

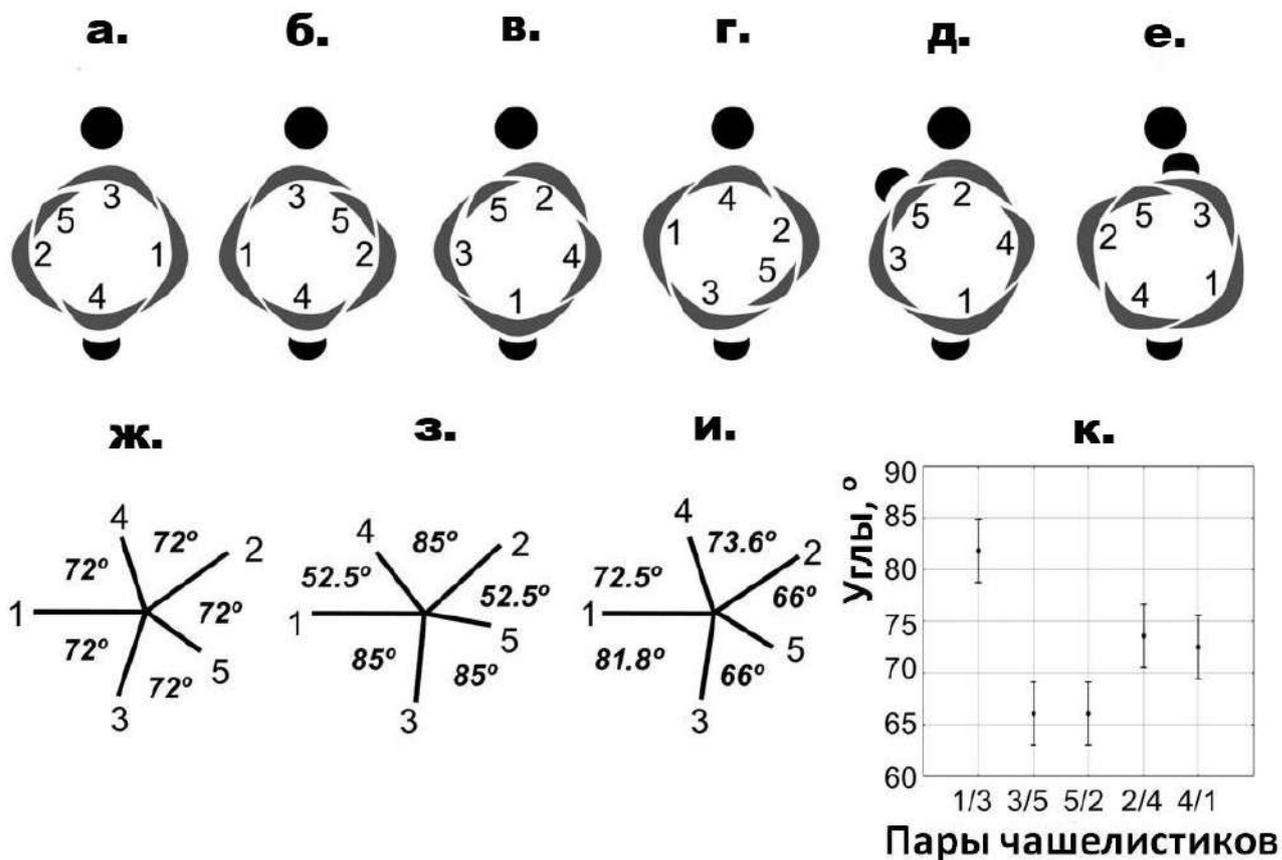
### 3.2. Особенности строения цветка *Nuphar*

Зрелые цветки *N. lutea* располагаются на очень длинных цилиндрических цветоножках, каждая из которых, в свою очередь, сидит на коротком (около 1 мм длиной) цилиндрическом основании. При основании цветоножки имеется один или, реже, два чешуевидных филлома (рис. 7), расположенных в месте прикрепления цветоножки к цилиндрическому основанию. Почти во всех изученных нами цветках *N. lutea* имелся лишь один чешуевидный филлом, располагавшийся в абаксиальном положении относительно корневища, несущего цветок (рис. 8 а – г). Форма брактей варьировала от треугольной с оттянутой верхушкой (рис. 7 б, в) до короткой и широкой с тупой верхушкой (рис. 7 г). Нам удалось обнаружить лишь два цветка *N. lutea* с двумя чешуевидными филломами в основании цветоножки (рис. 7 д – л). В этих цветках одна брактя располагалась абаксиально, а вторая – почти адаксиально, но несколько по-разному в каждом из случаев (рис. 8 д, е). В обоих этих цветках вторая брактя имела более узкое основание, чем первая (рис. 7 д, е, з, и). В одном из двух случаев проводящий пучок присутствовал лишь во второй брактее (рис. 7 л). Поскольку чешуевидные филломы очень малы (до 1 мм в длину), чаще всего они полностью скрыты трихомами, покрывающими все молодые органы у *Nuphar*.



**Рис. 7.** Чешуевидные филломы при основании цветоножек *Nuphar lutea* (а. – и., СЭМ; к., л. – световой микроскоп). Покрывающие чешуевидные филломы трихомы частично удалены на в. – л. а. Молодой цветок с одним чешуевидным филломом. Цветоножка на данной стадии еще короткая. б. – л. Зрелые цветки. б. – г. Цветки с одним чешуевидным филломом, форма филлома варьирует. На б. цветоножка удалена, и филлом показан с его адаксиальной стороны. в., г. Вид на чешуевидный филлом с абаксиальной стороны. д., е. Цветок с двумя чешуевидными филломами (см. диаграмму на рис. 8, е.) д. Филлом 1. е. Филлом 2. ж. – л. Другой цветок с двумя филломами (см. диаграмму на рис. 8, д.) ж. Вид сбоку на оба филлома. з., к. Филлом 1. и., л. Филлом 2.

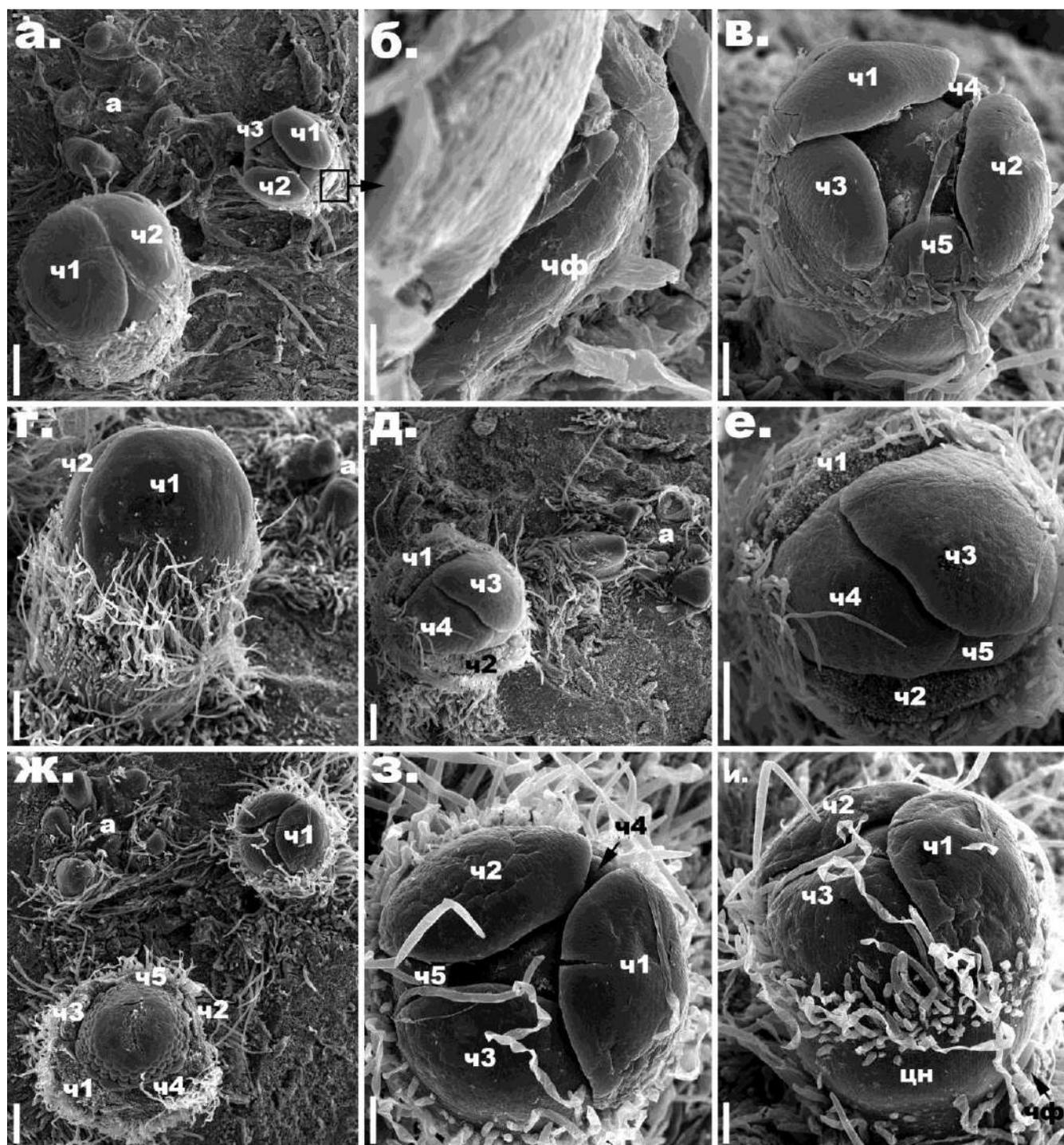
цн – цветоножка; л – лепесток; чф (чф1, чф2) – чешуевидные филломы; пп – проводящий пучок филлома; к – корневище; ч1, ч3, ч4 – чашелистики в порядке заложения. Масштабный отрезок равен 300 мкм.



**Рис. 8. а – е.** Диаграммы вариантов взаимного расположения чешуевидного филлома и чашелистиков у *N. lutea*. Самый распространенный вариант в двух зеркальных типах: с правозакрученной (**а.**) и левозакрученной (**б.**) «спиралью» заложения чашелистиков. **в. – е.** Редкие варианты. **ж. – и.** Варианты расположения последовательно закладывающихся чашелистиков в пятичленной чашечке. 1,2,3,4,5 – номера чашелистиков. **ж.** Все чашелистики в одном круге (теоретическая модель). **з.** Расположение чашелистиков по спирали Фибоначчи (теоретическая модель). **и.** Расположение чашелистиков, наблюдаемое в цветках *Nuphar lutea* (указаны средние значения наблюдаемых углов). **к.** Средние значения и доверительные интервалы для углов между смежными чашелистиком (на основе наших измерений расположения чашелистиков в 23 цветках *N. lutea* на ранних стадиях развития).

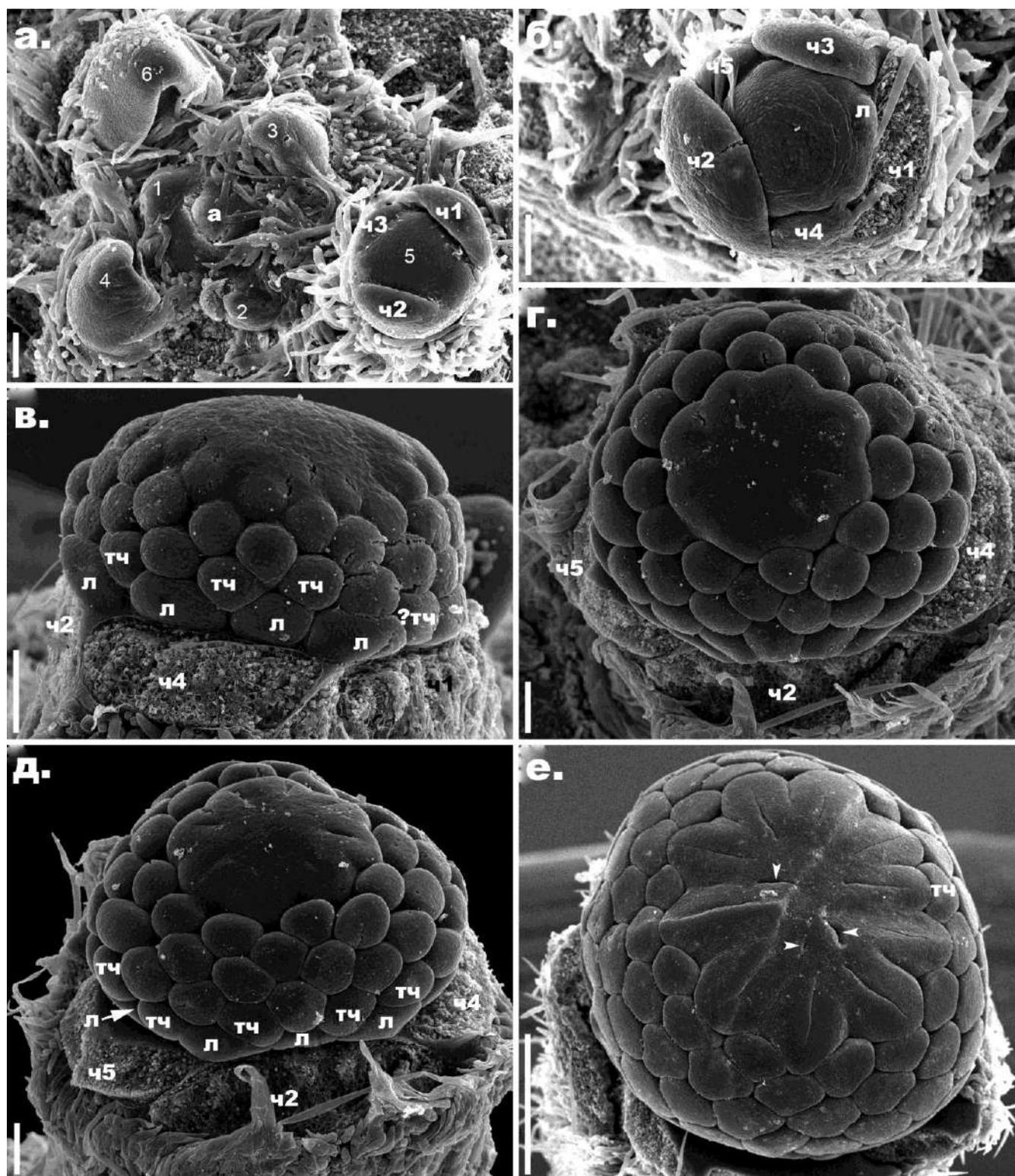
Зрелые цветки *Nuphar* имеют чашевидную форму. Проксимально расположены пять округлых чашелистиков, внутрь от которых находятся многочисленные (13–16 у *N. lutea* и 12–13 у *N. pumila*) лепестки, большое число (97–150 у *N. lutea* и 55–59 у *N. pumila*) тычинок и синкарпный гинецей с верхней завязью, состоящий из 14–17 плодолистиков у *N. lutea* и of 8–11 плодолистиков у *N. pumila*. Вогнутые чашелистики, значительно превышающие в длину лепестки и тычинки, в бутоне плотно сомкнуты и защищают остальные органы цветка. Лепестки и тычинки сидят на выпуклом цветоложе вокруг булавовидной завязи.

Пять **чашелистиков** располагаются квинкунциально, то есть таким образом, что два из них являются внешними, два – внутренними, а один – одновременно и внешним, и внутренним по отношению к разным соседям (рис. 8а – е, 9а, в, е, з). При этом чашелистики могут располагаться как по часовой стрелке (рис. 8а, г, е, 9в, г, 10а, б), так и против нее (рис. 8б, в, д, 9е, з), и оба типа расположения чашелистиков могут встречаться в цветках одного и того же растения. Иными словами, направление расположения чашелистиков не зависит от направления спирали филлотаксиса побега, несущего данный цветок. Также нами было замечено, что два цветка одной пары (см. раздел **3.1.** результатов) могут иметь противоположные типы расположения чашелистиков (рис. 9а).



**Рис. 9.** Варианты расположения чашелистиков у *Nuphar lutea* (СЭМ). **а. – е.** Цветки с наиболее распространенным типом расположения чашелистиков (см. рис. 8 **а.**, **б.**) **а.** Два цветка одной пары (в позициях N, N + 2). У старшего цветка «спираль», по которой закладываются чашелистики, направлена против часовой стрелки (как на рис. 8 **б.**), у младшего – по часовой стрелке (как на рис. 8 **а.**) **б.** Участок **а.**, отмеченный рамкой, крупным планом: появление чешуевидного филлома у младшего цветка пары. **в.** Младший цветок пары из **а.** **г.** Цветок примерно на той же стадии развития, что и старший цветок пары на рис. **а.**, но с направлением «спирали» заложения чашелистиков по часовой стрелке. **д.** Цветок с удаленными 1 и 2

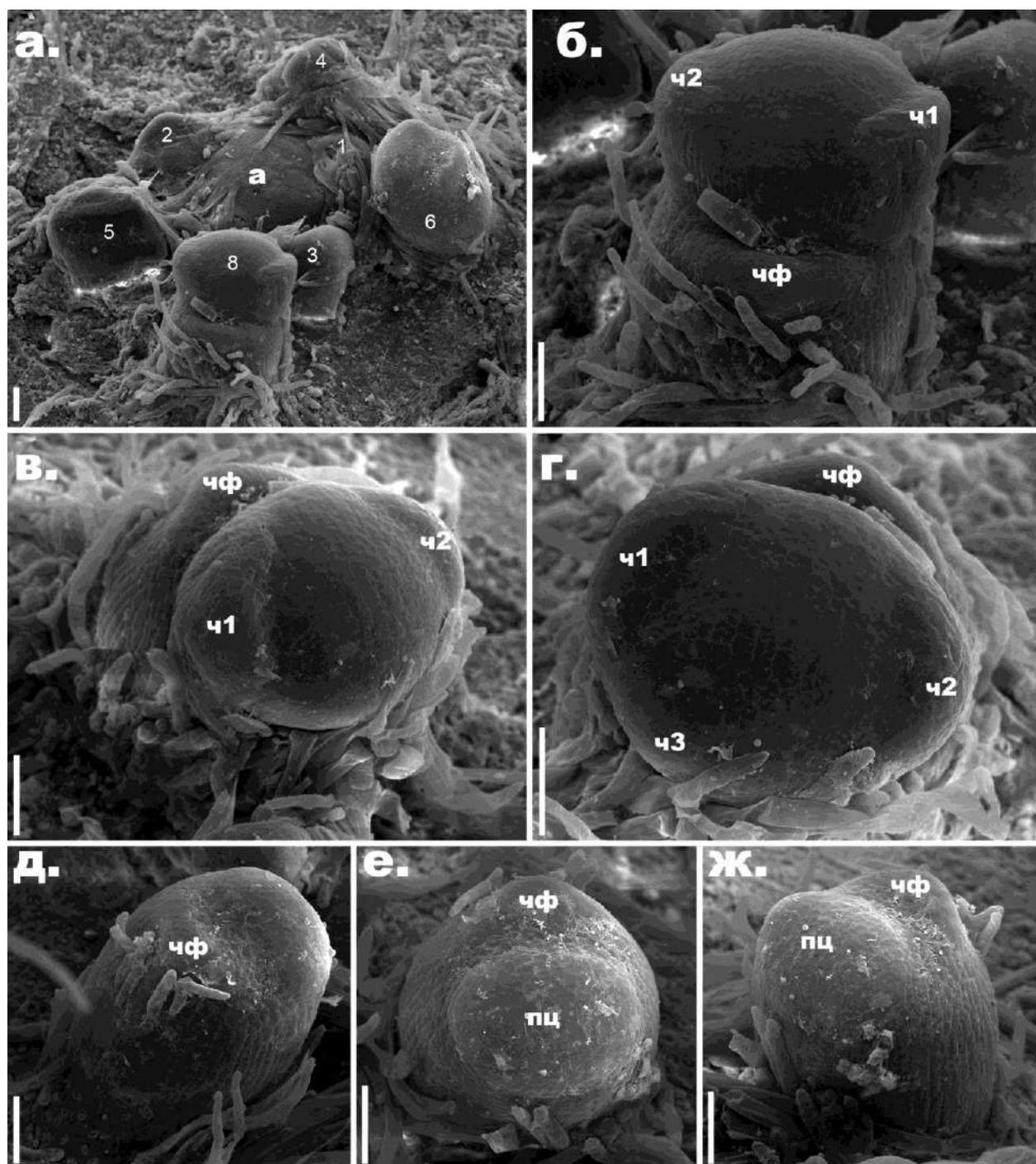
чашелистиками. **е.** Цветок из **д.** крупным планом, «спираль», по которой закладываются чашелистики, направлена против часовой стрелки (как на рис. **8б.**) **ж.** Два цветка с направлением «спирали» заложения чашелистиков против часовой стрелки. В более молодом цветке чашелистик 1 располагается абаксиально (как на рис. **8в.**) **з., и.** Более молодой цветок из **ж.** в двух ракурсах. **цн** - цветоножка; **чф** - чешуевидный филлом; **а** - апекс корневища; **ч1** - **ч5** - чашелистики в порядке их заложения. Масштабный отрезок равен 100 мкм на **а., г. - ж.,** 30 мкм на **б.,** 100 мкм на **в., з., и.**



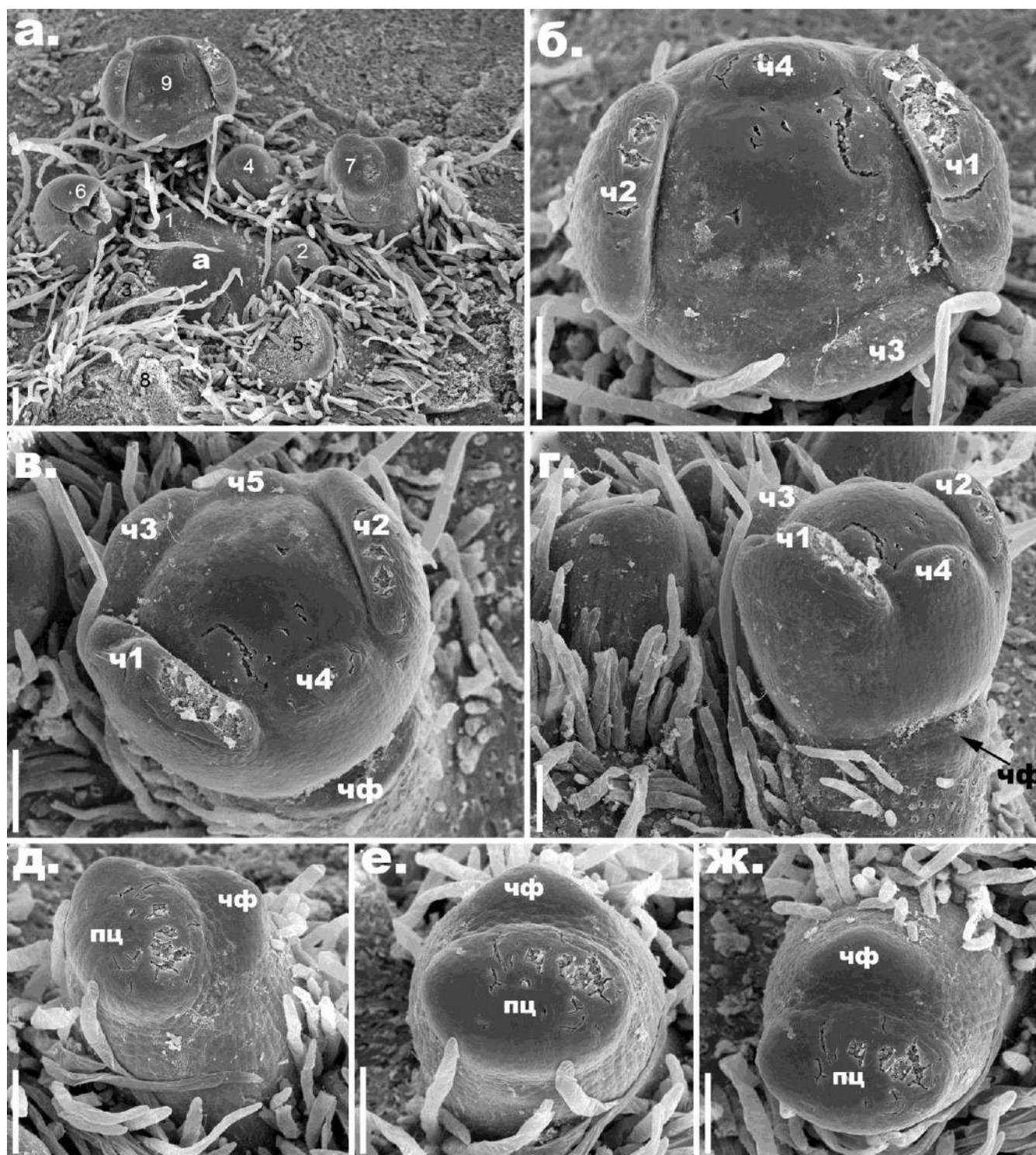
**Рис. 10.** Развитие цветка *Nuphar pumila* (СЭМ). **а.** Цветок на стадии до формирования лепестков. Цифрами показан возраст примордиев, измеренный в пластохронах. **б.** Цветок на стадии до формирования тычинок. **в.** Цветок на стадии до формирования плодолистиков. Видимые тычинки наружного круга андроеца обозначены как «тч». **г.**, **д.** Цветок с заложившимся гинецеем в двух ракурсах. Плодолистики расположены в одном круге. Развертка данного цветка представлена на рис. 14, **а.** Видимые тычинки наружного круга андроеца обозначены как «тч» на

д. е. Цветок на более поздней стадии развития, чем на г., д. Его развертка показана на рис. 14, б. Плодолистики расположены в двух кругах, второй круг гинецея является неполным и состоит лишь из трех плодолистиков (показаны стрелками). Отмеченная тычинка является единственной тычинкой внутреннего круга андроцея, и на ее радиусе расположен плодолистик. В результате этого данный плодолистик оказывается смещен по направлению к центру цветка, занимая промежуточное положение между наружным и внутренним кругами гинецея. Возможно, появление внутреннего круга плодолистиков в данном цветке вызвано асимметрией гинецея, возникшей в результате этого сдвига. л – лепесток; а – апекс корневища; ч1 – ч5 – чашелистики в порядке их заложения; тч – тычинки. Масштабный отрезок равен 100 мкм на а. – д., 500 мкм на е.

В цветках с одной брактеей два наружных чашелистика, как правило, располагаются в трансверзально-абаксиальных положениях, два следующих по размеру чашелистика – в почти медианных положениях (при этом четвертый чашелистик располагается на одном радиусе с чешуевидным филломом), а самый маленький чашелистик – в латерально-адаксиальной позиции (рис. 8а, б, 11б, г, 12а – г, 9а, г, д, 10а). При этом «стандартном» типе расположения чашелистиков чашелистик №3 (один край которого налегает *на* соседний с ним чашелистик, а другой – заходит *под* другой соседний с ним чашелистик) занимает положение, близкое к адаксиальному (рис. 8а, б, 12г, 9 д). Подобным образом располагались чашелистики и в одном из двух цветков *N. lutea* с двумя брактеями (рис. 8е). Однако нами были обнаружены некоторые исключения из данной закономерности филлотаксиса чашечки. Во-первых, в трех из изученных цветков первый чашелистик занимал абаксиальное положение, а третий чашелистик оказался в трансверзально – адаксиальной позиции (в двух из этих цветков имелся один чешуевидный филлом – рис. 8в, 9 ж – и, а в третьем – два чешуевидных филлома – рис. 8д). Во-вторых, в одном из цветков с одной брактеей наружный чашелистик располагался трансверзально-адаксиально, а третий чашелистик – трансверзально-абаксиально (рис. 8г), в результате чего расположение чашелистиков в данном цветке было обратным по сравнению со «стандартным» (рис. 8 а, б).



**Рис. 11.** Ранние стадии развития цветков *Nuphar lutea* (СЭМ). **а.** Апекс корневища, окруженный примордиями разного возраста, примордии пронумерованы в соответствии с порядком их заложения начиная от самого молодого. Номер примордия можно рассматривать как его возраст, измеренный в числе пластохронов от апекса побега. Примордий 7 (лист) был удален в ходе препарирования материала, примордии 6 и 8 – молодые цветки. **б. – г.** Разные ракурсы примордия цветка под номером 8 на **а.** **д. – ж.** Разные ракурсы примордия цветка под номером 6 на **а.** пц – примордий цветка; чф – чешуевидный филлом; а – апекс корневища; ч1, ч2, ч3 – чашелистики в порядке их заложения. Масштабный отрезок равен 100 мкм.



**Рис. 12.** Ранние стадии развития цветков *Nuphar lutea* (СЭМ). **а.** Апекс корневища, окруженный примордиями разного возраста, примордии пронумерованы в соответствии с порядком их заложения начиная от самого молодого. Примордии 7 и 9 – молодые цветки. **б. – г.** Разные ракурсы примордия цветка под номером 9 на **а.** **д. – ж** Разные ракурсы примордия цветка под номером 7 на **а.** пц – примордий цветка; чф – чешуевидный филлом; а – апекс корневища; ч1 – ч5 – чашелистики в порядке их заложения. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

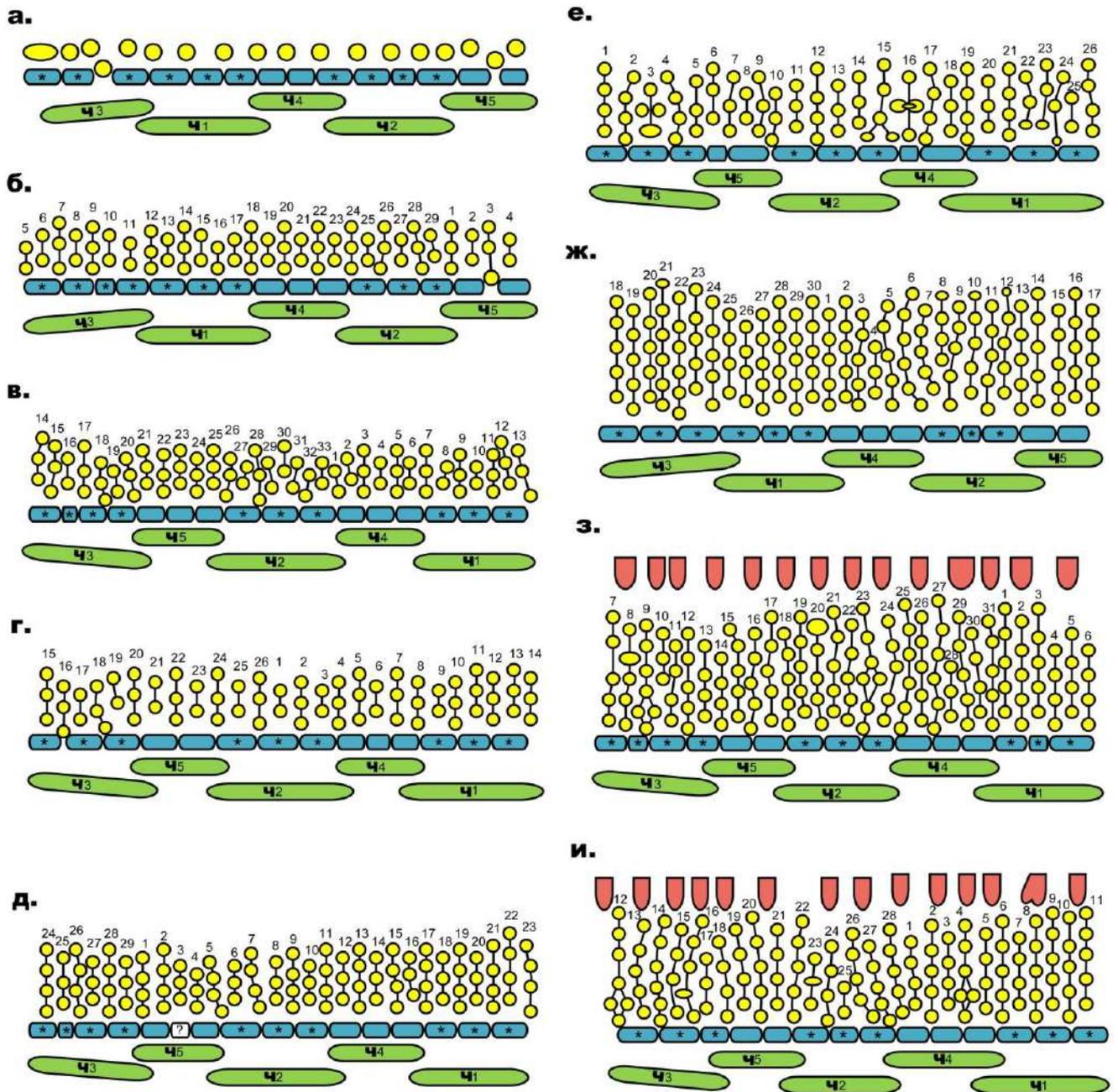
Для 23 цветков мы измерили углы между чашелистиками. Полученный средний угол между чашелистиками 1 и 2 оказался больше, чем угол между чашелистиками 2 и 3 (около  $146^\circ$  и  $132^\circ$  соответственно). Четвертый чашелистик образуется между чашелистиками 1 и 2 примерно на равном расстоянии между ними (средние значения углов составляют  $72.5^\circ$  и  $73.6^\circ$ , и различие между ними не значимо, рис. 8к). Пятый чашелистик занимает пространство прямо посередине между чашелистиками 2 и 3 (рис. 8 и, к).

Развитые лепестки у *N. lutea* намного короче чашелистиков, имеют узкие основания и заходят краями друг за друга. Венчик в очертании пятиугольный, эту форму ему придают пять наиболее крупных лепестков. Данные по изменчивости числа лепестков на секторах каждого из чашелистиков приведены в Таблице 1. У *N. pumila* цветки на достаточно поздних стадиях развития нам найти не удалось.

**Табл. 1.** Варьирование числа лепестков на секторах чашелистиков 1 – 5 в изученном материале двух видов *Nuphar*.

	Сектор чшл 1	Сектор чшл 2	Сектор чшл 3	Сектор чшл 4	Сектор чшл 5
<i>N. lutea</i>	3	3–4	3–4	2–3	2–3
<i>N. pumila</i>	2–3	3	3	2	1–2

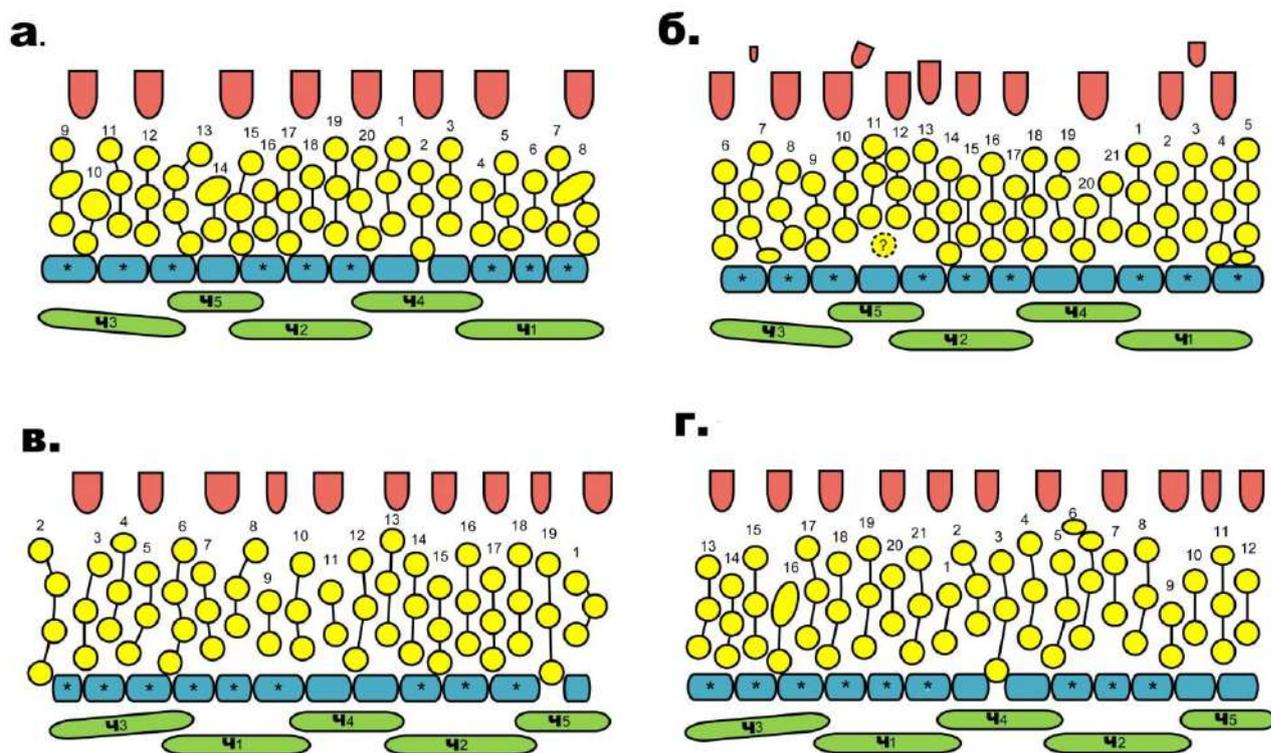
**Тычинки** в норме располагаются чередующимися кругами. В некоторых случаях, однако, круги андроцея оказываются трудноразличимы в связи с малым размером зачатков тычинок относительно всего примордия цветка и в результате нередко имеющего место хаотического расположения тычинок. Как правило, тычинки образуют выраженные ортостихи как на радиусах лепестков, так и на радиусах между лепестками, а иногда и в дополнительных позициях. Ортостихи, проходящие между лепестками, иногда оказываются на один орган длиннее тех, которые проходят по радиусам лепестков, и это ожидаемо при циклическом филлотаксисе. Нередко встречаются неполные ортостихи, либо берущие начало не в самых наружных кругах андроцея, либо не доходящие до внутренних его кругов. В результате для некоторых тычинок затруднительно определить круговую принадлежность (рис. 13е).



**Рис. 13.** Развертки цветков *Nuphar lutea*. Здесь и на **рис.14** развертки составлены по одному и тому же принципу. Поскольку органы цветка очень многочисленны, а цветоложе очень выпуклое, мы сочли схематические развертки более наглядными, чем виды на цветки сверху. При составлении разверток поверхность каждого цветка была «разрезана» по радиусу вблизи чашелистика 3, после чего «развернута» на плоскость. **а. – е.** Развертки цветков на последовательных стадиях развития андроцея. **ж.** Развертка цветка с полностью заложившимся андроцеом, но до формирования гинецея. **з., и.** Развертки цветков с заложившимися плодолистиками. Зеленым показаны чашелистики (пронумерованы в соответствии с порядком заложения); синим показаны лепестки (звездочками помечены лепестки, возникшие на секторах трех наружных чашелистиков ч1 – ч3.; желтым показаны тычинки; вертикальные линии

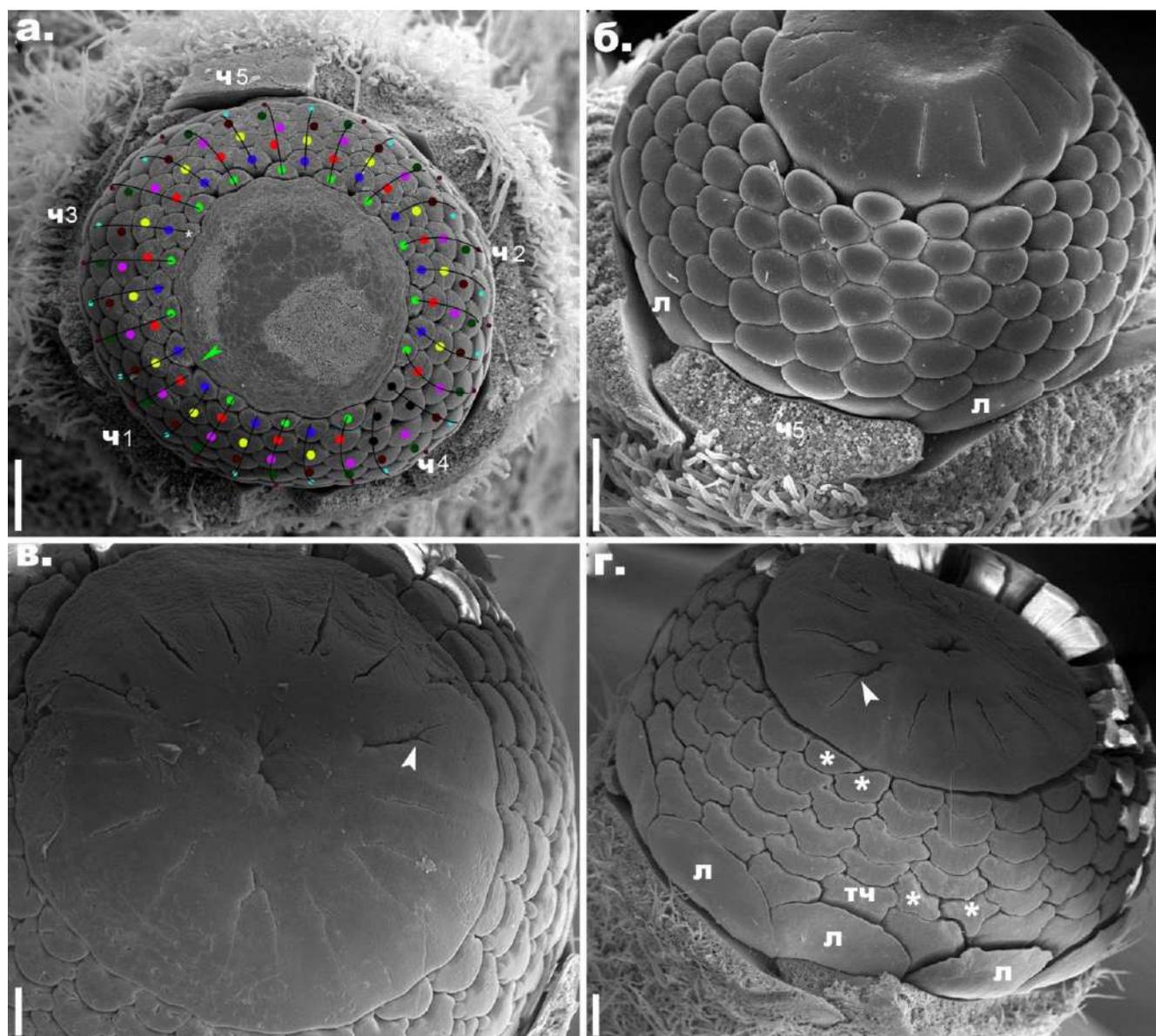
соответствуют ортостихам; красным показаны плодолистики. Нумерация ортостих начинается с произвольно выбранной части цветка. Знаком вопроса обозначен орган, природа которого (лепесток или тычинка) на данной стадии развития цветка не ясна.

Число тычинок в ортостихах может различаться в разных частях цветка (рис. 13, 14). В некоторых случаях только одна или несколько ортостих в цветке отличается по числу органов от остальных. «Добавление» или «исчезновение» тычинки чаще наблюдается в нижней и верхней частях ортостих.



**Рис. 14.** Развертки цветков *Nuphar pumila*. Принцип составления разверток описан в подписи к **рис. 13**. Второй круг плодолистиков показан только для цветка, у которого второй круг гинецея был представлен более чем одним плодолистиком (**б.**)

На рис. 15а показан случай наличия «дополнительной» тычинки внутреннего круга (белая звездочка) и «исчезновения» одной ожидаемой тычинки (зеленая стрелка). Также в этом цветке присутствует сектор, где провести ортостихи затруднительно (соответствующие тычинки показаны черными точками на рис. 15а).

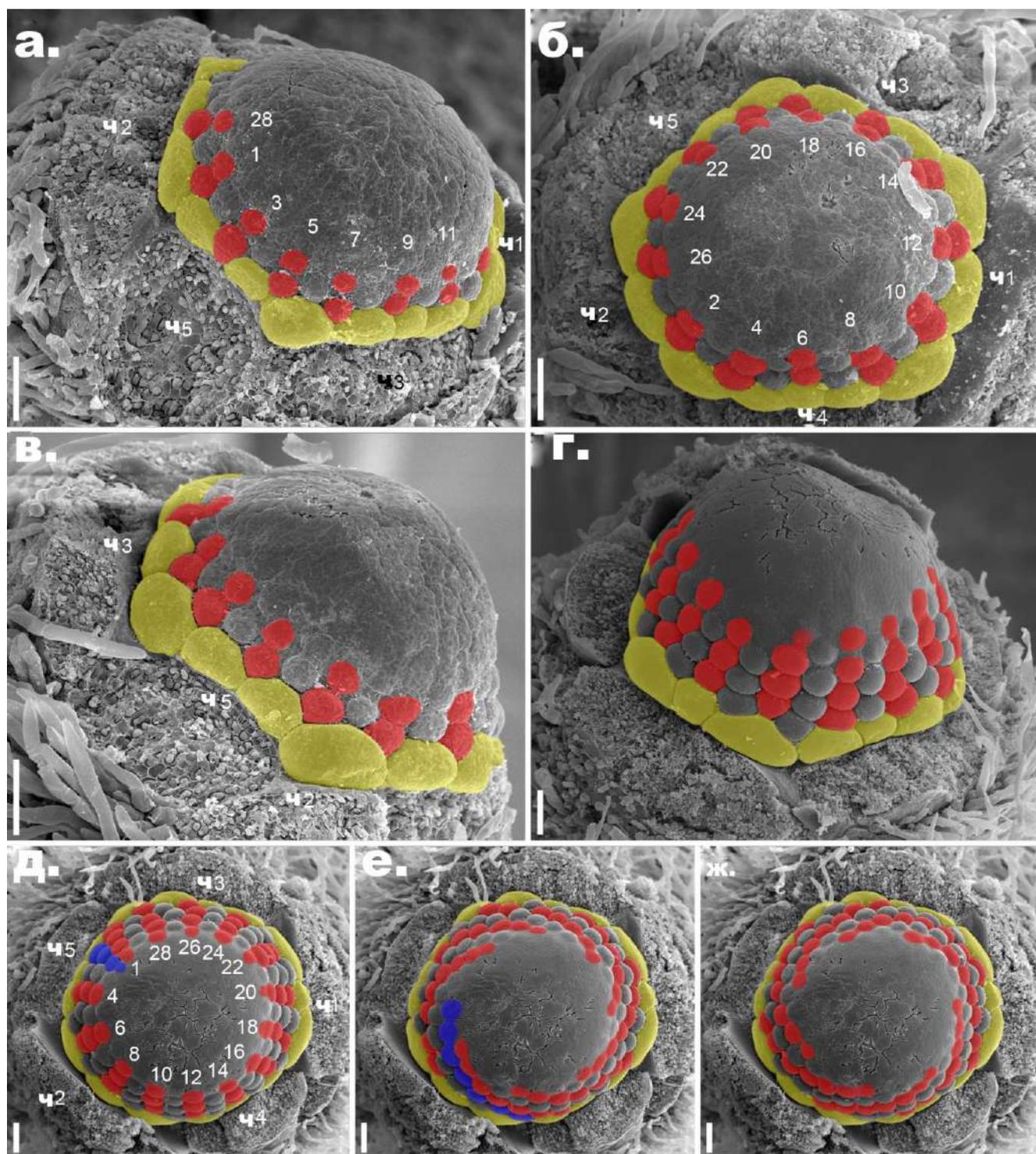


**Рис. 15.** Поздние стадии развития цветка *Nuphar lutea* (СЭМ). **а.** Цветок, диаграмма которого представлена на **рис. 13, ж.** Видимые на данном рисунке тычинки разных кругов помечены точками разных цветов. Черными точками показаны тычинки, круговую принадлежность которых установить затруднительно. Линиями показаны видимые на рисунке ортостихи. Зеленая стрелка указывает на позицию, где отсутствует ожидаемая тычинка внутреннего круга андроеца. Имеющаяся в данном цветке «дополнительная» тычинка внутреннего круга андроеца помечена звездочкой. На ее радиусе заметна деформация гинецея. **б.** Цветок, развертка которого представлена на **рис. 13, з, в., г.** Цветки, в которых присутствуют раздвоенные плодолистки (показаны белыми стрелками). В цветке на **г.** имеется несколько асимметричных тычинок, показанных белыми звездочками. Развертка данного цветка представлена на **рис. 13, и.** л – лепестки; тч – тычинки; ч1 –ч5 – чашелистики в порядке их заложения. Масштабный отрезок равен равен 300 мкм.



Поскольку тычинки наружного круга андроеца, как правило, чередуются с лепестками, в идеальном случае цветок должен иметь  $N$  лепестков,  $2N$  ортостих андроеца и два равных набора левозакрученных и правозакрученных парастих – по  $N$  в каждом. В реальности цветки кубышки в той или иной степени отклоняются от этой «идеальной» схемы (рис. 13, 14). Вследствие малого размера примордиев тычинок относительно всего зачатка цветка правильное круговое расположение элементов андроеца нарушается, в результате чего в большинстве цветков филлотаксис андроеца оказывается в той или иной степени хаотическим. Нередко наблюдается «выпадение» или «добавление» ортостихи (по сравнению с ожидаемым числом ортостих, равным удвоенному числу лепестков) в определенных секторах цветка, что приводит к возникновению цветков с «нецелой мерностью», то есть с неравным числом лево-и правозакрученных парастих. В этом случае, если число ортостих равно  $2N-1$ , то число парастих будет равно  $N$  для одного направления и  $N-1$  для противоположного.

Изменчивость числа парастих видна в ряде изученных нами цветков (рис. 16). В цветке, показанном на рис. 16а (диаграмма данного цветка приведена на рис. 13б), ортостихи с номерами 1, 3, 5, 7, 9 проходят по радиусам между лепестками, а ортостиха номер 11 расположена на секторе лепестка. Причиной этого является меньший размер одного лепестка из трех на секторе третьего чашелистика, и на его радиусе нет ортостихи. Таким образом, в данном цветке при числе лепестков, равном 15, можно провести лишь 29 ортостих (рис. 13б). В цветке, изображенном на рис. 16 г – ж число лепестков равно 15 (или 16, см. рис. 13д), а число ортостих андроеца, как и в цветке, описанном выше, 29 (рис 16д). Таким образом, в андроеце данного цветка выявляется 15 парастих одного направления и 14 парастих противоположного направления. «Исчезновение» ортостихи происходит на секторе самого маленького по размеру лепестка: в левой и средней части рисунка ортостихи, проведенные красным цветом, проходят по радиусам лепестков, а в правой части рисунка они проходят по радиусам между лепестками (рис. 16г). В цветке, показанном на рис. 16 б, в (диаграмма на рис. 13г), число лепестков равно 14, а число ортостих – лишь 26. Лепестки, расположенные на секторе четвертого чашелистика, имеют меньший размер, чем другие, и в результате этого здесь отсутствуют две «ожидаемые» ортостихи андроеца (рис. 16б).



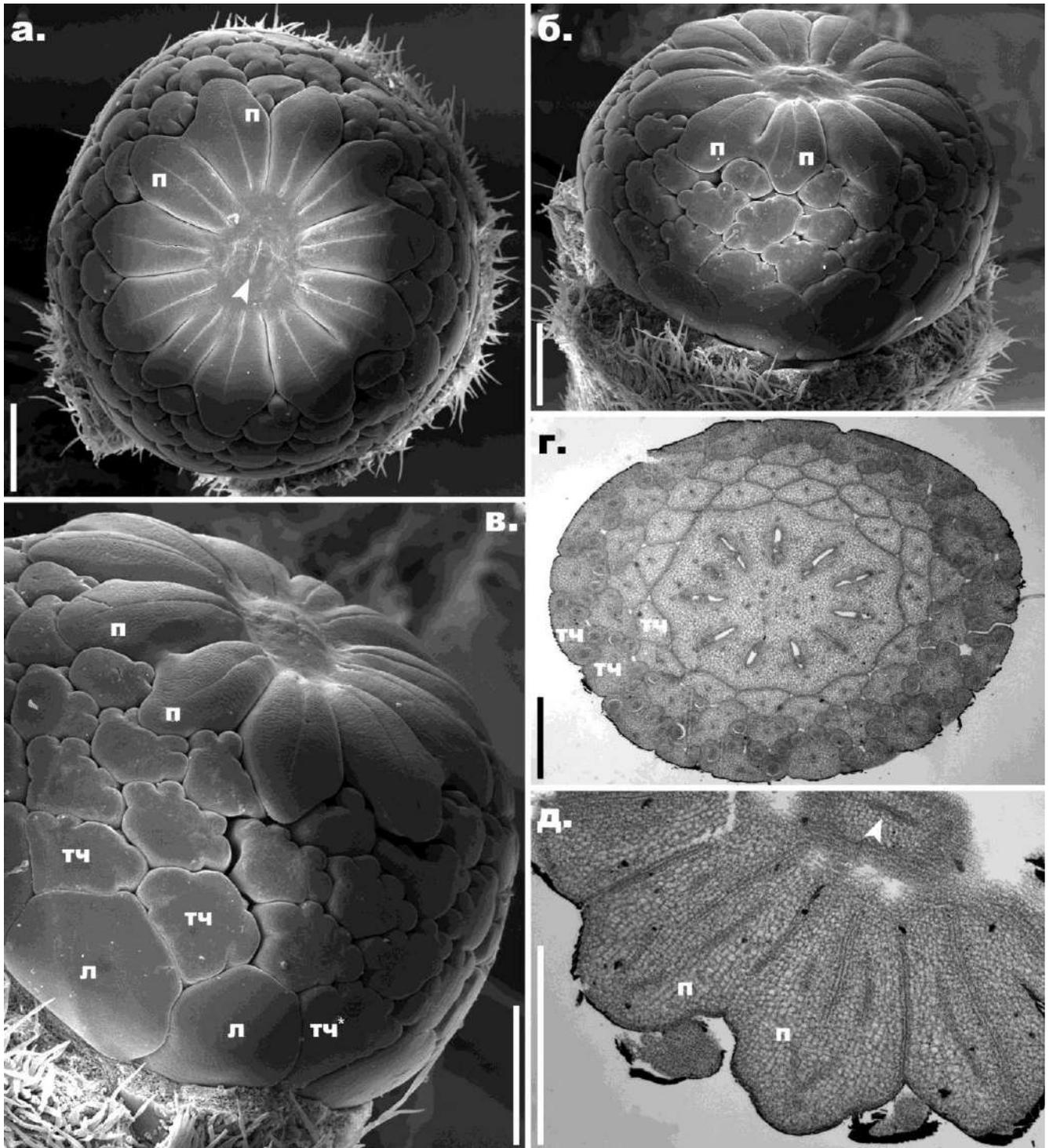
**Рис. 16.** Ранние стадии развития андроцея у *Nuphar lutea* (СЭМ). **а.** Вид сбоку на цветок с 15 лепестками и 14,5-мерным андроцеом, развертка которого показана на рис. 13, **б.** Ортостихи андроцея раскрашены. Первая тычинка ортостихи 3 смещена в проксимальном направлении почти до уровня лепестков. **б., в.** Виды сверху и сбоку на цветок с 14 лепестками и 13-мерным андроцеом, развертка которого показана на рис. 13, **г.** Ортостихи андроцея раскрашены. Вид сбоку (**г.**) и сверху (**д. – ж.**) на цветок с по крайней мере 15 лепестками и 14,5-мерным андроцеом, развертка которого показана на рис. 13, **д.** Ортостихи андроцея раскрашены на **г., д.** На **е., ж.** раскрашены два «набора» парастих андроцея. Желтым показаны лепестки;

красным и синим показаны ортостихи андроцея на **а.** – **д.** и парастихи андроцея на **е., ж.;** ч1 –ч5 – чашелистики в порядке их заложения. На **а., б., д.** ортостихи андроцея пронумерованы в том же порядке, что и на рис. **13 б., г., д.** Масштабный отрезок равен 100 мкм.

Число тычинок у *N. pumila* существенно меньше, чем в цветках *N. lutea*, и больше их размер относительно всего зачатка цветка. Таким образом, у *N. pumila* меньше число кругов и ортостих в андроцее (рис. 13, 14). Цветок имеет близкую к сферической форму, и малое число довольно крупных тычинок у *N. pumila*, вероятно, является одним из пространственных факторов, влияющих на органотаксис андроцея, и может само по себе вести к искривлению ортостих, которое нередко наблюдается в цветках этого вида.

Полностью асцидиатные, конгенитально сросшиеся по всей длине **плодолистки** *Nuphar* формируют один круг. Как правило, они чередуются с внутренними тычинками, насколько позволяет расположение последних. Длины щелевидных отверстий плодолистиков составляют меньше половины радиуса гинецея, и эти отверстия расположены на периферии гинецея (рис. 15б). В случаях нарушенного порядка расположения тычинок, плодолистки могут оказываться на одних ортостихах с ними, увеличиваться в размерах, либо раздваиваться. «Раздвоенные», или не полностью обособленные, плодолистки нами были обнаружены у вида *N. lutea* (рис 15в, г, белые стрелки). Сходные неполностью разделенные плодолистки наблюдались ранее Trecul (1845). В средней части гинецея некоторых цветков *N. lutea* имеется сильно выраженное углубление (гораздо более глубокое, чем характерно для большинства цветков этого вида), в центре которого, как и в центре менее глубокой выемки у большинства цветков, видна бороздка, возникшая в результате смыкания обращенных к центру цветка поверхностей плодолистиков и «закрывания» центрального углубления либо его самой глубокой части. Между плодолисточками иногда заметны небольшие бороздки. В результате тенденции к хаотическому расположению тычинок в некоторых цветках, число плодолистиков не всегда соответствует числу тычинок внутреннего круга (рис. 13, 14).

У *N. pumila* число плодолистиков меньше, чем у *N. lutea*, и они гораздо сильнее выдаются своими направленными от центра цветка краями в зону андроцея, чем это характерно для *N. lutea*. Иными словами, гинецей у *N. pumila* гораздо более «лопастный». Щелевидные отверстия плодолистиков *N. pumila* заходят на лопасти гинецея (рис. 10е, 18 а – в). Углубление в центре цветков *N. pumila* отсутствует (рис. 10д).

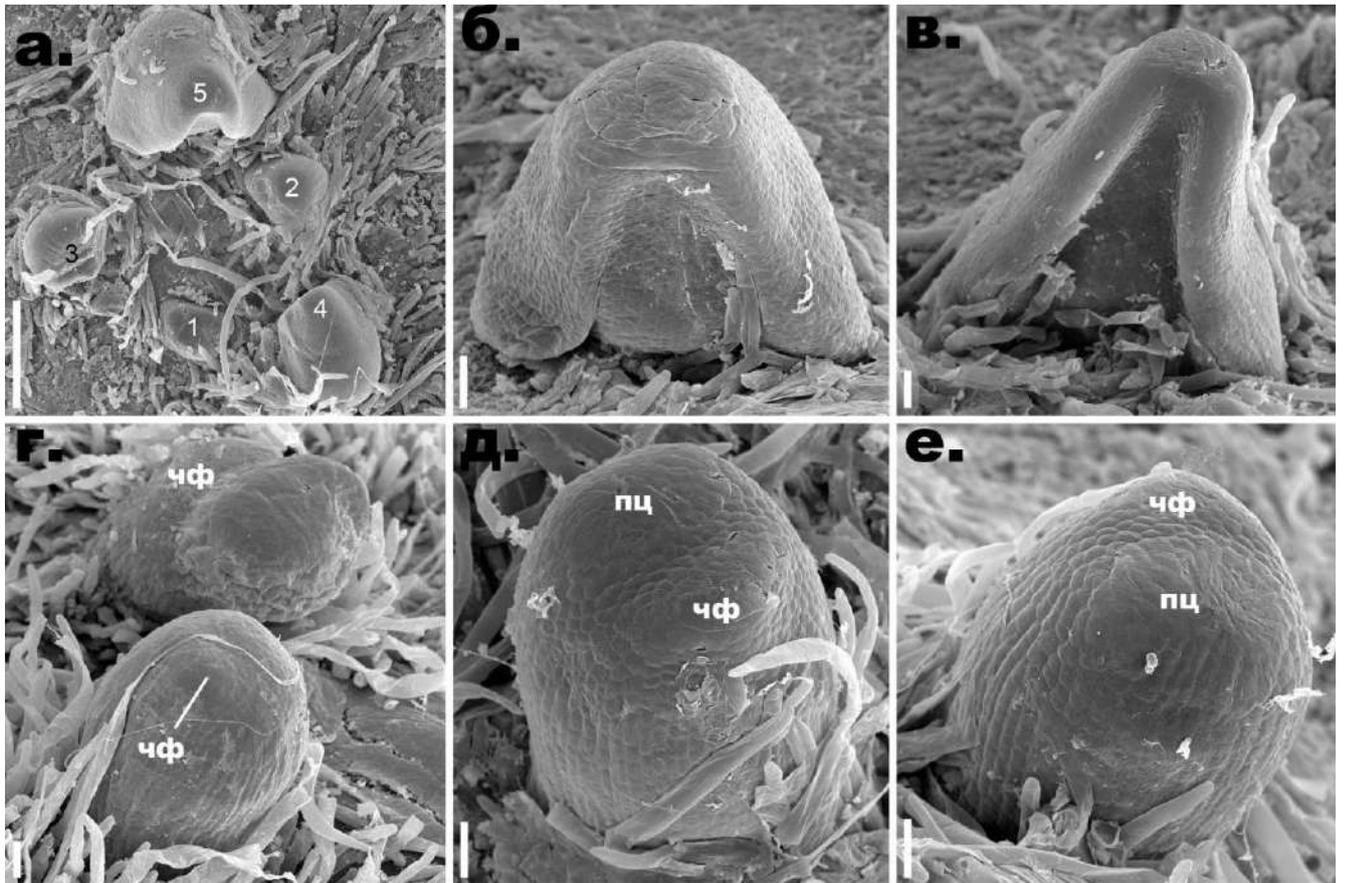


**Рис. 17.** Цветок *Nuphar pumila*, развертка которого представлена на рис. 10, г. (а. – в, СЭМ; г, д., световой микроскоп). а. Вид сверху. б., в. Виды сбоку. г. Поперечный срез на уровне завязи. д. Поперечный срез дистальнее уровня семяпочек. п – плодолистик; л – лепесток; тч – тычинка; тч\* - тычинка, расположенна ниже уровня остальных тычинок наружного круга андроеца. Масштабный отрезок = 500 мкм.

Помимо цветков с одним кругом плодолистиков (рис. 10г, д), у *N. pumila* нами впервые были обнаружены цветки с двумя кругами гинецея. Наиболее показательным в этом отношении является цветок, изображенный на рис. 10е. Из-за того, что одна из внутренних тычинок (помечена «тч» на рис. 10е) лежит прямо на радиусе плодолистика, наружный круг гинецея в данном цветке имеет искривленные очертания. Соответствующий плодолистик оказывается смещенным по направлению к центру цветка: внутренний конец его щелевидного отверстия оказывается ближе к центру, чем у остальных плодолистиков. Внутренний круг гинецея представлен тремя плодолистиками с очень короткими щелевидными отверстиями (особенно коротким у одного из трех). Внутренние концы щелевидных отверстий двух плодолистиков внутреннего круга находятся на том же расстоянии от центра цветка, что и у описанного выше «смещенного» плодолистика наружного круга. В целом гинецей в данном цветке довольно асимметричен (рис. 10е). В некоторых случаях внутренний круг гинецея был представлен единственным плодолистиком, расположенным в центре цветка (рис. 17). Плодолистки внутреннего круга являются стерильными, и на поперечных срезах их наличие видно лишь в дистальной части гинецея (рис. 17д); гнезда завязи у этих плодолистиков отсутствуют (рис. 17г).

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

Апекс побега у *Nuphar* представляет собой слабовыпуклое поле, лишенное однорядных трихом, в большом числе покрывающих пространство между примордиями и молодыми органами, а также черешки развивающихся листьев и цветоножки молодых цветков. На апексе побега в спиральной последовательности с углом дивергенции, приближающимся к предельному значению ряда Фибоначчи ( $137.5^\circ$ ), акропетально закладываются примордии, которые, следуя Cutter (1957), мы будем обозначать как 1, 2 и т.д. в порядке удаления от меристемы и увеличения возраста зачатка. У *N. lutea* зачатки листьев можно отличить от зачатков цветков приблизительно на стадии 4 (рис. 18а). У *N. pumila* различие флоральных и листовых примордиев проявляется несколько раньше – приблизительно на стадии 2 – 3 (рис. 10а). Листовые примордии имеют пирамидальную форму, их края лодочковидно загнуты на адаксиальную сторону. Краевая меристема зачатка листа становится хорошо заметна на стадии 6 – 7 у *N. lutea* (рис. 18 а – в), на стадии 4 – у *N. pumila* (рис. 10а).



**Рис. 18.** Ранние стадии развития листьев и цветков (СЭМ) у *Nuphar lutea*. **а.** Вид сверху на апекс побега, окруженный зачатками листьев на разных стадиях развития (пронумерованы начиная от самого молодого листа). **б., в.** Вид на вентральную сторону зачатка листа на последовательных стадиях развития (лист на **в.** – это лист №5 на **а.**) **г.** Примордии цветков возрастом 4 (нижний) и 6 (верхний) пластохронов от апекса корневища. **д., е.** Вид на один и тот же примордий цветка возрастом в 4 пластохрона от апекса корневища с разных сторон. **д.** Вид с абаксиальной стороны под наклоном. **е.** Вид с адаксиальной стороны. пц – примордий цветка; чф – чешуевидный филлом. Масштабный отрезок равен 300 мкм на **а.**, 50 мкм на **б. – е.**

Края сформированных молодых листьев кубышки закручены на адаксиальную сторону, соприкасаясь у центральной жилки. Для *N. pumila* характерно наличие трихом на абаксиальной стороне зачатков листьев начиная с Л<sub>5</sub>-Л<sub>6</sub>, в то время как у *N. lutea* зачатки листьев на этой стадии голые (рис. 18, 10а).

Цветки *N. pumila* на самых ранних стадиях развития нами обнаружены не были, поэтому развитие цветка нам удалось изучить лишь для вида *N. lutea*, и у изученных цветков имелся лишь один чешуевидный филлом. Флоральные примордии у *N. lutea* изначально округлые в очертаниях (рис. 18г); затем (приблизительно на расстоянии 6 пластохронов от апекса корневища) одновременно на абаксиальной и адаксиальной сторонах единого примордия соответственно формируются зачаток чешуевидного филлома и примордий собственно цветка

(рис. 11а, д – ж). На данном этапе цилиндрическое основание цветка уже превышает в длину зачаток чешуевидного филлома. Такое соотношение размеров зачатков филлома и цветка сохраняется и на стадии в 7 пластохронов от апекса побега (рис. 12а, д – ж), но зачаток цветка еще более явно удлинен в трансверзальном направлении (рис. 12е), а его границы еще более отчетливы (рис. 12д). На этой стадии ширина чешуевидной брактей сопоставима с шириной собственно флорального примордия, и брактей лишь незначительно короче последнего (рис. 11 д – ж, 12 д – ж). В ходе последующего развития цветка происходит интеркалярный рост цветоножки, в результате которого чешуевидный филлом постепенно отдалается от чашелистиков, в то время как общее основание собственно цветка и брактей претерпевает очень ограниченный рост, вследствие чего оказывается почти полностью скрыто окружающими органами. Уже на этапе, когда из всех органов собственно цветка сформирована только чашечка, чешуевидный филлом далеко не так хорошо заметен, как на стадии 6-7 пластохронов от апекса корневища (рис. 9а, б). В результате ограниченного роста самой чешуйки она сохраняется при основании цветоножки взрослого цветка *N. lutea* в виде лишнего трихом плоского выроста или складки (рис. 7 а - и). У *N. pumila* такая чешуйка тоже имеется, по крайней мере, в некоторых цветках, но настолько мала, что полностью скрыта трихомами.

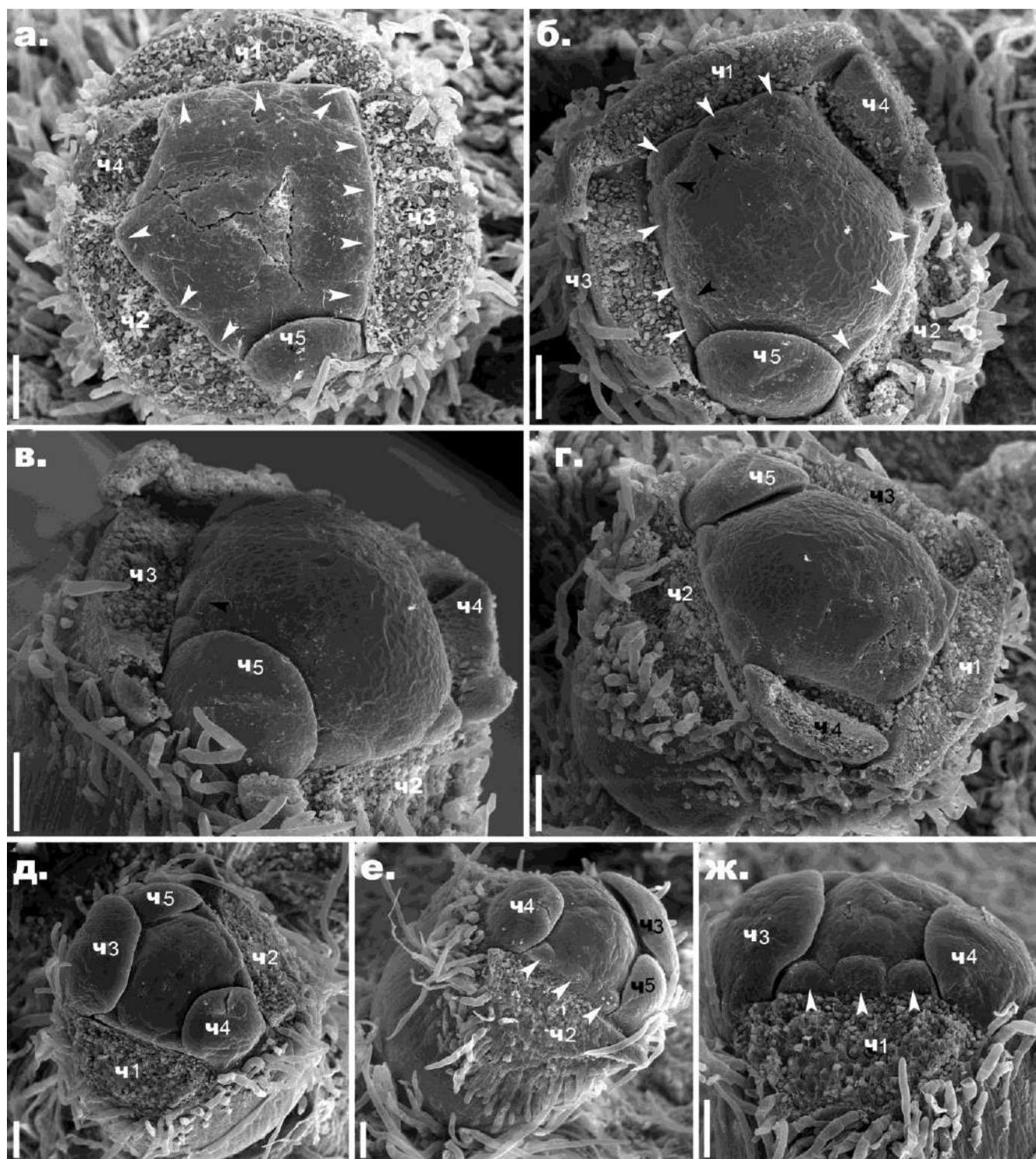
Первые трихомы, покрывающие общее основание собственно молодого цветка *Nuphar* и чешуевидной брактей, а также цветоножки молодых цветков, формируются на абаксиальной стороне общего основания собственно цветка и брактей (рис. 11д, 12ж), затем – на его адаксиальной поверхности (рис. 11в). В ходе развития цветоножки трихомы раньше образуются в ее дистальной части (рис. 9в, и), вероятно, в связи с тем, что интеркалярный рост сосредоточен в проксимальной части цветоножки.

На обособившемся примордии собственно цветка образуются зачатки **чашелистиков**. Их заложение происходит очень стремительно, в связи с чем нам удалось четко показать лишь то, что чашелистики с 1 по 3 формируются раньше, чем чашелистики 4 и 5, расположенные почти трансверзально друг напротив друга, с небольшим смещением на абаксиальную сторону флорального примордия. У вида *N. lutea* примордии первых чашелистиков выявляются лишь начиная со стадии, соответствующей 7 пластохронам от апекса побега, хотя наблюдающееся ранее удлинение примордия цветка в трансверзальном направлении можно интерпретировать как начало формирования зачатков двух первых чашелистиков (рис. 12д, е). На стадии в 8 пластохронов зачатки чашелистиков 1 и 2 уже хорошо видны, а также можно заметить зачаток третьего чашелистика, имеющего меньший размер (рис. 11 а – г). На стадии в 9 пластохронов все пять чашелистиков *N. lutea* уже заложены (рис. 12 а – г), а у *N. pumila* сходный этап развития цветка соответствует стадии в 5 пластохронов от апекса побега (рис. 10а).

Молодые зачатки трех первых чашелистиков имеют форму полумесяца, а примордии чашелистиков 4 и 5 в очертании практически округлые и лишь слегка вытянуты вдоль касательной к окружности апекса цветка. На более поздних стадиях два первых чашелистика полностью закрывают остальные три (рис. 9а, г), и бутон оказывается защищен чашечкой.

Момент начала формирования **лепестков** отделен от заложения последнего чашелистика довольно длительным пластохроном, во время которого примордий цветка становится более выпуклым. Эта выпуклость примордия усиливается по мере формирования новых органов до тех пор, пока не будут сформированы все тычинки.

Лепестки закладываются в цветках *N. lutea* и *N. pumila* почти одновременно. На ранних стадиях развития они расположены практически на одном уровне, почти не заходя друг за друга краями (рис. 19, 16). При последующем развитии цветка ширина лепестков увеличивается и некоторые из них начинают перекрываться краями друг с другом краями (рис. 15г, 17б, в). Зачатки лепестков претерпевают очень ограниченный рост и не играют значимой роли в защите андроцея и гинецея в ходе развития цветка.



**Рис. 19.** Ранние стадии развития венчика у *Nuphar lutea* (СЭМ). **а.** Вид сверху на цветок с удаленными четырьмя чашелистиками. Заметно отсутствие лепестков на секторах чашелистиков 4 и 5. **б. – г.** Другой цветок с удаленными четырьмя чашелистиками в трех ракурсах. Лепестки на данной стадии развития отсутствуют на секторах чашелистиков 4 и 5, а на секторах чашелистиков 1 и 3 уже видны первые зачатки тычинок. **д. – ж.** Цветок с удаленными двумя чашелистиками в трех ракурсах. 1 –ч5 – чашелистики в порядке их заложения; белые стрелки

указывают на зачатки лепестков; черные стрелки указывают на зачатки тычинок. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

Первые пять лепестков появляются на радиусах между чашелистиками. Затем напротив чашелистиков 1 и 2 появляется по одному лепестку, лишь в одном из изученных цветков *N. lutea* на секторе второго чашелистика располагалось два лепестка. Напротив прочих чашелистиков у *N. lutea* закладывается – по 1–3 лепестка, у *N. pumila* – по 1-2 лепестка (Таблица 1).

Как на ранних, так и на поздних стадиях развития цветка форма лепестков варьирует. У *N. lutea* лепестки, расположенные на секторах первого, второго и третьего чашелистиков закладываются раньше, чем лепестки на секторах четвертого и пятого чашелистиков (рис. 19 а – г). Лепестки, расположенные на радиусах между чашелистками, как правило, превышают по размеру остальные (крупный зачаток лепестка находится на радиусе между чашелистиками 1 и 3 на рис. 16а, б). Однако в некоторых цветках все лепестки, расположенные на секторах чашелистиков 1 и 2 больше по размеру, чем все остальные (рис. 16б).

Заложение первых **тычинок** происходит вскоре после заложения лепестков на соответствующем секторе цветка. Зачатки тычинок у обоих рассмотренных видов *Nuphar* на ранних стадиях развития округлые и располагаются вплотную друг к другу и к наружным лепесткам. Первые тычинки, как правило, закладываются на радиусах между лепестками. В связи с тем, что на секторах 4 и 5 чашелистиков лепестки закладываются позже, нежели на секторах первых трех чашелистиков, самые ранние примордии тычинок на секторах первых трех чашелистиков могут формироваться на той стадии развития цветка, когда зачатки лепестков на секторах 4 и 5 чашелистиков еще плохо различимы (черные стрелки на рис. 19б, в). Тычинки в норме располагаются чередующимися кругами, появляющимися центростремительно и довольно быстро. В некоторых случаях, однако, круги андроея оказываются трудноразличимы в связи с малым размером зачатков тычинок относительно всего примордия цветка и в результате нередко имеющего место хаотического расположения тычинок.

На ранних стадиях развития цветка зачатки лепестков и зачатки тычинок имеют сходную форму (у примордиев тычинок, однако, чуть более округлые очертания) и относительно маленький размер. В некоторых случаях мы наблюдали отдельные примордии, расположенные чуть выше уровня типичных лепестков и ниже уровня типичных тычинок. Определить природу этих примордиев (будут ли они в дальнейшем развиваться как лепестки или как тычинки) было затруднительно на этих стадиях развития цветка (например, на рис. 10в такой примордий отмечен знаком вопроса, а на рис. 13б, 16а таковым является первый член ортостихи №3). В более зрелых цветках у тычинок уже дифференцируются теки, и различие между зачатками лепестков и зачатками тычинок становится явным. По нашим наблюдениям, органы, возникающие в

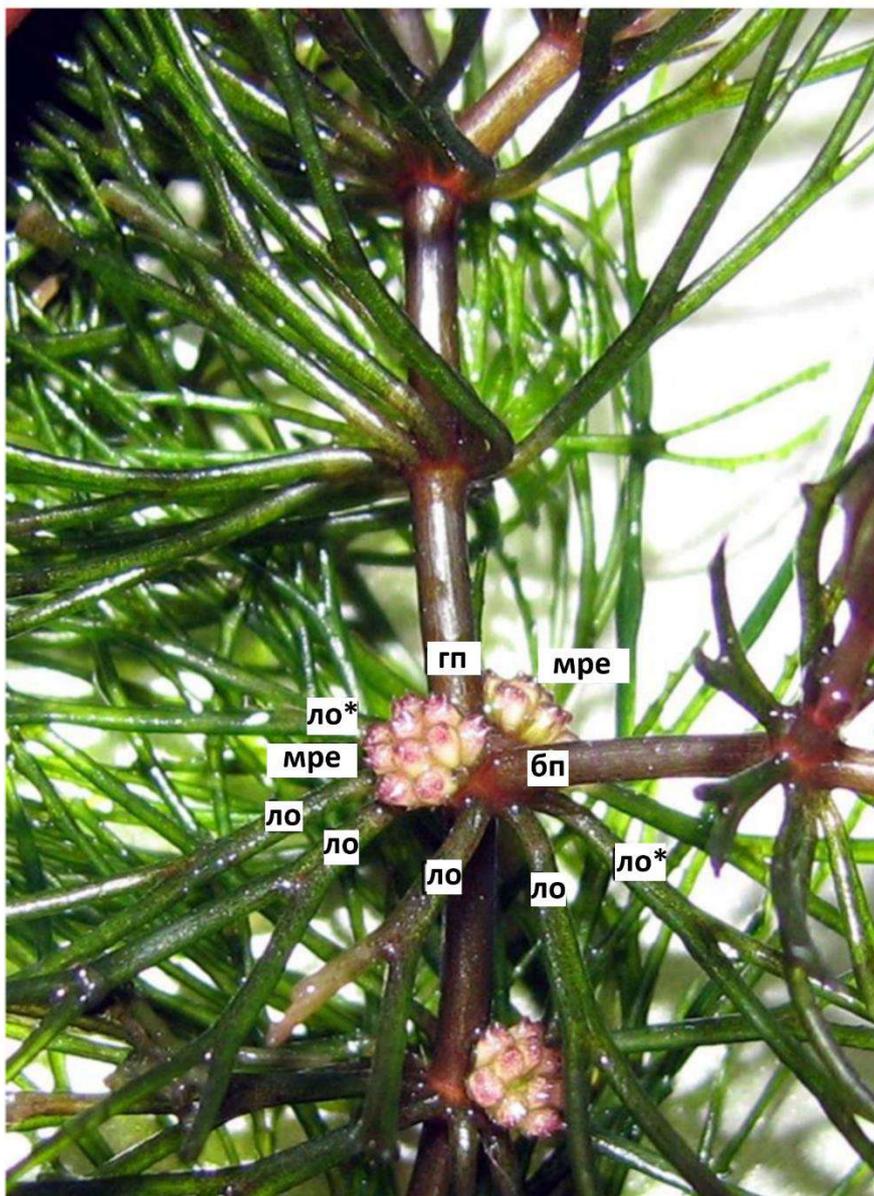
промежуточных позициях, чаще развиваются как тычинки (например, орган, отмеченный «тч\*» на рис. 17г).

Формирование **гинецея** отделено от заложения андроцея длинным пластохроном. На ранних стадиях развития гинецей выглядит как небольшое возвышение в центре цветка с чередующимися со внутренним кругом тычинок долями (рис. 15а). Плодолистики закладываются одновременно и выглядят как радиальные бороздки (рис. 10г, д, 15б), расположенные на лопастях гинецея. В цветках *N. lutea* центральная часть куполообразного апекса остается недифференцированной. Верхушки плодолистиков не вырастают выше сформированной на ранних стадиях поверхности гинецея. Напротив, посредством интеркалярного роста гинецей в ходе развития цветка увеличивается, в результате чего щели плодолистиков углубляются. Проксимальные части плодолистиков, где находятся полости, претерпевают более выраженный рост по сравнению с центральной частью гинецея. Вследствие этого, центр цветка оказывается вогнутым (рис. 15б). Периферические части гинецея на границах между плодолистиками претерпевают рост в радиальных направлениях, в результате чего доли гинецея, соответствующие отдельным плодолистикам, становятся гораздо менее выраженными. Углубление в центре гинецея обычно закрывается благодаря неравномерному росту окружающих тканей, и в центре зрелого цветка можно наблюдать несколько складочек, число и форма которых варьируют и не связаны с числом плодолистиков, образующих гинецей (рис. 15в, г).

В цветках *N. pumila* лопасти гинецея изначально столь же слабо выражены, как и в цветках *N. lutea* (рис. 10г, д), но становятся хорошо заметными в ходе последующего роста гинецея. Растущие лопасти гинецея оказывают заметное давление на ближайшие к ним тычинки. На поздних стадиях развития цветка видно, что пыльники соответствующих тычинок нередко повернуты или изогнуты (рис. 17в). На ранних стадиях развития плодолистики являются сросшимися друг с другом по всей длине; на поздних же стадиях их дистальные части обычно оказываются свободными, хотя и расположены вплотную друг к другу. Между соседними плодолистиками видны узкие бороздки (рис. 17 а – в, д). Некоторые из описанных бороздок являются неполными и исчезают в периферической части гинецея (например, бороздки между парами помеченных плодолистиков на рис. 17 а – в, д).

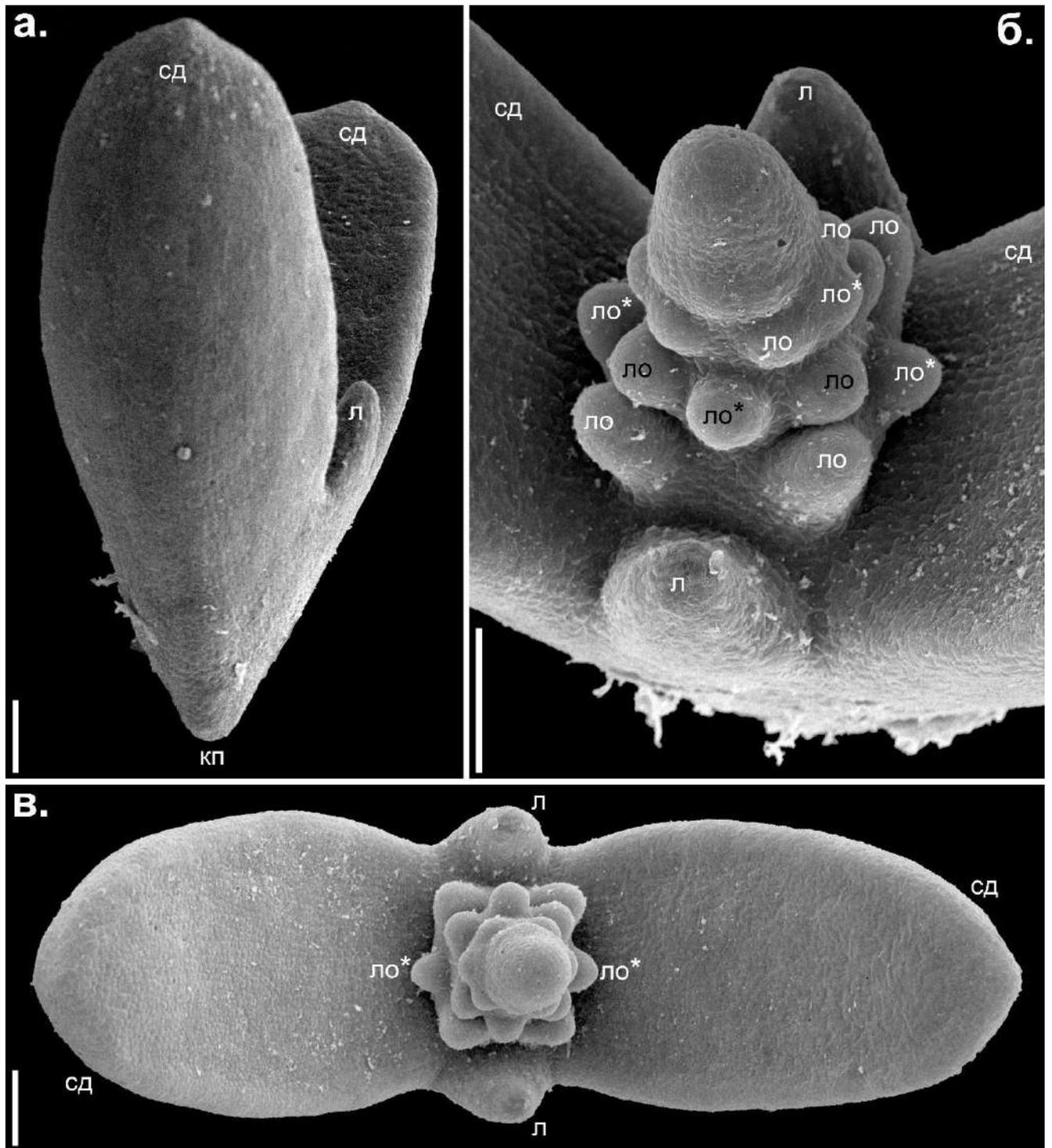
### 3.4. Общие закономерности строения побеговых систем *Ceratophyllum*

Вегетативные листовидные органы производят впечатление расположенных мутовками (рис. 20), однако при детальном рассмотрении ранних стадий развития побега становится понятно, что в каждом узле имеются «настоящие» листовые пластинки двух супротивных листьев, а по бокам от каждой из них – несколько дополнительных листовидных органов, которые можно интерпретировать как вероятный результат преобразования прилистников. Более подробно вопросы гомологии частей листа будут рассмотрены в одном из следующих разделах.

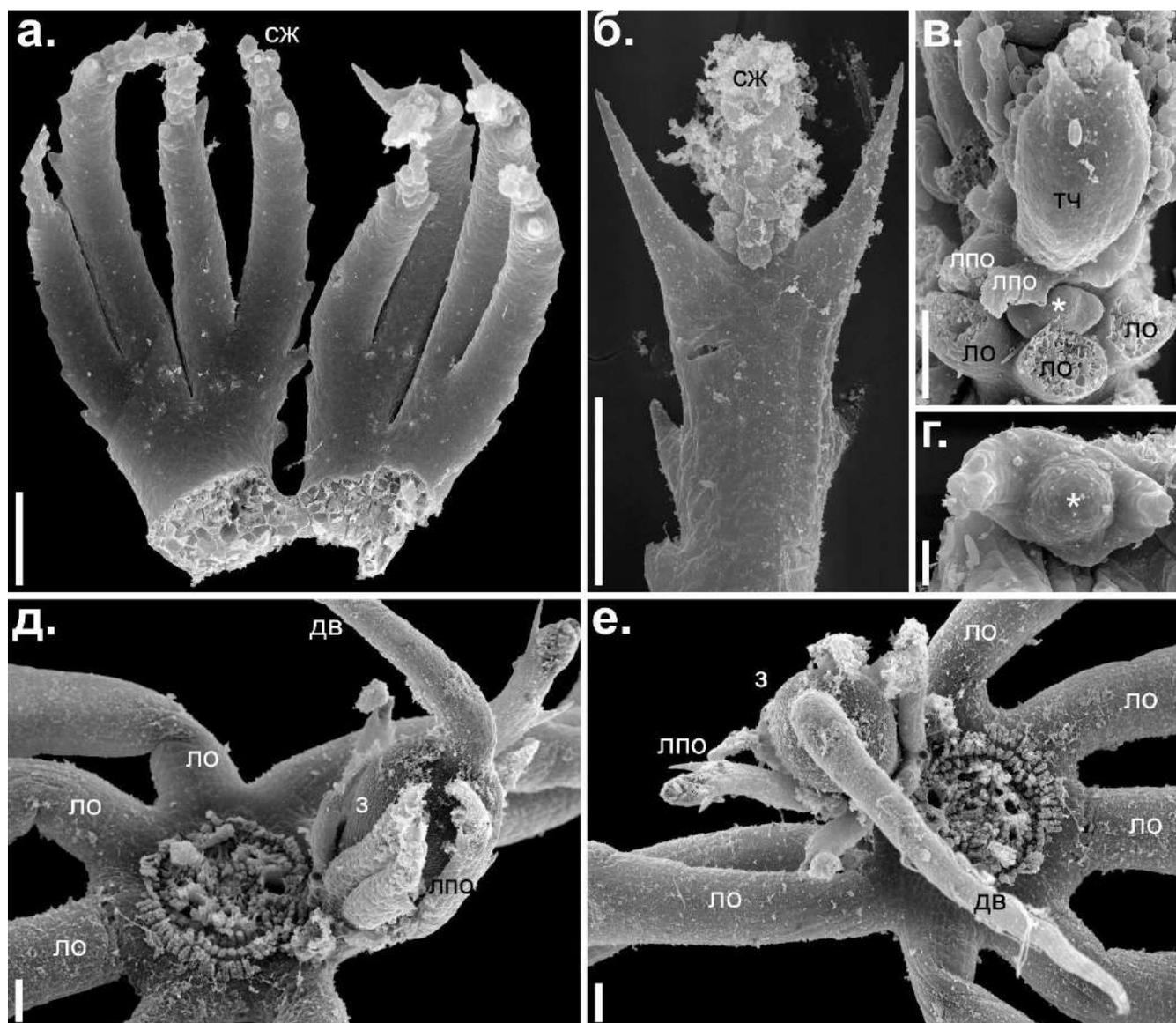


**Рис. 20.** Фрагмент побеговой системы *C. demersum*. ло – листовидный орган предположительно прилистниковой природы; ло\* – листовидный орган, предположительно представляющий собой листовую пластинку; гп – главный побег; бп – вегетативный боковой побег; мре – мужская репродуктивная единица.

Становление описанной закономерности нам удалось четко наблюдать на примере развития побега у зародыша *C. submersum* (рис. 21). Как и у зародышей других видов роголистника, зародышевый корешок у него отсутствует и корневой полюс оканчивается слепо (рис. 21а). Первый узел зародыша образован двумя массивными семядолями. Почти на уровне отхождения семядолей, но в плоскости, перпендикулярной той, которая проходит через семядоли, располагаются два филлома меньшего размера, которые мы интерпретируем как листья второго узла. Эти листья, как и семядоли, лишены прилистников, которые имеются у листьев всех остальных узлов растения. Предположение о том, что данные филломы являются на самом деле сросшимися попарно прилистниками семядолей, мы отвергаем на основании того, что листья следующей пары (третьей – согласно нашей интерпретации) располагаются на одних радиусах с семядолями, а не чередуются с ними, то есть не могут являться листьями второго узла. В каждом узле, начиная с третьего, присутствует шесть органов (рис. 21б, в), которые можно интерпретировать как два листа, каждый из которых имеет пластинку и два прилистника, сходных с пластинкой по форме и размеру. Филлотаксис при этом оказывается накрест супротивным. В самом верхнем узле зародыша видно, что листовая пластинка и прилистники закладываются единым примордием (рис. 21б). На чуть более поздней стадии этот примордий становится трехлопастным. Число прилистников у каждого из листьев в ходе онтогенеза может увеличиваться и превышать два. В тех случаях, когда нет необходимости различать сходные между собой листовую пластинку и прилистники, целесообразно употреблять термин «листовидный орган». Развитые листовидные органы до четырех раз дихотомически рассечены на линейные сегменты, каждый из которых оканчивается апикальной слизевыделяющей железкой (рис. 22а, б). Наличие на концах всех филломов таких железок является характерной особенностью представителей рода *Ceratophyllum*. Они присутствуют на концах листовидных придатков обертки, окружающей репродуктивные единицы (см. ниже, рис. 22д, е), а также заметны на ранних стадиях развития двурогих тычинок в их верхней части (рис. 22в). При изучении развития цветка у представителей *Ceratophyllum* мы, как и ранее A. Iwamoto et al. (2003, 2015), наблюдали наличие железистых выростов гинецея, о чем будет подробнее сказано ниже.

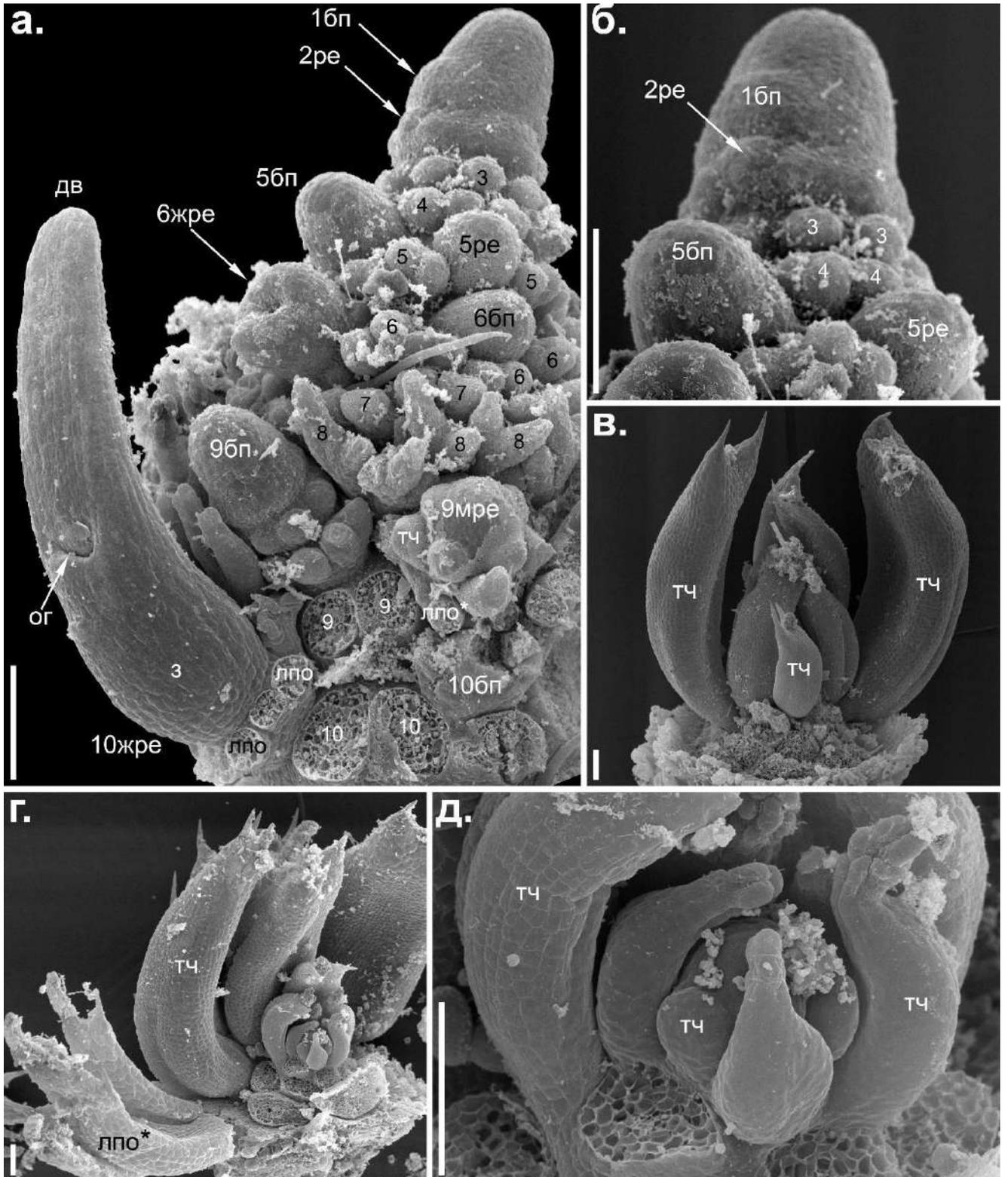


**Рис. 21.** Зародыш *C. submersum* (СЭМ). **а.** Вид сбоку, снизу располагается слепо оканчивающийся корневой полюс зародыша. **б.** Вид на почечку; становление филлотаксиса побега. **в.** Вид сверху. сд-семядоли; кп – корневой полюс; л – листья первого надсемядольного узла; ло – листовидные органы предположительно прилистниковой природы; ло\* - листовидные органы, предположительно представляющие собой листовые пластинки. Масштабный отрезок равен 100 мкм.



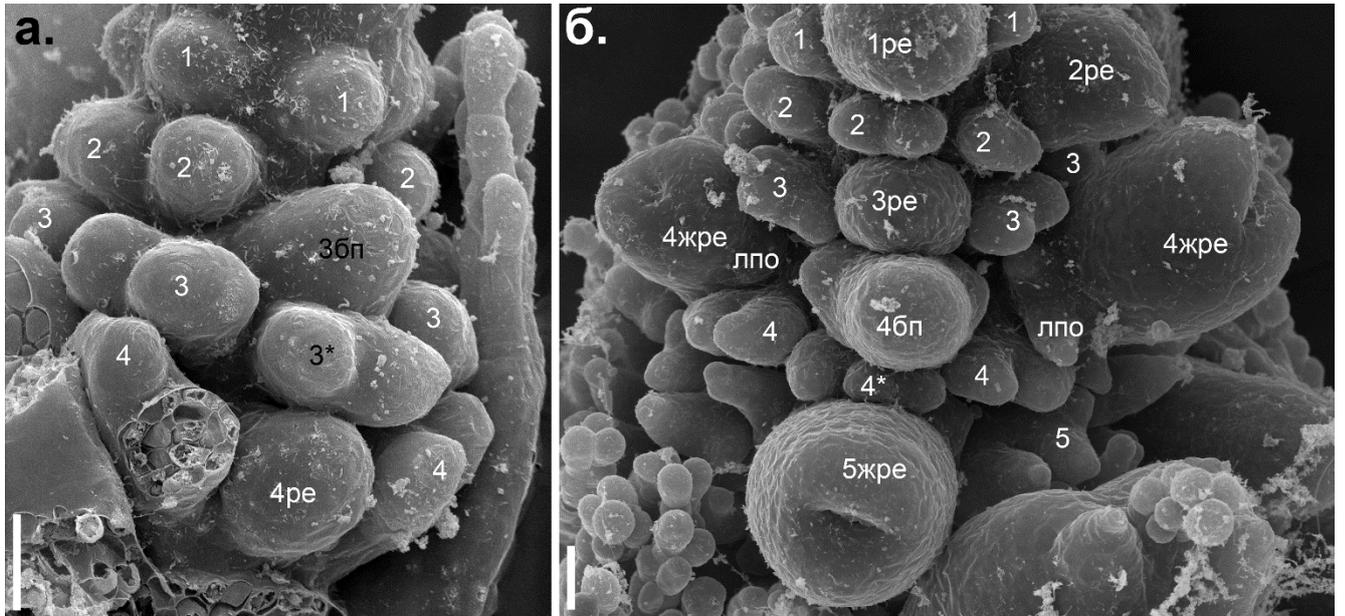
**Рис. 22.** Листовидные органы *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Два молодых листовидных органа, на этой стадии их развития апикальные железы еще не выделяют слизь. **б.** Сегмент листовидного органа с апикальной железой, выделяющей слизь. **в.** Зачаток вегетативного бокового побега (отмечен «звездочкой»), расположенный под мужской репродуктивной единицей и остановившейся в развитии на ранней стадии. Заметны два латерально расположенных профилла. **г.** Зачаток бокового побега с двумя профиллами, каждый из которых несет апикальную железку. **д., е.** Узел главного побега, несущий семь развитых листовидных органов и женскую репродуктивную единицу. У листовидных органов видны только проксимальные участки (до первого разветвления). Участок главного побега апикальнее данного узла удален. Все листовидные органы базальными участками соединены между собой. до – дистальный вырост гинецея; лпо – листовидный придаток обертки; ло – листовидный орган; сж – слизевыделяющая железка; з – завязь; тч – тычинка. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

Побеги *Ceratophyllum* формируют боковые оси двух типов: вегетативные боковые побеги и репродуктивные единицы, которые могут быть мужскими либо женскими. Мужские репродуктивные единицы *Ceratophyllum* представляют собой собрания из нескольких или очень многих сидячих двурогих на верхушке тычинок, окруженных оберткой – мутовкой листовидных придатков (рис. 23г). Женские репродуктивные единицы состоят из единственного пестика и окружающей его обертки (рис. 22 д, е). Вегетативные боковые побеги (далее мы будем называть их также просто «боковые побеги») формируются, как правило, в пазухах отдельных листовидных органов, интерпретируемых как листовые пластинки, занимая в них медианное положение (это видно на молодых участках побегов, напр., рис. 24а). В каждом узле, как правило, развивается только один боковой побег, однако нам удалось наблюдать случаи наличия двух боковых веточек в некоторых узлах побегов *C. submersum*. Репродуктивные единицы, в отличие от вегетативных боковых веточек, располагаются на радиусах между листовидными органами, производя впечатление внепазушных (рис. 24).



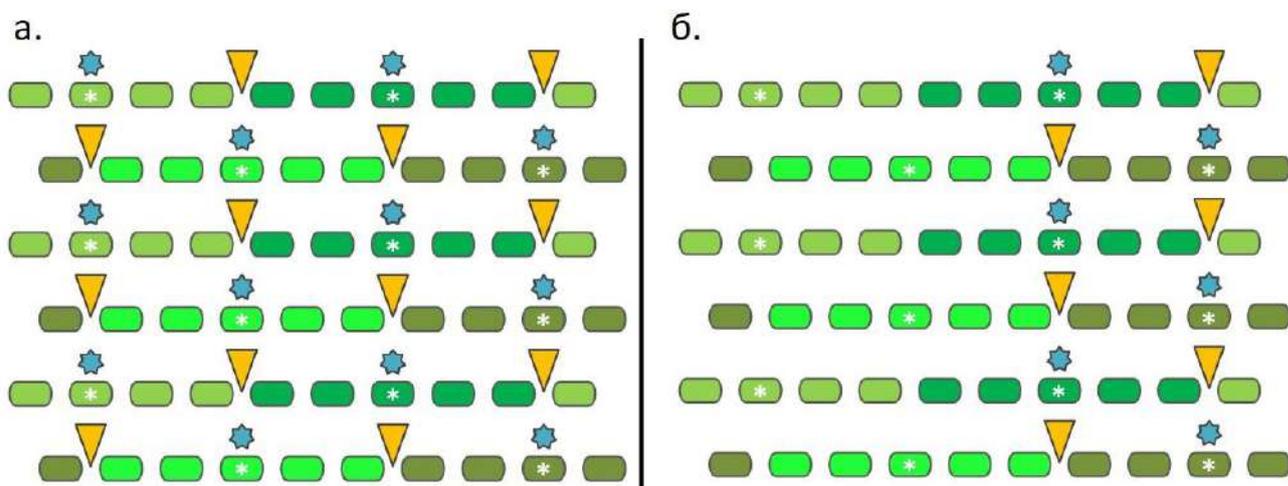
**Рис. 23.** *C. submersum*: расположение органов вблизи апекса побега и строение мужских репродуктивных единиц (СЭМ). **а., б.** Верхушка побега. **в.** Мужская репродуктивная единица, листовидные придатки обертки и несколько тычинок удалены. **г., д.** Другая мужская репродуктивная единица, листовидные придатки обертки с одной стороны и несколько тычинок удалены. **г.** Общий вид. **д.** Центральная часть репродуктивной единицы, видны тычинки на разных стадиях развития. до – дистальный вырост гинецея; лпо – листовидный придаток обертки

женской репродуктивной единицы; лпо\* – листовидный придаток обертки мужской репродуктивной единицы; мре – мужская репродуктивная единица; жре – женская репродуктивная единица; ре – репродуктивная единица, пол которой неизвестен; ог – отверстие гинецея; з – завязь; тч – тычинка; бп – вегетативный боковой побег. Цифры на органах побега означают номера узлов, к которым принадлежат органы. Цифрами без букв обозначены листовидные органы. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

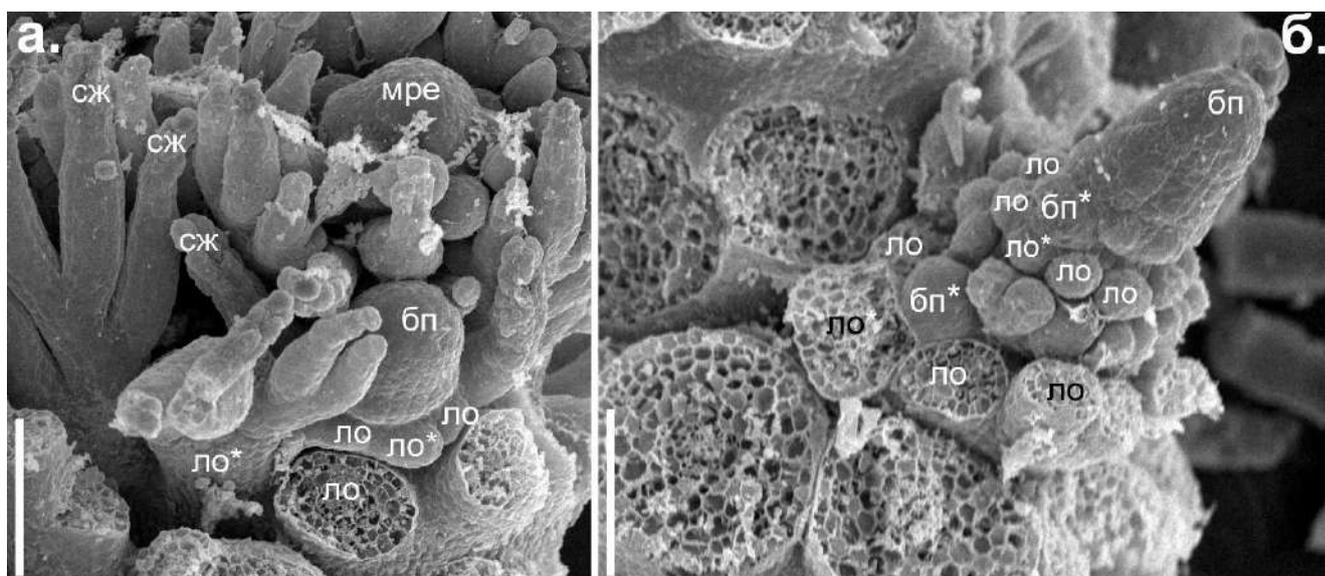


**Рис. 24.** Зачатки органов вблизи верхушек побегов *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Зачаток пазушного вегетативного побега в узле 3 и зачаток внепазушной репродуктивной единицы в узле 4 на той же ортостихе. **б.** Участок побега с репродуктивными единицами в каждом узле. В узлах 1 – 3 репродуктивные единицы находятся на очень ранних стадиях развития, их пол неизвестен. Репродуктивные единицы в узлах 4 и 5 являются женскими и состоят из зачатка пестика, окруженного листовидными придатками обертки. Развитие репродуктивных единиц не является акропетальным: репродуктивная единица в узле 3 имеет меньший размер, чем репродуктивные единицы в узлах 1 и 2. В узле 4 одна из репродуктивных единиц по размеру больше репродуктивной единицы узла 5, а другая – меньше нее. лпо – листовидный придаток обертки; жре – женская репродуктивная единица; ре – репродуктивная единица, пол которой неизвестен; бп – вегетативный боковой побег. Цифры на органах побега означают номера узлов, к которым принадлежат органы. Цифрами без букв обозначены листовидные органы. Звездочкой отмечен листовидный орган, противоположащий боковой веточке. Масштабный отрезок равен 30 мкм.

Боковые побеги и большинство репродуктивных единиц приурочены к нескольким ортостихам (их бывает не более 4), причем оси двух типов чередуются между собой как вдоль ортостихи, так и между соседними ортостихами на уровне узла (если на одной ортостихе в данном узле расположен боковой побег, то на соседней, если в этом узле на ней присутствует боковой орган, это будет репродуктивная единица, (рис. 23а, 24б, 25). На поперечном сечении стебля радиусы соседних ортостих расположены под углом, близким к  $90^\circ$ , друг к другу (рис. 23а, 24б). Лист и формирующаяся в его пазухе вегетативная почка закладываются единым примордием (рис. 29а). Все или большинство женских репродуктивных единиц определенного участка побега, как правило, сгруппированы на одной ортостихе, которую можно назвать «ведущей» для данной части побега роголистника. На протяжении побега роль ведущей может переходить от одной ортостихи к другой. У *C. tanaiticum* мы обнаружили побег с двумя ведущими ортостихами (см. ниже), а также участок побега, на котором женские репродуктивные единицы располагались на трех ортостихах, причем две из этих женских репродуктивных единиц принадлежали одному и тому же узлу (рис. 24б). В пределах ведущей ортостихи женские репродуктивные единицы чередуются с боковыми веточками, а также эта ортостиха может включать в себя мужские репродуктивные единицы (рис. 28в).

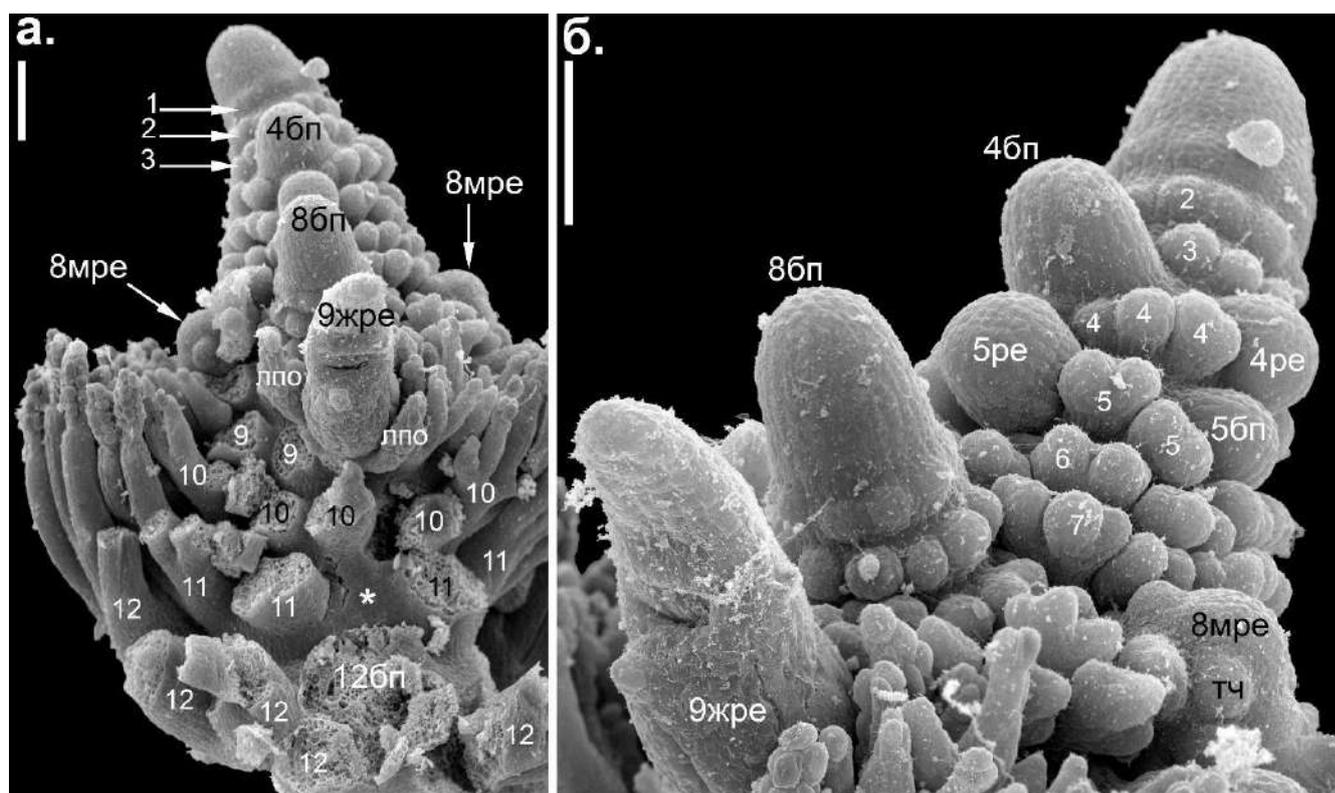


**Рис. 25.** Обобщенные диаграммы-развертки расположения боковых структур на побегах *Ceratophyllum* в соответствии с накрест-супротивной интерпретацией филлотаксиса. **а.** Диаграмма, на которой боковые структуры присутствуют во всех потенциально возможных позициях (диаграмма «**общего плана**» строения побегов *Ceratophyllum*). Боковые оси двух типов (вегетативные боковые побеги и репродуктивные единицы) образуют четыре ортостихи на побеге. **б.** Диаграмма расположения боковых структур *Ceratophyllum* в соответствии с «общим планом», но боковые структуры образуют только две ортостихи из четырех потенциально возможных. Одинаковыми оттенками зеленого показаны листовидные органы, соответствующие листьям, принадлежащим одной и той же ортостихе. Белыми звездочками отмечены листовидные органы, интерпретируемые как листовые пластинки. Оранжевые треугольники – женские либо мужские репродуктивные единицы. Синие звезды – вегетативные боковые побеги.



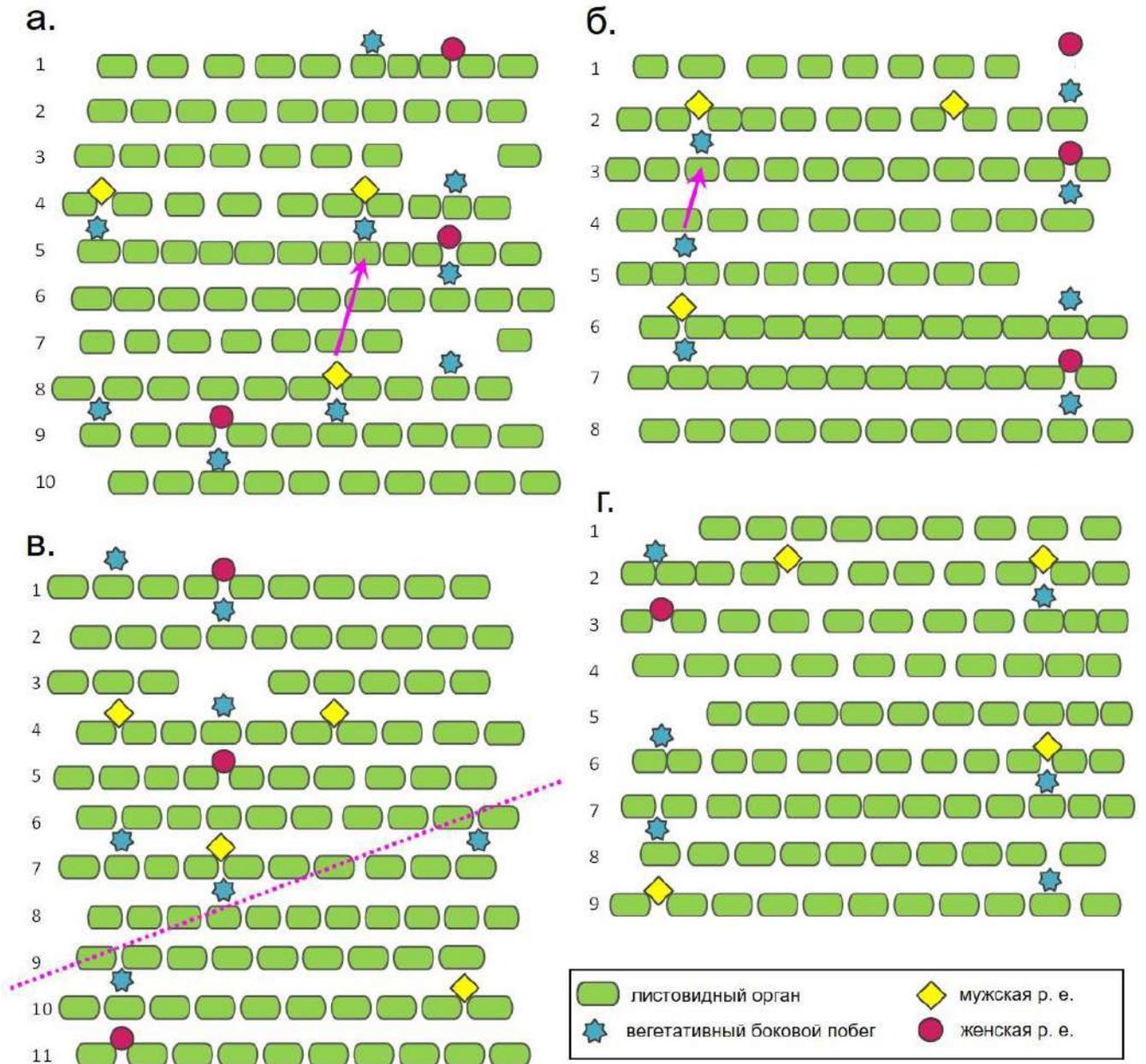
**Рис. 26.** Расположение органов на боковых побегах *C. submersum* (СЭМ). **а.** Зачаток бокового побега с заложившимися примордиями первых двух узлов. Зачатки листовидных органов можно интерпретировать как соответствующие накрест-супротивно расположенным листьям, каждый из которых имеет пару прилистников, морфологически сходных с листовой пластинкой. **б.** Боковой побег с заложившимися органами трех первых узлов. По нашей интерпретации, каждый лист данного побега состоит из листовой пластинки и четырех листовидных придатков, вероятно, прилистниковой природы. ло – листовидный орган предположительно прилистниковой природы; ло\* – листовидный орган, предположительно представляющий собой листовую пластинку; бп – вегетативный боковой побег; бп\* – вегетативный боковой побег следующего порядка; мре – мужская репродуктивная единица. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

В узлах изученных нами побегов *Ceratophyllum* располагалось от 8 до 12 листовидных органов, причем их число в соседних узлах нередко различалось. Если число листовидных органов в соседних узлах одинаково, то они располагаются на чередующихся между собой радиусах. Также довольно часто встречаются узлы с таким расположением листовидных органов, что угол между одной из пар смежных филломов существенно превышает углы между всеми остальными парами. Иными словами, между этими двумя листовидными органами имеется довольно широкий зазор, как будто в этом секторе «пропущены» один или два листовидных органа (общее число листовидных органов в таком узле на 1-2 меньше, чем их число в предыдущем узле). Такие «зазоры» располагаются на одном радиусе с несущим в своей пазухе боковой побег листом предыдущего узла (рис. 27а). Как правило, каждый четвертый узел ортостихии имеет такой необычно большой зазор между парой листовидных органов (рис. 28а: узлы 3, 7; рис. 28б: узлы 1, 5; рис. 28г: узлы 1, 5).



**Рис. 27. а., б.** Верхушка побега *C. submersum* с боковыми органами, сгруппированными в три ортостихи, в двух ракурсах (СЭМ). В узлах 2 и 3, 6 и 7, 10 и 11 боковые органы (вегетативные побеги или репродуктивные единицы) отсутствуют. Звездочкой на **а.** отмечен «зазор» между двумя листовидными органами, который расположен на радиусе вегетативного побега нижележащего узла (этот боковой побег удален). лпо – листовидный придаток обертки; жре – женская репродуктивная единица; мре – мужская репродуктивная единица; ре – репродуктивная единица неизвестного пола; тч – тычинка; бп – вегетативный боковой побег. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

Максимальное общее число боковых осей в одном узле, которое нам удалось наблюдать – три. По нашим данным, в одном узле может находиться не более двух репродуктивных единиц и не более двух вегетативных побегов. Таким образом, в случаях наличия трех боковых структур в одном узле побега *Ceratophyllum*, это могут быть две репродуктивные единицы и один пазушный побег либо два боковых побега и одна репродуктивная единица. В узлах с двумя боковыми структурами обычно присутствует один вегетативный побег и одна репродуктивная единица, мужская или женская. Если же в узле имеется лишь одна латеральная ось, то, по нашим данным, это либо боковой побег, либо женская репродуктивная единица.



**Рис. 28.** Диаграммы-развертки, показывающие расположение боковых структур на побегах *C. submersum*. Узлы побега пронумерованы в базипетальной последовательности. Стрелками отмечены участки искривления ортостих боковых органов. Пунктирная линия показывает воображаемую границу между двумя частями одного побега, которые «не соотносятся» между собой по расположению боковых структур. **а.**, **б.** Участки побегов с небольшими смещениями отдельных органов ортостихи. **а.** Участок побега, на котором происходит смена «ведущей» ортостихи (между узлами 8 и 9). **б.** Участок побега с одной неизменной ведущей ортостихой, представленной женскими репродуктивными единицами и боковыми веточками. **в.** Участок побега с радикальным изменением плана строения. **г.** Участок побега, боковые структуры на котором расположены типично и в соответствии с «общим планом

строения» побегов *Ceratophyllum*, но присутствуют не во всех потенциально возможных позициях. р. е. – репродуктивная единица.

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

Расположение боковых структур на побегах данного вида в целом соответствует «общему плану строения», закономерности которого описаны выше (рис. 25), однако не во всех позициях, где можно ожидать наличие боковых осей, они присутствуют. Так, на участке побега, диаграмма которого показана на рис. 28г, боковые органы формируют лишь две выраженные, а третья «ортостиха» представлена лишь одним органом – мужской репродуктивной единицей. Ортостиха, расположенная на данной диаграмме слева, составлена репродуктивными единицами в нечетных узлах и боковыми побегами в четных узлах. Напротив, ортостиху, расположенную справа, составляют репродуктивные единицы в четных узлах и боковые побеги – в нечетных. Данная закономерность соответствует «общему плану строения» побега *Ceratophyllum*, который отражает отмеченное ранее чередование между собой боковых структур в пределах одного узла. Характерно, что приуроченность вегетативных или генеративных боковых осей к четным или нечетным позициям на ортостихе (деление на которые, разумеется, относительно и зависит от того, какой узел условно принимается за начало отсчета) сохраняется даже после «пропуска» в узле органа на одной ортостихе (узлы 7 и 8) или обеих ортостихах (узлы 4, 5).

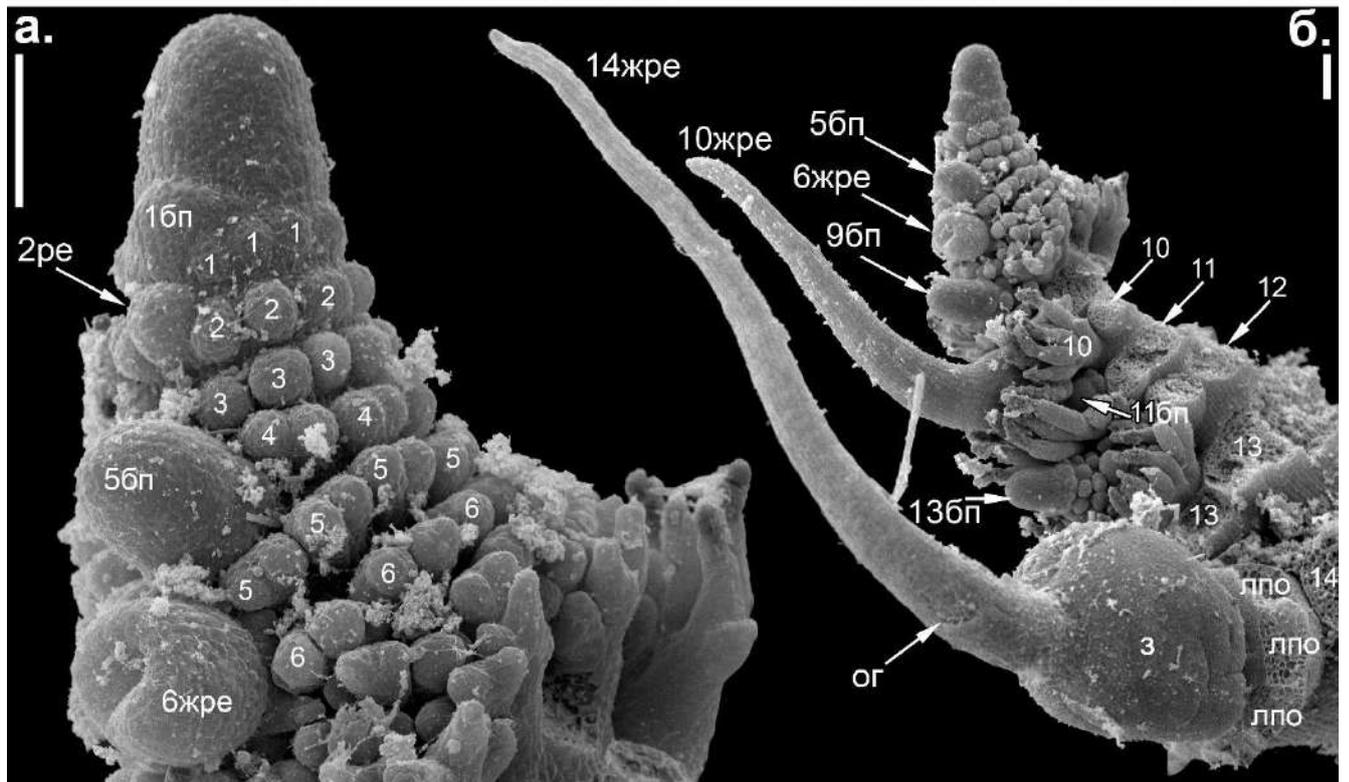
Отклонения от идеального «общего плана» (рис. 25) для реальных побегов *C. submersum* могут быть более или менее существенными. На рисунках 28а, б показаны диаграммы побегов с небольшими отклонениями от «идеальной диаграммы» побегов *Ceratophyllum*, для которых наблюдается небольшое искривление ортостих вследствие неравного числа листовидных органов в соседних узлах. Диаграмма обнаруженного нами необычного побега с радикальным изменением плана строения в ходе оттогенеза показана на рис. 28в. Данный побег можно условно рассматривать как состоящий из двух фрагментов, разделенных косой линией, участки сверху и снизу от которой соответствуют «общему плану строения», но «не сочетаются» между собой. Так, на ортостихе, проходящей на рисунке слева, вегетативные побеги занимают нечетные позиции (в узлах 1 и 7) сверху от условной косой линии и четную позицию (в узле 10) снизу от косой линии.

Как отмечено выше, все репродуктивные единицы на изученных нами побегах *C. submersum* располагались на радиусах между листовидными органами, а большинство боковых побегов – на радиусах листовидных органов (в пазухах листьев). Однако мы обнаружили несколько боковых веточек, которые находились, подобно репродуктивным единицам, на радиусах между листовидными органами (рис. 28б, узел 5; рис. 28г, узлы 2 и 6).

### 3.6. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum submersum*.

#### Формирование органов на апексе побега

Верхушка побега асимметрично изогнута в одну сторону (рис. 23а, 27, 29), а именно к поверхности воды. На снимках верхушек побегов видно становление ведущей ортостихи, представленной чередующимися зачатками боковых побегов (бп) и женскими репродуктивными единицами (жре). Эти органы в акропетальном направлении образуют последовательность: ... жре, бп, х, х, жре, бп, х, х, жре, бп, х, х ..., где х обозначает узлы, в которых боковые структуры отсутствуют, бп – зачатками боковых побегов, жре – женские репродуктивные единицы.



**Рис. 29.** Расположение зачатков органов вблизи верхушки побега *C. submersum* (СЭМ). Два ракурса побега, у которого почти все боковые органы принадлежат одной ортостихе, за исключением мужской репродуктивной единицы, расположенной в узле 9 на противоположной стороне побега и не показанной на этих фотографиях. В узлах 3 и 4, 7 и 8, а также в узле 12 боковые структуры отсутствуют. Зачаток бокового побега в узле 11 сильно задерживается в развитии и слегка смещен относительно ортостихи – вероятно, вследствие механического давления женской репродуктивной единицы узла 10. жре – женская репродуктивная единица; ог – отверстие гинецея; з – завязь; ре – репродуктивная единица, пол которой неизвестен; бп – вегетативный боковой побег. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены те или иные органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

Боковой побег, принадлежащий ведущей ортостихе, и листовидный орган, который можно интерпретировать как пластинку его кроющего листа, закладываются единым примордием раньше, чем становятся различимы зачатки остальных листовидных органов узла (1бп на рис. 23а, б). На стадии, когда примордии листовидных органов узла уже возникли, общий примордий листа с его пазушным побегом значительно превышает примордии остальных листовидных органов по размеру (см. узел 4 на рис. 27, узел 1 на рис. 29). При этом листовидные органы, смежные с боковым побегом, оказываются базипетально смещены относительно остальных листовидных органов узла. Среди всех листовидных органов узла самым последним обособляется тот, на радиусе которого расположен боковой побег. Это можно интерпретировать как разделение общего зачатка бокового побега и пластинки кроющего листа на зачаток собственно пластинки листа и зачаток побега. По-видимому, в некоторых случаях этот зачаток пластинки кроющего листа не формируется вовсе, и его пространство занимают находящиеся по бокам от пазушного побега смежные листовидные органы, что приводит к расположению данного бокового побега на радиусе между двумя листовидными органами (рис. 28г). Репродуктивные единицы, принадлежащие ведущей ортостихе, закладываются практически одновременно с листовидными органами соответствующих узлов и располагаются на радиусах между ними (рис. 23а, б). Подобно боковым побегам, репродуктивные единицы демонстрируют опережающее развитие, и уже на расстоянии двух пластохронов от апекса побега они существенно превышают листовидные органы соответствующих узлов по размеру. При этом зачаток бокового побега, принадлежащий узлу, следующему за узлом с женской репродуктивной единицей по направлению к верхушке побега (последовательность «жре, бп, х, х»), по размеру оказывается больше этой репродуктивной единицы (рис. 29а). Дальнейшее увеличение размеров женских репродуктивных единиц обгоняет рост боковых побегов и листовидных органов (23а, б, 27, 29), и уже на расстоянии 14-16 пластохронов от верхушки побега пестики готовы к опылению (14жре на рис. 29б).

На рис. 29б показан случай необычного расположения зачатка боковой веточки (11бп) прямо под женской репродуктивной единицей (а не над ней) – то есть в позиции, где боковые побеги у *C. submersum* обычно отсутствуют. Этот зачаток бокового побега имеет меньший размер, чем зачаток побега 9бп, расположенный выше на той же ортостихе: следовательно, он либо отстает от 9бп в развитии, либо возник позже него. Также боковой побег 11бп слегка смещен латерально относительно других членов ведущей ортостихи, и на нем ортостиха «искривляется».

Помимо боковых осей, приуроченных к ведущей ортостихе, отдельные вегетативные боковые побеги, а также мужские репродуктивные единицы, встречаются и поодиночке, формируя неполные ортостихи, иногда представленные лишь несколькими членами. В тех узлах,

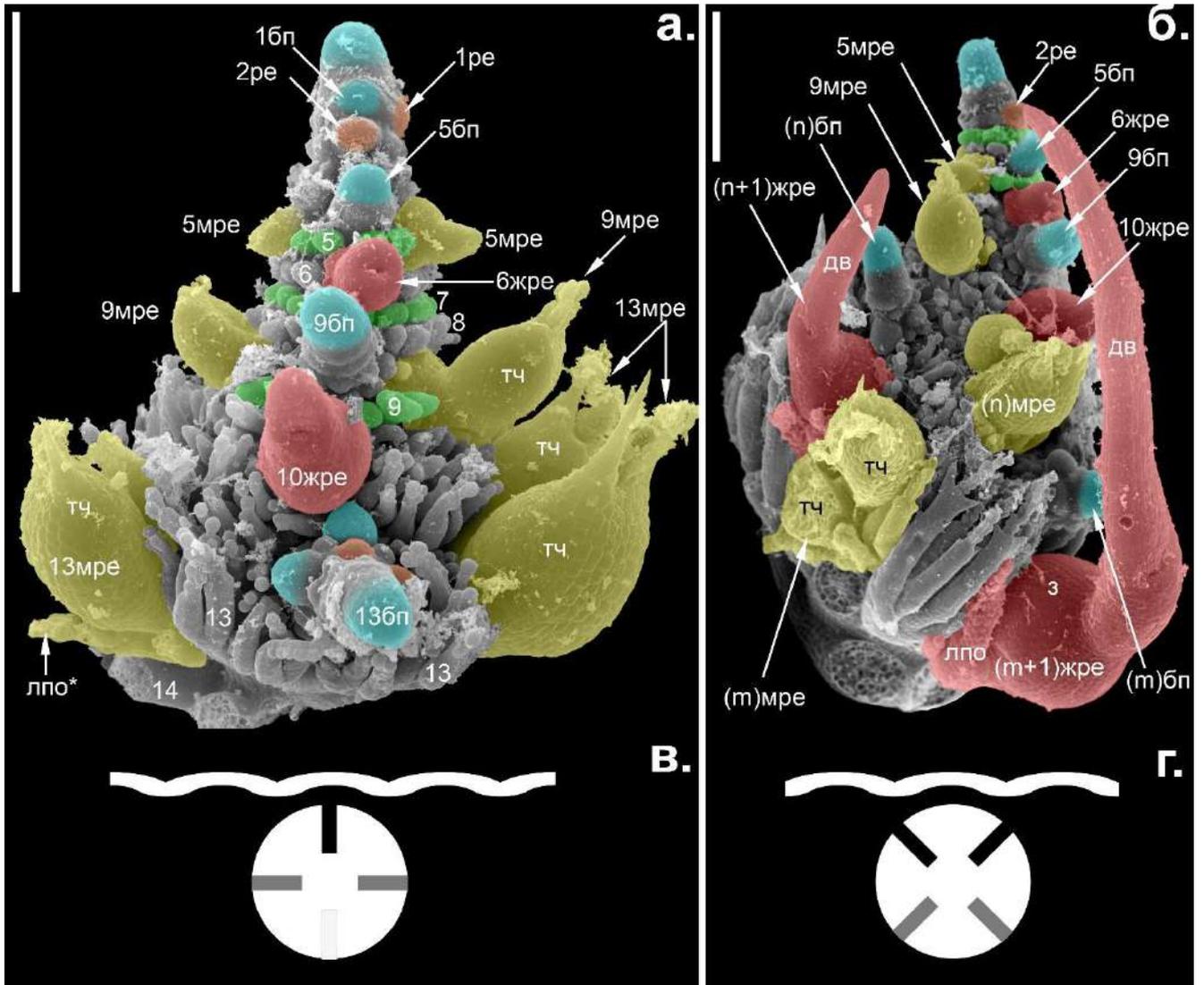
где на ведущей ортостихе располагается крупный зачаток бокового побега, с одной или с обеих сторон от него часто присутствуют мужские репродуктивные единицы, принадлежащие, таким образом, неполным ортостихам, смежным с ведущей (см. узлы 5, 9 на рис. 23а, б, узлы 4, 8 на рис. 27). Зачатки репродуктивных единиц у *C. submersum* превышают по размеру зачатки листовидных органов соответствующих узлов. Зачатки репродуктивных единиц, в отличие от зачатков боковых побегов, располагаются практически на одном уровне с листовидными органами узла, а не выше их уровня (4ре на рис.27б). Мужские репродуктивные единицы достигают стадии зрелости на большем удалении от апекса побега, чем женские. Даже на той стадии развития, когда наружные тычинки репродуктивной единицы уже созрели, в ее центре еще какое-то время продолжают возникать новые внутренние тычинки (рис 23 в – д). В узлах, где имеется репродуктивная единица, принадлежащая ведущей ортостихе, как правило, также присутствует боковой побег, являющийся членом ортостихи, смежной с ведущей, либо два боковых побега, принадлежащих двум смежным с ведущей ортостихам (см. узлы 6 и 10 на рис. 23а, узел 5 на рис. 27). Зачатки боковых побегов, принадлежащие ведущей ортостихе, существенно опережают в развитии прочие зачатки боковых побегов соответствующих узлов. На диаграммах дефинитивных побегов (рис. 28) расположение боковых структур выглядит несколько менее упорядоченным, чем на фото ранних стадий развития побегов (рис. 23, 27, 29).

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

Первые листья бокового побега – профиллы – располагаются в трансверзальных позициях. В первом узле бокового побега, который показан на рис. 26а, имеется шесть органов, которые можно интерпретировать как две листовые пластинки, расположенные друг напротив друга, и четыре прилистника, по два от каждого листа. Органы во втором узле этого побега расположены накрест-супротивно по отношению к органам первого узла. Пластинка листа второго узла превышает по размеру два его прилистника. На рисунке рис. 26б представлен боковой побег, в первом узле которого располагается более шести органов. Листовидные органы, в пазухах которых развиваются зачатки боковых побегов следующего порядка, можно интерпретировать как листовые пластинки. Остальные листовидные органы в таком случае представляют собой прилистники либо их производные, число которых для каждого листа превышает два. В третьем узле данного бокового побега видна листовая пластинка, находящаяся на одном радиусе с зачатком побега следующего порядка, и две пары прилистников – по одной с каждой стороны от листовой пластинки.



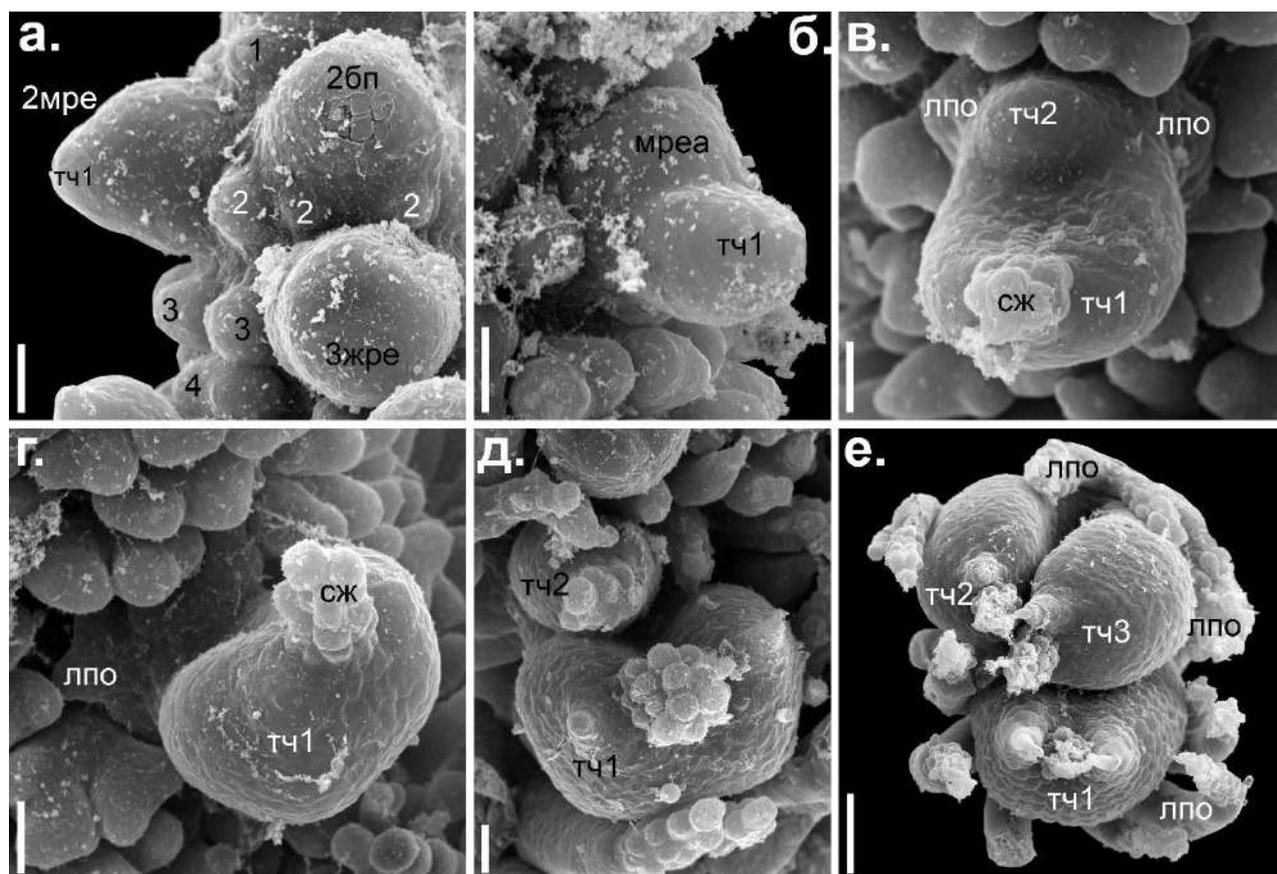
Общей особенностью *C. submersum* и *C. tanaiticum* является то, что вблизи апекса побега зачатки боковых веточек и репродуктивных единиц значительно крупнее, чем примордии листовидных органов соответствующих узлов. При этом, как и у *C. submersum*, встречаются отдельные зачатки боковых побегов, которые имеют гораздо меньший размер по сравнению с остальными и, таким образом, либо претерпевают отставание в развитии, либо сформировались позже других боковых веточек (рис. 22в, г). Побегам *C. tanaiticum*, как и побегам *C. submersum*, свойственна периодичность в формировании боковых осей вдоль ортостихи (... жре, бп, х, х, жре, бп, х, х, жре, бп, х, х ...). «Период» для *C. tanaiticum* также составляет четыре узла, в каждом третьем и четвертом из которых боковые структуры отсутствуют (например, в узлах 5, 6; 9, 10 и 13, 14 на рис. 30, в узлах 3, 4; 7, 8; и 11, 12 на рис. 31а). Однако, как и у *C. submersum*, в некоторых случаях эта периодичность расположения боковых осей может нарушаться (Figure 13B). Боковой побег и пластинка кроющего листа у *C. tanaiticum* также закладываются единым зачатком, и собственно пластинка кроющего листа обособляется на общем примордии позже, чем формируются зачатки других листовидных органов данного узла.



**Рис. 31. а., б.** Расположение органов вблизи верхушек побегов *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Побег, на котором все женские репродуктивные единицы и боковые веточки приурочены к одной ортостихе, которую можно назвать «ведущей». Ведущая ортостиха, вероятно, обращена к поверхности воды. Две другие ортостихи образованы только мужскими репродуктивными единицами. **б.** Побег, боковые структуры на котором формируют четыре ортостихи, из которых на фотографии видны только две. Две оставшиеся ортостихи, которые не видны на фотографии, представлены только мужскими репродуктивными единицами. Мужские репродуктивные единицы раскрашены в желтый, женские репродуктивные единицы – в красный, молодые репродуктивные единицы неизвестного пола – в оранжевый цвет. Голубым цветом раскрашены верхушки вегетативных побегов, зеленым – листовидные органы каждого второго узла (за исключением листовидных органов проксимальных узлов). дв – дистальный вырост гинецея; лпо – листовидный придаток обертки женской репродуктивной единицы; лпо\* – листовидный придаток обертки мужской репродуктивной единицы; жре – женская репродуктивная единица; мре – мужская репродуктивная единица; з – завязь; ре – репродуктивная единица, пол которой

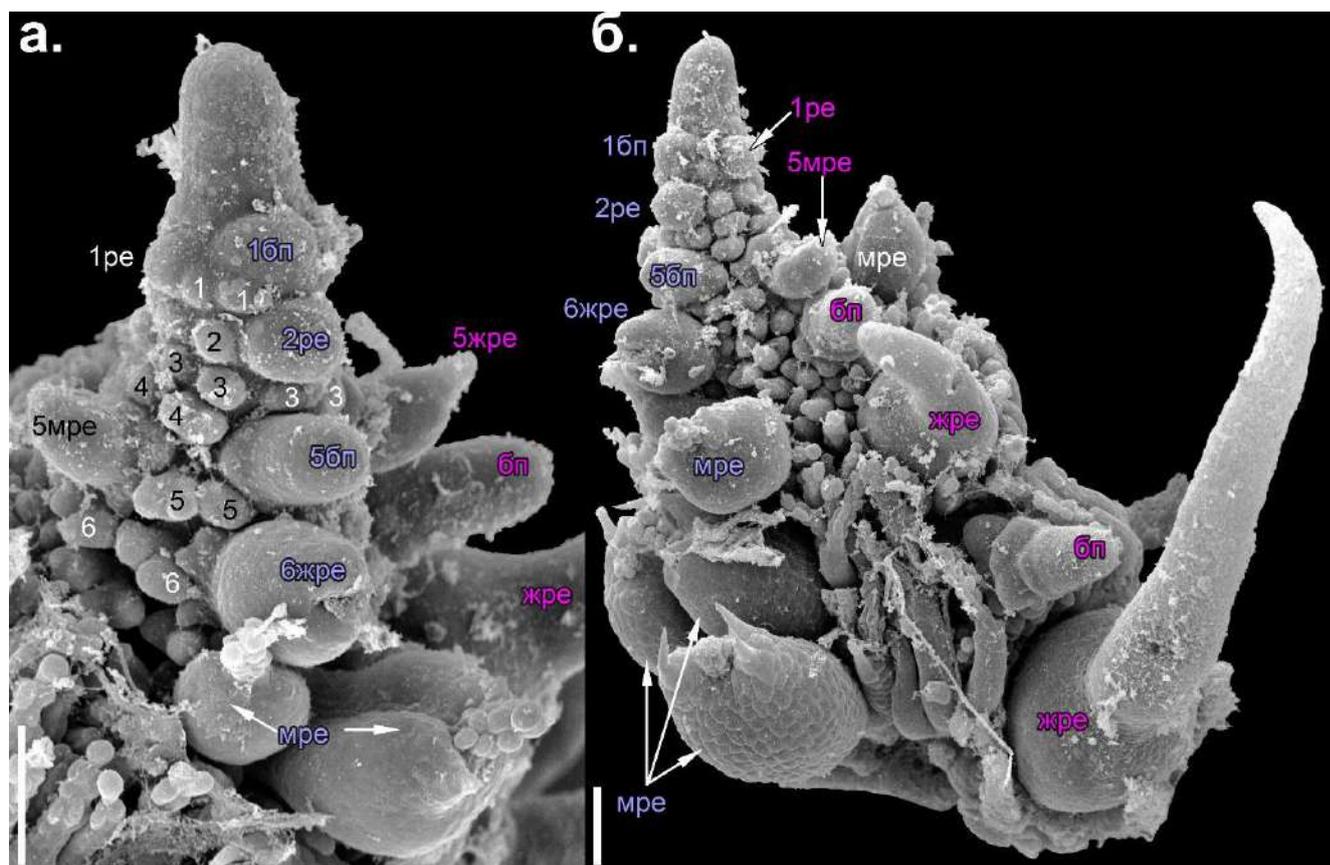
неизвестен; тч – тычинка; бп – вегетативный боковой побег. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены те или иные органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. В проксимальной части побега на б. затруднительно установить номер узлов, поэтому два узла обозначены как n и m, n, вероятно, равно 12. Масштабные отрезки равны 300 мкм. **в., г.** Иллюстрации возможной зависимости между числом ведущих ортоствих и расположением побега относительно поверхности воды. **в.** Побег с одной ведущей ортоствихой, подобный побегу на **а.** **г.** Побег с двумя ведущими ортоствихами, подобный побегу на **б.** Волнистой линией показана поверхность воды. Белый круг – схематическое изображение поперечного сечения побега. Черные линии обозначают позиции ведущих ортоствих, серые линии – позиции остальных ортоствих побега.

Пластинка кроющего листа бокового побега, как и у *C. submersum*, обычно отстает в развитии от других листовидных органов узла (см. узел 4 на рис. 24б, узел 3 на рис. 30б), однако на рис. 24а мы видим исключение из данной закономерности. На рис. 32а в узле 2 зачаток бокового побега расположен на радиусе между двумя листовидными органами, которые отстают в развитии от других листовидных органов узла. Случаи такого необычного расположения отдельных боковых побегов (вероятно, в результате того, что пластинка кроющего листа побега не сформировалась) мы наблюдали также у *C. submersum*.



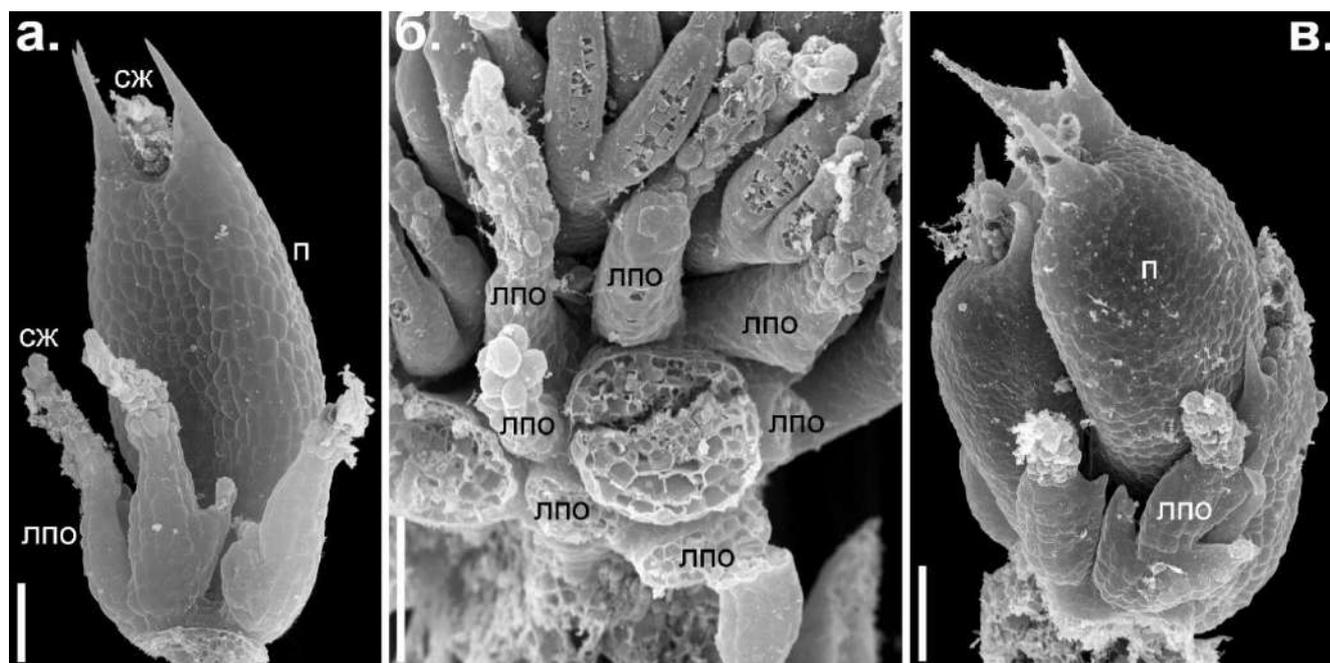
**Рис. 32.** Развитие мужских репродуктивных *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Участок побега с очень молодой мужской репродуктивной единицей и зачатком бокового побега в том же узле. Молодая мужская репродуктивная единица отличается своей формой, отражающей начало формирования первой тычинке в абаксиальной позиции. **б.** Мужская репродуктивная единица с заложившейся первой тычинкой в абаксиальной позиции. Адаксиально располагается оставшаяся часть апикальной меристемы репродуктивной единицы. **в.** Репродуктивная единица с двумя заложившимися тычинками – абаксиальной первой и адаксиальной второй (при этом вся апикальная меристема оказалась израсходована). Начинают формироваться листовидные придатки обертки. **г.** Репродуктивная единица, несущая только одну тычинку (вероятно, другие тычинки в этой репродуктивной единице не сформировались бы, поскольку имеющаяся тычинка более развита, чем тычинка 1 на **в.**, но при этом вторая тычинка все еще отсутствует. **д.** Вид сверху на мужскую репродуктивную единицу с двумя тычинками. **е.** Вид сверху на мужскую репродуктивную единицу с тремя тычинками. лпо – листовидный придаток обертки репродуктивной единицы; жре – женская репродуктивная единица; мре – мужская репродуктивная единица; сж – слизе выделяющая железа; тч – тычинка (пронумерованы в порядке заложения); мреа – апикальная меристема мужской репродуктивной единицы; бп – вегетативный боковой побег. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены те или иные органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. Масштабный отрезок равен 30 мкм на **а. – д.**, 100 мкм на **е.**

У побега на рис. 31а с двух сторон от ведущей ортостихи, образованной чередующимися женскими репродуктивными единицами и боковыми побегами, выявляются две смежные с ней неполные ортостихи, которые представлены исключительно мужскими репродуктивными единицами. Побег на рис. 31б имеет две смежные ведущие ортостихи, на которых расположены как женские, так и мужские репродуктивные единицы, а также боковые побеги. Возможно, наличие одной или двух ведущих ортостих связано с разно- или равноудаленным положением ортостих относительно поверхности воды (рис. 31в, г). На рис. 30 показан побег, имеющий промежуточное состояние между наличием одной или двух ведущих ортостих: все боковые побеги, чередуясь с женскими репродуктивными единицами, формируют одну ортостиху, но среди мужских репродуктивных единиц, образующих вторую, смежную, ортостиху, присутствует одна женская. На рис. 33 виден момент перехода роли ведущей от одной ортостихи к другой, который обусловлен, вероятно, изменением пространственной ориентации побега относительно поверхности воды. В результате в самой верхней части побега ведущая ортостиха оказывается на выгнутой его стороне. Вероятно, данный побег в ходе роста изменил направление изгиба. На рис. 24б показан фрагмент побега, у которого женские репродуктивные единицы расположены на трех ортостихах.



**Рис. 33.** Побег *C. tanaiticum* с переходом роли ведущей от одной ортостихи к другой, в двух ракурсах (СЭМ). Большинство боковых структур расположены на двух ортостихах, на одной из которых боковые органы обозначены синим, на другой – розовым цветом. В более молодой части побега «синяя» ортостиха является ведущей и состоит из зачатков вегетативных побегов и женских репродуктивных единиц. Проксимальнее роль ведущей переходит к «розовой» ортостихе, которая в проксимальной части также несет женские репродуктивные единицы и зачатки боковых веточек. Мужские репродуктивные единицы располагаются на обеих этих ортостихах в тех их частях, где они не играют роль ведущих. Также присутствуют две мужские репродуктивные единицы (по одной на рис. а. и б.), составляющие свои собственные ортостихи. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены те или иные органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. Определить номера узлов базальнее узла б затруднительно. жре – женская репродуктивная единица; мре – мужская репродуктивная единица; ре – репродуктивная единица, пол которой неизвестен; бп – вегетативный боковой побег. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

В нашем материале *C. tanaiticum* мужские репродуктивные единицы имели одну, две либо три тычинки (рис. 23в, 30, 31, 32, 33, 34), что существенно меньше, чем у *C. submersum*. Другое отличие между этими видами заключается в том, что мужские репродуктивные единицы *C. tanaiticum* не отстают в развитии от женских. На расстоянии 10-13 пластохронов от верхушки побега репродуктивные единицы и зачатки боковых побегов уже хорошо развиты, а листовидные органы узлов и листовидные придатки обертки все еще очень малы и практически не дифференцированы (рис. 33б). Первая, и для некоторых мужских репродуктивных единиц – единственная – тычинка закладывается на абаксиальной стороне крупного зачатка репродуктивной единицы (32б). На этапе ее формирования листовидные придатки обертки еще отсутствуют. Вторая тычинка, если она развивается, возникает адаксиально (32в) или латерально-адаксиально (рис. 32д). Латеральное смещение второй тычинки из адаксиального положения, вероятно, связано с последующим появлением третьей тычинки (рис. 32е). Если в мужской репродуктивной единице формируется несколько тычинок, то они закладываются последовательно одна за другой (на рис. 32в видны существенная разница в стадиях развития между тч1 и тч2).

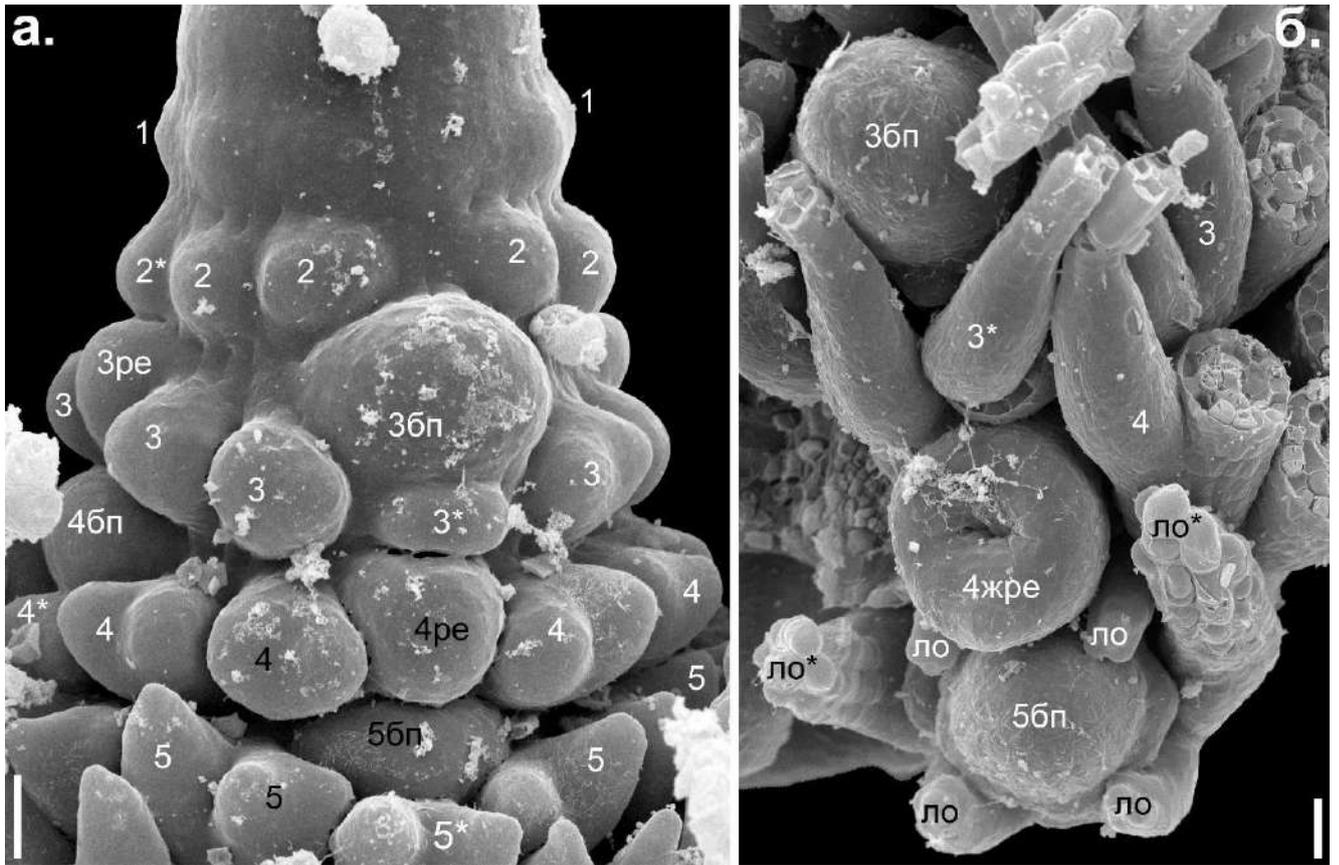


**Рис. 34.** Зрелые мужские репродуктивные единицы *C. tanaiticum* (СЭМ). а. Репродуктивная единица с единственной тычинкой, вид сбоку. б. Репродуктивная единица с единственной тычинкой, которая удалена, вид сверху. По-видимому, вся апикальная меристема репродуктивной единицы израсходовалась на формирование листовидных придатков обертки и единственную тычинку. в. Репродуктивная единица с тремя тычинками, вид сбоку. п – пыльник; лпо – листовидный придаток обертки; сж – слизевыделяющая железка. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

В отличие от *C. submersum*, у *C. tanaiticum* мы не наблюдали случаев заложения новых тычинок в центре репродуктивной единицы после формирования первых трех тычинок. Интересно, что на формирование первой тычинки затрачивается лишь часть апикальной меристемы репродуктивной единицы, даже в том случае, если эта тычинка остается единственной (см. узел 9 на рис. 31а; рис. 32г). Листовидные придатки обертки увеличиваются в размерах уже на поздних стадиях развития репродуктивной единицы, при этом их длина в зрелых мужских репродуктивных единицах не превышает длины тычинок (рис. 32е, 34а, в), а в женских они гораздо короче, чем развитые пестики (рис. 22д). Дистальные выросты гинецея загибаются в направлении апекса побега и придают побегам с двумя ведущими ортостихами некоторую асимметрию.

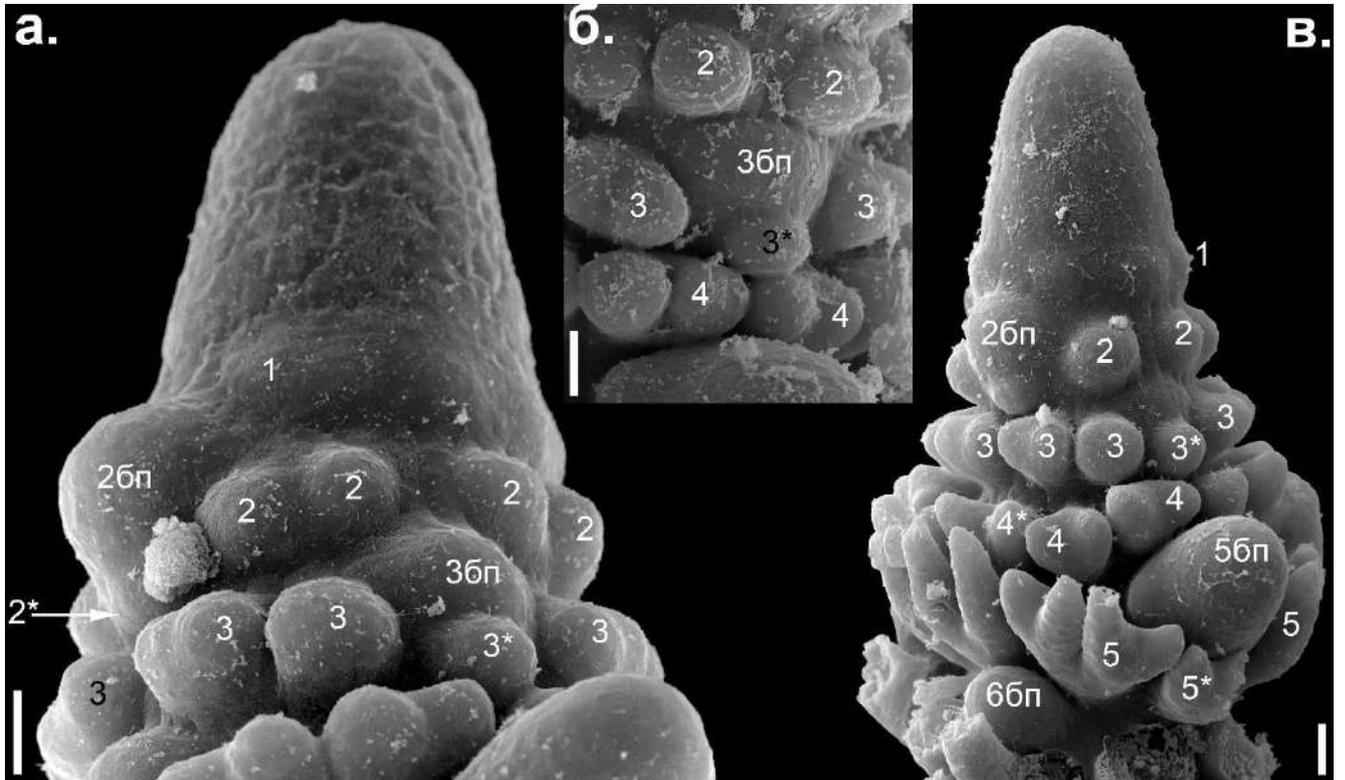
### **3.9. Особенности строения побеговых систем *Ceratophyllum demersum***

Строение побеговых систем *C. demersum* в целом соответствует «общему плану» для побегов *Ceratophyllum* (рис. 25), но боковые побеги и репродуктивные единицы, как и у *C. submersum* и *C. tanaiticum*, присутствуют не во всех позициях, где можно было бы ожидать их наличие в соответствии с «общим планом».



**Рис. 35.** Особенности строения и расположения молодых репродуктивных единиц и зачатков боковых веточек у *C. demersum* (СЭМ). **а.** Участок побега с тремя зачатками боковых веточек и двумя репродуктивными единицами, типичным для *Ceratophyllum* образом чередующимися между собой. **б.** Одна из сторон другого побега с боковыми органами на чуть более поздних стадиях развития по сравнению с таковыми на **а.** У женской репродуктивной единицы на **б.** виден только формирующийся пестик; зачатки листовидных придатков обертки скрыты пестиком, листовидными органами главного побега и зачатками листовидных органов боковой веточки. ло и ло\* - листовидные органы вегетативного бокового побега: ло – листовидный орган предположительно прилистниковой природы; ло\* - листовидный орган, предположительно представляющий собой листовую пластинку; жре – женская репродуктивная единица; ре – репродуктивная единица, пол которой неизвестен; бп – вегетативный боковой побег. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены те или иные органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. Те из них, которые обозначены звездочками, по-видимому, соответствуют листовым пластинкам. Масштабный отрезок равен 30 мкм.

Боковой побег и пластинка кроющего листа у *C. demersum* также закладываются единым зачатком (рис. 36в), который превышает по размеру зачатки других листовидных органов того же узла (рис. 36а, в). Пластинка кроющего листа бокового побега остается в развитии от других листовидных органов узла (рис. 36).



**Рис. 36.** Закономерности расположения и развития листовидных органов и боковых веточек на побегах *C. demersum* (СЭМ). **а.** Терминальная часть побега. Зачаток боковой веточки в узле 2 имеет больший размер, чем зачаток боковой веточки в узле 3. **б.** Зачаток вегетативного бокового побега. Листовидный орган (3\*) того же узла, что и боковой побег, и расположенный на одном радиусе с ним, существенно меньше по размеру, чем остальные листовидные органы данного узла (3). **в.** Терминальная часть побега. Зачаток бокового побега в узле 3 имеет больший размер, чем зачаток бокового побега в узле 3. Боковой побег узла 2 и листовидный орган (2\*), расположенный на том же радиусе, по-видимому, развились из общего примордия. Боковой побег в узле 5 больше по размеру, чем боковой побег в узле 6. бп – вегетативный боковой побег. Цифры обозначают номера узлов, в которых расположены органы. Зачатки, отмеченные цифрами без букв – листовидные органы. Те из них, которые обозначены звездочками, по-видимому, соответствуют листовым пластинкам. Масштабный отрезок равен 30 мкм.

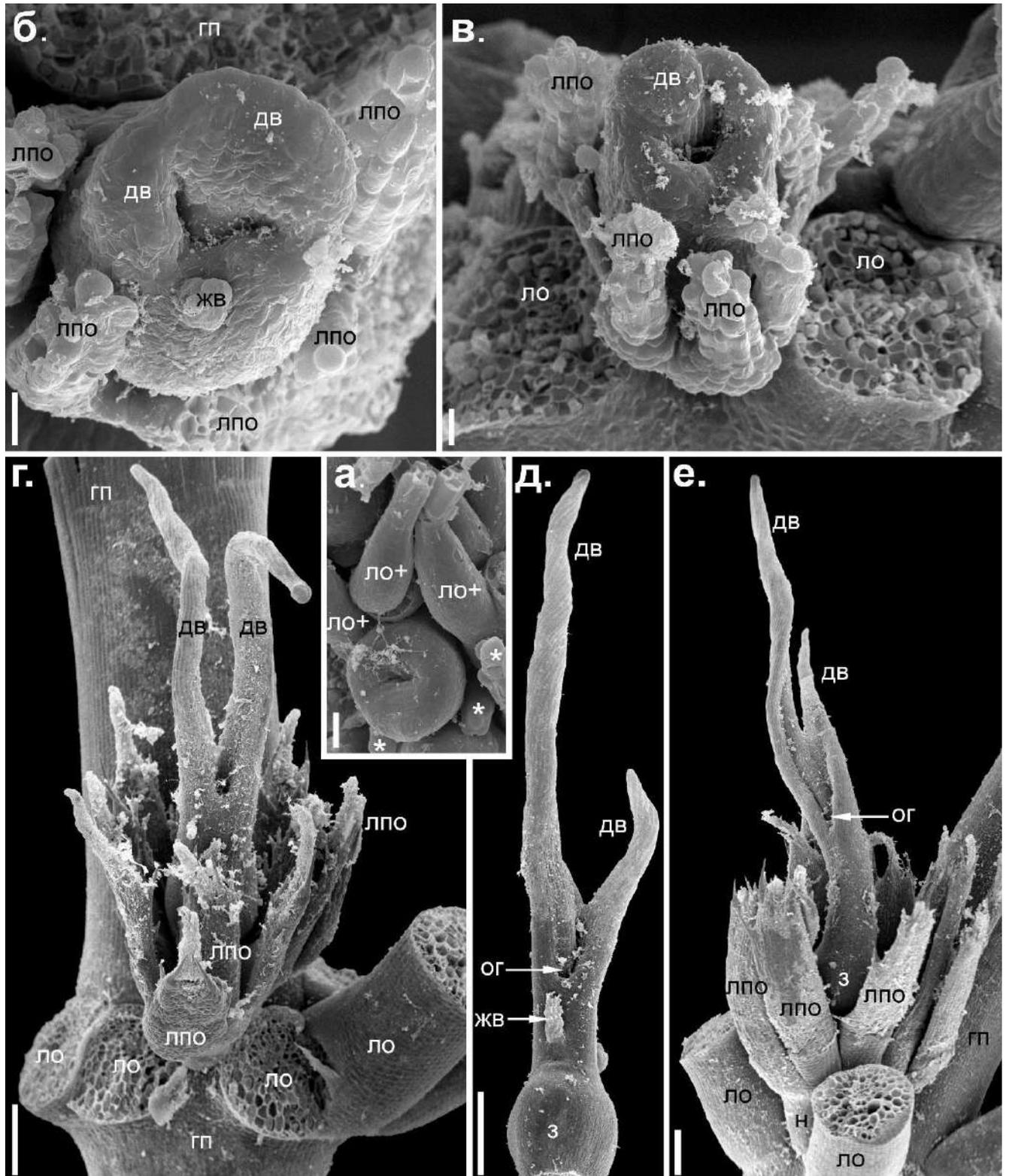
У *C. demersum*, как и у *C. submersum* и *C. tanaiticum*, встречаются отдельные зачатки боковых побегов, которые имеют гораздо меньший размер по сравнению с другими, расположенными ближе к апексу побега. Как мы предположили выше, эти зачатки боковых веточек либо претерпевают отставание в развитии, либо сформировались позже других (рис. 22в, г). Так, на рис. 36а боковой побег узла 3 намного меньше, чем более молодой боковой побег узла 2. На рис. 36в боковой побег узла 6 меньше бокового побега узла 5, в узле 4 боковой побег отсутствует, в узле 3 имеется очень маленький зачаток бокового побега (в пазухе листовидного органа 3\*), а в узле 2 присутствует очень крупный зачаток бокового побега. Для каждого из побегов, показанных на рис. 35а, б боковой побег узла 5 оказывается меньше, чем побег узла 3, принадлежащий той же ортостихе.

Репродуктивные единицы располагаются на радиусах между листовидными органами соответствующего узла, и в отличие от боковых побегов – на одном уровне с ними (рис. 35а). В отличие от *C. submersum* и *C. tanaiticum*, молодые зачатки репродуктивных единиц и боковых побегов, как правило, не превышают по размеру листовидные органы соответствующих узлов. Репродуктивные единицы *C. demersum* на всех этапах своего развития оказываются короче листовидных органов соответствующих узлов.

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

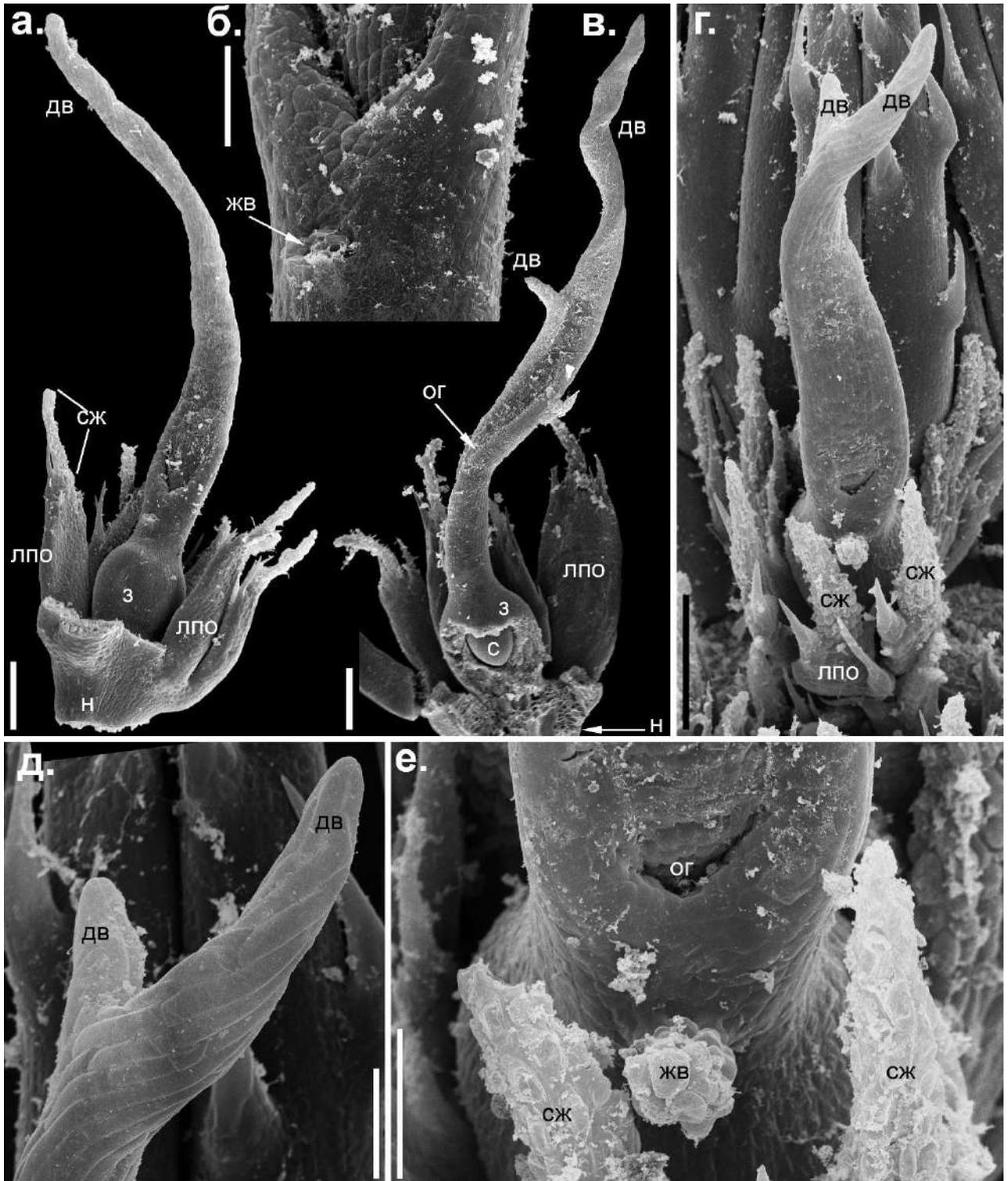
Как сказано выше, репродуктивные единицы *C. demersum*, как и у представителей других видов *Ceratophyllum*, располагаются на радиусах между листовидными органами узла и выглядят внепазушными. Женские репродуктивные единицы *C. demersum* практически сидячие и представлены пестиком, который окружен мутовкой листовидных придатков обертки, напоминающей околоцветник (рис. 37 б – г, е). Проксимальнее уровня прикрепления обертки расположен очень короткий утолщенный участок оси – «ножка», несущая данную репродуктивную единицу (рис. 37е). Эта ось в сечении имеет треугольную форму с одним абаксиальным и двумя трансверзально-адаксиальными углами. Подобно междоузлиям стебля, ось репродуктивной единицы имеет крупные воздухоносные каналы, расположенные в один круг. Дистальные части этих каналов видны на поперечных срезах репродуктивных единиц. Каждый из листовидных органов, окружающих пестик, несет на верхушке два одноклеточных зубчика (по одному с каждой стороны) и апикальную железку, выделяющую слизь (рис. 38г, е). Число листовидных органов обертки может варьировать, но обычно их больше шести (6-11 в изученном нами материале) и, таким образом, эта мутовка отличается от первого узла вегетативного бокового побега. На той стадии развития репродуктивной единицы, когда становится заметным углубление в центре зачатка пестика (будущая полость гинецея),

вегетативные органы обертки еще очень малы и с трудом заметны, и листовидные органы узла стебля, несущего данную репродуктивную единицу, сильно превышают ее по длине (рис. 37а). Абаксиальная часть валика гинецея на ранних стадиях его развития шире, чем его адаксиальная часть (рис. 37а). Железистый вырост гинецея на данном этапе еще полностью отсутствует. Здесь и далее мы определяем абаксиальную и адаксиальную стороны гинецея *Ceratophyllum* по их расположению относительно оси побега, в узле которого расположена женская репродуктивная единица (рис. 37г, е).



**Рис. 37.** Женские репродуктивные единицы *C. demersum* (СЭМ). **а.** Репродуктивная единица на очень ранней стадии развития, когда листовидные придатки обертки еще не сформировались. Адаксиальная сторона репродуктивной единицы на рисунке сверху. Звездочками отмечены зачатки листовидных органов нижней расположенной боковой веточки. **б., в.** Молодые репродуктивные единицы (адаксиальная их сторона на рисунках сверху). На данной

стадии уже сформирован железистый вырост гинецея, а дистальный вырост/выросты все еще очень короткие. **б.** Репродуктивная единица с двухлопастным валиком гинецея: на валике гинецея формируются зачатки двух дистальных выростов: абаксиального с более широким основанием и трансверзального с более узким основанием. Железистый вырост располагается абаксиально. **в.** Репродуктивная единица с единственным дистальным выростом и железистым выростом, расположенных на противоположных радиусах, которые проходят под углом по отношению к медианной плоскости репродуктивной единицы. Видно, что репродуктивная единица расположена на побеге на радиусе между листовидными органами узла. **г.** Репродуктивная единица с двумя дистальными выростами гинецея одинаковой длины, вид с абаксиальной стороны. Репродуктивная единица располагается на радиусе между двумя листовидными органами побега, которые на фотографии удалены. Серия поперечных срезов данной репродуктивной единицы показана на **рис. 41.** **д.** Репродуктивная единица с удаленными листовидными придатками обертки, вид с абаксиальной стороны. Два дистальных выроста гинецея имеют разную длину. **е.** Репродуктивная единица с двумя дистальными выростами разной длины, на некотором протяжении сросшимися между собой (по другой интерпретации, с одним неравно двухлопастным дистальным выростом), вид сбоку. гп – главный побег; лпо – листовидный придаток обертки; дв – дистальный вырост гинецея; жв – железистый вырост гинецея; ло – листовидный орган главного побега; ло<sup>+</sup> – листовидный орган вышележащего узла; ог – отверстие гинецея; з – завязь. Масштабный отрезок равен 30 мкм на а. – в., 300 мкм на г. – е.

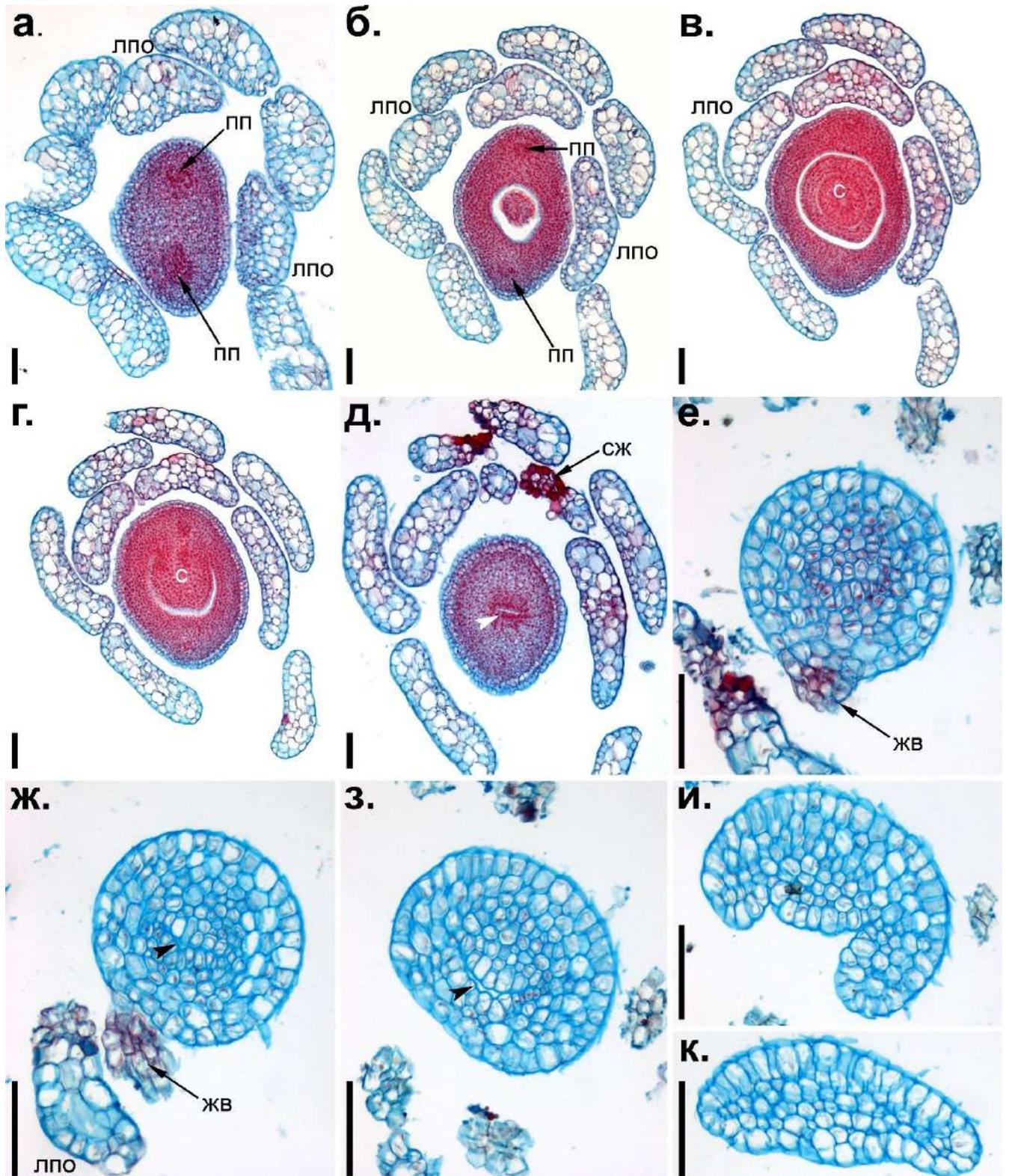


**Рис. 38.** Женские репродуктивные единицы *C. demersum* (СЭМ). **а.** Репродуктивная единица с одним неравно двухлопастным адаксиальным выростом гинецея, вид с абаксиальной стороны. Несколько листовидных придатков обертки удалены. Железистый вырост гинецея отсутствует, однако виден рубец от него. **б.** Участок пестика женской репродуктивной единицы, показанной на **а.**, более крупным планом: видно отверстие гинецея и железистый вырост. **в.** Отпрепарированная женская репродуктивная единица с одним неравно двухлопастным

дистальным выростом гинецея. Видна одногнездная завязь с одной свисающей вниз семяпочкой. г. Репродуктивная единица с двухлопастным дистальным выростом гинецея. д. Терминальная часть двухлопастного дистального выроста гинецея, показанного на г., крупным планом. е. Участок гинецея женской репродуктивной единицы, показанной на г., крупным планом. Виден железистый вырост. н – «ножка» репродуктивной единицы; лпо – листовидный придаток обертки; дв – дистальный вырост гинецея; жв – железистый вырост гинецея или рубец от него; сж – слизевыделяющая железка; з – завязь; с – семяпочка; ог – отверстие гинецея. Масштабный отрезок равен 300 мкм на а., в., г., 100 мкм на б., д., е.

На чуть более поздней стадии заметно более интенсивное развитие адаксиальной части валика гинецея, которая в одних пестиках становится неравно двулопастной (рис.37б), а в других – остается цельной (обособленный зачаток выроста адаксиальной части гинецея заметен на рис.37в). Элементы обертки на данной стадии развития репродуктивной единицы уже хорошо заметны, но чуть короче гинецея (рис.37 б, в). На абаксиальной или абаксиально-трансверзальной поверхности пестика вблизи ободка гинецея уже заметен железистый вырост (рис. 37б, в). Железистые выросты гинецея *Ceratophyllum* по своему строению напоминают слизевыделяющие железки листовидных органов узлов, элементов обертки и молодых тычинок (рис. 22а – в), но меньше упомянутых железок по длине (рис 38г).

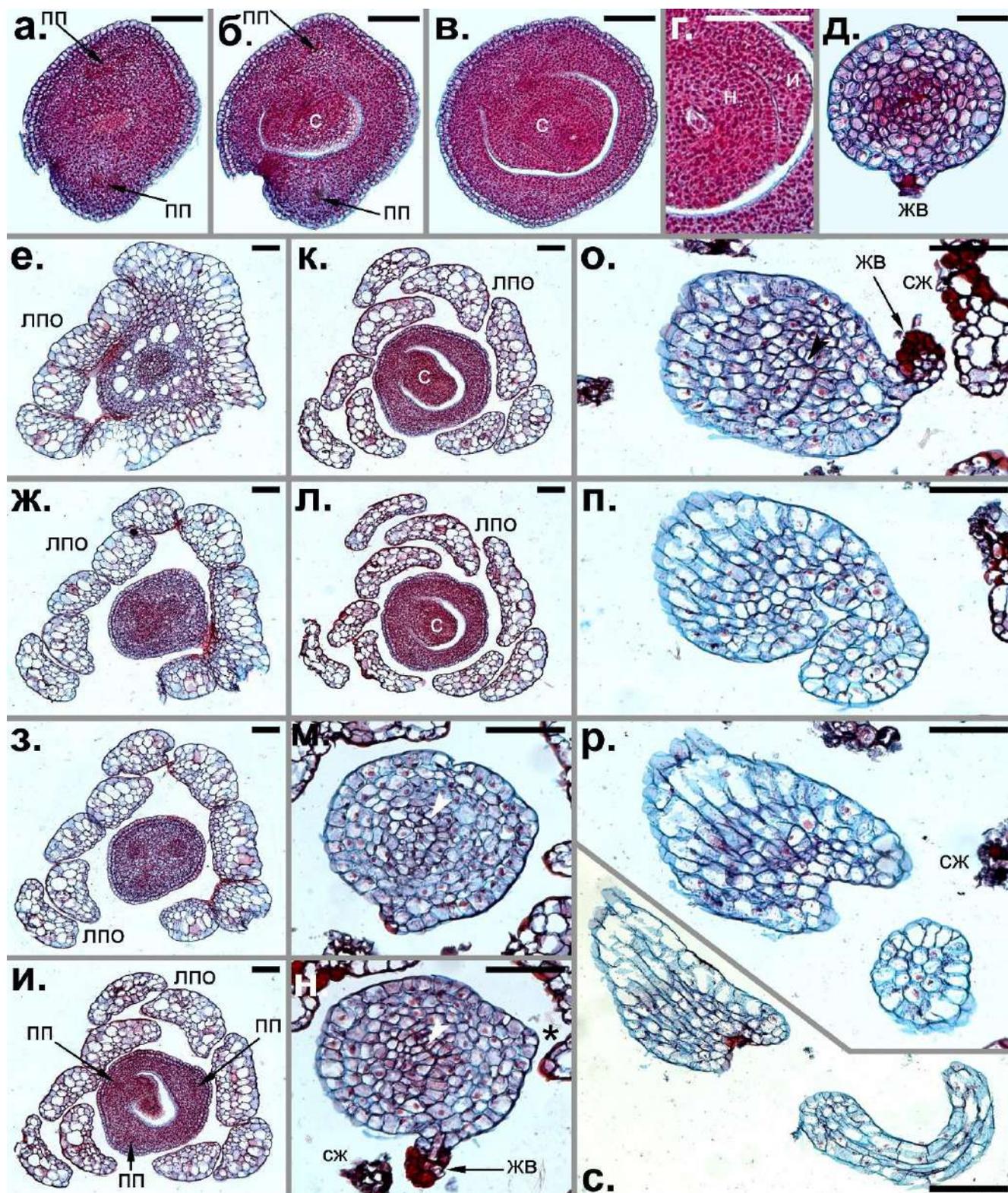
У зрелых пестиков абаксиальный железистый вырост находится ниже отверстия гинецея на некотором расстоянии от него (рис. 37д, 38а, б, г, е), но гораздо выше места прикрепления семяпочки, как это видно на серии поперечных срезов пестика (рис. 39е, ж). В тех немногочисленных случаях, когда железистый вырост отсутствовал, был хорошо заметен рубец, оставшийся на его месте (рис. 38а, б).



**Рис. 39.** Восходящая серия поперечных срезов женской репродуктивной единицы *S. demersum* с одним абаксиальным железистым выростом гинецея. Эта репродуктивная единица сходна с таковой на рис. 38а. **а.** Срез через проксимальную часть завязи (базальнее ее полости), видны два проводящих пучка. **б.** Срез через нижнюю часть полости завязи. **в.** Срез через среднюю часть полости завязи. **г.** Срез на уровне прикрепления семяпочки. **д. – з.** Срезы между полостью завязи и отверстием гинецея (стрелки указывают на канал гинецея). **е, ж.** Срезы, проходящие на

уровне железистого выроста гинецея. **и., к.** Срезы на уровне дистального выроста гинецея. лпо – листовидный придаток обертки; пп – проводящий пучок; с – семяпочка; жв – железистый вырост гинецея; сж – слизе выделяющая железка. Масштабные отрезки равны 100 мкм.

В одном из изученных пестиков нам впервые удалось наблюдать наличие двух железистых выростов равного размера (при этом завязь в данном цветке была одногнездная). Один из железистых выростов располагался на абаксиальной стороне гинецея (на стороне, противоположной той, к которой прикрепляется семяпочка), а второй – на трансверзальной стороне гинецея (рис. 40). Два этих выроста находились на слегка разных уровнях, поэтому на рис. 40 они оказались на разных срезах серии.



**Рис. 40.** Восходящие серии поперечных срезов женских репродуктивных единиц *C. demersum*. а.–д. Репродуктивная единица с единственным абаксиальным железистым выростом гинецея и одной горизонтально расположенной в полости завязи семяпочкой (листовидные придатки обертки не показаны). Видно, что место прикрепления семяпочки смещено относительно медиального положения: это понятно по расположению места прикрепления семяпочки относительно двух проводящих пучков стенки завязи и относительно абаксиального

железистого выроста гинецея. **а.** Срез в основании завязи, проксимальнее ее полости. **б.** – **г.** Срезы на уровне полости завязи и находящейся в ней семяпочки. **г.** Фрагмент среза на уровне семяпочки, чуть выше среза **в.**: видны нуцеллус и интегумент, между которыми проходит четкая граница. **д.** Срез на уровне железистого выроста гинецея. **е.** – **с.** Женская репродуктивная единица с двумя железистыми выростами гинецея и единственной горизонтально расположенной семяпочкой. **е.** Срез на уровне прикрепления листовидных придатков обертки. **ж.** Срез через в самое основание завязи: виден трехлопастный проводящий пучок. **з.** Срез ниже полости завязи: видны три отдельных проводящих пучка. **и.–л.** Срезы через полость завязи: семяпочка прикреплена почти на всем протяжении полости завязи. **м.–о.** Срезы между полостью завязи и отверстием гинецея (стрелки указывают на канал гинецея). **н., о.** Срезы на уровнях прикрепления двух железистых выростов. На каждом из этих двух срезов присутствует только один железистый выrost, поскольку они расположены на несколько разных уровнях. Звездочкой на **н.** отмечен радиус железистого выроста гинецея, показанного на **о.** **п.** Срез на уровне отверстия гинецея. **р., с.** Срезы через дистальные выросты гинецея. лпо – листовидный придаток обертки; пп – проводящий пучок; с – семяпочка; н – нуцеллус; и – интегумент; жв – железистый выrost гинецея; сж – слизевыделяющая железка. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

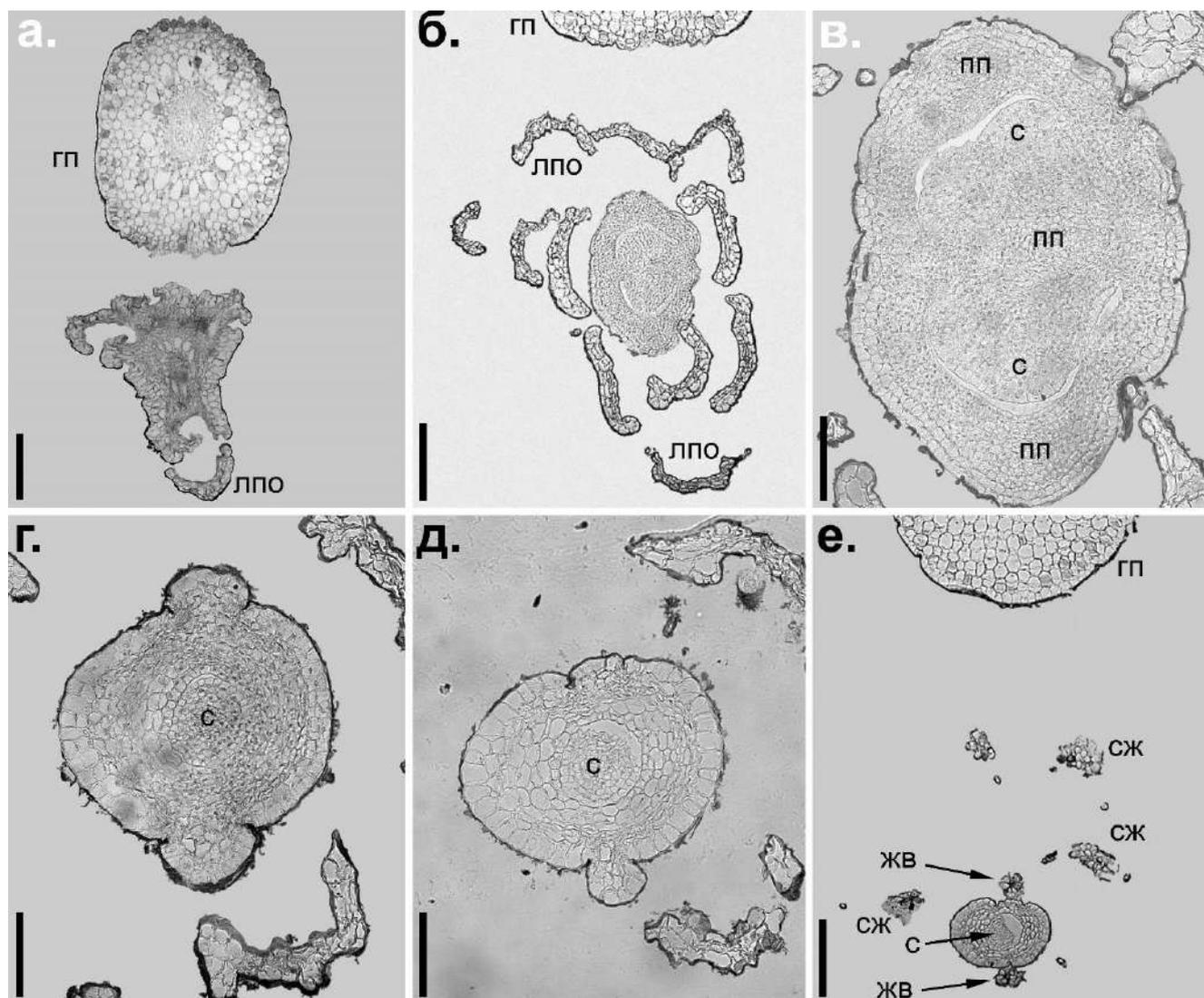
В адаксиальной части валика гинецея, как сказано выше, формируется один или несколько дистальных выростов. В большинстве изученных нами пестиков *C. demersum* такой выrost был один и располагался на одном радиусе с местом прикрепления семяпочки (рис. 38а, 39и, к). Проксимальная часть адаксиального выроста слегка уплощена, а дистальная обычно спирально закручена (рис. 38 в–д). Нам удалось обнаружить пестик с двумя дистальными выростами равной длины (рис. 37г), расположенными симметрично в трансверзальных позициях с небольшим смещением на адаксиальную сторону пестика, а также ряд промежуточных вариантов с двумя выростами неравной длины, в разной степени сросшимися между собой (рис. 37д, е, 38 в–д).

Изученные нами женские пестики с единственным железистым выростом гинецея имели одногнездную завязь с прикрепленной адаксиально единственной ортотропной семяпочкой. Последняя у *C. demersum*, как правило, свисает в полость завязи, занимая ее почти полностью; отверстие микропиле при этом обращено к основанию завязи (38в, 39 б–г). Однако в некоторых случаях семяпочка расположена в полости завязи горизонтально, при этом отверстие микропиле обращено к противоположной стенке завязи (рис. 40 б–г). Семяпочка прикрепляется существенно базальнее места расположения железистого выроста, с противоположной стороны от него (рис. 39 г–ж, 40 б–д). В стенке завязи обычно присутствуют два прокамбиальных тяжа, один из которых расположен адаксиально (по отношению к главной оси) и иннервирует

семяпочку, а другой – абаксиально (рис. 39 а – г, 40 а – в). Оба они различимы на поперечных срезах гинецея лишь базальнее уровня прикрепления семяпочки.

Обнаруженный нами пестик с двумя железистыми выростами гинецея, расположенными на разных уровнях, и одногнездной завязью, имел не два, а три прокамбиальных тяжа в стенке завязи. Один из них заметен на поперечном срезе на радиусе семяпочки, а два других – на радиусах железистых выростов гинецея (рис. 40 и – о). Семяпочка в данном пестике, как и в пестике, поперечные срезы которого представлены на рис. 40 а – д, располагалась горизонтально, с микропиле, обращенным к противоположной стенке завязи. Большой из двух дистальных выростов гинецея данного пестика находился на одном радиусе с семяпочкой, а меньший – на противоположном радиусе. Внешний вид гинецея с двумя неравными дистальными выростами, подобными тем, срезы которых мы видим на рис. 40 и – о, показан на рис. 37д.

Помимо пестиков с одногнездной завязью, нам впервые удалось обнаружить пестик *C. demersum* с разным числом гнезд в проксимальной и дистальной частях завязи (рис. 41). Внешний вид данного пестика, снятый при помощи сканирующего электронного микроскопа (перед изготовлением серии поперечных срезов), представлен на рис. 37г. В проксимальной своей части завязь была двухгнездной, гнезда имели одинаковый размер, в каждом из гнезд горизонтально располагалась семяпочка (рис. 41б, в). Граница между гнездами завязи проходила в трансверзальной плоскости: одно гнездо располагалось в адаксиальной части пестика, а другое – в его абаксиальной части (рис. 41б, в). Дистальная часть завязи была одногнездной, с единственной семяпочкой, прикрепленной в трансверзальной части гнезда (сразу после перехода от двухгнездного к одногнездному строению гинецея) и ориентированной по направлению к дистальной части пестика. Этот пестик имел два железистых выроста, каждый из которых располагался напротив соответствующей семяпочки проксимальной части завязи: один – с адаксиальной стороны пестика, другой – с его абаксиальной стороны (рис. 41е). Железистые выросты гинецея находились примерно на одном уровне, соответствующем уровню прикрепления семяпочки дистальной части завязи и существенно выше мест прикрепления семяпочек проксимальной части завязи. Из трех прокамбиальных тяжей, присутствовавших в гинецее, два располагались на секторах железистых выростов, а третий, иннервирующий все три семяпочки – в перегородке между гнездами проксимальной части завязи. Длинные дистальные выросты, которые у пестиков с одногнездной завязью занимали адаксиальное или близкое к адаксиальному положение, у данного пестика располагались трансверзально с некоторым смещением на адаксиальную сторону (рис. 37г).



**Рис. 41.** Восходящая серия поперечных срезов женской репродуктивной единицы *C. demersum* с двумя железистыми выростами гинецея и разным числом гнезд в проксимальной и дистальной частях завязи. Общий вид этой репродуктивной единицы показан на рис. 37г. **а.** Срез на уровне прикрепления листовидных придатков обертки. **б., в.** Срезы на уровне проксимальной двухгнездной части завязи. В каждом гнезде присутствует семяпочка. **г. – е.** Срезы на уровне дистальной одногнездной части завязи. Стрелки на **г., д.** указывают на радиусы прикрепления двух длинных дистальных выростов (см. **рис. 37г**). Звездочками на **г., д.** отмечены радиусы прикрепления двух железистых выростов гинецея, которые видны на **е.** **е.** Срез на уровне прикрепления двух железистых выростов гинецея. гп – главный побег; лпо – листовидный придаток обертки; пп – проводящий пучок; с – семяпочка; жв – железистый вырост гинецея; сж – слизе выделяющая железа. Масштабный отрезок равен 300 мкм на **а., б., е.**, 100 мкм на **в. – д.**

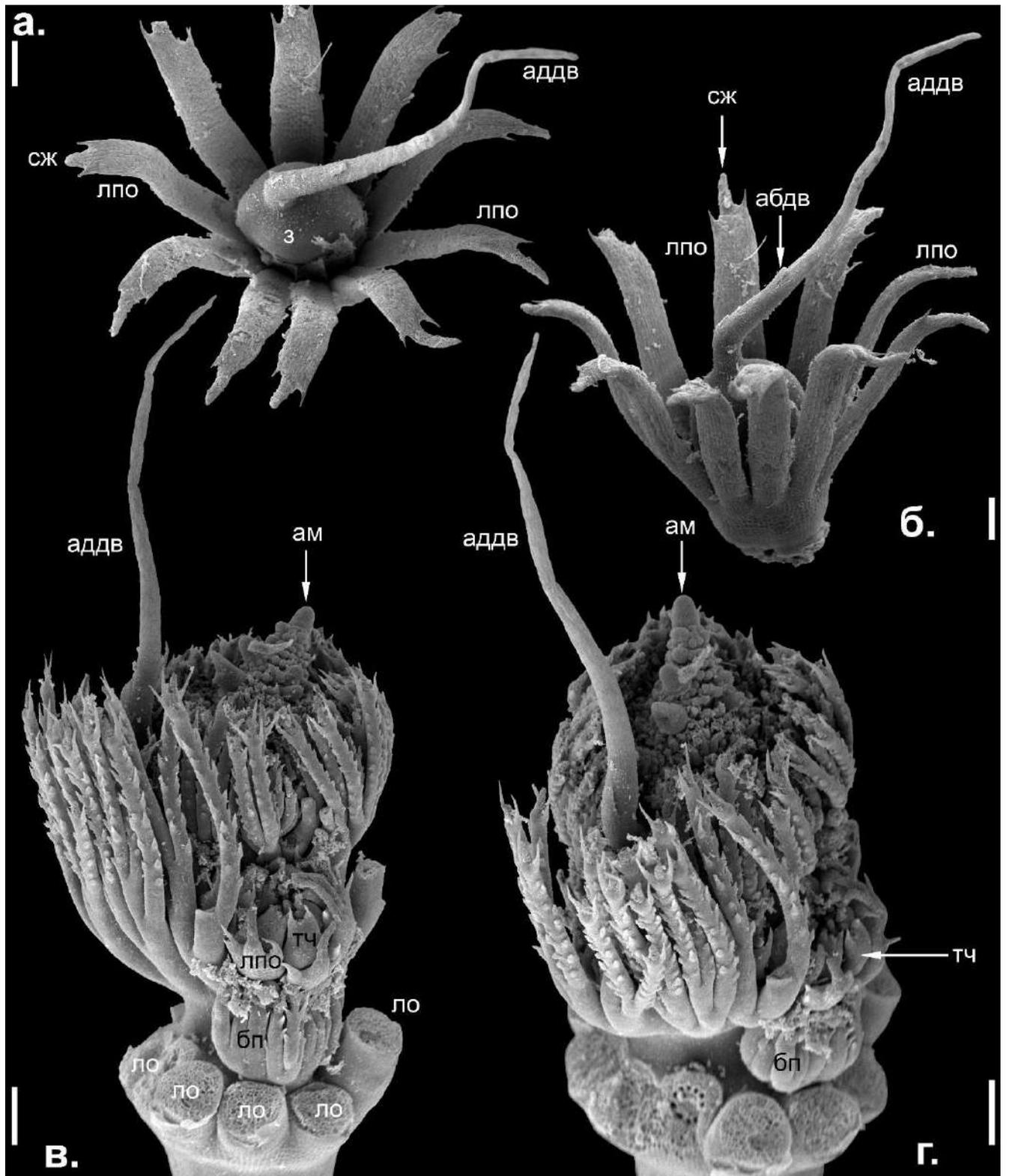
Канал трубчатой части гинецея, расположенной выше места прикрепления семяпочки, у *C. demersum* в большинстве случаев имел на поперечном срезе сплюснуто-эллиптическую – до почти трехлучевой – форму (рис. 39 д – з, 40 м – о). Терминальное места прикрепления семяпочки

канал трубчатой части гинецея постгенитально срастается. Линия срастания имеет прямую или U-образную форму на поперечном срезе.

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

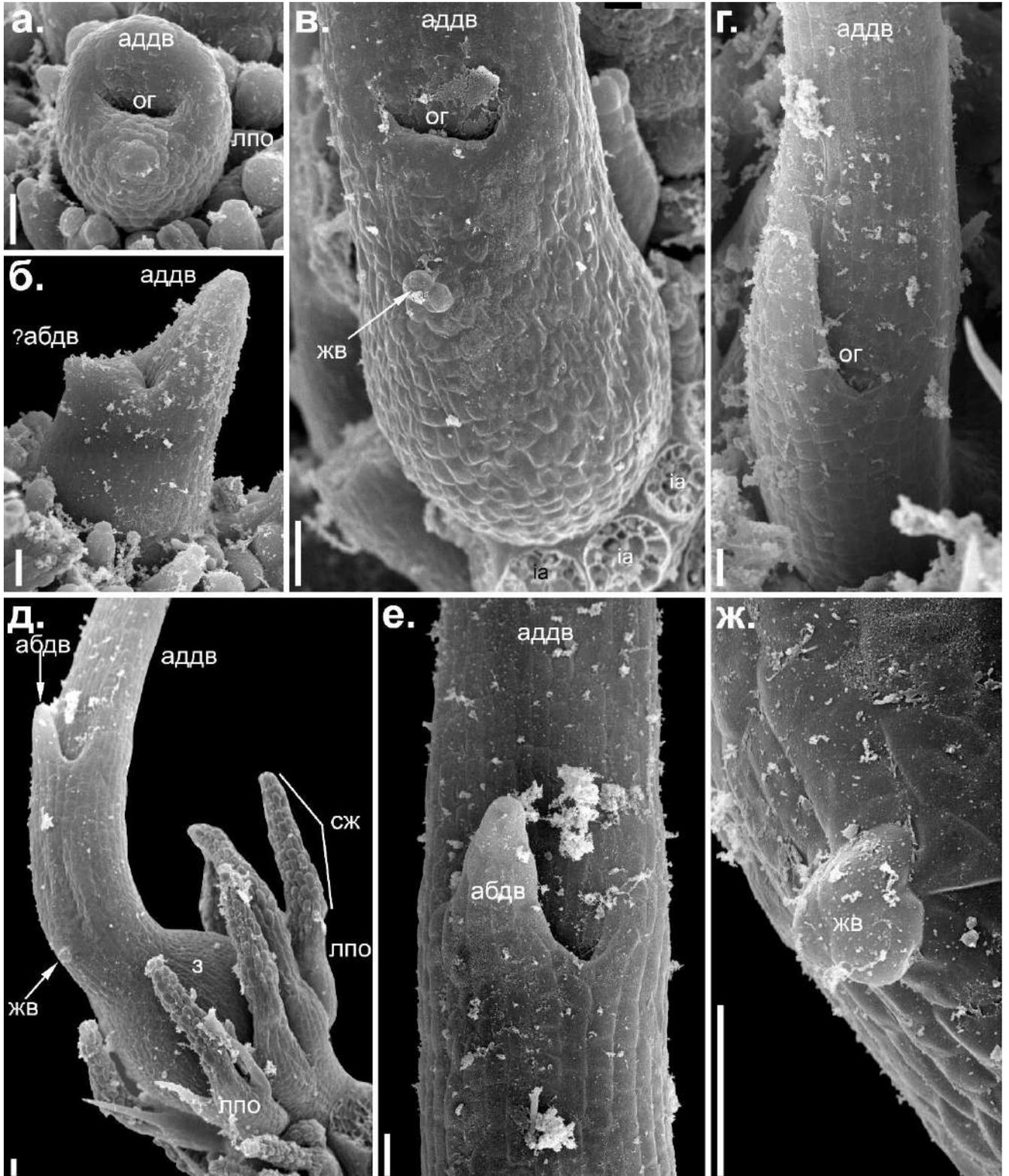
Как и у других видов *Ceratophyllum*, репродуктивные единицы *C. submersum* располагаются радиусах между листовидными органами и выглядят внепазушными.

Женские репродуктивные единицы сидячие и, как и у *C. demersum*, окружены напоминающей околоцветник мутовкой из листовидных придатков равного размера. Число этих листовидных придатков составляет около 10 (рис. 42а, б). Листовидные органы побега значительно задерживаются в развитии относительно репродуктивных единиц по сравнению с *C. demersum*: на стадии, когда углубление в центре гинецея уже явно выражено, листовидные органы соответствующего узла побега намного короче пестика цветка и лишь незначительно превышают по длине элементы обертки (рис. 43а).



**Рис. 42.** Женские репродуктивные единицы *C. submersum* (СЭМ). **а., б.** Женская репродуктивная единица в двух ракурсах. **в., г.** Побег с женской репродуктивной единицей на стадии цветения и развивающейся мужской репродуктивной единицей, расположенной в нижележащем узле, в двух ракурсах. На радиусе мужской репродуктивной единицы в нижележащем относительно нее узле присутствует вегетативный боковой побег. Мужская репродуктивная единица представлена многочисленными тычинками и проксимальной мутовкой

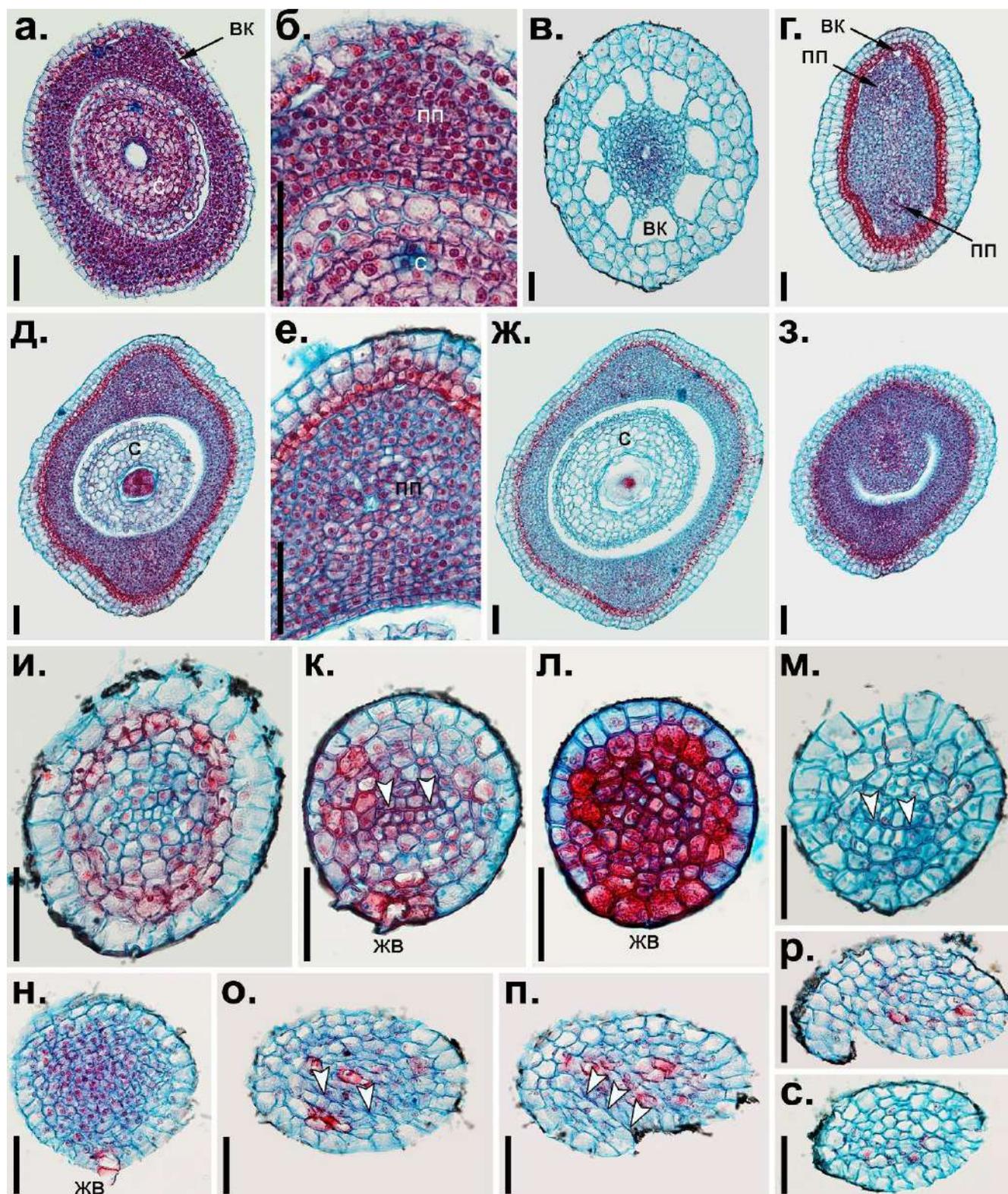
листовидных придатков обертки. лпо – листовидный придаток обертки; сж – слизевыделяющая железка; з – завязь; аддв – адаксиальный дистальный вырост гинецея; абдв – абаксиальный дистальный вырост гинецея; ам – апикальная меристема главного побега; тч – тычинка; бп – вегетативный боковой побег; ло – листовидный орган главного побега. Масштабный отрезок равен 300 мкм.



**Рис. 43.** Женские репродуктивные единицы *C. submersum* (СЭМ). **а.** – **в.** Последовательные стадии развития. **а., в.** Адаксиальная сторона на рисунке сверху. **б.** Адаксиальная сторона на рисунке справа. Каждая репродуктивная единица представлена пестиком, окруженным проксимальной мутовкой листовидных придатков обертки. На **в.** листовидные придатки обертки удалены, но видны рубцы от них. На **а., б.** придатки обертки и листовидные органы узлов побега еще очень малы, и затруднительно различить их между собой без дополнительного препарирования. **г.** Участок пестика на стадии цветения с абаксиальной стороны; видно, что отверстие гинецея расположено асимметрично. **д. – ж.** Пестик на стадии цветения с двумя дистальными выростами разного размера, в двух ракурсах. **д.** Общий вид сбоку. **е.** Вид с абаксиальной стороны. Отверстие гинецея находится за зубовидным абаксиальным выростом. **ж.** Железистый вырост пестика на **д.** крупным планом. аддв – адаксиальный дистальный вырост гинецея; ог – отверстие гинецея; лпо – листовидный придаток обертки; сж – слизевыделяющая железка; з – завязь; абдв – абаксиальный дистальный вырост гинецея; жв – железистый вырост гинецея. Масштабный отрезок равен 300 мкм.

На ранних стадиях развития круговой валик гинецея примерно одинаково развит в абаксиальной и адаксиальной части (рис. 43а). Чуть позже в адаксиальной или адаксиально-трансверзальной части валика стремительно развивается очень длинный дистальный вырост (рис. 42а, б, 43 б – г). В зрелых пестиках дистальные выросты значительно длиннее всех листовидных органов узла, в котором расположена данная репродуктивная единица, и продолжают даже далее самой верхушки побега, несущего данную репродуктивную единицу (рис. 42в, г). Как отмечено выше, пестики *C. submersum* характерно изогнуты по направлению к верхушке побега. Одновременно с тем, как на адаксиальной стороне валика гинецея начинает формироваться длинный дистальный вырост, в абаксиальной части гинецея большинства пестиков возникает либо короткий зубовидный дистальный вырост, либо железистый придаток, сходный с железистым выростом гинецея *C. demersum* (рис. 43б, в, д, ж, 44н). В некоторых случаях в адаксиальной части валика формируются оба этих образования. Зубовидный нежелезистый вырост сохраняется в ходе дальнейшего развития пестика на уровне отверстия гинецея, с латеральным сдвигом относительно медианно-абаксиального положения (рис. 43д, е). В некоторых пестиках абаксиально-трансверзальный зубовидный вырост срастается латерально с длинным адаксиальным выростом (рис. 42г, 43г, 44 н – с). Абаксиальный железистый вырост гинецея очень короткий и зачастую состоит всего из нескольких клеток (рис. 43а, в, ж, 44н); он выявляется не во всех пестиках данного вида и может быть интерпретирован как рудимент слизевыделяющей железки. На более ранних стадиях развития репродуктивной единицы он располагается вблизи отверстия гинецея (рис. 43а). Позднее в результате удлинения трубчатой

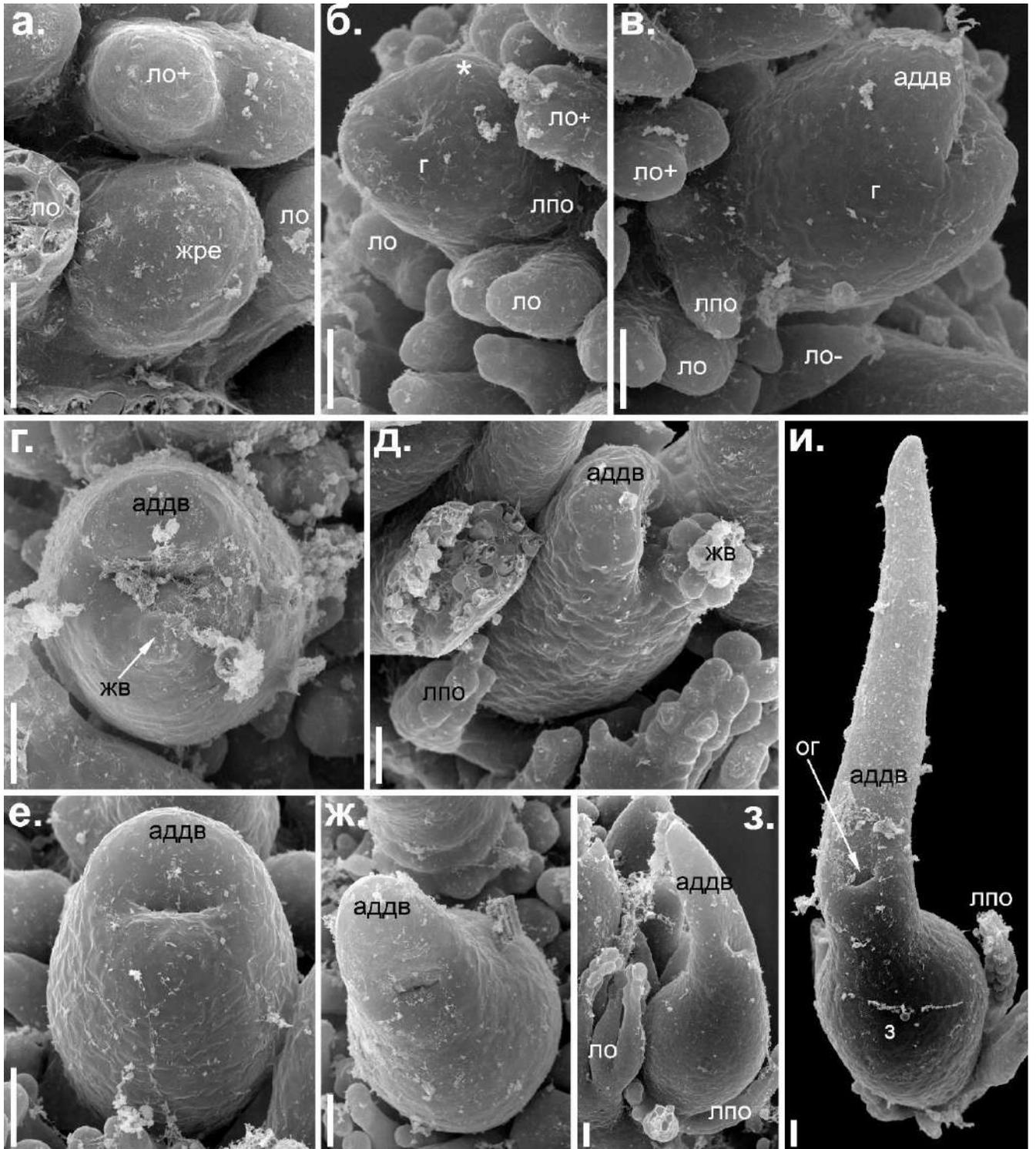
части пестика железистый вырост оказывается существенно базальнее отверстия гинецея, но выше уровня завязи (рис. 43в, ж). В полости одногнездной завязи располагается одна свисающая по направлению к дну полости семяпочка, которая прикреплена с адаксиальной стороны. В стенке завязи проходят два прокамбиальных тяжа, один адаксиальный, другой – абаксиальный. Последний иннервирует семяпочку.



**Рис. 44.** Поперечные срезы пестика *C. tanaiticum* (а. – м.) и *C. submersum* (н. – с.). На всех рисунках адаксиальная сторона пестика сверху. **а., б.** Срез через завязь пестика на стадии цветения. На **б.** показан проводящий пучок крупным планом. **в. – м.** Восходящая серия срезов пестика на стадии после цветения, подобного таковому на **рис. 46д**; листовидные придатки обертки удалены перед изготовлением срезов. **в.** «Ножка» женской репродуктивной единицы. **г.** Срез между уровнем прикрепления листовидных придатков обертки и полостью завязи. **д. – з.** Срезы на уровне полости завязи. **д.** Базальная часть полости завязи. **е.** Адаксиальная часть стенки завязи из **д.** крупным планом; виден проводящий пучок. **ж.** Срез через центральную часть завязи. **з.** Срез на уровне прикрепления семяпочки. **и. – м.** Срезы выше уровня полости завязи (стрелки указывают на канал гинецея). **к., л.** Срезы на уровне железистого выроста. **н. – с.** Восходящая серия поперечных срезов пестика на стадии цветения выше уровня полости завязи (стрелки указывают на канал гинецея). Этот пестик подобен пестику на **рис. 42г, 43г.** **н.** Срез на уровне железистого выроста (видны только две железистые клетки). **о.** Срез выше уровня железистого выроста. **п.** Срез на уровне асимметрично расположенного отверстия гинецея. **р.** Срез на уровне проксимальной части адаксиального дистального выроста гинецея. **с.** Срез на уровне дистальной части адаксиального выроста гинецея. **вк** – воздухоносный канал; **пп** – проводящий пучок; **жв** – железистый вырост гинецея; **с** – семяпочка. Масштабный отрезок равен 50 мкм.

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

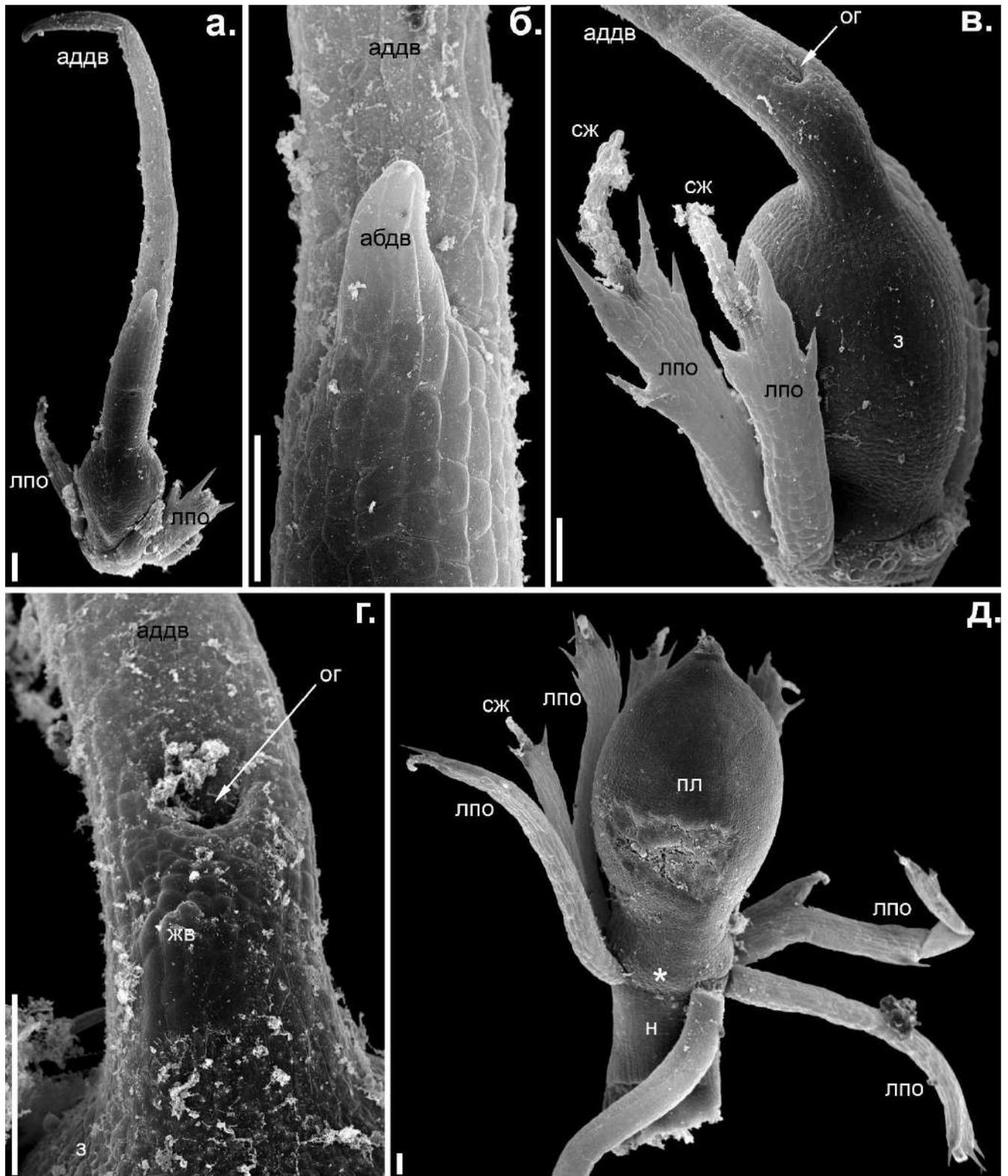
Женские репродуктивные единицы *C. tanaiticum*, как и у двух других рассмотренных выше видов *Ceratophyllum*, располагаются на радиусах между листовидными органами узла и, в отличие от боковых побегов, выглядят внепазушными (**рис. 45а**).



**Рис. 45.** Стадии развития женских репродуктивных единиц *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Молодая, по-видимому, женская репродуктивная единица, расположенная на ридиусе между листовидными органами узла. Также видны два двухлопастных листовидных органа вышележащего узла. Листовидные придатки обертки на данной стадии еще не сформировались. **б.** Ранняя стадия развития пестика. Адаксиальная сторона валика гинецея отмечена звездочкой. На данной стадии уже заложилась листовидные придатки обертки. **в.** Пестик с формирующимся адаксиальным дистальным выростом. Листовидные придатки обертки еще очень малы. **г.** Пестик

с рудиментом абаксиального железистого выроста. д. Пестик с хорошо развитым абаксиальным железистым выростом. е. - и. Последовательные стадии развития женской репродуктивной единицы (железистый абаксиальный вырост отсутствует). жре – женская репродуктивная единица; г – гинецей; ло – листовидный орган того же узла главного побега, что и репродуктивная единица; ло<sup>+</sup> – листовидный орган вышележащего узла побега (относительно узла, несущего репродуктивную единицу); ло<sup>-</sup> – листовидный орган нижележащего узла побега (относительно узла, несущего репродуктивную единицу) аддв – адаксиальный дистальный вырост гинецея; лпо – листовидный придаток обертки; жв – железистый вырост гинецея; ог – отверстие гинецея; з – завязь. Масштабный отрезок равен 30 мкм.

На стадии цветения женские репродуктивные единицы сидячие, однако позднее участок оси репродуктивной единицы проксимальнее мутовки обертки удлиняется, формируя «ножку», несущую обертку и молодой плод (рис. 46д). Ось репродуктивной единицы округлая в сечении и на поперечном срезе, и, как и у *C. demersum*, имеет кольцо воздухоносных каналов. Листовидные придатки, образующие обертку, могут быть расположены либо по всей окружности оси, либо только с одной ее стороны (рис. 46д). Каждый элемент обертки несет на конце слизевыделяющую железку, базальнее которой с двух сторон трансверзально расположены два заостренных одноклеточных зубчика (рис. 46д). Базальнее них по краям листовидного придатка обертки могут формироваться еще дополнительные зубчики (рис. 46в). Как и у *C. submersum*, листовидные органы узла задерживаются в развитии по сравнению с пестиками расположенных в данном узле репродуктивных единиц. На стадии, когда в центре гинецея явно выражено углубление, а также на последующих стадиях, когда формируется и удлиняется дистальный вырост пестика, листовидные органы соответствующих узлов значительно короче пестиков (рис. 45 в – з).



**Рис. 46.** Морфология женских репродуктивных единиц и молодого плода *C. tanaiticum* (СЭМ). **а.** Репродуктивная единица с длинным адаксиальным и коротким абаксиальным зубовидным выростами. **б.** Участок пестика репродуктивной единицы на **а.** крупным планом; виден абаксиальный зубовидный вырост. Отверстие гинецея скрыто абаксиальным дистальным выростом. **в.** Репродуктивная единица с единственным (адаксиальным) дистальным выростом гинецея, вид сбоку. Два листовидных придатка оберстки удалены, но рубцы от них видны в правой

нижней части рисунка. г. Участок пестика, подобного пестику на в., с абаксиальной стороны, но у данного пестика ниже отверстия гинецея присутствует рудимент железистого выроста. д. Молодой плод. С одной стороны (отмечена звездочкой) листовидные придатки обертки отсутствуют (в нативном состоянии). аддв – адаксиальный дистальный вырост гинецея; абдв – абаксиальный дистальный вырост гинецея; лпо – листовидный придаток обертки; жв – железистый вырост гинецея; ог – отверстие гинецея; з – завязь; сж – слизевыделяющая железка; пл – молодой плод; н – «ножка» репродуктивной единицы. Масштабный отрезок равен 100 мкм.

На ранних стадиях развития женской репродуктивной единицы адаксиальная и абаксиальная стороны валика гинецея имеют равную толщину (рис. 45б). Элементы обертки на этом этапе еще отсутствуют. Позднее у большинства пестиков на адаксиальной стороне гинецея развивается длинный дистальный вырост (рис. 45 в – и), эллиптический в сечении. Основание его изогнуто по направлению к верхушке побега. Приблизительно одновременно с формированием зачатка дистального выроста обертка становится различима в виде слегка лопастного валика в основании гинецея (рис. 45б, в).

У одного из пестиков *C. tanaiticum* нам удалось обнаружить явно выраженный треугольный в сечении вырост абаксиальной стороны, который, однако, был значительно короче адаксиального выроста, также имевшегося у данного пестика (рис. 46а, б). В другой репродуктивной единице, находившейся на ранней стадии развития (до удлинения адаксиального выроста пестика), наблюдалось хорошо развитое железистое образование на абаксиальной стороне валика гинецея (рис. 45д). В еще нескольких пестиках в той же абаксиальной позиции между завязью и уровнем отверстия гинецея присутствовал рудимент железистого образования (рис. 45е, 46г).

Завязь пестика *C. tanaiticum* одногнездная (рис. 44 а – з). Базальнее уровня прикрепления семяпочки гинецей имеет в сечении эллиптическую форму (рис. 44г). В полости завязи находится единственная семяпочка, прикрепленная с адаксиальной стороны и свисающая в полость так, что микропиле обращено к базальной части полости. В стенке завязи проходят два прокамбиальных тяжа, один адаксиальный, другой – абаксиальный (рис. 44 а – ж). Вблизи каждого из них, ближе к периферии стенки завязи, проходят узкие воздухоносные каналы, не связанные непосредственно с воздухоносными каналами «ножки» репродуктивной единицы (рис. 44а, б). Адаксиальный тяж прокамбия иннервирует семяпочку и различим в стенке пестика базальнее уровня ее прикрепления (рис. 44 а – з). Канал трубчатой части гинецея постгенитально срастается терминальное уровня прикрепления семяпочки, и на поперечных срезах данной части гинецея видна почти прямая или слегка изогнутая линия смыкания внутренних стенок канала пестика (рис. 44 и – м).

## Глава 4. Обсуждение результатов

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

Характерной особенностью корневищ обоих изученных нами видов рода *Nuphar* является тот факт, что направление генетической спирали филлотаксиса (по или против часовой стрелки) сохраняется при ветвлении (так называемые «гомодромные побеги» по терминологии К.Д. Dogmer, 1965), то есть все вегетативные потомки одного растения имеют сходную хиральность. Не исключено, что данное свойство, наряду с генетическими маркерами, может быть использовано при проведении популяционных исследований и оценке соотношения вегетативного и генеративного типов размножения у *Nuphar*.

Мы предполагаем, что онтогенетические механизмы, ответственные за сохранение хиральности боковых побегов при ветвлении корневищ, могут быть связаны с пространственными различиями между трансверзальной анодной и трансверзальной катодной частями пазухи кроющего листа бокового побега (El et al., 2020). По определению, анодная часть основания листа расположена ближе к концу генетической спирали филлотаксиса, а катодная часть – ближе к ее началу (Korn, 2006). Первый лист бокового побега у *Nuphar* всегда располагается с анодной стороны кроющего листа (рис. 5). У других представителей покрытосеменных растений расположение первого листа бокового побега различается (Korn, 2006). Например, в соцветии *Dioscorea tokoro* кроющая чешуя первого цветка всегда находится с катодной стороны пазухи кроющего листа соцветия – то есть в данном случае мы наблюдаем картину, противоположную той, которую видим у кубышки (Remizowa et al., 2010a).

Поскольку ветвление побегов у *Nuphar* приурочено к латеральным сторонам корневищ (боковых побегов, как правило, нет на вентральной и дорзальной сторонах корневища), кроющие листья боковых побегов оказываются расположены не строго трансверзально, а косо. Как наглядно показано J.F. Chassat (1962), боковой побег в результате этого оказывается несколько смещенным относительно медианного положения в пазухе кроющего листа. При этом есть существенные различия между двумя сторонами главного побега. На одной стороне основания листьев почти параллельны направлению генетической спирали, а на другой – почти перпендикулярны ему. Несмотря на это существенное различие, филлотаксис на всех боковых побегах начинается одинаково (первый лист закладывается в анодной трансверзальной позиции относительно кроющего листа побега). На этом основании мы делаем вывод, что положение первого листа бокового побега, вероятно, детерминируется вблизи верхушки главной оси, где наклон основания кроющего листа еще не выражен (El et al., 2020).

Зародыш *Nuphar lutea* обладает билатеральной симметрией (Мейер, 1960). В зрелом семени он имеет две семядоли (Tillich, 1990) и почечку с двумя надсемядольными листьями (Guttenberg, Müller-Schröder, 1958). Два этих листа лежат в плоскости между семядолями (Мейер, 1960; Haines, Lye, 1975), и направление генетической спирали на данной стадии развития еще не определено. Хиральность побега становится выраженной лишь с появлением последующих листьев, расположенных вне межсемядольной плоскости. Мы предполагаем, что сторона, с которой появится третий лист зародыша, определяется внешними факторами, возможно, при участии гравитации (El et al., 2020). Третий лист зародыша появляется в ходе прорастания семени (Guttenberg, Müller-Schröder, 1958). Если семя при этом лежит горизонтально, левая и правая его части (относительно межсемядольной плоскости) различаются по степени близости к земле. Вероятно, гравитационный фактор играет ключевую роль и в установлении направления ассиметричного интеркалярного роста, претерпеваемого семядолями *Nymphaeaceae* (Sokoloff et al., 2014).

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

Для *Nuphar* и *Nymphaea* характерны общие закономерности цветорасположения. Как показано еще ботаниками 19 века (например, Raciborski, 1894a) и подтверждено последующими исследованиями (Cutter, 1957a, b, 1958; Weidlich, 1976a, b; Schneider et al., 2003; Grob et al., 2006), у *Nymphaea* цветки не имеют кроющих листьев и, по крайней мере на первый взгляд, «замещают» листья в некоторых позициях генетической спирали. У *Nuphar* наблюдается похожая ситуация, с тем отличием, что в основании цветоножки у многих цветков данного вида присутствует маленький чешуевидный филлом (в некоторых случаях два чешуевидных филлома). Как отмечалось ранее (Cutter, 1959; Moseley, 1965, 1972; Schneider et al., 2003) и подтверждается нашими наблюдениями, данные филломы не располагаются непосредственно на корневище, а смещены на ось репродуктивной единицы, несущую цветок. И у *Nuphar*, и у *Nymphaea* наблюдается тенденция к расположению цветков «парами» (в позициях N, N + 2 генетической спирали).

Поскольку покрытосеменным растениям в норме свойственно пазушное ветвление, базовая гипотеза, которую следует рассмотреть, обнаружив цветок без выраженного кроющего листа – это гипотеза о терминальном положении данного цветка. Для рода *Nuphar* данная гипотеза встречает ряд противоречий, рассмотренных ниже.

Если цветки *Nuphar* морфологически терминальные, то корневища в этом случае являются симподиальными, и продолжение побега оказывается боковой ветвью, которая возникла в пазухе самого верхнего вегетативного листа. Гомодромные симподиально нарастающие побеговые системы, напоминающие внешне моноподиальные оси, описаны для ряда покрытосеменных, в

частности, для рода *Pinguicula* (Lentibulariaceae), у представителей которого латеральный побег, визуально продолжающий главную ось, формируется в пазухе верхнего вегетативного листа ниже редуцированного соцветия (Wydler, 1857, Grob et al., 2007; Degtjareva, Sokoloff, 2012). Первый лист бокового побега у *Pinguicula* занимает анодную позицию по отношению к кроющему листу побега (как и в случае корневища *Nuphar*). В результате такого его расположения лишь вегетативные листья симподиально нарастающей побеговой системы производят впечатление расположенных непрерывно по спирали Фибоначчи. Редуцированные соцветия же не являются членами этой спирали. Таким образом, сходство симподиально нарастающих побеговых систем *Pinguicula* и корневищ *Nuphar* и *Nymphaea* (Raju, 1969) является лишь поверхностным (Grob et al., 2007; Degtjareva, Sokoloff, 2012). Можно представить себе несколько иную ситуацию, когда в симподиально нарастающей побеговой системе первый лист каждого бокового побега занимает катодную позицию, и ось каждого порядка заканчивается терминальным цветком. Теоретически в этом случае сформировалась бы побеговая система, соответствующая особенностям, наблюдаемым у *Nuphar*. Однако, во-первых, неясно, почему первый лист гипотетических побегов, «продолжающих» ось предыдущего порядка, возникает в катодной позиции, а первый лист наблюдаемых на корневищах боковых побегов – в анодной. Во-вторых, в такой симподиально нарастающей побеговой системе невозможно было бы наличие двух цветков, занимающих соседние позиции в «итоговой» генетической спирали. Для развития симподиально нарастающей системы визуально продолжающих друг друга побегов следующего порядка каждый боковой побег, продолжающий главную ось, должен сформировать как минимум один вегетативный лист перед образованием терминального цветка. В пазухе этого вегетативного листа возник бы боковой побег следующего порядка, и т.д. Таким образом, симподиальная модель строения побеговых систем *Nuphar* удачно объясняет случаи появления цветков в позициях  $N$  и  $N + 2$  (в этом случае листья с номерами  $N-1$  и  $N + 1$  являются кроющими для «продолжающих» ось боковых побегов), но не в состоянии объяснить случаи возникновения цветков в позициях  $N$  и  $N + 1$ . Такие случаи редки, но имеют место и документально подтверждены (рис. 4а, см. также Dormer, Cutter, 1959).

С учетом описанных выше закономерностей, мы полностью поддерживаем мнение более ранних авторов (Raciborski, 1894a, b; Cutter, 1957a, b, 1958, 1959; Chassat, 1962; Moseley, 1972; Schneider et al., 2003; Endress, Doyle, 2009, Savinykh, Shabalkina, 2021) о моноподиальном типе нарастания корневищ *Nuphar*. Другие вопросы, обсуждаемые в работах, отмеченных выше, и далекие от своего разрешения, это: (1) расположены ли цветки на осях второго порядка по отношению к корневищу либо на осях третьего порядка (в последнем случае можно говорить о редуцированном соцветии); (2) является ли маленький чешуевидный филлом кроющей чешуей цветка или первым производным флоральной меристемы, а в случае наличия двух чешуевидных

филломов – имеют ли они сходное происхождение; (3) принадлежит ли абаксиальный филлом корневищу, при этом оказываясь смещенным на ось, развившуюся в пазухе данного филлома, либо этот филлом принадлежит боковой оси, которая, таким образом, оказывается внепазушной.

Большой интерес представляет гипотеза M.F. Moseley (1972) о побеговом происхождении базального участка оси цветоножки ниже места прикрепления чешуйки. Автор подчеркивает значение данных по васкулатуре (они описаны в работе M.F. Moseley, 1965) и гистологического анализа меристем при решении вопроса о сохранении либо нарушении геммаксиллярности в ходе формирования цветков *Nuphar*. По данным M. F. Moseley (1965), васкулатура так называемой базальной части цветоножки существенно отличается от проводящей системы удлиненной ее части. Наши предварительные наблюдения полностью подтверждают эти данные (El et al., 2020). Базальная часть оси, несущей цветок, имеет на поперечном срезе одно кольцо проводящих пучков, как это свойственно оси побега, в то время как основная удлиненная часть цветоножки на срезе имеет два концентрических кольца проводящих пучков – стелярное и кортикальное. В дистальном фрагменте базального участка боковой оси проводящие пучки формируют сплетение, представляющее собой кольцо с поперечным тяжем, и отсюда берут начало концентрические кольца проводящих пучков основной длины цветоножки (Moseley, 1965, 1972). Изучая анатомические срезы боковой оси, M. F. Moseley (1965) обнаружил перетяжку прямо над проксимальным сосудистым комплексом, которая внешне отделяла основание оси от собственно цветоножки. Отмеченные особенности васкулатуры выявляются при изучении положения прокампбиальных тяжей уже на стадии заложения чашелистиков, значительно раньше, чем цветоножка претерпевает интеркалярный рост (Moseley, 1972). M.F. Moseley (1972) отмечает, что полученные им данные, наряду с данными E.G. Cutter (1957b, 1959), показывают принадлежность чешуевидного филлома к проксимальной части боковой оси, при этом проводящий пучок чешуйки берет начало от пучков базальной части оси. Принимая во внимание сходство в расположении цветков и боковых побегов на корневище кубышки, M.F. Moseley приходит к выводу, что короткий проксимальный участок боковой оси является не частью цветоножки, а представляет собой короткую ось – либо редуцированную вегетативную (Cutter, 1957b), либо рудиментарную ось соцветия (Moseley 1972: 279, Schneider et al., 2003). По его мнению, предок *Nuphar* мог иметь соцветия с более чем одним цветком, и чешуевидный филлом (если филломов несколько, то это относится ко всем) не гомологичен частям цветка, а является брактеей. Также M.F. Moseley (1972) показал, что примордий, впоследствии формирующий описанный короткий фрагмент редуцированной боковой оси с чешуевидным филломом и собственно цветок, на ранних стадиях развития имеет такую же гистологическую зональность, как и апикальная меристема корневища. Он приводит этот факт как свидетельство в пользу интерпретации базальной части оси как редуцированной боковой ветви корневища, являющейся осью соцветия.

Однако значение данной особенности зональности меристем не следует переоценивать, поскольку подобная гистологическая зональность, как следует из данных того же автора, сохраняется и у примордия собственно цветка вплоть до ранних стадий развития андроеца (Moseley, 1972).

Таким образом, по мнению М.Ф. Мозсли (1972), цветок кубышки находится на оси третьего порядка в пазухе чешуйки. Пластохрон между образованием чешуевидного филлома и первого чашелистика гораздо длиннее, чем между формированием любых двух чашелистиков. Заложение чашелистиков происходит очень быстро, и нам не удалось найти ни одного цветка на стадии развития, соответствующей наличию лишь одного чашелистика. При исследовании ранних стадий развития цветка при помощи сканирующего электронного микроскопа заметно, что флоральная меристема четко отграничена от проксимальной части боковой оси. Анализируя эти данные, логично предположить, что чешуевидный филлом принадлежит боковой оси, а цветок формируется в пазухе данного филлома, завершая ось третьего порядка, как это и предполагает Мозсли (1972).

На первый взгляд, заложение чешуйки и цветка в виде первоначально общего зачатка подтверждает морфологическую приуроченность чешуйки к боковой оси (к сожалению, ранние стадии развития цветков с двумя чешуйками нами обнаружены и изучены не были). Однако случаи смещения кроющего листа на цветоножку (явление рекаулесценции) хорошо известны у большого числа покрытосеменных растений, в том числе у *Amborella* (Endress, Igersheim, 2000) и некоторых магнолиид (Endress, Lorence, 2020). Заложение кроющего листа и пазушного цветка в виде единого зачатка также известно у ряда таксонов (например, Remizowa et al., 2013). Наконец, принимая чешуйку (или чешуйки) кубышки как орган бокового побега, мы делаем вывод о внепазушной природе этого бокового побега (в то время как боковые вегетативные побеги кубышки пазушные). Следовательно, существует веская группа аргументов в поддержку точки зрения о том, что чешуйка кубышки (в случае наличия двух чешуек – по крайней мере, первая из них) есть орган главной оси (корневища) и представляет собой редуцированный кроющий лист цветка (Endress, Doyle, 2009). В рамках этой гипотезы цветок, таким образом, завершает ось второго, а не третьего, порядка.

Таким образом, с уверенностью можно утверждать лишь то, что цветок и абаксиальный филлом (филломы) принадлежат к осям разного порядка (El et al., 2020). Этот вывод подтверждается, в частности, относительным расположением чешуевидного филлома и чашелистиков. Хотя положение чашелистиков друг относительно друга у *Nuphar* весьма стабильно, абаксиальный филлом в большинстве случаев не вписывается в последовательность расположения чашелистиков (рис. 8 а – е). Направление, в котором «отложен» угол между

филломом и первым чашелистиком, в большинстве случаев является противоположным тому, в котором «отложен» угол между первым и вторым чашелистиками (рис. 8 а – е).

К сожалению, как и многим более ранним авторам (Schneider et al., 2003), нам не удалось изучить развитие репродуктивных единиц с двумя чешуевидными филломами. В литературе отсутствуют данные по относительному расположению чашелистиков и второго филлома. Если верна гипотеза M.F. Moseley (1972) и оба чашуевидных филлома принадлежат проксимальному участку редуцированной боковой оси, несущей цветок, то в случаях с двумя чешуйками положение чашелистиков по отношению ко второй из них должно быть таким же, как в цветках с одной чешуйкой по отношению к этой единственной чешуйке. Но наши данные этому противоречат. В обоих встреченных нами цветках с двумя филломами при основании оси второй филлом мог быть интерпретирован как предшествующий первому чашелистику член серии чашечки (рис. 8 д,е), и если это так, то данный вывод отчасти подтверждает мнение E.G. Cutter (1957), которая приходит к выводу о том, что чешуйка представляет собой первый орган на оси цветка. Однако, описанные нами случаи сохранения абаксиальной позиции единственной чешуйки при последующих сбоях в чашечке говорят о некоторой автономности чешуйки и ставят под сомнение вывод E.G. Cutter (El et al., 2020).

Также наши наблюдения позволяют уточнить данные E.G. Cutter (1957) об иннервации чешуйки у *Nuphar*. В одном из цветков с двумя чешуйками при основании цветоножки первая (базальная) чешуйка оказалась лишена проводящего пучка (рис. 7 к, л). Видимо, причиной этого является форма данной чешуйки (более короткая и широкая, чем обычно, близка к прямоугольной в сечении; чешуйки такой формы встречаются и у цветков с одной чешуйкой – см. рис. 7з, и).

Таким образом, нам представляется наиболее вероятным, что первый (и для большинства цветков единственный) чешуевидный филлом является органом фолиарного происхождения и представляет собой кроющий лист цветка, в то время как вторая, присутствующая лишь у небольшого числа цветков, принадлежит, вероятно, оси цветка и является брактеолой (профиллом). Мы предполагаем, что филлом 1 принадлежит оси второго порядка, а цветок завершает ось третьего порядка, однако трудно опровергнуть гипотезу о принадлежности филлома 1 к оси первого порядка (корневищу), в рамках которой цветок завершает ось второго порядка (Raciborski, 1894a; Chassat, 1962; Endress, Doyle, 2009, El et al, 2020).

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

Наши наблюдения подтверждают выводы более ранних авторов о закономерностях расположения вегетативных листьев, репродуктивных единиц и боковых побегов на корневищах *Nuphar* (Raciborski, 1894a; Cutter, 1957a, b, 1958, 1959; Dormer, Cutter, 1959; Chassat, 1962). Наиболее характерной особенностью является наличие пар «цветок-цветок» или «цветок-боковой побег» (в позициях N, N + 2 генетической спирали). В некоторых случаях далее следует цветок в позиции N + 4. У представителей рода *Nymphaea* такие «серии» цветков в четных позициях генетической спирали могут быть значительно длиннее. Как показали К.Ж. Dormer и Е.Г. Cutter (1959; см. также Dormer, 1965) и как подтверждает наше исследование, если в позиции N расположен цветок, то вероятность наличия цветка в позициях N + 1, N + 3 и N + 5 для *Nuphar* крайне мала (рис. 4в). К.Ж. Dormer и Е.Г. Cutter (1959) также выяснили, что наибольшая вероятность наличия еще одного цветка наблюдается на расстоянии 11-15 членов генетической спирали от пары (или от одиночного цветка, если он лишен «пары»); они интерпретировали это как периодичность с большим шагом по сравнению шагом в один орган, разделяющим членов одной пары. Однако, данные авторы не проводили анализ вероятности появления цветка на расстоянии более 21 члена генетической спирали от имеющегося цветка. Наши наблюдения подтверждают выводы о наличии зоны низкой вероятности появления цветка, соответствующей расстоянию в 11-15 членов спирали филлотаксиса от имеющегося цветка либо пары. На построенном нами графике (рис. 4в), иллюстрирующем данную тенденцию, имеется лишь слабое понижение, возможно, объясняющееся вторичным влиянием цветков, расположенных на расстоянии 11-15 членов генетической спирали. Таким образом, заметны два явления: (1) тенденция к формированию цветков в четных позициях относительно имеющегося цветка, которая исчезает после позиции N+4 у *Nuphar*, но продолжается далее по корневищу у *Nymphaea* (Dormer, Cutter, 1959); (2) ингибирование возникновения цветков на определенном расстоянии от существующего цветка или пары. Последняя тенденция особенно сильно выражена у *Nuphar advena* (К.Ж. Dormer и Е.Г. Cutter, 1959 не обнаружили ни одного цветка на расстоянии в 3-7 членов генетической спирали от имеющегося).

Следует отметить, что цветки в позициях N, N+2, N+4, хотя и разделены вегетативными листьями по ходу генетической спирали филлотаксиса, занимают соседние позиции на одной из контактных парастих. Физическое расстояние между позициями N и N+2 на толстом корневище с укороченными междоузлиями гораздо меньше, чем между позициями N и N+1. Это дает повод задуматься о возможном существовании каких-то гипотетических морфогенетических сигналов, распространяющихся вдоль парастихи и влияющих на морфологическую природу дифференцирующихся органов. В настоящий момент данная гипотеза носит чисто

умозрительный характер<sup>1</sup>. Неясным остается также и вопрос о том, почему после образования двух или трех цветков вдоль контактной парастихи *Nuphar* в дальнейшем формирование цветков вдоль нее прекращается. Нас интересовал вопрос о возможном влиянии факторов внешней среды на этот процесс. В частности, можно было бы предположить, что какие-то внешние факторы (например, завершение сезона вегетации) определяют окончание формирования цветков, закладывающихся вдоль парастихи. Однако, по нашим данным, число листьев, закладывающихся между цветками либо парами цветков, не фиксировано и варьирует в широких пределах. При этом получаемые длинные ряды последовательного расположения органов вдоль корневища, без сомнения, захватывают несколько сезонов, причем границы годичных приростов внешне никак не выражены. Поэтому теоретически остается возможность, что разное число листьев, разделяющих цветки или пары (тройки) цветков, связано с разной длиной годичных приростов. Мы считаем такую возможность маловероятной исходя из наших данных по помеченным весной корневищам. Мы установили, что за один вегетационный период на корневище может разворачиваться несколько цветков и пар цветков, разделенных разным числом вегетативных листьев. Следует, однако, отметить, что по крайней мере часть органов, функционирующих в данный вегетационный сезон, закладывается в предыдущий сезон. О динамике данного процесса косвенно можно судить по результатам проведенного нами анализа зачатков органов в терминальных почках. Мы не выявили какой-либо связи между датой сбора образца и стадиями развития цветков, найденных в их почках. Таким образом, наши предварительные данные говорят о том, что число и расположение цветков на корневищах определяется, вероятно, в первую очередь эндогенными факторами (El et al., 2020).

Не менее интригующей представляется нам закономерность расположения боковых побегов на корневище. С одной стороны, расположение боковых побегов в подавляющем большинстве случаев явно связано с расположением цветков. Каждый из боковых побегов, кроме одного, ассоциирован с цветком в положении  $N+2$  или  $N-2$  по отношению к кроющему листу побега. Однако, если цветки могут быть расположены на любых поверхностях корневища, в том числе и на нижней, боковые побеги почти во всех случаях развиваются только на боковых поверхностях. Исходя из сказанного, можно сделать предположение о возможном

---

<sup>1</sup> Эта гипотеза имеет общие черты с гипотезой множественных спиралей Л. Плантефоля, которая объясняет морфогенетическую регуляцию филлотаксиса тем, что новые примордии закладываются вплотную к уже имеющимся, вероятно, под действием стимулирующего влияния последних, причем стимулирующее влияние распространяется акропетально по спирали, совпадающей с контактной парастихой (см.: Тимонин, 2007). Идеи Л. Плантефоля о ведущей роли стимулирующих, а не ингибирующих эффектов в регуляции филлотаксиса не только не основаны на каких-либо экспериментальных данных по конкретным стимулирующим факторам, но имеют и ряд других недостатков, и поэтому в настоящее время предпочтение отдается гипотезе ингибиторных физиологических полей (см.: Тимонин, 2007; Чуб, 2010). Предложенная нами гипотеза, при некотором сходстве с идеями Л. Плантефоля, пытается объяснить не сам характер филлотаксиса, а морфологическую природу органов, развивающихся в определенных позициях генетической спирали филлотаксиса.

двухступенчатым характере регуляции морфогенеза боковых структур на корневище кубышки. Сначала относительно случайным образом, но с учетом правила N, N+2, (N+4), определяется расположение позиций органотаксиса, в которых будет развиваться боковая осевая структура, то есть на данном этапе допускается возможность ветвления как такового. Как подчеркивает J.F. Chassat (1962) и подтверждают наши данные, листья, не имеющие в пазухах боковых побегов, не имеют и каких-либо следов редуцированных пазушных почек, что необычно для покрытосеменных. Затем, на втором этапе регуляции, в тех случаях, когда один из элементов пары оказывается на боковой поверхности корневища, в нем может развиваться боковой побег<sup>2</sup>. Мы не наблюдали ранних стадий развития бокового побега, но нет никаких сомнений, что его зачаток должен иметь мало общего с зачатком цветка (к тому же побег имеет крупный кроющий лист). Данный круг вопросов должен получить разрешение при анализе большего объема материала с целью выявления редких случаев, подобных описанному нами аномальному случаю развития бокового побега на дорзальной стороне корневища, а также при использовании подходов экспериментальной ботаники, включая генетику развития. Возможно, ключевым моментом для понимания морфогенетических различий между разными сторонами корневища является скошенное положение апекса побега, которое, по нашим данным, искажает «идеальные» траектории прохождения парастих (El et al., 2020). Как подчеркивал M. Raciborski (1894a), механическое давление не играет значимой роли при развитии корневищ *Nuphar*, поскольку молодые листья и цветки не контактируют непосредственно друг с другом в апексе корневища. Наши наблюдения подтверждают этот вывод (El et al., 2020). Особенно примечательной является гомодромная природа ветвления корневищ, несмотря на существенные различия в положении органов, окружающих поковые побеги, возникающие на разных латеральных поверхностях материнского корневища. По-видимому, указанные различия появляются на поздних этапах развития побега, когда филлотаксис его боковых ветвей уже определен под влиянием эндогенных факторов. Упомянутые эндогенные факторы не обязательно являются генетическими в прямом смысле. В частности, мы не утверждаем, что направление спирали филлотаксиса побегов у *Nuphar* определяется генетически. Напротив, мы предлагаем проверяемую гипотезу о зависимости направления генетической спирали побега от положения семени на этапе его прорастания. При этом возможность прямой генетической детерминации направления спирали филлотаксиса также заслуживает рассмотрения и проверки.

---

<sup>2</sup> Однако описанный нами единственный случай наличия бокового побега в пазухе листа, расположенного на верхней стороне корневища, причем в позиции N+2 по отношению к которому в генетической спирали отсутствует цветок, невозможно объяснить в рамках данной гипотезы. Как отмечено выше, этот побег необычен и в ряде других отношений. Наличие данного исключения не отменяет необходимости объяснения четкой закономерности, выявленной для всех остальных изученных боковых побегов.

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

Интерпретация органов околоцветника представителей Nymphaeaceae и Cabombaceae как настоящих чашелистиков и лепестков является спорной, и, вероятно, уровень дифференциации околоцветника на лепестки и чашелистики у кувшинкоцветных ниже, чем у многих высших двудольных, а само становление двойного околоцветника имело место независимо от такового у прочих покрытосеменных растений (Les et al., 1999; Endress, 2001; Ronse De Craene et al., 2003; Schneider et al., 2003; Padgett, 2007; Warner et al., 2009; Ronse De Craene, 2010). Р. Нерко (1965) пришел к выводу, что лепестки *Nuphar* и *Nymphaea* не гомологичны друг другу. Мы используем понятия «чашелистик» и «лепесток» в данной работе исключительно в техническом смысле, не подразумевая гомологию органов околоцветника кувшинковых с лепестками и чашелистиками высших двудольных (см. Endress, 2006; Yoo et al., 2010; Ronse De Craene, Brockington, 2013).

Представителям секции *Nuphar*, в том числе видам, изученным нами, свойственно наличие, как правило, пяти чашелистиков (Padgett, 2007). Чашелистики имеют квинкунциальное почкосложение, что также характерно для ряда высших двудольных (Ronse De Craene, 2010). Последовательность заложения чашелистиков соответствует их почкосложению, и, вероятно, его обуславливает. Спиральная последовательность заложения чашелистиков у высших двудольных является примером спирального характера заложения органов в циклических цветках (Endress, Doyle, 2007). Две основные интерпретации расположения чашелистиков у *Nuphar* заключаются в следующем: (1) чашелистики расположены по спирали (спиральные цветки довольно распространены у базальных покрытосеменных) и (2) чашелистики, как у большинства высших двудольных, расположены циклически в одном круге, чашечка пентамерная. Однако наши данные не подтверждают ни одну из этих гипотез. Р.К. Endress (2001) отмечает, что несмотря на то, что пять чашелистиков *Nuphar* (шесть у представителей секции *Astylus*, Padgett, 2007) появляются в спиральной последовательности, они расположены в двух кругах. Вероятно, двухкруговой характер расположения чашелистиков достигается благодаря более длинному пластохрону между формированием третьего и четвертого из них (Endress, 2001). Наши данные подтверждают данную гипотезу (рис.10, 11 б – г). При этом необходимо отметить, что сама по себе задержка в заложении части чашелистиков не является доказательством их расположения в двух кругах. Известно, что, например, в ходе формирования пентамерной чашечки некоторых представителей Cistaceae четвертый и пятый чашелистики образуются после некоторой задержки, в то время как у других членов данного семейства с задержкой закладываются чашелистики с 3 по 5 (Nandi, 1998). Несколько различающиеся по продолжительности пластохроны при развитии чашелистиков описаны у некоторых представителей Hydrangeaceae

(пластохрон между образованием чашелистиков 3 и 4 иногда длиннее, Roels et al., 1997) и у некоторых представителей Loasaceae (Hufford, 1989). Наше представление о двухкруговом характере расположения чашелистиков *Nuphar* основано на результатах количественного анализа их расположения. По мнению Р.К. Endress, J. Doyle (2007), интерпретировать расположение органов цветка как спиральное или циклическое следует на основании анализа углов дивергенции между данными органами. При циклическом филлотаксисе углы между соседними органами одного круга равны между собой, но различаются между кругами. При спиральном филлотаксисе углы между последовательно расположенными на генетической спирали органами приблизительно равны между собой (Endress, 1987; Endress, Doyle, 2007). В циклической пятичленной чашечке теоретически ожидаемый угол между соседними органами равен  $72^\circ$  (8ж). В трехчленной чашечке ожидаемый угол составляет  $120^\circ$ . В пятичленной чашечке, органы которой расположены по спирали Фибоначчи, углы между смежными органами не равны между собой (вследствие равенства углов между последовательно расположенными органами). Два из пяти углов между смежными органами в этом случае должны равняться  $52.5^\circ$ , а три оставшихся –  $85^\circ$  (рис. 4з). Мы экспериментально проверили упомянутые идеи на материале *N. lutea*. На первый взгляд, полученные нами результаты не соответствуют ни одной из предложенных гипотез: средние значения для двух из пяти углов между смежными чашелистиками оказались равны примерно  $73^\circ$ , для двух других углов –  $66^\circ$  и для последнего оставшегося угла – около  $81^\circ$  (рис. 4и). Различия между этими средними значениями являются значимыми (рис. 4к). Полученные значения не имеют ничего общего с углами, предсказанными моделью Фибоначчи (рис. 4з). Мы предлагаем следующую интерпретацию полученных результатов. Имеются три чашелистика наружного круга. В отличие от распространенной ситуации, углы между этими чашелистиками наружного круга не равны между собой: в среднем  $146^\circ$  между чашелистиками 1 и 2,  $132^\circ$  между чашелистиками 2 и 3 и лишь около  $81^\circ$  между чашелистиками 3 и 1. По этой причине внутренний круг чашечки представлен лишь двумя чашелистиками: на секторе между чашелистиками 1 и 3 недостаточно места для формирования еще одного чашелистика второго круга. Чашелистики 4 и 5 внутреннего круга формируются в пространстве между чашелистиками 1 и 2 и между чашелистиками 2 и 3, где для них оказывается достаточно пространства. Наш количественный анализ показал, что для четвертого чашелистика характерно расположение строго между чашелистиками 1 и 2 наружного круга (средние углы равны  $72.5^\circ$  и  $73.6^\circ$  соответственно, но различия между данными средними значениями не значимы, рис. 4к). Пятый чашелистик занимает позицию строго между чашелистиками 2 и 3 (рис. 4и). Таким образом, для двухкруговой чашечки *N. lutea* выполняется главное свойство циклического филлотаксиса: чередование органов соседних кругов. Каждый чашелистик внутреннего круга равноудален от ближайших к нему членов наружного круга. В отличие от

спирального расположения органов, положение 4 чашелистика, по-видимому, не зависит от положения предыдущего возникшего чашелистика 3, а определяется исключительно положением чашелистиков 1 и 2. Точно так же, положение чашелистика 5 не зависит от положения чашелистика 4 (El et al., 2020).

Еще один вариант интерпретации чашечки *Nuphar*, по-видимому, не обсуждавшийся в литературе, это трактовка ее как двухкруговой с мерностью 2,5 по аналогии с интерпретацией, предложенной для цветков Polygonaceae с 5 листочками околоцветника (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2007). Для тестирования этой гипотезы было бы важно сформулировать предсказываемые в рамках нее углы между органами. По-видимому, в простейшем случае они могли бы составлять  $72^\circ$ , как и при интерпретации чашечки как пентамерной с квинкунциальным почкосложением чашелистиков, поэтому эти две гипотезы трудно разграничить при тестировании использованными в нашей работе методами. Рассмотрение цветков Polygonaceae в филогенетическом контексте говорит в пользу интерпретации цветка с 5 листочками околоцветника как пентамерного (Ronse De Craene, 2022; Sokoloff et al., 2023). В целом, слабым местом наших рассуждений о морфологической природе чашечки *Nuphar* является отсутствие в литературе количественных данных по углам между чашелистиками в цветках, которые уверенно интерпретируются всеми исследователями как пентамерные.

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

Возможности применения метода количественной оценки признаков строения цветка заслуживают особого внимания в рамках эволюционных исследований (Sauquet et al., 2017). На примере *Nuphar* видно, как по-разному могут быть сформулированы идеи, основанные на одних и тех же эмпирических наблюдениях. К примеру, L.P. Ronse De Craene с соавторами (2003) утверждает, что чашечка *Nuphar* является пентамерной в результате редукции одного из чашелистиков внутреннего круга (3 + 2). P.K. Endress (2004, 2006) описывает околоцветник *Nuphar* как спиральный, подразумевая спиральную последовательность заложения чашелистиков.

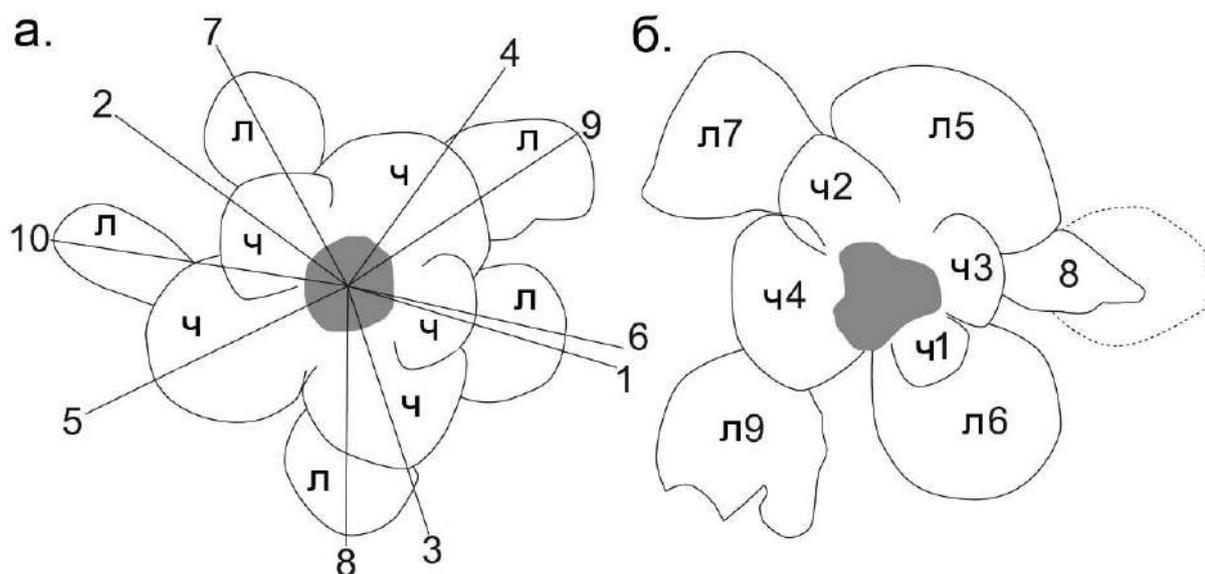
Хотелось бы подчеркнуть важность использования количественного подхода при анализе типов расположения частей цветка высших двудольных растений с пятью чашелистиками и квинкунциальным их расположением. Кажется наиболее вероятным, что расположение чашелистиков у этих растений является циклическим (Endress, Doyle, 2007), но данные по значениям углов между чашелистиками в литературе представлены редко. Возможно, последующие исследования выявят более значительную гетерогенность в данной группе по этому признаку. Например, у представителя астерид *Fouquieria columnaris* (Fouquieriaceae,

Ericales) углы между последовательно закладывающимися чашелистиками составляют  $137^\circ$ ,  $137^\circ$ ,  $155^\circ$  и  $132^\circ$  (Schönenberger, Grenhagen, 2005), то есть не равны  $2 \cdot 72 = 144^\circ$  (значению, ожидаемому для чашечки с пятью равномерно расположенными чашелистиками). Неясно, однако, сколько цветков было изучено авторами цитируемой работы для получения этих значений и вообще являются ли они средними либо результатом измерения углов в одном цветке.

Очень важным представителем семейства Nymphaeaceae, для которого остро требуются количественные данные по развитию цветка и количественные данные по флоральному филлотаксису, является *Barclaya* – род, сестринский по отношению к остальным членам семейства Nymphaeaceae за исключением *Nuphar* (Les et al., 1999; Borsch et al., 2008; Taylor, 2008; Gruenstaeudl et al., 2017; He et al., 2018). Цветок *Barclaya* имеет четыре или пять наружных элементов, обычно интерпретируемых как чашелистики (Tamura, 1982; Williamson, Schneider, 1994). Как отмечено P.S. Williamson и E.L. Schneider (1994), последовательность формирования этих элементов соответствует описанной для других представителей Nymphaeaceae sensu stricto (например, для *Nymphaea*): первым появляется передний чашелистик, затем одновременно формируются два латеральных, после чего закладывается последний, четвертый, чашелистик. Это описание соответствует цветкам *Barclaya* с четырьмя чашелистиками. По данным M. Tamura (1982), *Barclaya motleyi* имеет пять чашелистиков, расположенных квинкунциально (как и у *Nuphar* sect. *Nuphar*), однако ориентация чашелистиков относительно главной оси в данной работе не показана. Кажется маловероятным, что развитие такой чашечки проходит по однонаправленному пути, описанному для *Nymphaea* и близких к ней родов. Детальные данные по развитию чашечки *Barclaya motleyi*, к сожалению, отсутствуют. Имеется распространенное в литературе изображение цветка *Barclaya longifolia* с пятью чашелистиками, для расположения которых возможны несколько интерпретаций: (1) органы расположены по спирали и (2) расположение органов является циклическим с пятью чашелистиками в двух кругах (3+2) и пятью наружными лепестками в двух кругах (3+2) либо (3) расположение органов является циклическим с пятью чашелистиками в одном круге и 5 лепестками. Очевидно, что в данном случае необходим количественный метод исследования. Первая интерпретация противоречит идее о исходно циклическом филлотаксисе в цветках представителей порядка Nymphaeales (Endress, 2001; Schneider et al., 2003), вторая позволяет предположить плезиоморфное сходство с родом *Nuphar*, а третья противоречит концепции отсутствия стабильной пентамерии у членов базальной грады покрытосеменных растений (Sokoloff et al., 2020).

Двойной околоцветник с пентамерной чашечкой – редкая для архаичных групп покрытосеменных особенность. Однако в последние годы был описан ряд юрских ископаемых, отнесенных соответствующими авторами к покрытосеменным, в частности, *Euanthus*, *Juraherba*, *Nanjinganthus*, *Solaranthus*, *Yuhania* and *Xingxueanthus* (Wang et al., 2007; Wang, 2010, 2018; Wang,

Wang, 2010; Zheng, Wang, 2010; Han et al., 2016; Liu, Wang, 2016, 2017; Fu et al., 2018). Для *Euanthus* и *Nanjinganthus* были высказаны представления о наличии у этих растений двухкругового околоцветника, представленного пятью чашелистиками и пятью лепестками (у *Nanjinganthus* – иногда четырьмя чашелистиками и четырьмя лепестками). При этом Q. Fu с соавторами (Fu et al., 2018), а также развившие их идеи D.W. Taylor и H. Li (2018) особо подчеркивали, что пентамерный околоцветник *Nanjinganthus* напоминает околоцветник высших двудольных, обращая внимание на чередование элементов внешнего и внутреннего кругов. Таксономическое положение *Euanthus* и *Nanjinganthus* ставится под сомнение в ряде работ (Herendeen et al., 2017; Coiro et al., 2019). Использование количественного подхода к определению типа расположения элементов околоцветника *Nanjinganthus* позволило нам показать, что интерпретация околоцветника как двухкругового является неубедительной, и средние значения углов между органами скорее соответствуют закономерностям спирального филлотаксиса, что согласуется также с наблюдением о плавном изменении формы и размера органов, следующих друг за другом по данной спирали (рис. 47). При двухкруговом характере филлотаксиса в случае, если каждый круг представлен пятью членами, ожидаемые углы между смежными органами равны и составляют  $36^\circ$ , что кардинально отличается от значений, полученных для *Nanjinganthus*, и характерное для циклического филлотаксиса чередование органов соседних кругов у этого ископаемого не наблюдается (табл. 2, 3). В отсутствие других явных признаков цветковых растений, опровержение наличия у *Nanjinganthus*, а также у *Euanthus* двухкругового околоцветника с четырьмя-пятью органами в каждом круге, делает отнесение этих ископаемых к покрытосеменным недостаточно обоснованным. В последней работе Q. Fu с соавторами исследовали «завязь» *Nanjinganthus* с использованием томографа и трактуют полученные текстуры как завязь с семяпочками, однако предоставить убедительных свидетельств наличия несомненных семяпочек им не удалось (Fu et al., 2023). Таким образом, мы придерживаемся мнения, что представления о существовании юрских покрытосеменных с пентамерной чашечкой, высказанные Z.J. Liu, X. Wang (2016), а также Q. Fu с соавторами (2018, 2023), базируются на неверной интерпретации ископаемых *Nanjinganthus* и *Euanthus* и должны быть пересмотрены (Sokoloff et al., 2020).



**Рис. 47.** Рисунки ископаемого *Nanjinganthus*: **а.** Ископаемое, изображенное на рис 2С работы Q. Fu et al. (2018). **б.** Ископаемое, изображенное на рис. 2D работы Q. Fu et al. (2018). Части «цветка» пронумерованы в соответствии с нашей интерпретацией их расположения. ч – «чашелистики», л – «лепестки» в соответствии с интерпретацией Q. Fu et al. (2018). Пунктирной линией на **б.** показана возможная граница не полностью сохранившегося элемента 8 данного «цветка».

**Табл. 2.** Углы между последовательно расположенными на гипотетической спирали частями «цветка» ископаемого *Nanjinganthus*, изображенного на рис. 2С работы Q. Fu et al. (2018). Номера «частей» цветка соответствуют таковым на **рис. 47.**

Номера частей «цветка»	1/2	2/3	3/4	4/5	5/6	6/7	7/8	8/9	9/10
Угол	160°	145°	127°	153°	143°	132°	152°	125°	137°

**Табл. 3.** Углы между смежными частями «цветка» ископаемого *Nanjinganthus*, изображенного на рис. 2С работы Q. Fu et al. (2018). Номера «частей» цветка соответствуют таковым на **рис. 47.**

Номера частей «цветка»	1/6	6/9	9/4	4/7	7/2	2/10	10/5	5/8	8/3	3/1
Угол	4°	45°	20°	64°	25°	27°	35°	64°	19°	57°

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

Мы обнаружили некоторую автономность чашечки *Nuphar* от других структур в ходе ее развития. Направление «спирали» заложения чашелистиков (право- или левозакрученная) не зависит от направления генетической спирали филлотаксиса корневища, что контрастирует с сохранением хиральности при ветвлении корневища. Возможно, независимость типа почкосложения чашелистиков обусловлена тем, что чашелистики закладываются на той стадии, когда проксимальная часть боковой оси уже имеет некоторую длину (Cutter, 1957b, 1959; Moseley, 1972; наши данные). К тому же, отсутствуют эмпирические свидетельства последовательного, а не одновременного, заложения чашелистиков 1 и 2. Асимметрия появляется лишь с образованием третьего чашелистика, «левое» или «правое» положение которого, вероятно, определяется случайным образом.

Более ранние исследования показали, что в цветках *N. lutea* третий чашелистик располагается почти адаксиально, а четвертый – абаксиально (Moseley, 1972). По нашим наблюдениям, это наиболее распространенная модель расположения чашелистиков в цветках этого *N. lutea* (рис. 4а, б). Во всех рассмотренных нами цветках вида *N. pumila*, материала которого у нас было меньше, чем материала *N. lutea*, чашелистики располагались именно таким образом. В некоторых цветках *N. lutea* мы обнаружили два других, намного более редких, варианта расположения чашелистиков (рис. 4в, г). Тип налегания краев чашелистиков друг на друга в этих цветках не отличался от такового в цветках с «типичным» квинкунциальным расположением чашелистиков, что является еще одним проявлением определенной автономности в развитии чашечки (El et al., 2020).

По данным М. Ф. Moseley (1972), у *N. advena* и *N. variegata*, представителей секции *Astylus* с 3 + 3 чашелистиками, два чашелистика наружного круга располагаются в трансверзально-адаксиальных позициях, а третий – абаксиально (при этом точная последовательность их заложения не указана в этих работах). Это отличается от типичной ситуации, характерной для видов *N. lutea* и *N. pumila* (sect. *Nuphar*), у которых два первых чашелистика располагаются трансверзально-абаксиально, а третий – адаксиально. В отличие от М. Ф. Moseley (1972), М. Raciborski (1894a) указывает на расположение первых двух чашелистиков наружного круга у *N. advena* в трансверзально-абаксиальных позициях, а третьего – в адаксиальном положении. Очевидно, что необходимы детальные исследования морфологии и развития цветка у американских кубышек, возможность которых зависит от доступа к материалу.

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

Р.К. Endress (2001) выполнил важное исследование ранних стадий развития венчика у *Nuphar*. Он изучал цветки вида *N. advena* (с 3 + 3 чашелистиками) и показал, что развитие лепестков начинается с заложения шести лепестков тремя парами. Р.К. Endress (2001) подчеркивает, что цветки разных представителей порядка Nymphaeales обладают общей особенностью, которая проявляется в удвоении числа органов при переходе от второго круга органов цветка к третьему (6 тычинок у Cabombaceae, 6 лепестков у *N. advena*, 8 или 6 лепестков у *Victoria* и 8 лепестков у *Nymphaea* spp., см. также Ronse De Craene, Smets, 1993). P.J. Rudall с соавторами (2009) предположили, что в третьем семействе порядка – семействе Hydatellaceae – также может происходить удвоение элементов третьего круга, поскольку обертка репродуктивных единиц у *Trithuria occidentalis* представлена двумя наружными мутовками по два филлома и одной внутренней, в которой 4 филлома.

Нам не удалось обнаружить пары лепестков в ходе изучения развития цветка *N. lutea* и *N. pumila*. Мы предполагаем, что все лепестки в цветках этих видов расположены в одном круге. Таким образом, мы поддерживаем идею об увеличении мерности третьего круга околоцветника по сравнению с первым и вторым, но это увеличение более значительно, чем появление пар органов вместо единичных органов. Первые зачатки лепестков появляются на секторах чашелистиков наружного круга, позже зачатки лепестков возникают и на секторах чашелистиков внутреннего круга. По нашим наблюдениям, относительные размеры зачатков лепестков *N. lutea* не отражают порядок их формирования. Более крупные примордии лепестков иногда располагаются на радиусах между чашелистиками, особенно на радиусе между чашелистиками 1 и 3, то есть в положении, где можно предположить исчезновение гипотетического третьего чашелистика второго круга, что, вероятно, обусловлено пространственными факторами. Расположение множества лепестков *Nuphar* в одном круге напоминает случаи расположения в одном круге множества тычинок у некоторых неродственных кубышкам покрытосеменных растений (Nuraliev et al., 2010; Wanntorp et al., 2011). К примеру, *Polyscias waialealae* (= *Tetraplasandra waialealae*, Araliaceae) имеет 6-7 лепестков и один круг из 28-46 тычинок, и некоторые из тычинок, чередующихся с лепестками, могут значительно превышать по размеру остальные (Nuraliev et al., 2010).

По-видимому, различия в развитии венчика между *N. lutea* и *N. advena* не очень велики. Более молодой из цветков *N. advena*, показанных на рис. 9D в работе Р.К. Endress (2001), имеет три лепестка на секторе одного из чашелистиков наружного круга. Формирование лепестков на секторах чашелистиков внутреннего круга происходит на более поздних стадиях (особенно на секторах двух из чашелистиков внутреннего круга). Наша интерпретация венчика *Nuphar*

согласуется с кратким описанием, предоставленным М. Wolf (1991), который изучал один из видов кубышки с пятью чашелистиками.

Следует отметить, что увеличение мерности третьего круга органов в цветке является распространенным, но не всеобщим явлением для представителей порядка Nymphaeales. Многие виды рода *Nymphaea* subgen. *Hydrocallis* имеют несколько правильно чередующихся тетрамерных кругов лепестков (Wiersema, 1987). Таким образом, у представителей семейства Nymphaeaceae встречаются три варианта строения венчика: (1) многочисленные лепестки расположены в одном круге, (2) мерность первого круга лепестков равна мерности чашечки (обычно этом случае тетрамерной), а во втором и последующем кругах число органов удваивается и они располагаются парами, иногда с некоторыми отклонениями от теоретически ожидаемого расположения, (3) венчик состоит из многих правильно чередующихся тетрамерных кругов лепестков. Остается неясным, можно ли рассматривать описанные состояния как этапы одного эволюционного сценария. Необходимы детальные исследования развития цветков различных видов *Nymphaea* s.l., включая оценку относительных размеров примордиев лепестков и флоральной меристемы.

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

Мы придерживаемся интерпретации андрцея *Nuphar* и других представителей Nymphaeaceae как циклического с теми или иными отклонениями от «идеальной» циклической модели (Endress, 2001; Schneider et al., 2003). В работе М. Wolf (1991) приведены детальные данные по строению андрцея *Nymphaea alba* и одного из видов *Nuphar*. Автор обнаружил значительное разнообразие вариантов расположения тычинок у *Nymphaea* (см. также Ronse De Craene, Smets, 1993). В некоторых случаях, описанных М. Wolf (1991), число право- и левозакрученных парастих в андрцее соответствовало филлотаксису по Фибоначчи (с углом дивергенции  $\alpha = 137.5^\circ$ ) или филлотаксису по Лукасу ( $\alpha = 99.5^\circ$ ). Автор рассматривает данные случаи как исключения. В большинстве изученных им цветков число парастих свидетельствовало о более редких видах филлотаксиса. Например, были обнаружены цветки, имевшие 8 + 11 контактных парастих разных направлений ( $\alpha = 132.2^\circ$ ) и 9 + 10 контактных парастих ( $\alpha = 37.4^\circ$ ). Также М. Wolf (1991) описывает случаи неупорядоченного расположения тычинок. Филлотаксис андрцея в цветках изученного автором вида *Nuphar* также различался, встречались как циклические, так и спиральные варианты. В цветке с 15 лепестками (расположенными по три напротив каждого чашелистика) при типичном циклическом филлотаксисе было 30 ортостих, что прекрасно согласуется и с нашими данными. В рамках данной интерпретации, «идеальное» состояние для андрцея *N. lutea* и *N. pumila* – такое, при котором число ортостих, проходящих по радиусам между лепестками, равно числу ортостих,

проходящих по радиусам лепестков. М. Wolf (1991) показал еще один вариант организации андрогцея *Nuphar*, который близок к тому, что мы наблюдали: андрогцей с  $16 + 17 + 33$  парастихами разного направления и крутизны ( $\alpha = 21.7^\circ$ ). По мнению М. Wolf, линии, которые на рис. 16д мы рассматриваем как ортостихи, на самом деле также являются парастихами (они действительно не всегда проходят строго вертикально), и в этом случае в данном цветке можно провести  $14 + 15 + 29$  парастих.

Мы полагаем, что корректнее рассматривать цветки с  $N$  и  $N + 1$  парастихами как циклические, но с нецелой мерностью, равной  $N+1/2$ . Например, цветок на рис. 16г – ж является 14,5-мерным (El et al., 2020). Нецелая мерность возникает, в частности, в случаях, когда органы из соседних кругов срastaются между собой. Подобные ситуации известны для некоторых представителей *Caryophyllales* и по-разному интерпретируются разными исследователями (напр., Ronse De Craene et al., 1998; О.В. Юрцева, В.В. Чуб, 2005; В.В. Чуб, О.В. Юрцева, 2007).

Интересной особенностью циклических цветков с нецелой мерностью является то, что все круги в этом случае оказываются соединены в единую очень пологую спираль (на рис. 16д угол дивергенции  $\alpha = 25^\circ$ ). При рассмотрении какого-либо сектора данного цветка складывается впечатление, что мы видим чередующиеся круги тычинок, но при попытке выявить все органы одного круга оказывается, что один «круг» продолжает другой. Помимо андрогцея *Nuphar* и некоторых примеров вроде цветков *Aspidistra*, подобное явление наблюдается при тератологических изменениях вегетативных побегов некоторых покрытосеменных растений, голосеменных растений (*Gnetum*) и папоротникообразных (*Equisetum*), которым в норме свойственно накрест поперечное или мутовчатое листорасположение (напр., Venema, 1937; Snow, 1942; Bierhorst, 1971; Rutishauser, 1999).

Использование понятия нецелой мерности как подхода (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2007; Чуб, 2010), дополняющего традиционный взгляд на описанные выше цветки как на спиральные, кажется целесообразным для групп растений с циклическим филлотаксисом в цветках и нестабильной мерностью. N.A. Vislobokov с соавторами (2014) изучали подобное явление для рода однодольных растений *Aspidistra* (*Asparagaceae*). Цветки представителей *Asparagaceae* в норме имеют  $3+3$  лепестка и  $3+3$  тычинки. Помимо тримерных, у *Aspidistra* описаны также димерные, тетрамерные и пентамерные цветки. Помимо этого, известны примеры цветков с нечетным числом органов, например, с 7 лепестками и 7 тычинками (или 5 лепестками и 5 тычинками). Интерпретация таких цветков как 3,5- (2,5-) мерных является наиболее простым способом объяснения таких случаев (Vislobokov et al., 2014), в том числе при изучении эволюции признаков. Альтернативная интерпретация данных цветков предполагает, что они являются либо трехкруговыми, но другие трехкруговые цветки не встречаются у *Asparagales*, либо как спиральные, но спиральные цветки не известны для однодольных (Remizowa et al., 2010b). Если

мы принимаем, что андроцей в цветках *Nuphar* может обладать как целой, так и нецелой мерностью, тогда при анализе эволюции признака «филлотаксис андроцея» разумно рассматривать филлотаксис андроцея *Nuphar* как циклический даже в случае наличия  $N$  и  $N + 1$  парастих ротивоположных направлений, при котором тычинки оказываются расположенными по очень пологой спирали. Таким образом, использование понятия нецелой мерности хорошо согласуется с идеей о циклической природе цветков у всех *Nymphaeales*. В противном случае необходимо рассматривать признак расположения тычинок у этих растений как полиморфный, варьирующий между крайне своеобразным спиральным и циклическим.

#### 4.9. Особенности гинецея *Nuphar*

Признак наличия более лопастного рыльцевого диска традиционно использовался как ключевой при определении вида *N. pumila* (Padgett, 2007). Наше исследование показывает необходимость более детального изучения развития гинецея *N. pumila* на материале из разных местонахождений. Мы наблюдали значительное варьирование в строении гинецея у данного вида. Радиально расходящиеся бороздки между дистальными частями плодолистиков у *N. pumila* хорошо выражены, хотя некоторые из этих бороздок не доходят до края рыльцевого диска (рис. 17). У *N. lutea* такие бороздки наблюдались лишь в редких случаях на самых поздних стадиях развития цветка, и они никогда не достигали края рыльцевого диска. У североамериканского вида *N. advena* бороздки между плодолистиками полностью отсутствуют (Igersheim, Endress, 1998). Таким образом, у *Nuphar* наблюдаются варианты полного и неполного конгенитального срастания между собой асцидиатных плодолистиков. У *N. pumila* это варьирование может наблюдаться даже в пределах одного цветка. Когда имеет место неполное конгенительное срастание, его можно классифицировать как «раннее конгенительное срастание» (Sokoloff et al., 2018b), поскольку бороздки между плодолистиками отсутствуют уже на ранних стадиях развития гинецея.

Мы впервые обнаружили случаи возникновения второго круга гинецея у *N. pumila*, состоящего из стерильных плодолистиков. Это является еще одним проявлением лабильности процесса развития центра цветка *Nuphar*. У *N. lutea* (по полученным нами данным) и у *N. advena* (Igersheim, Endress, 1998; Endress, 2001) поверхность гинецея в центре несколько вогнута на ранних стадиях развития, а на более поздних этапах в центре гинецея заметны более-менее беспорядочно расположенные бороздки (рис. 32 у Igersheim, Endress, 1998 и рис. 15в, г нашей работы), которые представляют собой побочный результат закрытия центрального углубления. Закрывшееся центральное углубление можно видеть на продольных срезах молодых и зрелых цветков (Moseley, 1965, 1972). Структура, которую мы интерпретируем как одиночный центральный плодолистик, присутствующий в некоторых цветках *N. pumila* (рис. 17), не является

побочным продуктом «запечатывания» центрального углубления, потому что она имеет продольную щель, расположенную на вершине куполообразного возвышения, в точности так же, как у окружающих данную структуру по периферии плодолистиков. Более того, мы не наблюдали наличия углубления в центре гинецея *N. pumila* (рис. 10 г, д) на ранних стадиях развития цветка. Еще более показательным является цветок, описанный нами как имеющий три стерильных плодолистика внутреннего круга гинецея (рис. 10е). Данный цветок находится на более ранней стадии развития, чем цветки *N. lutea*, у которых происходит закрытие центрального углубления гинецея (рис. 15в, г). Судя по уровню развития плодолистиков и тычинок (у которых еще не различимы микроспорангии), цветок *N. pumila*, изображенный на рис. 10е, находится на стадии развития, близкой к таковой у цветка *N. lutea* на рис. 15б. Таким образом, три щелевидные бороздки в центральной части гинецея цветка на рис. 10е разумнее интерпретировать как щелевидные отверстия стерильных плодолистиков внутреннего круга. Маловероятно, что эти углубления представляют собой только появляющиеся бороздки между фертильными плодолистами, поскольку данная стадия является слишком ранней для появления бороздок между плодолистами. Помимо этого, одна из щелевидных борозд, которую мы считаем принадлежащей стерильному плодолисту внутреннего круга, расположена под заметным углом по отношению к границе между ближайшими фертильными плодолистами (рис. 10е).

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

L.P. Ronse De Craene (2018) дал обзор представлений о возможной роли механического давления при развитии цветков покрытосеменных. Он подчеркивает различия между давлением органов друг на друга на ранних и на поздних стадиях развития цветка. На поздних стадиях давление испытывают уже сформированные органы, когда влияние на их расположение уже отсутствует (Ronse De Craene, 2018). Результатом такого давления становятся отпечатки частей смежных органов друг на друге вследствие развития в пределах ограниченного пространства (Endress, 2008). Примером воздействия давления на поздних стадиях развития является андроцей *Nuphar*. Молодые зачатки тычинок все имеют более-менее одинаковую полусферическую форму у обоих рассмотренных нами видов (рис. 10в, г, 16). На поздних стадиях развития некоторые пыльники имеют необычную форму или оказываются ориентированы необычным образом. Это может быть обусловлено отклонениями от строго циклического органотаксиса андрогцея. Например, в цветке, изображенном на рис. 15г, в позиции, где можно было ожидать появление одной тычинки, располагается пара тычинок (показаны белыми звездочками). Эти две тычинки имеют необычную форму, что обусловлено, вероятно, механическим воздействием окружающих тычинок. В этом же цветке есть две асимметричные тычинки во внутренних кругах андрогцея (показаны желтыми звездочками). В данном случае асимметрия возникла в результате давления

соседней, самой внутренней, тычинки (расположена слева на рис. 15г). Тычинки внутреннего круга, в свою очередь, претерпевают сдавливание в процессе происходящего на поздних стадиях расширения рыльцевого диска. В результате того, что ортостихи на данном секторе цветка изогнуты, это давление оказывается направлено под углом к плоскости симметрии тычинки, отмеченной желтой звездочкой, и приводит к ее асимметрии. На секторах, где ортостихи не искривлены (например, в правой части рис. 17г), асимметрия внутренних тычинок не выражена. У *N. pumila* рыльцевый диск глубоко лопастный. Увеличивающиеся на поздних стадиях развития лопасти оказывают особенно сильное влияние на ориентацию тычинок внутреннего круга. Некоторые пыльники оказываются повернуты под углом  $90^\circ$  (например, угол между «п» и «п» на рис. 17в). Давление, действующее на ранних стадиях развития цветка, влияет на расположение органов и может приводить к «исчезновению» или удвоению некоторых органов (Ronse De Craene, 2018). В теории, нет никаких сомнений, что эффекты такого рода играют роль в ходе развития цветка. Однако проверить роль этих эффектов экспериментально оказывается затруднительным. В частности, у обоих рассмотренных нами видов рода мы наблюдали случаи «исчезновения» плодолистиков на радиусах необычно расположенных тычинок. Очевидно, в подобных случаях идет передача позиционной информации от андроеца к гинецею, однако происходит ли это на уровне механических давлений или более ранней разметки будущих органов, сказать затруднительно (см. также Karpunina et al., 2019).

Полученные нами данные по расположению органов в цветках *N. pumila* были использованы J.-P. Walch и S. Blaise в работе по математическому моделированию органотаксиса цветков некоторых архаичных покрытосеменных (отдельных представителей так называемой АНА-грады). Авторы пытались для каждого из рассмотренных ими растений подобрать параметры модели, разработанной ранее J.-P. Walch (2022) таким образом, чтобы при подстановке этих параметров выполнялись два условия: рассчитанные и наблюдаемые углы между органами цветка совпадали и порядок расположения органов друг относительно друга соответствовал таковому в цветках (чтобы органы не оказались «поменяны местами»). В результате такого моделирования для *N. pumila* авторы пришли к выводу, что тычинки расположены «на обоих витках логарифмической спирали» (Walch, Blaise, 2022). Интерпретация органотаксиса андроеца *Nuphar* как соответствующего очень необычному типу спирального органотаксиса может рассматриваться как альтернативная по отношению к предложенной нами интерпретации цветков как циклических с нецелой мерностью. Мы полагаем, что интерпретация цветков как циклических с нецелой мерностью является более удачным способом объяснения некоторых из наблюдаемых вариантов расположения тычинок, поскольку включает в себе попытку описать не только наблюдаемое расположение органов, но и исходное состояние, относительно которого произошел «сбой».

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

Полученные нами данные подтверждают наблюдения авторов более ранних исследований по *C. demersum* и *C. submersum* (Strasburger, 1902; Schaeppi, 1935; Raynal-Roques, 1981; Rutishauser, Sattler, 1987; Rutishauser, 1999; Iwamoto et al., 2015), а также показывают, что строение побегов *C. tanaiticum* подчиняется тем же общим закономерностям. При этом на диаграммах дефинитивных побегов (рис. 28) расположение боковых структур выглядит менее упорядоченным, чем на фото ранних стадий развития побегов (рис. 23, 27, 29). Это может быть связано с пространственным влиянием боковых структур, возникших позднее, а также с возможным изменением ориентации побега относительно поверхности воды в ходе онтогенеза (Sokoloff et al., 2022a). Несмотря на это, и при изучении фото верхушек побегов, и при анализе диаграмм дефинитивных побегов видно, что расположение боковых структур соответствует некому «общему плану» строения побегов *Ceratophyllum* (рис. 25). Боковые оси на побегах роголистника формируют до четырех ортостих, причем вегетативные боковые веточки чередуются с репродуктивными единицами вдоль ортостихи (рис. 25а). В пределах одного узла вегетативные боковые побеги и репродуктивные структуры также чередуются между собой: боковые оси одинаковой природы располагаются на противоположных радиусах узла, и каждая боковая ось в пределах узла занимает смежную позицию с боковой осью противоположной природы (рис. 25а). В большинстве узлов имеются не все четыре возможные боковые структуры, однако отсутствие их в некоторых позициях не оказывает влияния на взаимное расположение вегетативных и генеративных боковых осей в последующих узлах. Как и более ранним авторам, нам удалось наблюдать наличие ведущих ортостих на побегах *Ceratophyllum*, которым принадлежит большая часть боковых веточек и женских репродуктивных единиц. Большинство изученных нами побегов роголистника имели лишь одну ведущую ортостиху. Как и в свое время А. Raynal-Roques (1981), нам удалось наблюдать случаи перехода роли ведущей от одной ортостихи к другой, что, вероятно, связано с изменением ориентации побега относительно поверхности воды. На одном из побегов *C. tanaiticum* было две ведущие ортостихи, что, вероятно, также связано с положением данного побега относительно поверхности воды (рис. 31б). На фрагменте еще одного изученного нами побега этого вида три женские репродуктивные единицы располагались по трем ортостихам, причем две из этих женских репродуктивных единиц принадлежали одному узлу, а третья – смежному нижележащему узлу (рис. 24б). Складывается впечатление, что для *C. tanaiticum* менее строго детерминирована приуроченность женских репродуктивных единиц к одной ведущей ортостихе, чем для *C. demersum* и *C. submersum*.

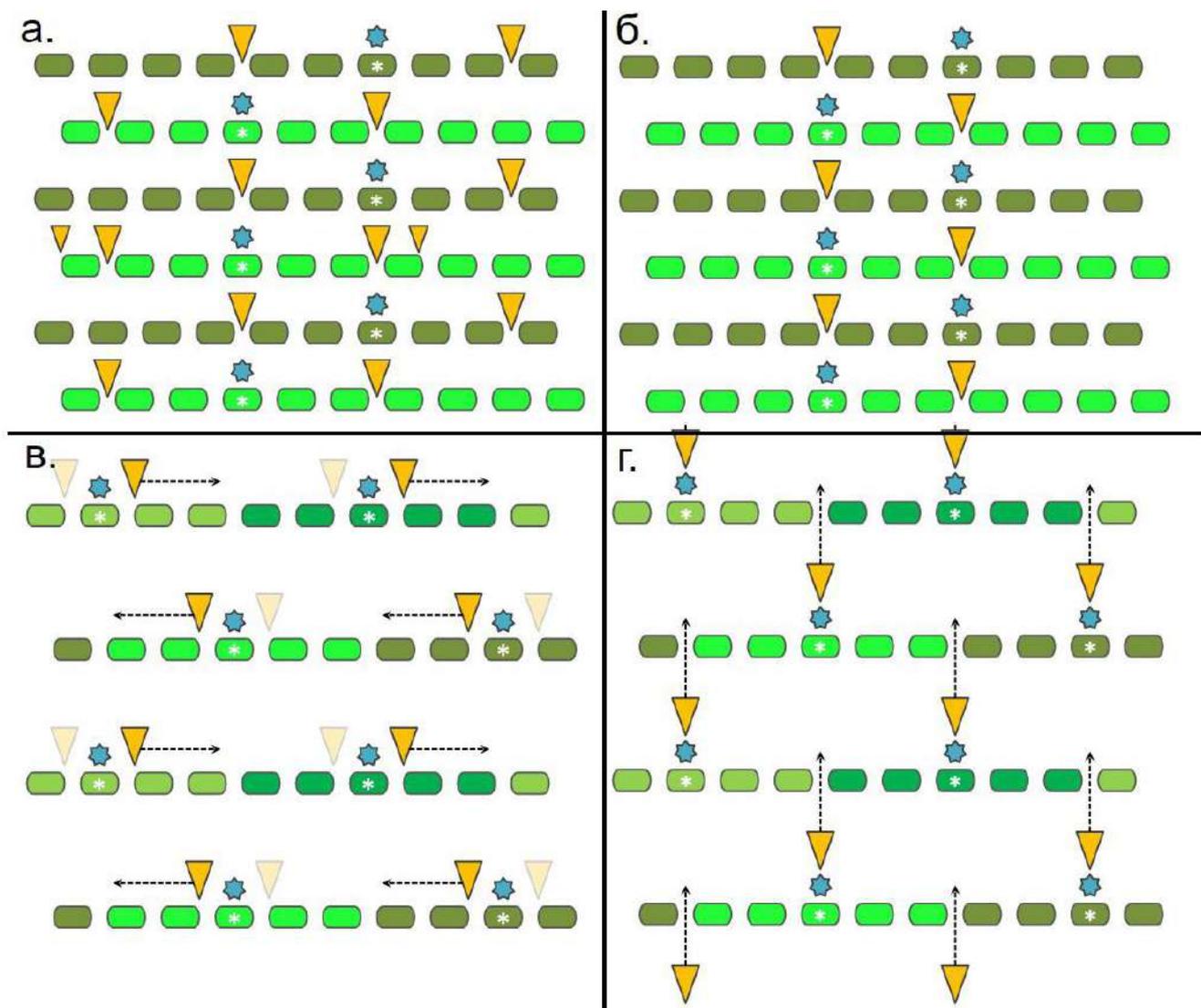
Приуроченность в ряде случаев всех боковых побегов к двум соседним ортостихам можно расценивать как результат секторальной анизокладии (Rutishauser, 1999) – систематической супрессии развития одной из двух пазушных почек каждого узла, вследствие чего главный побег приобретает дорзивентральное строение (рис. 25б). Проявлением тенденции к дорзивентральности побегов *Ceratophyllum* в случае наличия четырех ортостих, образованных боковыми структурами, можно считать отклонение значений углов между ортостихами от ожидаемых  $90^\circ$ . Подобное явление наблюдается также у других растений с дорзивентральным строением побегов и накрест супротивным филлотаксисом, например, у *Selaginella*. В рамках интерпретации филлотаксиса роголистника как двурядного (Raynal-Roques, 1981) углы дивергенции между соседними листьями сильно различаются между собой и составляют  $80^\circ$ – $280^\circ$ – $80^\circ$ – $280^\circ$ – $80^\circ$ – $280^\circ$  – явление, известное у ряда покрытосеменных растений как дорзивентральный тип двурядного филлотаксиса, или так называемая маятниковая симметрия (Goebel, 1882, Schneider, 1925, Charlton, 1998).

Нам удалось обнаружить очень редкий случай кардинального именения сформированной закономерности расположения боковых органов в пределах одного побега (рис 28в).

В литературе встречаются отдельные упоминания (Rutishauser, Sattler, 1987) случаев внепазушного расположения боковых веточек у *Ceratophyllum* на радиусах между листовидными органами. Иными словами, у этих боковых побегов отсутствует кроющий листовидный орган. Нам тоже удалось наблюдать такие случаи при изучении материала *C. submersum* и *C. tanaiticum*. С другой стороны, подобно авторам более ранних исследований (Strasburger, 1902, Schaeppi, 1935, Aboy, 1936, Les, 1986, Raynal-Roques, 1981, Rutishauser; Sattler, 1987, Rutishauser, 1999, Iwamoto et al., 2015), мы не обнаружили ни одного случая расположения репродуктивной единицы в пазухе листовидного органа – ни одна из них не имела кроющего листового сегмента. Эти наблюдения можно объяснить различиями в процессах развития вегетативных и генеративных боковых осей побега. Листовидные органы, смежные с зачатками боковых побегов, задерживаются в развитии относительно остальных листовидных органов узла. Особенно это касается листовидных органов, смежных с крупными зачатками рано развивающихся боковых веточек (Rutishauser; Sattler, 1987). Листовой сегмент узла, расположенный на одном радиусе с боковой веточкой (кроющий лист бокового побега) задерживается в развитии наиболее сильно и, по-видимому, в некоторых случаях он и вовсе не формируется. Репродуктивные единицы всегда возникают на радиусах между листовидными органами узла и, что характерно, на одном уровне с ними (в отличие от зачатков боковых веточек, которые располагаются чуть выше уровня листовидных органов узла). Таким образом, затруднительно представить расположение репродуктивной единицы на радиусе листовидного

органа узла как результат закономерностей развития побега и его боковых органов (Sokoloff et al., 2022a).

Как упоминалось выше, в работах разных исследователей можно выделить три различные интерпретации строения побеговых систем *Ceratophyllum*, в основу которых положены разные представления о филлотаксисе у роголистника (Rutishauser; Sattler, 1987, Rutishauser, 1999): (1) мутовчатое листорасположение; (2) накрест-супротивный филлотаксис с часто проявляющейся секторальной анизоклазией; (3) дорзивентральное строение побегов с двурядным листорасположением (Raynal-Roques, 1981). Гипотеза о мутовчатом филлотаксисе должна быть отвергнута на основе того, что расположение листовидных органов у роголистника гораздо более вариабельно, чем расположение боковых осей, как было показано в ряде работ (Schaepfi, 1935, Loiseau et al., 1963, Raynal-Roques, 1981), а также следует из наших наблюдений. Концепция о двурядном листорасположении и дорзивентральности побегов, предложенная А. Raynal-Roques (1981), также является сомнительной, поскольку вегетативные боковые побеги далеко не всегда приурочены к двум ортостихам (рис. 48а, б), как это было в материале, изученном данным автором. А. Iwamoto с соавторами (2015) привели примеры побегов, на которых боковые веточки формируют три явно выраженные ортостихи. Мы обнаружили побег *C. submersum*, у которого боковые веточки были расположены по всем четырем ортостихам (рис. 28а). На наш взгляд, лишь представление о накрест супротивном филлотаксисе объясняет наблюдаемые у *Ceratophyllum* закономерности расположения боковых осей. Эта гипотеза подтверждается и данными по развитию побега у зародыша *C. submersum* (Sokoloff et al., 2022a).



**Рис. 48.** Обобщенные диаграммы-развертки расположения боковых структур на побегах *Ceratophyllum*. **а., б.** Диаграммы расположения боковых структур *Ceratophyllum* в соответствии с интерпретацией филлотаксиса как двурядного. **а.** Диаграмма расположения боковых структур, при котором все вегетативные боковые побеги формируют две ортостихи, и в каждом узле имеется две (реже – четыре) репродуктивные единицы. Согласно данной интерпретации, репродуктивные единицы формируются из коллатеральных почек. **б.** Диаграммы расположения боковых структур *Ceratophyllum* в соответствии с интерпретацией филлотаксиса как двурядного с дорзивентральным строением побега. **в.** Диаграммы расположения боковых структур *Ceratophyllum* в соответствии с интерпретацией A. Iwamoto et al. (2015). **г.** Диаграммы расположения боковых структур *Ceratophyllum* в соответствии с нашей интерпретацией (Sokoloff et al, 2022a). Листовидные органы, являющиеся, согласно нашей интерпретации, производными листьев разных одних и тех же ортостих, показаны одинаковыми оттенками зеленого. На диаграммах **в., г.** боковые структуры формируют четыре ортостихи, а на диаграммах **а. и б.** – две ортостихи. Одинаковыми оттенками зеленого показаны листовидные органы, соответствующие

листьям, принадлежащим одной и той же ортостихе. Белыми звездочками отмечены листовидные органы, интерпретируемые как листовые пластинки. Оранжевые треугольники – женские либо мужские репродуктивные единицы. Синие звезды – вегетативные боковые побеги. Черные пунктирные стрелки показывают направление гипотетических сдвигов репродуктивных единиц, которые предполагаются в рамках двух различных интерпретаций (в., г.).

Основная проблема концепции накрест-супротивного филлотаксиса у *Ceratophyllum* связана с объяснением расположения репродуктивных единиц. Как и в случае *Nuphar*, при первом рассмотрении они производят впечатление внепазушных. Единственное объяснение, которое встречается в литературе на этот счет, предложено А. Iwamoto с соавторами (2015) и подразумевает возникновение репродуктивных единиц из периферических почек коллатерального комплекса, центральная почка которого дает начало вегетативной веточке (Rutishauser, Sattler, 1987, Iwamoto et al., 2015). Данное объяснение нам кажется проблематичным по ряду причин. Во-первых, репродуктивные единицы в подавляющем большинстве случаев располагаются на одном радиусе с вегетативными боковыми побегами соседних узлов – на одной ортостихе с ними (рис. 25). Если принять, что листорасположение является накрест-супротивным, то каждая репродуктивная единица находится строго между двумя листьями соответствующего узла (см. рис. 25, где предположительные производные разных листьев показаны разными оттенками зеленого). Для покрытосеменных растений характерны случаи формирования комплексов коллатеральных почек в широких листовых пазухах, таким образом, что главная и дополнительные почки оказываются расположены на секторе основания кроющего листа, не выходя за границы краев основания листа. Тогда в случае *Ceratophyllum* необходимо принять дополнительное предположение о латеральном смещении боковых почек коллатерального комплекса – смещении к их наблюдаемым позициям. Такие предположительные латеральные сдвиги показаны пунктирными стрелками на рис. 48в. При этом, теоретически, каждая репродуктивная единица может происходить как из пазухи листа, расположенного слева от нее, так и расположенного справа, однако на практике определить, из коллатерального комплекса какого листа возникла данная репродуктивная единица, не представляется возможным. К тому же, остается непонятен механизм такого точного бокового сдвига почки, в результате которого она оказывается на одной ортостихе с репродуктивными единицами и боковыми веточками других узлов.

Во-вторых, как отмечено выше, зачатки боковых веточек прикрепляются чуть выше уровня листовидных органов, что ожидаемо для пазушных структур, коими являются и гипотетические почки коллатерального комплекса. Однако репродуктивные единицы формируются на одном уровне с листовидными органами соответствующего узла. К тому же,

смежные с репродуктивными единицами листовидные органы узла, в отличие от листовидных органов, смежных с зачатком бокового побега, не испытывают задержки в заложении и развитии. Эти закономерности сложно объяснить в рамках представления о коллатеральной природе зачатков репродуктивных единиц – независимо от того, считаем ли мы филлотаксис накрест-супротивным (рис. 25) или двурядным с дорзовентральным строением побегов (рис. 48б). Основываясь на вышесказанном, мы предлагаем новую интерпретацию расположения репродуктивных структур *Ceratophyllum* (рис. 48г), согласно которой репродуктивная единица возникает из почки не коллатерального, а сериального комплекса, кроющий лист которого принадлежит нижележащему узлу побега. Таким образом, почка, дающая начало репродуктивной единице, морфологически принадлежит соседнему нижележащему узлу. В этом случае становится понятным, почему репродуктивные единицы располагаются на одних ортостихах с вегетативными боковыми побегами соседних узлов, ведь наша гипотеза предполагает не латеральный, а аксиальный сдвиг репродуктивной единицы. Такой сдвиг может быть объяснен и с точки зрения морфологии развития побега (понятие конкаулесценции, Weberling, 1989). Заложение пазушной почки происходит раньше роста междоузлия, и удлинение последнего ниже уровня пазушной почки приводит к явлению конкаулесценции, которое с онтогенетической точки зрения наиболее подробно изучено у злаков (Серебрякова, 1971). Возникновение комплексов сериальных почек, иногда в сочетании с конкаулесценцией, известно у многих групп покрытосеменных растений (Weberling, 1989; Bell et al., 2008; Endress, 2010). Так, сериальные почки известны в соцветиях ряда членов семейства Laurales, у которых они дают начало дополнительным цветкам или веточкам соцветий (Endress, Lorence, 2020). У Laurales также наблюдаются и случаи рекаулесценции (смещения кроющего листа на пазушный побег, Endress, Lorence, 2020). Дополнительные цветки встречаются в соцветиях *Amborella* (Amborellales, Endress, Igersheim, 2000). Для анализа строения побеговых систем *Ceratophyllum* важен тот факт, что наличие сериальных комплексов почек в сочетании с конкаулесценцией обнаружено у *Hedyosmum* (Chloranthaceae). Как подробно показано А.Ф. Skutch (1927), а также упоминается в ряде последующих работ (Todzia, 1988a, b; Todzia, Wood, 1988; Doria et al, 2012), в пазухе листа *Hedyosmum* развивается группа из двух сериальных почек. Основания двух листьев узла *Hedyosmum* образуют общее влагалище, защищающее зону интеркалярного роста междоузлия. После удлинения междоузлия почки оказываются расположены существенно выше узла – на уровне, где заканчивается влагалище или еще выше. Сериальные почки также, вероятно, имелись у *Alcainea eklundiae* – ископаемого члена семейства Chloranthaceae, найденного в раннедевонских отложениях Испании (Sender et al, 2021). Р.К. Endress а. J.Doyle (2009, 2015) на основе осмысления данных сравнительной морфологии поддержали гипотезу о том, что представители семейства хлорантовых являются ближайшими ныне существующими

родственниками роголистника (Antonov et al, 2000; Moore et al., 2011; Zeng et al., 2014; см. также Xue et al, 2021). Это представление также подтвердили результаты филогенетического анализа, включавшего признаки ископаемых, близких к *Chloranthaceae* и *Ceratophyllum* (Doyle, Endress, 2018; Kvaček et al., 2016; Gomez et al., 2020). Несмотря на радикальные различия в местообитаниях этих групп растений (представители хлорантовых являются наземными кустарниками и травами с простыми супротивными листьями), их объединяет с *Ceratophyllaceae* множество черт, среди которых – одногнездный гинецей с единственной свисающей ортотропной семяпочкой. Простые супротивные листья представителей *Chloranthaceae* имеют парные прилистники, занимающие пространство между черешками двух листьев одного узла – состояние, которое можно представить как гипотетическое предковое строение, на основе которого сформировался специфический подтип накрест-супротивного типа филлотаксиса *Ceratophyllum* (Sokoloff et al, 2022a). Переход к этому специфическому варианту филлотаксиса, вероятно, потребовал также превращения прилистников в узкие пластинчатые выросты с последующим увеличением их числа, как предположили в своей работе A. Iwamoto et al. (2015). Тенденцию к увеличению и варьированию числа прилистников можно проследить и среди хлорантовых, например, у *Ascarina lucida* и *Hedyosmum* (D'Arcy, Liesner, 1981). Мужские репродуктивные единицы представителей рода *Hedyosmum* (*Chloranthaceae*), который является сестринским к трем остальным родам семейства, сильно напоминают таковые *Ceratophyllum* (Endress, Doyle, 2009, 2015, Doyle, Endress, 2018, Sokoloff et al, 2022a).

Подводя итог вышесказанному, наша интерпретация морфологии побеговых систем представителей рода *Ceratophyllum* подразумевает:

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

Данное представление объясняет часто наблюдаемую последовательность в расположении боковых структур вдоль ортостихи: ... жре, бп, х, х, жре, бп, х, х, жре, бп, х, х ..., где «бп» – боковой побег, «жре» – женская репродуктивная единица, «х» - узел, где боковые структуры отсутствуют, а также хорошо согласуется со строением побеговых систем *Hedyosmum*.

В рамках предложенной гипотезы попробуем объяснить описанные A. Raynal-Roques (1981) случаи наличия в одном узле *Ceratophyllum* четырех мужских репродуктивных единиц,

две из которых были крупнее двух других (рис. 48а). Автор предположила, что все четыре репродуктивные единицы являются производными дополнительных коллатеральных почек, возникших в пазухе одного листа (в рамках представления о дорзивентральном строении побегов и двурядном типе филлотаксиса). Наша гипотеза, на первый взгляд, предполагает, что в каждом узле должно быть не более двух репродуктивных единиц (рис. 48г). Чтобы, не отвергая ее, объяснить наблюдение А. Raynal-Roques (1981), можно привести ряд аргументов. Во-первых, автор не предоставила фотографий узлов с четырьмя репродуктивными единицами, запечатлев их лишь на рисунках; у других авторов описания таких узлов отсутствуют. Во-вторых, мужские репродуктивные единицы в таких узлах, по данным А. Raynal-Roques (1981), располагались парами, в каждой из которых более развитая репродуктивная единица сидела вплотную к более молодой. Можно предположить, что более молодая единица являлась вторичным ответвлением более крупной. Ветвление женских репродуктивных единиц *Ceratophyllum* детально описано в работе Н.Е. Абов (1936). Чтобы проверить гипотезу о ветвлении мужских репродуктивных единиц, необходимо провести анализ разных стадий развития побегов с такими узлами, как описаны А. Raynal-Roques (1981). В-третьих, согласно нашей гипотезе, в некоторых случаях из двух потенциально возможных сериальных почек на деле может присутствовать только одна: либо главная (нижняя), которая даст начало вегетативному боковому побегу, либо дополнительная (верхняя), из которой разовьется репродуктивная единица. Отметим, что аналогичное допущение следует из гипотезы о коллатеральных почках при попытке применить ее к побегам *Ceratophyllum* с боковыми веточками, приуроченными к единственной ортостихе (рис. 29).

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

А. Iwamoto et al. (2003) обнаружили маленький слизевыделяющий вырост гинецея у *Ceratophyllum demersum*, сходный со слизистыми железками на концах листовидных органов и на верхушках тычинок у данного вида. По данным авторов, которые подтверждаются нашими наблюдениями, этот железистый вырост располагается в абаксиальной части гинецея терминальное завязи и выявляется лишь на ранних стадиях развития цветка. Позднее он отмирает, и на стадии цветения методом световой микроскопии часто не выявляется, а с помощью метода электронной микроскопии можно обнаружить лишь рубец от неё. Вероятно, именно это объясняет тот факт, что подобная структура не наблюдалась авторами более ранних работ, включая J.-E.-F. de Klercker (1885), хотя он в своей работе предоставил качественные иллюстрации продольных срезов гинецея *C. demersum* на разных стадиях развития, и кажется маловероятным, что такие авторы, как А. Igersheim а. Р.К. Endress (1998) и Р.К. Endress (1994,

2001), могли просто «не заметить» ее в ходе своих исследований. Трубчатая часть гинецея роголистника формируется путем интеркалярного роста выше уровня железистого придатка, в результате чего на более поздних стадиях железистый вырост (или след от него) оказывается расположен значительно базальнее отверстия гинецея и базальнее места прикрепления массивного адаксиального отростка. Согласно предположению А. Iwamoto et al. (2003), данный железистый вырост является истинной верхушкой плодолистика, и тот факт, что такой вырост всего один, показывает, что гинецей роголистника является мономерным. Следует отметить, что, согласно интерпретации А. Iwamoto et al. (2003), длинный адаксиальный нежелезистый вырост не является верхушкой плодолистика.

Железистый вырост гинецея, подобный таковому у *C. demersum*, был обнаружен Е. Strasburger (1902) и в цветках *C. submersum*.

Наши наблюдения подтверждают наличие железистого выроста абаксиальной стороны гинецея *C. demersum*, описанного А. Iwamoto et al. (2003). У видов *C. submersum* и *C. tanaiticum* железистый вырост нам удалось выявить лишь в части изученных цветков. В цветках *C. submersum* железистый вырост, если присутствовал, был очень маленьким. Вероятно, у этого вида он представляет собой рудимент слизевыделяющей железки. Полученные нами анатомические данные свидетельствуют о наличии рудимента железки даже в тех цветках *C. submersum* и *C. tanaiticum*, в которых железистый вырост внешне не выявляется.

На основе факта наличия сходных железок на концах листовидных органов побега, элеменстов обертки и на верхушках тычинок, А. Iwamoto et al. (2003) с соавторами выдвинули предположение, что описанный железистый вырост гинецея также является верхушкой филлома, в данном случае, верхушкой плодолистика. Однако, принимая во внимание полученные нами данные о расположении железистого выроста в зрелых цветках значительно ниже отверстия гинецея, такая гипотеза представляется маловероятной, поскольку в этом случае трубчатая удлиненная часть гинецея оказывается терминальнее верхушки плодолистика. Помимо этого, в одном из изученных нами цветков *C. demersum* с одногнездной завязью наблюдалось наличие двух железок на гинецее, что также противоречит предположению А. Iwamoto et al. (2003).

Нам представляется более вероятным, что железистый вырост гинецея *Ceratophyllum* является верхушкой редуцированного листочка околоцветника либо стаминодия. В этом случае завязь у роголистника оказывается нижней. Данная гипотеза согласуется и с предположением о родстве между родом *Ceratophyllum* и семейством Chloranthaceae, высказанным рядом авторов (Antonov et al., 2000; Endress, Doyle, 2009, 2015; Zeng et al., 2014). Семейство хлорантовые привлекало внимание ряда исследователей как потенциально сестринская роду *Ceratophyllum* группа. В состав семейства входит четыре ныне существующих рода растений: *Ascarina*, *Chloranthus*, *Hedyosmum*, *Sarcandra*. У представителей рода *Hedyosmum* нижняя завязь и три

листочка околоцветника (Endress 1971, 1987; Doyle, Endress, 2014; Sokoloff et al., 2018b). У *Ascarina* женский цветок редуцирован до пестика, в связи с чем установить тип завязи не удастся (Endress, 1987; Doyle, Endress, 2014). В двух ныне существующих родах хлорантовых с обоеполыми цветками (*Sarcandra* и *Chloranthus*) андроцей, представленный одной тычинкой у *Sarcandra* и тремя – у *Chloranthus*, крепится к абаксиальной стороне завязи (Swamy, 1953; Endress, 1987b), где у *Ceratophyllum* располагается железистый орган. J. Doyle и P.K. Endress (2014) не употребляют по отношению к *Sarcandra* и *Chloranthus* термин «нижняя завязь», однако это в большей степени вопрос терминологии, нежели интерпретации. Существенным является отмеченное сходство в строении гинецея представителей этих родов и рода *Ceratophyllum*. У некоторых ископаемых родственников хлорантовых и роголистниковых, в частности, *Canrightia* (Friis, Pedersen, 2011) и *Zlatkocarpus* (Kvaček, Friis, 2010), а также у вымершего представителя хлорантовых *Canrightiopsis* (Friis et al., 2015) тоже была нижняя завязь. По результатам проведенного J. Kvaček et al. (2016) морфолого-филогенетического анализа, *Canrightia* и *Zlatkocarpus* представляют собой две сестринские ветви единой клады, включающей также *Ceratophyllum* и Chloranthaceae, и у общего предка представителей данной клады была нижняя завязь. Примечательно, что предполагаемый околоцветник *Zlatkocarpus* существенно более развит как раз с абаксиальной стороны цветка (Kvaček, Friis, 2010).

Исторически завязь у *Ceratophyllum* интерпретировалась как верхняя, очевидно, вследствие того, что мутовка стерильных листовидных органов в основании цветка считалась околоцветником. Если не рассматривать данные филломы как околоцветник (Les, 1986, Endress, 1994, Endress, 2001, Endress, Doyle, 2009, 2015), то гипотеза о нижней завязи роголистника представляется нам правдоподобной, и случаи образования двух железистых выростов на гинецее *C. demersum* также согласуются с данным предположением.

Число дистальных выростов гинецея у представителей трех изученных нами видов роголистника может варьировать. Данные о спорадическом формировании «раздвоенного рыльца» у *Ceratophyllum* известны давно, хотя и не были первоначально предметом специального рассмотрения (Arber, 1920, Les, 1986). Наблюдавшиеся нами варианты числа и расположения дистальных выростов гинецея *C. demersum* могут быть как (1) следствием случайного раздвоения дистального выроста по типу фасциации, так и (2) проявлением эволюционной тенденции к формированию типичного для роголистника единственного медианно-адаксиального выроста в результате продольного срастания двух его трансверзально-адаксиальных частей, причем последние могут принадлежать как одному и тому же продолстику (гипотеза 2а), так и к разным плодолистикам (гипотеза 2б).

Случаи формирования двух трансверзальных рыльцевых выростов известны для некоторых цветковых растений. В частности, среди представителей так называемой ANA-грады

(базальной грады покрытосеменных) такое строение плодолистиков наблюдается у *Austrobaileya* (Igersheim, Endress, 1998); среди магнолиид – у представителей семейств Annonaceae и Aristolochiaceae (Igersheim, Endress, 1998). Наличие плодолистиков с двумя латеральными лопастями характерно для некоторых однодольных, в частности, для представителей семейства водных растений Hydrocharitaceae (Igersheim et al., 2001). Существенным является тот факт, что у всех вышеперечисленных растений гинецей образован несколькими плодолистиками. У роголистника, в отличие от других покрытосеменных растений с двумя лопастями рыльца, наблюдалось наличие двух неравных дистальных выростов гинецея, иногда срастающихся между собой и расположенных в разных частях гинецея (почти абаксиальный вырост наблюдался у *C. submersum* (рис. 43 г, д, е) и *C. tanaiticum* (рис. 46а, б)). Поэтому нам представляется маловероятным, что оба этих выроста принадлежат одному и тому же плодолистнику (гипотеза 2а, см. выше).

Не так просто отдать предпочтение одной из двух оставшихся гипотез: гипотезе (1) (фасциация) или гипотезе (2б) (наличие нескольких плодолистиков). Подобные проблемы необходимо решать, анализируя вариационный ряд морфологических форм в филогенетическом контексте, однако в случае роголистника это оказывается затруднительным. Обнаруженный нами цветок *C. demersum* с двухгнездной в проксимальной части и одногнездной в дистальной части завязью, имеющий два дистальных выроста равного размера (рис. 37г, 41), является существенным аргументом в пользу гипотезы о псевдомономерной природе гинецея *Ceratophyllum*. Предположение о формировании двух дистальных выростов гинецея путем фасциации также не согласуется с общим строением гинецея данного цветка: наличие двухгнездной в проксимальной части и одногнездной в дистальной части завязи не удастся представить как результат «удвоения» типичного гинецея *Ceratophyllum*. Таким образом, мы придерживаемся гипотезы (2б) о принадлежности отдельных дистальных выростов пестика разным плодолистикам. В двухгнездной части завязи указанного выше цветка две семязачки крепятся к перегородке между гнездами (аксиальная плацентация), а третий семязачаток расположен в основании дистальной одногнездной части завязи на париетальной плаценте, то есть принадлежит одновременно обоим плодолистикам. Два гнезда проксимальной части завязи расположены в медианной плоскости цветка (то есть перегородка между гнездами проходит трансверзально); два дистальных выроста расположены в трансверзальной плоскости. По расположению дистальные выросты в данном цветке напоминают комиссуральные рыльца, известные, в частности, у представителей семейства Papaveraceae (порядок Ranunculales, базальная группа настоящих двудольных), а также у представителей Aristolochiaceae (порядок Piperales, магнолииды) (Igersheim, Endress, 1998; Endress, Igersheim, 1999). В синкарпном гинецее комиссуральные рыльца располагаются на радиусах, чередующихся с радиусами

плодолистиков, и представляют собой конгенитально сросшиеся дистальные части соседних плодолистиков.

Интерпретация гинецея роголистника как возникшего в результате редукции немномерного синкарпного гинецея с комиссуральными рыльцами – это наиболее простое объяснение наблюдаемых вариантов его строения. Основным фактом, противоречащим гипотезе о мономерной природе гинецея роголистника, является расположение длинного дистального выроста гинецея на одном радиусе с семяпочкой, в то время как в рамках альтернативной псевдомномерной теории данный факт оказывается легко объясним. Результатом последовательной редукции адаксиального плодолистика в гинецее, подобном гинецею на рис. 37г, могло стать состояние одногнездного гинецея с двумя унилатерально сросшимися дистальными выростами адаксиальной части. При этом определить, симпликатной или синасцидиатной зоне пестика принадлежит единственная семяпочка, в норме присутствующая в завязи, затруднительно, поскольку различить эти зоны в настолько сильно редуцированном псевдомномерном гинецее не представляется возможным (см. Bachelier, Endress, 2007). И.И. Шамров (2009) обнаружил пестик *Ceratophyllum* с двумя семяпочками – по одной на каждой стороне одногнездной завязи. Поскольку завязь одногнездная, вероятно, что семяпочки расположены в симпликатной части пестика. К сожалению, автор не привел информации о числе и положении дистальных выростов гинецея данного цветка.

Подводя итог вышесказанному, нам представляется наиболее вероятной гипотеза о псевдомномерной природе гинецея *Ceratophyllum*, которая и ранее высказывалась в литературе (de Klercker, 1885; Шамров, 2009). В рамках этой интерпретации наблюдаемое в некоторых цветках боковое срастание дорзальных выростов двух плодолистиков, зачастую неполное, вероятно, является проявлением эволюционного процесса формирования единого крупного адаксиального выроста пестика, имеющегося в цветках большинства современных представителей рода *Ceratophyllum*. Изредка наблюдаемые случаи наличия трех, а не двух, прокамбиальных тяжей в стенке завязи роголистника, а также обнаруженный нами цветок *C. demersum* с двухгнездной в проксимальной части завязью заставляет предполагать, что гинецей *Ceratophyllum* образован тремя, а не двумя, сросшимися плодолистиками. С этой гипотезой согласуется и практически абаксиальное расположение меньшего из двух железистых выростов одного из цветков *C. demersum*, а также абаксиальное расположение зубовидного дистального выроста гинецея *C. tanaiticum*.

В соответствии с общепринятыми в настоящее время взглядами, характерным признаком, общим для *Ceratophyllum*, Chloranthaceae и большинства других представителей базальных покрытосеменных растений, является наличие асцидиатных плодолистиков без пликатной зоны, что, вероятно, представляет собой плезиоморфное состояние для цветковых растений (Endress,

Igersheim, 2000; Endress, 2001, 2015; Doyle, Endress 2018). Традиционно гинецей представителей рода *Ceratophyllum* и семейства Chloranthaceae считался мономерным. Но если принять альтернативную гипотезу строения гинецея роголистника и рассматривать его как псевдомономерный, с учетом предполагаемого родства роголистника с представителями семейства Chloranthaceae (Endress, Doyle, 2009, 2015) логично было бы пересмотреть и взгляд на возможность псевдомомерии у хлорантовых (Edwards, 1920, Swamy, 1953; Sokoloff, 2015).

Все ныне живущие представители семейства Chloranthaceae имеют одногнездную завязь со свисающей вниз семяпочкой. По мнению Р.К. Endress, такой тип гинецея вполне мог быть сформирован одним асцидиатным плодолистиком (Endress, 1971, 1987, 2001) даже несмотря на то, что у *Hedyosmum* семяпочка иннервируется очень характерным образом. Подробное описание васкулатуры цветка *Hedyosmum* предоставил в своей работе Endress (1971) для *H. mexicanum*. Завязь нижняя, в ее стенке параллельно друг другу проходят три основных проводящих пучка, медианно-адаксиальный и два трансверзально-абаксиальных. Каждый из этих пучков в дистальной части раздваивается, формируя внешний тяж, иннервирующий листочек околоцветника, и внутренний, формирующий циркулярный массив проводящей ткани непосредственно под отверстием гинецея. Проводящий пучок от рыльца сливается с этим массивом с абаксиальной стороны. Тяж проводящей ткани, снабжающий семяпочку, отходит от внутреннего ответвления медианно-адаксиального пучка стенки завязи непосредственно под кольцевым массивом проводящей ткани или почти на его уровне (Endress, 1971). В некоторых случаях один из двух трансверзально-абаксиальных проводящих пучков стенки завязи не отдает внутренней ветви, и массив проводящей ткани базальнее отверстия гинецея при этом оказывается не кольцевым, а односторонним (Endress, 1971). Также представляется вероятным, что дистальный кольцевой массив проводящей ткани, имеющийся у *H. mexicanum* и описанный Endress (1971), присутствует и у *H. nutans* (Swamy, 1953; Edwards, 1920), и его семяпочка иннервируется подобно тому, как это описано у раннемелового ископаемого *Canrightia*.

*Canrightia resinifera* (Friis, Pedersen, 2011) является вероятным родственником как Chloranthaceae, так и *Ceratophyllum* (Kvaček et al., 2016; Doyle, Endress, 2018), и гинецей этого растения можно интерпретировать как синкарпный в широком понимании этого термина (Friis, Pedersen, 2011; Doyle, Endress, 2014, 2018). Гинецей *Canrightia* довольно необычен. У этого растения была полунижняя одногнездная завязь с симметрично расположенными свисающими семяпочками, которых было от двух до пяти. Симметрично расположенные в стенке завязи проводящие пучки сливались вместе на уровне прикрепления семяпочек (Friis, Pedersen, 2011), что напоминает васкулатуру гинецея у *Hedyosmum*. Doyle и Endress (2018) обсуждают гипотезу, согласно которой общий предок *Canrightia* и клады, включающей современных представителей Chloranthaceae и *Ceratophyllum*, имел три свободных плодолистика. Однако этот сценарий

предполагает, что слияние трех свободных и, вероятно, асцидиатных плодolistиков этого гипотетического предка привело в случае *Canrightia* к формированию не многогнездной, а одногнездной завязи. Псевдомономерная интерпретация гинецея *Ceratophyllum* выдвигает на передний план альтернативную гипотезу, предполагающую, что у общего предка клады, включающей Chloranthaceae и *Ceratophyllum*, гинецей был синкарпным, сходным с таковым у *Canrightia* (Friis et al., 2015; Doyle, Endress, 2018).

Примечательным является тот факт, что плодolistики *Canrightia* (если принять, что у нее синкарпный гинецей) являются полностью пликатными, и синасцидиатная зона гинецея совершенно отсутствует. Если такое состояние гинецея принять исходным для клады хлорантовых и роголистника, то, следовательно, гинецей современных представителей семейства Chloranthaceae является псевдомономерным и проявляет поразительное вторичное сходство с одним асцидиатным плодolistиком. Мы делаем вывод, что в этом случае сходство гинецея хлорантовых и плодolistиков представителей других таксонов (например, *Amborella* - вероятная сестринская группа по отношению ко всем остальным цветковым) является удивительным примером параллельной эволюции признаков (Sokoloff et al., 2022b).

Наши данные по строению мужских репродуктивных единиц согласуются с данными более ранних авторов, которые, однако, интерпретировали мужские репродуктивные единицы и для *Ceratophyllum*, и для *Hedyosmum* по-разному, считая их либо гомологами цветка, либо соцветиями с сильно редуцированными цветками (Endress, 1987, 1994, 2001; Iwamoto et al., 2003, 2015; Endress, Doyle, 2009, 2015; Sokoloff et al., 2018b).

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

Представители двух несестринских групп покрытосеменных растений, которым посвящена наша работа – *Ceratophyllum* и *Nuphar*, обладают рядом необычных особенностей побеговых систем, которые у них оказываются во многом сходными. Так, и для побеговых систем роголистника, и для корневищ кубышки характерно кажущееся нарушение основополагающего признака семенных растений – геммаксиллярности, проявляющееся в отсутствии у репродуктивных единиц явно выраженных кроющих листьев. В случае *Nuphar* цветки производят впечатление расположенных на побеге «наравне» с листьями – как равноценные члены генетической спирали филлотаксиса. Как обосновано выше, цветки кубышки имеют латеральную, а не терминальную природу, в этом плане снова напоминая репродуктивные единицы роголистника. У *Ceratophyllum* филлотаксис, согласно интерпретации, которая кажется нам наиболее обоснованной, является накрест-супротивным, и репродуктивные единицы располагаются в узлах побега на радиусах между листовидными органами узла, то есть лишены

противолежащего листовидного органа. При этом у представителей обоих родов боковые побеги с вегетативными листьями имеют явно пазушное происхождение (отдельные случаи расположения боковых веточек *Ceratophyllum* на радиусах между листовидными органами узла являются, вероятно, результатом редукции кроющего листового сегмента, тенденция к которой проявляется в отставании этого филлома в развитии от остальных листовидных органов узла). Характерно, что у обеих групп растений вегетативные боковые побеги имеют определенные закономерности в расположении на главном побеге: у *Nuphar* они в подавляющем большинстве случаев формируются на латеральных сторонах корневища, а у *Ceratophyllum* – приурочены исключительно к выраженным на побеге ортостихам, максимальное число которых равно четырем, и не встречаются в позициях, отличных от тех, которые можно считать лежащими на одной из этих четырех ортостих.

Существенным также является наличие устойчивых связей в расположении боковых побегов и репродуктивных единиц: у *Nuphar* боковые побеги формируют с цветками «группы», занимая позицию N+2 или N-2 относительно цветка (то есть «замещаая» первый или второй цветок пары). У *Ceratophyllum* боковые веточки чередуются с репродуктивными единицами вдоль ортостих, а также в пределах каждого узла. Таким образом, становится понятно, что и у тех, и у других растений распределение боковых побегов и репродуктивных единиц регулируется общими либо, по крайней мере, тесно связанными между собой механизмами. При этом сами эти механизмы могут иметь существенные различия между представителями данных групп. Гипотеза о двухступенчатой (эндогенной и экзогенной) регуляции расположения боковых побегов *Nuphar* в «связке» с цветком, также объясняющая формирование и собственно пар (реже, «троек») цветков в позициях N, N+2 (N+4), предложена нами выше в соответствующем разделе обсуждения результатов. При этом приуроченность боковых побегов к латеральным поверхностям корневища, вероятно, обусловлена влиянием экзогенных факторов, а конкретно – фактора гравитации, действие которого на горизонтально расположенное ползучее корневище создает функциональные различия между его вентральной, дорзальной и латеральными сторонами. В случае *Ceratophyllum* наблюдаемые закономерности расположения боковых побегов и репродуктивных единиц также, по-видимому, являются результатом совместного действия ряда внутренних и внешних факторов. Кажущееся внепазушным расположение репродуктивных единиц, а также приуроченность их и боковых побегов к четырем ортостихам, в пределах которых боковые побеги и репродуктивные единицы чередуются между собой – эти закономерности, как подробно обсуждалось выше, вероятно, являются следствием накрест-супротивного листорасположения и возникновения сериальных комплексов почек в сочетании с конкаулесценцией. При этом в состав сериального комплекса входит две почки: «главная» (нижняя) из которых, если развивается, то дает начало вегетативному побегу, а

«дополнительная» (верхняя), если развивается, формирует репродуктивную единицу. Побег *Ceratophyllum*, в отличие от побегов *Nuphar*, расположены в воде более-менее вертикально с нарастающим наклоном при приближении к поверхности воды, и экзогенным фактором среды, создающим различие между сторонами побегов и влияющим на распределение боковых структур на них, является положение побега относительно поверхности воды. В результате воздействия этого фактора среди ортостих выделяется одна или, редко, две ведущие, к которым приурочены женские репродуктивные единицы (мужские также могут являться членами ведущей ортостихи, но могут и располагаться на других ортостихах побега). Иными словами, расположение побега относительно поверхности воды оказывает влияние на следующие события:

- 1) разовьется ли конкретная почка сериального комплекса (в результате большее число боковых единиц формируется на стороне побега, которая обращена к поверхности воды);
- 2) главная или дополнительная почка комплекса разовьется с большей долей вероятности (на сторонах побега, расположенных дальше от водной поверхности, чаще присутствуют вегетативные веточки, чем репродуктивные единицы);
- 3) в случае, если развивается дополнительная почка, – мужскую или женскую репродуктивную единицу она сформирует (женские репродуктивные единицы, как правило, развиваются на стороне побега, обращенной к водной поверхности).

Следует отметить, что формирование дополнительных почек в пазухах листьев является неожиданным сходством двух изученных групп растений. Однако у *Nuphar*, в отличие от *Ceratophyllum*, формируются коллатеральные, а не сериальные, комплексы почек, и формируются они в пазухах потенциально всех, как у *Ceratophyllum*, а лишь отдельных листьев. Таким образом, у *Nuphar* формирование дополнительных почек является эпизодическим, а не планомерным и определяющим внешний вид побеговой системы, как у *Ceratophyllum*. При этом у *Nuphar* в обоих обнаруженных нами случаях формирования коллатеральных комплексов обе почки комплекса являлись вегетативными.

Другое интересное заключение также следует из гипотез, объясняющих кажущееся внепазушным расположение репродуктивных единиц у *Nuphar* и *Ceratophyllum*, и касается морфологических преобразований комплекса «кроющий лист + пазушная почка». В случае *Ceratophyllum* для объяснения наблюдаемого положения репродуктивных единиц на радиусах между листовидными органами узла гипотезу о сериальных комплексах почек необходимо дополнить предположением о конкаулесценции верхней почки комплекса, то есть смещении ее из первоначального положения вверх по побегу в следующий узел. При рассуждении о порядке оси, к которой на самом деле принадлежат цветки *Nuphar*, одна из гипотез (Endress, Doyle, 2009) предполагает, что чешуевидный филлом, имеющийся при основании цветоножки, представляет

собой производное главного побега и кроющий лист цветка, который, таким образом, завершает ось второго порядка. Эта гипотеза требует дополнительного допущения о рекаулесценции (смещении кроющего листа на ось пазушного побега) у *Nuphar*. Таким образом, в случае корректности описанных гипотез, для обеих групп морфологическое преобразование исходного взаимного расположения кроющего листа и пазушного побега (в обеих группах, генеративного) проявляется в наблюдаемом внешне нарушении геммаксиллярности репродуктивных единиц (у *Ceratophyllum* – в сочетании с типом филлотаксиса).

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

И для видов рода *Nuphar*, и для представителей *Ceratophyllum* нетривиальным оказывается вопрос о гомологии тех или иных органов, относящихся к репродуктивным структурам, и границах собственно цветка. Для *Nuphar* основным проблематичным моментом является вопрос принадлежности к цветку чешуевидного филлома при основании цветоножки, а в случае наличия двух чешуевидных филломов – принадлежности каждого из них к цветку либо к несущему цветок побегу. Другой вопрос, которого мы касались выше, касается гомологии «чашелистиков» и «лепестков» кувшинкоцветных таковым высших двудольных. Репродуктивные единицы *Ceratophyllum* имеют проксимальную мутовку листовидных придатков, напоминающую околоцветник, однако, по-видимому, таковым не являющуюся. Дистальная часть мужских репродуктивных единиц роголистника представлена собранием тычинок, которая интерпретировались разными авторами либо как цветок, либо как собрание цветков (Endress, 1987, 1994, 2001; Iwamoto et al., 2003, 2015; Endress, Doyle, 2009, 2015; Sokoloff et al., 2018b). Наши наблюдения показывают, что у *C. submersum* даже на той стадии развития, когда наружные тычинки репродуктивной единицы уже созрели, в ее центре еще какое-то время продолжают возникать новые внутренние тычинки (рис. 23 в – д) – факт, который не позволяет считать мужскую репродуктивную единицу роголистника гомологом цветка, а мутовку листовидных придатков обертки – околоцветником (Endress, 1994; Endress, 2001; Endress and Doyle, 2009; Endress and Doyle, 2015). Такая же мутовка листовидных придатков присутствует и в основании женской репродуктивной единицы *Ceratophyllum*, и если, как и в случае мужской репродуктивной единицы, не гомологизировать ее с околоцветником, то собственно женский цветок принадлежит короткому специализированному боковому побегу, несущему в своей проксимальной части упомянутую мутовку элементов обертки. Этот побег является, таким образом, осью женской репродуктивной единицы. При этом определить, какая из сторон женского цветка является абаксиальной, а какая – адаксиальной относительно оси

репродуктивной единицы, несущей данный цветок, не представляется возможным (Sokoloff et al., 2022b).

Женские репродуктивные единицы *Ceratophyllum* внутри мутовки листовидных придатков обертки несут единственный пестик, который во многих случаях имеет железистый вырост, интерпретируемый нами как верхушка приросшего к нему листочка околоцветника (или стаминодия), что, по-видимому, исключает гомологию проксимальной обертки околоцветнику (Sokoloff et al., 2022b).

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

При изучении репродуктивных единиц *Nuphar* и *Ceratophyllum* мы сталкиваемся с постоянством одних признаков и изменчивостью других. Так, в цветках *Nuphar* наиболее стабильным оказывается число и взаимное расположение чашелистиков, в то время как число лепестков и, в особенности, тычинок и плодолистиков, варьирует в некоторых пределах (El et al., 2020). Круговой характер филлотаксиса андроцея и гинецея, главной и довольно устойчивой чертой которого является чередование членов соседних кругов, также подвержен более или менее существенным изменениям. Выше были описаны различные «сбои» и нарушения в расположении элементов андроцея и гинецея, в том числе, приводящие к нарушению чередования кругов. Случаи изменчивости в расположении органов цветка (в том числе доходящего до хаотического филлотаксиса) хорошо известны для различных покрытосеменных, особенно для видов с многочисленными органами цветка (напр., Endress, Doyle, 2007). Чем большее число органов (тычинок и/или плодолистиков) имеется в цветке, тем меньший размер имеют их примордии относительно апекса цветка, вследствие чего больше вероятность «нарушений» в их расположении (Endress, Armstrong, 2011; Rutishauser, 2016). В. Zagórska-Marek (1994) в своей работе показала огромное разнообразие вариантов расположения плодолистиков в цветках *Magnolia*, включая несколько «экзотических» типов. Кладистический подход требует упрощения набора данных. Проведение широкомасштабных исследований эволюции признаков с использованием доступных на данный момент методов оказывается невозможным без такого упрощения данных. Реальные таксоны обычно различаются скорее по частоте встречаемости отдельных состояний признаков, чем по числу таких состояний (Meuyen, 1973). Разнообразие вариантов филлотаксиса андроцея и гинецея в цветках *Magnolia* (в основном различные вариации спирального филлотаксиса, см. также Xu, Rudall, 2006) и в цветках *Nuphar* (в основном производные от циклического филлотаксиса) наглядно иллюстрирует данную закономерность. Многие другие морфологические признаки, если не большинство, во многих таксонах также

подчиняются подобной закономерности, и, если выборка достаточно репрезентативна, в ней выявляется варьирование состояния того или иного признака в пределах вида.

Для женских репродуктивных единиц *Ceratophyllum* характерно варьирование числа, расположения и степени срастания дистальных выростов гинецея, что вызвано другими причинами, чем описанные выше для андроцея и гинецея *Nuphar*. При этом дистальные выросты, принадлежавшие исходно разным плодолистикам, имеют тенденцию к срастанию и формированию общего массивного дистального отростка пестика. Частичной реализацией предкового состояния можно считать и обнаруженные нами случаи варьирования числа прокамбиальных тяжей в стенке завязи, а также наличия в завязи проксимальной и дистальной частей с разным числом гнезд (Sokoloff et al., 2022b).

Морфологические особенности гинецея *Ceratophyllum* следует рассматривать в контексте адаптации этих растений к погруженному образу жизни. Длинные дистальные выросты гинецея роголистника внешне напоминают нитевидные структуры – производные различных органов разных водных растений. Однако при более детальном рассмотрении дистальный вырост гинецея *Ceratophyllum* существенно отличается от его явно бифациальных листовидных органов и листовидных придатков обертки, несущих на концах одноклеточные зубчики. Во время цветения дистальные выросты гинецея роголистника располагаются параллельно поверхности воды и их роль, вероятно, заключается в улавливании пыльцевых зерен, которые выпадают из плавающих на поверхности пыльников (e.g., Strasburger, 1902; Raynal-Roques, 1981; Шамров, 1983). Объяснить с точки зрения гидродинамики и биологии опыления функцию короткого дистального отростка, присутствующего в некоторых цветках наряду с длинным дистальным выростом, затруднительно. Вероятно, наличие коротких выростов обусловлено варьированием морфологии цветка *Ceratophyllum* и не имеет адаптивного значения (Sokoloff et al., 2022b).

Интересным проявлением вариабельности развития центральной части цветков *Nuphar* наблюдавшееся нами в нескольких цветках *N. pumila* формирование внутреннего круга стерильных плодолистиков. Гинецей, состоящий из двух кругов свободных плодолистиков, описан у одного из представителей семейства Cabombaceae, *Brasenia* (Endress, 2013), и внутренний круг может быть представлен меньшим числом плодолистиков, чем наружный (Rudall et al., 2009). Гинецеи большинства представителей группы Nymphaeaceae имеют хорошо заметное продолжение оси цветка, продолжающееся выше уровня плодолистиков (Endress, 2013). Такое продолжение оси цветка, как правило, не описывают для *Nuphar* и для *Barclaya* (Williamson, Schneider, 1994; Les et al., 1999; Borsch et al., 2008). M.F. Moseley (1972) показал наличие выроста апекса цветка *Nuphar japonica*, расположенного внутри глубокого центрального углубления. Существуют опубликованные фотографии цветков *Nuphar pumila* с выраженным продолжением оси цветка в центре. На одной из таких фотографий продолжение оси цветка очень

сильно выражено и разделено на доли в дистальной части (Bétrisey, 2018). Можно предположить, что разделение данного выроста на доли происходит вследствие возникновения на нем второго круга стерильных плодolistиков. Наличие центрального выроста наблюдается у ряда таксонов, в цветках которых плодolistики во множестве образуют один круг (или ряд, в случае их спирального расположения – *Illicium*). Эти таксоны мозаично распределены по эволюционному древу покрытосеменных растений (Endress, 2013). Не вызывает удивления, что данный признак является гомоплазией для представителей семейства Nymphaeaceae. С учетом палеоботанических данных гомоплазия становится еще более выраженной (von Balthazar et al., 2008; Friis et al., 2009). Возникновение в отдельных цветках *Nuphar* центрального выроста оси иллюстрирует правило Кренке (Meuен, 1973): состояние признака, характерное для какого-либо таксона, может быть обнаружено в родственном ему таксоне в качестве редкого состояния для этого родственного таксона.

### Заключение

В ходе настоящего исследования изучены закономерности строения и развития побеговых систем и репродуктивных структур у двух видов рода *Nuphar* и трех видов рода *Ceratophyllum*. Был использован комплекс методик, включающий световую и сканирующую электронную микроскопию, а также оригинальный подход с построением диаграмм-разверток. Проведен сравнительно-морфологический анализ и предложены интерпретации наблюдаемых особенностей. На новом уровне знаний обоснована концепция моноподиального нарастания корневищ *Nuphar* и латерального положения цветков на них. Изучены количественные показатели расположения чашелистиков *Nuphar*, что дало возможность обосновать представления о расположении пяти чашелистиков в двух кругах, а не в одном пентамерном круге. Использование этого же методического аппарата позволило опровергнуть предложенную ранее интерпретацию юрского ископаемого *Nanjinganthus* как цветка с пентамерным околоцветником. Опубликованы новые данные по строению и развитию цветка европейских кубышек. Впервые документированы случаи образования второго круга плодolistиков в гинецее *Nuphar* (у *N. pumila*). Полученные данные по характеру расположению органов цветка кубышки важны для реконструкции цветка общего предка покрытосеменных. Предложена новая интерпретация строения побеговых систем в роде *Ceratophyllum* подразумевающая наличие сериальных комплексов почек в пазухах листьев. Впервые с использованием сканирующей электронной микроскопии изучены особенности развития вегетативных и репродуктивных органов *Ceratophyllum tanaiticum*. Впервые обосновано представление о наличии у *Ceratophyllum* нижней завязи, что существенно для понимания эволюции гинецея в обширной кладе, включающей большинство видов покрытосеменных растений. Проанализированы общие

особенности изученных представителей порядков Nymphaeales и Ceratophyllales, а также факторы, влияющие на формирование характерных побеговых систем и репродуктивных органов данных растений. При этом ряд вопросов заслуживает дальнейшего изучения и проработки. Так, требуется больше данных по расположению чешуевидных органов в цветках *Nuphar* с двумя чешуйками. Для лучшего понимания особенностей строения цветка архаичных покрытосеменных необходимо изучение вариантов строения центра цветка *Nuphar*, которое, как показано в настоящей работе, отличается значительной лабильностью. В рамках изучения ранней эволюции гинецея цветка важно рассмотрение бóльших выборок разных стадий развития пестиков *Ceratophyllum* с разным числом, расположением и степенью срастания нежелезистых дистальных выростов. Использование количественного подхода к изучению расположения частей цветка разных покрытосеменных растений может быть рекомендовано для установления соответствия между принятыми для того или иного представителя интерпретациями органотаксиса и наблюдаемыми значениями углов между органами.

## Выводы

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

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

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

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

5. Гинецей *Nuphar* циклический, с одним или, редко, двумя кругами плодолистиков. В последнем случае плодистики внутреннего круга стерильные. Факторы, определяющие варьирование структуры гинецея, не сводятся исключительно к характеру расположения внутренних элементов андроцея.

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

### Благодарности

Я выражаю благодарность своему научному руководителю Д.Д. Соколову; М.В. Ремизовой и другим соавторам совместных публикаций; Е.В. Печенюк за предоставленный нам для исследования материал *Ceratophyllum submersum* и *C. tanaiticum*; Ю.О. Копылову-Гуськову за помощь в обработке количественных данных по побеговым системам и цветкам *Nuphar*; А.Г. Платоновой за поддержку и ценные советы по тексту работы; И.М. Калиниченко за поддержку и помощь с оформлением списка литературы; сотрудникам Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ за участие и помощь в подготовке и изучении материала методом сканирующей электронной микроскопии.

### Список литературы

1. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петерб. ун-та. 2002. 232 с.
2. Бобров Ю.А. Жизненные формы водных трав северо-востока европейской России // Arctic Environmental Research. 2017. №2. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/zhiznennye-formy-vodnyh-trav-severo-vostoka-evropeyskoj-rossii> (дата обращения: 24.01.2023).
3. Буланый Ю. И., Чеботарева О. В. Роголистники (*Ceratophyllum*, *Ceratophyllaceae*) Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. 2012. Т. 12. №. 3. С. 56-58.
4. Винтер А.Н., Шамров И.И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 378–390.
5. Винтер А.Н., Шамров И.И. 1991б. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 75–87.
6. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчинённых единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т.89. №1. С. 100-113.
7. Завьялова Н. Е., Теклева М. В. Признаки покрытосеменных у домеловой пыльцы // Бот. журнал, 2021. Т. 106. № 7. С. 627-657

8. Каден Н.Н. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 3. С. 82 – 85.
9. Комаров В.Л. Семейство Nymphaeaceae // Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1937. С. 2–14.
10. Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток, 2008. 370 с.
11. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / сост. Р. В. Камелин и др. М., 2008. 855 с.
12. Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: официальное издание. Хабаровск, 2008. 529 с.
13. Крупкина Л.И. Семейство Nymphaeaceae // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб.: Мир и Семья, 2001. С. 25-30.
14. Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Пермь, 2006. 21 с.
15. Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
16. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
17. Мейер К.И. К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. С. 48–59.
18. Печенюк Е.В. Роголистник донской (*Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegin) в Хоперском заповеднике и его окрестностях // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2018. Материалы межрегион. науч. конф. Курск, 2018. С.47.
19. Печенюк Е.В. Редкие гидрофиты Хоперского заповедника: распространение по территории заповедника и динамика численности видов // Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. памяти А.И. Золотухина и Году экологии / под ред. А. Н. Володченко. Саратов, 2017. С. 39.
20. Печенюк Е.В. Флористическое и ценотическое разнообразие мелкого пересыхающего пруда в долгосрочном аспекте // Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. А.И. Золотухина и 85-летию Балашовского института. Балашов, 2018. С. 146.
21. Печенюк Е. В. Растительный покров средних и малых рек северо-востока Воронежской области // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Материалы лекций II-й Всерос. шк.-конф., 18 – 22 нояб. 2014 г. Борок, 2014. Т. 1. С. 39.

22. Савиных Н. П., Лелекова Е. В. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений //Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника-2005» (пос. Борок, 11—16 октября 2005 г.). Рыбинск, 2006. С. 97-105.
23. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.
24. Снигиревская Н.С. Семейство Nymphaeaceae // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. М.: Просвещение, 1980. С. 182-188.
25. Соколов Д.Д., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Ремизова М.В. Эволюция гинцея покрытосеменных растений: мономерия, псевдомономерия и миксомерия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, Биология. 2017. Т. 72. № 3. С. 115–127.
26. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы: учебное пособие / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов, Х.Х. Джалилова, Г.М. Ильина, Н.В. Чубатова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 313 с.
27. Тахтаджян А.Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // Докл. АН АрмССР. 1946. Т. 5. № 3. С. 79-86.
28. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
29. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 438 с.
30. Тимонин А.К. Ботаника. Т. 3. Высшие растения: учеб. для студ. высш. учеб. заведений. М.: Издательский центр «Академия», 2007. 352 с.
31. Шамров И.И. Антэкологическое исследование трех видов рода *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1357-1366.
32. Шамров И.И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) // Бот. журн. 1997. Т.82. № 10. С. 1-13.
33. Шамров И.И. Морфологическая природа гинцея и плода у *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) //Бот. журн. 2009. Т.94. № 7. С. 938-961.
34. Шамров И.И., Батыгина Т.Б. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства Ceratophyllaceae // Бот. журн.. 1984. Т. 69. №10. С. 1328-1335.
35. Щербаков А.В., Любезнова Н.В. Еще раз о восточноевропейских роголистниках (*Ceratophyllum* L., Ceratophyllaceae) // Материалы конф. по систематике и эволюционной морфологии растений, посвящ. 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 30 янв. – 3 февр. 2017 г.). М.: Макс-Пресс, 2017. С. 448-451.
36. Чернова А. М. Сезонная динамика продуктивности кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith (Nymphaeaceae) в малой реке Ильдь (Ярославская область) // Биол. внутр. вод. 2015. № 2. С. 60.

37. Чернова А. М. Зависимость массы корневищ *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) от их морфометрических показателей // Раст. ресурсы. 2014. Т. 50. № 1. С. 17-24.
38. Чернова А.М., Альтернативный метод определения биомассы гидрофитов на примере *Nuphar lutea* // Вода: хим. и экол.. 2012. № 9. С. 91-94.
39. Чернова А.М. К методике определения площади листьев растений семейства Nymphaeaceae Salisb. // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. 2021. Вып. 93. С. 138 – 147.
40. Чернова А.М. Механизмы адаптации кубышки желтой к неблагоприятным условиям // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2011. С. 108.
41. Чернова А. М., Папченков В.Г. Расчетный метод определения надземной фитомассы *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) по морфометрическим показателям // Раст. ресурсы. 2012. Том 48. № 4. С. 614-625.
42. Чернова А.М., Папченков В.Г. Расчетный метод определения продукции гидрофитов на примере *Nuphar lutea* (L.) Smith (Nymphaeaceae) // Ярослав. пед. вест. 2012. Т. 3. №1. С. 236-279.
43. Чернова А.М., Савиных Н. П. К формированию побеговой системы у кубышки желтой // Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации. 2010. Вып. 8. Ч.1. С.100.
44. Чернова А.М. Индивидуальное развитие кубышки спеннера (*Nuphar ×spenneriana* Gaudin) в изменяющихся условиях среды // Сборник научных трудов по материалам Международной заочной научно-практической конференции: в 5 частях. Тамбов, 2012. С.132-133.
45. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов: монография. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2010. 264 с.
46. Чуб В. В., Юрцева О. В. Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства Polygonaceae // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 114-134.
47. Юрцева О.В., Чуб В.В. Структурные типы цветков Polygonaceae и пути их преобразования: данные к построению модели развития цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т 110. № 6. С. 27-39.
48. Яценко И. О., Меликян А. П., Бобров А. В., Романов М. С. Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение Nymphaeaceae s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая Amborella) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2012. №1. URL: [https://cyberleninka.ru/article/n/struktura-plodov-nimfeynyh-karpologicheskaya-tochka-zreniya-na-sestrinskoe-polozhenie-nymphaeaceae-s-l-po-otnosheniyu-ko-vsem-ostalnym](https://cyberleninka.ru/article/n/struktura-plodov-nimfeynyh-karpologicheskaya-tochka-zreniya-na-sestrinskoe-polozhenie-nymphaeaceae-s-l-po-otnosheniyu-ko-vsem-ostalnym-pokrytosemennym-(isklyuchaya-Amborella)) (дата обращения: 24.01.2023).
49. Albert V. A., Renner T. Aquatic Angiosperm Ambiguities Answered // Nat. Plants. 2020. Vol. 6. P. 181–183.

50. Antonov A.S., Troitsky A.V., Samigullin T.K., Bobrova V.K., Valiejo-Roman K.M., Martin W. Early events in the evolution of angiosperms deduced from cp rDNA ITS 2–4 sequence comparisons // Proc. Intern. Sympos. on the Family Magnoliaceae. Beijing: Science Press, 2000. P. 210–214.
51. APG IV [Angiosperm Phylogeny Group IV]. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. of the Linn. Soc. 2016. Vol. 181. P. 1–20.
52. Arber A. Water plants. A Study of Aquatic Angiosperms. Cambridge: University Press, 1920. 436 p.
53. Asar Y., Ho S.Y.W., Sauquet H. Early diversifications of angiosperms and their insect pollinators: were they unlinked? // Trends Plant Sci. 2022. Vol. 27. № 9. P. 858 – 869.
54. *Ascarina lucida*—The University of Auckland. 2022. Available online: <https://www.nzplants.auckland.ac.nz/en/about/seed-plantsflowering/chloranthaceae/ascarina-lucida.html>.
55. Bateman R. M.. Hunting the snark: the flawed search for mythical Jurassic angiosperms // J. Exp. Bot. 2020. Vol. 71. P. 22–35.
56. Bateman R. M., Hilton J., Rudall P. J. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the ‘top-down’ and ‘bottom-up’ approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 3471–3503.
57. Bell A.D.; Bryan A. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. London: Timber Press, 1991. 360 p.
58. Benton M.J., Wilf P., Sauquet H. The Angiosperm Terrestrial Revolution and the origins of modern biodiversity // New Phytol. 2022. <https://doi.org/10.1111/nph.17822> 2021.
59. Bétrisey S. *Nuphar pumila* va-t-il Disparaître des Alpes? 2018. Available online at: <https://www.fr.ch/mhnf/culture-et-tourisme/musees/nuphar-pumila-va-t-il-disparaitre-des-alpes>.
60. Bierhorst D. W. Morphology of Vascular Plants. New York: Macmillan, 1971. 560 p.
61. Bobrov A.A., Romanov M.S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Bot. Lett. 2019. Vol. 166. № 3. P. 366–399.
62. Borsch T., Löhne C., Wiersema J. Phylogeny and evolutionary patterns in Nymphaeales: integrating genes, genomes and morphology // Taxon. 2008. Vol. 57. P. 1052–1081.
63. Borsch T., Hilu K.W., Wiersema J.H., Löhne C., Barthlott W., Wilde V. Phylogeny of *Nymphaea* (Nymphaeaceae): evidence from substitutions and microstructural changes of the chloroplast trnT-F region // Intern. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. P. 639–671.
64. Borsch T., Löhne C., Wiersema J. Phylogeny and evolutionary patterns in Nymphaeales: integrating genes, genomes and morphology // Taxon. 2008. Vol. 57. N 4. P. 1052–1081.

65. Braun A. Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maasse // *Flora*. 1835. Vol. 18. P. 145–192.
66. Charlton W.A. Pendulum symmetry. In *Symmetry in Plants* // World Scientific: Singapore. 1998. P. 61–87. ISBN 978-981-02-2621-3.
67. Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead R.G., Morgan D., Les D.H., Mishler B.D., Duvall M.R., Price R.A., Hills H.G., Qiu Y-L et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* // *Ann. Missouri Bot. Garden*. 1993. Vol. 80. P. 528–580.
68. Chassat J. F. Recherches sur la ramification chez les Nymphaeacées // *Mém. Soc. Bot. Fr.* 1962. Vol. 42. P. 72–95.
69. Chen I., Manchester S.R., Chen, Z. Anatomically preserved seeds of *Nuphar* (Nymphaeaceae) from the Early Eocene of Wutu, Shandong Province, China // *Am. J. Bot.* 2004. Vol. 91. P. 1265-1272.
70. Chernova A.M. Non-destructive estimation of the leaf area in *Nuphar lutea* L. (Nymphaeaceae) // *Phytomorphology*. 2019. Vol. 13. P. 20–25.
71. Chomicki G., Coiro M., Renner S.S. Evolution and ecology of plant architecture: integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies // *Ann. Bot.* 2017. Vol. 120. № 6. P. 855–891.
72. Coiro M., Barone Lumaga M. R. Disentangling historical signal and pollinator selection on the micromorphology of flowers: an example from the floral epidermis of the Nymphaeaceae // *Plant Biol.* 2018. Vol. 20. P. 902–915.
73. Coiro M., Doyle J. A., Hilton J. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? // *New Phytol.* 2019. Vol. 223. P. 83–99.
74. Cronquist A. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p.
75. Csiky J., Mesterhazy A., Szalontai B., Potone Olah E.: A morphological study of *Ceratophyllum tanaiticum*, a new species to the flora of Hungary // *Preslia*. 2010. Vol. 82. P. 247-259.
76. Cun D., Dai Y., Fan Y., Wang F., Liang W. Testing the effect of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* (L.) on heterotrophic bacterioplankton densities under different levels of nitrogen and phosphorus concentrations in shallow lake mesocosms // *J. of Freshwater Ecol.* 2022. Vol. 37. № 1. P. 313-328.
77. Cutter E. G. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I. Introduction: some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. // *Phytomorphology*. 1957a. Vol. 7. P. 45–56.

78. Cutter E. G. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. II. Floral development in Nuphar and Nymphaea: bracts and calyx // *Phytomorphology*. 1957b. Vol. 7. P. 57–73.
79. Cutter E. G. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae – III. Surgical experiments on leaf and bud formation // *Phytomorphology*. 1958. Vol. 8. P. 74–95.
80. Cutter E.G. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. IV. Early floral development in species of Nuphar // *Phytomorphology*. 1959. Vol. 9. P. 263–275.
81. Cutter E.G. The inception and distribution of flowers in the Nymphaeaceae // *Proc. Linn. Soc. Lond.* 1961. Vol. 172. P. 93–100.
82. D’Arcy W.G.; Liesner R.L. *Hedyosmum* (Chloranthaceae) in Panama // *Syst. Bot.* 1981. Vol. 6. P. 74–86.
83. De Vries H. On biastrepis in its relation to cultivation // *Ann. Bot.* 1899. Vol. 13. P. 395–420.
84. De-Paula O. C., Assis L. C. S., Ronse De Craene L. P. Unbuttoning the ancestral flower of angiosperms // *Trends Plant Sci.* 2018. Vol. 23. P. 551–554.
85. De Klercker J.-E.-F. Sur l’anatomie et le développement de *Ceratophyllum* // *Bihang Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar*. 1885. Vol. 9. № 10. P. 1–23.
86. Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2012. Vol. 12. P. 99–111.
87. Den Hartog C. *Ondinea*, a new genus of Nymphaeaceae // *Blumea*. 1970. Vol. 18. P. 413–417.
88. DeVore M.L., Taylor W., and Pigg K.B. *Nuphar carlquistii* sp. nov. (Nymphaeaceae): A Water Lily from the Latest Early Eocene, Republic, Washington // *Intern. J. Plant Sci.* 2015. Vol. 176. № 4. P. 365-377.
89. Dilcher D.L., Wang H. An Early Cretaceous fruit with affinities to Ceratophyllaceae // *American Journal of Botany*. 2009. Vol. 96. P. 2256–2269.
90. Doria M.G.; Pabón-Mora N.; González F. Reassessing inflorescence and floral morphology and development in *Hedyosmum* (Chloranthaceae) // *Int. J. Plant Sci.* 2012. Vol. 173. P. 735–750.
91. Dormer K.J. Correlations in plant development: general and basic aspects // *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. 1965. Bd 15, T. 1. P. 452–491.
92. Dormer K.J., Cutter, E.G. On the arrangement of flowers on the rhizomes of some Nymphaeaceae // *New Phytol.* 1959. Vol. 58. P. 176–181.
93. Doyle J. A. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower // *Int. J. Plant Sci.* 2008. Vol. 169. P. 816–843.

94. Doyle J. A. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2012. Vol. 40. P. 301–326.
95. Doyle J.A., Endress P.K. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data // *Int. J. Plant Sci.* 2000. Vol. 161. P. S121–S153.
96. Doyle J.A., Endress P.K. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: ANITA lines and relatives of Chloranthaceae // *Intern. J. Plant Sci.* 2014. Vol. 175. P. 555–600.
97. Doyle J.A., Endress P.K. Phylogenetic analyses of Cretaceous fossils related to Chloranthaceae and their evolutionary implications // *Bot. Rev.* 2018. Vol. 84. P. 156–202
98. Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // *J. Syst. Evol.* 2010. Vol. 48. P. 225–239.
99. Endress P.K. Bau der weiblichen Blüten von *Hedyosmum mexicanum* Cordemoy (Chloranthaceae) // *Botanische Jahrbücher.* 1971. Vol. 91. P. 39–60.
100. Endress P.K. The Chloranthaceae: Reproductive structures and phylogenetic position // *Bot. Jahrb.* 1987. Vol. 109. P. 153–226.
101. Endress P. K. Floral phyllotaxis and floral evolution // *Bot. Jahrb. Syst.* 1987. Vol. 108. P. 417–438.
102. Endress P. K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // *Intern. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160. P. S3–S23.
103. Endress P. K. Structure and relationships of basal relictual angiosperms // *Austral. Syst. Bot.* 2004. Vol. 17. P. 343–366.
104. Endress P.K. Evolutionary aspects of the floral structure in *Ceratophyllum* // *Plant Syst. and Evol.* 1994. Vol. 8 Suppl. P. 175–183.
105. Endress P. K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // *Adv. Bot. Res.* 2006. Vol. 44. P. 1–61.
106. Endress P. K. The whole and the parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussions on the interpretation of fragmentary floral fossils // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2008. Vol. 95. P. 101–120.
107. Endress P. K. Multicarpellate gynoecia in angiosperms: occurrence, development, organization and architectural constraints // *Bot. J. Linn. Soc.* 2013. Vol. 174. P. 1–43.
108. Endress P.K. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects // *Bot. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 178. P. 556–591.
109. Endress P.K. The flowers in basal extant angiosperms and inferences on ancestral flowers // *Intern. J. Plant Sci.* 2001. Vol. 162. P. 1111–1140.

110. Endress, P. K., and Armstrong, J. E. Floral development and floral phyllotaxis in *Anaxagorea* (Annonaceae) // *Ann. Bot.* 2011. Vol. 108. P. 835–845.
111. Endress P.K., Doyle J.A. Floral phyllotaxis in basal angiosperms: development and evolution // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. Vol. 10. P. 52–57.
112. Endress P.K., Doyle J.A. Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations // *Am. J. Bot.* 2009. Vol. 96. P. 22– 66.
113. Endress P.K, Doyle J.A. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms // *Taxon.* 2015. Vol. 64. P. 1093–1116.
114. Endress P.K, Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // *Intern. J. Plant Sci.* 2000. Vol. 161. P. S211–S223.
115. Endress P.K. Igersheim A. The reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) // *Intern. J. Plant Sci.* 2000. Vol. 161, No. S6. P. S237-S248.
116. Endress P. K., Lorence D. H. Inflorescence structure in Laurales, stable and flexible patterns // *Intern. J. Plant Sci.* 2020. Vol. 181. P. 267–283.
117. Ervik, F., Renner, S. S., and Johanson, K. A. Breeding system and pollination of *Nuphar luteum* (L.) Smith (Nymphaeaceae) in Norway // *Flora.* 1995. Vol. 190. P. 109–113.
118. Friedman W.E. Hydatellaceae are water lilies with gymnospermous tendencies // *Nature.* 2008. Vol. 453. P. 94–97.
119. Friedman W.E, Bachelier J.B, Hormaza A.I. Embryology in *Trithuria submersa* (Hydatellaceae) and relationships between embryo, endosperm, and perisperm in early-diverging flowering plants // *Amer. J. Bot.* 2012. Vol. 99. P. 1083–1095.
120. Friedman W.E, Williams J.H. Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plants lineages // *The Plant Cell.* 2004. Vol. 16. P. S119–S132.
121. Friis E.M., Iglesias A., Reguero M.A. et al. *Notonuphar antarctica*, an extinct water lily (Nymphaeales) from the Eocene of Antarctica // *Plant Syst. and Evol.* 2017. Vol. 303. P. 969–980.
122. Friis E.M, Pedersen K.R. *Canrightia resinifera* gen. et sp. nov., a new extinct angiosperm with Retimonocolpites-type pollen from the Early Cretaceous of Portugal: missing link in the eumagnoliid tree? // *Grana.* 2011. Vol. 50. P. 3–29.
123. Friis E.M., Grimm G.W., Mendes M.M., Pedersen K.R. *Canrightiopsis*, a new Early Cretaceous fossil with Clavatipollenites-type pollen bridge the gap between extinct *Canrightia* and extant Chloranthaceae // *Grana.* 2015. Vol. 54. P. 184–212.
124. Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. *Early Flowers and Angiosperm Evolution.* Cambridge: Univ. Press, 2011. 585 p.

125. Friis E.M., Pedersen K.R., von Balthazar M., Grimm G. W., Crane, P.R. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal // Intern. J. Plant Sci. 2009. Vol. 170. P. 1086–1101.
126. Fu Q., Diez J.B., Pole M., García Ávila M., Liu Z.J., Chu H., Hou Y., Yin P., Zhang G.Q., Du K. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China // eLife. 2018. Vol. 7. P. e38827.
127. Fu Q., Hou Y., Yin P., Diez J.B., García-Ávila M., Wang X. Micro-CT results exhibit ovules enclosed in the ovaries of *Nanjinganthus* // Sci. Rep. 2023. Vol. 13. P. 426.
128. Fujimoto K., Kitazawa M. S. Perianth phyllotaxis is polymorphic in the basal eudicot *Anemone* and *Eranthis* species // Front. Ecol. Evol. 2020. Vol. 8. № 70. DOI:10.3389/fevo.2020.00070
129. Galtier J., Holmes J. C. New Observations on the Branching of Carboniferous Ferns and Pteridosperms // Ann. Bot. Vol. 49. № 6. 1982. P. 737–746.
130. Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K-S., Ruhfel B.R., Soltis D.E.. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history // Amer. J. Bot. 2018. Vol. 105. P. 291–301.
131. Goebel K.E. Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse // Arb. Bot. Inst. Wuerzb. 1882. Vol. 2. P. 353–436.
132. Goremykin VV, Viola R, Hellwig FH. Removal of noisy characters from chloroplast genome-scale data suggests revision of phylogenetic placements of *Amborella* and *Ceratophyllum* // J. Mol. Evol. 2009. Vol. 68. P. 197–204.
133. Graham S.W., Iles W.J.D. Different gymnosperm outgroups have (mostly) congruent signal regarding the root of flowering plant phylogeny // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96. P. 216–227.
134. Grob V., Moline P., Pfeifer E., Novelo A.R., Rutishauser R. Developmental morphology of branching flowers in *Nymphaea prolifera* // J. Plant Res. 2006. Vol. 119. P. 561–570.
135. Grob V., Pfeifer E., Rutishauser R. Sympodial construction of Fibonacci-type leaf rosettes in *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae) // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. P. 857–863.
136. Gruenstaeudl M. Why the monophyly of Nymphaeaceae currently remains indeterminate: an assessment based on gene-wise plastid phylogenomics // Plant Syst. and Evol. 2019. Vol. 305. P. 827–836.
137. Gruenstaeudl M., Nauheimer L., Borsch T. Plastid genome structure and phylogenomics of Nymphaeales: Conserved gene order and new insights into relationships // Plant Syst. and Evol. 2017. Vol. 303. P. 1251–1270.
138. Guo X., Fang D., Sahu S.K. et al. Chloranthus genome provides insights into the early diversification of angiosperms // Nat. Commun. 2021. Vol. 12 .P. 6930.

139. Guttenberg H. V., Müller-Schröder R. Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von *Nuphar luteum* Smith // *Planta*. 1958. Vol. 51. P. 481–510.
140. Hallier H. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants // *New Phytol.* 1905. Vol. 4, No. 7. P. 151–162.
141. Haines R.W., Ly K. A. Seedlings of Nymphaeaceae // *Bot. J. Linn. Soc.* 1975. Vol. 70. P. 255–265.
142. He D., Gichira A.W., Li Z., Nzei J.M., Guo, Y., Wang, Q., et al. Intergeneric relationships within the early-diverging angiosperm family Nymphaeaceae based on chloroplast phylogenomics // *Intern. J. Mol. Sci.* 2018. Vol. 19. P. 3780.
143. Herendeen P.S., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms // *Nat. Plants*. 2017. Vol. 3. P. e17015.
144. Hiepmo P. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpiceae. II Teil // *Bot. Jahrb. Syst.* 1965. Vol. 84. P. 427–508.
145. Hufford L. Structure of the inflorescence and flower of *Petalonyx linearis* (Loasaceae) // *Plant Syst. and Evol.* 1989. Vol. 163. P. 211–226.
146. Igersheim A., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and winteroids // *Bot. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 124. P. 213–271.
147. Igersheim A., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1998. Vol. 127. P. 289–370.
148. Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // *Bot. J. Linn. Soc.* 2001. Vol. 136. P. 1–65.
149. Iwamoto A., Izumidate R., Ronse De Craene L.P. Floral anatomy and vegetative development in *Ceratophyllum demersum*: A morphological picture of an “unsolved” plant // *Amer. J. Bot.* 2015. Vol. 102. P. 1–12.
150. Iwamoto A., Shimizu A., Ohba H. Floral development and phyllotactic variation in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) // *Amer. J. Bot.* 2003. Vol. 90. P. 1124–1130.
151. Jansen R.K., Cai Z., Raubeson L.A., Daniell H., dePamphilis C.W., Leebens-Mack J., Müller K.F., Guisinger-Bellian M., Haberle R.C., Hansen A.K., Chumley T.W., Lee S-B., Peery R., McNeal J.R., Kuehl J.V., Boore J.L. Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns // *Proc. Nat. Acad. of Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 19369–19374.
152. 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: Biology of Handedness* / ed.: B. Bahadur, K. V. Krishnamurthy, M. Ghose, S. J. Adams. Boca Raton, FL: CRC Press, 2019. P. 285–300.

153. Kitazawa M. S., Fujimoto K. Spiral phyllotaxis underlies constrained variation in *Anemone* (Ranunculaceae) tepal arrangement // *J. Plant Res.* 2018. Vol. 131. P. 459–468.
154. Korn R. W. Anodic asymmetry of leaves and flowers and its relationship to phyllotaxis // *Ann. Bot.* 2006. Vol. 97. P. 1011–1015.
155. Kubitzki K., Rohwer J. G., Bittrich V. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Berlin: Springer, 1993. 203 p.
156. Kvaček J., Doyle J.A., Endress P.K., Daviero-Gomez V., Gomez B., Tekleva M. Pseudoasterophyllites cretaceus from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum* // *Taxon.* 2016. Vol. 65. P. 1345–1373.
157. Lebedeva O.A., Belyakov E.A., Lapirova A.G. Reproductive potential of yellow water-lily (*Nuphar lutea*) in the conditions of lake ecosystems // *Biosystems Diversity.* 2020. Vol. 28. №1. P. 60–67.
158. Leroy J.F. The origin of angiosperms: an unrecognized ancestral dicotyledon, *Hedyosmum* (Chloranthales), with a strobiloid flower is living today // *Taxon.* 1983. Vol. 32. P. 169–175.
159. Les D.H. Systematics and evolution of *Ceratophyllum* L. (Ceratophyllaceae): a monograph. PhD Dissertation. The Ohio State University. 1986.
160. Les D.H. The origin and affinities of the Ceratophyllaceae // *Taxon.* 1988. Vol. 37. P. 326–345.
161. Les D.H. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae), IV. Summary of proposed relationships and evolutionary trends // *Syst. Bot.* 1989. Vol. 14. P. 254–262.
162. Les D.H., Garvin D.K., Wimpee C.F. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1991. Vol. 88. P. 10119–10123.
163. Les D.H., Schneider E.L., Padgett D.J., Soltis P.S., Soltis D.E., Zanis M. Phylogeny, classification and floral evolution of water lilies (Nymphaeaceae; Nymphaeales): a synthesis of non-molecular, rbcL, matK, and 18S rDNA data // *Syst. Bot.* 1999. Vol. 24. P. 28–46.
164. Lippok B., Renner S. S. Pollination of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Europe: flies and bees rather than *Donacia* beetles // *Plant Syst. and Evol.* 1997. Vol. 207. P. 273–283.
165. Liu Z.J., Wang X.. A perfect flower from the Jurassic of China // *Hist. Biol.* 2016. Vol. 28. P. 707–719
166. Loiseau J.E.; Grangeon D. Variations phyllotaxiques chez *Ceratophyllum demersum* L. et *Hippuris vulgaris* L. // *Bull. Soc. Bot. Fr.* 1963. Vol. 110. P. 76–91.
167. Mavrodiev E.V.; Williams D.M.; Ebach M.C.; Mavrodieva A.E. *Fassetia*, a new North American genus of family Ceratophyllaceae: Evidence based on cladistic analyses of current molecular data of *Ceratophyllum* // *Austral. Syst. Bot.* 2021. Vol. 34. P. 431–437.

168. Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledones. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1950. 724 p.
169. Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. P. 205–261.
170. Mjelde M., Faafeng B. Ceratophyllum demersum hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude // Freshwater Biol. 1997. Vol. 37. P. 355-365.
171. Moore M.J., Bell C.D., Soltis P.S., Soltis D.E. Using Plastid Genome-Scale Data to Resolve Enigmatic Relationships Among Basal Angiosperms // Proc.Nat. Acad. Sci. USA. 2007. Vol. 104. P. 19363–19368.
172. Moore M.J., Hassan N., Gitzendanner M.A., Bruenn R.A., Croley M., Vandeventer A., Horn JW, Dhingra A, Brockington SF, Latvis M, Ramdial J, Alexandre R, Piedrahita A, Xi Z, Davis CC, Soltis PS, Soltis DE. Phylogenetic analysis of the plastid inverted repeat for 244 species: Insights into deeper-level angiosperm relationships from a long, slowly evolving sequence region // Intern. J. Plant Sci. 2011. Vol. 172. P. 541–558.
173. Moseley M.F. Morphological studies of the Nymphaeaceae. III. The floral anatomy of *Nuphar* // Phytomorphology. 1965. Vol. 15. P. 54–84.
174. Moseley M.F. Morphological studies of Nymphaeaceae. VI. Development of flower of *Nuphar* // Phytomorphology. 1972. Vol. 21, No. 4. P. 253-283.
175. Moseley M.F., Mehta I.J., Williamson P.S., Kosakai H. Morphological studies of the Nymphaeaceae (sensu lato). XIII. Contributions to the vegetative and floral structure of *Cabomba* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. P. 902–924.
176. Nandi O. I. Floral development and systematics of Cistaceae // Plant Syst. Evol. 1998. Vol. 212. P. 107–134.
177. Nuraliev M. S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Plant Divers. Evol. 2010. Vol. 128. P. 247–268.
178. One Thousand Plant Transcriptomes Initiative. One Thousand Plant Transcriptomes and the Phylogenomics of green Plants // Nature. 2019. Vol. 574. P. 679–685.
179. Padgett D. A monograph of *Nuphar* (Nymphaeaceae) // Rhodora. 2007. Vol. 109. No. 937. P. 1-95.
180. Petrov D.S., Korotaeva A.E., Pashkevich M.A. et al. Assessment of heavy metal accumulation potential of aquatic plants for bioindication and bioremediation of aquatic environment // Environ. Monit. Assess. 2023. Vol. 195. P. 122

181. Raciborski M. Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen // Flora. 1894a. Vol. 78. P. 244–279.
182. Raciborski M. Beiträge zur Kenntniss der Cabombeen und Nymphaeaceen // Flora. 1894b. Vol. 79. P. 92–108.
183. Raju M.V.S. Development of floral organs in the sites of leaf primordia in *Pinguicula vulgaris* // Am. J. Bot. 1969. Vol. 56. P. 507–514.
184. Raynal-Roques A. Contribution à L'étude Biomorphologique des Angiospermes Aquatiques Tropicales: Essai D'analyse De l'évolution. Ph.D. Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 1981.
185. 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. 2010a. Vol. 17. P. 77–97.
186. Remizowa M.V., Sokoloff D. D., Rudall P.J. Evolutionary history of the monocot flower // Ann. Missouri Bot. Gard. 2010b. Vol. 97. P. 617–645.
187. 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 / ed.: P. Wilkin, S. J. Mayo. Cambridge: Univ. Press, 2013. P. 185–207.
188. Reveal J.L., Chase M.W. APG III: Bibliographical information and synonymy of Magnoliidae // Phytotaxa. 2011. Vol. 19. P. 71–134.
189. Richardson F.C. Morphological studies of the Nymphaeaceae. IV. Structure and development of the flower of *Brasenia schreberi* Gmel // Univ. Calif. Publ. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1–101
190. Roels P., Ronse De Craene L.P., Smets E.F. A floral ontogenetic investigation of the Hydrangeaceae // Nord. J. Bot. 1997. Vol. 17. P. 235–254.
191. Ronse De Craene L.P. Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution. Cambridge: Univ. Press, 2010. 441 p.
192. Ronse De Craene L.P. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective // J. Plant Res. 2018. Vol. 131. P. 367–393.
193. Ronse De Craene L.P., Brockington S.F. Origin and evolution of petals in angiosperms // Plant Ecol. Evol. 2013. Vol. 146. P. 5–25.
194. Ronse De Craene L. P., Smets E.F. The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 113. P. 285–350.

195. Ronse De Craene L.P., Smets E.F., Vanvinckenroye P. Pseudodiplostemony, and its implications for the evolution of the androecium in Caryophyllaceae // *J. Plant Res.* 1998. Vol. 111. P. 25–43.
196. Ronse De Craene L.P., Soltis P.S., Soltis D.E. Evolution of floral structures in basal angiosperms // *Intern. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164. P. S329–S363.
197. Rudall P.J., Eldridge T., Tratt J., Ramsay M.M., Tuckett R.E., Smith S.Y., Collinson M.E., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Seed fertilization, development, and germination in Hydatellaceae (Nymphaeales): implications for endosperm evolution in early angiosperms // *Amer. J. Bot.* 2009. Vol. 96. P. 1581–1593.
198. Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A., Bradshaw E., Stevenson D.W., Macfarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav R., Sokoloff D.D. Comparative ovule and megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms // *Ann. Bot.* 2008. Vol. 101. P. 941–956.
199. Rudall P.J., Remizowa M. V., Prenner G., Prychid C. J., Tuckett R. E., Sokoloff D. D. Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower // *Amer. J. Bot.* 2009. Vol. 96. P. 67–82.
200. Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M. V., Conran J. G., Davis J. I., Macfarlane T. D. et al. Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage // *Amer. J. Bot.* 2007. Vol. 94. P. 1073–1092.
201. Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E., Burleigh J.G. From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes // *BMC Evol. Biol.* 2014. Vol. 14. P. 23.
202. Rümpler F., Theißen G. Reconstructing the ancestral flower of extant angiosperms – the war of the whorls is heating up // *J. Exp. Bot.* 2019. Vol. 70. P. 2615–2622.
203. Rutishauser R. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identities // *Intern. J. Plant Sci.* 1999. Vol.160. P. S81–S103.
204. Rutishauser R. Acacia (wattle) and Cananga (ylang-ylang): from spiral to whorled and irregular (chaotic) phyllotactic patterns – a pictorial report // *Acta Soc. Bot. Polon.* 2016. Vol. 85:3531.
205. Rutishauser R., Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany // *Bot. Jahrb. Syst.* 1985. Vol. 107. P. 415–455.
206. Rutishauser R.; Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. II. Case study on leaf whorls: Equisetum and Ceratophyllum // *Bot. Jahrb. Syst.* 1987. Vol. 109. P. 227–255.

207. Saarela J.M., Rai H.S., Doyle J.A., Endress P.K., Mathews S., Marchant A.D., Briggs B.G., Graham S.W. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree // *Nature*. 2007. Vol. 446. P. 312–315.
208. Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Morais E., Bull-Hereñu K., Carrive L., Chartier M., et al. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // *Nature Communications*. 2017. Vol. 8. P. 16047.
209. Sauquet H., von Balthazar M., Doyle J. A., Endress P. K., Magallón S., Staedler Y., Schönenberger J. Challenges and questions in reconstructing the ancestral flower of angiosperms: a reply to Sokoloff et al // *Amer. J. Bot.* 2018. Vol. 105. P. 127–135.
210. Sauquet H., Magallón S. Key questions and challenges in angiosperm macroevolution // *New Phytol.* 2018. Vol. 219. P. 1170–1187.
211. Savinykh N., Shabalkina S. A monopodial rosette model of shoot formation as a program of secondary-aquatic grasses appearing // *BIO Web Conf.* 38 00109. 2021. DOI: 10.1051/bioconf/20213800109
212. Schaeppi H. Untersuchungen über die Blattentwicklung bei *Ceratophyllum*, *Cabomba* und *Limnophila* // *Planta*. 1935. Vol. 24. P. 755–769.
213. Schaffner F.H. Some morphological peculiarities of the Nymphaeaceae and Helobiae // *Ohio Naturalist*. 1904. Vol. 4. P. 83-92.
214. Schneider E.L., Tucker S.C., Williamson P.S. Floral development in the Nymphaeales // *Int. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164 Suppl. P. S279–S292.
215. Schneider E.L., Williamson P.S. Nymphaeaceae // *The families and genera of vascular plants* / ed. Kubitzki. Vol. 2. Berlin: Springer, 1993. P. 486–493.
216. Schneider. O.H. Zur Kenntnis dorsiventraler Blütenstände in der Familie der Papilionaceen // *Bot. Arch.* 1925. Vol. 11. P. 26–39.
217. Schönenberger J., Grenhagen A. Early floral development and androecium organization in Fouquieriaceae (Ericales) // *Plant Syst. Evol.* 2005. Vol. 254. P. 233–249.
218. Schoute J. C. On corolla aestivation and phyllotaxis of floral phyllomes // *Verh. K. Akad. Wet. Amst. Afd. Naturkunde*. 1935. Vol. 2. P. 1–77.
219. Sehgal A., Mohan Ram HY. Comparative developmental morphology of two populations of *Ceratophyllum* L. (*Ceratophyllaceae*) and their taxonomy // *Bot. J. Linn. Soc.* 1981. Vol. 101. P. 343–356.
220. Sender L.M.; Doyle J.A.; Upchurch G.R.; Endress P.K.; Villanueva-Amadoz U.; Diez J.B. Evidence on vegetative and inflorescence morphology of Chloranthaceae (Angiospermae) from the Early Cretaceous (middle–late Albian) of Spain. // *J. Syst. Palaeontol.* 2021. Vol. 18. P. 2015–2042.

221. Skutch A.F. Peculiarities in the structure of the stem, related to the leaf-sheath, in *Hedyosmum* // *Ann. Bot.* 1927. Vol. 41. P. 715–730.
222. Smith L.T., Magdalena C., Przelomska N. A. S. et al. Revised Species Delimitation in the Giant Water Lily Genus *Victoria* (Nymphaeaceae). Confirms a New Species and Has Implications for Its Conservation // *Front. Plant Sci.* 2022. Vol. 13. P. 883151
223. Snow R. Further experiments on whorled phyllotaxis // *New Phytol.* 1942. Vol. 41. P. 108–124.
224. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Briggs B.G., Rudall P.J. Shoot architecture and branching pattern in perennial Hydatellaceae (Nymphaeales) // *Intern. J. Plant Sci.* 2009. Vol. 170. № 7. P. 869–884.
225. Sokoloff D.D. Correlations between gynoecium morphology and ovary position in angiosperm flowers: roles of developmental and terminological constraints // *Biol. Bull. Rev.* 2016. Vol. 6. P. 84–95.
226. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Bateman R. M., Rudall P. J. Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // *Amer. J. Bot.* 2018a. Vol. 105. P. 5–15.
227. 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) // *Biol. Serb.* 2018b. Vol. 40. P. 16–46.
228. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Conran J. G., Macfarlane T. D. Ramsay, M. M. Rudall P. J. Embryo and seedling morphology in *Trithuria lanterna* (Hydatellaceae, Nymphaeales): new data for infrafamilial systematics and a novel type of syncotyly // *Bot. J. Linn. Soc.* 2014. Vol. 174. P. 551–573.
229. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., El E. S., Rudall P. J., Bateman R. M. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature // *New Phytol.* 2020. Vol. 228. P. 420–426.
230. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D., Conran J. G., Yadav S. R., Rudall P. J. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels // *Taxon.* 2013. Vol. 62. P. 40–61.
231. Sokoloff D.D., El E.S., Remizowa M.V. Shoot development in members of an ancient aquatic angiosperm lineage, Ceratophyllaceae: a new interpretation facilitates comparisons with Chloranthaceae // *Symmetry.* 2022a. Vol. 14, №7. 1288.
232. Sokoloff D.D., El E.S., Pechenyuk E.V., Carrive L., Nadot S., Rudall P.J., Remizowa M.V. Refined interpretation of the female flower in *Ceratophyllum* sheds fresh light on gynoecium evolution in angiosperms // *Front. Cell Dev. Biol.* 2022b. Vol. 10. 868352.
233. Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N. et al. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa // *Amer. J. Bot.* 2011. Vol. 98. P. 704–730.

234. Strasburger E. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1902. Vol. 37. P. 477–526.
235. Swamy B.G.L. The morphology and relationships of the Chloranthaceae // *J. of Arnold Arbor.* 1953. Vol. 34. P. 375–408.
236. Szalontai B., Stranzinger S., Mesterházy A., Scribailo R.W., Les D.H., Efremov A.N., Jaco C.C., Kipriyanova L.M., Kaushik K., Laktionov A.P., Terneus E., Csiky J. Molecular phylogenetic analysis of *Ceratophyllum* L. taxa: a new perspective // *Bot. J. Linn. Soc.* 2018. Vol. 188. P. 161–172.
237. Takhtajan A. Flowering plants. Ed. 2. New York: Springer, 2009. 871 p.
238. Tamura M. Relationship of *Barclaya* and classification of Nymphaeales // *Acta Phytotax. Geobot.* 1982. Vol. 33. P. 336–345.
239. Todzia C.A. Four new species of *Hedyosmum* (Chloranthaceae) from South America // *Syst. Bot.* 1988. Vol. 13, P. 21–31.
240. Todzia C.A. Chloranthaceae: *Hedyosmum* // *Flora Neotrop.* 1988. Vol. 48. P. 1–138.
241. Todzia C.A.; Wood C.E. The genus *Hedyosmum* (Chloranthaceae) in the West Indies // *J. Arnold Arbor.* 1988. Vol. 69. P. 51–63.
242. Raciborski D. W. Phylogenetic analysis of Cabombaceae and Nymphaeaceae based on vegetative and leaf architectural characters // *Taxon.* 2008. Vol. 57. P. 1082–1095.
243. Tillich H.-J. Die Keimpflanzen der Nymphaeaceae – monocotyl oder dicotyl? // *Flora.* 1990. Vol. 184. P. 169–176.
244. Trecul A. Recherches sur la structure et le développement du *Nuphar lutea* // *Ann. Sci. Nat. Bot.* 1845. Vol. 3. P. 286–345.
245. Troll W. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. IV. Über das Gynaeceum der Nymphaeaceen // *Planta.* 1933. Vol. 21. P. 447–485.
246. Venema H. J. Studies in tropical teratology // *Blumea Suppl.* 1937. Vol. 1. № 1. P. 87–96.
247. Vislobokov N.A., Sokoloff D.D., Degtjareva G.V., Valiejo-Roman C.M., Kuznetsov A.N., Nuraliev M.S. *Aspidistra paucitepala* (Asparagaceae), a new species with occurrence of the lowest tepal number in flowers of Asparagales // *Phytotaxa.* 2014. Vol. 161. № 4. P. 270–282.
248. Volkova P.A., Arutyunyan N.G., Schanzer I.A., Chemeris E.V., Bobrov A.A. Genetic variability of Eurasian *Nuphar* species unravels possible routes in which freshwater plants could fill their wide areas // *Aquatic Bot.* 2018. Vol. 145. P. 49–57.
249. Von Balthazar M., Pedersen K. R., Crane P. R., Friis E. M. 2008. *Carpestella lacunata* gen. et sp. nov., a new basal angiosperm flower from the Early Cretaceous (Early to Middle Albian) of eastern North America // *Intern. J. Plant Sci.* 2008. Vol. 169. P. 890–898.

250. Walch J.-P. Modeling phyllotaxis: From the inhibition potential to the real plant // *J. Theor. Biol.* 2022. Vol. 553. ISSN 0022-5193.
251. Walch J.-P., Blaise S. Modeling basal angiosperm floral phyllotaxis // *Botany Letters*. 2022. Vol. 169. P. 305 - 318.
252. Wang X. *The Dawn Angiosperms: Uncovering the Origin of Flowering Plants*. Berlin: Springer, 2018. 238 p.
253. Wang H, Dilcher DL. A new species of *Donlesia* (Ceratophyllaceae) from the Early Cretaceous of Kansas, USA // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2018. Vol. 252. P. 20–28.
254. Wanntorp L., Puglisi C., Penneys D., Ronse De Craene L. P. Multiplications of floral organs in flowers: a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales) // *Flowers on the Tree of Life* / ed.: L. Wanntorp and L. P. Ronse De Craene. Cambridge: Univ. Press, 2011. P. 218–235.
255. Warner K. A., Rudall P. J., Frohlich M. W. Environmental control of sepalness and petalness in perianth organs of waterlilies: a new Mosaic Theory for the evolutionary origin of a differentiated perianth // *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60. P. 3559–3574.
256. Weberling F. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Univ. Press, 1989. 432 p.
257. Weidlich W.H. The organization of the vascular system in the stems of the Nymphaeaceae. I. *Nymphaea* subgenera *Castalia* and *Hydrocallis* // *Amer. J. Bot.* 1976a. Vol. 63. P. 499–509.
258. Weidlich W.H. The organization of the vascular system in the stems of the Nymphaeaceae. II. *Nymphaea* subgenera *Anechya*, *Lotos* and *Brachyceras* // *Amer. J. Bot.* 1976b. Vol. 63. P. 1365–1379.
259. Weidlich W.H. The organization of the vascular system in the stems of the Nymphaeaceae. III. *Victoria* and *Euryale* // *Amer. J. Bot.* 1908. Vol. 67, №. 5. P. 790-803.
260. Wiersema J. H. A monograph of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae) // *Syst. Bot.* 1987. Vol. 16. P. 1–112.
261. Williams J.H., Friedman W.E. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage // *Nature*. 2002. Vol. 415. P. 522–526.
262. Williamson P. S., Schneider E. L. Floral aspects of *Barclaya* (Nymphaeaceae): pollination, ontogeny and structure // *Plant Syst. Evol.* 1994. Vol. 8 Suppl. P. 159–173.
263. Wolf M. Blütenphyllotaxis von Nymphaeaceae: ist das Androecium von *Nymphaea*, *Nuphar* etc. spiralig? // *Symposium Morphologie, Anatomie und Systematik*. Göttingen: Univ. Göttingen, 1991. S. 85.
264. Wydler H. Morphologische Mittheilungen: *Pinguicula* // *Flora*. 1857. Vol. 39. P. 609–613.
265. Xu F., and Rudall P. J. Comparative floral anatomy and ontogeny in Magnoliaceae // *Plant Syst. and Evol.* 2006. Vol. 258. P. 1–15.

266. Yoo M.-J., Soltis P. S., Soltis D. E. Expression of floral MADS-box genes in two divergent water lilies: Nymphaeales and *Nelumbo* // Intern. J. Plant Sci. 2010. Vol. 171. P. 121–146.
267. Zagórska-Marek, B. Phyllotaxis diversity in *Magnolia* flowers // Acta Soc. Bot. Polon. 1994. Vol. 63. P. 117–137.
268. Zanis MJ, Soltis DE, Soltis PS, Mathews S, Donoghue MJ. The root of the angiosperms revisited // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2002. Vol. 99. P. 6848–6853.
269. Zeng L., Zhang Q., Sun R., Kong H., Zhang N., Ma H. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times // Nat. Commun. 2014. Vol. 5. P. 4956.
270. Zhang L., Chen F., Zhang X. et al. The water lily genome and the early evolution of flowering plants // Nature. 2020. Vol. 577. P. 79–84.