

# Предисловие научного редактора

Стеблевая меристема, по-видимому, представляет собой наиболее загадочную часть растения. Протекающие в ней процессы определяют пространственно-временную структуру организма в течение всей его «вегетативной» жизни, а также ответственны за формирование репродуктивной системы.

Уже более полутора веков ботаники, основываясь на микроскопических наблюдениях, физиологических, биохимических, генетических, молекулярно-биологических, иммунологических экспериментах, пытаются понять принципы работы меристемы. В общем виде можно констатировать, что морфогенетические события представляют собой результат сложного взаимодействия регуляторных систем различного уровня (генетических, гормональных, метаболических и т.п.), на работу которых влияют физико-химические условия произрастания растения. При этом мишенью для активности таких систем регуляции выступает индивидуальная клетка, дифференциация которой лежит в основе анатомической и морфологической специализации частей растения.

Трюизм, что «судьба клетки определяется местом её положения и временем возникновения», аналогичен любому афоризму, который отмечает существенную особенность явления, но не объясняет его.

Сегодня уже практически невозможно обзреть литературу по клеточной дифференциации, но попытки понять её принципы и управлять ею продолжают. Одна из таких попыток, сравнительно новая для ботаники, но включающая отнюдь не забытые старые представления о процессах «подавления» и роли «доступного пространства» в развитии апекса,

сосредотачивает внимание на значении позиционной информации, которая суть наиболее ранних событий, основанных на межклеточных взаимодействиях при закладке новых структур, определяющей геометрию апекса. Взаимное расположение органов как результат реализации позиционной информации, полученной теми или иными группами клеток друг от друга, – интригующая проблема, новая область познания со своей собственной методологией.

Книга, которую открыл читатель, по-видимому, первое для ботаники многостороннее описание событий с участием позиционной информации при анализе роста и органогенеза у растений. Её автор профессор В. В. Чуб – тонкий наблюдатель и вдумчивый аналитик. Его научные интересы и склонности, а также особенности изучаемого явления, подчас невозможность прямого инструментального наблюдения завели автора в сторону математического моделирования процессов органогенеза, разработки методологии формального описания пространственной организации листовых серий на вегетативных и генеративных побегах.

Математические дисциплины и подходы среди биологов традиционно считаются довольно сложными и трудными в применении к эмпирическим наблюдениям. Совершенно неожиданно для биолога В. В. Чуб увлёкся математическими моделями. Применение строгих математических (аксиоматических) подходов позволило дать количественные оценки для процессов морфогенеза в растениях. Более того, интеграция физиологических, морфологических и математических знаний привела

к построению компьютерных моделей цветка, обладающих большой предсказательной силой.

В книге приведён широкий обзор данных и гипотез, характеризующих явление морфогенеза с цитологической, физиологической, молекулярно-биологической, генетической, биоинформационной и биотехнологической точек зрения, и обосновывается концепция разметки как фундаментального процесса, определяющего положение органов растения в пространстве. Становится более понятным, как может осуществляться переключение апекса с недетерминированного роста на детерминированную структуру цветка – событие, которое является ключевым для определения структуры всей побеговой системы растения.

В. В. Чуб проявил себя как учёный, склонный к интеграции науки. Он смог найти точки соприкосновения взаимных интересов и с генетиками, и с молекулярными биологами, и с морфологами растений, а также с математиками, занимающимися моделированием процессов в живом организме. Участие в проектах, требующих обобщения теоретических знаний, позволило совместно с другими участниками разработать оригинальную математическую модель разметки цветка.

Хорошо известно, что междисциплинарный подход часто открывает новые пути в науке. Эта книга только подтверждает такой взгляд.

Кроме того, В. В. Чуб профессионально владеет научным рисунком и научной фотографией. В книге представлены образцы графики, собранные В. В. Чубом за последние 15 лет работы с растениями. Далеко не всегда фотография хорошо представляет особенности строения цветка или побега. Не менее ценны осевые схемы и диаграммы, на которых можно оценить взаимное расположение органов. Особенно интересны схемы и диаграммы строения цветков культивируемых сортов и мутантов, которые нечасто попадают в поле зрения морфологов и анатомов растений. Эту

книгу можно рассматривать как собрание информативной научной графики, в которой эстетика гармонично сочетается со строгим научным подходом.

Профессор В. В. Чуб является учёным с международной известностью. Его яркие, самобытные и насыщенные теоретическими разработками выступления на международных конференциях надолго запоминаются всем участникам, а к публикациям обращаются многие исследователи из разных стран. Умение ясно и чётко изложить самый сложный материал, безусловно, помогло и в написании этой книги.

Область интересов В. В. Чуба относится к современному направлению биологии развития растений, которое в зарубежной литературе получило ёмкое название «Evo-Devo» – биология растений, охватывающая эволюцию (evolution) и развитие (development) цветков и других структур растительного организма. Эта отрасль биологических знаний в настоящее время бурно развивается, и подходы, предложенные В. В. Чубом, оказываются востребованными среди учёных, работающих в этой и смежных областях исследования.

Нет необходимости давать описание всем разделам книги. Читатель, интересующийся новыми идеями, которые открывают и новые возможности в понимании сложных биологических явлений (а морфогенез растений, несомненно, одно из наиболее сложных), прочтает её с несомненной пользой.

Книга принесёт пользу и тем, кто только учится, и искушённым исследователям, погружённым в изучение фундаментальных процессов, которые мы включаем в понятие «жизнь растений».

*Доктор биологических наук,  
профессор И. П. Ермаков*

Сентябрь 2010 г.

# Введение

**... если бы нам удалось понять хотя бы один цветок,  
мы бы узнали, кто мы, и что собой представляет весь Мир.**

*Хорхе Луис Борхес*

Предлагаемая читателю книга посвящена необычной теме – позиционной информации в растительном организме. Само понятие «информация» до сих пор вызывает острые дискуссии. Каждый человек интуитивно осознаёт, что такое информация, однако пока ещё никому не удалось дать точного определения этому термину. По-видимому, термин «информация» относится к неопределяемым понятиям современной математики.

Объёмы информации в компьютерном мире принято измерять в байтах, что означает одну элементарную процедуру выбора: «да» или «нет»; «единица» или «ноль». Измерение позиционной информации намного сложнее. Ярким примером носителя позиционной информации может служить географическая карта. Конечно, её можно разбить на отдельные пиксели, обозначив их цвет и положение, а в дальнейшем измерить объём полученной графической информации в тех же байтах. Однако это не вся информация, содержащаяся на карте. Так, изучение карты позволяет дополнительно узнать, на каком расстоянии находятся те или иные точки, под каким углом к сторонам света лежит та или иная линия, каковы углы между направлениями на различные географические объекты, и даёт представление о возможных путях, по которым можно попасть «из пункта А в пункт В». Условная раскраска карты в некоторых случаях указывает на административную принадлежность населённого пункта, или позволяет оценить перепад высоты между выбранными точками земной поверхности и т. д. Скорее всего, позиционная информация обладает свойствами бесконечных множеств мощности континуума, которые обычно не разбирают в учебном курсе «компьютер-

ной» информатики. Позиционную информацию принципиально невозможно измерить в процедурах элементарного выбора (байтах) – в ней слишком много скрытого «контекста».

В этой книге растение условно рассматривается как некоторая «географическая карта», на которую нанесены различные органы: листья, чашелистики, лепестки, тычинки, плодолистики и др.). При этом приобретают особое значение углы между органами, их относительная высота и принадлежность к тому или иному типу. Особая роль в создании позиционной информации принадлежит органам филломной природы, которые сформировались на побеге первыми. Для зародыша растения это семядоли, а для бокового побега – один или два предлиста, которые по образному сравнению И. Г. Серебрякова (1952) являются началом координат, исходной точкой отсчёта для создания позиционной информации всей листовой серии. Уверен, что, внимательно вглядываясь в расположение органов на растении (органостаксис), исследователи могут получать всё больше и больше (в пределах – бесконечно много) позиционной информации. Несмотря на то что изучение взаимного расположения органов ведутся довольно давно, успехи теоретических разработок в этой области всё ещё остаются довольно скромными.

Процессы регуляции роста и органогенеза у растений представляют собой результат сложного соподчинения и комплексного взаимодействия активности генома, гормональной регуляции, воздействия факторов внешней среды, разворачивающихся в пространстве и во времени.

Последние десятилетия характеризуются активным изучением генома растений с при-

влечением генно-инженерных технологий, секвенирования, анализа профиля транскрипционной активности и пространственно-временных паттернов экспрессии генов. Безусловно, молекулярно-генетические исследования являются главными в формировании и развитии современных представлений о регуляции органогенеза у растений. На модельных растениях проблема генетической регуляции процессов роста и развития уже частично решена. К впечатляющим результатам в этой области можно отнести ABC/ABCDE-модель развития цветка (Соep, Meyerowitz, 1991; Лутова и др., 2000), модель контроля объёма меристемы системой CLAVATA-WUSHEL (Rojo et al, 2002), разработку общих принципов регуляции закладки листовых примордиев, включающих транспорт ауксина и процессы адаксиализации и абаксиализации зачатков листьев (Sinha, 1999; Tsukaya, 2002), физиологических и генетических моделей формирования васкуляризации листа (Turner, Sieburth, 2002). Можно сказать, что на сегодняшний день исследователи достаточно хорошо представляют себе сценарий развития филломов, формирующих листовые серии вегетативных побегов и органов цветка. Однако пространственная организация этого процесса до сих пор остаётся недостаточно изученной. Выдвинутые гипотезы объясняют полученные экспериментальные данные, однако не обладают достаточной предсказательной силой.

Изучение клеточной дифференцировки на примере развития трихомов, устьичного аппарата в эпидермисе листа, распределения корневых волосков и атрихобластов в ризодерме, а также исследование поведения покоящегося центра корня и инициалей коры, центрального цилиндра и ризодермы привело к формированию представлений о важности позиционной информации, которая во многих случаях определяет пути дифференцировки и позицию тех или иных структур в процессе закладки. В эту область из эмбриологии животных (Wolpert, 1971; Вольперт, 1982) проникли представления о разметке (spatial pattern formation, Musterbildung) как о процессе, в ходе которого определяется точное взаимное положение определённых клеток в составе ткани, расположение тканей относительно друг друга, распределение митотической активности и формирование в пространстве «образа» (pattern) растительного организма

в целом (органов филломной природы и осевых органов).

Взаимное расположение органов растения в пространстве находится в ведении морфологии растений. На сегодняшний день преобладающими оказались представления о рядах Фибоначчи (или производных от них рядах Лукаса), описывающих расположение листьев в спиралях. На базе этих воззрений строится современная теория спирального филлотаксиса, апофеозом которой стала фундаментальная теорема филлотаксиса, доказанная канадским математиком Р. В. Же (Jean, 1986; Jean, 1994). В случае, когда органы располагаются в мутовках (кругах), успехи теоретической морфологии заметно скромнее – в основе по-прежнему лежат представления А. В. Эйхлера (Eichler, 1875; 1878) о чередовании органов в соседних кругах и правилах расщепления/срастания. Однако физиологические причины, побуждающие растения изменить расположение органов вдоль побега, остаются недостаточно исследованными, и предложенные до сих пор математические модели обладают, скорее, объяснительной, чем предсказательной силой.

До недавнего времени в исследованиях роста и развития растений преобладал типологический подход, и «отклонения от нормы» вызывали мало интереса. Однако благодаря усилиям генетиков сегодня получены мутанты с разнообразными физиологическими нарушениями развития. Вместо идеализированного типичного растения (Urpflanze). Всё большую ценность приобретают «индивидуальные портреты» растений с их уникальностью, за которой стоят общие закономерности физиологической и генетической регуляции развития.

Одной из основных задач современной биологии растений становится расширение поля наблюдений (оно должно включать искусственно созданные и отобранные человеком нетипичные формы), последовательная аксиоматизация с целью повышения предсказательной ценности исследований. Выполнение поставленных задач позволит создать востребованные математические модели, которые легко интегрируются с пост-геномными технологиями математического моделирования.

В этой книге собраны формализованные методы анализа структуры растительного организма и построенные на их основе

биоинформационные модели. С помощью такого подхода в дальнейшем удастся расширить понимание физиологических механизмов пространственной организации и путей морфогенеза у растений.

### Как возник замысел книги

Эта книга обязана своим рождением многим людям, среди которых мне хочется выделить канд. биол. наук Татьяну Валентиновну Кузнецову. Замечательный человек и учёный, она умела увлечь своими идеями всех, кто встретился на её жизненном пути. Ей, как никому другому, удавалось общаться с людьми в режиме непрерывной благожелательной научной дискуссии. Я в то время работал с «нетипичными» объектами: культурой тканей и органов *in vitro*, мутантными растениями. Классическая морфология при этом не могла дать ответы на интересующие вопросы. Поэтому мы часто обсуждали границы применимости терминов и парадоксы, возникающие на стыках смежных дисциплин.

Кузнецова была специалистом в области морфологии соцветий. Но однажды она заметила: «Я мечтаю сделать морфологию растений такой же блестящей и строгой наукой, как геометрия. А наиболее интересными мне представляются проблемы филлотаксиса». Сказанная мимоходом реплика в дальнейшем сильно повлияла на мои научные интересы. После того как Татьяна Валентиновна не стало, я невольно оказался «наследником» её научной мечты.

Возникающие вопросы для своего решения требовали точных знаний о расположении листьев (т. е. необходимо было оценивать позиционную информацию в растениях). Впервые это произошло, когда на полевой практике мы, преподаватели, дали студентам задание вскрыть луковицу *Galanthus* с двумя цветоносами. Вооружившись книгой И. Г. Серебрякова (1952), мы сделали прогноз, где должно быть второе соцветие. Прогноз оказался несостоятельным, и это заставило задуматься: как установить структуру побеговой системы растения, не имея возможности сравнить данный вид с родственными таксонами? Наши результаты (Чуб, Кожевникова, 1999; 2000) легли в основу фантомного анализа – метода, включающего аксиоматический (т. е. геометрический!) подход к строению растительного организма.

С некоторыми задачами было невозможно справиться, моделируя расположение органов растений при помощи листа бумаги и карандаша. Гипотезы о механизмах возникновения позиционной информации в цветках можно было оценить только при помощи вычислительного эксперимента. Такие эксперименты стали возможны благодаря проекту по компьютерному моделированию процессов органогенеза в цветках, который инициировал академик РАН и РАСХН Константин Георгиевич Скрябин. С 2003 по 2005 гг. я работал в качестве эксперта по морфологии и физиологии растений в высококвалифицированном коллективе, состоящем из математиков, генетиков и молекулярных биологов растений. Такое междисциплинарное сотрудничество позволило получить интересные результаты о возникновении позиционной информации в цветках, которые и легли в основу заключительной главы этой книги.

### Благодарности

В первую очередь мне хотелось бы выразить сердечную благодарность заведующему кафедрой физиологии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова профессору, докт. биол. наук Игорю Павловичу Ермакову за консультации, поддержку и помощь в работе, которые он оказывал на протяжении многих лет моей работы на кафедре.

Выражаю глубокую признательность тем людям, с которыми в разные годы мы выполняли совместные исследовательские проекты. Это акад. РАН и РАСХН К. Г. Скрябин, акад. РАН С. В. Шестаков, докт. биол. наук Т. А. Ежова, канд. биол. наук А. А. Пенин, канд. биол. наук Е. В. Мавродиев, канд. биол. наук Т. В. Кузнецова, канд. биол. наук О. В. Юрцева, канд. биол. наук П. А. Волкова, канд. биол. наук А. Б. Шипунов, А. Д. Кожевникова, канд. биол. наук Т. А. Власова, канд. биол. наук О. В. Горяева, канд. биол. наук Е. М. Морозова, М. С. Левина (Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова), канд. хим. наук О. А. Шульга (Центр Биоинженерии РАН).

Отдельных слов благодарности заслуживают создатели алгоритма математической модели развития меристемы побега и соответствующего программного обеспечения – сотрудники кафедры МАТИС Механико-математического фа-

культета МГУ: акад. РАЕН, докт. физ.-мат. наук В. Б. Кудрявцев, докт. физ.-мат. наук В. Н. Козлов, канд. физ.-мат. наук Д. В. Алексеев, канд. физ.-мат. наук М. В. Носов.

С благодарностью мне хотелось бы вспомнить научного руководителя кандидатской диссертации акад. РАСХН и чл.-корр. РАН Раису Георгиевну Бутенко, которая приняла активное и неформальное участие в становлении моих научных интересов, а также учителей: проф. О. Н. Кулаеву и канд. биол. наук Т. В. Жигалову, которые заложили фундамент моих знаний по физиологии растений, проф. Л. И. Лотову и проф. Р. П. Барыкину, познакомивших меня с систематикой и морфологией растений. Отдельно хотелось бы поблагодарить научного сотрудника Института проблем передачи информации канд. биол. наук М. Б. Беркинблита и канд. физ.-мат. наук Е. Г. Глаголеву за то, что они познакомили меня со способами формализации знаний в биологических дисциплинах и щедро делились со мной приёмами преподавания. Тёплые слова благодарности адресованы коллективу кафедры клеточной физиологии и иммунологии биологического факультета МГУ: докт. биол. наук Е. С. Лобаковой, докт. биол. наук О. А. Гореловой, докт. биол. наук О. В. Баулиной и другим.

Огромную моральную поддержку оказали все сотрудники кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ: докт. биол. наук А. М. Носов, докт. биол. наук Н. Р. Мейчик, канд. биол. наук Е. М. Бассарская, канд. биол. наук М. А. Гусаковская, канд. биол. наук Е. А. Лабунская и другие.

Проведённое исследование стало возможным благодаря растениям, которые любезно предоставили коллеги из разных учреждений: канд. биол. наук Е. В. Ключиков, канд. биол. наук Э. П. Немченко и С. В. Купцов (Ботанический Сад МГУ), канд. биол. наук Д. Л. Матюхин (Ботанический Сад Московской Сельскохозяйственной Академии имени К. А. Тимирязева), докт. биол. наук О. В. Митрофанова и Т. А. Голубева (Никитский Ботанический Сад НАН Украины, Ялта), а также частными коллекционерами: докт. техн. наук Н. В. Уварова, канд. техн. наук В. М. Дубров, канд. биол. наук Г. И. Гончарова, Е. Н. Благова, А. С. Рогачёва и другие.

Важным и продуктивным было широкое обсуждение полученных результатов с акад. РАН Т. Б. Батыгиной, акад. РАН Н. А. Колчановым, чл.-корр. РАН Н. Н. Цвелёвым, докт. биол. наук

В. Б. Ивановым, докт. биол. наук А. К. Тимониним, докт. биол. наук Д. Д. Соколовым (V), докт. биол. наук Г. А. Романовым, докт. сель.-хоз. наук В. А. Брынцевым, докт. биол. наук М. В. Казаковой, докт. биол. наук М. В. Костиной, докт. биол. наук П. Ю. Жмылёвым, докт. биол. наук С. А. Волгиным, докт. биол. наук В. А. Черёмушкиной, докт. биол. наук Е. А. Дейнеко, канд. биол. наук А. А. Оскольским, канд. биол. наук А. В. Жуком, канд. биол. наук С. Р. Майоровым, канд. биол. наук А. В. Щербаковым, канд. биол. наук М. В. Ремизовой, канд. биол. наук А. С. Беэром, канд. биол. наук Ю. Е. Алексеевым, канд. биол. наук Т. А. Фёдоровой, канд. биол. наук В. Р. Филином, канд. биол. наук С. М. Глаголевым, Dr. F. Weberling, Dr. T. Stüzel, Dr. B. Mathew, Dr. P. Rudall, Dr. P.K. Endress, Dr. R. Eberwine, Dr. L. R. De Craene, Dr. K. Brückner, Dr. A. Peaucelle и другими коллегами, в ходе которого были получены ценные рекомендации.

Отдельной благодарности заслуживают коллеги из Московского государственного педагогического университета имени В. И. Ленина за плодотворное обсуждение результатов в рамках семинара кафедры ботаники: докт. биол. наук Е. А. Еленевский, докт. биол. наук В. П. Викторов, докт. биол. наук Н. И. Шорина, докт. биол. наук Л. Е. Гатцук, докт. биол. наук Е. И. Курченко, канд. биол. наук О. Б. Михалевская и другие.

Держать в поле зрения публикации даже в своей области довольно сложно. Свежий взгляд на современные данные содержится в оригинальных работах диссертантов, которые мне довелось рецензировать. В связи с этим выражаю глубокую признательность канд. биол. наук А. А. Синушину, канд. биол. наук И. Р. Акбердину, канд. биол. наук В. В. Мироновой, приславшим свои работы для отзыва.

Эта монография не увидела бы свет без поддержки моих родных и близких. Их тёплые чувства согревали во время работы и позволяли двигаться вперёд. Выражаю сердечную благодарность моей дочери М. В. Чуб, жене канд. биол. наук Л. А. Аксёновой и матери Л. Д. Чуб.

Многие результаты были получены в ходе выполнения работ, поддержанных грантами Федерального агентства по науке и инновациям РФ, Программой междисциплинарных научных проектов МГУ, ФПЦ «Ведущие научные школы» (1731.2003.4), РФФИ (04–04–49643).

## Механизмы возникновения позиционной информации в процессе развития

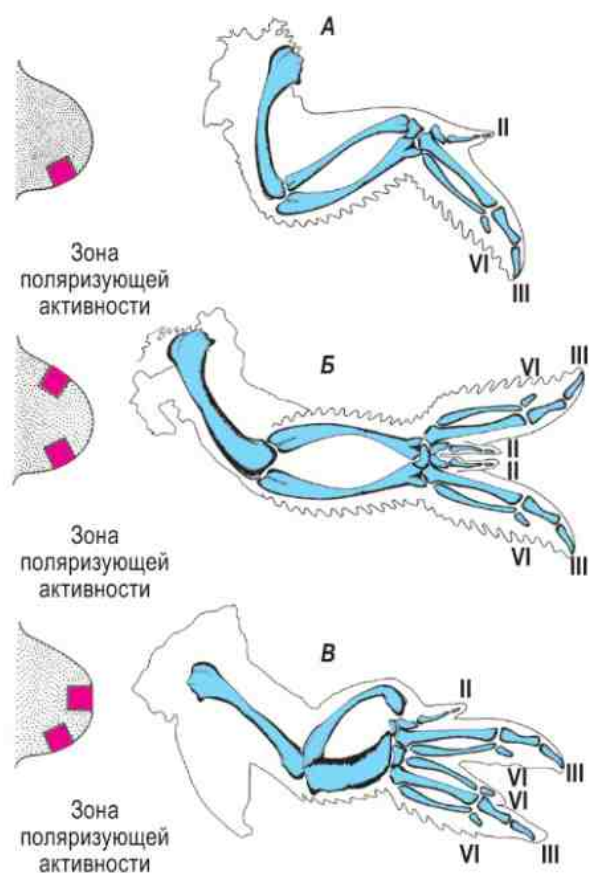
### 1.1. Понятие о позиционной информации

#### 1.1.1. Модель трёхцветного флага. Временное окно компетентности клеток к восприятию индуцирующего сигнала

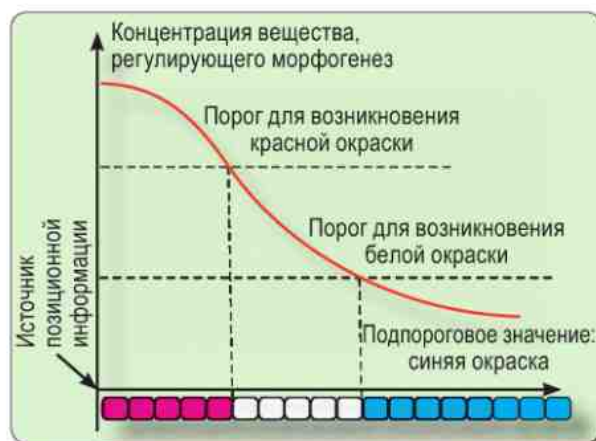
Изучение относительного расположения органов является важной общебиологической проблемой. Понятие о позиционной информации, которой обмениваются группы клеток в процессе морфогенеза, было разработано в эмбриологии животных (Вольперт, 1970; 1971; 1982). При исследовании процесса закладки конечности в эмбрионе цыпленка было установлено, что близ базальной части почки конечности находится группа клеток, управляющая развитием пальцев крыла, получившая название зоны поляризующей активности, ЗПА (Wolpert, 1971; Вольперт, 1982). При удалении этой группы клеток пальцы не возникают. Облучение зоны поляризующей активности возрастающими дозами радиоактивного излучения приводит к уменьшению числа пальцев. Хирургический эксперимент по пересадке второй зоны поляризующей активности привёл к увеличению

числа пальцев крыла (рис. 1.1). Это позволило предположить, что в зоне поляризующей активности вырабатывается вещество-индуктор развития пальцев, концентрация которого служит позиционным сигналом.

Образно процесс передачи позиционного сигнала был представлен Вольпертом (Wolpert, 1971; Вольперт, 1970; 1982) как дифференцировка изначально бесцветных клеток полотна флага на три различные цветовые зоны. Постулируем, что крайние клетки флага обладают функциями зоны поляризующей активности и выделяют вещество-индуктор, разрушающееся по мере транспорта. Тогда в клетках, ближайших к зоне поляризующей активности, концентрация индуктора будет довольно высока, а в самых удалённых клетках концентрация индуктора окажется крайне низкой. Каждая клетка флага при этом получит позиционный сигнал о том, насколько она удалена от зоны поляризующей активности. Допустим также, что существуют пороговые значения концентрации вещества, определяющие синтез окрашенного пигмента. Например, самые высокие концентрации вызывают синтез красного пигмента, средние сигнализируют о необходимости белого пигмента, а самые низкие концентрации позволяют развить синюю окраску. Тогда при превышении некоторого порогового значения концентрации индукто-



**Рис. 1.1.** Расположение пальцев на крыле цыплёнка **A** – в контроле; **Б** – пересадка второй зоны поляризующей активности сбоку ведёт к зеркальному удвоению набора пальцев; **В** – пересадка второй зоны поляризующей активности ведёт к изменению порядка следования пальцев (по Вольперт, 1982)



**Рис. 1.2.** Модель трёхцветного флага (по Вольперт, 1982)

ра клетки флага дифференцируются как белые, а при превышении второго порога концентраций – как красные (рис. 1.2). В результате на флаге полосы различного цвета появляются в зависимости от позиции относительно клеток, выделяющих вещество-индуктор. Позиционная информация в модели трёхцветного флага проявляется как градиент некоторого морфогенного вещества.

Выдвинутая теоретическая модель стимулировала дальнейшие эксперименты. В частности, было выявлено, что влияние зоны поляризующей активности можно полностью заменить ретиноевой кислотой – продуктом частичного окисления витамина А (Oliver et al., 1990; Noji et al., 1991).

Для объяснения процессов самоорганизации в живых системах Тьюрингом (Turing, 1952) была разработана теоретическая модель, в которой ингибитор и индуктор, взаимодействуя между собой, определяют позиционную информацию в процессе морфогенеза. Эта общая для растений и животных теория была впоследствии доработана Мейнхардтом (Meinhardt, 1996).

В частности, для регенерации гидры была предложена модель (Fogman, Javois, 1999) с двумя противоположно действующими веществами: индуктором и ингибитором образования головы. Постулировано, что головной конец тела выделяет оба эти вещества, но они обладают различной устойчивостью: ингибитор разрушается очень быстро, а индуктор остаётся в клетках животного достаточно долго. При утрате головы концентрация ингибитора достаточно быстро падает, а концентрация оставшегося индуктора головы оказывается самой высокой около головного конца, что позволяет сохранить прежнюю полярность и регенерировать недостающую часть организма.

В случае регенерации подошвы действует другая пара веществ – быстро разрушающийся ингибитор и долго сохраняющийся индуктор образования стопы. При почковании в середине тела животного создаётся достаточно низкая концентрация как ингибитора образования головы, так и ингибитора образования подошвы. В то же самое время концентрация обоих индукторов оказывается достаточно высокой в силу очень медленного разрушения по мере транспорта. Только в этом случае образуется новый полип с собственной головой и подошвой.



Удалось идентифицировать все четыре вещества, теоретически предсказанные в модели (Galliot, 2005). Носителями позиционного сигнала были нервные клетки гидры, а ингибиторы и индукторы – это небольшие белки, которые обладали предсказанными в модели свойствами. В частности, ингибиторы действительно оказались менее устойчивыми и быстро разрушались при удалении головы (или подошвы).

Таким образом, можно утверждать, что развитие и регенерация органов у живых объектов связаны с взаимным пространственным расположением разных групп клеток, выделяющих сигнальные вещества, регулирующие морфогенез.

Изучение образования набора костей крыла птиц в проксимально-дистальном направлении привело к гипотезе временного окна компетентности, играющего, наряду с пространственными факторами, важную роль в создании позиционной информации. На поверхности зачатка конечности возникает группа делящихся клеток – апикальный гребень. Первыми из зоны активных делений выходят клетки, формирующие плечо, вторыми – предплечье, далее – будущие клетки запястья, пясти и фаланг пальцев. Воздействие радиоактивным излучением на апикальный гребень приводит к тому, что часть клеток погибает, и апикальный гребень должен потратить какое-то время на регенерацию. При малых дозах эмбрионы не развивали плечо, при увеличении дозы исчезало предплечье и т. д. (Вольперт, 1982).

По-видимому, сигналом для образования частей скелета в определённой последовательности служит время выхода клеток из зоны апикального гребня (рис. 1.4).

Полученные экспериментальные данные привели исследователей к гипотезе о том, что позиционная информация может быть создана за счёт времени пребывания клеток в активно делящейся зоне. В момент начала формирования какого-либо органа включаются «внутренние часы», определяющие возможность создания той или иной структуры. Это время в норме прямо коррелирует с расстоянием от данной группы клеток до активно делящегося центра.

Разработанные в эмбриологии животных концепции о позиционном сигнале и о временном интервале компетентности клеток (developmental time window) можно использовать в физиологии растений при моделировании процессов морфогенеза.

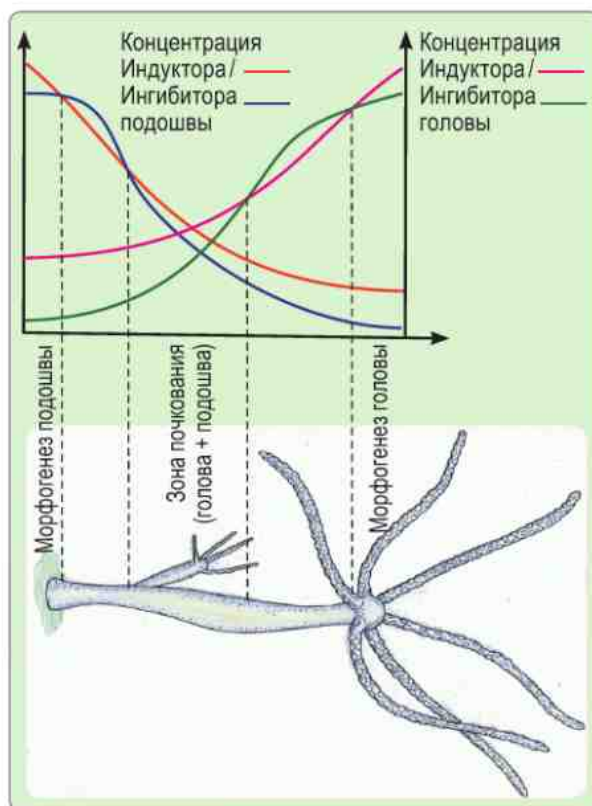


Рис. 1.3. Регенерация гидры в соответствии с моделью индуктора / ингибитора. Рисунок гидры любезно предоставлен © А. В. Рассказовой

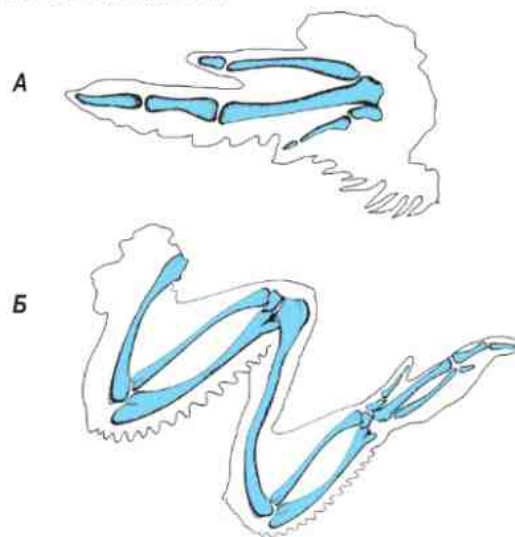


Рис. 1.4. У зародыша цыплёнка сокращение времени пребывания в зоне апикального гребня ведёт к уменьшению числа костей (А). Пересадка более молодых клеток на развивающуюся конечность (Б) приводит к увеличению числа костей (по Вольперт, 1982)

### 1.1.2. Применение концепции позиционной информации к процессам дифференцировки у растений

Начиная с 1990-х годов в работах, посвящённых биологии развития растений, всё чаще появляются модели, использующие концептуальный аппарат, связанный с позиционной информацией. В фокусе этих исследований находится модельный объект *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Одна из первых моделей, применяющая идеи об индукторе-ингибиторе морфогенетических процессов и временном окне компетентности клеток к дифференцировке, касалась образования трихомов на поверхности листа. В процессе дифференцировки происходит полиплоидизация некоторых клеток эпидермиса, расположенных на определённом расстоянии друг от друга. На начальном этапе эндоредупликация происходит трижды, содержание ДНК достигает 16с, а размеры трихобласта существенно возрастают (Hülscamp et al., 1994). После этого начинается полярный рост и ядро перемещается из базальной в апикальную часть клетки. Одновременно происходит ещё одна репликация, не сопровождающаяся клеточным делением (32с). Положение ядра стабилизируется с помо-

щью цитоскелета в апикальной части, после чего начинается образование проксимальной и дистальной веточек трихома. Далее дистальная веточка ветвится ещё раз (выше места первого разветвления) и благодаря новым слоям целлюлозы клеточная стенка волоска становится жёсткой. Близлежащие клетки формируют «подставку» волоска, растягиваясь так, чтобы дополнительно приподнять основание трихома над поверхностью эпидермиса. Между соседними волосками обязательно дифференцируются обычные клетки эпидермиса.

Одним из первых был охарактеризован мутант *glabra 1* (*gl 1*), который полностью лишён трихомов на поверхности листа (Oppenheimer et al., 1991). В зрелых листьях экспрессия *GL 1* была сосредоточена в прилистниках, составленных из 8–12 клеток, находящихся в основании листа. Сначала предполагали, что индуктивный фактор перемещается из прилистников в эпидермис, вызывая дифференцировку. Однако более подробное изучение паттерна экспрессии позволило установить, что в молодом примордии ген *GL 1* активен во всем пространстве листа, далее активность обнаруживается только в базальной части, где идёт образование нового клеточного материала, формирующего лист. Эпидермальные клетки, расположенные ближе к апексу листа, первыми покидают зону экспрессии гена *GL 1*,

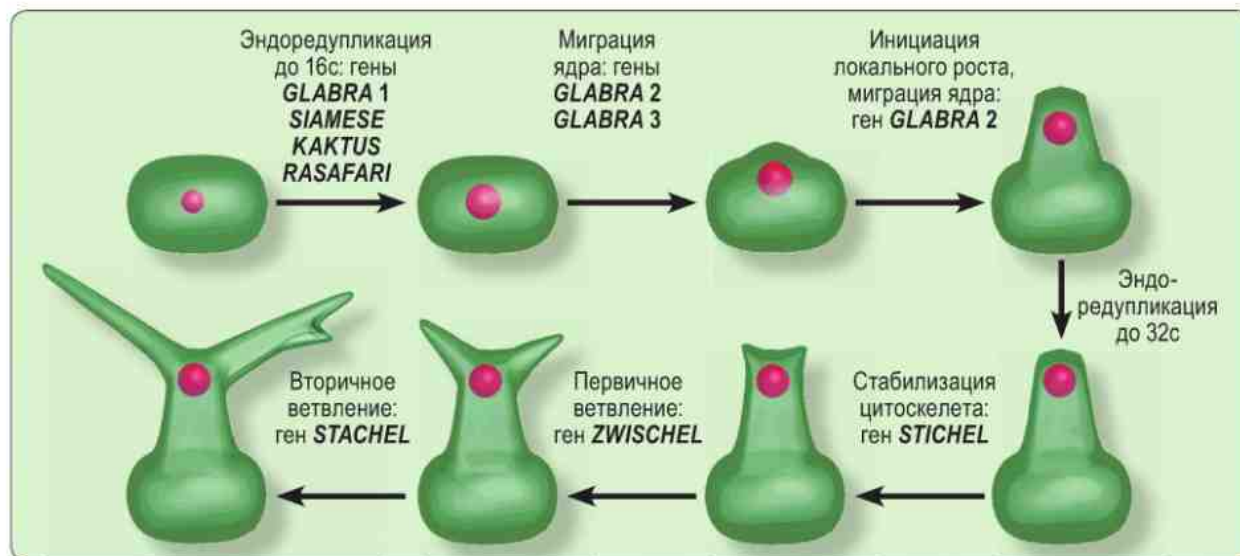


Рис. 1.5. Схема образования трихома у *Arabidopsis thaliana* (по Hülscamp et al., 1994). Указаны основные этапы и генные локусы, контролирующие соответствующий этап дифференцировки

и именно там обнаруживаются трихобласты, наиболее далеко продвинувшиеся по пути дифференцировки, тогда как эпидермальные клетки, только начавшие дифференцировку, находятся рядом с зоной экспрессии *GL 1*, т. е. недавно покинули её. С прекращением роста листа активность гена *GL 1* ограничивается прилистниками.

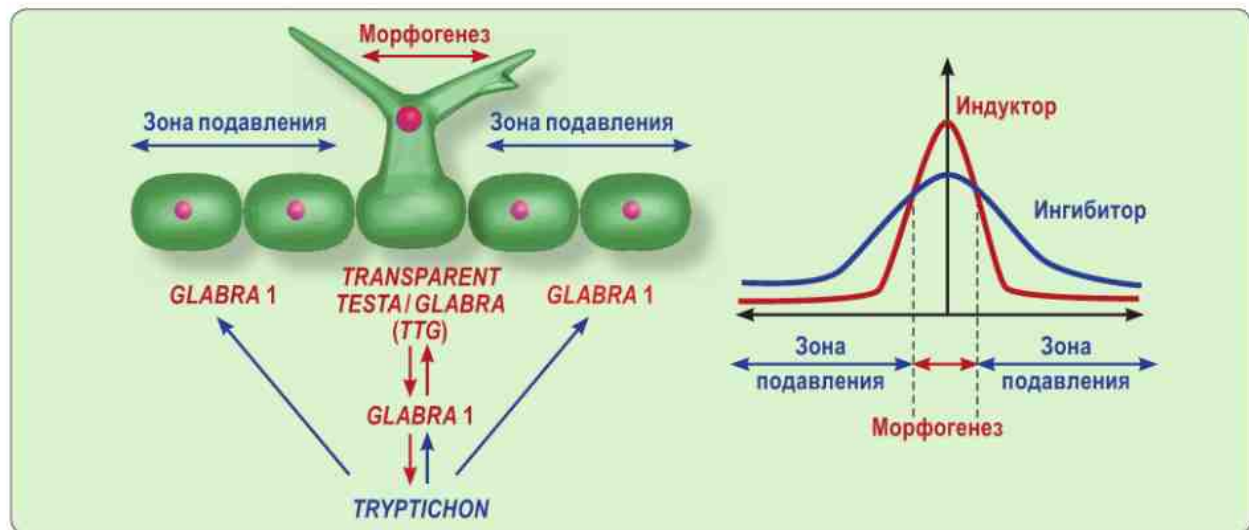
Таким образом, индукционный сигнал, регулируемый геном *GL 1*, создает в пространстве и времени определённое окно. Только клетки, оказавшиеся в нужное время в определённой части листа могут вступить на путь дифференцировки трихомов.

Примечательно, что был также обнаружен мутант *reduced trichome number (rtn)*, у которого общее число трихомов на поверхности листа меньше, чем у растений дикого типа (Larkin et al., 1998). Причина оказалась в том, что у мутанта было уменьшено временное окно, когда клетки могли воспринять индуцирующий сигнал о дифференцировке волосков.

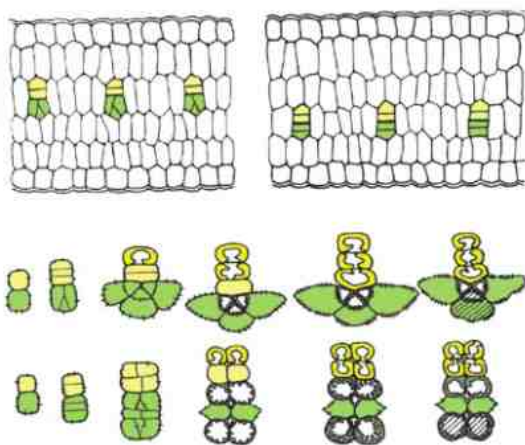
Эктопическая экспрессия в генно-инженерной конструкции *p35S CaMV::GL 1* не вызвала превращения каждой клетки эпидермиса в волосок. Было сделано предположение, что трихобласт, едва вступив на путь дифференцировки, выделяет ингибитор, препятствующий возникновению очередного волоска в непосредственной

близости. Новые трихобласты появляются только при условии, что они не находятся в зоне ингибирующего действия других клеток, идущих по тому же пути дифференцировки (Szymanski, Marks, 1998). Эта модель поясняет, почему волоски в норме никогда не располагаются в прямом контакте друг с другом.

Тем не менее удалось получить доминантную мутацию *Tryptichon (Try)*, одно из проявлений которой – образование плотных кластеров из трихомов (в числе других нарушений – увеличение уровня плоидности клеток и коррелирующее с ним увеличение степени разветвленности волоска). В норме ген *TRY*, по-видимому, отвечает за ингибирование развития волоска в ближнем радиусе действия – в трихомы превращаются только те клетки, которые в норме должны сформировать подставку для волоска (Hülscamp et al., 1994; 1999). Это предположение подтверждается наблюдениями за индуцированными генетическими химерами, у которых часть клеток меристемы несёт мутации, приводящие к формированию простых волосков без разветвлений (один из механизмов – регулятивное снижение уровня плоидности в трихобласте). На фоне мутации *Try* на границе между секторами с разветвлёнными и простыми волосками возникают кластеры, в состав которых входят и те, и другие волоски.



**Рис. 1.6.** Схема взаимодействия между индуктором и ингибитором при образовании трихобластов на листе у *Arabidopsis* (по Hülscamp et al., 1999). Генные локусы, активирующие развитие трихомов, показаны красным. Подвижный ингибитор *TRYPTICHON (TRY)* и его подавляющее действие обозначены синим цветом



**Рис. 1.7.** Формирование двух типов терминальных проводящих пучков в листе (по Гамалей, 2004). Жёлтым обозначен ксилемный полюс, зелёным – флоэмный

Это означает, что ингибирующий фактор, находящийся под контролем гена *TRY*, способен перемещаться между клетками независимо от их генетической природы, что позволяет интегрировать механизмы, регулирующие дифференцировку, на уровне целого органа независимо от происхождения клеток, по тем или иным причинам попавшим в его состав (Hülscamp et al., 1994).

Как видно из приведённого примера, в приложении к растениям концепция позиционной информации оказалась достаточно плодотворной. Она стимулирует экспериментальные исследования. Аналогичные модели регуляции клеточной дифференцировки сейчас активно разрабатываются для клеток инициалей тканей корня и покоящегося центра, дифференцировки корневых волосков, апикальной меристемы побега и т. д. (Scheres, Benfey, 1999).

Взаимодействие индуктора, действующего на коротких дистанциях, и ингибитора, способного преодолеть большие расстояния, сегодня рассматривают как универсальный механизм обмена позиционной информацией, который важен для создания определённых пространственных паттернов у животных и у растений. Показано, что благодаря этому механизму могут возникать как спиральное, так и мутовчатое листорасположение (Meinhardt, 1996).

Локальный обмен позиционной информацией и дальнейшая специализация клеток на выполнении определённых функций часто приводит

к формированию характерных анатомических структур.

В качестве примера групп клеток с регулярным составом и пространственной организацией можно привести устьичные комплексы, состоящие из замыкающих клеток и сопровождающих их клеток. На *Arabidopsis* показано, что меристематиды, расположенные рядом друг с другом, никогда не формируют замыкающие клетки устьиц в прямом контакте. Чтобы этого избежать, в меристематоидах неравное деление происходит так, что инициали замыкающих клеток оказываются изолированными друг от друга сопровождающими клетками (Nadeau, Sack, 2002; Serna et al., 2002). Очевидно, в процессе развития эпидермиса меристематиды обмениваются позиционной информацией о расположении будущих устьичных щелей. Можно предположить, что разнообразие типов устьичных аппаратов объясняется различиями в механизмах формирования эпидермиса, связанными с активностью тех или иных групп делящихся клеток, формирующих лист.

Другим примером могут служить терминальные жилки листа, в которых клетки тесно взаимосвязаны друг с другом функциями фотосинтеза, загрузки флоэмы и разгрузки ксилемы. Их анатомическое строение отражает различную физиологическую специализацию клеток. Показано, что число клеток, их взаимное положение и тип контактов между ними коррелируют с экологическими условиями, таксоном и жизненной формой растения (Гамалей, 2004). Но для правильного формирования этих комплексов клеток в процессе развития необходим обмен позиционной информацией. Этот обмен отражается в строгой пространственной организации неравных клеточных делений по мере развития проводящего пучка (рис. 1.7).

Предполагают, что изменение выполняемых функций в процессе развития приводит к перестройкам характерных анатомических комплексов клеток. В последнее время разрабатывается теоретическая база для построения трёхмерных моделей анатомических пластов тканей, позволяющая по специализации клеток и их нагрузке предсказать возможные типы анатомической структуры. Этот подход в медицине может иметь важное практическое значение для диагностики раковых опухолей, в которых физиологическая специализация клеток во многом утрачена (Савостьянов, 2005).

### 1.1.3. Потоки ауксинов как источник позиционной информации

Одним из важнейших регуляторных факторов, определяющих позиционную информацию в процессе развития разнообразных структур растительного организма, является направление и интенсивность потока ауксинов. Как общее правило можно отметить, что вдоль вектора потока ауксинов в процессе дифференцировки появляются специализированные ткани, определяющие дальние транспортные потоки веществ в растении.

Полярный транспорт ауксина определяется трансмембранными комплексами, обеспечивающими пассивный вход и активный выход ауксина из клеток. Главные функциональные белки, участвующие в транспорте ауксина, впервые были охарактеризованы у *Arabidopsis*.

Белком, обеспечивающим пассивный вход ауксина (influx carrier), оказался продукт гена *AUX 1*. Мутант *aux 1* с нарушением функции этого белка был отобран по сниженной физиологической реакции на высокие дозы ауксинов (Bennett et al., 1996; Marschant et al., 2002). Мутантные растения были сильно разветвленными (в результате сниженного апикального доминирования), меньшей высоты (из-за слабого растяжения клеток). Однако базовые программы морфогенеза не были нарушены: филлотаксис у мутантов *aux 1* был очередным, а боковые побеги развивались в пазухах листьев.

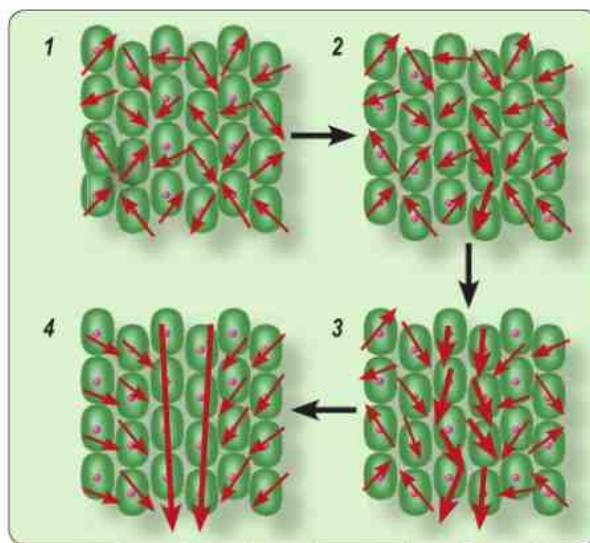
Более важным для процессов морфогенеза оказался белок PIN 1, ответственный за активный транспорт ауксина из клетки. Как показали эксперименты с радиоактивно меченной ИУК, в случае мутации *pin 1* скорость транспорта ауксина оказывается в 25 раз ниже, чем у растений дикого типа. У мутантов *pin 1* происходят значительные нарушения в программах морфогенеза: изменяется число семядолей, розеточные листья сливаются друг с другом и иногда несут несколько главных жилок, листовые пластинки становятся нерегулярно-лопастными, а в верхние листья полностью отсутствуют, образуется похожая на булавку осевая структура – так называемый «pin» (Reinhardt et al., 2000).

Большинство фенотипических эффектов мутации *pin 1* можно получить при обработке обычных растений ингибиторами транспорта ауксинов. Так, например, у *Brassica juncea* L. добав-

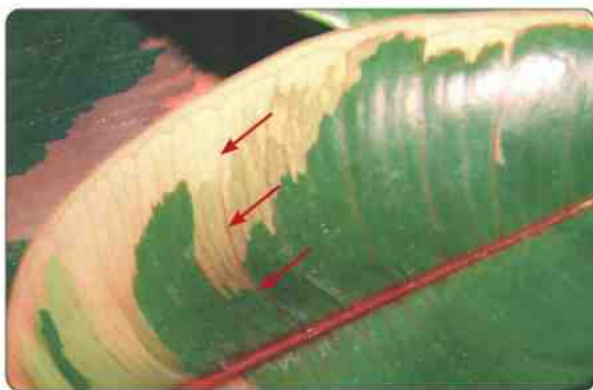
ление нафтилфталамовой кислоты (НФК) вызывает в культуре *in vitro* образование эмбрионидов с измененным числом семядолей: от одной до шести (Liu et al., 1993).

Получение моноклональных антител к белкам AUX 1 и PIN 1 (Verpoux et al., 2000) позволило судить о пространственной организации потоков ауксина. Однако эта техника не дает возможности оценить интенсивность потока, поскольку оба белка находятся под сложным физиологическим контролем. Например, в составе комплекса с белком PIN 1 обнаружена НФК-связывающая регуляторная субъединица, которая в некоторых случаях может резко менять активность этого переносящего комплекса.

На данный момент выявлено небольшое генное семейство, гены которого также отвечают за активный транспорт ауксина, однако их экспрессия происходит в специализированных группах клеток (Peer et al., 2004). При морфогенезе, по-видимому, происходит самоорганизация потоков ауксина. Для дифференцировки проводящей системы в листовой пластинке была предложена следующая гипотеза канализации потоков ауксина (Sachs, 1991) В начальный момент поток ауксина по рядам клеток происходит стохастически (рис. 1.8). В силу случайной локальной неравноценности клеток один из рядов



**Рис. 1.8.** Схема самоорганизации потока ауксина при инициации формирования проводящей системы листа (по Sachs, 1991)



**Рис. 1.9.** Фотография листа химерного растения *Ficus elastica* Roxb. ex Horn. cv. 'Tricolor'. Стрелками показана жилка, проходящая через генетически разнородные ткани

начинает транспортировать ауксины активнее, чем соседние клетки. В результате смещения ИУК-транспортирующих белков соседние клетки перенаправляют свои ауксины к спонтанно возникшему потоку, дополнительно усиливая его. В конечном итоге устанавливается стабильный поток ауксина со своим «бассейном», охватывающим будущую функциональную группу клеток, обслуживающую тот локальный транспортный поток других веществ, который возникнет после дифференцировки проводящих элементов вдоль «русла» ауксинового потока.

Отсюда можно сделать важный теоретический вывод, что благодаря доминирующему потоку ауксинов новые жилки не могут дифференцироваться в непосредственной близости. Плотность и пространственное расположение жилок на поверхности листа должны определяться размерами и общей конфигурацией «бассейна» обслуживающих клеток, направляющих ауксин в общее «русло».

Это подтверждается наблюдениями за листьями химерных растений, составленными из генетически разнородных клеток. Жилки зрелого листа свободно пересекают границы между белыми и зелёными клетками, а их плотность не зависит от способности клеток к нормальному фотосинтезу (рис. 1.9). Позиционная информация в виде единой сети потоков ауксинов по дифференцирующемуся листу позволяет интегрировать в единое целое генетически разнородные клетки.

Во многом аналогична модель формирования прокамбиальных тяжей, которые после дифференцировки соединят транспортными по-

токами лист с нижележащей проводящей системой целого растения (Vertnoux et al., 2000). Поскольку пока еще трудно локально оценить количество ауксина, передаваемого от клетки к клетке, существует несколько конкурирующих моделей, акцентирующих разные возможности синтеза ауксинов (см. раздел 1.2.3). Однако эти нюансы не имеют принципиального значения при обсуждении проблем возникновения позиционной информации.

На более высоком уровне интенсивность потоков ауксинов определяет интенсивность транспортного обмена между частями растения. Активно растущий апекс побега направляет мощный поток ауксинов вниз, что вызывает ответную интенсификацию транспортных потоков, связывающих его с корнем и листьями. Напротив, слабые потоки ауксинов, идущие от боковых почек, определяют слабое снабжение их основными метаболитами, что приводит к покою почек. Этот биохимический механизм приводит к реализации апикального доминирования (Li, Bangerth, 1999).

По пока еще не выясненным причинам потоки ауксинов могут сливаться только в том случае, когда они примерно равноценны (имеют один порядок интенсивности). Очень слабый поток не может примкнуть к общему «руслу», что обсуждается как возможный механизм апикального доминирования (Dun et al., 2006). Ослабление общего потока и/или падение гидравлического давления в нем в результате срезания апекса главной оси позволяют ауксином, синтезированным в боковых почках, примкнуть к основному транспортному потоку (Kotov, 1996; Kotov, Kotova, 2000; Котова и др., 2004). В этом случае снимается апикальное доминирование. Можно предположить, что этот же базовый принцип приемлем также в случае формирования жилок листа и прокамбиальных тяжей.

Регуляцию развития боковых осей обычно рассматривают как физиологический процесс. В главном и боковых побегах пространственное распределение потоков ауксинов, создающих позиционную информацию, влияет на степень разветвленности побеговой системы, определяет предпочтительные точки ветвления в пространстве, а в сочетании с прочностью и долговечностью отдельных побегов потоки ауксинов формируют архитектурную модель роста, присущую тому или иному виду в данных экологических условиях (Halle, Oldeman, 1970;

Halle et al., 1978). Потоки ауксинов позволяют апикальным меристемам получать информацию об их положении в составе побеговой системы.

## 1.2. Позиционная информация при развитии листьев в меристеме побега

Закономерности взаимного расположения органов растительного организма отражают позиционную информацию, полученную различными группами клеток друг от друга. Образно можно сказать, что структура – это процесс морфогенеза, застывший в определённой форме, которая была обнаружена и зафиксирована на момент изучения растения. Одной из давно разрабатываемых областей структурной морфологии растений является изучение листорасположения (филлотаксиса) и коррелирующих с ним пространственным распределением других органов (боковых осей, пазушных цветков и т. д.).

У растений особенности филлотаксиса были выявлены достаточно давно, разработана соответствующая терминология для их описания, созданы имитационные модели (см. обзор: Jean, 1994). Наиболее распространена фоллиарная концепция И. В. Гёте (1957), постулирующая, что цветок представляет собой специализированный побег, в котором чашелистики, лепестки, тычинки и карпеллы являются органами листовой природы. Таким образом, решение вопросов, связанных с расположением листьев на побегах, имеет прямое отношение к проблеме флорального морфогенеза.

Если в процессе развития большинства животных определение положения новых органов происходит однократно (унитарные организмы), то у растений новые филломы образуются постоянно, поэтому растение вынуждено определять положение новых органов в течение всей жизни. Особенности развития, при котором возникают повторяющиеся (реинтерпонирующие) структурные единицы растительного организма, позволяют говорить о модульной организации растений с выделением модулей разного порядка (Гатцук, 1974; 1994; 1995; 2008; Марфенин, 1999; Нотов, 1999), и возникает необходимость учитывать модульную организацию при пос-

тановке исследовательских задач в области биологии развития растений (Пенин и др., 2002). На молекулярном уровне изучение проблем, связанных с дифференцировкой клеток, специализацией тканей и органов, идёт на нескольких модельных объектах, причем в настоящее время традиционно преобладают работы на *Arabidopsis thaliana* (Ежова, 1999; Лутова и др., 2000; Ежова и др., 2003).

Образование новых модулей происходит в апикальных меристемах, где идут важнейшие процессы, определяющие число, расположение и тип органов. Поэтому рассмотрение проблемы пространственного расположения органов растения необходимо начать с функционирования меристемы.

### 1.2.1. Структурная и функциональная организация апикальной меристемы побега

#### 1.2.1.1. Анатомическое строение

Анатомическое строение апикальной меристемы побега у растений разных систематических групп весьма изменчиво (см. обзоры: Romberger, 1963; Эсау, 1969). Строение и функционирование меристемы побега рассмотрим на примере модельного растения *Arabidopsis thaliana*.

Побеговый апекс в процессе онтогенеза дифференцируется довольно рано. Уже первое деление зиготы у цветковых растений оказывается асимметричным, а на 16-клеточной стадии в апикальном домене зародыша под протодермой удается обнаружить клетки, в которых экспрессируется ген *WUSHEL (WUS)*, специфичный для меристемы побега (Mayer et al., 1998).

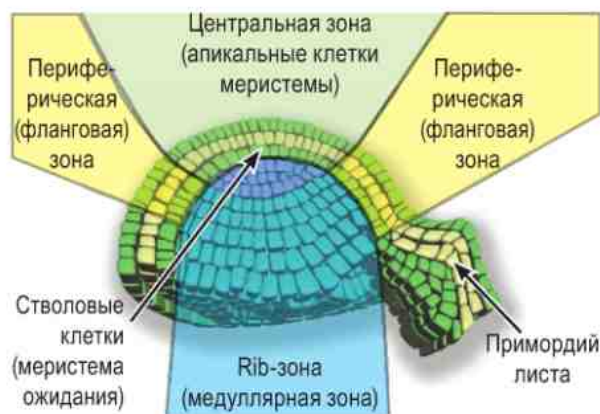
Для апикальных меристем характерна определённая ориентация веретена деления клеток, которая зависит от положения инициальной клетки относительно других клеток меристемы. Наиболее строго эта особенность выражена у споровых растений, обладающих единственной инициальной клеткой (Эсау, 1969; Лотова, 2007). У подавляющего большинства цветковых растений во внешних слоях происходят исключительно антиклинальные деления (веретено деления параллельно поверхности, а образующаяся клеточная стенка перпендикулярна поверхности).

В меристеме выделяют тунику, состоящую из отдельных слоёв клеток. Обычно число слоёв равно трем, но может варьировать от 0 до 6 (Romberger, 1963). Отдельные поверхностные слои клеток обозначают L1, L2, L3 и т. д. В более глубоких слоях клеток ориентация веретена делений непостоянна, поэтому все эти клетки относят к корпусу (Эсау, 1969; Лотова, 2007). Впервые концепция туники и корпуса была предложена Шмидтом (Schmidt, 1924, цит. по Эсау, 1969) и далее подтверждена в работах Елены Сатиной с соавторами (Satina et al., 1940, цит. по Эсау, 1969).

Часть меристемы, содержащую инициали корпуса, называют *gib*-зоной (Berleth and Chatfield, 2002), что соответствует медуллярной зоне (Лотова, 2007).

### 1.2.1.2. Функциональные домены меристемы побега

Меристему растений также принято разделять на зоны, отличающиеся по свойствам и функциям (рис. 1.10). В тунике можно различить центральную зону, в которой происходят антиклинальные деления клеток (Berleth and Chatfield, 2002; Kwiatkowska, 2008). В терминологии, предложенной Л. И. Лотовой (2007), центральная зона соответствует апикальным клеткам меристемы. Они характеризуются заметной вакуолизацией, а цитоплазма менее плотная, чем у соседних клеток меристемы. Периферическая зона состоит из менее вакуолизированных клеток



**Рис. 1.10.** Схема анатомического строения меристемы. Зелёным и жёлтым цветом показаны слои туники, голубым цветом выделен корпус

(Berleth and Chatfield, 2002). Она соответствует фланговой зоне (Лотова, 2007). Кроме того, клетки центральной и периферической зон меристемы по-разному восприимчивы к ряду гистологических красителей (Nougarede, 1967). Базальные клетки периферической зоны постепенно становятся все более вакуолизированными и увеличиваются в размерах. Структура меристемы даже в пределах цветковых растений может существенно варьировать, зоны и слои не всегда достаточно строго отграничены, а между зонами меристемы могут находиться переходные клетки (Эсау, 1969).

Примечательно, что симпластическое пространство туники функционально разделено на центральную и периферическую зоны: плазмодесменные контакты на границе между центральной и периферической зоной функционально неактивны (хотя анатомически выявляются) (Crawford, Zambryski, 1999). Распределение флуоресцентных красителей после инъекции, а также электрофизиологические эксперименты показали, что конфигурация симпластических доменов меняется со временем: часть плазмодесм открывается, тогда как другие закрываются, обособляя различные области клеточного пространства. Так, на апикальных меристемах побегов *Betula* L. во время активного роста наблюдается быстрое перераспределение веществ по плазмодесмам. При изменении длины дня меристема образует почечные чешуи. При переходе в состояние физиологического покоя плазмодесменные контакты по всей меристеме мало активны, и флуоресцентная метка распределяется лишь на небольшое расстояние от места введения (Rinne, van der Schoot, 1998). Таким образом, в тунике регуляция размеров и конфигурации симпластических доменов может играть важную регуляторную роль в пространственной координации процесса морфогенеза.

Как было показано на *Sinapis alba* L. (Ormenese et al., 2002), при переходе к цветению граница симпластического домена, соответствующего центральной зоне меристемы, существенно расширяется, захватывая весь флоральный примордий.

В центральной зоне располагаются стволовые клетки (меристема ожидания). Здесь клеточные деления происходят редко (Romberger, 1963; Эсау, 1969; Лотова, 2007). В свете современных данных о регуляторной роли отдельных



групп клеток меристемы можно также выделить организационный центр меристемы, лежащий под меристемой ожидания (на рис 1.10 эти клетки тонированы сиреневым). Анатомически он принадлежит к *gib*-зоне.

Структура апикальной меристемы меняется по мере развития растения (Medford, 1992; Medford et al., 1992). Так, в зрелом зародыше *A. thaliana* она имеет вид небольшой плоской прямоугольной площадки между семядолями, которая включает в себя около 100 клеток. Можно условно выделить наружные слои туники, но *gib*-зона гистологически не выражена. В момент закладки двух примордиев настоящих листьев меристема становится трапециевидной, из-за чего один из листьев асимметрично смещается ближе к одной из семядолей. Число клеток возрастает до 140–160. С закладкой пятого листа (на 7 сутки от начала прорастания) меристема приобретает типичную структуру, становится полусферической и содержит до 400 клеток.

При переходе к цветению клетки меристемы часто вакуолизируются, в ней нельзя гистологически выделить центральную зону и меристему ожидания. Это событие было названо М. Х. Чайлахяном (1988) эвокацией цветения, т. е. криптохимическим процессом подготовки меристемы к цветению.

### 1.2.1.3. Генетический контроль роста и развития меристемы побега

У *Arabidopsis* важным генетическим регулятором формирования апикальной меристемы побега является ген *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*). Этот ген содержит гомеобокс и относится к известному семейству транскрипционных факторов *KNOX*. У мутантов *stm* семядольный полюс зародыша не формируется (Barton, Rothig, 1993). Хотя усиление экспрессии *STM* и увеличивает пролиферативную активность, можно предполагать, что после закладки апикальной меристемы побега контроль за её ростом в дальнейшем переходит в основном к другим генам, а *STM* остается генетическим маркером клеток меристемы, но не примордиев листьев (см. раздел 1.2.2).

Ген *PINHEAD* (*PNH*, синоним *ZWILLE*) является транскрипционным фактором, который назван так из-за фенотипического проявления мутации *pnh*: вместо побега у пророс-

тков развивается шиловидный отросток с ограниченным ростом (Moussian et al., 1998; Lynn et al., 1999). На более поздних этапах продукт гена *PNH* выявляется в тяжах прокамбия и маркирует адаксиальную сторону примордиев листа (Tsukaya, 2002). Поэтому высказано мнение о ключевой роли гена *PNH* в переключении развития эмбриональной меристемы на программу образования органов листовой природы (Moussian et al., 1998). Можно предположить, что, активируясь в прокамбиальных тяжах, ген *PNH* включает пространственный сигнальный каскад, направленный в сторону организационного центра меристемы. Смысл этого сигнала – подтвердить закладку проводящей системы, без которой меристема не сможет получать достаточное количество питательных веществ. Без такого сигнала поддержание пролиферации клеток меристемы оказывается бесперспективным. Подтверждением этой гипотезы может служить наблюдение, что у мутантов *pnh* на поздних этапах развития, как правило, отсутствуют пазушные почки (Moussian et al., 1998; Lynn et al., 1999).

Размер меристемы на ранних этапах развития увеличивается. Однако в дальнейшем объём и структурная организация меристемы находятся под перекрёстным генетическим и физиологическим контролем. При нарушении возникают фасциации меристемы (а как следствие – всей оси).

Наиболее изученным примером является фасциация стебля, которая у *A. thaliana* происходит в результате мутаций по генам серии *CLAVATA*: *clv 1*, *clv 2* и *clv 3* (Fletcher et al., 1999; Fletcher, Meyerowitz, 2000; Rojo et al., 2002). Соответствующие белковые продукты оказались негативными регуляторами пролиферативной активности инициалей туники, и при их повреждении размер центральной зоны меристемы может возрасти в 1000 раз (в более мягком выражении мутаций – в 2–4 раза). Распределение иРНК генов *CLV 1* и *CLV 2* в клетках меристемы практически совпадает: они локализованы в верхней части *gib*-зоны и прилегающих клетках. Белки *CLV 1* и *CLV 2* образуют гетеродимерный рецепторный комплекс на плазмалемме, причем домен с киназной активностью расположен только на белке *CLV 1*, поэтому проявление мутаций *clv 1* более выраженное, чем у *clv 2* (Fletcher et al., 1999).

Для рецептор-подобных киназ характерно образование различных гетеродимерных рецепторных комплексов друг с другом. Интересно отметить, что доказано существование альтернативного рецептора для пептида CLV 3. У CLV 2 есть лигандсвязывающий экстраклеточный домен, но нет киназного домена (Jeong et al., 1999), а у рецептор-подобной киназы *CORYNE* (CRN), напротив, имеется только внутриклеточный домен с киназной активностью. CRN и CLV 2 образуют функциональный рецепторный комплекс. При мутации *crn* пул стволовых клеток увеличивается: происходит фасциация побега, увеличение числа органов в цветке (Müller et al., 2008). Белок CLV 1 у мутантов *clv 2* обнаруживается в составе мембранного комплекса с молекулярной массой около 600 кДа, что также указывает на наличие альтернативных (CLV 2-независимых) рецепторных комплексов с участием CLV 1 (Jeong et al., 1999).

Ген *CLV 3* экспрессируется в стволовых клетках центральной зоны (рис. 1.11). Его продукт синтезируется в форме предшественника, а после протеолиза от него отщепляется короткий сигнальный пептид, экскретирующийся в апопласт. Он диффундирует к меристеме ожидания и передает сигнал на белковый комплекс CLV 1/CLV 2 (и/или CRN/CLV 2). Далее сигнал передается в ядро, где происходит снижение транскрипции гена *WUS*. Продукт этого гена участвует в стимуляции клеточных делений в инициальных клетках центральной зоны, хотя детали механизма передачи сигнала пока ещё не выяснены. Продуктом гена *WUS* является фактор транскрипции, содержащий гомеодомен, состоящий из 291 аминокислотного остатка (Mayer et al., 1998). Теоретически белок *WUS* должен быть локализован в ядре, при этом пока ещё не выяснен молекулярный механизм, по которому *WUS* осуществляет контроль экспрессии *CLV 3* в вышележащих слоях клеток меристемы. Интересно, что экспрессия гена *WUS* выявлена в эмбрионах мутантов *stm* (хотя на более поздних этапах развития у проростков не наблюдается). По-видимому, активация экспрессии генов *WUS* и *STM* на эмбриональном этапе осуществляется независимо (Mayer et al., 1998).

Отмечено, что у мутантов *wus* программа развития ювенильной фазы повреждена, а формирование взрослой розетки листьев начинается позднее по времени (Hamada et al., 2000).

Мутации по гену *WUS* приводят к резкому снижению пролиферативной активности, уменьшению объёма центральной зоны меристемы, обеднению органного состава цветка, причём в центральной части цветка происходят наиболее заметные изменения (Mayer et al., 1998).

По-видимому, морфогенетическая программа инициации меристемы побега и программа дальнейшей пролиферации взаимодействуют, но не могут взаимно заменять друг друга. Так, ген *STM* иницирует формирование меристемы побега, а гены из группы *CLV* подавляют её пролиферацию. У двойных мутантов *clv 1 stm* и *clv 3 stm* функционирование апикальной меристемы побега частично восстанавливается: меристема закладывается на более поздних стадиях, чем у нормальных растений, и пролиферирует нормально, а в некоторых случаях становится фасцированной. Отчасти восстанавливается и структура цветка: происходит закладка плодolistиков, которые в норме для мутантов по *stm* не характерны (Clark et al., 1996).

В систему регуляции CLAVATA-WUSHEL также вовлечен ген *POLTERGEIST* (*POL*), который был отобран после мутагенеза на фоне мутации *clv 3*. Мутация *pol* приводит к специфическому подавлению проявлений мутаций *clv 1*, *clv 2* и *clv 3*. Однако растения, мутантные исключительно по гену *pol*, не отличимы от дикого типа (Yu et al., 2000).

Важным элементом контроля пролиферативной активности и объёма меристемы являются гены семейства *FASCIATA*: *FAS 1* и *FAS 2* (Kaaya et al., 2001). У мутантов *fas 1* и *fas 2* происходят нарушения как при развитии апикальной меристемы побега (фасциация, утрата чёткой границы между функциональными зонами), так и корня (укорочение, нарушения дифференцировки). Анализ экспрессии двух ключевых маркерных генов апикальных меристем побега и корня *WUS* и *SCARECROW* (*SCR*) у мутантов *fas* показал, что в апикальной меристеме побегов происходит повышение уровня экспрессии *WUS*, а в апикальной меристеме корня наблюдается изменение пространственного паттерна области экспрессии *SCR* (Kaaya et al., 2001).

Предсказанные аминокислотные последовательности белков *FAS 1* и *FAS 2* (815 и 487 аминокислотных остатков соответственно) указывают на то, что белки *FAS 1* и *FAS 2* консервативны и гомологичны двум из трёх субъ-

единиц фактора организации хроматина (**C**hromatin **A**ssembly **F**actor-1, CAF-1), уже известного для человека и дрозофилы (Кауа et al., 2001). По-видимому, регуляторная роль генов *FAS 1* и *FAS 2* связана с пространственной организацией и компактизацией ДНК после трансляции, в результате чего обеспечивается нормальный эпигенетический статус ключевых генов – факторов контроля морфогенеза.

Описан также ген *AtFAS 4*, избыточная экспрессия которого в составе генно-инженерной конструкции приводит к выраженной фасциации побега. Белок, кодируемый этим геном, предположительно является геликазой, позволяющей регулировать степень скрученности молекул ДНК в составе хроматина (Pogorelko et al., 2008).

Необычный для *A. thaliana* тип фасциации отмечается у мутантов по генам *MGOUN 1* и *MGOUN 2* (*mgo 1* и *mgo 2* соответственно; от «mgoyn» – название горного массива). Одновременно с гребневидным разрастанием меристемы побега наблюдается уменьшение числа листьев и органов цветка (Laufs et al., 1998). Показано, что у мутантов *mgo 1* и *mgo 2* область экспрессии гена *STM* заметно увеличена. Увеличение объёма апикальной меристемы побега у мутантов *mgo 1* происходит уже в ходе эмбриогенеза, тогда как у мутантов *mgo 2* – на более поздних стадиях.

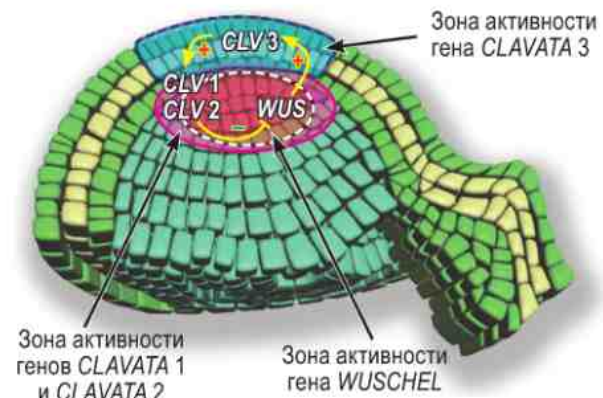
Еще одним негативным регулятором размеров апикальной меристемы является ген *TONSOKU* (*TSK*; синонимы *BRU 1*, *MGOUN 3*) (Suzuki et al., 2004). Этот ген регулирует развитие как побеговой, так и корневой апикальных меристем. У мутантов *tsk* побег фасцирован, уменьшено число органов в цветке, а главный корень укорочен и раздвоен в форме копыта (отсюда название мутации: от яп. «tonsoku» – «копыто»). У мутантов *tsk* экспрессия гена *WUS* происходит в нескольких центрах в пределах увеличенной апикальной меристемы побега, а экспрессия *CLV 3* уменьшена. Анализ структуры гена *TSK* показал, что он кодирует белок, состоящий из 1311 аминокислот. По-видимому, ген *TSK* связан со специфической укладкой белков (Suzuki et al., 2004), а что белок *MGO 3* (синонимичное название *TSK*) может участвовать в определении положения веретена деления, что служит объяснением плейотропного проявления мутации *tsk* (Guyomarc'h et al., 2004).

Как было показано на *Arabidopsis*, нарушение работы фарнезилтрансферазы, которая ко-

дируется геном *WIGGUM/ERA 1* (*ENHANCED RESPONSE TO ABSCISIC ACID 1*), приводит к увеличению объёма меристемы и коррелятивным изменениям органотаксиса как на вегетативных осях, так и в цветках (Yalovsky et al., 2000; Ziegelhoffer et al., 2000). Это говорит о том, что гидрофобные взаимодействия, изменяющиеся в процессе фарнезилирования белков, важны при формировании регуляторных комплексов, контролирующих размеры меристемы.

Определённую роль в ограничении размеров апикальной и флоральной меристем играет другая фарнезилтрансфераза, кодируемая геном *PLURIPETALA* (*PLP*) (Running et al., 2004). У мутантов *plp* выражена фасциация побега, а также увеличено число органов цветка. Мутанты *plp* (как и *wig/era 1*) обладают пониженной чувствительностью к экзогенной абсцизовой кислоте. Продуктом гена *PLP* является  $\alpha$ -субъединица фермента фарнезилтрансферазы, которая также входит в состав ферментного комплекса геранилгеранилтрансферазы I (белок PFT/PGGT-Ia). Отсутствие этого белка у мутантов было подтверждено иммунофлуоресцентными методами. Оба фермента участвуют в пренилировании: ковалентном присоединении изопренильного радикала (фарнезила или геранилгеранила) к С-концу белков (Ziegelhoffer et al., 2000).

Ещё один интересный пример изменения объёма меристемы, проявляющийся в смене дистихии на супротивное листорасположение, найден у *Zea mays* L. У мутантов *aberrant phyllotaxis* (*abphyll*) размер меристемы зрелого



**Рис. 1.11.** Контроль пролиферативной активности меристемы по механизму отрицательной обратной связи (взаимодействие CLAVATA-WUSCHEL)

зародыша увеличен (Jackson, Hake, 1999). Около половины растений, гомозиготных по мутации *abphyll*, имеют супротивное листорасположение, при этом первые два филлома располагаются в плоскости, перпендикулярной щитку (в норме листья очередные с медианами, расположенными в плоскости медианы щитка). Изредка меристема мутантного зародыша на определённом этапе спонтанно расщепляется, объём клеточной массы меристемы уменьшается и листорасположение становится очерёдным.

Это явление напоминает опыты Р. и М. Сноу (Snow, Snow, 1935) с хирургическим разрезанием меристемы на части, в которых при искусственном вертикальном рассечении меристемы растений с супротивным листорасположением на 4 сектора у регенерировавших побегов наблюдалось очередное (спиральное) листорасположение. Можно предполагать, что при рассечении меристемы (или при спонтанном уменьшении её объёма в результате расщепления) не достигается критическая клеточная масса, необходимая для формирования двух супротивных листьев в одном узле, и листорасположение становится очерёдным.

#### 1.2.1.4. Система CLAVATA-WUSHEL и позиционная информация в меристеме

Система CLAVATA-WUSHEL обеспечивает отрицательную обратную связь между центральной зоной туники со ствольными клетками и организационным центром меристемы. Чрезмерное увеличение пула пролиферирующих клеток ведёт к снижению активирующего сигнала, а уменьшение числа ствольных клеток, напротив, к усилению экспрессии гена *WUS* в организационном центре меристемы (Schoof et al., 2002). Как показано для химических реакций, отрицательная обратная связь при определённых условиях приводит к автоколебательным процессам (Белоусов, 1951; Жаботинский, 1974; Рубин, 1999). Теоретически пролиферативная активность меристемы, а также число ствольных клеток должны претерпевать колебания во времени.

Отметим, что изменение размеров меристемы у *Arabidopsis* в результате мутаций по генам системы CLAVATA-WUSHEL ведет к изменению филлотаксиса (Mayer et al., 1998; Fletcher, Meyerowitz, 2000; Hamada et al., 2000). Например,

для мутантов *wus* при исследовании углов дивергенции у проростков на ранней стадии развития выявлено, что положение семядолей и первых двух настоящих листьев хорошо описывается гипотезой о супротивном филлотаксисе, тогда как у третьего и последующих настоящих листьев углы дивергенции существенно отличались от углов в спирали, характерной для дикого типа (Hamada et al., 2000). Была предложена физиологическая модель, согласно которой регуляция развития листовой серии осуществляется в три этапа: эмбриональный (развитие семядолей), ювенильная программа развития (настоящие листья № 1 – № 5) и программа развития взрослой розетки листьев. Для мутантов *wus* выдвинуто две гипотезы для объяснения уклонений в филлотаксисе. По первой из гипотез программа развития взрослой розетки листьев во времени замещает нарушенную программу ювенильного развития. По второй – ювенильная фаза правильно протекает во времени, однако из-за малого объёма меристемы (вызвано мутацией *wus*) развития ювенильных листьев не происходит.

Математическое моделирование распределения транскрипционной активности генов *CLV* и *WUS* (Николаев и др., 2007; Nikolaev et al., 2007) показало, что постулаты о последовательной стимуляции транскрипционной активности генов *WUS*, затем *CLV3*, *CLV1/CLV2* и негативная регуляция *WUS* явно недостаточны для описания распределения активности этих генов даже в одномерном пространстве клеточного ряда. Авторам модели пришлось ввести дополнительный фактор  $Y$ , который отражает расстояние от верхней точки клеточного ряда (центре центральной зоны меристемы) до данной клетки. Фактор  $Y$  является гипотетическим морфогеном, который фактически отвечает за распределение позиционной информации в меристеме. Если фактор позиционной информации  $Y$  не введен в модель, инициация экспрессии гена *WUS* происходит во всём клеточном ряду ниже области экспрессии гена *CLV3*, что не соответствует действительному распределению генных продуктов (Николаев и др., 2007; Nikolaev et al., 2007). Предложенная модель хорошо имитирует распределение продуктов генов *CLV1/CLV2*, которое затрагивает более широкий ряд клеток, по сравнению с геном *WUS*.

По-видимому, при переходе к двумерной модели меристемы также придётся постулировать

анизотропную диффузию короткого пептида *CLV3* и/или другие позиционные сигналы, которые позволяют имитировать наиболее реалистичное распределение продуктов гена *WUS* в организационном центре меристемы побега.

### 1.2.2. Инициация развития листа

Первым видимым свидетельством закладки примордия листа является периклинальное деление в субэпидермальном слое L2 и/или L3 (Эсау, 1969; Тимонин, 1984). Однако ещё до этого деления происходит детерминация определённой группы клеток к развитию листового примордия.

Исторически первым геном, маркирующим зону образования нового листового примордия, был обнаруженный у табака (*Nicotiana tabacum* L.) ген *NFL 1*. В периферической зоне меристемы появляются полосы экспрессии этого гена, затрагивающие не только поверхностные, но и глубинные слои клеток. Периклинальные деления в этот момент не наблюдаются (Kelly et al., 1995). Область меристемы, детерминированную к развитию листового примордия, можно также выявить по дифференциальной экспрессии других генов (рис. 1.12). Для *A. thaliana* это прежде всего гены *LEAFY (LFY)*, *PIN-FORMED 1 (PIN 1)*, *ASYMMETRIC LEAVES 1 (AS 1)*, *UNUSUAL FLOWER ORGANS (UFO)*, *CUP-SHAPED COTYLEDONS 1 (CUC 1)* и *CUP-SHAPED COTYLEDONS 2 (CUC 2)*. Кроме того, в зоне образования листа снижается экспрессия генов, характерных для центральной зоны меристемы и соседних клеток периферической зоны, например генов *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*, *KNOX-GENE from ARABIDOPSIS THALIANA 1 (KNAT 1)* (Long et al., 1996; Tsukaya, 2002).

Примечательно, что многие события на уровне экспрессии генов лишь сопутствуют детерминации развития листа, но не играют в этом процессе решающей регуляторной роли. Так, у мутантов *lfy* происходит изменение развития боковых осей соцветия, вместо цветков развиваются короткие олиственные побеги, несущие некоторые органы цветка (Schultz, Naughn, 1991), а у мутанта *ufo* в положении лепестков и тычинок развиваются необычные органы (Levin, Meyerowitz, 1995), но ни в том, ни в другом случае не происходит нарушения формирования примордиев вегетативных листьев.

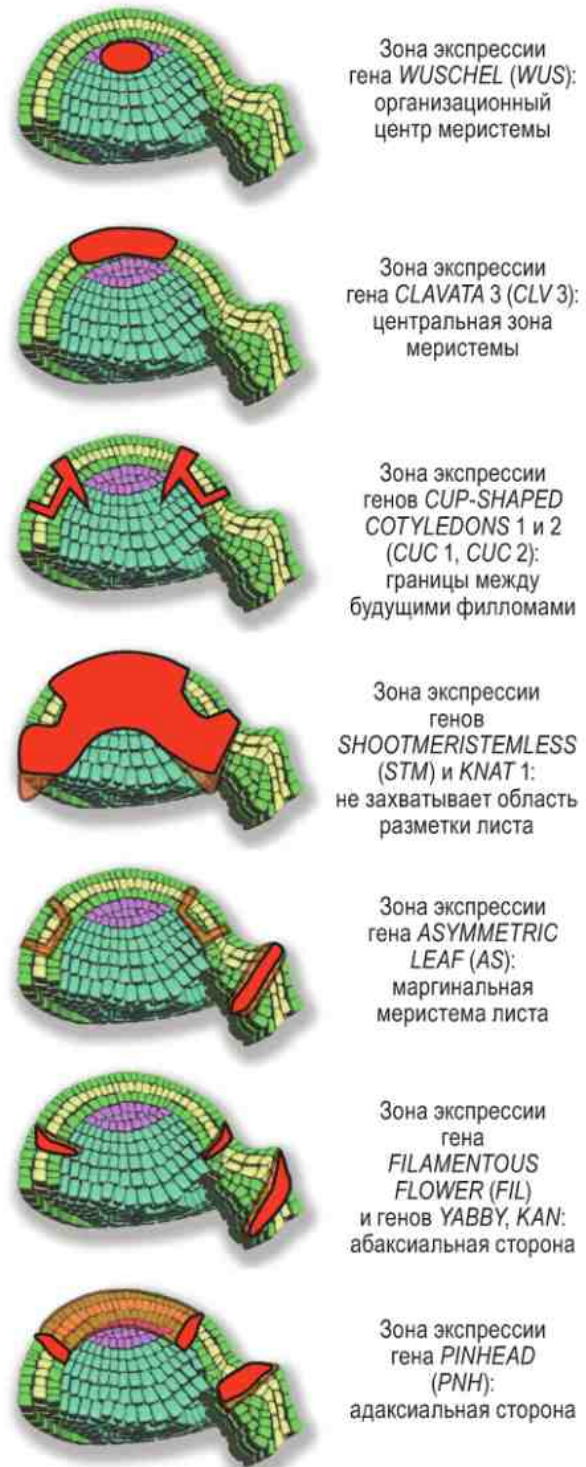


Рис. 1.12. Пространственные паттерны экспрессии различных генов, маркирующих развитие листа, в пространстве меристемы (по Tsukaya, 2002)

Важную роль в определении судьбы клеток играет антагонизм между генами *AS 1* и *STM*. При экспрессии гена *STM* под конститутивным сильным 35S CaMV-промотором в зонах, где должны развиваться листовые примордии, у *A. thaliana* развиваются необычные лопастные листья (Tsukaya, 2002). Если аналогичный эксперимент проводить с геном *KNAT 1*, то листья не просто приобретают лопастную структуру, но в местах разветвления жилок иногда образуются адвентивные меристемы. У кукурузы (*Zea mays* L.) аналогичная экспрессия генов в тканях примордия листа возникает при мутации *knotted 1* (*kn 1*), при этом на листе возникают зоны меристематической активности – «узелки» (Vollbrecht et al., 1991). В этой связи интересно отметить, что у растений со сложными листьями в примордиях часто сохраняется активность генов, характерных для меристемы.

Гиперэкспрессия гена *AS 1*, напротив, ведет к образованию листа из центральной зоны меристемы. Образующийся при этом лист имеет пельтатную (радиально-симметричную) структуру. Эктопическая экспрессия гена *WUS* в периферической зоне меристемы приводит к полному отсутствию листьев (Tsukaya, 2002; Kessler, Sinha, 2003; Ежова, 2007).

Таким образом, выбор пути развития между листом и меристемой, осуществляется на уровне включения генетических программ меристемы (гены *STM*, *KNAT 1* и их ортологи у других растений) и листа (ген *AS 1*). Интересно, что у двойных мутантов *stm as 1* развитие филломов происходит нормально (Tsukaya, 2002; Kessler, Sinha, 2003). Это означает, что у растения существуют альтернативные генетические программы, обеспечивающие разграничение функций между меристемой и листом. Отметим, что выбор между экспрессией генов *STM* и *AS 1* не влияет на расположение органов.

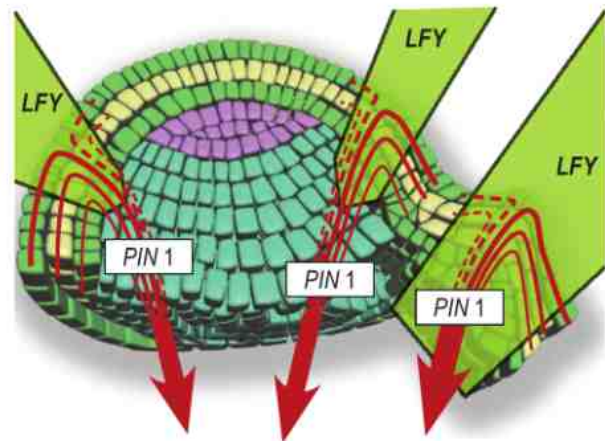
### 1.2.3. Роль ауксинов в формировании позиционной информации в апикальной меристеме побега

Наиболее драматического эффекта и сбоя в листорасположении можно добиться при повреждении гена *PIN 1*, ответственного за активный транспорт ауксина из клетки (см. раздел 1.1.3). Образование листьев в верхней части побега

у мутантов *pin-formed 1* (*pin 1*) можно вызвать с помощью агарового блока, пропитанного ИУК (Reinhardt et al., 2000). При этом высокие концентрации ауксина вызывают образование кольцевых примордиев листьев, что не характерно для *A. thaliana* (Berleth, Chatfield, 2002). Возможно, высокая концентрация ауксина стимулирует к развитию примордия все компетентные клетки меристемы, которые расположены кольцом в периферической зоне.

С помощью специфических антител к белку PIN 1 и к белку AUX 1 (пассивный переносчик ауксина в клетку) удалось проследить потоки ауксина в клетках зоны, детерминированной к развитию примордия (Reinhardt et al., 2003). В центре наблюдается максимальная концентрация белка PIN 1, окружающие клетки поляризованы в сторону центра детерминированного примордия, тогда как ауксин движется с поверхности периферической зоны меристемы в глубинные (нижележащие) слои клеток, где поток ауксина сливается с уже дифференцированными тяжами прокамбия, идущего от других филломов к стеле (Vernoux et al., 2000) (рис. 1.13).

По всей видимости, тяжи прокамбия и проводящая система закладываются вдоль



**Рис. 1.13.** Модель распределения потока ауксинов при инициации развития примордия листа (по Vernoux et al., 2000). Поток ауксина показан красными стрелками, толщина стрелок примерно соответствует интенсивности экспрессии белка-переносчика PIN 1. Пунктиром показан теоретически предполагаемый поток ауксина. Ген *LFY* – генетический маркер развития листового примордия

стабилизированных потоков ауксина в растении (Turner, Sieburth, 2002).

Как предполагают, роль пассивного переносчика AUX 1 заключается в том, чтобы ограничить объём клеток, который вступит на путь дифференцировки листа (Stieger et al., 2002). У мутантов *Arabidopsis aux 1* практически нет нарушений в развитии листьев, что, однако, может быть компенсировано функционированием других генов того же семейства – *Like-AUX 1*. У двойного мутанта *pin 1 aux 1* нанесение на апекс пасты, содержащей ИУК, вызывало образование более крупных листовых примордиев, чем у одиночного мутанта *pin 1* (Reinhard et al., 2003).

Область инициации прокамбиальных тяжей является зоной экспрессии регуляторного гена *ZWILLE* (*ZLL*, синоним *PNH*; см. разд. 1.2.1.3), мутации по которому приводят к резкому снижению пролиферативной активности меристемы. Уровень экспрессии гена *STM* в центральной зоне меристемы при этом заметно снижается (Lynn et al., 1999). Можно предположить, для успешной пролиферации меристема должна постоянно получать информацию о потоках ауксинов, устанавливающихся в нижележащих тканях. Если дифференцировка прокамбиальных тяжей не иницирована, деления клеток в меристеме блокируются.

Выдвинуты две гипотезы, объясняющие распределение ауксинов при детерминации примордия. Одну из них условно называют «донорной» (*source-model*), а вторую – «акцепторной» моделью (*sink-model*). В начале инициация развития примордия происходит спонтанно, но, как предполагают, обусловлена разными процессами.

Согласно «донорной» модели, будущий примордий возникает из той группы клеток в которой по случайным причинам синтез ауксина повышен. Далее ауксин распределяется по соседним клеткам периферической зоны меристемы и происходит подавление формирования новых центров синтеза ауксина (феномен, аналогичный апикальному доминированию). Далее стимулируется базипетальный отток ауксина из примордия в глубинные слои клеток.

По «акцепторной» модели, наоборот, центр иницированного примордия является активным потребителем ауксина, который транспортируется из окружающих поверхностных клеток. В результате окружающие клетки обеднены ауксином и не могут служить донора-

ми для образования нового примордия рядом с уже возникшим (Berleth, Chatfield, 2002).

В процессе инициации закладки листа важны не только потоки ауксина, но и способность клеток к восприятию ауксинового сигнала. У *Arabidopsis* мутация по гену *PINOID* (*PID*, отвечает за синтез протеинкиназы ауксинового ответа) или по гену *MONOPTEROS* (*MP*, отвечает за синтез одного из транскрипционных факторов ауксинового ответа) также приводит к образованию безлистных осей (Christensen et al., 2000; Hardtke, Berleth, 1998). Примечательно, что области экспрессии генов *PID* и *MP* в пространстве меристемы совпадают с предполагаемыми потоками ауксинов (Reinhardt, Kühlemeier, 2002; Reinhardt et al., 2003).

Таким образом, современные данные подтверждают наличие зоны ингибирующего влияния вокруг формирующегося примордия листа, которая не даёт новым примордиям занять ближайшее место. Важнейшую роль в образовании ингибирующей зоны играет процесс обеднения клеток ауксинами и организация векторов потока ауксина от иницирующихся примордиев к прокамбиальным тяжам общей проводящей системы.

#### 1.2.4. Формирование примордия

При дальнейшем развитии примордия происходят следующие процессы: **1)** определение границ примордия; **2)** дифференцировка адаксиальной и абаксиальной части; **3)** активизация маргинальной меристемы (Bowman, 2000; Tsukaya, 2002).

За отграничение клеточного материала будущего филлома от клеток оси и других филломов отвечают гены *CUC 1* и *CUC 2*: они экспрессируются в виде кольца по границе будущего примордия (рис. 1.12), а при мутациях возникают слившиеся в единую структуру семядоли, края некоторых листьев также способны к слиянию (Takada et al., 2001). Примечательно, что вдоль границы примордия экспрессируется также ген *UFO* (Tsukaya, 2002), однако при мутациях нарушается лишь структура цветка, но не отграничение примордия от клеток оси. Можно предположить, что в промоторной части гена *UFO* есть регуляторные участки, реагирующие на те же факторы транскрипции, что и промоторы *CUC 1* и *CUC 2*. В случае *UFO* активация транскрипции не имеет функционального смысла, а всего лишь отражает случайную корреляцию.

Приобретение органом дорзо-вентрального строения (т. е. дифференцировка на адаксиальную и абаксиальную части) возможна только в том случае, когда поступает некий позиционный сигнал из апикальной меристемы (Berleth, Chatfield, 2002). Органы, возникающие строго в центре меристемы, имеют радиально-симметричную или спиральную структуру. Это справедливо не только для отдельных филломов, но и для цветков, расположенных в соцветии (Пенин, Ежова, Чуб, 2002). Одно из проявлений дорзо-вентральной дифференцировки примордия листа – экспрессия гена *FILAMENTOUS FLOWER 1* (*FIL 1*) на адаксиальной, а гена *PINHEAD* (*PNH*) – на абаксиальной стороне примордия. Мутация *fil 1* была описана по фенотипу цветка и составляющих его органов, которые преобразуются в нитевидные структуры. В вегетативной сфере потеря функции *FIL 1* выражается в формировании цилиндрических листьев, у которых весь эпидермис проявляет свойства абаксиальной стороны (Sawa et al., 1999b; Tsukaya, 2002). При нарушении работы генов адаксиализации, напротив, возникает филлом с эпидермальной дифференцировкой, характерной для адаксиальной стороны (Sawa et al., 1999a).

Активизация маргинальной меристемы, которая происходит в области, свободной от экспрессии генов адаксиализации и абаксиализации. По одной из моделей пролиферативная активность сильно ограничена в районе будущей центральной жилки, и поэтому сбоку остаются клетки, не включённые в зону этого ингибирующего влияния. Положение маргинальной меристемы маркировано экспрессией гена *AS 1*. При мутациях по этому гену маргинальная меристема работает неравномерно, в результате возникают листовые пластинки неправильной формы (Tsukaya, 2002; Ежова, 2007). Несмотря на всё увеличивающийся объём данных о механизмах закладки и развития листа, всё ещё недостаточно сведений о том, как именно детерминируется определённое расположение органов, формирующихся в меристеме.

### 1.2.5. Механические факторы развития

В качестве альтернативы к биохимической интерпретации процессов развития активно развивается направление, постулирующее первоочередное значение механических натяжений и

деформаций. Впервые гипотезу о важной роли механических взаимодействий в пространстве меристемы высказал С. Шведендер (Schweden-der, 1878), который считал, что положение новых примордиев определяется контактным давлением органов в процессе развития.

Еще одной оригинальной биомеханической идеей является теория, разработанная О. Шюеппом (Schüepf, 1938). По этой теории слой туники растёт быстрее, чем клетки корпуса. В итоге возникает «избыточная поверхность», создающая механическое напряжение. Чтобы релаксировать возникшее напряжение, апекс побега формирует складки. В дальнейшем эти складки становятся примордиями и вступают на путь морфогенеза листа или других аппендикулярных органов.

Эти взгляды в дальнейшем развил П. Грин (Green, 1985; 1999). Он считал, что положение и форма органов определяются локальными механическими напряжениями, и с помощью вычислительного эксперимента показал возможность возникновения определённых пространственных паттернов, характерных для органотаксиса разных растений (как круговых, так и спиральных).

Основную (механическую) причину формирования филлотаксиса Грин (Green, 1985) видел в распределении компонентов клеточных стенок. С помощью микроскопии в поляризованном свете он анализировал направление укладки целлюлозных фибрилл в меристеме. На примере *Vinca major* L. было показано, что при супротивном листорасположении по направлению фибрилл можно установить, в каком месте возникнет новая пара примордиев. Клетки меристемы с определённой периодичностью образуют фибриллы целлюлозы, поляризация которых различается на 90°. Однако при этом Грин не обсуждает причины, вызывающие перераспределение фибриллярного материала. Интересно отметить, что перераспределение ауксинов влияет на ориентацию микротрубочек кортикального цитоскелета (Nick et al., 1992), что может, в свою очередь, вызвать изменение направления укладки фибрилл целлюлозы в клеточной стенке. Таким образом, главным регулятором позиционной информации в приведенных Грином (Green, 1985) примерах также могут оказаться ауксины.

В экспериментах с наложением на меристему агаровых блоков, содержащих экспансин, ослабляется механическое сопротивление клеток



в определённом месте. Экспансин разрушает водородные связи между целлюлозными микрофибриллами и сшивочными гликанами клеточной стенки (McQueen-Mason, Cosgrove, 1994; 1995). При этом возможно изменение направления веретена деления у клеток L2, образование выростов, имеющих дорзо-вентральное строение, и даже изменение пространственного паттерна экспрессии у некоторых генов, характеризующих развитие листового примордия. Однако прокамбиальный тяж не дифференцируется, и программа развития листа не реализуется полностью (Fleming et al., 1997; 1999).

Проведённые эксперименты побудили исследователей к поиску эндогенных экспансинов, дифференциально экспрессирующихся при развитии листа. У томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.) специфический экспансин LeExp18 был действительно обнаружен (Reinhardt et al., 1998). В дальнейшем выяснилось, что на ранних этапах развития листа промотор гена *LeExp18* регулируется ауксином (Reinhardt, Kühlemeier, 2002).

Это говорит о том, что механические факторы играют важную роль в процессе развития листа, но им можно отвести лишь подчиненное значение. В слое L1 механических стимулов, не сопровождающихся ауксиновым сигналом, не достаточно для полноценного формирования филломонов.

Механические свойства слоя L1 до сих пор находятся в центре внимания ряда исследователей. Построены биомеханические модели поведения слоя L1, которые позволяют показать распределение механических напряжений в пространстве меристемы. Показано, что определённые напряжения сопутствуют формированию примордиев в позициях, характерных для вегетативных розеток *Arabidopsis*. Несмотря на большóу детализацию механических свойств клеточных стенок и трудоёмкость вычислений, разработанные модели носят интерпретационный характер (Jönsson et al., 2006; Sahlin et al., 2009).

На меристемах *Arabidopsis* также были проведены исследования по прямому измерению механических свойств клеточных стенок (Peaucelle et al., 2010). Для этого была использована техника лазерного зондирования: к микроманипулятору были прикреплены зеркало и частица-зонд определённого размера. Приложение определённой силы к микроманипулятору приводит к деформации частицы-зонда,

в результате чего зеркало смещается, и лазерный луч отклоняется на некоторый угол. Отклонение зависит от приложенной силы и от упругости клеточной стенки в исследуемой точке (Peaucelle et al., 2010). Давление было приложено извне к слою L1.

Показано, что при использовании частиц, сопоставимых по размеру с толщиной клеточной стенки, механические свойства отдельных клеток во всём пространстве меристемы варьируют, но невозможно выделить области с пониженной прочностью клеточных стенок в слое L1, которые соответствовали бы иницированным примордиям (Peaucelle et al., 2010).

Для выявления иницированных примордиев диаметр частиц-зондов был увеличен до размеров, сопоставимых с размером целой клетки. Была выдвинута гипотеза о том, что инициация примордия в определённом сайте на меристеме происходит благодаря размягчению слоя L2 (и/или других глубинных слоёв клеток туники), однако механические свойства слоя L1 на начальных этапах инициации примордия меняются незначительно.

Удалось также доказать, что размягчение клеточной стенки связано в основном с метилированием пектина (Peaucelle et al., 2008). Изменение степени метилирования пектина клеточной стенки необходимо и достаточно для эктопической инициации нового примордия, который оказывается в иной позиции по сравнению с нормальным процессом морфогенеза. Таким образом, пространственное распределение метилэстераз пектина является важнейшим фактором, определяющим филлотаксис у растений (Peaucelle et al., 2008).

### 1.2.6. Подходы к математическому моделированию клеточного роста

При стремительном развитии методов экспериментального анализа событий, происходящих при инициации, закладке и развитии в растительном организме структур разного уровня, появляется все больше информации о процессе морфогенеза. Тем не менее детальное знание локальных механизмов, приводящих к возникновению позиционной информации, не даёт представления о том, как эти механизмы соотносятся с расположением формирующихся органов растения в пространстве.

Одним из подходов, позволяющих осветить этот вопрос, является создание математических моделей, в которых в качестве исходных постулатов заложены физиологические принципы, лежащие в основе органогенеза. Практически во всех моделях такого рода в основе лежит представление о позиционной информации как в будущем механизме дифференцировки клеток.

### 1.2.6.1. Одномерные модели ряда клеток

Самыми простыми по геометрии следует признать модели делящегося линейного ряда клеток (Романов, 1992; Романов, Суховеров, 1997; Суховеров, Романов, 2009; Доброчаев, Иванов, 1999; Лихошвай и др., 2007). В работе А. Е. Доброчаева и В. Б. Иванова (1999) была предложена модель униполярного ряда клеток корня, основанная на представлении о согласованном симпластическом росте соседних рядов в зоне роста, характерной длительности клеточного цикла и максимальном времени пребывания в зоне роста меристемы.

В вычислительном эксперименте (Доброчаев, Иванов, 1999) каждую клетку характеризовали следующими параметрами: **1)** число итераций программы, которое существует клетка – «время жизни»; **2)** число «прожитых» итераций; **3)** состояние клетки [митоз(1)/интерфаза(0)]; **4)** «поколение» – число «делений», произошедших с начала работы программы; **5)** индивидуальный номер; **6)** индивидуальный номер материнской клетки. Во время каждой итерации число «прожитых» итераций (параметр 2) увеличивается на единицу. Когда число «прожитых» итераций превышает «время жизни», клетка переходит к митозу. Когда число «прожитых» в клеточном цикле итераций превышает число итераций «митоза», программа продуцирует две новые клетки вместо старой.

Построенная модель (Доброчаев, Иванов, 1999) униполярного ряда клеток, происходящих из одной инициали корня, позволяет построить вероятностную картину распределения митозов, клеток разной длины и генеалогию каждой клетки ряда, произошедшего из одной инициали корня. Исследователь может также задать отклонения от исходных параметров длины клеточного цикла.

В дальнейшем результаты математического моделирования были проверены с помощью наблюдений на гистологических препаратах

кончиков корней пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и кукурузы (*Zea mays*). Показано, что распределение делящихся клеток в ряду хорошо совпадает с предсказанным на основе математического моделирования. Выявляемые на препаратах генеалогические взаимоотношения (пары, тройки и четвёрки клеток, прослеживаемые по общей клеточной стенке исходной материнской клетки) также подтверждают предсказательную силу разработанной модели и позволяют провести вычисление параметров клеточного цикла по фиксированным препаратам. К недостаткам предложенного подхода (Доброчаев, Иванов, 1999; 2001) можно отнести отсутствие физиологического объяснения ограниченной митотической активности, которая падает по мере удаления от инициалей меристемы.

Одной из удачных попыток пролить свет на распределение делящихся клеток в растительном органе является модель Г. А. Романова (1992), получившая развитие в дальнейших работах (Романов, Суховеров, 1997; Суховеров, Романов, 2009). В этой модели растение представлено как биполярный ряд клеток, в котором верхняя апикальная клетка синтезирует ауксины, а нижняя апикальная клетка – цитокинины. Клетки ряда способны к делениям при условии, что концентрация и ауксинов, и цитокининов превышает некоторое пороговое значение. В качестве исследуемых параметров в модели выступали уровень синтеза гормонов, скорость распада при перемещении на 1 условную единицу длины (1 клетку ряда) и порог чувствительности, заданные для каждого гормона отдельно. Эта простая модель позволяет анализировать, в частности, количественное соотношение между условной корневой и побеговой системой, распределение клеточных делений в пространстве.

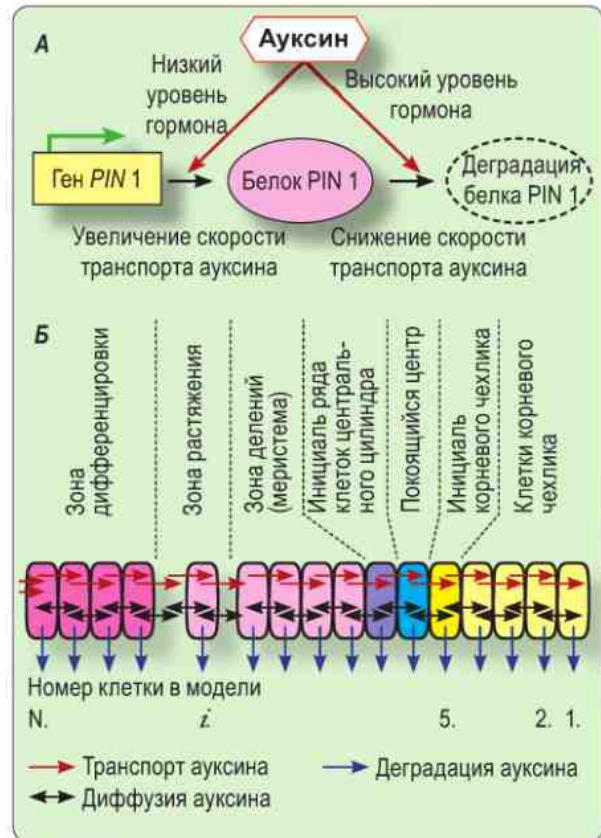
Одним из интересных результатов, полученных при моделировании (Романов, 1992), является увеличение длины корневой части ряда в ответ на увеличение уровня синтеза ауксинов и/или на снижение скорости их деградации. Аналогично при увеличении уровня синтеза цитокининов или снижении скорости их распада увеличивается длина побеговой части клеточного ряда. К похожему эффекту приводит уменьшение порога чувствительности к соответствующим гормонам. В любом случае рост клеточного ряда во всех вычислительных экспериментах оказывается ограниченным во

времени и в пространстве. Длина полученного в модели клеточного ряда зависит от параметров синтеза, транспорта и метаболизма гормонов, непосредственно участвующих в регуляции клеточного цикла у растений.

К сожалению, в силу ограниченности заложенных в модель постулатов, она не обладает достаточными выразительными средствами. Например, она не дает представления о ветвлении корневой и побеговой системы. Тем не менее важно подчеркнуть, что в модель Романова (1992) заложены те же принципы, что и в модели трёхцветного флага (Wolpert, 1971; Вольперт, 1982). Апикальное положение воспринимается клетками ряда как позиционный сигнал к синтезу того или иного гормона. При этом деление клеток и их условная дифференцировка определяется позиционной информацией, полученной из обоих полюсов ряда в форме фитогормонов, а для ответа необходимо определённое пороговое значение концентрации.

Позже опубликована аналогичная по исходным посылкам модель (Chavarría-Krauser, Schult, 2004). Однако в этой модели рассмотрен только ряд клеток корня, причем роль источника ауксина отводится верхней клетке ряда (фактически базальной части корня), а синтез цитокинина постулирован для апикальной клетки ряда. Основным механизмом распределения гормонов считали простую диффузию. С помощью этой модели было изучено влияние гормонального статуса на размер меристематической зоны корня. Несмотря на то что для кончика корня были получены реалистичные данные по распределению делящихся клеток, они в малой степени помогают понять физиологические регуляторные механизмы в этой системе, поскольку не учитывают механизмы полярного транспорта гормонов.

Оценить вклад направленного транспорта и диффузии при распределении ауксинов в ряду клеток корня позволяет другая модель (Лихошвай и др., 2007; Миронова, 2010). В качестве исходных постулатов здесь заложены представления об отрицательной обратной связи между скоростью активного транспорта ауксина и концентрацией этого гормона (рис. 1.14). В результате моделирования показано: чем выше концентрация ауксина, тем медленнее происходит активный транспорт, и наоборот. Положение белка PIN 1 в модели связано с апикальной стороной каждой



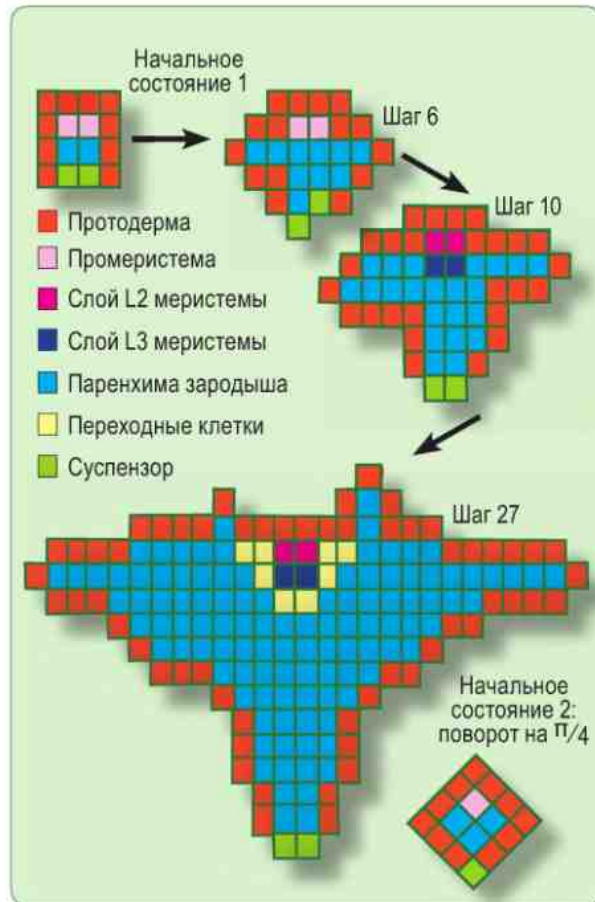
**Рис. 1.14.** Основные принципы модели распределения ауксина вдоль клеточного ряда корня (Лихошвай и др., 2007). **А** – схема отрицательной обратной связи при регуляции ауксином скорости его транспорта путём экспрессии гена *PIN 1* и дегградации белкового продукта в ряду клеток корня. **Б** – клеточный ансамбль в минимальной математической модели распределения ауксина вдоль продольной оси корня. Рисунок любезно предоставлен © В. В. Мироновой (2010)

клетки ряда, что обеспечивает акропетальный поток ауксина вдоль корня.

Эта модель учитывает также неспецифичную диффузию ауксина и потери ауксина из клеточного ряда, включающие депонирование в форме неактивных конъюгатов, латеральную диффузию и окисление.

В минимальной модели считали, что ряд клеток имеет постоянную длину, задавали параметры поступления ауксина из побега задавали параметры поступления ауксина из побега в клетку с максимальным номером ( $N$ ), а все остальные клетки ряда (за исключением клетки № 1) считали одинаковыми (рис. 1.14).

В результате вычислительного эксперимента было получено распределение ауксина с максимальной концентрацией в клетке-инициали корневого чехлика, расположенной сразу под клеткой покоящегося центра. Примерно такое



**Рис. 1.15.** Моделирование развития зародыша *Arabidopsis* дикого типа при помощи алгоритма клеточных автоматов. Видно «шахматное поле», образованное системой координат модели. Позиционная информация в модели задана *a priori* (см. начальное состояние). Суспензор состоит из двух (*sic!*) клеток, которые в модели смещаются друг относительно друга (шаг 6). На шаге 27 получается очертание среза, похожее на срез стадии сердечка. Ограничения, накладываемые моделью клеточных автоматов, не позволяют дать достаточно детальную морфологическую информацию о развитии зародыша. Переход к 3D-модели затруднён, поскольку зародыш не является телом вращения и на других двумерных срезах выглядит иначе. Рисунок любезно предоставлен © И. Р. Акбердиным (2010)

же распределение ауксина можно предполагать на основании экспериментальных данных. Максимальная экспрессия маркёрного гена *GUS* под промотором гена раннего ответа на ауксин *DR 5 (DR 5::GUS)* наблюдается именно в инициалах корневого чехлика (Sabatini et al., 1999). Профили концентрации ауксина (Лихошвай и др., 2007; Миронова, 2010) совпали с профилями оптической плотности на препаратах корней *Arabidopsis* при гистологическом окрашивании на глюкуронидазную активность.

Развитием этой модели послужило ведение клеточных делений (Миронова, 2010). Оказалось, что для адекватного введения этого параметра необходим дополнительный гипотетический фактор  $Y$ , отвечающий за реализацию позиционной информации в ряду клеток корня. Возникновение позиционного сигнала в модели зависело от концентрации ауксина.

В результате моделирования было показано, что положение максимума концентрации ауксина сохраняется и в том случае, когда клетки корня делятся. Распределение митотической активности в модели совпадает с экспериментально наблюдаемой картиной клеточных делений: *in silico* клетки покоящегося центра практически не делятся, для инициалей чехлика характерна низкая митотическая активность, тогда как наибольшее значение митотического индекса соответствует меристематической зоне делений (Миронова, 2010). В этой же работе изучено влияние различных факторов на распределение ауксина в корне: введение экзогенных ауксинов, ингибиторов транспорта ауксина, усиление поступления ауксина из побеговой системы. Предложенная модель (Лихошвай и др., 2007; Миронова, 2010) позволяет оценить локализацию индуцированных боковых корней.

Близка к рассмотренным моделью клеточного ряда меристемы побега (Николаев и др., 2007; Nikolaev et al., 2007), упоминавшаяся в разделе 1.2.1.4. Была также показана необходимость позиционной информации для самоорганизации клеток при возникновении пространственных паттернов экспрессии *WUS*, *CLV 1*, *CLV 2* и *CLV 3*. Гипотетический позиционный фактор  $Y$  в модели вырабатывается апикальной клеткой ряда. Он одновременно и запускает, и ограничивает в пространстве экспрессию гена *WUS*. Только в этом случае удаётся добиться адекватного распределения зон активности генов *CLV-WUS*.

### 1.2.6.2. Двумерные модели плоского клеточного слоя или среза

Следующими по уровню геометрической сложности объекта являются клеточные слои (двумерные системы клеток). Здесь появляются дополнительные степени свободы, заключающиеся в разнообразии форм клеток, образующих тот или иной пласт (Савостьянов, 2005), что может быть обусловлено различной функциональной нагрузкой и специализацией клеток.

Моделирование на плоскости оказывается эффективным для естественно сформировавшихся однослойных структур растений, таких как листья мхов (Донсков, 2008), или поверхностный слой L1 листа или меристемы (Barlow, Lück, 2004a). Другая область применения двумерных моделей – условные срезы объекта в идеале представленного телом вращения. Это может быть, например, меристема корня, до некоторой степени обладающая свойствами тел вращения. Тогда полученную в модели картину можно легко перевести в объём (например, модель транспорта ауксина по Griseisen et al., 2007). Однако иногда модели на плоскости применяют к объектам, не симметричным относительно оси вращения (например, эмбрионы цветковых растений, которые утрачивают симметрию вращения в момент закладки семядолей). Тем не менее на начальных этапах моделирования используют именно 2D-модели, а в дальнейшем переходят к объёмным моделям (Акбердин и др., 2006; Akberdin et al., 2007).

Математическая теория клеточных автоматов имеет соблазнительное терминологическое сходство с биологическими явлениями, когда «клетку» математической модели хочется отождествить с реальной биологической клеткой в растении. В результате математическое моделирование биологических систем превращается в «игру на шахматной доске», где положения на плоскости заранее определены координатной сеткой и отношением соседства (рис. 1.15). В реальном биологическом объекте клеточные стенки в параллельных рядах клеток практически никогда не оказываются на одной линии из соображений механической прочности клеточного пласта. Деления в соседних рядах клеток почти всегда способствуют увеличению механической прочности, и поэтому образуящи-

еся клеточные стенки в соседних рядах клеток, как правило, лежат в разных плоскостях.

Модель, основанная на теории клеточных автоматов, использована в работах (Акбердин и др., 2006; Akberdin et al., 2007; Акбердин, 2010). В качестве объекта моделирования был выбран зародыш *Arabidopsis thaliana*. Позиционная информация в модели была задана изначально (см. рис. 1.15). Клетки были разделены на несколько типов. Снаружи располагали протодермальный слой (в дальнейшем дифференцирующийся в эпидермис), на побеговом полюсе предполагали наличие клеток промеристемы побега, особенности корневого полюса не учитывали, хотя снаружи от него располагали клетки суспезора, а все остальные клетки зародыша считали одинаковыми. Каждый тип клеток посылал свой позиционный сигнал, и в зависимости от суммы этих сигналов происходили условные деления клеток и дифференцировка. Далее алгоритм программы, использующий аксиоматику клеточных автоматов, производил новые клетки в плоскости сечения зародыша.

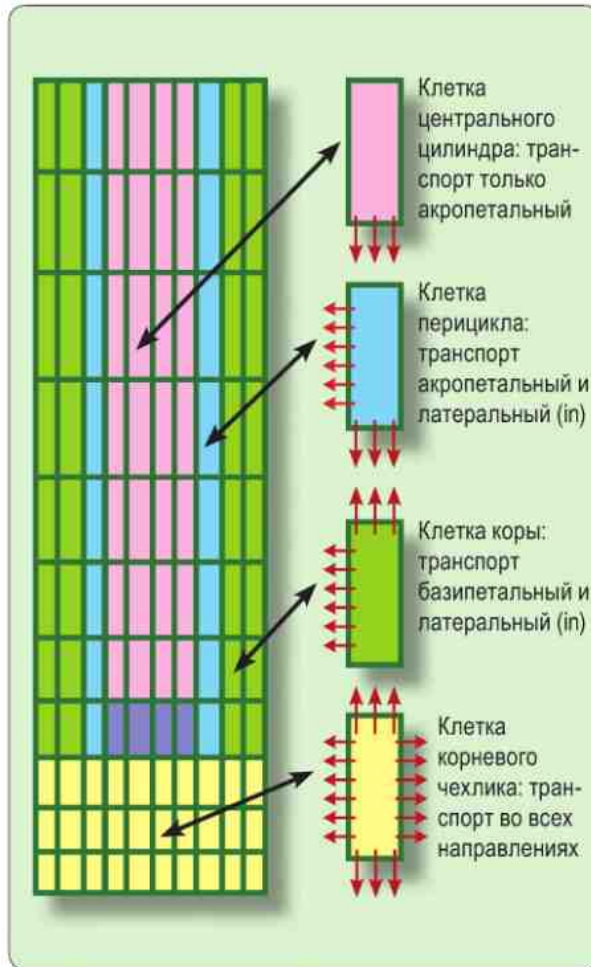
Было показано, что вплоть до образования в модели структур, аналогичных семядолям, для успешного развития зародыша достаточно предположить распределение морфогенов путём простой диффузии. Далее модель развивается недостаточно адекватно, что, по мнению авторов (Акбердин и др., 2006), связано с усилением активного направленного транспорта позиционных сигналов, который данная модель пока ещё не учитывает. При варьировании скорости диффузии морфогенов в модели получались различные аномалии в строении зародыша, которые были разделены на три условных группы, возможно, соответствующие некоторым эмбриональным мутациям *Arabidopsis*.

Однако эта модель пока не обладает достаточными выразительными средствами, чтобы реалистично отражать анатомическую структуру зародыша. В плане развития модели можно предложить исследовать устойчивость поведения в зависимости от исходной геометрии позиционного сигнала. В рамках разработанного алгоритма моделирования можно повернуть условный зародыш на 45°, соответственно перераспределив позиционную информацию (рис. 1.15). Если предложенный алгоритм адекватен, то должны получиться пространственные ре-

шения, аналогичные полученным изначально (без вращения исходного объекта).

Другая стратегия исследования морфогенеза в терминах клеточных автоматов может быть связана с обеднением набора позиционных сигналов или изменением ответа на них (например, не образуется промеристема, все клетки паренхиматические). Поведение модели в этом случае должно совпадать с развитием определённых мутантов с нарушением развития стеблевого полюса или других эмбриональных структур.

С помощью двумерной математической модели была изучена динамика распределение ауксина в кончике корня (Grieneisen et al., 2007). Эта



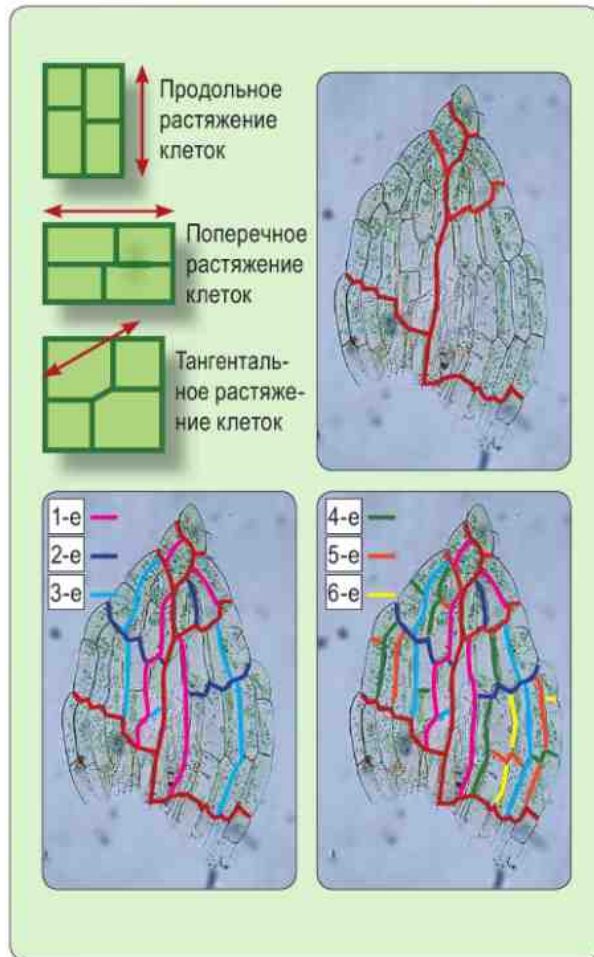
**Рис. 1.16.** Основные посыпки математической модели «обратного фонтана». Красными стрелками показано направление транспорта ауксина (по Grieneisen et al., 2007)

модель базируется на гипотезе «обратного фонтана», согласно которой поток ауксина по центральному цилиндру и его инициалам доставляется в корневой чехлик, где в дальнейшем в колумелле чехлика происходит латеральное перераспределение потока в сторону эпидермиса и коры. По коре ауксин может перемещаться в базипетальном направлении на некоторое расстояние. В модели позиционная информация задана изначально. Клетки распределены на несколько функциональных типов. Основываясь на экспериментальных данных по распределению белков-переносчиков из семейства *PIN*, каждой клетке были приписаны определённые векторы транспортного потока ауксина (рис. 1.16). Были также заданы параметры деградации ауксина (Grieneisen et al., 2007). Согласно расчётам, при поступлении ауксина из стебля в корень в модели происходило характерное перераспределение ауксина, и формировался максимум концентрации в районе клеток покоящегося центра.

В усложнённой модели (Laskowski et al., 2008) оказалось возможным проанализировать поток ауксина в изогнутом корне. Был сделан вывод о том, что локальное скопление ауксина в месте изгиба может в дальнейшем стимулировать закладку боковых корней.

Если для математических моделей характерны максимальное упрощение и формализация экспериментальных данных с целью упрощения расчётов, то в биологических исследованиях морфологических особенностей традиционно придают большое значение. Именно этот подход часто применяют при изучении эпидермальных структур.

В самом простом случае клетки листа не дифференцированы и имеют примерно одинаковую форму. Именно такими свойствами обладают листья у листостебельных мхов, состоящие из одного слоя клеток. Предпринята успешная попытка (Донсков 2008) на основе имеющегося пространственного распределения и формы клеток воссоздать программу развития и последовательность клеточных делений, приводящих к формированию листа у *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Hampe. Реконструкция процесса клеточных делений была обоснована представлениями о последовательных циклах деления апикальной инициали листа и о механической прочности, которая увеличивается при сдвиге фрагментов соседних делящихся

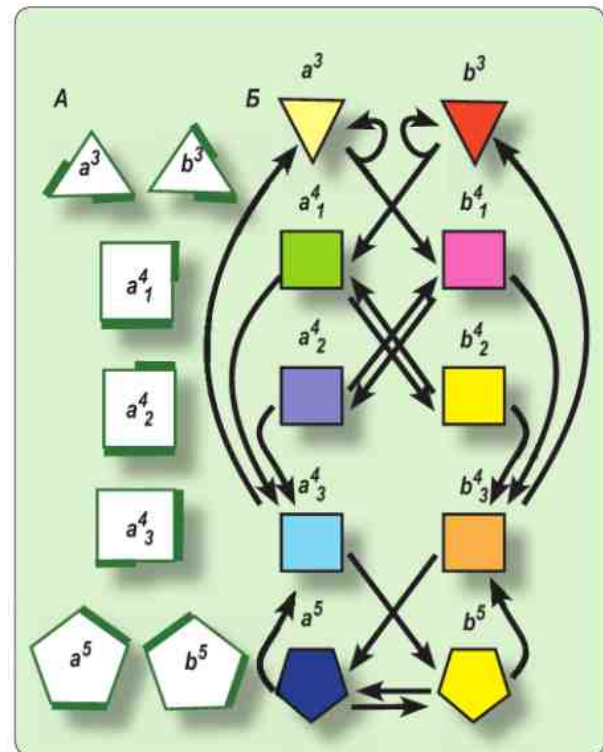


**Рис. 1.17.** Возможные варианты растяжения клеток и этапы реконструкции последовательности клеточных делений (показано цифрами и цветом) у мха *Physcomitrium pyriforme*. Рисунок любезно предоставлен © Д. Г. Донсковым (2008)

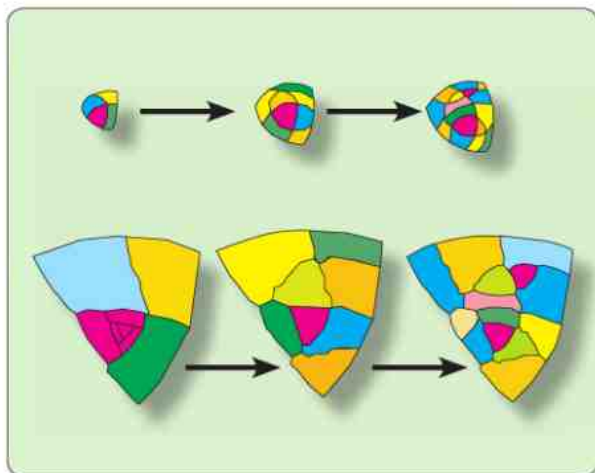
ся клеток в форме кирпичной кладки (Донсков, 2008). В дальнейшем возможно растяжение в продольном, поперечном или наклонном (тангентальном) направлении. Поскольку число теоретически возможных вариантов развития сравнительно невелико, выявить генеалогические взаимоотношения между клетками можно без применения сложного вычислительного аппарата (рис. 1.17).

Для апексов *Psilotum triquetrum* Sw. и *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. при моделировании пришлось вводить дополнительные геометрические представления, поскольку форма клеток по мере делений претерпевала существенные изменения (Barlow, Lück, 2004a). Сама иници-

альная клетка имеет треугольную форму, тогда как её ближайшие производные характеризуются четырьмя клеточными стенками. В поверхностном слое можно встретить также пятиугольные клетки. Была разработана следующая стратегия моделирования. Растение разбивали на ряд модулей (в данном случае клеток) и задали геометрические правила взаимного порождения, из которых прямо следует относительное расположение модулей в пространстве (Prusinkiewicz et al., 1996). У *Psilotum* и *Selaginella* после деления инициальной клетки не все клеточные стенки дочерних клеток оказываются способными к растяжению (рис. 1.18, А), что определяет достаточно строгие формально-логические правила, по которым клетки могут порождать друг друга (рис. 1.18, Б). Благодаря заданным



**Рис. 1.18.** Типы поверхностных клеток у *Selaginella*. А – Клеточные стенки или их сегменты, не способные к растяжению, выделены толщиной. Два типа треугольных клеток и два типа пятиугольных клеток представлены зеркальными изомерами. Для четырёхугольных клеток зеркальные варианты не показаны. Б – Правила взаимного порождения клеток. Стрелками показаны заданные в модели переходы между типами (по Barlow, Lück, 2004a)



**Рис. 1.19.** Образование поверхностных клеток в модели (Barlow, Lück, 2004a). Красным цветом выделены треугольные меристематические клетки

правилам (Barlow, Lück, 2004a) в вычислительном эксперименте возникает определённая конфигурация клеток (рис. 1.19), которую легко можно проверить наблюдениями на препаратах (или на репликах) поверхностного слоя клеток.

### 1.2.6.3. Трёхмерные модели

Наиболее сложными являются трехмерные (пространственные) модели. Один из предложенных подходов (Савостьянов, 2005) связан с понятием клеточной дифференцировки. При этом постулируется, что клетки для выполнения совместных функций должны объединяться в элементарные гистионы – устойчивые геометрические сочетания из клеток, которые должны плотно заполнять пространство. Чем больше разнообразие выполняемых функций, тем более сложным оказывается гистион и тем большее число клеток он включает в свой состав.

В зависимости от числа входящих клеток гистионы могут образовать более сложные структуры (полимеризоваться). Предложена «периодическая таблица» гистионов (Савостьянов, 2005), в начале которой стоят клетки с разделением на две функции. Шахматная или треугольная упаковка тканей возникает при равном числе клеток, дифференцированных для выполнения обеих функций. Если число клеток с одной функцией в 2 раза превышает число клеток со второй функцией, теоретически должна возникать гек-

сагональная или более сложная упаковка с чередованием квадратных и треугольных клеток или гексагональных и треугольных клеток.

Г. А. Савостьяновым (2005) описаны возможные переходы между гистионами в процессе дифференцировки во времени, а также геометрические переходы от одного к другому типу клеточной организации в пространстве. Результаты моделирования подтверждаются наблюдениями на гистологических препаратах как животных, так и растительных объектов. Это свидетельствует о том, что были поняты фундаментальные геометрические закономерности, возникающие в результате дифференцировки клеток (Савостьянов, 2005). К сожалению, механизмы, управляющие возникновением позиционной информации в гистионе, в данной модели не обсуждаются.

В качестве примера успешного синтеза геометрических представлений о дифференцировке и теории позиционной информации предложено в модели (Barlow, Lück, 2004b). Модель объясняет периодическое образование специализированных клеток в составе вторичной флоэмы голосеменных. В частности, для сем. Cupressaceae характерно периодическое образование клетки-волокна, клетки ситовидного элемента флоэмы, паренхимной клетки и вновь ситовидного элемента, после чего цикл повторяется. Важным параметром, определяющим позиционную информацию, авторы (Barlow, Lück, 2004b) считают концентрацию ауксина, который поступает по функционирующим элементам флоэмы. Именно этот фитогормон определяет правильное течение цикла четырехтактной дифференцировки, что подтверждается также прямым измерением концентрации ауксина в препаратах. Кроме того, модель (Barlow, Lück, 2004b) объясняет также дифференцировку вторичной флоэмы в сем. Pinaceae, для которого характерен цикл из одной паренхимной клетки и последующей дифференцировки пяти ситовидных элементов подряд.

Таким образом, к настоящему времени разработаны достаточно информативные модели клеточного роста для корня, листа, меристем побегов. Однако задача моделирования явлений более высокого уровня (формирование органов и создание позиционной информации в процессе их развития) пока ещё не нашла удовлетворительного решения.



## Пространственная организация и состав листовых серий

### 2.1. Предлистья как начальные точки при создании позиционной информации

#### 2.1.1. Поляризация зиготы и формирование семядолей в процессе эмбриогенеза

Первичным событием, определяющим положение частей будущего растения, является поляризация зиготы. У цветковых растений поляризация зиготы практически детерминирована позиционной информацией, полученной оплодотворённой яйцеклеткой от окружающих её клеток материнского организма, т. е. потоками гормонов и метаболитов, которые окружают и проходят через зиготу.

Интересной модельной системой для экспериментального изучения поляризации клеток оказалась зигота бурой водоросли *Fucus* L. (Kropf et al., 1999). Одним из самых ранних событий, определяющих положение ризоидного полюса зиготы, является образование чехлика из F-актина, способствующего правильной организации полярной экскреции пузырьков из ап-

парата Гольджи (Belanger, Quatrano, 2000). Этот полюс определяется односторонним освещением (формируется на затемнённой стороне), в отсутствие света – вектором силы тяжести (образуется на физически нижней стороне зиготы), а в эксперименте на клиностате, где исключено влияние света и силы тяжести, ризоидный полюс индуцируется внедрением сперматозоида в случайном месте (Kropf et al., 1999). Активная однонаправленная экскреция пузырьков приводит к тому, что плазмалемма на ризоидном полюсе клетки обогащается  $Ca^{2+}$ -каналами, анкерными белками для закрепления каналов с помощью микротрубочек кортикального цитоскелета. Усиливается поляризованный приток  $Ca^{2+}$  в клетку.

Клеточная стенка на ризоидном полюсе изменяет состав полисахаридов: в её состав включается специфический сульфатированный фуکان. Эксперименты с протопластами показали, что позиционная информация в данной экспериментальной системе может быть воспринята протопластами клеток именно благодаря химической модификации клеточной стенки. При выделении протопластов на двухклеточной стадии развития в обеих клетках поляризация происходит *de novo*, но при объединении выделенных протопластов с клеточной стенкой ризоидного полюса развиваются ризоиды, тогда как объеди-

нение с клеточной стенкой талломного полюса зиготы ведет к формированию таллома (Belanger, Quatrano, 2000).

По-видимому, как и у *Fucus*, у цветковых растений процесс направленной экскреции везикул также важен для установления полярности. В частности, у *Arabidopsis* получен мутант *gnom* (*gn*) с нарушением процессов раннего эмбрионального развития (Mayer et al., 1993). После установления полной аминокислотной последовательности белок GNOM оказался гомологом одного из белковых факторов дрожжей, участвующих в направленном транспорте везикул из аппарата Гольджи (Busch et al., 1996). Уже при первом делении зиготы положение веретена деления у мутантов *gn* заметно варьирует, обнаруживая нарушения в восприятии позиционной информации от органов материнского растения. Не возникает ни корневого, ни побегового полюса зародыша, и развитие останавливается на стадии шарообразного скопления клеток, похожего на глобулу, семядолей не образуется (Berleth, Chatfield, 2002). Можно предположить, что зародыш *gn* отличается от типичной глобулы растений дикого типа полным отсутствием полярности, хотя внешне он очень похож на глобулу.

Были проведены эксперименты по изоляции зародышей *gn* с целью получения каллуса и дальнейшего морфогенеза (так называемая техника «спасения эмбриональных леталей»). Оказалось, что мутация полностью блокирует процессы морфогенеза: индуцировать ризогенез или образование адвентивных почек не удалось (Meinke, 1995). Очевидно, в случае мутантов *gn* позиционная информация не может возникать, передаваться и/или восприниматься растительными клетками.

Очевидно, что в экспериментальных системах *in vitro*, в которых идет эмбриоидогенез из соматических клеток, позиционное влияние материнского организма практически отсутствует. Следует отметить, что из отдельных клеток в этих системах развиваются типичные зародыши с двумя семядолями, проходящие все стадии, типичные для зародышей *in planta* (Батыгина и др., 1978; Бутенко, 1984; Батыгина, 1999). В качестве моделей часто используют *Daucus carota* L. (Komamine et al., 1992; Бутенко, 1999). По-видимому, в силу случайных причин в культивируемых эмбрионных соматических клет-

ках возникает первичная поляризация, которая приводит к целому каскаду регуляторных процессов, взаимодействующих в пространстве по мере развития соматического зародыша. Спонтанно возникшая первичная позиционная информация в дальнейшем служит основой для формирования эмбриоида.

На стадии сердечка происходит видимая закладка семядолей. Она определяется теми же регуляторными факторами, что и развитие листа (раздел 1.2). Оказывают влияние как направления потоков ауксинов (раздел 1.1.3; 1.2.3), так и генетические факторы, влияющие на развитие филломонов в вегетативной меристеме (раздел 1.2.2).

Число семядолей у двудольных объектов часто варьирует и зависит от размеров зародыша, приступившего к инициации семядолей. Так, у мутантов *altered meristem program 1* (*amp 1*) наблюдается повышенный уровень цитокининов и увеличенные размеры апикальных меристем (Chaudhury et al., 1993). В цитированной работе сообщается, что одним из проявлений мутации является частое развитие зародышей с тремя или четырьмя семядолями и измененный филлотаксис вегетативных осей. При этом в базальной части побега наблюдается мутноватое листовое расположение вместо спирального.

Любое нарушение транспорта ауксинов вызывает нарушения в структуре семядолей. Его можно вызвать как с помощью блокаторов транспорта ауксинов (Liu et al., 1993), так и при повреждении белков транспортной системы ИУК в результате мутации *pin 1* (Gälweller et al., 1998). В этих случаях наблюдаются формирование зародышей с лопастями на единственной крупной семядоле, слияние краёв семядолей вплоть до формирования единой колпачковидной семядоли, в анатомической структуре которой насчитывают до 6 прокаम्биальных тяжей (Liu et al., 1993; Weijers et al., 2005). Вопрос о том, сколько семядолей несёт зародыш в данном случае и произошли ли они в результате слияния, расщепления или иных процессов преобразования семядолей зародышей дикого типа, представляется не вполне корректным. В случае нарушения потока ауксинов сильно нарушаются механизмы формирования позиционной информации, отвечающие за правильную закладку хорошо разграниченных органов.

Тем не менее некоторая доля позиционной информации возникает и в случае нарушения

транспорта ауксинов. По-видимому, синтез ауксинов – ритмический процесс, и даже при блокировании активного транспорта происходит равномерная диффузия, которая способствует развитию радиально-симметричных колпачковидных семядолей (Liu et al., 1993).

Исходя из данных литературы (Meinke, 1995; Berleth, Chatfield, 2002) можно предположить, что в момент инициации для формирования семядолей необходим определённый (видоспецифичный) объём клеток. Чем крупнее исходный зародыш (или чем меньше критический объём клеточной массы), тем больше число семядолей можно разместить на зародыше. По-видимому, многочисленные семядоли, наблюдающиеся в зародышах многих голосеменных (Зитте и др., 2007), можно интерпретировать как результат малого критического объёма, необходимого для инициации каждой семядоли.

У однодольных единственную семядолю можно рассматривать как результат увеличения критического объёма клеточной массы, необходимого для инициации семядолей. *Agapanthus* (сем. Alliaceae) иногда приводят в качестве примера однодольного растения с двумя семядолями. В частности, для *Agapanthus umbellatus* L'Her указывают, что зародыши могут развиваться как одну, так и две семядоли, причём в обоих случаях семядоля в процессе эмбриогенеза возникает как аппендикулярная (боковая) структура, тогда как для большинства однодольных типично образование апикальной семядоли и боковой почечки (Bancroft, 2006). Можно предполагать, что из-за уменьшения критического объёма клеточной массы первый настоящий лист у однодольных может сближаться с семядолей, приобретая признаки семядоли. Строение зародыша у *Agapanthus* действительно показывает переход от однодольности к двудольности.

Верно и обратное – двудольные растения также способны переходить к однодольности. В качестве факторов, ведущих к формированию зародыша с одной семядолей, можно рассматривать увеличение критического объёма, необходимого для инициации семядоли; уменьшение абсолютных размеров зародыша; сдвиг инициации семядолей на более раннюю стадию развития, отдалённую гибридизацию с рассогласованием морфогенетических программ.

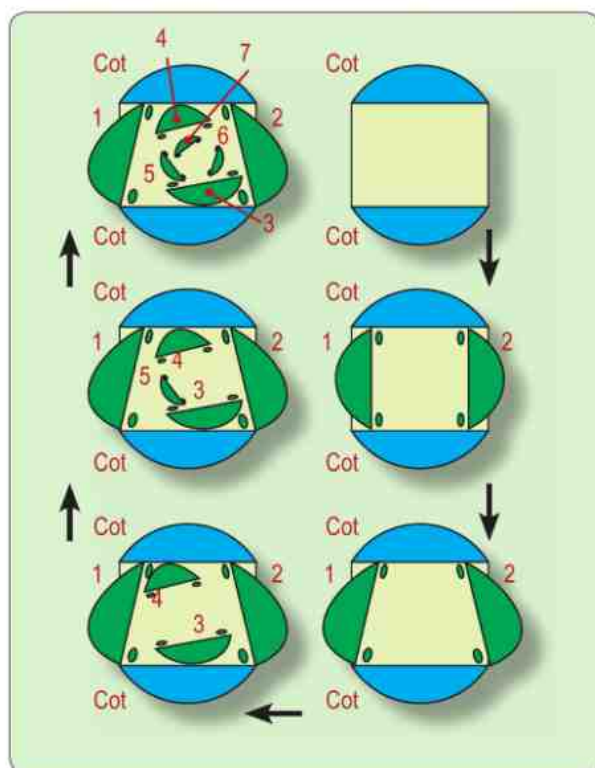
Зародыши с одной семядолей среди двудольных зарегистрированы в различных так-

сонах, которые не связаны друг с другом прямыми родственными связями. Так, односемядольные зародыши зарегистрированы среди представителей сем. Ranunculaceae в роде *Anemone* (Gregory, 1941; Проханов, 1974); сем. Fumariaceae в роде *Corydalis* (Haines, Lye, 2008); сем. Primulaceae в роде *Cyclamen* (Haines, Lye, 2008); в сем. Lentibulariaceae в роде *Pinguicula* (Degtareva et al., 2004; 2006) и др. Примечательно, что в одном и том же роде одни виды развивают зародыши с одной семядолей, а другие виды – с двумя семядолями. В последнем случае число семядолей коррелирует со степенью охвата оси зародыша основанием семядолей. По-видимому, это результат не «эволюционной примитивности» или «эволюционной продвинутой» того или иного вида, а следствие общего фундаментального физиологического механизма возникновения позиционной информации при инициации семядолей зародыша.

Отметим, что по не выясненным причинам виды с одной семядолей часто ведут геофитный образ жизни. При прорастании этим растениям необходимо, чтобы апикальная меристема побега оказалась ниже уровня грунта. Эта экологическая ниша часто требует гетерокотилии или монокотилии в качестве морфологической адаптации. В качестве второго (независимого) морфологического преобразования зародыша выступает срастание двух семядолей – псевдомонокотилия (Титова, 2000; Haynes, Lye, 2008), при которой позиционная информация от обоих вошедших в состав «слитного» органа филломов должна сохраняться и влиять на филлотаксис главного побега.

При развитии семядолей часто происходят случайные отклонения: одна из семядолей может быть иницирована (и начать закладку) раньше, чем другая. При супротивном или мутовчатом расположении семядолей (2 или 3) временной интервал между отправными точками развития не слишком значительный. Тем не менее для *Arabidopsis* выявлена лёгкая асинхронность закладки семядолей (Woodruff et al., 2000). Вероятно, инициация развития семядолей – спонтанный процесс, в котором одна из семядолей может лидировать, а вторая занимает подчинённое положение, опираясь в развитии на позиционную информацию первой иницированной семядоли.

У *Arabidopsis* ограничение площади прикрепления семядолей после первичной инициации

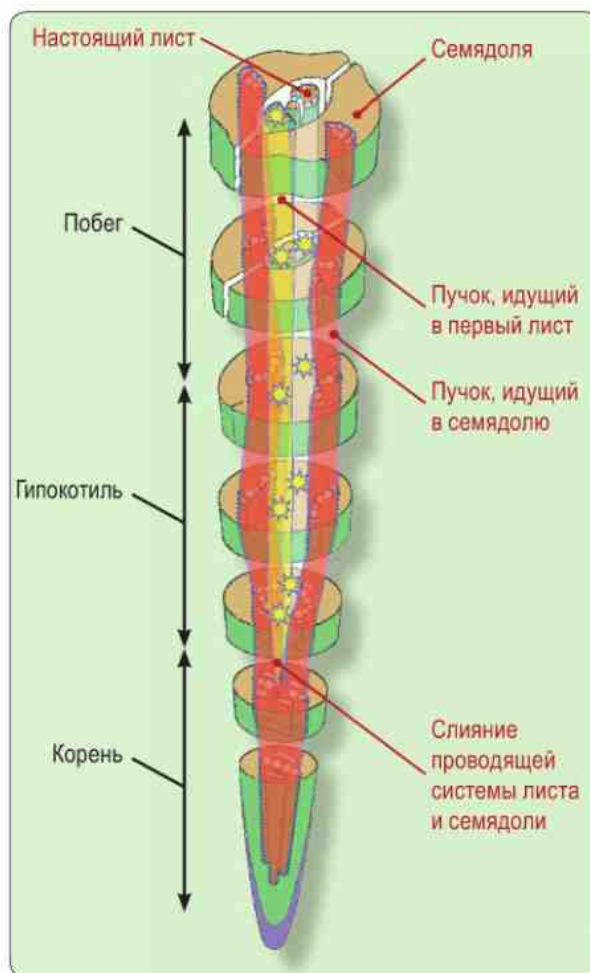


**Рис. 2.1.** Последовательность формирования листовых примордиев при переходе от супротивного листорасположения (у семядолей – Cot) к спиральному филлотаксису на примере *Arabidopsis thaliana* (по Medford et al., 1992). Цифрами обозначены последовательно возникающие примордии настоящих листьев

происходит за счёт экспрессии генов *CUC 1* и *CUC 2* (или ортологических им генов у других растений). В случае мутации по этим генам в состав семядолей входит больше клеток, чем у растений дикого типа, что приводит к формированию колпачковидных (*cup-shaped* – похожих на чашку) семядолей. Мутации по генам *CUC 1* и *CUC 2* не приводят к нарушению потоков ауксинов, а паттерн экспрессии ограничен краями области презумптивных семядолей (Aida et al., 1999). Можно предположить, что слияние оснований семядолей, отмеченное, в ряде работ (Батыгина, 1982; Батыгина и др., 1980; 1983; 1991; Титова, 2000; Haines, Lue, 2008), объясняется специфичным пространственным распределением активности генов-ортологов *CUC 1* и *CUC 2*.

Вся остальная листовая серия формируется с «опорой» на позиционную информацию, возникающую при формировании семядолей

(рис. 2.1). У *Arabidopsis* при прорастании сначала закладываются два более или менее супротивных (чередующихся с семядолями) листа. Меристема приобретает трапециевидную форму, и с небольшой асинхронностью происходит закладка третьего и четвёртого листа. После этого спиральное листорасположение становится хорошо выраженным, и, начиная с седьмого листа, устанавливается спиральный филлотаксис (Medford et al., 1992). По нашим наблюдениям фазу «супротивного листорасположения»



**Рис. 2.2.** Анатомическая дифференцировка проводящей системы в районе семядолей, которая препятствует инициации новых листьев непосредственно над семядолями (по Эсау, 1969). Потоки, идущие в семядоли, показаны красным. Жёлтые звёздочки – потоки, идущие в листья. Семядоли закономерно чередуются с настоящими листьями первого узла

у *Arabidopsis* можно растянуть, выращивая растения в условиях плохого освещения.

По-видимому, образования первых пяти листьев у *Arabidopsis* необходимо и достаточно для перехода меристемы из «зародышевого» (плоского) состояния к нормальной вегетативной меристеме, обладающей типичной анатомической структурой (см. раздел 1.2.1).

В двух последовательных узлах (семядольном узле и узле с двумя наступающими листьями) происходит правильное чередование органов, отмеченное также для мутовчатого листорасположения (Leins, 2000). Опираясь на пространственную организацию потоков ауксинов, это можно объяснить тем, что новые прокамбиальные тяжи могут присоединиться к уже существующим только в строго определённых точках – там, где есть свободные контактирующие участки презумптивной флоэмы и ксилемы. Непосредственно над семядолями доступны только участки ксилемы (рис. 2.2), поэтому новые филломы лежат не над семядолями, а правильно чередуются с ними.

К сожалению, васкулярная анатомия уклоняющихся форм двудольных растений с тремя и большим числом семядолей до сих пор изучена недостаточно. Тем не менее мы вправе предполагать, что и в случае трёх семядолей тяжи флоэмы и ксилемы будут правильно примыкать друг к другу и первая мутовка листьев будет правильно чередоваться с семядолями. По-видимому, изменение позиционной информации на уровне семядолей должно отразиться и на анатомии корневой системы. Если для нормальных проростков данного вида было типично диархное строение проводящей системы (как на рис. 2.2), то для растений с избыточным числом семядолей теоретически можно предполагать соответствующее увеличение числа полюсов ксилемы и флоэмы.

### 2.1.2. Понятие о предлисте как о позиционном гомологе семядоли

Идея о том, что боковые оси гомологичны главной оси, существует достаточно давно. Понятие предлиста (профилл, prophyll, Vorblatt) ввёл П. И. Ф. Турпин в 1819 г. (цит. по Tomlinson, 1970) для того, чтобы указать на возможную гомологию начальных одного или двух листьев в листовой серии бокового побега и семядолей.

Действительно, у большинства однодольных растений имеется единственный предлист, расположенный дорзальной стороной к материнской оси (адоссированное положение), тогда как у большинства двудольных есть два предлиста, причём они расположены в трансверзальной плоскости (перпендикулярно медианной плоскости листа, кроющего боковой побег). Часто, хотя и не всегда, предлистья резко отличаются по габитусу от остальных листьев бокового побега.

Понятие предлиста (Vorblatt) широко использовали немецкие морфологи. Так, А. В. Эйхлером (Eichler, 1875; 1878) был собран богатый материал, показывающий, что число предлистьев не всегда коррелирует с систематическим положением объекта. Как исключение он приводит *Ranunculus lingua* L. (двудольное), для которого характерен единственный адоссированный предлист. Опираясь на работу Т. Ирмиша (Irmisch, 1860), Эйхлер (Eichler, 1875) ошибочно считал, что однодольными с двумя предлистьями являются представители сем. Amaryllidaceae, у которых имеется две брактей. Как показали дальнейшие исследования (Артюшенко, 1970), у этого семейства брактей являются самостоятельными филломами, которые нельзя интерпретировать как предлистья на цветоносах.

В качестве методологического комментария отметим, что в XIX в. исследователи не использовали понятие предлиста для выявления структуры побеговой системы. Эйхлер (Eichler, 1875) считал, что по структуре побеговой системы можно легко указать предлист (предлистья), но редко ставил и разрешал обратную задачу: по положению предлистьев восстановить структуру побеговой системы.

Детальная проработка понятия «предлист» была предпринята К. Гёбелем (Goebel, 1923) и его ученицей Е. Рутер (Ruther, 1918), в работах которых особое внимание уделено предлисту однодольных. Именно они высказали и проработали идею об эволюции предлиста однодольных путём слияния в один филлом двух предлистьев двудольных. Эта гипотеза была призвана объяснить следующие эмпирические наблюдения: **1)** двузубчатую форму апекса предлиста и **2)** адоссированное (абаксальное) положение предлиста однодольных. Из этого предположения (в силу «гомологичности» предлиста и семядольных листьев) следовало, что одно-

дольные – более молодая эволюционная группа, единственная семядоля которых возникла как результат срастания двух семядолей у анцестральной формы. Однако, по мнению ряда исследователей (например, Blaser, 1944), наличие двух килей на предлисте однодольных объясняется механическим давлением на развивающийся профили побега предыдущего порядка.

Более тщательные наблюдения (Ruter, 1918) показали, что предлист у однодольных не всегда имеет двузубчатую структуру и может быть расположен под различными углами по отношению к кроющему листу и главной оси. Впрочем, об отклонениях предлиста однодольных от адосированного положения было уже известно Эйхлеру (Eichler, 1875).

Изначально в немецкой ботанической литературе предлистья рассматривали как низовые листья, резко отличающиеся от остальных листьев серии по форме (Eichler, 1875). В дальнейшем стало понятно, что габитуальных отличий у предлистья может и не быть (Ruter, 1918; Blaser, 1944; Tomlinson, 1970). Так, было показано, что предлист может быть сходным по внешним признакам с другими листьями в листовых сериях. Для габитуальной классификации предлистья по внешним признакам Е. Рутер (Ruter, 1918) использует термины «Niederblattvorblatt» (cataphyll, «предлист-низовый лист»), «Laubblattvorblatt» (photophyll, «предлист-зелёный лист») и «Hochblattvorblatt» или «Infloreszenzvorblatt» (bracteophyll, «предлист-лист соцветия»).

Не менее важная информация получена при сравнении между собой всех типов предлистьев одного и того же растения (Ruter, 1918; Серебрякова, 1971; Алексеев, 1974; Скворцов, Костина, 1994). Часто у боковых побегов предлист мог претерпевать редукцию и не обнаруживался при наблюдениях (Ruter, 1918).

Таким образом, (1) габитуальное отличие не является необходимым для выделения предлистьев и (2) не каждый первый наблюдаемый лист на боковой оси можно считать предлистом (Ruter, 1918; Blaser, 1944; Цвёлев, 1993; 1997; 2005).

Рутер (Ruter, 1918) приводит также случаи трансверсального расположения первого листа на боковой оси (сем. Commelinaceae). Как доказательство происхождения предлиста от двух филломов Рутер находит два побега, развиваю-

щиеся в пазухе предлиста (некоторые представители сем. Gramineae).

Заслуженной критике подвергает понятие «предлист» П. Б. Томлинсон (Tomlinson, 1970). Если предлистья могут быть по форме сходными с остальными листьями, а их положение также варьирует, то, наверное, нет смысла выделять первые один или два листа из листовой серии бокового побега. Он предлагал совсем отказаться от понятия «предлист».

В то же самое время положение первых листьев всё чаще используют как инструмент изучения взаиморасположения осей разного порядка в сложных случаях. (Например, когда междоузлия укорочены и нет возможности анатомически проследить порядок отхождения боковых осей или когда главную и боковую оси трудно различить по другим признакам.)

На протяжении XX в. понятие «предлист» разрабатывают немецкие морфологи – В. Троль (Troll, 1954) и его школа. Термин оказывается прочно прижившимся в ботанической литературе и применяемым на практике, хотя теоретические посылки для его введения так и остались недостаточно проработанными. Вплоть до последнего времени предлист так и продолжают считать гомологом семядоли, а гипотетическим построением с его участием, как правило, придают большое эволюционное значение.

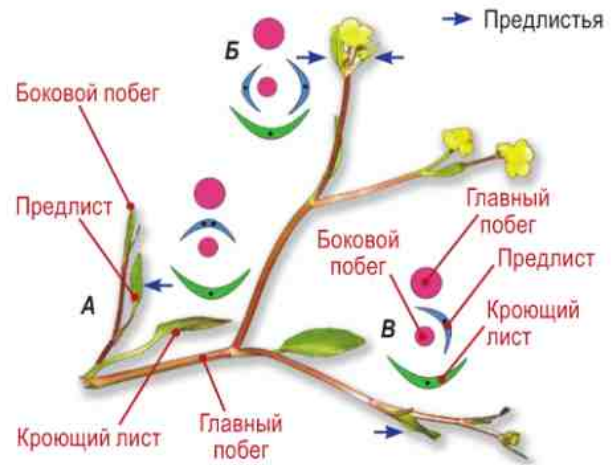
Гипотеза о происхождении предлиста путём срастания двух филломов не выдерживает критики. Так, наличие двух почек в пазухе одного листа вряд ли можно считать достаточно веским доводом. Случаи развития двух побегов в пазухе предлиста у однодольных действительно можно наблюдать. Однако, согласно нашим наблюдениям, у *Zephyranthes candida* (Lindl.) Herb. можно наблюдать до семи (*sic!*) боковых почек в пазухе предлиста. (Однодольные вообще склонны к фомированию коллатеральных побегов.) Если признать валидным этот аргумент, то придётся также признать, что каждый лист чеснока (*Allium sativum* L.) в процессе эволюции возник путём срастания 3–8 (возможно, большего числа) листьев.

Для многих семейств положение первых листьев на боковом побеге оказывается достаточно консервативным признаком. Исключением являются приведённые Эйхлером (Eichler, 1875) примеры *Ranunculus lingua* L., *R. aquaticus* Neck. и *R. auricomus* L. (к которым мож-

но добавить *R. flammula* L., *R. amplexicaulis* L. и, по-видимому, другие виды с цельными листьями). По нашим наблюдениям (Чуб, 2001; Choob, 2002), единственный адоссированный предлист характерен только для боковых побегов, образующихся в базальной части главной оси (рис. 2.3). В области соцветия у них первые два листа расположены в трансверзальной плоскости (как и у видов с глубоко рассечёнными листьями). Предлист в нижней части несёт два килья, столь свойственные «однодольному» предлисту. Показательно поведение предлистьев, которые принадлежат боковым побегам в зоне между соцветием и базальной частью. Предлист постепенно отклоняется от адоссированного положения, угол между ним и медианой кроющего листа стремится к 90°, и два килья пропадают. Таким образом, форма предлиста напрямую зависит от относительного расположения предлиста и главной оси. Два килья возникают там, где предлист прижат к главному побегу на ранних этапах формирования.

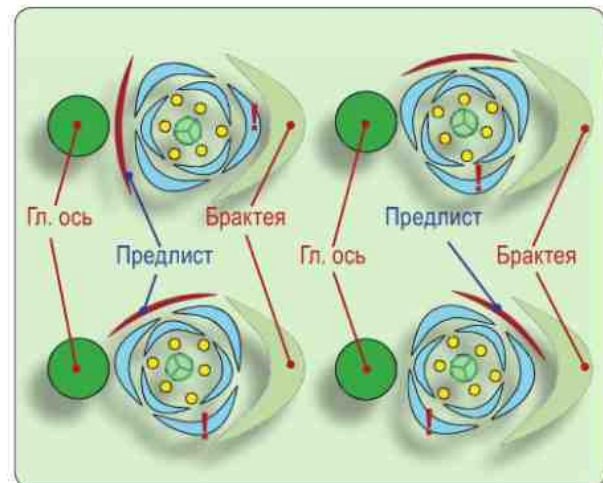
Отметим, что у упомянутых видов лютиков имеются две семядоли, тогда как предлист в нижней части побеговой системы один. Прямая гомологизация семядолей и единственного предлиста оказывается недостаточно обоснованной. Видно (рис. 2.3), что второй предлист в верхней части побеговой системы возникает путём укорочения междоузлия между первым и вторым листом листовой серии, а характерное трансверзальное положение возникает из-за поворота первого листа (профилла).

Если предлист не является гомологом семядоли, как это предполагал Турпин и другие авторы (цит. по Tomlinson, 1970), то стоит ли первый лист выделять из всей листовой серии? В каком-то смысле положение первых одного или двух листьев уникально: под ними нет ещё одного узла. В таком контексте употребление термина «гипоподий» (как и обозначающего аналогичный участок главной оси термина «гипокотиль») вполне оправдано (Troll, 1954; Серебряков, 1952). Однако для семядолей и предлистьев позиционный критерий гомологии явно нарушен. Для семядолей нельзя указать органы, гомологичные кроющему листу и оси предыдущего порядка, которые оказывают столь сильное влияние на форму и положение предлистьев. Термину «предлист» необходимо придать иной смысл, отличный от исходного



**Рис. 2.3.** Схема расположения предлистьев на боковых побегах у *Ranunculus flammula*: А – адоссированное. Б – трансверзальное. В – переходное

(идея была высказана ещё И. Г. Серебряковым (1952)). В частности, Серебряков считал предлистья «началом системы координат», «необходимым условием» для установления филлотаксиса боковой оси. (Очевидно, что речь идёт именно о позиционной информации, хотя этот термин в 1952 г. ещё не был введён.) Эту идею подтверждают также наблюдения



**Рис. 2.4.** Взаимное расположение органов главной оси (тёмно-зелёный), бокового цветка (голубой) и брактей (светло-зелёный) в зависимости от положения предлиста (по Ремизова, 2007). Профилл выделен коричневым цветом

Эйхлера (Eichler, 1875), где на диаграммах цветков у Liliaceae положение листочков околоцветника прямо зависит от положения предлиста, меняющегося от адоссирированного положения до трансверзального относительно главной оси и кроющего листа. Аналогичные данные получены для *Japonolirion ossense* Nakai, *Narthecium balansae* Briq., *N. ossifragum* Huds., *Metanarthecium luteo-viride* Maxim., *Petrosavia stellaris* Becc. и других однодольных (Remizova et al., 2006; Ремизова, 2007) (рис. 2.4).

Для каждого таксона имеются свои особенности установления филлотаксиса на боковых осях, в той или иной мере консервативные. Изучая расположение и особенности предлистьев, мы на самом деле изучаем процесс становления листовых спиралей и принципы, лежащие в его основе. Семядоли также являются «началом координат», с них начинается филлотаксис главной оси. Принципы, по которым устанавливается филлотаксис у главной и боковых осей, в большинстве случаев совпадают, но могут и отличаться друг от друга, как это видно на примере цельнолистных лютиков (рис. 2.3).

Таким образом, и предлистья, и семядоли являются функциональными гомологами, поскольку служат опорными точками для возникновения позиционной информации, на основании которой будет построен весь органотаксис главного или бокового побега.

### 2.1.3. Commelinaceae как модельное семейство для изучения морфологической природы предлиста

#### 2.1.3.1. Введение

Вопрос о филогенетических связях между однодольными и двудольными до сих пор обсуждается в литературе (Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997). При этом многие исследователи считают, что двудольные являются анцестральной группой для однодольных (например, Takhtajan, 1997; Зитте и др., 2007). Вследствие этого, вопрос о гомологизации боковых побегов однодольных и двудольных растений имеет существенный теоретический интерес.

Коммелиновые имеют некоторые морфологические особенности, которые, по мнению ряда

авторов (Имс, 1963), сближают Commelinaceae с двудольными. Так, отмечалось, что у отдельных представителей семейства Commelinaceae положение почечки зародыша строго терминальное и имеются «следы второй семядоли» (Имс, 1963). Любопытно, что при этом в семядолях коммелиновых развивается два проводящих пучка (Скворцов, Костина, 1994).

А. К. Скворцов и М. В. Костина (1994) указывают, что листовая серия боковых побегов *Zebrina pendula* Schnizl., как и листовые серии побегов типичных двудольных, начинается двумя трансверзальными чешуевидными листьями, которые они считают двумя настоящими профиллами, очевидно, гомологичными «обычному» адоссирированному двукилеватому предлисту, свойственному многим другим коммелиновым. Здесь же высказана гипотеза, что в пределах семейства Commelinaceae, возможно, удастся построить переходный морфологический ряд от единственного адоссирированного предлиста к двум трансверзальным (Скворцов, Костина 1994).

Однако ранее Тролль (Troll, 1954) высказал иную точку зрения на состав листовой серии боковых побегов *Zebrina pendula*. Он считал, что хотя листовая серия и начинается двумя чешуевидными листьями, только первый из них можно считать предлистом.

Изменение числа предлистьев должно иметь ряд очевидных морфологических следствий. Так, если верно предположение о том, что у *Zebrina pendula* два предлиста, которые гомологичны единственному предлисту других растений семейства коммелиновых, то на примере Commelinaceae можно выстроить непрерывный морфологический ряд: мы должны наблюдать всё более глубокое расщепление единственного предлиста на два филлома с последующим удлинением междоузлия между ними, и хотя бы у некоторых коммелиновых должны наблюдаться предлистья с глубокодвузубчатым апексом.

Кроме того, в пазухе характерного для коммелиновых единственного предлиста следует ожидать образования двух почек: только в этом случае его следует считать гомологом двух трансверзальных профиллов *Zebrina pendula*.

Справедливо отмечалось, что *Zebrina pendula* ветвится экстравагинально (Скворцов, Костина, 1994). Очевидно, что при таком способе возобновления боковых побегов давление материнской оси на примордий профилла пла-



гиотропного побега минимально. Этим также можно объяснить отсутствие килей на первом листе боковых побегов *Zebrina pendula*. Если предложенное объяснение верно, то можно ожидать, что на экстравагинальных побегах у Commelinaceae двукилеватая структура профилла не выражена. Если же двукилеватая структура предлиста возникает в результате срастания двух филломов, то описанной зависимости формы предлиста от типа возобновления побегов наблюдаться не должно.

Ещё одним важным морфологическим следствием должно быть изменение структуры соцветия. Если принять точку зрения (Серебряков, 1952) о том, что предлист – обязательное условие возникновения филлотаксиса любой боковой оси, то это должно быть справедливо и для цветков, располагающихся на боковых осях. Ветвление в пазух одного единственного предлиста приводит к формированию монохазия, тогда как наличие двух предлистьев создаёт предпосылки для формирования дихазия (Kuznetsova, 1988; Кузнецова и др., 1992). Хотя бы в редких случаях у *Zebrina pendula* должны развиваться элементы дихазия.

Таким образом, состав листовой серии в сем. Commelinaceae оказался дискуссионным и недостаточно изученным. Имеющихся разрозненных данных по морфологии Commelinaceae (Gravis, 1898; Troll, 1954; Коновалова, 1991) недостаточно для окончательных выводов о природе предлиста и о мутациях его эволюции. Необходимо было детально исследовать сем. Commelinaceae с более широким охватом таксонов, а также сравнить структуру вегетативных осей и осей соцветия.

### 2.1.3.2. Растительный материал и методы

В условиях культуры изучены представители 15 таксонов Commelinaceae: *Callisia elegans* Alexand. ex H.E. Moore, *C. fragrans* (Lindl.) Woodson, *C. repens* L., *Cyanotis somaliensis* C. B. Clarke, *Dichorisandra reginae* (Lind. et Rodig.) H. E. Moore, *Rhoeo sphathacea* (Swartz) Stearn, *Setcreasea pallida* Rose, *Tradescantia albiflora* Kunth, *T. × andersoniana* Ludw. et Rohw., *T. crassula* Link et Otto, *T. fluminensis* Vell., *T. navicularis* Ortg., *T. sillamontana* Matuda, *T. virginiana* L., *Zebrina pendula* Schnizl., *Z. purpusii* Brueckn. Растения определяли по вегетативным признакам (Коновалова, 1991).

Для получения массового материала проводили стимуляцию образования боковых побегов с помощью обрезки. Органотаксис анализировали методом диаграмм (Eichler, 1875).

Отметим, что у многих коммелиновых провести точную проекцию последующего листа на нижележащий помогает брюшной шов, который обычно покрыт шипиками или «бородкой» из волосков. Обычно он и продолжается на нижележащее междоузлие. В случаях двурядного листового расположения, основание шва всегда показывает на боковую почку (Мавродиев, Чуб, 2001).

С целью изучения влияния давления материнской оси на форму предлиста, проводили искусственное изменение возобновления и направления роста побегов у *Callisia fragrans* и *Zebrina pendula*, для которых характерны экстравагинальные плагиотропные побеги. Основные кроющего листа оборачивали пластиковой лентой и укрепляли её на растении шпагатом, а верхнюю часть материнского побега отрезали. Это приводило к развитию бокового побега, который был «вынужден» расти ортотропно и по крайней мере на ранних этапах развития, интравагинально. Результаты эксперимента анализировали через три недели.

### 2.1.3.3. Результаты

**Возобновление побегов.** Основным критерием оценки типа возобновления пазушного побега является направление роста его верхушки. Если растущий апекс находится во влагалище кроющего листа, то побег называют интравагинальным, а если апекс (!) бокового побега пробивает влагалище кроющего листа, побег считают экстравагинальным (Серебрякова, 1971). Направление роста побега и особенности его возобновления коррелируют: как правило, экстравагинальный побег растёт плагиотропно (диагеотропно), а интравагинальные побеги развиваются как ортотропно, так и плагиотропно.

По нашим данным (Мавродиев, Чуб, 2001), *Callisia repens*, *Cyanotis somaliensis* (рис. 2.5), *Tradescantia albiflora* и *T. fluminensis* имели только интравагинальные побеги, не прорывающие основание кроющего листа.

У *Callisia elegans*, *Setcreasea pallida* и *Tradescantia albiflora* побеги развиваются интравагинально, но на поздних этапах развития они прорывают влагалище кроющего листа и

занимают вневагинальное положение. Боковые побеги *T. fluminensis* прорывают основания кроющих листьев нерегулярно и также достаточно поздно. У *T. crassula*, напротив, интравагинальный побег рано изменяет направление роста благодаря изгибу гипоподия и прорывает кроющее влагалище адаксиальной стороной. Важно отметить, что без специального анализа побеги этого растения очень легко принять за экстравагинальные.

«Механика» разрыва кроющего влагалища у всех перечисленных видов различна и требует дальнейшего изучения, однако важнейшей особенностью является то, что ни у одного из них влагалище кроющего листа не прорывается апексом (!) бокового побега. Поэтому боковые побеги перечисленных видов мы также отнесли к интравагинальным. Сходная ситуация описана для некоторых видов осок (Хохряков, 1963, цит. по Алексеев, 1965; Алексеев, 1965; 1996).

В нашем исследовании у *Callisia fragrans*, *Dichorisandra reginae* (рис. 2.6), *Zebrina pendula* и *Z. purpusii* были обнаружены исключительно экстравагинальные побеги.

В пределах побеговой системы *Rhoeo spathacea* (рис. 2.7), *T. × andersoniana*, *T. sillamontana* (рис. 2.8), *T. navicularis* (рис. 2.10), *T. vir-*

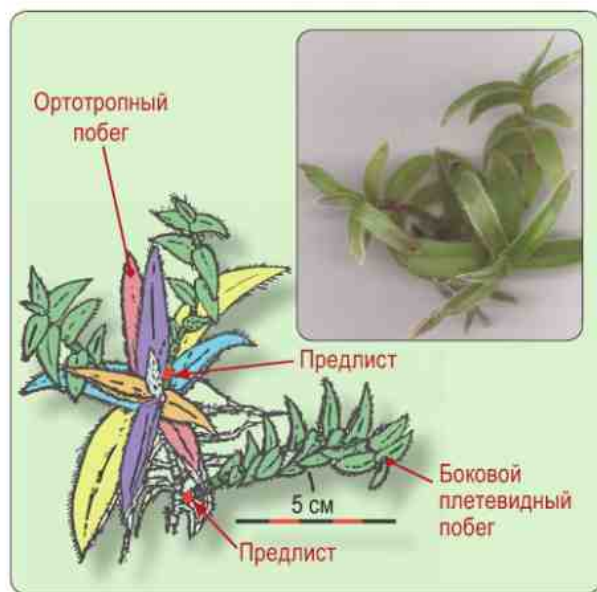


Рис. 2.5. Морфология и филлотаксис вегетативных побегов у *Cyanotis somaliensis*. Фотография любезно предоставлена © С. Р. Майоровым. Прорисовка по (Мавродиев, Чуб, 2001)

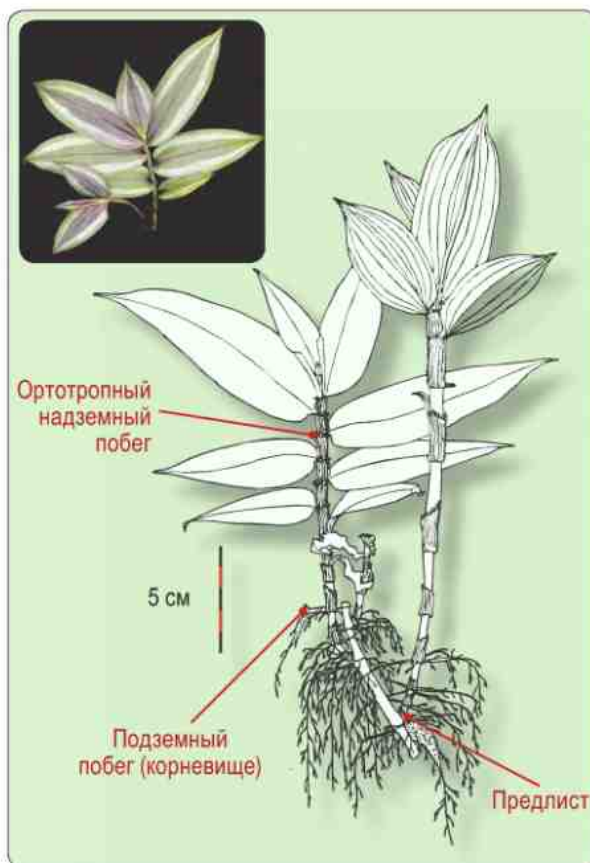
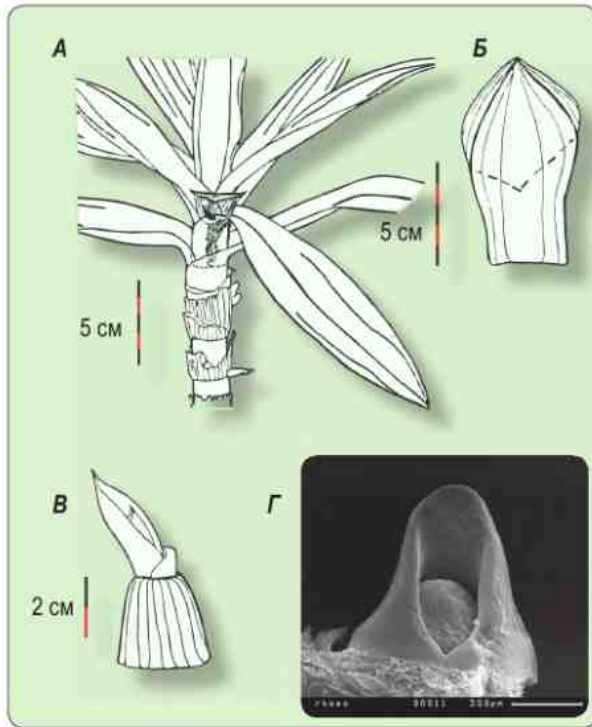


Рис. 2.6. Морфология и филлотаксис вегетативных побегов у *Dichorisandra reginae*. Видны чешуевидные предлистья. Фотография любезно предоставлена © С. Р. Майоровым. Прорисовка по (Мавродиев, Чуб, 2001)

*giniana* есть оба типа побегов: интравагинальные в верхней и экстравагинальные в нижней части материнского побега. Так, у *Rhoeo* все вегетативные побеги экстравагинальные, а генеративные – интравагинальные (рис. 2.7). Возобновление побегов этих растений можно назвать смешанным (в понимании этого термина П. А. Смирновым (1958) и Т. И. Серебряковой (1971)).

**Предлист (профилл).** Отмечалось, что форма предлиста в сем. Gramineae (Серебрякова, 1971) и в сем. Сурегасеae у *Carex* L. (Алексеев, 1996) может коррелировать с особенностями возобновления побегов и составом листовых серий. У коммелиновых морфологические особенности предлиста также связаны с типом возобновления боковых побегов.



**Рис. 2.7.** Морфология и филлотаксис вегетативных осей и осей соцветия у *Rhoeo spathacea*. **А** – общий вид растения. **Б** – предлист генеративного побега. **В** – предлист вегетативного побега. **Г** – фотография SEM предлиста вегетативного побега, любезно предоставленная © М. В. Ремизовой. Прорисовка – (по Мавродиев, Чуб, 2001)

По нашим данным (Мавродиев, Чуб, 2001), у интравагинальных побегов Commelinaceae (как остающихся во влагалище, так и прорывающих его и занимающих невлагалищное положение) предлист имеет выраженные кили. У *Tradescantia crassula*, *T. fluminensis*, *Callisia elegans* и *C. repens* предлист имеет опушение на киях (или хотя бы две «бородки» волосков, сходящихся к вершине) (рис. 2.9).

Напротив, невлагалищные побеги изученных видов имеют предлист без выраженных килей (рис. 2.9). Обычно опушение предлиста отсутствует или очень слабое.

У растений с двумя типами побегов форма предлиста изменялась в зависимости от способа их возобновления: интравагинальные побеги имели предлист с выраженными киями, напротив, предлист экстравагинальных побегов был лишён заметных килей (рис. 2.9). Полученные данные о зависимости формы предлиста

от положения побега в составе целого растения хорошо согласуются с имеющимися сведениями для других однодольных растений (Blaser, 1944; Алексеев, 1996).

При искусственном изменении типа возобновления и направления роста экстравагинальных побегов *Callisia fragrans* и *Zebrina pendula* форма их предлистьев заметно менялась: на спинной стороне у них появлялись два ясно выраженных кия (рис. 2.11).

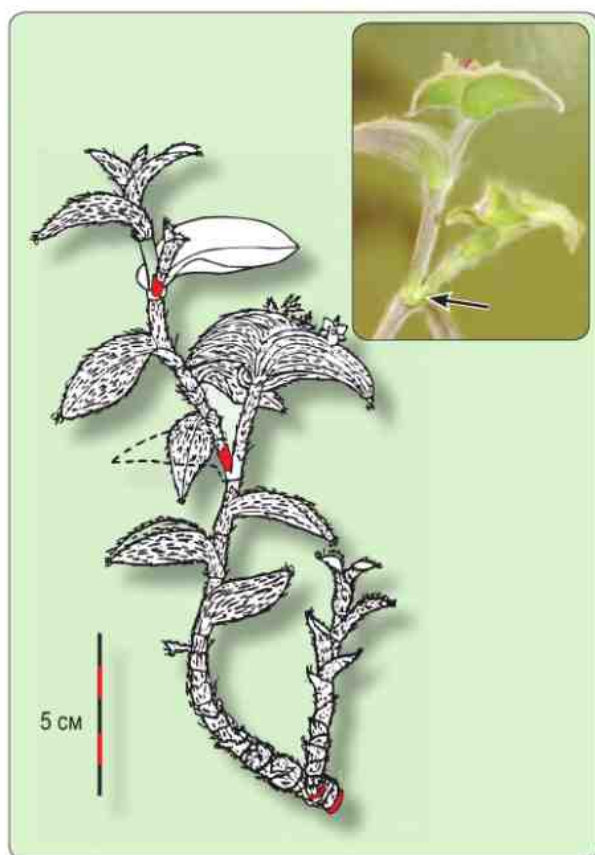
Форма верхушки первых филломов боковых побегов у изученных растений варьирует. У *Tradescantia fluminensis*, *T. albiflora*, *T. crassula*, *Callisia elegans* имеется достаточно острая верхушка в месте схождения двух опушенных килей. У *Callisia repens* верхушка предлиста округлая, хотя и ясно различима (рис. 2.9). Во всех упомянутых случаях апекс профилла лежит строго между боковой и главной осями, как это и должно быть у типичных предлистьев однодольных растений.

У *Callisia fragrans*, *Tradescantia sillamontana*, *T. navicularis*, *Setcreasea pallida* профилл экстравагинальных побегов имеет более-менее ровный край (рис. 2.9).

Заслуживают упоминания и предлистья с косыми верхушками, у которых один из двух килей развит больше другого, из-за чего профилл выглядит смещенным на одну сторону (но проекции жилок, соответствующих киям, остаются при этом на своих местах!). Такое явление мы отмечали у интравагинальных побегов *Tradescantia* × *andersoniana* (рис. 2.9), *T. virginiana*, *T. navicularis* и *T. sillamontana* (рис. 2.8). В силу этого, предлист *Tradescantia* × *andersoniana*, *T. sillamontana* и *T. navicularis* бывает явно асимметричным относительно медианы кроющего листа бокового побега.

В пазухе профилла у всех изученных видов развивается одна (!) боковая почка. Если на профилле хорошо заметны два кия, то единственная пазушная почка всегда закладывается строго напротив одного из них (рис. 2.9). Можно различить предлистья с почкой у «правого» и у «левого» кия. В случае двурядного листорасположения все «правые» предлистья расположены по одну сторону от главной оси, а все «левые» – по другую. У профиллов с косыми верхушками почка расположена у более развитого кия.

Закладки двух почек симметрично в пазухах обоих килей одного предлиста мы не наблюдали



**Рис. 2.8.** Морфология и филлотаксис вегетативных осей у *Tradescantia sillamontana*. Красным цветом выделены предлистья (по Мавродиев, Чуб, 2001)

ни у интактных растений, ни после обрезки, стимулирующей образование и рост боковых побегов.

**Катафиллы боковых побегов.** Постоянное число листьев низовой формации (катафиллов) характерно для *Tradescantia navicularis*, *T. crassula* и *Callisia repens*: У них в основании боковых побегов расположен единственный катафилл, который одновременно является предлистом.

Число катафиллов у многих видов уменьшается по мере «приближения» побега к соцветию. Эта закономерность была отмечена ещё Серебряковым (1952). Так, у *Tradescantia sillamontana* (рис. 2.8) на боковых побегах развивается от одного до девяти катафиллов, у *Dichorisanthra reginae* – от трёх до шести (рис. 2.6).

У многих видов листовые серии боковых побегов включают в себя два или один катафилл.

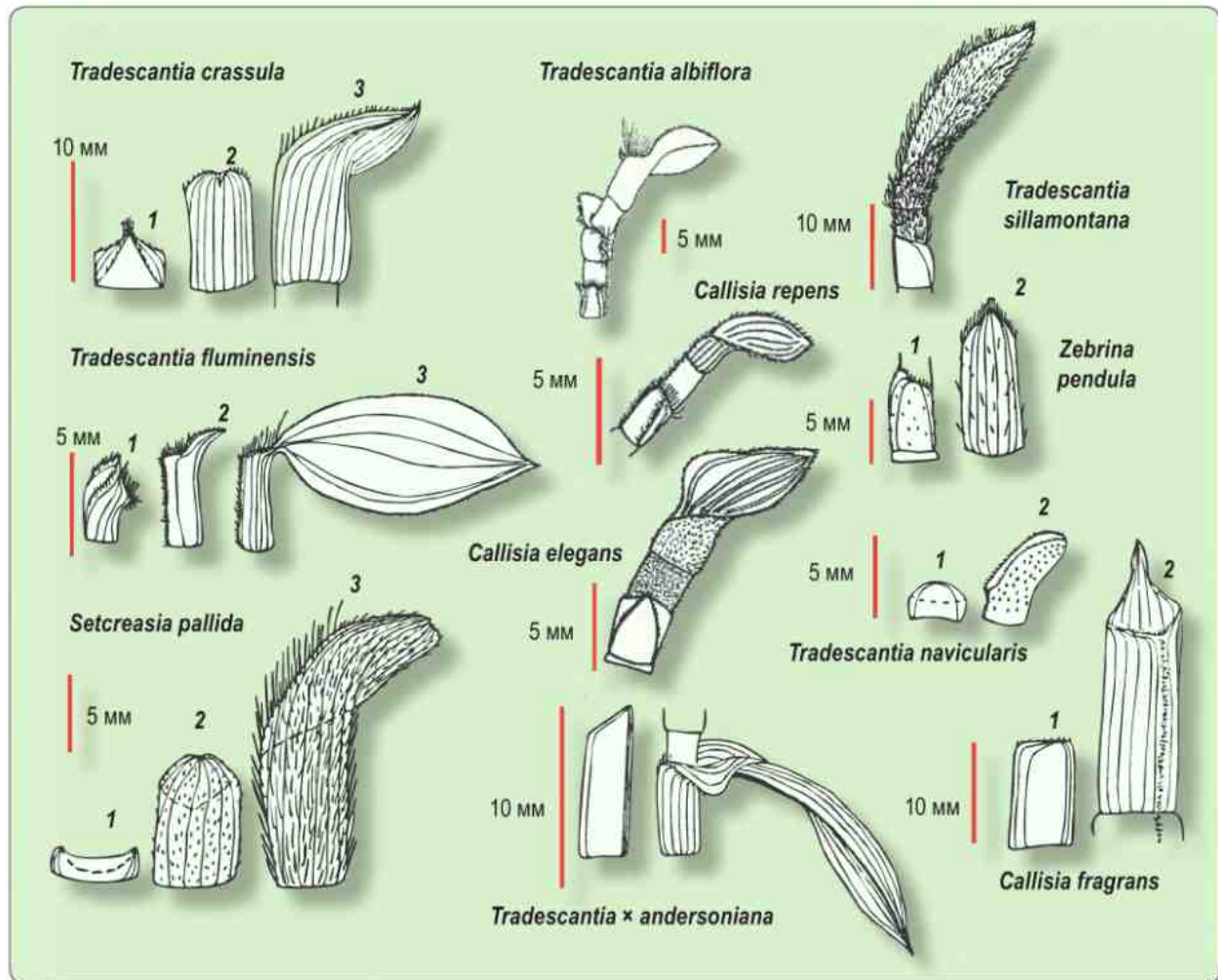
Если катафиллов два, то один из них – типичный профилл, а второй – следующий за ним чешуевидный лист. Например, у *Tradescantia crassula*, *T. albiflora*, *T. fluminensis*, *Callisia fragrans*, *Setcreasea pallida*, *Cyanotis somaliensis* боковые вегетативные побеги, образованные в пазухах большинства срединных листьев, несут по два катафилла. Однако побеги этих растений, образованные в пазухах верхних срединных листьев (то есть вблизи соцветия), несут по одному катафиллу (профиллу).

В основании боковых побегов *Zebrina pendula* всегда развивается два катафилла, тогда как у близкого вида *Z. purpusii* на побегах, образующихся в пазухах срединных листьев перед соцветием, бывает как два, так и один (!) катафилл.

Если в листовой серии более одного катафилла, то в большинстве случаев катафилл, следующий за предлистом, проявляет гораздо большее сходство с зелёными листьями, чем профилл (рис. 2.9). Так, у ряда клонов *Tradescantia sillamontana* второй катафилл (в отличие от профилла) густо опушён по всей поверхности. У *T. fluminensis*, *T. crassula*, *T. albiflora* и *Callisia fragrans* второй катафилл имеет брюшную «бородку» из волосков, более или менее продолженную на нижележащее междоузлие (а не две опушённые «бородки» на спине, как у предлиста). На втором катафилле верхушка более или менее острая даже в тех случаях, если у профилла нет острой верхушки (как у *Callisia fragrans* или у *Setcreasea pallida*), и в неё заходит главная жилка.

Однако отличия профилла и следующих за ним катафиллов могут быть слабо выражены, как у *Dichorisanthra reginae* или *Rhioeo spathacea* (вегетативные побеги).

Первые два листа боковых побегов *Zebrina pendula* по многим признакам также не отличаются друг от друга. Опушение обоих катафиллов редкое, обнаружить брюшную или килевые «бородки» из волосков не удаётся. Опушённые брюшные швы, продолжающиеся на междоузлия, начинаются лишь в середине листовой серии (у листьев срединной формации), ни гипоподий, ни следующие за ним одно или два междоузлия не несут «бородки» из волосков. Край первого листа имеет в трансверсальной плоскости сглаженный округлый выступ. Единственная боковая почка закладывается напротив него. Верхушка



**Рис. 2.9.** Внешнее строение предлиста и следующих за ним листьев боковых побегов (по Мавродиев, Чуб, 2001). *Tradescantia crassula* – интравагинальный побег (1 – предлист с двумя опушёнными киями; 2 – второй катафилл, центральная жилка не опушена; 3 – переходный лист с уменьшенной листовой пластинкой). *T. albiflora* – интравагинальный побег (снизу вверх: катафилл; переходный лист с брюшным швом, покрытым ресничками; лист срединной формации). *Callisia repens* – интравагинальный побег (в основании побега – предлист с двумя реснитчатыми киями; опушение не продолжается на нижележащий участок оси (гипоподий). Выше – лист срединной формации с реснитчатым брюшным швом, продолжающимся ниже по оси к одному из килей предлиста). *T. sillamontana* – интравагинальный побег (в нижней части – неопушённый предлист с косым краем; базальный участок оси (гипоподий) не опушён; вышележащее междоузлие и зелёный лист густо опушены). *T. fluminensis* – интравагинальный побег (1 – предлист с двумя опушёнными киями и ресничками в верхней части брюшного шва; 2 – второй катафилл, брюшной шов полностью опушён; 3 – зелёный лист). *Zebrina pendula* – экстравагинальный побег (1 – первый; 2 – второй листья боковой оси). *Setcreasea pallida* – экстравагинальный побег (1 – неопушённый проphyll с гладкими краями, пунктиром дан брюшной край листа; 2 – второй катафилл, опушённый короткими волосками; 3 – лист срединной формации с густым длинным опушением). *T. navicularis* – экстравагинальный побег (1 – предлист без шипиков и опушения; 2 – лист срединной формации, покрытый беловатыми шипиками, короткими ресничками по краю и с короткоопушённым брюшным швом). *Callisia elegans* – интравагинальный побег (в нижней части побега – предлист, опушённый по двум киям; гипоподий голый; эпиподий и лист срединной формации – бархатисто опушённые). *T. x andersoniana* – интравагинальный побег (1 – катафилл с косым краем; 2 – лист срединной формации). *Callisia fragrans* – экстравагинальный побег (1 – предлист с гладким краем; 2 – второй катафилл с острой верхушкой и опушением по брюшному шву)

второго листа округлая и лежит в трансверзальной плоскости пазушного побега.

Признаком, надёжно отличающим первый лист серии от других, является жилкование: в ряде случаев адоссированная часть профилла иннервирована меньше, чем абаксиальная (рис. 2.9). Жилкование предлиста может быть асимметричным относительно плоскости закладки почки, которая формируется в трансверзальной плоскости побега напротив одной из крупных жилок профилла. Второй лист в отличие от первого имеет медианно-симметричные жилки. По нашим данным, эти особенности жилкования характерны и для катафиллов *Z. pendula* (рис. 2.9).

Соцветие *Zebrina* не имеет принципиальных морфологических отличий от соцветий других представителей Commelinaceae. Несмотря на то что цветок *Zebrina* актиноморфный, в строении чашечки наблюдается специализация одного из чашелистиков: он несёт длинную «бородку» из волосков. Если провести по этому чашелистику ось симметрии, она окажется в том же самом положении, что и у зигоморфных коммелиновых. Относительное расположение органов соцветия у *Zebrina pendula* не отличается от других исследованных видов. Образования дихазиев в соцветии *Zebrina pendula* нами не отмечено (Мавродиев, Чуб, 2001).

#### 2.1.3.4. Обсуждение

При решении вопроса о числе предлистьев у *Zebrina pendula* нами были проанализированы: **1)** взаимное расположение органов в основании боковой оси; **2)** морфологические особенности низовых листьев боковых побегов; **3)** структура соцветия.

**Взаимное расположение органов.** Можно согласиться с описанием положения первых двух листьев *Zebrina pendula* относительно оси бокового побега, сделанным Скворцовым и Костиной (1994): вопреки Троллю (Troll, 1954) у этого растения первый лист на боковых побегах не адоссирован, его медиана лежит в трансверзальной плоскости побега.

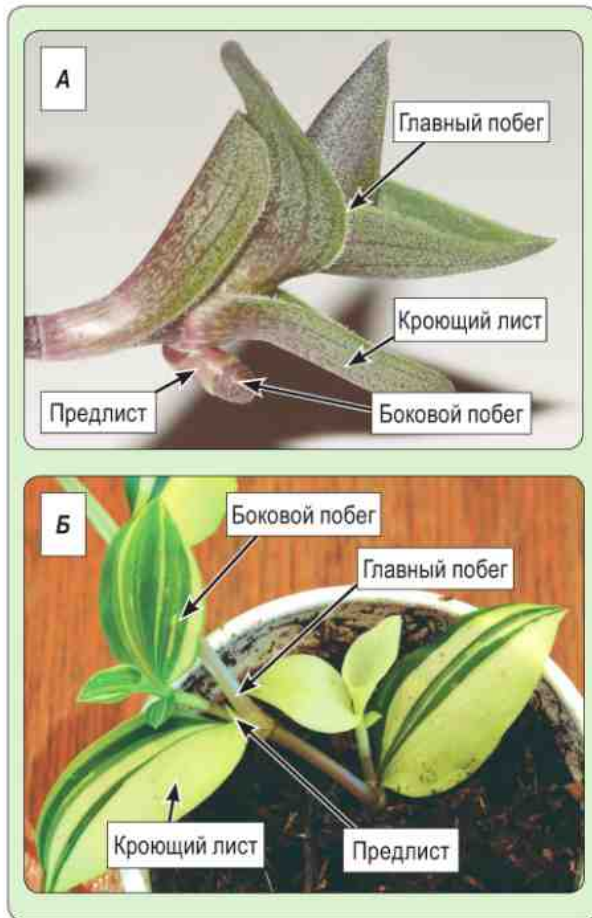
Вопрос, однако, здесь состоит в том, где именно следует проводить медиану предлиста. Если почка в пазухе предлиста лежит между двух килей, то положение медианы не вызывает сомнений. Но у коммелиновых, как и у многих

других однодольных, почка лежит напротив одного из килей предлиста. Поэтому медиану профилла можно проводить как между его килеями, так по тому килею, напротив которого закладывается почка. Подобная проблема уже обсуждалась на примере *Tradescantia virginiana*, у которой единственная пазушная почка предлиста оказывается напротив одного из его килей (Gravis, 1898). Угол между этой почкой и медианой второго листа серии близок 180°. Из этого следует, что морфологическая медиана профилла должна быть проведена как раз по одному из его килей, а именно по тому, напротив которого оказывается почка. Таким образом, предлист *T. virginiana* не адоссирован и открывает собой спираль филлотаксиса бокового побега. Этот же принцип был использован А. Арбер (Arber, 1925) для проведения медианы предлиста у ряда однодольных. Мы полагаем, что следует согласиться с таким решением вопроса о положении медианы профилла. Таким образом, у всех (!) исследованных коммелиновых предлист лишь кажется адоссированным, медиана их предлиста смещается в трансверзальную плоскость бокового побега.

**Особенности строения первого листа боковой оси.** На основании интерпретации Скворцова и Костиной (1994) переход от одного предлиста к двум должен осуществляться путем расщепления единственного предлиста и активизации точки роста в основании второго килея. Однако ни закладки двух почек в пазухе профилла, ни тенденции к его расщеплению мы не наблюдали (Мавродиев, Чуб, 2001).

Напротив, можно построить морфологический ряд от отчетливо двукилеватых профиллов (*Tradescantia crassula*, *T. fluminensis*, *Callisia repens*, *C. elegans*) к косым двукилеватым (*Tradescantia sillamontana*, *T. × andersoniana*, *T. virginiana*) и далее к предлистьям со слабо выраженными килеями или без килей (*Tradescantia naviicularis*, *Callisia fragrans*) (рис. 2.9).

Гомология первых листьев боковых побегов систематически близких *Zebrina purpusii* и *Z. pendula* очевидна. Но у побегов *Zebrina purpusii*, которые образованы в пазухах последних (верхних) срединных листьев, в листовой серии нередко присутствует единственный катафилл. Данный факт также свидетельствует против того, что второй катафилл боковых побегов *Zebri-*



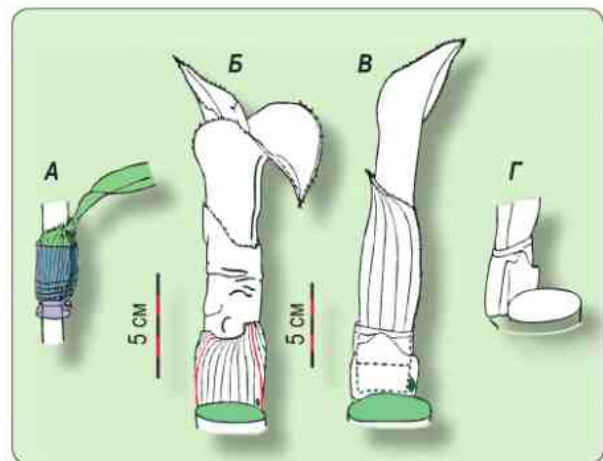
**Рис. 2.10.** Корреляция между типом возобновления побега и внешним строением предлиста. **А** – у *Tradescantia navicularis* кроющий лист прорывается побегом (вневлагалищное возобновление, предлист без килей). **Б** – у *Tradescantia albiflora* молодой побег прижат кроющим листом к материнской оси (внутривлагалищное возобновление, предлист с двумя килями)

у *na purpusii* и *Z. pendula* является предлистом. Как и у ряда других коммелиновых, адоссирированная часть первого филлома бокового побега *Z. pendula* иннервирована меньше, чем абаксиальная, а второй катафилл имеет радиально симметричные жилки.

У изученных видов форма предлиста коррелирует со способом возобновления побегов (рис. 2.10). Так, у интравлагинальных побегов предлист ясно двукилеватый, на экстравагинальных побегах у многих видов Commelinaceae (в том числе, и у *Z. pendula*) выраженных килей нет. Искусственное изменение способа возобнов-

ления побегов приводит к появлению отчётливых килей на предлистьях у тех видов, для которых двукилеватые профиллы не характерны (рис. 2.11). Эти факты, по-видимому, могут быть подтверждением того, что два киля на профилле появляются вследствие деформации его примordia материнской осью. Следовательно, отсутствие килей на первом катафилле боковых побегов у *Z. pendula* и других коммелиновых можно объяснить именно экстравагинальным характером возобновления.

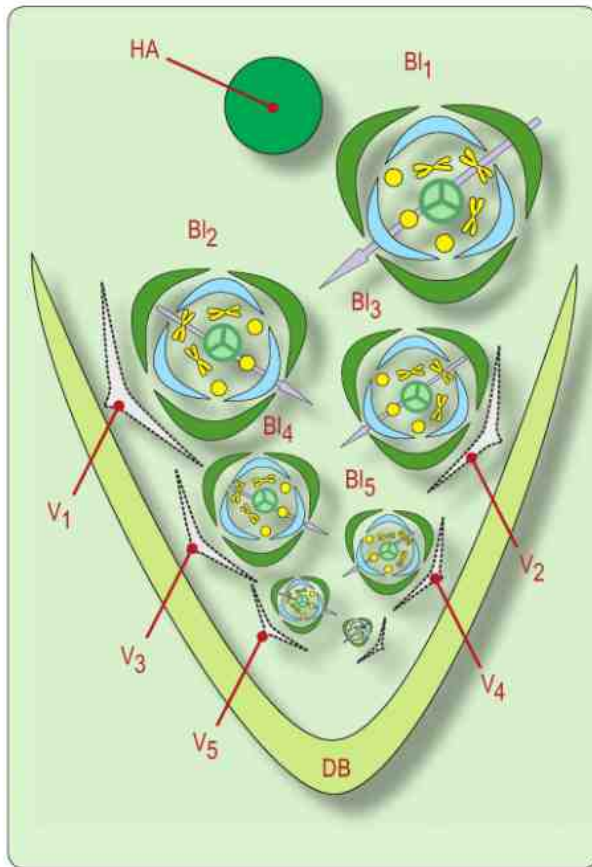
**Структура соцветия.** Если у *Zebrina pendula* в отличие от других коммелиновых предлистьев действительно два, они непременно сохранились бы и в соцветии. Тогда появились бы новые точки ветвления, а цветок повернулся на 180°. Эти явления должны были привести к изменению углов дивергенции между органами чашечки и кроющим листом, развороту плоскости симметрии и изменению положения «специализированного» чашелистика (с бородкой волосков по главной жилке). Однако у *Zebrina pendula* структура соцветия не была изменена по сравнению с другими представителями сем.



**Рис. 2.11.** Эксперимент по искусственному изменению типа возобновления побегов. **А** – в начале опыта на влагалище листа наложена нерастяжимая полимерная плёнка, из-за чего побег вынужденно развивается как внутривлагалищный; **Б** – появление двузубчатой структуры на верхушке предлиста в результате экспериментально оказанного давления у *Callisia fragrans*; **В, Г** – то же для *Zebrina pendula*, главная ось срезана. На **Г** – вид сбоку, показывающий образование килей (по Мавродиев, Чуб, 2001)

Commelinaceae. Вряд ли разумно предполагать, что у боковых побегов соцветия этого вида имеется только один предлист, а у пазушных вегетативных побегов их два.

Обобщая полученные данные, следует сказать, что у *Zebrina pendula* только первый катафилл бокового побега является предлистом. Можно с большой долей вероятности утверждать, что единственный предлист свойственен всем Commelinaceae. Его нельзя считать результатом срастания двух филломов, даже если на нем имеются два выраженных кия (Мавродив, Чуб, 2001).



**Рис. 2.12.** Строение соцветия *Commelina communis* в интерпретации Эйхлера (по Eichler, 1875). Редуцированные брактей обозначены пунктиром, их расположение принято как типичное для предлистьев однодольных *a priori*. Обозначения. **HA** – главный побег; **DB** – кроющий лист соцветия; **Bl** – цветок; **V** – предлист с соответствующими номерами. Профилл предыдущего цветка является кроющим листом (брактеей) для следующего. Лиловая стрелка – положение плоскости симметрии цветка (отклоняется от медианы брактеей(?))

### 2.1.3.5. Выводы о морфологической природе предлиста

Проведенное нами (Мавродив, Чуб, 2001) исследование позволяет сделать вывод о том, что все Commelinaceae имеют единственный предлист. Во всех случаях, когда наблюдается один предлист (даже с двумя киями; глубоко расщепленный на две лопасти; с несколькими коллатеральными почками в пазухе), его необходимо считать самостоятельным филломом, который создаёт начальную позиционную информацию для формирования последующего филлотаксиса боковой оси. Единственный предлист (независимо от того, принадлежит ли он однодольному или – в виде исключения – двудольному растению) гомологичен только одному из пары предлистьев, свойственных большинству двудольных растений.

Предложенный ранее морфологический ряд срастания от двух независимых супротивных трансверзальных филломов в одном узле через стадию глубоко расщепленного предлиста к цельному адоссированному (Ruter, 1918; Goebel, 1923) построен на основе неверной исходной теоретической посылки: на гомологизации одного филлома однодольных сразу двум филломам двудольных.

Мы предлагаем новый морфологический ряд, начинающийся с двух трансверзальных супротивных листьев в одном узле через стадию двух супротивных предлистьев в сближенных узлах к одному предлисту, позиция которого закреплена уже не столь строго (он может быть адоссированным, но может и отклоняться от этого положения). Ведущим фактором морфологического преобразования в указанном направлении должно быть увеличение площади прикрепления отдельного филлома (в процессе развития – увеличение объема клеток из периферической зоны меристемы, вовлеченных в инициацию филлома; см. раздел 1.2.2).

Можно предположить, что морфологический переход от двух супротивных семядолей к одной происходит аналогично: через стадию сдвига семядолей в разные узлы (из-за увеличения площади основания) при последующем увеличении расстояния/времени инициации, что неизбежно приведёт к тому, что филлом приобретает анатомо-морфологические характеристики первого настоящего листа.



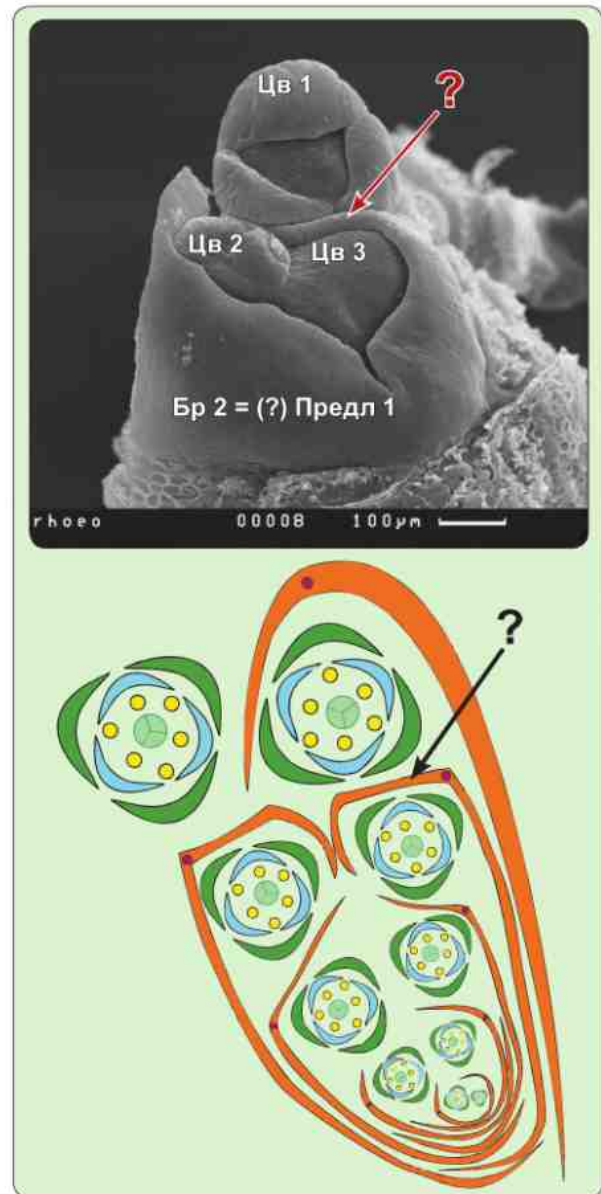
### 2.1.4. Ревизия структуры соцветий в сем. Commelinaceae

#### 2.1.4.1. Введение

В XIX в. возникла достаточно острая дискуссия о строении соцветия в сем. Commelinaceae. Некоторые исследователи (Seubert, 1842; Clarke, 1881) считали, что соцветия представляют собой два или более сближенных простых зонтика, тогда как другие отстаивали мнение о том, что соцветия коммелиновых являются сближенными цимозными группировками в пазухах листьев (Bravalis, Bravalis, 1837; Baillon, 1894).

В одном из самых ранних детальных исследований Н. И. Железнов (1840; Zheleznoff, 1843) впервые обратил внимание на зигзагообразную структуру каждого из двух пазушных элементов соцветия у *T. virginiana* и на основании этого сделал вывод, что соцветие состоит из двух сближенных цимозных группировок. «Вся эта совокупность цветков разных возрастов, начиная от первообразного органа и до совершенно развитого цветка, бывает так плотно сжата окружающими листьями, что с первого взгляда похожа на колос, но уже из того, что наиболее развитый цветок находится на вершине, видно, что цветорасположение принадлежит к центробежным; именно это и есть истинный пучок (fasciculus)» (Железнов, 1840). Впрочем, этот вывод не согласуется со структурой вегетативных побегов того же вида, образующихся на корневище в течение ряда последовательных сезонов, подробно исследованной А. Грави (Gravis, 1898). При развитии боковых побегов из пазух предлистьев вегетативные оси образуют геликоидную, а не зигзагообразную структуру.

Важно отметить, что форму зигзага принимают некоторые простые колосья в сем. Iridaceae (*Freesia*, *Crococsmia*, *Montbretia*), если по мере развития ось соцветия отклоняется в горизонтальном направлении (см. рис. 3.41). Таким образом, само по себе зигзагообразное расположение цветков не может быть достаточным аргументом для принятия цимозной интерпретации структуры соцветия. Добавим, что в случаях, когда у однодольных развиваются цимозные группировки цветков, они имеют геликоидное (спиральное) строение. Коммелиновые составляют редкое исключение, образуя



**Рис. 2.13.** Диаграмма типичного соцветия *Rhoeo* и SEM-изображение, показывающие развитие кроющих листьев соцветия. Фотография SEM любезно предоставлена © М. В. Ремизовой

зигзаг (Dahlgren et al., 1985; Hardy, Stevenson, 2000; Hardy et al., 2000; Hardy et al., 2004; Hrycan, Davis, 2005).

Эйхлер при составлении сводки по структуре цветков и соцветий (Eichler, 1875; рис. 2.12) опирался на данные Железнова (Zheleznoff, 1843) и на сведения о строении соцветия у *Commelina*

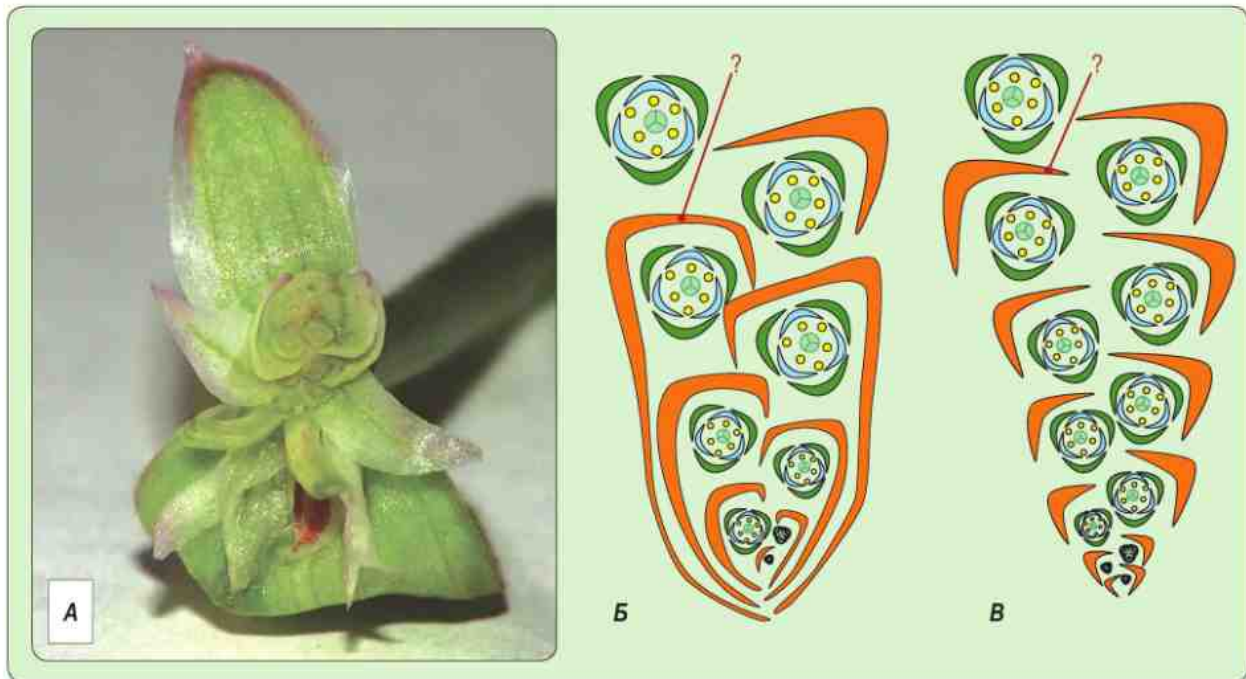
*communis* L. и *Dichorizandra* (Kunth, 1841). У этих первичных данных есть общий недостаток. Железов (1840; Zheleznoff, 1843) не уделял внимания расположению чешуевидных брактеев, сосредоточившись на развитии цветков и их взаимном расположении. *Commelina* вообще не образует брактеев (Kunth, 1841). Таким образом, Эйхлер (Eichler, 1875) произвольно (исходя из чисто теоретических посылок) расположил брактеев на диаграммах, считая их предлистьями (рис. 2.12). Единственным надежным объектом, на примере которого Эйхлер заключил, что для Commelinaceae типичны два сближенных монохазия, была *Dichorizandra* с цимозными группировками. Мнение Эйхлера было тиражировано в более поздних немецких сводках по систематике растений («Das Pflanzenreich» и др.). Вопрос о строении соцветия в дальнейшем не обсуждали: в большинстве обзоров типичное соцветие у коммелиновых считали монохазием (Takhtajan, 1980; Dahlgren et al., 1985).

Предварительные данные, полученные нами (Мавродиев, Чуб, 2001) на *Zebrina*, показали,

что положение брактеев, и в частности их медианных жилок, не совпадает с гипотетической реконструкцией Эйхлера (Eichler, 1875), что указывает на необходимость дальнейшего более тщательного исследования строения соцветий у коммелиновых.

#### 2.1.4.2. Растительный материал

Для анализа использовали те виды Commelinaceae, которые достаточно обильно цвели в условиях культуры: *Commelina communis* L., *Dichorizandra reginae* (Lind. et Rodig.) H. E. Moore, *Rhoeo sphathacea* (Swartz) Stearn, *Tradescantia albiflora* Kunth, *T. × andersoniana* Ludw. et Rohw., *T. sillamontana* Matuda, *T. virginiana* L., *Zebrina pendula* Schnizl., *Z. purpurea* Brueckn. Холодостойкие виды *Commelina communis* L., *T. × andersoniana* и *T. virginiana* выращивали в открытом грунте (ст. Заколпье, Гусь-Хрустальный р-н Владимирской области). Органотаксис анализировали методом диаграмм (по Eichler, 1875).



**Рис. 2.14.** Соцветие *Tradescantia × andersoniana* (А). Видно взаимное расположение брактеев (цветоножки всех цветков, за исключением первых в каждой флоральной единице, удалены). Диаграммы соцветий: Б – *Tradescantia albiflora*; Б' – *Tradescantia sillamontana*. Медианы брактеев отмечены точками. Знаком «?» отмечено необычное положение края брактеев, заходящей за цветоножку якобы материнской оси

## 2.1.4.3. Результаты

**Взаимное расположение брактеей и цветков.**

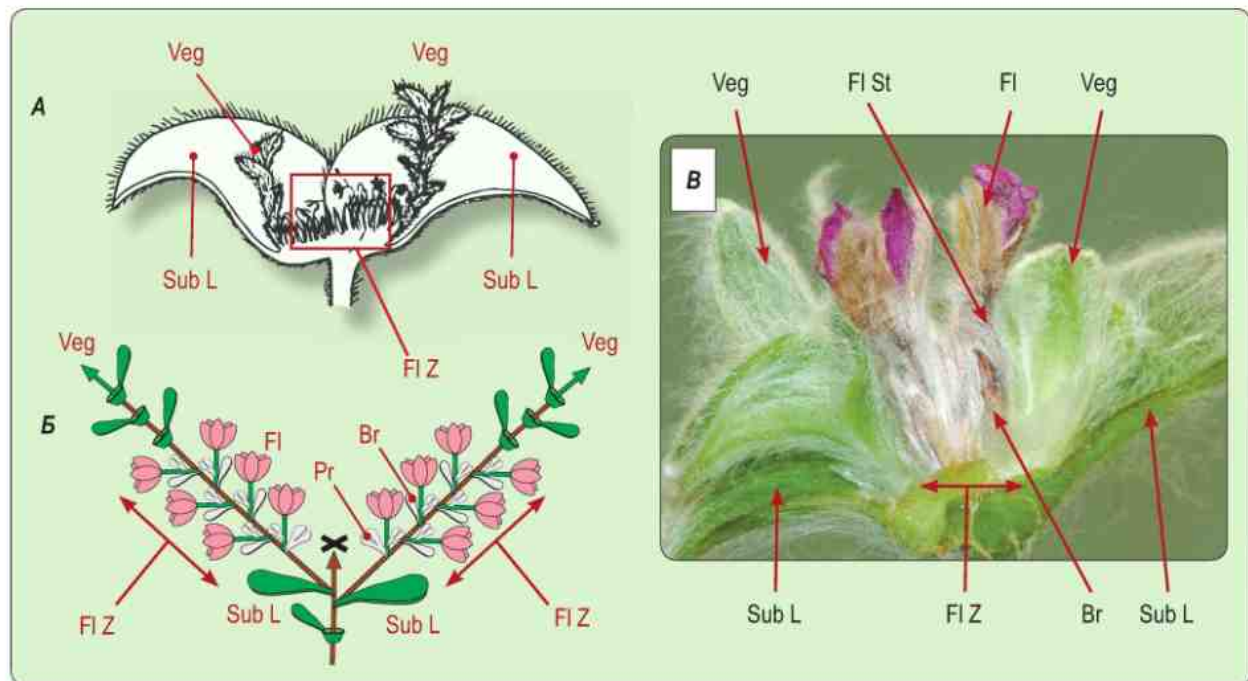
На изученных представителях сем. Commelinaceae можно построить непрерывный ряд морфологической редукции кроющих листьев цветков (брактеей) в соцветии. Наиболее выраженными брактеей с основанием, охватывающим пазушный цветок и все следующие за ним элементы соцветия, обладают *Rhoeo* (рис. 2.13), *T. albiflora* и некоторые сорта *T. × andersoniana* (рис. 2.14). Более узкие брактеей, с основанием, не охватывающим растущую часть соцветия, развиваются у *T. sillamontana*, тогда как *T. virginiana* занимает в этом ряду промежуточное положение. Замыкает этот ряд *Commelina* с полностью редуцированными прицветными листьями.

Для брактеей характерна неоднородность в пределах соцветия: в основании всегда можно отыскать цветок, лишенный брактеей, а один или два последующих цветка иногда обладают уменьшенными брактеей. В редких случаях первый цветок соцветия сопровождается реду-

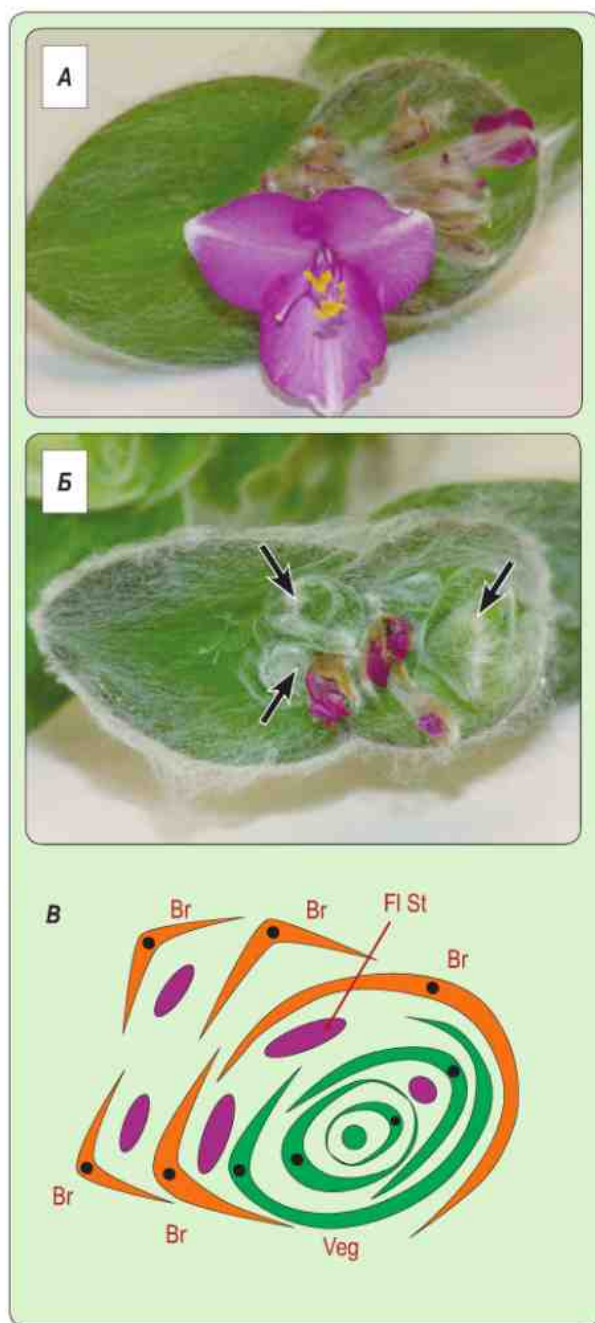
цированным щетинковидным органом, который можно расположить в общем ряду с брактеей нечётных цветков.

У *T. sillamontana*, *Rhoeo* и *Zebrina pendula* (см. раздел 2.1.3) брактеей заостренные, имеют явственный зубец, не оставляющий сомнений о положении медианы этих органов (положение медианы обозначено точками на рис. 2.13, 2.14 и 2.15). Во всех случаях медиана брактеей противоположала одному из чашелистиков цветка. В отдельных случаях наблюдалась гомеозисная замена чешуевидной брактеей на зелёный лист с развитой листовой пластинкой.

Положение края  $N$ -й брактеей относительно цветоножки предыдущего цветка  $N-1$  варьировало в зависимости от вида. У *T. virginiana*, *T. sillamontana* и *Rhoeo* край брактеей располагался перпендикулярно цветоножке предыдущего цветка, тогда как у *T. albiflora* и *T. × andersoniana* край брактеей часто заходит между цветками  $N-1$  и  $N$ . В последнем случае брактеей оказывалась повернутой абаксиальной стороной к оси предыдущего цветка.



**Рис. 2.15.** Интеркалярное соцветие у *Tradescantia sillamontana*. **А** – прорисовка продольного разреза интеркалярного соцветия. **Б** – интерпретация в виде осевой схемы. **В** – фотография продольного среза через соцветие. Условные обозначения. FI – цветки; FI Z – флоральная зона интеркалярного соцветия; Sub L – кроющий лист соцветия; Br – брактеей; FI St – цветоножки; Veg – зелёные листья; Pr – предлист



**Рис. 2.16.** Развитие и органотаксис интеркалярного соцветия у *Tradescantia sillamontana*. **А** – соцветие во время цветения. **Б** – пролиферация вегетативных побегов (отмечены стрелками). Видно ветвление вегетативных побегов. **В** – диаграмма верхней части соцветия после пролиферации. Положение медиан филломов обозначено чёрными кругами. Коричневым цветом показаны брактей, розовым – основания цветоножек, зелёным – листья. Условные обозначения см. рис. 2.15

**Интеркалярные соцветия.** Интересно отметить, что у *T. sillamontana* через 2–3 недели после цветения на апексе обеих флоральных единиц соцветия начинает развиваться вегетативная почка, несущая зелёные листья. Через 1–2 месяца (в зависимости от условий выращивания) боковые побеги, развившиеся из флоральных единиц могут снова зацвести (рис. 2.16).

Анализ филлотаксиса показал, что расположение листьев на вегетативной оси преемственно по отношению к положению брактей верхних цветков в соцветии (рис. 2.15 и 2.16). Изредка в вегетативной части побега происходит ветвление, причём предлист нового бокового побега не укладывается в зигзагообразную структуру, образованную брактями на предшествующем (базальном) участке соцветия. Таким образом, соцветие представлено флоральной зоной, продолжающейся вегетативным побегом (рис. 2.15). Это позволяет интерпретировать его как интеркалярное (Кузнецова, 1987).

Если предположить, что структура соцветия консервативна (по крайней мере внутри рода *Tradescantia*), то возникает естественный вопрос, имеются ли латентные меристемы во флоральных единицах других видов. С целью это выяснить был проведен следующий эксперимент. Растения *T. albiflora* черенковали, используя цветущую часть побега с двумя нижележащими вегетативными узлами. С помощью бритвы удаляли боковые почки вместе с частью влагалища листа и стебля. Черенки заглубляли в субстрат до основания верхнего вегетативного листа. Укоренение проводили в полиэтиленовых пакетах в течение 2 недель при температуре +25 °С и 12-часовом освещении лампами ЛБ, после чего пакеты удаляли и проводили дальнейшие наблюдения в течение 3 месяцев.

Подготовленные таким образом растения не имели возможности развить боковые побеги из пазушных почек вегетативных листьев. Так как коммелиновые практически не образуют адвентивных почек, и единственными точками роста могли оказаться латентные меристемы флоральных единиц соцветия. Действительно, в ходе эксперимента в 4 случаях из 30 удалось стимулировать рост, который у трех растений начался с развития латентных цветков и последующего развития нескольких вегетативных листьев, а у одного растения повторил программу развития, характерную для *T. silla-*

*montana*. У стимулированных к развитию побегов листорасположение на новых почках продолжало органотаксис флоральной зоны соцветия.

Летние наблюдения за массовым материалом *T. virginiana* и *T. × andersoniana* показали, что пролиферация флоральных единиц соцветия короткими вегетативными побегами с 2–3 листьями можно встретить как редкую аномалию и среди этих видов.

**Аномалии строения соцветий у *Rhoeo*.** Из 34 проанализированных соцветий *Rhoeo* в 7 случаях наблюдалось ветвление, которое чаще всего происходило ближе к середине флоральных единиц. При этом боковые оси повторяли структуру главной оси.

В одном из случаев наблюдался переход от очередного двурядного расположения брактеей и пазушных цветков к органотаксису, напоминающему спиральный. Отметим, что спиральный филлотаксис характерен для ортотропных вегетативных побегов *Rhoeo*.

#### 2.1.4.4. Обсуждение

**Критика гипотезы о цимозной природе соцветия у *Commelinaceae*.** Интерпретация соцветия коммелиновых как двух сближенных монохазиев в пазухах кроющих листьев главной оси противоречит полученным результатам. В первую очередь обращает на себя внимание тот факт, что в интерпретации Эйхлера (Eichler, 1875; см. рис. 2.12) положение медиан кроющих листьев не противоположит, а чередуется с чашелистиками. Таким образом, расположение брактеей относительно органов цветка, выведенное из теоретической посылки о цимозной природе соцветия у коммелиновых, не совпадает с наблюдаемым органотаксисом.

Для рода *Commelina* в целом характерны зигоморфные цветки (Rohweder, 1969; Нгуван, Davis, 2005). В интерпретации соцветия как цимозного (рис. 2.12) плоскость симметрии лежит под углом относительно кроющего филлома (редкий случай). Попробуем экстраполировать полученные нами данные на *Commelina*, и предположим, что у этого рода соцветия рацемозные, а брактеей полностью редуцировались, оставаясь на прежних позициях (с сохранением позиционной информации в процессе развития). Тогда плоскость симметрии цветка

пройдёт как раз через медиану редуцированной брактеей (наиболее распространенный случай для зигоморфных цветков).

Если считать флоральную единицу соцветия монохазием, то каждая брактеей является одновременно предлистом цветка  $N-1$  и кроющим листом для цветка  $N$ . У первого цветка кроющим является крупный лист, расположенный на главной оси.

Во всех проанализированных случаях предлистья у коммелиновых представлены чешуевидными филломами (катафиллами) (Мавродиев, Чуб, 2001). По-видимому, в силу существующих программ развития в позиции предлиста у коммелиновых не может быть зелёных листьев (Laubblatt). Поскольку у *T. sil-lamontana* изредка наблюдается замена брактеей на листья с развитыми листовыми пластинками, это косвенно свидетельствует против интерпретации брактеей как предлистьев.

Исходя из гипотезы о монохазии предлистья (кроющие листья цветков с номером  $N$  должны основанием хотя бы частично охватывать ту ось, на которой они располагаются (т. е. цветоножку цветка с номером  $N-1$ ). Это предположение также противоречит полученным новым данным: край основания брактеей  $N$  в лучшем случае расположен перпендикулярно цветоножке  $N-1$ , а у *T. albiflora* и некоторых сортов *T. × andersoniana* брактеей развёрнута абаксиальной стороной к той самой оси, на которой она теоретически должна располагаться.

Если соцветие у изученных коммелиновых действительно является монохазием, то при возникновении интеркалярного соцветия должна активизироваться меристема на очень высоком порядке ветвления. Это маловероятно с физиологической точки зрения, поскольку доминирование осей более низкого порядка ветвления должно сказываться особенно сильно.

В рамках цимозной интерпретации трудно объяснить также наблюдения о ветвлении и изменении органотаксиса во флоральных единицах у *Rhoeo*.

Таким образом, предложенная в XIX в. интерпретация соцветия коммелиновых как двух сближенных монохазиев (Железнов, 1840; Bravalis, Bravalis, 1837; Zheleznoff, 1863; Eichler, 1875; Bailon, 1894) плохо согласуется с наблюдаемым расположением органов и не объясняет обнаруженные отклонения в строении соцветия. Тем

не менее до сих пор эта традиционная интерпретация принята в большинстве современных работ (Dahlgren et al., 1985; Hardy, Stevenson, 2000; Hardy et al., 2000; Hardy et al., 2004; Hrycan, Davis 2005).

### Ревизия структуры соцветия у коммелиновых.

Чтобы снять возникшие противоречия, можно предложить новую интерпретацию структуры соцветия как двух сближенных неразветвленных (рацемозных) элементов с открытым ростом (см. рис. 2.14). Зигзагообразная структура возникает из-за сближения и/или частичного срастания оси боковой флоральной единицы и кроющего листа. Кроме того, как мы уже указывали (см. раздел 2.1.4.1), форму зигзага часто принимают горизонтальные оси колосьев (например, у некоторых представителей семейства Iridaceae).

Ось флоральной единицы укорочена, цветоножки длинные. Формально каждую из фло-

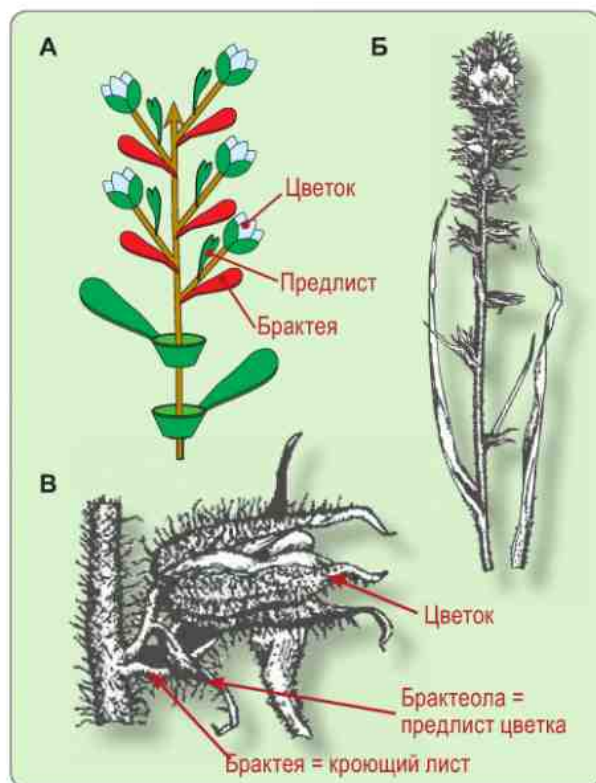
ральных единиц мы должны назвать простым открытым зонтиком (Кузнецова и др., 1992). Отличительная черта строения простого зонтика в данном случае – двурядное расположение брактеей и боковых цветков.

Новая интерпретация хорошо объясняет открытый рост и образование интеркалярной структуры как результат наличия латентных меристем на апексах флоральных единиц, не израсходованных на образование цветков. При этом пробуждающаяся почка имеет тот же порядок ветвления, что и ось флоральной единицы, а филлотаксис, естественно, оказывается преемственным по отношению к флоральной зоне. В этом отношении примечателен случай перехода двурядного филлотаксиса в спиральный, отмеченный как аномалия для *Rhoeo*. Вегетативные оси этого растения характеризуются спиральным филлотаксисом, а двурядный наблюдается на генеративных побегах. При увеличении размеров меристема соцветия, очевидно, может переходить к филлотаксису, свойственному другим побегам того же растения.

В случае рацемозной интерпретации основание каждой брактеей  $N$  как раз не должно охватывать основание цветоножки  $N-1$ , поскольку предыдущий цветок расположен на нижележащем узле. Предлистья (брактеолы) отдельных цветков редуцированы, однако они должны посылать свою позиционную информацию при инициации развития цветка. Если бы это не происходило, кроющий лист (брактеей) чередовался бы с чашелистиками (на самом деле он противостоит одному из чашелистиков, что заставляет предполагать наличие криптического предлиста, посылающего позиционный сигнал).

По-видимому, предлистья редуцируются во всей флоральной зоне (рис. 2.15). Первый цветок флоральной единицы оказывается в пазухе предлиста, который также редуцирован. Поэтому при первых цветках не наблюдается кроющих листьев (брактеей). Впрочем, иногда присутствуют отдельные рудиментарные органы (филаменты) на месте abortивной брактеей первого цветка, которую также можно рассматривать как предлист всей флоральной единицы.

Таким образом, новая интерпретация флоральной единицы соцветия коммелиновых как простого зонтика с открытым ростом позволяет полно и непротиворечиво объяснить все полученные результаты.



**Рис. 2.17.** Строение соцветия у *Cartonema spicatum* **A** – схема терминального колоса. Брактеей на главной оси обозначены красным. **Б** – прорисовка верхней части растения. **В** – отдельный цветок (по Dahlgren et al., 1985)

**Эволюция соцветий в сем. Commelinaceae.**

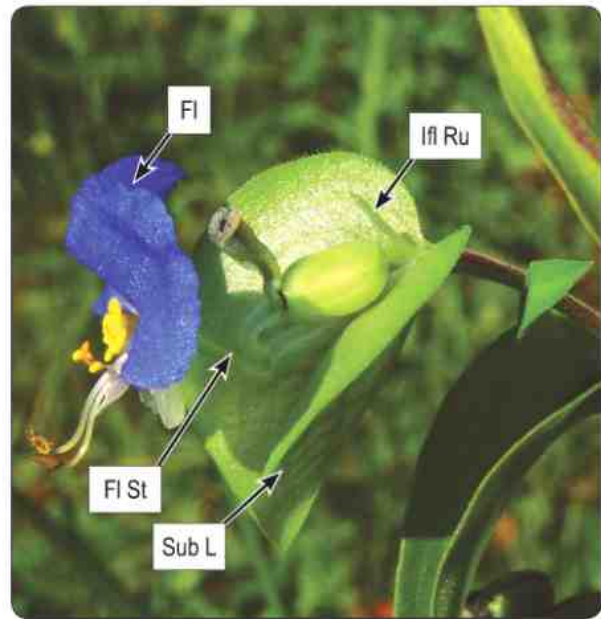
Раньше на основании морфологического сходства в порядок Commelinales кроме коммелиновых включали сем. Maуасасеae, Rapataceae и Хугидасеae (Трифоновa, 1982; Takhtajan, 1980; Dahlgren et al., 1985). Для всех представителей этих семейств в описаниях приводятся рацемозные соцветия с открытым ростом (головчатые или колосовидные). В последнее время наметилась тенденция к сближению порядка Commelinales с порядком Zingiberales (APG II, 2003; Chase, 2004). Но и в этом случае в круг родства коммелиновых попали семейства, для которых в большей мере характерны рацемозные соцветия.

Разумно предположить, что анцестральной формой соцветия был открытый простой колос (рацемозное соцветие). В семействе коммелиновых также есть представители (*Cartonema spicatum* R. Br.), для которых несомненно интерпретация соцветия как терминального простого колоса или кисти (Dahlgren et al., 1985; рис. 2.17). На главной оси расположены кроющие листья цветков (брактен), тогда как на цветоножках видны развитые предлистья (брактеолы).

В рамках новой интерпретации можно предполагать следующий модус эволюционного преобразования структуры соцветия, базируясь на концепции псевдоциклов, более подробно рассмотренной в разделе 3.1.2.2 (см. также обзоры: Kuznetzova, 1988; Кузнецова и др., 1992).

На первом этапе произошло обогащение ветвления структуры за счет боковых флоральных единиц (паракладиев) и терминальное усечение (truncation) главной флоральной единицы. Промежуточный этап терминального усечения можно наблюдать у *Commelina communis* (и, вероятно, у других представителей этого рода): между двумя сближенными боковыми флоральными единицами находится рудиментарная ось (иногда несущая чешуевидные филломы). Этот рудимент можно интерпретировать как остаток терминального колоса (рис. 2.18).

У *Commelina dianthifolia* Delie. между нижней и верхней флоральной единицами соцветия есть более-менее удлиненное междоузлие (Hrusan, Davis, 2005). Верхняя флоральная единица оказывается вынесенной за пределы общего покрывала соцветия (т. е. не укрыта основанием расширенного кроющего листа нижней флоральной единицы). При сближении и срастании оси паракладия с кроющим листом проис-

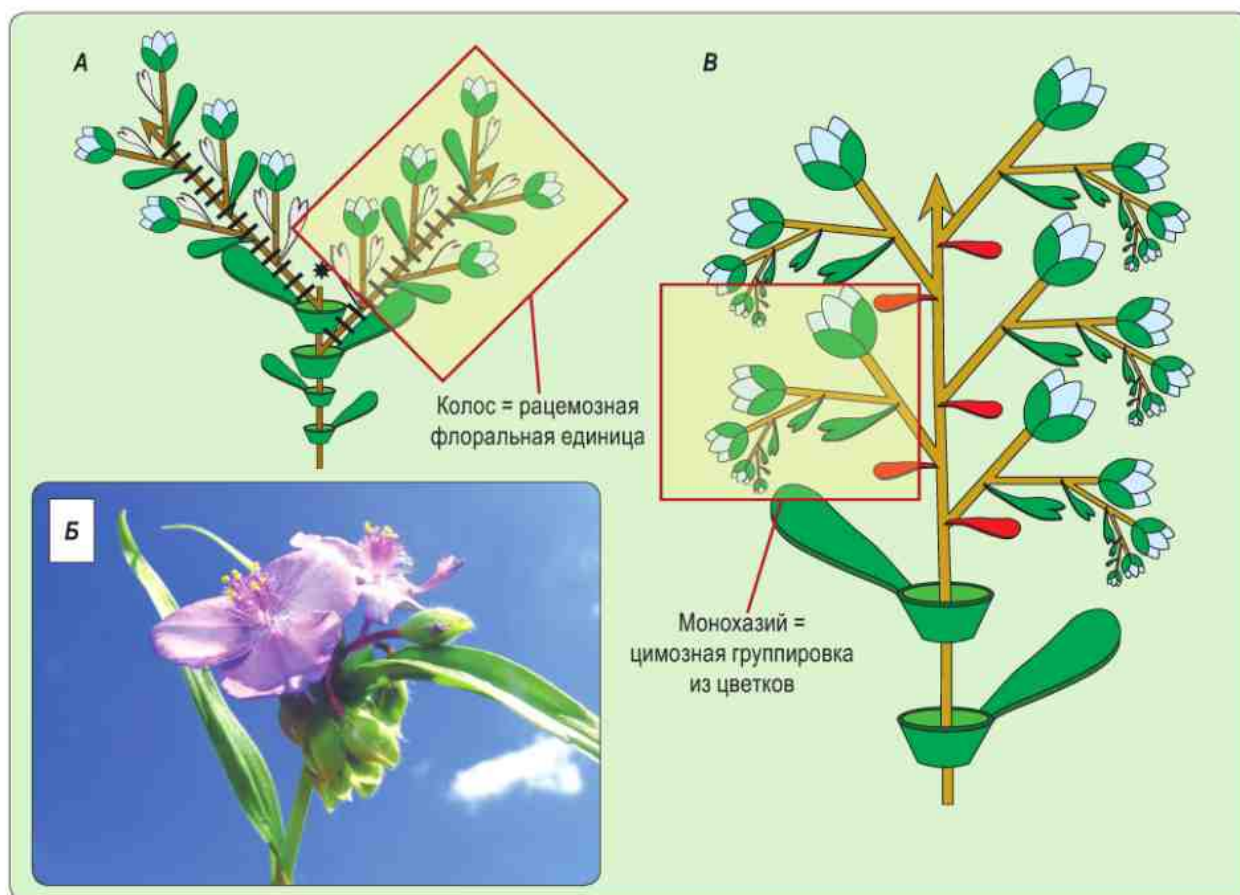


**Рис. 2.18.** Фотография соцветия у *Commelina communis*. Виден рудимент верхней части главной оси (Ifl Ru) – результат усечения терминальной флоральной единицы (truncation). Прочие обозначения – см. рис. 2.15

ходило удлинение цветоножек, укорочение оси паракладия и деформация двурядного органотаксиса. Далее произошла полная редукция терминального колоса, что характерно для многих Commelinaceae (*Tradescantia*, *Rhoeo*, *Callisia*, *Setcreasea* и др.). В типе сближаются только два паракладия в пазухах крупных листьев, мало отличающихся по структуре от вегетативных листьев ниже по оси. Часто наблюдается сближение трёх (реже – четырёх) флоральных единиц.

Развитое терминальное соцветие можно обнаружить у *Dichorisandra* (рис. 2.19). Его структуру также можно вывести из терминального простого колоса при обогащении ветвления из пазух предлистьев на осях базальных цветков. Наши наблюдения подтверждают схемы, приводимые в литературе (Eichler, 1875; Hardy et al., 2000).

Среди однодольных зигзагообразное расположение цветков в соцветиях встречается также у семейства Streliziaceae: *Strelizia*, *Heliconia* и др. (Морщихина, 1982; Dahlgren et al., 1985). Интересно, что по молекулярным данным это семейство сближают с коммелиновыми (APG II, 2003; Chase, 2004). Недавно у *Centrolepis exserta* (R. Br.) Roem. et Schult. (сем. Centrolepidaceae, Poales) было пока-



**Рис. 2.19.** Интерпретация строения соцветий у коммелиновых. **А** – осевая схема строения соцветия у *Tradescantia virginiana*, как двух сближенных зонтиков (рацемозных флоральных единиц). **Б** – общий вид растения *Tradescantia virginiana*. **В** – схема строения соцветия у *Dichorizandra reginae*. Растение образует терминальный тирс с флоральными цимозными единицами – монохазиями. В данном случае цимы геликоидные (со спиральным расположением элементов соцветия)

зано, что при зигзагообразном расположении репродуктивных единиц предпочтительна гипотеза о рацемозной природе соцветия, которое является двойным билатеральным колосом, но не монохазием (Sokoloff et al., 2010). Вероятно, что во всех случаях зигзагообразных соцветий у однодольных нужны новые более детальные исследования.

#### 2.1.4.5. Новая интерпретация структуры соцветий в сем. Commelinaceae

В заключение важно отметить, что при исследовании структуры соцветия и соподчинения осей в нем, ключевая информация была получена путём выявления предлистьев в листовых сериях и маркируемых ими точек ветвления побеговой системы. Немаловажную роль сыграла экспе-

риментальная стимуляция развития латентных меристем в соцветии. Основные аргументы для опровержения старой интерпретации соцветия коммелиновых как зигзагообразного монохазия, также были основаны на базовых морфологических свойствах предлиста, изученных нами ранее (Мавродиев, Чуб, 2001).

Проведенный анализ структуры соцветия у коммелиновых на основании органотаксиса позволил предложить новую интерпретацию осевой схемы соцветий у *Tradescantia* и *Rhioeo*. В рамках этой интерпретации соцветие большинства коммелиновых состоит из двух сближенных неразветвленных рацемозных элементов (простых зонтиков) с открытым ростом, сильно деформированных в результате влияния механических факторов со стороны кроющих листьев.



### 2.1.5. Анатомо-морфологические предпосылки возникновения побегов с одним или двумя предлистьями

Рассматривая различие в расположении и числе предлистьев у однодольных и двудольных растений, можно указать, что на их расположение влияют два основных фактора: иннервация листа и стелярная анатомия оси побега.

Главной предпосылкой для формирования одного предлиста является стеблеобъемлющее основание листа с многочисленными жилками, свойственное для однодольных. При этом формируется атактостела с пучками, глубоко отходящими в средцевину стебля (Лотова, 2007).

Поэтому мы вправе ожидать появления побегов с единственным предлистом у семейств, для которых характерны стеблеобъемлющие листья. Как указывалось выше (раздел 2.1.2), такими предлистьями обладают некоторые представители рода *Ranunculus*. Кроме того, Эсау (1969) сообщает о наличии единственного предлиста на побегах некоторых Polygonaceae, например у *Rumex confertus* Willd. (рис. 2.20).

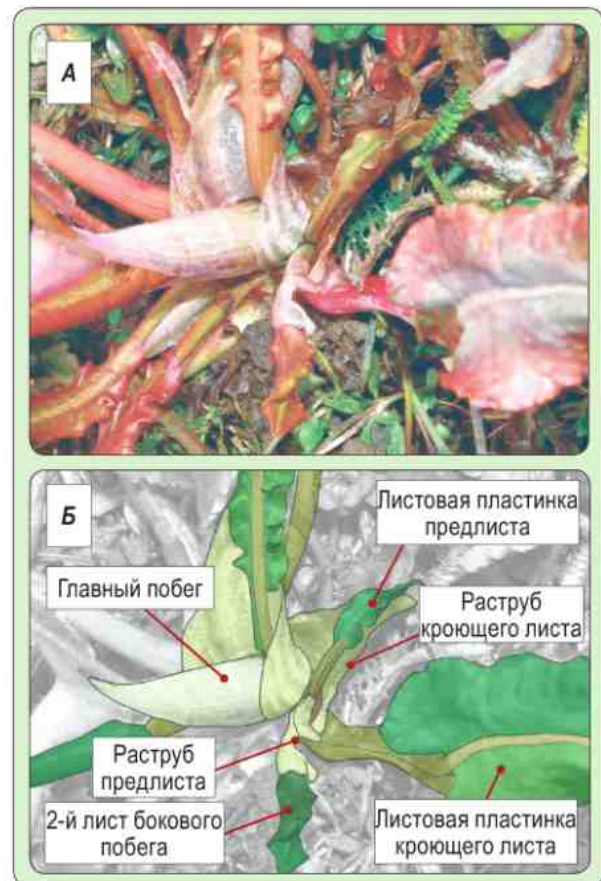
Обсуждая инициацию закладки предлиста, можно выдвинуть гипотезу, что для возникновения такого листа необходима большая критическая клеточная масса, захватывающая почти все клетки периферической зоны меристемы. При этом новые листья могут иницироваться только через значительный промежуток времени после инициации предлиста. Для организации транспортных потоков на значительной площади в пространстве периферической зоны должны возникать многочисленные, расположенные примерно на равном расстоянии друг от друга, центрипетальные потоки ауксинов. Эти потоки и обеспечивают дальнейшее возникновение параллельных жилок листа (параллельное жилкование), а после вторичного разрастания листа за счёт участков между жилками этот тип жилкования превращается в дуговой.

Атактостела, состоящая из многочисленных отдельных пучков (Эсау, 1969; Лотова, 2007), предоставляет широкие возможности для слияния потоков ауксинов, поскольку у каждого отдельного пучка есть протяженная зона контактов ксилемы и флоэмы. На расположение первого листа боковой оси (предлиста) нет существен-

ных анатомических ограничений, и он может располагаться как адосированно (в большинстве случаев), так и в трансверзальном положении или в промежуточных тангентальных положениях (Eichler, 1875; Ruter, 1918).

Атактостела с её широкими щелями, заполненными паренхимой, создаёт принципиальные возможности для присоединения проводящей системы многочисленных боковых почек в пазухе каждого листа. Эти почки принято называть коллатеральными, и они должны располагаться на одном уровне (Серебряков, 1952). Коллатеральные побеги свойственны в основном однодольным растениям (Проханов, 1974), однако Эсау (1969) упоминает о наличии коллатеральных побегов у *Rumex*.

Пространственная организация эустеллы предполагает наличие ограниченных листовых



**Рис. 2.20.** Пример анатомо-морфологической предрасположенности к образованию единственного предлиста у некоторых двудольных. **А** – фотография *Rumex confertus*. **Б** – прорисовка положения предлиста на весеннем побеге

щелей, тянущихся на некотором небольшом расстоянии над местом прикрепления листа (Лотова, 2007). Узкие участки межпучковой паренхимы в результате вторичного утолщения заполняются дифференцирующимися проводящими элементами, и ксилема с внешней стороны оказывается почти полностью экранированной от центрипетальных потоков ауксина слоем флоэмы. Единственным участком, где возможно слияние боковых потоков ауксинов с потоком, идущим из апекса стебля, оказывается листовая щель. В случае иннервации листа единственной главной жилкой в листовой щели имеются две симметричные (расположенные трансверсально) позиции, куда могут влиться потоки ауксинов от боковых почек с последующей анатомической дифференцировкой транспортных путей. При иннервации малым числом жилок (малым чис-

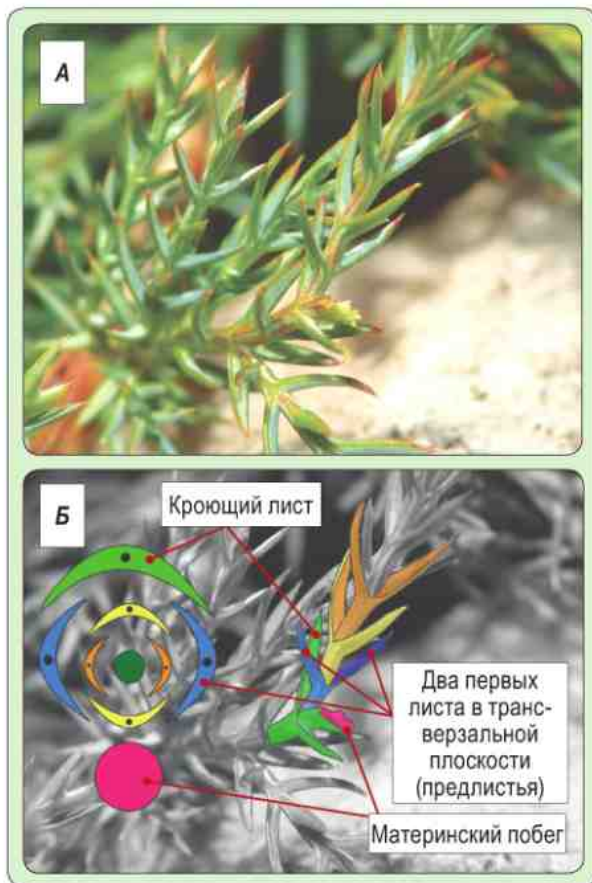
лом первичных потоков ауксинов) критическая клеточная масса, необходимая для инициации примордия листа в периферической зоне меристемы, не должна быть слишком большой.

Таким образом, в первом узле бокового побега должно размещаться не более двух строго трансверсальных предлистьев. Именно эта особенность характерна для большинства двудольных (Проханов, 1974). Некоторую асимметрию может создавать неодновременная закладка предлистьев. В этом случае между ними находится более-менее удлиненное междоузлие, но места прикрепления жилок, иннервирующих предлистья, должны оставаться довольно консервативными.

Эйхлер (Eichler, 1875; 1878) указывает, что у некоторых двудольных имеется 3–5 предлистьев (например, у *Penstemon*, *Gesneria*, *Phlox* и *Eriostemon*). Это явно противоречит изложенным анатомо-физиологическим особенностям двудольных с запретом на образование третьего предлиста из-за узких листовых щелей. Мнение Эйхлера основано на том, что у некоторых зародышей бывает 3 семядоли. По-видимому, вывод Эйхлера основан на недостаточно хорошо устоявшейся терминологии, а также устаревшем представлении о том, что профилл полностью гомологичен семядоли. По-видимому, катафиллы были ошибочно приняты за предлистья, поэтому все приведенные Эйхлером примеры нуждаются в дополнительном исследовании.

Хвойные растения также характеризуются стелой, способной к вторичному утолщению, и соответственно, обладающей узкими щелями межпучковой паренхимы (Эсау, 1969). Как и у большинства двудольных, первые два листа на боковом побеге хвойных растений парные, симметричные и лежат практически в трансверсальной плоскости относительно кроющего листа (рис. 2.21). Это явление документировано в работе (Брынцев, 1996, 2006), где положение двух первых чешуй на брахибласте в роде *Pinus* L. описывается как отклоняющееся от супротивного, однако оба филлома располагаются в плоскости, близкой к трансверсальной. Таким образом, диаграммы взаимного расположения филломов в листовой серии брахибластов оказываются достаточно консервативными.

Некоторое разнообразие в пространственную структуру вносит лишь оптическая D- и L-изомерия. Примечательно, что у некоторых форм



**Рис. 2.21.** Трансверсальное расположение первых двух листьев на боковом побеге у *Thuja occidentalis* L. var. *ericoides*. **А** – фотография. **Б** – прорисовка и диаграмма

хвойных (*Pinus contorta* var. *latifolia*) показана корреляция между анатомией древесины и D-/L-изомерией листовых спиралей (Fredeen et al., 2002): если при вторичном утолщении побегов слои древесины откладывались против часовой стрелки (L), то в стробилах преобладало расположение чешуй по часовой стрелке (D) и наоборот. Эта корреляция объясняется геометрическими причинами, возникающими из-за изменения направления закладки разветвляющихся прокамбиальных тяжей.

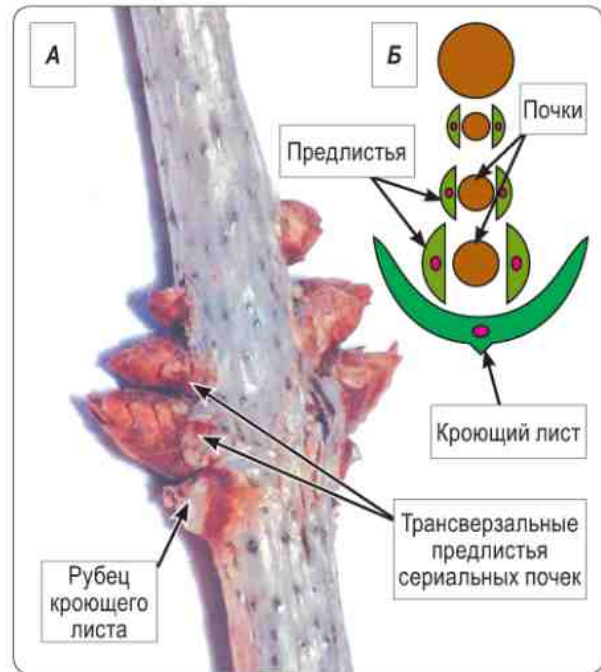
Эустела при достаточно протяженных листовых щелях также позволяет разместить несколько побегов в пазухе каждого листа (рис. 2.22). Однако побеги должны располагаться в плоскости, параллельной главной оси, и их принято называть сериальными, выделяя восходящие или нисходящие серии в зависимости от относительного расположения первых почек, заложившихся в пазухе листа (Серебряков, 1952; Troll, 1954).

### 2.1.6. Позиционная информация при формировании адвентивных побегов

Для подтверждения или опровержения выдвинутых гипотез относительно влияния васкулярной анатомии на положение предлиста, представляют интерес растения, у которых адвентивные почки образуются в строго определённых местах, принципиально отличающихся от пазух листьев.

В качестве модельного объекта для наблюдений была выбрана *Tolmiea menziesii* Pursh. et A. Gray, один из культиваров которой (var. *gemmifera*) характеризуется формированием единственной адвентивной почки в месте перехода листовой пластинки в черешок листа. Возможность для адвентивного геммагенеза определяется наличием трёх крупных жилок (главной, правой и левой), расходящихся в листовую пластинку там, где формируется адвентивная почка. По нашим наблюдениям (рис. 2.23), первым в листовой серии появляется чешуевидный предлист (катапрофилл) между правой и левой жилками. В положениях между главной и правой, а также главной и левой жилками формируются листья с листовой пластинкой, черешком и двумя прилистниками.

Примечательно, что положение адвентивных корней в этой системе также продиктовано вас-

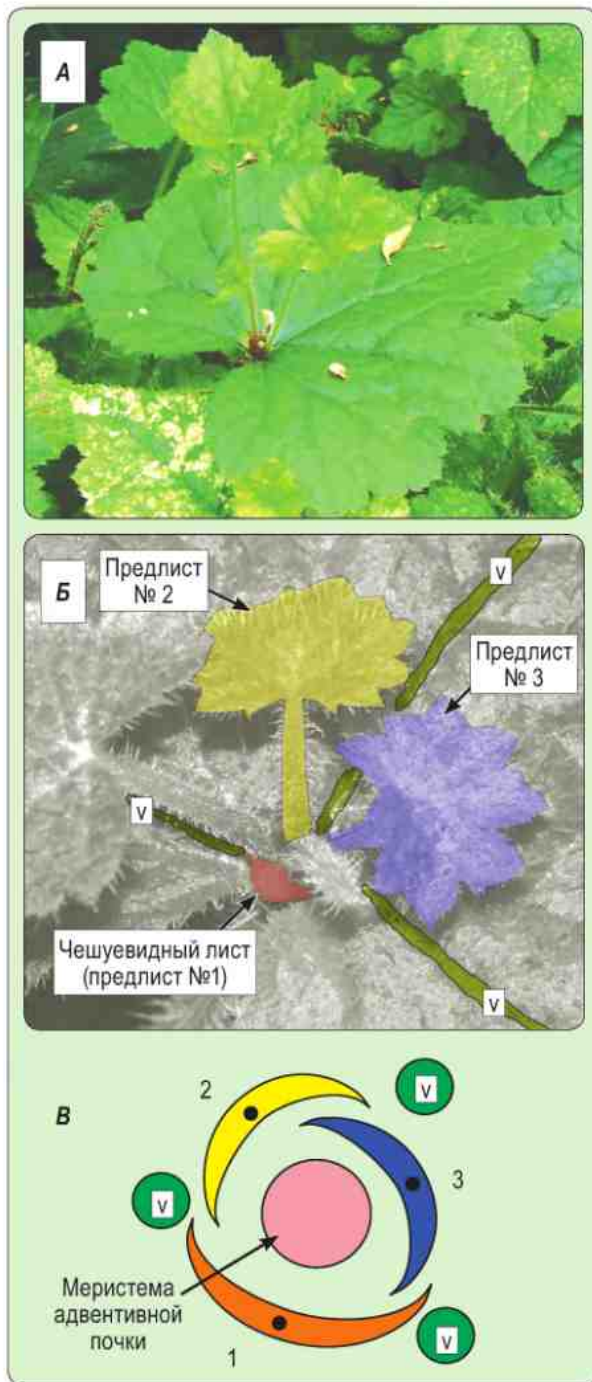


**Рис. 2.22.** Взаимное положение сериальных побегов, присоединённых своей проводящей системой через длинную листовую щель. А – фотография ветви *Lonicera*. Б – диаграмма расположения предлистьев сериальных почек

кулярной анатомией: в начале они развиваются только на трех узких площадках апикальной части черешка, расположенных между жилками, иннервирующими лист.

Сравнивая адвентивные почки с обычными побегами, можно также отметить, что для боковых почек *Tolmiea menziesii* характерны два профиля с листовыми пластинками, расположенными в трансверзальной плоскости. Впрочем, между предлистьями междоузлие немного вытянуто и образуются они неодновременно (рис. 2.24).

По-видимому, позиционная информация в момент инициации примордиев листьев адвентивной почки кардинально отличается от позиционной информации для боковых. Потoki ауксинов от презумптивных примордиев листьев могут вливаться в общее русло только в местах между уже существующими жилками, что достаточно строго определяет расположение первых трех листьев адвентивной почки. В этой специфичной анатомо-морфологической системе все три листа формально можно считать предлистьями, расположенными в разных узлах из-за особенностей прикрепления оснований.



**Рис. 2.23.** Взаимное чередование трёх первых филломов и крупных жилок листа у адвентивного побега *Tolmiea menziesii* var. *gemmifera*. **А** – формирование адвентивного побега в основании листовых пластинок. **Б** – прорисовка. **В** – диаграмма органотаксиса. Жилки (обозначены буквой *v*) тонированы зелёным. Красный, жёлтый и синий тон – первые три листа

### 2.1.7. Роль предлиста в формировании пространственного паттерна листовой серии

На основании полученных нами данных и анализа данных литературы можно сделать вывод, что предлист – это начальный филлом в листовой серии бокового побега, создающий определённую позиционную информацию, необходимую для построения филлотаксиса развивающейся в последствии листовой серии бокового побега. Нельзя согласиться с гиперкритической точкой зрения П. Б. Томлинсона (Tomlinson, 1970), что предлист – это «всего лишь лист, вокруг которого вот уже полтора столетия не смолкает пустая болтовня». В то же время классическая точка зрения на предлист, укоренившаяся благодаря работам немецкой школы морфологов (Ruter, 1918; Goebel, 1923; Troll, 1954), также нуждается в пересмотре. Например, трудно аргументировать часто высказываемое утверждение о гомологии единственного предлиста однодольных и обоих предлистьев двудольных (Скворцов, Костина, 1994).

В морфологических исследованиях необходимо пересмотреть роль предлиста с физиолого-анатомической точки зрения. Положение одного или двух предлистьев обусловлено позиционной информацией, передаваемой векторами потока ауксинов, возникающих в пазухе листа. На эту позиционную информацию влияет как интенсивность потока по главной оси (апикальное доминирование), так и характеристики потоков и иннервация кроющего листа. Сам предлист (предлистья) в момент инициации создает новый поток ауксинов, формирующий позиционную информацию для прикрепления (иннервации) всех остальных листьев боковой оси. В тех случаях, когда закладки и/или развития предлиста (предлистьев) не происходит, должны существовать, тем не менее, исходные потоки ауксинов и соответствующие им группы клеток с измененной экспрессией генов в периферической части меристемы. В этих случаях мы можем говорить о «криптическом предлисте», который влияет на расположение органов выше по оси.

Предлистья и семядоли гомологичны не полностью. Мы не вправе ожидать, что число семядолей всегда совпадает с числом предлистьев, поскольку спонтанно возникающая позиционная

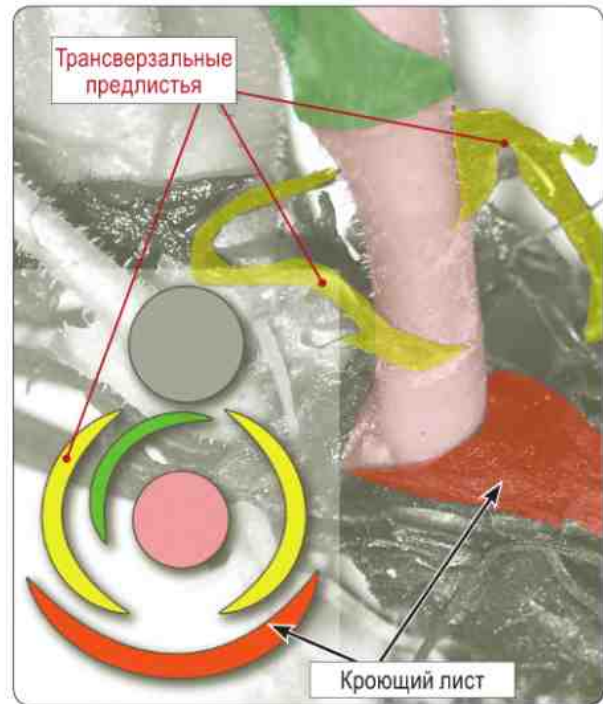
информация при развитии зародыша может кардинально отличаться от позиционной информации в пазухах листьев. При инициации предлист в гораздо большей степени скован теми анатомическими ограничениями, которые накладывает уже дифференцированная сеть прокамбиальных тяжей или сосудов транспортной системы, чем обычный лист. Таким образом, предлистья и семядоли гомологичны по своей физиологической функции в регуляции процесса развития, но не обязательно гомологичны друг другу по структуре и положению. Взгляды И. Г. Серебрякова (1952), который считал предлистья своеобразным «началом координат» листовой серии, предвосхитили развиваемый нами взгляд на роль предлистьев в пространственной организации тела растения.

Н. Н. Цвелёв (1997) в предложенной им концепции фитомеров большое внимание уделяет тому, является ли предлист продуктом бокового побега или он происходит от группы клеток главной оси и поэтому должен считаться её неотъемлемой частью.

Действительно, у многих однодольных нет развитого гипоподия, предлист оказывается сидящим непосредственно на главной оси. Вопрос о принадлежности предлиста к той или иной оси не кажется принципиальным. Его можно решить путем договоренности (конвенции) о проведении границ между боковой и главной осью. Анатомически эта граница не выражена, поскольку проводящие пучки, иннервирующие предлистья и первые листья боковой оси, должны обязательно дойти до стелы главной оси (хотя они, несомненно, по своей физиологической функции принадлежат указанным филломам).

По-видимому, в области пазухи листа мы имеем дело с клеточным и тканевым континуумом, разделение которого на части, принадлежащие разным осям, не столь существенно. Особенно трудно провести границы между главной и боковой осями в начале процесса развития (при инициации пазушной меристемы и первых примордиев на ней). Границу между осями можно проводить по основанию гипоподия или предлиста, но можно сместить её и к верхнему краю предлиста, как это сделано в работах Н. Н. Цвелёва (1997; 2005).

Наиболее важным следствием из проведенного исследования можно считать те основные принципы пространственной организации бо-



**Рис. 2.24.** Фотография и диаграмма взаимного расположения первых трёх листьев на боковом побеге *Tolmiea menziesii* var. *gemmifera*. Листовая серия начинается с двух трансверзальных предлистьев

ковой оси, которые можно сформулировать как постулаты, обобщающие многочисленные наблюдения. Опираясь на эти постулаты, можно извлекать следствия, проверяемые непосредственным наблюдением (или при поиске отклонений от типичной программы развития).

Как показывают полученные нами данные для Commelinaceae, в морфологических исследованиях из взаимного положения предлистьев и боковых осей можно сделать теоретические выводы. Эти данные также могут лечь в основу математических моделей филлотаксиса боковых побегов.

Таким образом, согласно нашей теоретической концепции, предлист (предлистья) – это органы, необходимые для установления филлотаксиса боковой оси. Анатомически предлистья позволяют «стыковать» транспортные пути главного и бокового побегов, а в процессе развития образуемая ими позиционная информация регулирует переход от пространственного паттерна, характерного для главной оси, к органотаксису бокового побега.

## 2.2. Филлотаксис. Описательный подход

### 2.2.1. Описательные характеристики филлотаксиса в листовых сериях

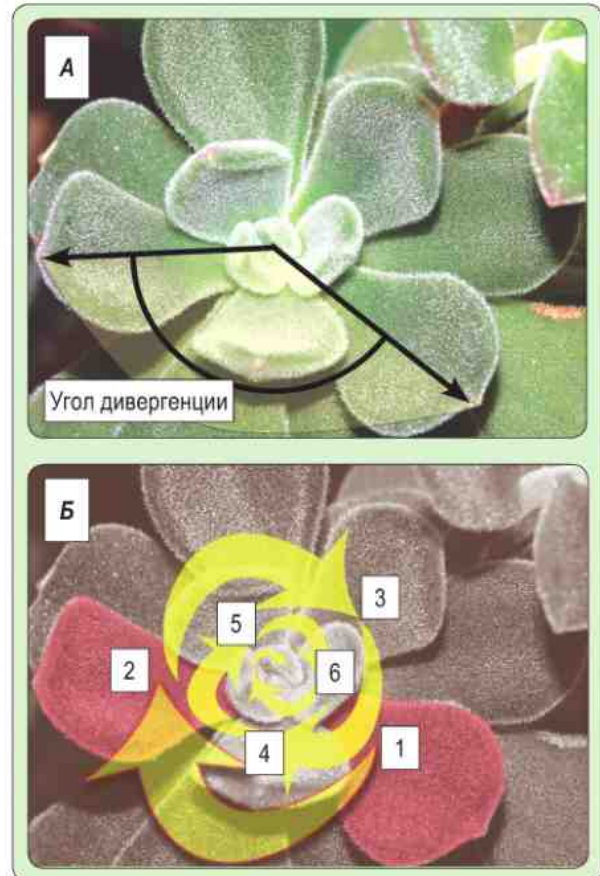
Одним из важнейших параметров, характеризующих филлотаксис, является число листьев, прикрепленных в одном узле ( $n$ ). В зависимости от этого различают очередное ( $n = 1$ ); супротивное (декуссатное,  $n = 2$ ) и мутовчатое ( $n \geq 3$ ) листовое расположение (Jean, 1984; Leins, 2000; Брынцев, 2006). Линию, соединяющую филломы в порядке их возникновения, называют генетической (или онтогенетической, основной) спиралью филлотаксиса. Для того, чтобы акцентировать различие между данными по генетике развития и исследованием листовых серий, в дальнейшем будем использовать термин «онтогенетическая спираль». Число онтогенетических спиралей совпадает с числом филломов, прикрепленных к одному узлу (Jean, 1994).

Для характеристики филлотаксиса часто применяют понятие угла расхождения (угла дивергенции). Если расположение листьев проецировать на плоскость, перпендикулярную главной оси побега методом диаграмм (Eichler, 1875), угол дивергенции на диаграмме будет соответствовать углу между радиусами, проведенными от центра оси до медиан двух соответствующих филломов (рис. 2.25). Обычно термину «угол дивергенции» придают более узкое значение, считая его углом между двумя последовательными листьями в онтогенетической спирали (Jean, 1994; Брынцев, 2006).

Такое использование этого термина носит интерпретационный характер. В частности, важно правильно интерпретировать, в какой последовательности закладываются филломы. Для этого Л. В. Белоусовым (1987) предложено строгое формальное определение: последовательными можно называть зачатки листьев  $a$  и  $b$  только в том случае, когда расстояние до центра конуса нарастания (меристемы)  $r_a < r_b$ , причём не найдётся ни одного зачатка  $p$ , для которого справедливо неравенство  $r_a < r_p < r_b$ .

На практике это определение легко применить только в достаточно простых системах, но не в случае филлотаксиса высокого поряд-

ка. Например, соцветия *Helianthus annuus* L. несут большое число органов, расположенных в ложных мутовках (pseudowhorls) с мало различающимися расстояниями до центра корзинки (Cooke, 2006). Точность измерений в биологических исследованиях часто не позволяет сделать однозначные выводы о порядке следования органов. Приходится вначале аппроксимировать корзинку идеальным математическим объектом, и лишь затем применять к этому объекту данное определение. Таким образом, постулируемый строгий порядок следования оказывается результатом не эмпирических наблюдений, а удачно или неудачно выбранной модели для аппроксимации. В настоящей работе принято нейтральное (описательное) значе-



**Рис. 2.25.** Основные описательные понятия филлотаксиса (на примере *Echeveria pilosa* J. A. Purpus). **А** – показан угол дивергенции между последовательными филломами. **Б** – прорисовка генетической (онтогенетической) спирали. Цифрами показана последовательность листьев

ние термина «угол дивергенции», не несущее интерпретационной нагрузки как отражение угловой координаты одного филлома относительно другого (рис. 2.25).

Дополнительной пространственно-динамической характеристикой служат пластохронный индекс  $R$  (отношение расстояний между центром меристемы и центрами двух последовательных зачатков, т. е.  $R = r_a/r_b$ ). Если  $R = 1$ , то листовые примордии теоретически возникли на апексе синхронно, что свойственно для супротивного или мутовчатого филлотаксиса (Jean, 1994; Adler et al., 1997; Reinhardt, Kuhlemeier, 2002). Эта пространственная характеристика отражает динамический процесс закладки органов. Очевидно, пластохронный индекс должен коррелировать с промежутком времени между двумя событиями инициации последовательных примордиев.

При супротивном листорасположении листья в узле расположены напротив друг друга так, что угол дивергенции между ними составляет  $180^\circ$  ( $1/2$  окружности стебля). При мутовчатом листорасположении от узла отходит более двух листьев, углы расхождения между ними равны  $360^\circ/n$ , где  $n$  – число листьев в мутовке (Leins, 2002). Мутовчатое расположение органов типично для цветков многих растений (Eichler, 1875). Отметим, что при этом типе филлотаксиса листья следующей мутовки лежат между листьями нижележащей (чередуются в кругах). Эти особенности расположения органов на оси позволили разработать методы описания диаграмм цветков (Eichler, 1875), объединяя закономерно чередующиеся органы в круги (мутовки).

В вегетативной сфере достаточно распространено очередное листорасположение, при котором к каждому узлу прикреплен один лист ( $n = 1$ ). При очередном филлотаксисе принято проводить различные спиральные линии через медианы листьев. Например, линия, соединяющая контактирующие друг с другом листья, называется контактной парастихой (рис. 2.26). При этом различают левую и правую контактные парастихи. Они составляют так называемую визуально выделяемую пару противоположно направленных контактных парастих (visible opposed parastichy pair) и являются важной теоретической характеристикой филлотаксиса, позволяющей оценить углы дивергенции между филломами в листовой серии (Adler, 1974; Jean,



**Рис. 2.26.** Основные описательные понятия филлотаксиса (на примере соцветия *Muscari* L.). Цветки, находящиеся на одной контактной парастихе, одинаково тонированы. От цветка фиолетового оттенка идут две противоположно направленные парастихи (тонированы красным и синим). Одна из ортостих маркирована красными точками

1994; Брынцев, 2006). Парастихой можно назвать любую спиральную линию, соединяющую последовательные филломы с номерами  $N$ ;  $N+k$ ;  $N+2k$ ;  $N+3k$ ; ...  $N+Lk$ , где  $N$ ,  $L$  и  $k$  – положительные целые числа;  $k > 1$  (Jean, 1994). (Заметим, что для  $k = 1$  онтогенетическая спираль построена по тому же логическому принципу.)

Частным случаем парастихи является ортостиха – прямая, проходящая через ряд листьев на цилиндрической развёртке параллельно оси цилиндра (Leins, 2000). В некоторых исследованиях (Брынцев, 2004, 2006) было показано, что теоретически существуют такие значения угла дивергенции, при которых невозможно провести ортостихи. Действительно, условием возникновения ортостих являются углы дивергенции, равные  $2\pi Z$  [радиан], где

$Z$  – любое рациональное число. В случае иррациональных значений  $Z$  не найдется ни одной пары филломов, угол дивергенции между которыми был бы равен 0, т. е. провести ортостихи принципиально невозможно.

В практике биологических исследований число анализируемых органов в листовых сериях, как правило, бывает невелико (меньше  $10^3$ ), так что даже в случае рациональных чисел  $Z$  часто не удается подобрать пару филломов, лежащих строго один над другим на одной ортостихе.

Теоретический вывод В. А. Брынцева (2004; 2006) о невозможности абсолютно точного проведения ортостих при определённых углах дивергенции, подтверждается эмпирическими наблюдениями (Church, 1920 цит. по Синнот, 1963), где было обнаружено, что на поперечных срезах почек ни один из зачатков листьев не располагался строго над (под) другими листьями рассматриваемой листовой серии.

Тем не менее при анализе онтогенетических спиралей принято находить два листа, расположенные на одной ортостихе, подсчитывать число оборотов спирали и число органов, находящихся на отрезке стебля от начального листа до того, который оказался над ним (Leins, 2000). При этом ортостихи на объекте проводят приблизительно, аппроксимируя филлотаксис к субъективной модели наблюдателя. Угол дивергенции вычисляют по формуле  $\alpha = 360^\circ \times k/l$ , где  $k$  – число оборотов онтогенетической спирали, а  $l$  – число листьев. В ряде работ (Малыгин, 2001; Jean, 1986; 1994; Leins, 2000; Jean, Varabé, 2001) постулируют, что дроби, характеризующие филлотаксис, можно получить из ряда чисел Фибоначчи: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 и т. д. Каждый из членов ряда получается сложением двух предыдущих. Таким образом, можно получить следующие дроби, характеризующие филлотаксис:  $1/2$ ,  $1/3$ ,  $2/5$ ,  $3/8$ ,  $5/13$ ,  $8/21$  и т. д. (Leins, 2000).

Гипотеза о числах Фибоначчи породила ряд математических исследований расположения органов на побеге, благодаря чему была доказана фундаментальная теорема филлотаксиса (Adler, 1974; Jean, 1986; 1994; Adler et al., 1997), которая позволяет по числу проведенных контактных парастих  $[m; n]$  вычислять угол дивергенции и наоборот. Фундаментальная теорема филлотаксиса исходит из аксиоматически заданного правила о том, что расположение органов на побеге задаётся числами Фибоначчи,

а основная задача исследователя – подобрать ближайшую пару чисел, удовлетворяющую реальным наблюдениям. Отметим, что подобранные пары чисел могут различаться на разных участках в пределах одного побега (Jean, Varabé, 2001).

Для сложных случаев используют другие ряды чисел, например последовательность Лукаса (Jean, 1994). Последовательности Лукаса похожи на ряд Фибоначчи тем, что каждый последующий член ряда получается при сложении двух предыдущих. Отличие состоит в том, что начальными членами ряда служат другие числа (например 1 и 3; 1 и 4; и т. д.).

Таким образом, в большинстве современных исследований *a priori* постулируют углы дивергенции, а затем подбирают идеальный геометрический объект, наиболее близкий по структуре к наблюдаемому на растении листорасположению. Многие из работ (Jean, 1994; Малыгин, 2001, 2002; Брынцев, 2004; 2006) посвящены свойствам идеальных геометрических объектов, а не самих растений. Однако такой подход оставляет чувство неудовлетворённости, поскольку таким способом невозможно показать взаимодействие комплекса физиологических механизмов, определяющих позиции органов растения в пространстве.

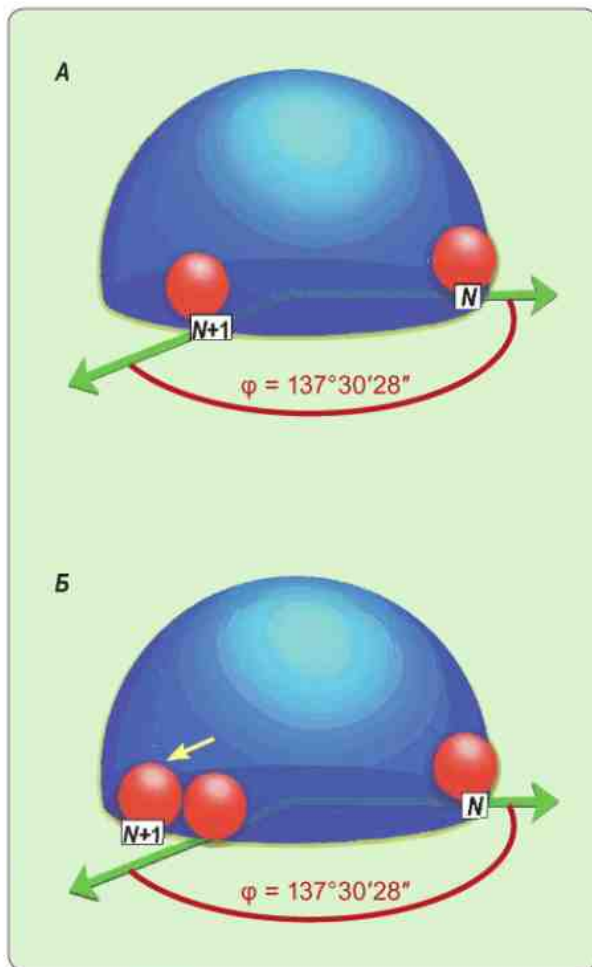
## 2.2.2. Построение имитационных моделей филлотаксиса

Первые попытки построения математических моделей, имитирующих расположение органов растений, относятся к XVIII в. (см. обзор Adler et al., 1997).

### 2.2.2.1. Модель столкновений (вращающийся вектор)

«Модель столкновений» (Fower et al., 1992), где на некоторой поверхности последовательно размещаются листовые примордии, наименее удачна с биологической точки зрения. В этой модели начальный угол дивергенции задан исходя из пропорции «золотого сечения» ( $\tau = 1/2(1 + \sqrt{5})$ , где угол «золотого сечения»  $2\pi\tau^{-2}$  [радиан]  $\approx 137,5^\circ$ ). Для того чтобы определить положение нового филлома, нужно вектор, соединяющий центр оси с медианой примордия всё время поворачивать





**Рис. 2.27.** Модель столкновений, в которой жёстко задан угол дивергенции, стремящийся к идеальному  $\phi = 2\pi\tau^{-2}$  (по Fower et al., 1992). **А** – новый примордий (N+1) располагается под углом  $\phi$  относительно предыдущего примордия (N). **Б** – если соответствующая позиция уже занята (шар без номера), происходит смещение примордия N+1 (показано стрелкой)

в одном и том же направлении на угол «золотого сечения». Чтобы достичь максимально плотной упаковки, каждый новый примордий не должен пересекаться с уже существующими. Если такое пересечение возникает, в модели происходит сдвиг онтогенетической спирали вверх (рис. 2.27).

Варьируемыми параметрами модели являются размеры примордия и диаметр оси. При правильном подборе соотношений возникает характерное распределение филломов в виртуальном пространстве, описываемое дробями Фибоначчи (Fower et al., 1992).

В качестве комментария отметим, что невозможно представить физиологический механизм, обеспечивающий возникновение новых примордиев строго через определённый угол. Модель (Fower et al., 1992) применяется лишь в компьютерной графике для создания 3D-изображений, но совершенно непригодна для биологических исследований.

### 2.2.2.2. Кристаллографические модели

Часто ведущим фактором, определяющим пространственный паттерн расположения филломов, считают максимально плотную квазикристаллическую упаковку. Впервые этот взгляд был высказан в начале XIX в. (Bravais, Bravais, 1837; 1839). В дальнейшем ван Итерсон (Iterson, 1907; цит. по Jean, 1994) предложил первую математическую модель плотноупакованных примордиев на поверхности цилиндра и предложил уравнения, описывающие их расположение.

В кристаллографических моделях примордии листьев обычно располагают на цилиндрической развертке побега (Jean, 1994). При этом добавляются новые характеристики филлотаксиса:  $\gamma$  (угол пересечения контактных парастих друг с другом) и «восхождение» (rise)  $r$  (отрезок вдоль оси, на который отстоят друг от друга последовательные примордии). Оптимальным углом пересечения визуально выделяемых противоположно направленных парастих считают  $\gamma \approx 90^{\circ}$ .

В кристаллографической модели (Малыгин, 2001; 2002) примордии листьев рассматриваются как плотная упаковка шаров на цилиндрической поверхности. В этих работах удалось моделировать различные варианты спирального филлотаксиса, супротивное и мутовчатое листорасположение. Пространственное распределение объектов, описывается с помощью начальных членов ряда Фибоначчи.

Важным параметром модели оказывается число рядов шаров, приходящихся на полную дугу окружности (т. е. соотношение между диаметром цилиндра и диаметром условного шарообразного примордия). Однако в предельном случае в модели возникает расположение шаров, не имеющее аналогии на живых объектах: они располагаются в один ряд друг над другом. В геометрическом смысле углы дивергенции в предельном случае не определены.

В качестве конструктивного принципа модели следует указать параметры, характеризующие изменчивость филлотаксиса, а также то, что угол дивергенции не построирован в модели изначально, а получается при анализе как результат вычислений.

Для проверки продуктивности представленного подхода нами был проведён вычислительный эксперимент, в котором изменялось соотношение между диаметром цилиндра и диаметром шарообразного примордия. При анализе предложенной Малыгиным (2001; 2002) кристаллографической модели было обнаружено существование точек «фазовых переходов», где незначительное изменение параметров ведет к резким перестройкам филлотаксиса. Особенно хорошо эта особенность модели прослеживается при мутовчатом листорасположении. Даже при незначительном увеличении относительного размера примордия (на 0,001 условные единицы) мутовчатое листорасположение преобразуется в неродственный спиральный филлотаксис. Меняя определённым образом соотношения размеров, можно подобрать значения для любого заданного *a priori* периодического расположения органов. По результатам нашего предварительного исследования, модели с привлечением принципа максимально плотной упаковки оказались недостаточно продуктивными.

### 2.2.2.3. Фундаментальная теорема филлотаксиса

Для доказательства фундаментальной теоремы филлотаксиса важное значение имели работы братьев Л. и А. Бравэ (Bravais, Bravais, 1837), где было показано, что в случае спирального листорасположения число визуально выделяемых контактных парастих  $n$  связано с номерами контактирующих листовых примордиев: примордий с номером  $N$  по онтогенетической спирали находится в прямом контакте с примордиями  $N+n$  и  $N-n$ , где  $n$  – число визуально выделяемых парастих.

Однако число выделяемых парастих может оказаться достаточно большим, и неясно, по каким именно результатам нужно определять углы дивергенции (см. разд. 2.2.1). Некоторые исследователи (Thompson, 1917 цит. по Jean, 1994) из-за сложного выбора между разнообразными парастихами считали, что определение

углов дивергенции происходит субъективно, что свергает исследователей в мистический идеализм и фантастические спекуляции.

В дальнейшем при доказательстве формул, приведённых в работе Бравэ (Bravais, Bravais, 1837) были построены и исследованы геометрические объекты, аппроксимирующие филлотаксис, и для этих объектов независимо И. Адлером (Adler, 1974) и Р. Жэ (Jean, 1986) доказана теорема, связывающая углы дивергенции с числом парастих. Доказанную теорему Адлера–Жэ часто называют **фундаментальной теоремой филлотаксиса** (Jean, 1994; Брынцев, 2006).

В основе фундаментальной теоремы филлотаксиса лежат объекты, построенные на основании угла «золотого сечения»  $2\pi\tau^{-2}$  [радиан]  $\approx 137,5^\circ$ , где  $\tau = \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5})$ , и расположенные на онтогенетической спирали. Поскольку коэффициент при  $2\pi$  – иррациональное число, провести ортостихи невозможно (см. разд. 2.2.1). На построенном геометрическом объекте ортостихи проводят условно как некоторые асимптотические приближения. Например, угол дивергенции между примордиями с  $N=0$  и  $N=3$  может считаться достаточно малым, тогда филлотаксис характеризуется дробью  $\frac{1}{3}$ . Если взять примордий с  $N=5$ , то угол дивергенции с начальным примордием ( $N=0$ ) окажется еще меньше, тогда характеристикой филлотаксиса будет дробь  $\frac{2}{5}$ . Еще более точно ортостиха могла бы пройти через филломы с  $N=8$ ,  $N=13$ ,  $N=21$  и т. д. Чем больше взятый номер  $N$  из ряда Фибоначчи, тем лучше ряд примордиев аппроксимируется к ортостихе (никогда, впрочем, не достигая её) (Jean, 1994).

Число визуально выделяемых противоположно направленных контактных парастих  $[m; n]$  на построенном геометрическом объекте принадлежит ряду Фибоначчи. Возможно построение других геометрических объектов, где «идеальный» угол дивергенции задан как длина дуги окружности, пропорциональная асимптотическому отношению при  $a \rightarrow \infty$  двух ближайших чисел ряда:  $2\pi(L_a/L_{a+1})$ , где  $L_{a+1} = L_{a-1} + L_a$  при  $L_1 = 1$  и различных положительных целочисленных значениях для  $L_2$  (Jean, 1994).

В геометрических объектах, построенных по указанному принципу, точность определения угла дивергенции тем выше, чем больше числа ряда наблюдаются для числа визуально выделя-

емых противоположно направленных контактных парастих  $[m; n]$ .

В формулировке Адлера (Adler, 1974) фундаментальная теорема филлотаксиса затрагивает только ряд Фибоначчи.

Для последовательности нормального филлотаксиса, определяемого рядом чисел Фибоначчи

$$\{1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, 5t+3, \dots\}$$

где  $t \geq 2$  целое число, причём каждый член ряда задается формулой  $F_{k+1} = F_k t + F_{k-1}$  справедливо, что число визуально выделяемых противоположно направленных контактных парастих определяется парой чисел  $[F_k; F_{k+1}]$  тогда и только тогда, когда угол дивергенции  $d$  лежит в интервале  $[2\pi \times F_{k-2}/F_k; 2\pi \times F_{k-1}/F_{k+1}]$ . При  $k \rightarrow \infty$  интервал для угла дивергенции  $d$  уменьшается, а сам угол  $d$  стремится к  $2\pi t^{-2}$ .

В более общей формулировке теоремы (Jean, 1988, 1994) филлотаксис характеризуется числами  $[m; n]$  визуально выделяемых противоположных контактных парастих и углом дивергенции  $d$ . Тогда существует такая уникальная пара значений для положительных целочисленных  $u$  и  $v$ , удовлетворяющих условиям  $0 \leq v \leq n$  и  $0 \leq u \leq m$ , что  $|mv - nu| = 1$ , а угол дивергенции  $d \leq \pi$  лежит в интервале  $[u/m; v/n]$ .

Доказательство фундаментальной теоремы филлотаксиса основано на том, что две парастихи  $[m; n]$  являются визуально выделяемыми тогда и только тогда, когда выполняется условие  $|m(nd) - n(md)| = 1$ , где  $(nd)$  и  $(md)$  – целочисленные значения, ближайšie к указанному произведению (Jean, 1994).

Таким образом, согласно фундаментальной теореме филлотаксиса Адлера–Жэ (Jean, 1994), угол дивергенции  $d$  для пары парастих  $[8; 5]$  лежит в интервале  $[2\pi \times 3/8; 2\pi \times 8/5]$ ;  $d$  для пары парастих  $[13; 8]$  – в интервале  $[2\pi \times 3/8; 2\pi \times 5/13]$  и т. д. Для различных рядов чисел рассчитаны пределы углов дивергенции, которые реализуются в геометрических объектах, заданных различными рядами чисел (см. табл. 2.1).

В рамках фундаментальной теоремы филлотаксиса (Jean, 1986, 1994) исследовательские задачи эмпирического изучения филлотаксиса сводятся к поиску таких значений  $t$  и  $J$ , при которых виртуальный геометрический объект наилучшим образом аппроксимирует число визуально выделяемых противоположно направленных контактных парастих  $[m; n]$ , и определяется наиболее узкий интервал значений  $d$ .

Ещё раз отметим, что геометрические императивы довлеют над исследователями и филло-

**Таблица 2.1.** Пределы углов дивергенции, рассчитанных на основании различных рядов чисел (последовательности Фибоначчи, Лукаса и кратные ряды чисел) (по Jean, 1994)

Последовательность	Значение асимптотического предела угла дивергенции $d$ , градусы	Значение $t$ , образующее ряд	Значение $J$ (коэффициент кратности ряда)	Нормальный или аномальный ряд
$\{1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots\}$	137,51	2	1	Нормальный
$\{1, 3, 4, 7, 11, 18, \dots\}$	99,50	3	1	Нормальный
$\{1, 4, 5, 9, 14, 23, \dots\}$	77,96	4	1	Нормальный
$\{1, 5, 6, 11, 17, 28, \dots\}$	64,08	5	1	Нормальный
$\{1, 6, 7, 13, 20, 33, \dots\}$	54,40	6	1	Нормальный
$\{1, 7, 8, 15, 23, 38, \dots\}$	47,25	7	1	Нормальный
$\{2, 5, 7, 12, 19, 31, \dots\}$	151,14	2		Аномальный
$\{2, 7, 9, 16, 25, 41, \dots\}$	158,15	3		Аномальный
$\{2, 9, 11, 20, 31, 51, \dots\}$	162,42	4		Аномальный
$2 \times \{1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots\}$	68,75	2	2	Нормальный
$2 \times \{1, 3, 4, 7, 11, 18, \dots\}$	49,75	3	2	Нормальный
$3 \times \{1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots\}$	45,84	2	3	Нормальный

таксис, согласно исходному допущению, необходимо свести к виртуальным объектам определённого класса.

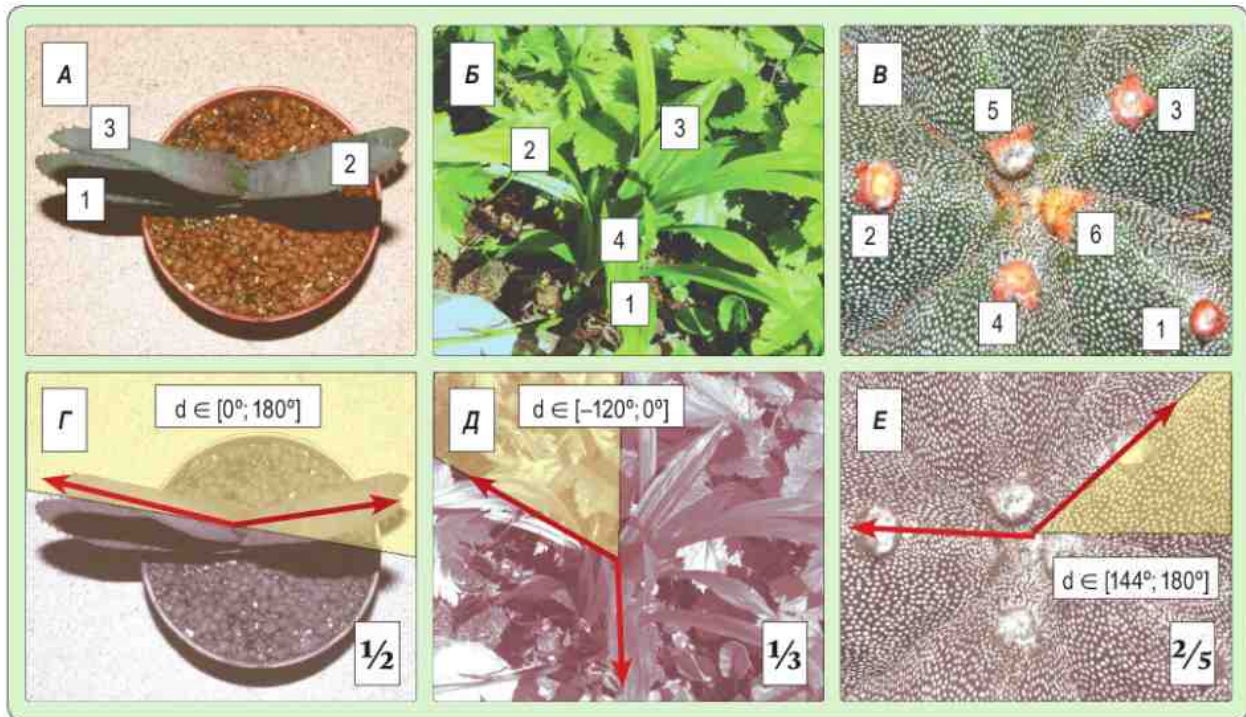
Приведём следующие примеры. У растений с чётким эмпирически наблюдаемым филлотаксисом низкого порядка  $\frac{1}{2}$  (Gramineae, Iridaceae),  $\frac{1}{3}$  (Cyperaceae) или  $\frac{2}{5}$  (некоторые виды *Euphorbia* L.) углы дивергенции мало отклоняются от  $180^\circ$ ,  $120^\circ$  и  $144^\circ$  соответственно. Последовательно применяя к этим случаям фундаментальную теорему филлотаксиса Адлера–Жэ, подберём значения  $u$  и  $v$ , удовлетворяющие условиям  $0 \leq v \leq n$ ;  $0 \leq u \leq m$  и  $|mv - nu| = 1$ . Филлотаксис  $\frac{1}{2}$  является предельным случаем, поскольку одна из «контактных парастих» оказывается собственно онтогенетической спиралью, тогда как «противоположно направленные визуально выделяемые парастихи» – это две ортостихи. Тем не менее примем для двурядного филлотаксиса [ $m = 2$ ;  $n = 1$ ] и формально предложим целочисленные значения  $u = v = 1$ . Интервал, в котором дол-

жен лежать угол дивергенции  $d$  – это [ $u/m = 180^\circ$ ;  $v/n = 360^\circ$ ] (или с учетом требования  $d \leq \frac{1}{2}$  дуги окружности,  $d \in [0^\circ; 180^\circ]$ ). Для трёхрядного спирального филлотаксиса  $\frac{1}{3}$  [ $m = 3$  – ортостихи;  $n = 1$  – онтогенетическая спираль] получим

$$u = 2; v = 1; d \in [u/m = 240^\circ; v/n = 60^\circ] \equiv [-120^\circ; 0^\circ].$$

По фундаментальной теореме Адлера–Жэ (Jean, 1994) филлотаксис  $\frac{2}{5}$  характеризуется  $d \in [144^\circ; 180^\circ]$ . Столь существенного разброса углов дивергенции никогда не наблюдается на живых растительных объектах (см. рис. 2.28).

Эти примеры свидетельствуют о том, что теорема Адлера–Жэ хуже всего аппроксимирует филлотаксис низкого порядка, т. е. живой объект плохо описывается предложенным идеальным геометрическим объектом. Можно также добавить, что теорема Адлера–Жэ не различает случаи дистихи (строгий двурядный филлотаксис) и спироидистихии (ортостихи деформированы, превращаются в парастихи), строгий трёхрядный филлотаксис и спиротри-



**Рис. 2.28.** Примеры филлотаксиса: **А** – *Aloë microstigma* ( $\frac{1}{2}$ ); **Б** – *Carex siderosticta* ( $\frac{1}{3}$ ); **В** – *Astrophytum* ( $\frac{2}{5}$ ). Цифрами указаны последовательные листья. **Г** – **Е** – интервалы углов дивергенции, определённые по фундаментальной теореме филлотаксиса (жёлтый сектор). Медиана предыдущего листа показана чёрной, а следующего за ним – красной стрелкой. Красная стрелка по теореме должна попадать в жёлтый сектор. В действительности разброс углов дивергенции меньше

стихию и т. д., поскольку даёт слишком большой интервал для углов дивергенции. И, разумеется, теорема Адлера–Жэ в силу заложенных в неё постулатов в принципе не применима к случаям с переменными углами дивергенции в листовой серии одного и того же побега.

#### 2.2.2.4. Принцип минимальной продукции энтропии

Опираясь на общие философские принципы и физико-химические аналогии, Р. Жэ (Jean, 1994) выдвинул «глобальную» модель филлотаксиса, объединяющую физические и химические принципы детерминации положения примордиев. Главным параметром для объяснения механизмов возникновения того или иного листорасположения, Жэ предложил считать «глобальную» (общую) энтропию (bulk entropy). По этой концепции растения стремятся к состояниям с наименьшей «глобальной» энтропией, т. е. филлотаксис реализует оптимальное геометрическое состояние, отражающее максимально возможную степень порядка.

В предложенной модели Жэ введён параметр  $E_b$  (bulk entropy), который характеризуется числом визуально выделяемых противоположно направленных парастих  $[m; n]$ . В своих работах Жэ (Jean, 1994; Varabé, Jean, 1996; Jean, Varabé, 2001) для филлотаксиса предлагает считать, что общая энтропия системы определяется уравнением

$$E_b = \lg[m \times (m+n)/(n-m) \times n] + (m+n) \times \lg 2.$$

Предложенный подход не работает для декусатного и мутовчатого филлотаксиса, когда  $m = n$  и параметр  $E_b$  оказывается не определённым, так как в знаменателе разность  $n-m=0$ . Это обстоятельство признаёт и сам Жэ в ряде своих работ (Varabé, Jean, 1996; Jean, Varabé, 2001), однако новой интерпретации меры упорядоченности для случаев с равным числом правых и левых визуально выделяемых парастих Жэ не предлагает. Очевидно, что претензия на «глобальность» предложенном подходе (Jean, 1994) несостоятельна, поскольку в его рамках невозможно объяснить возникновение мутовчатого листорасположения.

Более того, при критическом рассмотрении результатов, полученных для соцветий *Agaseae* (Jean, Varabé, 2001), необходимо отметить сле-

дующее. До индукции цветения меристема формировала примордии вегетативных листьев, расположение которых можно аппроксимировать только геометрическими объектами с низкими значениями  $[m; n]$ . На отрезках вегетирующих побегов большинства видов *Philodendron* и *Anthurium* филлотаксис можно охарактеризовать дробями около  $\frac{1}{2} - \frac{2}{5}$ . В случае  $[m = 2; n = 5]$  по предложенной Жэ формуле можно рассчитать «глобальную энтропию» системы:

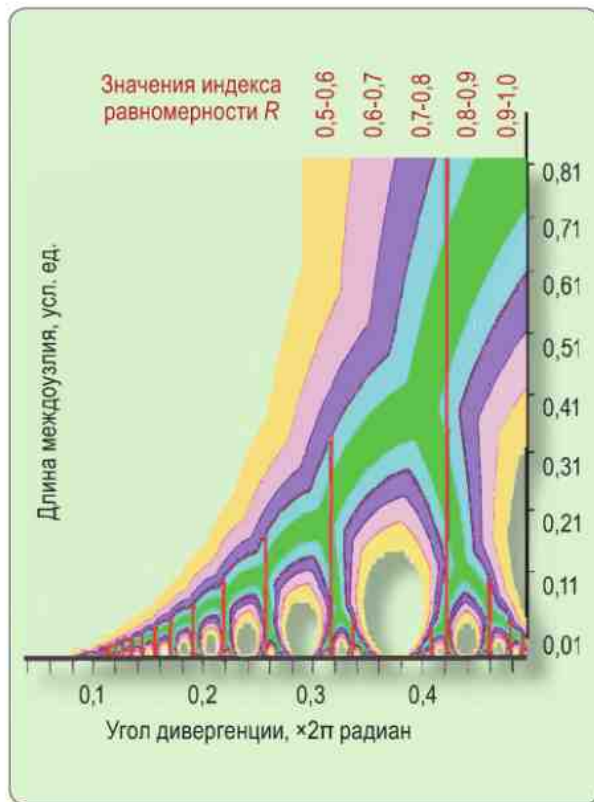
$$E_b = \lg [2 \times (2 + 5)/(5 - 2) \times 5] + (2+5) \times \lg 2 \approx 0,028 + 2,408 = 2,436.$$

При переходе к цветению тот же растущий апекс формирует более плотно расположенные примордии цветков, а органотаксис характеризуется большими значениями  $[m; n]$ . Для *Anthurium upalense* Croat et Baker (Jean, Varabé, 2001) приводят наибольшие эмпирические значения  $[7; 28]$  и значение  $E_b = 13,94$ . Разумеется, в пределах соцветия значения  $[m; n]$  (а вместе с ними и значение  $E_b$ ) постепенно уменьшаются. Однако постулированный принцип минимальной продукции «глобальной» энтропии совершенно не объясняет её резкий начальный подъем при переходе к цветению, т. е. от филлотаксиса вегетативного участка ( $E_b = 2,436$ ) к вышележащей области соцветия ( $E_b = 13,94$ ) того же побега!

Приведённый пример показывает, что все участки осей необходимо рассматривать как единый побег и в физиологическом контексте явления цветения. Попутно отметим, что предложенная модель «глобальной» энтропии (Jean, 1994), базирующаяся на идеализированных спиральных геометрических объектах, совершенно неприемлема для описания органотаксиса в цветках с терминированным ростом.

#### 2.2.2.5. Геометрическая модель

Одна из наиболее продвинутых имитационных моделей создана В.А. Брынцевым (2004, 2006). В качестве начального постулата в нее заложено требование о неизменности угла дивергенции на протяжении всей листовой серии. Филломы представлены как точки на поверхности цилиндрической развертки. Изменяемыми параметрами в модели являются относительная длина междоузлия и угол дивергенции. Дополнительно можно анализировать системы с одной, двумя, тремя (и т. д.) онтогенетическими спиралями.



**Рис. 2.29.** Сопряжённость филлотаксиса с максимальными значениями индекса равномерности  $R$  при одной онтогенетической спирали (по Брынцев, 2006). По оси абсцисс – угол дивергенции в долях окружности; по оси ординат – относительная длина междоузлия. Цветом показаны интервалы значений индекса равномерности ( $R$ ). Красные линии – реализованные в природе типы филлотаксиса

Таким образом, ещё одним переменным параметром модели (Брынцев, 2006) является число начальных примордиев на оси.

Применяя эту модель, можно построить всё многообразие виртуальных геометрических объектов с периодическим филлотаксисом. В числе прочих в моделируются объекты, выходящие за рамки описываемых дробями, основанными на ряде Фибоначчи или ряде Лукаса. В работе (Брынцев, 2006) сделан важный теоретический вывод о том, что далеко не всегда на виртуальном объекте можно провести ортостихи, а сами ортостихи можно интерпретировать как парастихи в некоторых критических точках.

На выходе можно анализировать число ортостих и контактных парастих, возникающих при моделировании. Дано достаточно строгое

определение визуально выделяемой контактной парастихи как ряда филломов, находящихся на ближайшем расстоянии вправо (или влево) относительно онтогенетической спирали.

В полученном двумерном пространстве параметров, определяемых относительной длиной междоузлия (абсцисса) и углом дивергенции (ордината) был рассчитан индекс равномерности  $R$  как отношение расстояний между филломами в первой и второй визуально выделяемых парастихах. Оказалось, что значения индекса равномерности,  $R \rightarrow 1$ , тяготеют к типам филлотаксиса, характеризующимся традиционными дробями, полученными на основе рядов Фибоначчи и Лукаса (рис. 2.29). Однако Брынцев (2006) удалось обнаружить и новые теоретические значения характеристик филлотаксиса, которые ранее считали недостаточно обоснованными и интерпретировали как артефакт наблюдений (Jean, 1994).

Выдвинутое в модели требование, чтобы индекс равномерности филлотаксиса стремился к 1 ( $R \rightarrow 1$ ), в чём-то аналогично требованию наиболее компактной упаковки в кристаллографических моделях. Брынцев (2006) интерпретирует этот принцип как адаптивный, обеспечивающий равномерное распределение филломов в пространстве, оптимальное для выполнения функции фотосинтеза. Эта идея (однако, без достаточных расчётных обоснований) была высказана ещё в XIX в. (Wiesner, 1875), и только сейчас получила достаточное теоретическое обоснование.

В качестве комментария отметим, что можно предложить и другие физиологические объяснения тому факту, что индекс равномерности филлотаксиса стремится к 1. В частности, это обеспечивает более равномерную иннервацию и более-менее симметричную гистологическую структуру комплексов проводящих тканей и обслуживающих их групп клеток. При большой неоднородности возникающая физиологическая нагрузка на разные группы обслуживающих клеток оказалась бы слишком неравномерной. Немаловажно, что равномерное распределение проводящих тканей и сопутствующих им механических тканей должна обеспечивать наилучшие прочностные свойства осей, призванных нести, например, достаточно тяжелые женские стробилы с развивающимися семенами.

Сопоставляя требование модели (Брынцев, 2006), чтобы коэффициент равномерности

стремился к 1, с требованием Жэ (Jean, 1994) о минимизации глобальной энтропии системы филлотаксиса ( $E_b$ , см. раздел 2.2.2.4), можно отметить, что в работе (Брынцев, 2006) предложен более адекватный подход, поскольку коэффициент равномерности оказывается определённым даже в случае супротивного и мутовчатого филлотаксиса. Коэффициент равномерности, близкий к 1, отвечает требованию наиболее упорядоченной системы филлотаксиса, т. е. минимальной продукции энтропии (Jean, 1994).

Новым в методическом аппарате предлагаемой геометрической модели (Брынцев, 2004; 2006) является подсчёт филломонов, приходящих на один оборот контактной парастихи. При этом далеко не всегда число филломонов оказывается целочисленным, что отражает некоторые сдвиги верхнего филлома на парастихе относительно нижнего филлома (т. е. во многих случаях при наблюдении живого объекта провести чёткие ортостихи невозможно).

В отличие от фундаментальной теоремы филлотаксиса, которая даёт лишь интервал, в котором лежит определяемый угол дивергенции (Jean, 1994), в рассматриваемой модели (Брынцев, 2004; 2006) заявлена очень высокая точность определения угла дивергенции при аппроксимации средствами модели наблюдений на живом растении к построенному геометрическому объекту (до  $0,002\pi$  [радиан]). Такая высокая степень точности при реализации угла дивергенции в процессе морфогенеза вряд ли достижима.

При изучении с помощью этой модели филлотаксиса на вегетативных осях и органотаксиса в шишках *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* Rupr. (Брынцев, 1996; 2002; 2006) показано, что по мере развития растений в питомнике элиминируются в первую очередь те экземпляры, филлотаксис которых заметно уклоняется от идеальных углов дивергенции, продиктованных числами Фибоначчи, последовательностью Лукаса или идеальными углами, образованными двумя онтогенетическими спиралями. Разнообразие углов дивергенции после 8–10 лет культивирования саженцев сосны закономерно падало.

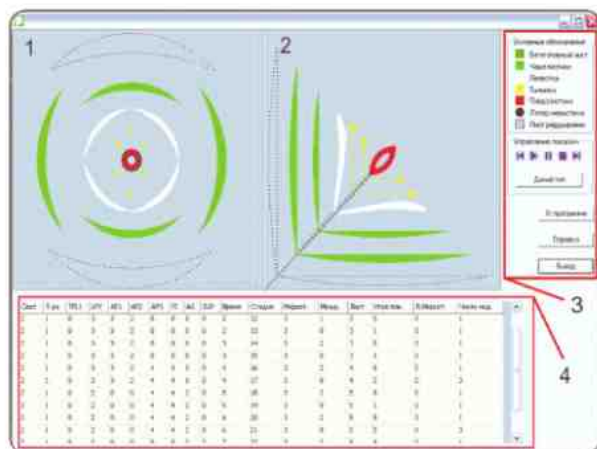
Таким образом, изучение филлотаксиса оказалось важным для предсказания жизнеспособности у хвойных и предварительной ранней отбраковки растительного материала в лесоводстве при размножении растений или при селекционной работе (Брынцев, 1996; 2002; 2006).

### 2.2.2.6. Применение геометрической модели к цветку *Arabidopsis*

В одной из наших работ по математическому моделированию генетического контроля определения типа органа цветка у *Arabidopsis thaliana* с применением теории клеточных автоматов (Скрябин и др., 2004) возникла задача по визуализации полученного результата взаимодействия ключевых генов в форме диаграммы, отражающей особенности цветка дикого типа и различных моделируемых мутантов.

Для решения этой задачи мы воспользовались методами построения геометрического объекта, аналогичными предложенным в ряде работ (Брынцев, 1996; 2002; 2006). Органотаксис на оси цветка аппроксимировали к спирали, располагая на ней последовательно все органы цветка, опираясь на угол дивергенции и относительную длину междоузлия. После расстановки по алгоритму программы всех точек, соответствующих медианам филломонов, в плоской проекции, вокруг каждой точки (медианы) рисовали контур того типа органов, который был вычислен другим блоком программы, отвечающим за межгенные взаимодействия. Весь набор органов исчерпывался зелёными листьями, чашелистиками, лепестками, тычинками, карпеллами, криптическими органами. В последнем случае медиану обозначали на диаграмме, но она не была обрисована контуром органа, что означало его полную редукцию в процессе развития. Однако позиционная информация, исходящая от криптического органа, в алгоритме модели считалась значимой, и её учитывали при построении диаграммы для остальных органов цветка (Скрябин и др., 2004). Относительную длину междоузлия отражали на условных продольных схемах цветка, где органы, находящиеся в разных кругах были разделены укороченным междоузлем, а находящиеся в одном круге прикреплялись на одном уровне (в одном узле).

В результате был построен геометрический шаблон цветка *Arabidopsis thaliana* дикого типа, опираясь на который разработанная нами программа (Скрябин и др., 2004) визуализировала полученные результаты в приемлемой для восприятия графической форме (рис. 2.30). Однако полученные данные по



**Рис. 2.30.** Геометрическая модель в приложении к цветку крестоцветных. Показан интерфейс программы, построенной на основе теории клеточных автоматов (Скрябин и др., 2004) для расчёта фенотипов при взаимодействии между генами, контролирующими развитие цветка. В области визуализации результатов показана диаграмма цветка *Arabidopsis* дикого типа, построенного путём априорного введения углов дивергенции

определению были аппроксимированы одним и тем же шаблоном (spatial pattern). У одиночных и двойных мутантов относительное расположение органов не изменялось. Образно можно сказать, что алгоритм программы «раскрашивал» наперед заданный геометрический объект, придавая представленным в пространстве точкам атрибуты определённых органов. Это полностью соответствует изначальной идее гомеозиса, высказанной Бэтсоном (Bateson, 1894 цит. по Рэфф, Кофмен, 1986): «*Homeosis is ...the assumption by one member of a meristic series, of the form or characters proper to other members of the series*»\*. Сама серия филломов при этом должна быть неизменной, т. е. геометрический шаблон всегда должен оставаться постоянным.

Полученный результат (Скрябин и др., 2004) нельзя считать удовлетворительным, поскольку и в предыдущих работах других авторов (Crono, Lord, 1994), как и по нашим данным (Choob, Penin, 2003; Чуб, Пенин, 2004) положение органов у различных мутантов заметно

\* «Гомеозис – это ... приобретение одним из членов меристической серии формы или признаков, характерных для других членов этой же серии» (англ.)

изменяется по сравнению с диким типом. Позиционная информация, возникающая при развитии мутантов, обладает существенной новизной.

Таким образом, геометрическая модель (Брынцев, 1996, 2002, 2006) даёт мало информации относительно физиологических механизмов, которые нарушаются в случае мутаций по тому или иному гену, контролирующему развитие органов цветка.

По-видимому, модель, основанная на методе координат, определяемых углом дивергенции и длиной междоузлия, может дать лишь хорошую описательную характеристику структур с закрытым ростом, к которым относятся, в частности, цветки многих видов растений. Для построения моделей с большей предсказательной силой, необходимы иные подходы.

#### 2.2.2.7. Модель частиц, «отталкивающихся» в морфогенетическом поле

В некоторых работах влияние примордиев друг на друга рассматривается в рамках теории «морфогенетического поля». Для имитации филлотаксиса (Douady, Couder, 1992) создавали магнитное поле, которое выталкивало капли ферромагнитной жидкости из центра чашки Петри на периферию. Чашку заполняли минеральным маслом, а в центре устанавливали трубку, подающую ферромагнитную жидкость, регулируя скорость подачи. В этой экспериментальной системе удалось получить распределение капель, напоминающее двурядный очередной филлотаксис – ряд спирально расположенных капель (рис. 2.31). Пространственное распределение капель зависело от периодичности, с которой капают капли ( $\Delta t$ ), имитирующей пластохрон в системе. Пластохронный коэффициент  $G$  вычисляли по формуле

$$G = V_0 \times \Delta t / R_0,$$

где  $V_0$  – скорость движения капли ферромагнитной жидкости в масле. При высоких  $G$  (1 и более) наблюдали распределение капель, соответствующее филлотаксису  $1/2$ . Уменьшая  $G$  до 0,01, получали спирали более высокого порядка (вплоть до  $13/21$ ).

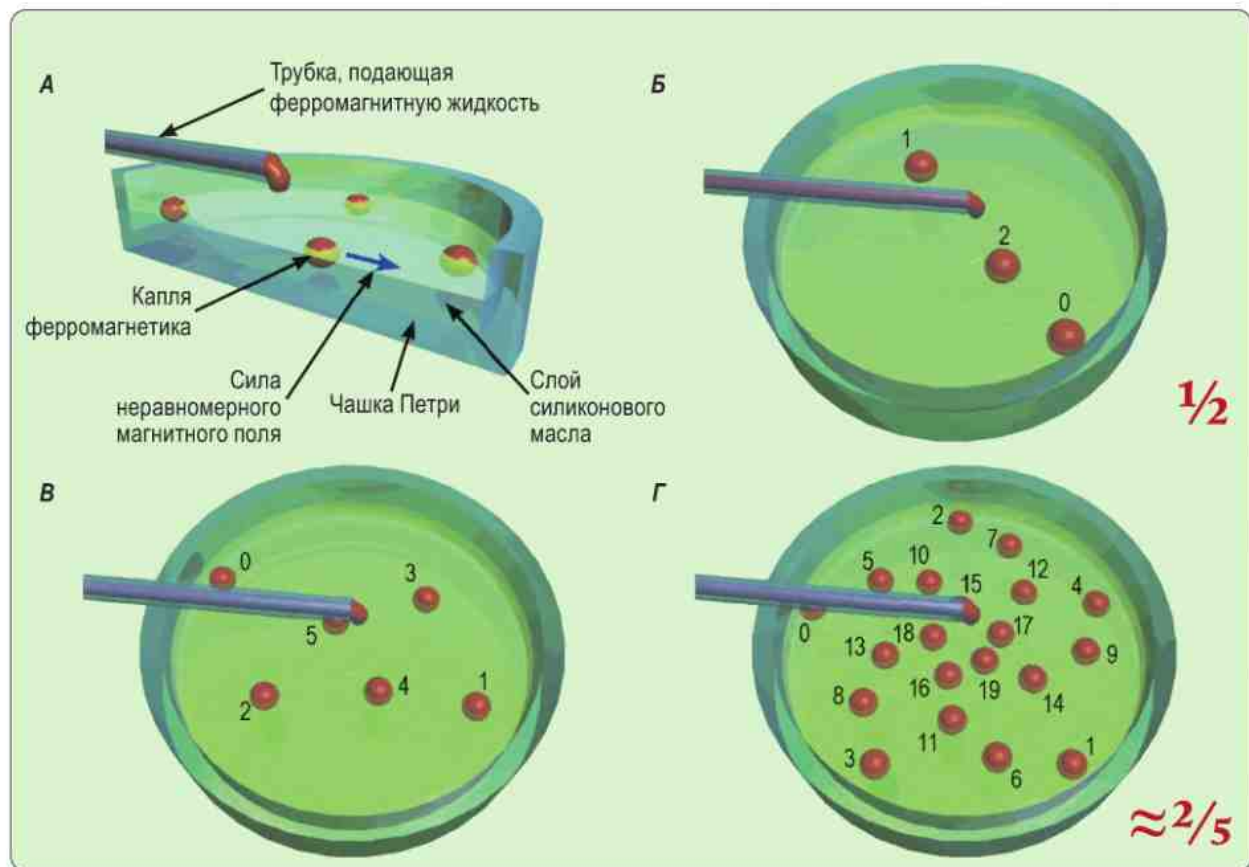
Данная модель относится к имитационным, поскольку природа физического поля в модели, и природа морфогенетических факторов, действующих при определении положения примордиев в пространстве меристемы, резко различны.



Принцип максимального удаления («отталкивания») примордиев проанализирован в модели А.А. Лодкина (1987, цит. по Брынцев, 2006) и производной от нее новой модели, предложенной Брынцевым (2006). Растущая меристема была представлена как цилиндр, растущий в высоту. На верхнее основание цилиндра были нанесены 1000 точек. В каждый момент времени (соответствующий жестко заданному приращению длины междоузлия) алгоритм модели оценивал расстояния от каждой точки растущего края цилиндра до всех уже существующих примордиев и суммировал их. В качестве следующего примордия выбиралась точка, для которой суммарное расстояние до всех существующих примордиев было максимальным. В качестве начальных условий в модель вводили точки формирования первого (иногда – второго и третьего) примордия.

К интересным результатам такого моделирования (Брынцев, 2006) можно отнести первоначальное хаотическое расположение примордиев, которое в дальнейшем стабилизируется по углу дивергенции. При этом было не столь важно, одну, две или три начальные точки задавали в качестве начального условия. В хаотическом расположении точек на начальном этапе моделирования (первые 6–10 элементов) наблюдалась определённая закономерность: одни углы дивергенции алгоритм реализовывал чаще, чем другие, а некоторые из углов вообще не были реализованы в рамках этой модели.

В заключение можно отметить, что у перечисленных моделей есть ряд общих недостатков. Так, строение меристемы аппроксимируется либо поверхностью цилиндра, либо плоскостью, что не соответствует анатомическому строению апек-



**Рис. 2.31.** Схема имитационного эксперимента и некоторые из результатов. Расположение капелек ферромагнитной жидкости зависит от скорости подачи ферромагнетика (по Douady, Couder, 1992). **А** – общая схема эксперимента. **Б** – распределение капелек, близкое к филлотаксису  $1/2$ . **В** – спиродистихия (?) или супротивное листорасположение. **Г** – филлотаксис  $2/5$

са побега. Эти модели не учитывают современных данных по физиологической и генетической регуляции инициации и закладки филломонов, а заложенные в них постулаты предполагают в первую очередь постоянство углов дивергенции на протяжении всей оси.

### 2.2.3. Нерешённые проблемы моделирования филлотаксиса

Отметим, что во всех перечисленных исследованиях постулирована неизменность углов дивергенции в онтогенетической спирали. Фактически задача состояла в том, чтобы аппроксимировать результаты реальных наблюдений идеальными геометрическими объектами, построенными по строго определённым правилам. Необходимо добавить, что изменение дробей, характеризующих филлотаксис вдоль одной и той же оси, хорошо документировано. Так, у *Antirrhinum majus* L. и *Epilobium* L. происходит переход от декусатного филлотаксиса к спиральному (Meicenheimer, 1982). В роде *Helianthus* у части видов во время вегетативного развития долго сохраняется супротивное листорасположение (например, у *H. tuberosus* L., *H. microcephalus* Torr. et A. Gray), тогда как у *H. annuus* L. после образования нескольких пар супротивных листьев филлотаксис меняется на спиральный (Reinhardt, Kuhlemeier, 2002).

Ряд Фибоначчи как геометрическая основа филлотаксиса вовсе не является безоговорочно принятым. Так, в своей критической статье Т. J. Cooke (2006) указывает на то, что набор чисел, эмпирически характеризующих онтогенетическую спираль, не слишком большой. Кроме алгоритма, предложенного Фибоначчи, начальные члены ряда можно получить по другим алгоритмам, т.е. они в равной мере могут принадлежать другим рядам чисел. Чем больше ряд, тем определённое можно судить о его принадлежности. Так, в базе данных (The on-line encyclopedia of integer sequences, <http://www.research.att.com/~njas/sequences>) для последовательности чисел {1, 2, 3, 5, 8, 13} только 52% оказались производными от ряда Фибоначчи, тогда как остальные 48% никак не были с ним связаны.

Соцветие-корзинка подсолнечника (*Helianthus annuus*) служит классическим объектом, на

котором часто изучают развитие и геометрические особенности филлотаксиса высокого порядка (Jean, 1994). По мнению Т. J. Cooke (2006) краевые цветки корзинки должны располагаться одним ложным кругом (pseudowhorl), сформированным онтогенетической спиралью так, чтобы первый трубчатый цветок находился на одной ортостихе с первым ложноязычковым. Таким образом, число краевых цветков в корзинках должно быть равным знаменателю дроби, характеризующей тип органотаксиса, т.е. являться одним из чисел ряда Фибоначчи. С целью проверки этой гипотезы для других сложноцветных, Кук (Cooke, 2006) провёл наблюдения за числом краевых ложноязычковых цветков для *Rudbeckia fulgida* Ait., *Chrysanthemum morifolium* L. Было показано, что эти числа подчиняются нормальному распределению, но не относятся к ряду Фибоначчи.

Комментируя наблюдения (Cooke, 2006), отметим, что он исходил из не совсем верного теоретического предположения. Дело в том, что ложноязычковые цветки в корзинках сложноцветных возникают не в столь строгом порядке. Они могут занимать не только самое крайнее положение в корзинке, но и захватывать несколько крайних рядов. Это приводит к «полумахровым» и «махровым» соцветиям-корзинкам, хорошо известным в садовой практике. Таким образом, число ложноязычковых цветков в действительности никак не должно соотноситься с числами Фибоначчи. Как показывают многочисленные наблюдения (Jean, 1994), геометрию корзинки подсолнечника лучше характеризовать числом выделяемых контактных парастих, что не было сделано Куком (Cooke, 2006).

При изучении соцветий различных представителей ароидных, в частности *Symplocarpus foetidus* (L.) Salisb. (Barabé, Jean, 1996), *Dracontium polyphyllum* L., *Anthurium upalense* Croat et Baker и *Anthurium salvinae* Hensley (Jean, Barabé, 2001), початки были разделены на условные участки (регионы) в зависимости от длины соцветия и размеров цветков. Основным требованием была возможность подсчета полного оборота контактных парастих. Результаты аппроксимации в разных регионах одного и того же соцветия заметно различались. В каких-то случаях приходилось считать, что онтогенетическая спираль филлотаксиса одна, тогда как рядом находился участок соцветия с двумя онтогенетическими спиралями (число правых

и левых контактных парастих совпадало). Углы дивергенции, вычисленные на основании математических моделей, заметно варьировали. Для соседних участков R. V. Jean и D. Barabé (2001) приводят такие контрастные значения углов дивергенции, как  $30^\circ$  и  $138^\circ$  или  $20^\circ$  и  $112^\circ$ . Авторы считают такое непостоянное значение углов дивергенции «загадочным» (enigmatic) для филлотаксиса в семействе Agaceae.

В заключение можно отметить, что многие современные исследования филлотаксиса, основанные на постулировании неизменности филлотаксиса на протяжении оси и «управляющей» роли чисел Фибоначчи, построены на недостаточно обоснованном эмпирическом материале. Для решения возникших проблем в описании филлотаксиса разных объектов необходимы новые концептуальные разработки, позволяющие объяснить все наблюдаемые факты и интегрировать многочисленные подходы, разработанные к настоящему времени.

#### 2.2.4. Теория разметки как синтез теорий подавления и доступного пространства

Одним из традиционных подходов к решению вопроса о механизмах регуляции, является генетический. В его основе лежит получение мутаций, которые специфично повреждают одну из функций растительного организма. К проблеме регуляции филлотаксиса и органотаксиса этот подход мало приемлем, поскольку до сих пор не удалось получить мутантов, у которых специфично нарушен (или изменён) филлотаксис, но остальные функции остались не затронутыми. В большинстве случаев увеличение или уменьшение числа филломов в узле изменяются параллельно с изменением объёма и/или структурной организации меристемы (Reinhardt, Kuhlemeier, 2002). По-видимому, не существует специфичных генов, влияющих только на филлотаксис без плейотропного проявления. В качестве возможного исключения из этого правила можно привести пример гена *PERIANTHIA* – *PAN* (Running, Meyerowitz, 1996), мутация по которому приводит к образованию пентамерного цветка у *Arabidopsis*.

Позиционная информация возникает в апексе побега в результате комплексного взаимо-

действия между различными крупными морфогенетическими программами, следовательно, основное внимание при исследовании филлотаксиса необходимо уделить формализации и последующему анализу физиологических процессов, предшествующих закладке листовых примордиев.

Гипотезы о механизмах, определяющих положение листьев на растении, были высказаны достаточно давно. Наиболее продуктивными оказались теория подавления И. Шоуте (Schoute, 1913), а также теория доступного пространства В. Гофмейстера (Hofmeister, 1868) и её более современные производные (Snow, Snow, 1952; 1962). Обе теории постулируют, что место положения нового примордия определяется расположением уже существующих листьев.

Теория подавления (Schoute, 1913) утверждает, что вначале определяется центр листового примордия, который выделяет особое вещество, подавляющее формирование других примордиев в непосредственной близости от него. Таким образом, новые примордии могут образоваться в промежутках между более старыми, где они, предположительно, находятся вне зоны действия ингибиторов соседних примордиев. Согласно этой теории, возникновение новых центров подавляется также главным апексом, что препятствует образованию новых примордиев на минимальном расстоянии от верхушки апекса.

По теории доступного пространства (Snow, Snow, 1952; 1962), новый примордий листа может возникнуть только при наличии определённого минимального пространства между уже существующими примордиями и центром апекса. Это положение основано на том, что при рассечении меристемы люпина (*Lupinus albus* L.) в позиции предполагаемого примордия для развития листа была необходима определённая клеточная масса. Если при надрезах отделяемый объём клеток был ниже критического, то новый примордий не развивался. Однако если объём отделённых клеток был выше критического, то примордий листа развивался нормально. Таким образом, задача распределения органов в меристеме сводится к оптимальной упаковке примордиев на определённой поверхности (Snow, Snow, 1962).

Согласно обеим теориям, филлотаксис в первую очередь определяется геометрией апекса побега. Важной особенностью обеих теорий является то, что они построены по принципу локального оптимума: в каждой точке простран-

ства органы формируются под действием локальных факторов.

С точки зрения формальной логики, теория доступного пространства и теория подавления не противоречат друг другу. Они рассматривают разные аспекты одного и того же явления, поэтому их можно считать комплементарными (о комплементарных моделях см. Кузнецова, 1991; 1992). Поэтому на основе этих двух теорий нами (Чуб, Пенин, 2004) предложена **теория разметки**. Под разметкой мы понимаем процесс детерминации положения органа в пространстве меристемы, предшествующий его видимому развитию (закладке).

«Разметка» относится к той же терминологической плеяде, что и «инициация примордия» или «эвокация цветения». Все они относятся к регуляторным процессам, предваряющим видимое развитие органа. В отличие от термина «инициация», обозначающего пусковую точку программы морфогенеза во времени, после которой происходит каскад процессов, приводящих к закладке, вводимый нами термин «разметка» указывает на характерные точки в пространстве, в которых далее произойдет закладка органов. Таким образом, термин «инициация» относится к динамике развития, а термин «разметка» – к возникновению новой позиционной информации.

Позиционная информация широко обсуждается в научных публикациях за рубежом, и в качестве эквивалента разметке можно привести «Musterbildung» из немецкой или «spatial pattern formation» из англоязычной литературы. Предлагая термин «разметка», мы указываем на то, что распределение позиций между органами в растении должно происходить с максимальной эффективностью и с минимальным остатком клеточного материала. Таким образом, при разметке решается сложная оптимизационная задача по «проектированию» будущей структуры растительного организма.

Тот факт, что положение органов в пространстве определяется до того, как видна анатомическая закладка органа, подтверждается опытами (Snow, Snow, 1962). При удалении примордия листа у *Lupinus albus* на ранней стадии видимого анатомического развития положение новых примордиев в процессе дальнейшего развития, тем не менее, не отличалось от теоретически предсказанного. Это наблюдение позволило пред-

положить, что для закладки каждого нового примордия необходимо некоторое минимальное доступное пространство. Высказана гипотеза (Snow, Snow, 1962), что новые примордии возникают на меристеме в первом свободном от других примордиев доступном пространстве (first available space).

При наблюдении закладки примордиев у *Dryopteris Adans*, было замечено, что они расположены на значительном расстоянии друг от друга (Wardlaw 1949; 1955), следовательно, предложенный (Snow, Snow, 1962) принцип наиболее компактной упаковки не реализуется. Для объяснения филлотаксиса вместо принципа наиболее компактной упаковки («первого доступного пространства») был привлечен принцип диффузии морфогенетического ингибитора, распространяемого другими зачатками филломов (Wardlaw 1955).

Теория разметки интегрирует оба взгляда на регуляцию расположения филломов в пространстве: как необходимость доступного пространства (плотной упаковки), так и действие морфогенетического ингибитора.

Порядок разметки может совпадать с порядком дальнейшего развития органов, например, при формировании листовой серии элементарного побега. Однако порядок разметки и закладки могут заметно отличаться, например при формировании цветков и других структур, образованных с участием центра меристемы (Erbar, Leins, 1997; Leins, 2000; Чуб, Пенин, 2004; Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2006; 2007; Yuritseva, Choob, 2005).

В некоторых случаях (предлист, прицветник) размеченный в меристеме орган не развивается, тогда можно говорить об абласте или о крипточеском органе. На изучении всех логически возможных позиций крипточеских органов основан разработанный нами метод фантомного анализа листовых серий (Choob 1997; 1998; 1999; Choob, Kuznetsova, 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000).

Разметку органов в пространстве меристемы можно визуализировать в эксперименте. Фактически все примеры проявления дифференциальной экспрессии генов, приведенные в разделе 1.2.2, являются подтверждением наличия биохимической разметки, предшествующей микроскопически наблюдаемой закладке органов. Мы постулируем, что при разметке необходи-

мо некоторое минимальное пространство (минимальное критическое число клеток), необходимое для возникновения нового примордия. Вокруг примордия существует зона ингибирующего влияния, которая не дает соседним клеткам включиться в процесс формирования следующего органа. Во многих работах по филлотаксису (Jean, 1994; Reinhardt, Kuhlemeier, 2002) в основном используется принцип максимального удаления нового примордия от всех уже существующих примордиев (можно назвать его принципом или аксиомой Гофмейстера).

Мы предлагаем принцип «экономии пространства»: новый примордий размещается на минимально возможном расстоянии от уже существующих. Это расстояние как раз и определяется ингибиторной зоной. Формализованное изложение этих принципов см. в нашей работе (Алексеев и др., 2005).

Таким образом, разметка меристемы на отдельные примордии должна происходить максимально полно (в идеале без остатка), а «доступное пространство» определяется не только площадью поверхности между соседними примордиями, но и отсутствием их ингибирующего влияния. Одной из главных причин, определяющих положение органов, можно считать распределение потоков ауксина в пространстве меристемы, которое было показано в ряде работ (Vernoux et al., 2000; Reinhardt, Kuhlemeier, 2002; Reinhardt et al., 2003).

Теория разметки включает в себя теорию подавления и теорию доступного пространства как предельные случаи. Так, если считать минимальное пространство, необходимое для разметки органа, пренебрежимо малым, то на первый план выйдет ингибирующее влияние органов, и мы получим теорию подавления. Если принять, что зона ингибирующего влияния совпадает с минимальным пространством для разметки органа, то мы получим теорию доступного пространства.

### 2.2.5. Принципы моделирования на основе теории разметки

Обобщая, можно выделить следующие актуальные задачи при изучении позиционной информации, возникающей в процессе развития растительного организма.

1. Определение базовых принципов инициации и закладки органов листовой природы в форме, пригодной для компьютерного моделирования этих процессов.
2. Построение математических моделей для анализа взаимного влияния органов в процессе возникновения определённых пространственных структур.

Уравнения диффузии не могут в достаточной мере характеризовать протекающий в пространстве меристемы морфогенетический процесс. Основным источником позиционной информации является направленный поток ауксина. Этот поток зависит от количества, активности и пространственного распределения двух основных типов переносчиков ауксина – AUX 1 и PIN 1 (см. раздел 1.2.3). Число и активность этих белков-переносчиков находятся под контролем генетических и физиологических факторов, а при поляризации потока наиболее важным является взаимодействие белков-переносчиков с активным кортикальным цитоскелетом (Munday et al., 2000; Sun et al., 2004). В силу этих обстоятельств установление «главного русла» и «бассейна сбора» для ауксина нельзя считать результатом простой диффузии, постоянной во времени. Ауксиновый позиционный сигнал может распространяться с гораздо большей скоростью, чем это определяется уравнениями диффузии. По аналогии с кальциевым сигналом, позиционный ауксиновый сигнал должен иметь сложную динамику в пространстве и времени.

Возникновение примордиев в пространстве меристемы можно рассматривать как конкурентный процесс: главенствующие потоки ауксина не дают возникать новым потокам. Именно в этом проявляется принцип ингибирующего действия примордиев. В некоторых случаях (как у *Lupinus albus*, (Snow, Snow, 1962) «бассейн сбора» ауксина практически совпадает с размером критической области на меристеме, необходимой для инициации филлома. В таких случаях, как *Dryopteris* (Wardlaw, 1949; 1955) критический размер области инициации примордия заметно меньше, чем «бассейн сбора» ауксина в единый поток. Размер «бассейна сбора» ауксина можно рассматривать как эквивалент зоны подавления (Schoute, 1913) или зоны распространения ингибитора (Turing, 1952; Wardlaw, 1955; Meirshamer, 1982).

«Первое доступное пространство» в смысле (Snow, Snow, 1952; 1962) эквивалентно наличию критического объема клеток, необходимого для формирования нового примордия. Однако стоит уточнить, что доступное пространство должно быть свободно от ингибирующего влияния уже размеченных примордиев. Это означает, что новый примордий не может размечаться в пространстве «бассейна сбора» ауксинов других примордиев, уже инициированных на данный момент. Доступное пространство эквивалентно зоне распространения гипотетического индуктора в других моделях (Turing, 1952; Mercienhemer, 1982).

Теорию контактного давления примордиев в свете последних данных (см. раздел 1.2.5) следует считать несостоятельной. Во-первых, одних механических факторов недостаточно для запуска всей программы развития листового примордия (Fleming et al., 1997, 1999), а во-вторых, разметка примордиев осуществляется до того, как наблюдается закладка органов (Snow, Snow, 1952; 1962), т. е. до того момента, как они смогут оказать механическое давление друг на друга.

Принцип наиболее компактной упаковки (Hofmeister, 1868) необходимо применять только с учетом физиологических механизмов, регулирующих позиционную информацию в пространстве меристемы.

Действительно, располагать примордии на основании принципа максимального удаления друг от друга, было бы не достаточно экономным по расходу клеточного материала меристемы. Разнообразие типов филлотаксиса позволяет предположить, что принцип максимального удаления плохо описывает складывающиеся в меристеме взаимоотношения размечаемых примордиев. Наиболее вероятной следует считать модель, в рамках которой каждый новый примордий оказывается максимально близ-

ко к уже размеченным примордиям, однако медиана этого примордия не должна находиться в «бассейне сбора» ауксинов для формирования прокамбия уже размеченных примордиев.

Важно отметить, что филлотаксис рассматривают обычно либо в плоской проекции (Eichler, 1875; Jean, 1994), либо в виде развертки цилиндрической поверхности (Малыгин, 2001; 2002; Брынцев, 2004; 2006). Хотя эти представления математически можно легко конвертировать друг в друга, на самом деле оба представления далеки от реальной геометрии растения, где положение примордиев будущих листьев определяется в периферической зоне меристемы, имеющей форму сегмента сферы (см. раздел 1.2.1). Более адекватно представление меристемы как полусферы с зонами компетентности, имеющими форму «пояса» (зона разметки примордиев филломонов).

Одно из принципиальных требований при моделировании процессов морфогенеза состоит в стабильности получаемых результатов. Малые отклонения исследуемых параметров не должны существенно влиять на позиционную информацию, возникающую в модели, поскольку трудно себе представить физиологические механизмы, реализующие строгие (идеальные) решения, при малейшем отклонении от которых сильно нарушается строение всего растительного организма.

Таким образом, для адекватного моделирования филлотаксиса необходимо включить в число исходных постулатов ведущие физиологические принципы разметки органов (см. раздел 2.2.4). В зависимости от них в модели должна возникать определенная позиционная информация, а пространственный паттерн филломонов должен быть не исходной аксиомой, а вычислимым и стабильным результатом построенной модели.

## Фантомный анализ

Традиционно при анализе структуры растительного организма привлекают сравнительно-морфологические методы, базирующиеся на изучении объекта и родственных таксонов (близких видов, родов, семейств). Важным этапом оказывается проведение гомологизации отдельных органов (Шафранова, 1993; Тимонин, 2001). При этом обычно используют позиционные и анатомические (а в последнее время ещё и генетические) критерии гомологии (Leins, 2000). На результат в заметной мере оказывают влияние недостаточная изученность или неправильно указанный круг таксономического родства, неверно выбранные критерии гомологизации органов.

Кроме того, даже у близких таксонов могут резко отличаться отдельные структурные особенности и детали физиологической регуляции процессов морфогенеза.

При огромной информативной ценности сравнительно-морфологических методов они имеют существенные ограничения. Так, они не всегда применимы к некоторым сортам культивируемых растений (Маевский, 1886; Чуб, 2007а; 2007б); к фенотипу мутантов, полученных в молекулярно-генетических исследованиях (Levin, Meyero-witz, 1995; Пенин и др., 2002б); к структурам, возникающим в процессе морфогенеза в культуре *in vitro* (Чуб и др., 1993; 1994). В изучае-

мой группе растительный материал по тому или иному таксону может быть малодоступен.

При анализе структуры растительных объектов в пределах одного рода, вида, или даже отдельной мутантной генетической линии, разработка новых концептуальных подходов является одной из актуальных методологических проблем.

### 3.1. Методологические основы фантомного анализа

Ботанические науки часто относят к дескриптивные, занимающимся описанием уже существующих явлений. Теории, развиваемые в большинстве исследований, являются апостериорными, часто они «плетутся в хвосте» за эмпирическим материалом.

Тем не менее в структурной морфологии растений уже разработаны подходы, обладающие большой прогностической силой, которые, соответственно, можно проверить новыми наблюдениями. Именно возможность проверки высказанных гипотез лежит в основе принципа фальсификации, выдвинутого К. Поппером (Popper, 2002; Поппер, 2005). Только в том случае, если из теории можно вывести проверяемые/оп-

ровергаемые в эксперименте или наблюдении следствия, теорию можно считать научной. В структурной морфологии растений есть строго научные подходы, которые позволяют сделать однозначные предсказания структуры растительного организма, которые можно проверить эмпирически. Наиболее значимы методы пространства логических возможностей, экстраполяция структур по выявленному алгоритму, а также развиваемый в настоящей работе аксиоматический подход, лежащий в основе фантомного анализа.

### 3.1.1. Пространство логических возможностей

Термин «пространство логических возможностей» впервые появился в работах Г. А. Заварзина (1974; 1979; 2002), хотя в неявном виде этот термин подразумевался и ранее (Мендель, 1935; Вавилов, 1931). Заварзин применил метод пространства логических возможностей при изучении микробиологических объектов, у которых ряд биохимических признаков сочетался в произвольном порядке. С точки зрения формальной логики, в начале можно было построить несколько рядов с градациями  $N$  различных признаков, а затем составить все возможные комбинации в виде  $N$ -мерного пространства. Именно это пространство в работах Заварзина (1974; 1979; 2002) было названо «пространством логических возможностей».

Далее пространство заполняется биологическими объектами, у которых наблюдается соответствующее сочетание градаций признаков. Если проявления признаков не связаны друг с другом, то со временем (при накоплении достаточно большого массива данных) всё пространство логических возможностей будет заполнено.

Метод пространства логических возможностей был описан в приложении к стратегиям добычи **1)** энергии, **2)** атомов углерода и **3)** используемым источникам электронов для биохимических процессов (Гусев, Минеева, 2008). Для каждого признака даны две градации: **1) фото-** или **хемотрофный** способ добычи энергии; **2) авто-** или **гетеротрофный** способ добычи атомов углерода для построения организма; **3) лито-** или **органотрофный** способ добычи элек-

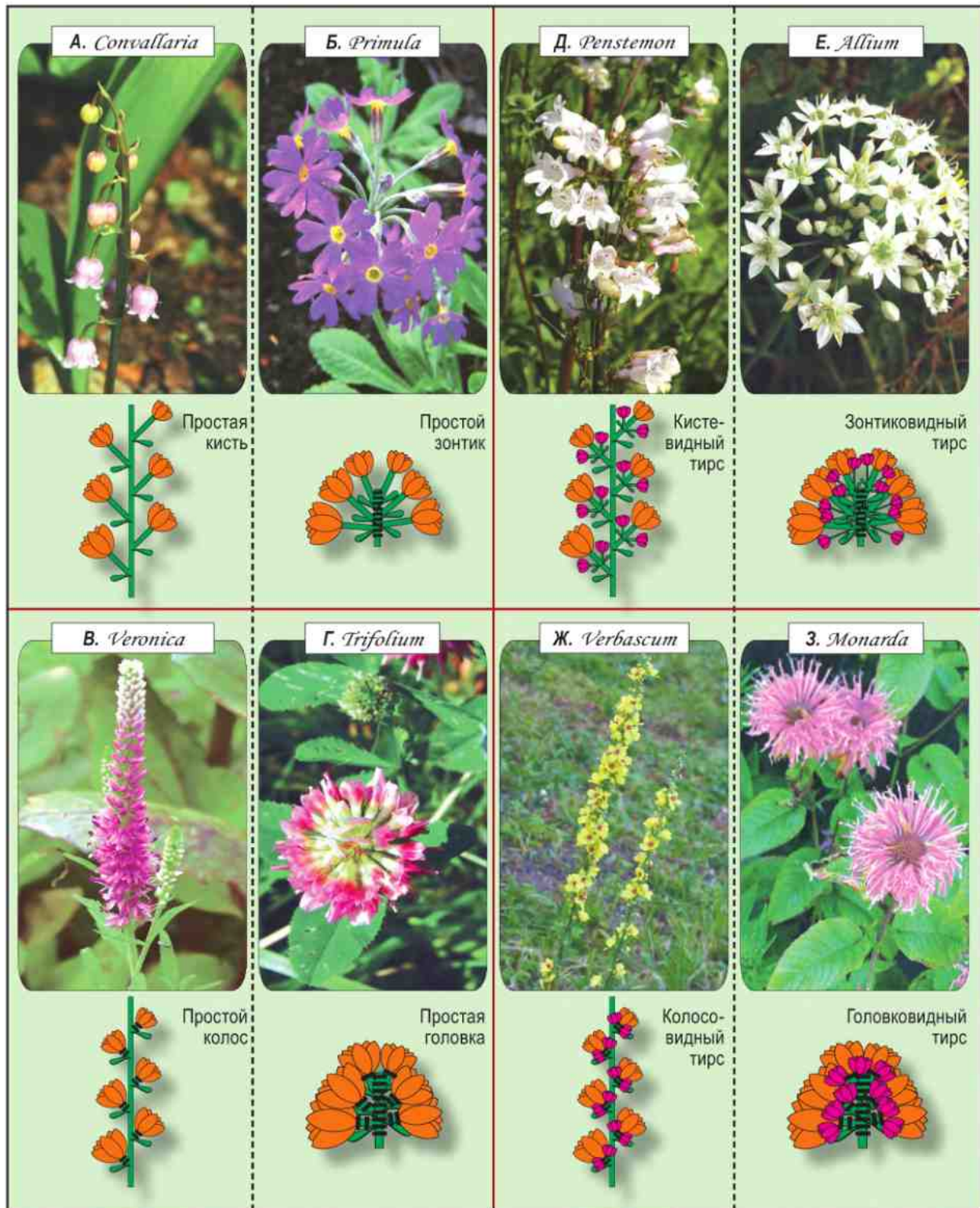
тронов. Таким образом, было возможно 8 комбинаций указанных стратегий «питания». Всё пространство логических возможностей оказалось заполненным примерами микробиологических объектов, реализующих ту или иную стратегию питания.

Последовательно метод пространства логических возможностей начал использовать Г. Мендель (1910). Фактически решетка Пиннета в классической и популяционной генетике используется как пространство логических возможностей. Метод пространства логических возможностей в неявной форме присутствует также в работах Н.И. Вавилова (Vavilov, 1922; Вавилов, 1935; 1987) как закон гомологических рядов в наследственности. Опираясь на переменность некоторых признаков, Вавилов предсказал формы культурных растений с новыми сочетаниями признаков, которые впоследствии и были найдены. В частности, были предсказаны новые безлигульные формы пшеницы (*Triticum* L.), ячменя (*Hordeum* L.) и ржи (*Secale* L.). Предсказания в дальнейшем блестяще подтвердились при расширении коллекции образцов этих культур. Более того, при применении мутагенеза к другим объектам (*Zea mays* L.) была получена коллекция мутантов из серии *liguleless* (*lg-1*, *lg-2*, *lg-3* и *lg-4*) (Becraft et al., 1990; Becraft, Freeling, 1991; Harper, Freeling, 1996; Muehlenbauer et al., 1999; Walsh, Freeling, 1999; Bauer et al., 2004). Благодаря этому мы переходим от прогноза к управлению структурой растительного объекта.

Подход Вавилова оказался плодотворным, и получил отражение в дальнейших работах. Так, С. В. Мейен (1977; 1978) предложил радикал-рефренную структуру признаков таксона. В радикал входит неизменная (характеристическая) часть признаков, а в рефрен – признаки, которые свободно сочетаются при варьировании.

Количественные признаки длины цветоножек и междоузлий главной оси при варьировании по двум параметрам (укороченные – длинные) в сочетании с типом ветвления (неразветвлённые – разветвлённые только в пазухах брактеол) задают пространство логических возможностей для строения рацемозных соцветий и тирсов (рис. 3.1) (Кузнецова и др., 1992). Терминологическое пространство в этом случае совпадает с пространством логических возможностей. Привлечение для классификации других





**Рис. 3.1.** Пространство логических возможностей для рацемозных соцветий (А – Г) и тирсов (Д – З) (по Кузнецова и др., 1992). Цветки разных порядков показаны цветом и размером, укороченные междоузлия – чёрными штрихами



**Рис. 3.2.** Сериальные элементы в соцветиях у *Gentiana L.* **А** – терминальный цветок в окружении четырёх групп сериальных цветков, развившихся в пазухах листьев главной оси. **Б** – сериальные цветки, возникшие в пазухах предлистьев (брактеол). Фотография любезно предоставлена © А.А. Пениным. **В** – схема расположения цветков в соцветиях у *Gentiana*

признаков (наличие терминальных цветков, наличие кроющих зелёных листьев, специализированных брактеей или отсутствие видимых филломов в составе соцветия) увеличивает мерность пространства логических возможностей и уточняет терминологическое описание.

Применив метод пространства логических возможностей Т. В. Кузнецова рассматривала признаки соцветий в роде *Astragalus L.* При этом удалось достаточно плотно заполнить построенное пространство логических возможностей, проанализировав около 600 образцов, принадлежащих к разным видам. В итоге был сделан вывод, что исследование новых видов не может дать принципиально новой информации по структуре соцветий, т. е. представленная выборка достаточно репрезентативна и выявляет все особенности строения соцветий у *Astragalus*, которые были предсказаны на основе метода пространства логических возможностей.

Интересно, что пространство логических возможностей не всегда заполняется до конца. Некоторые сочетания признаков никогда не реализуются. В этом случае можно говорить о запретах на определённые комбинации признаков. Метод пространства логических возможностей позволяет показать существующие запреты и начать исследования в области корреляций между признаками. Так, отсутствие среди потомков определённых сочетаний признаков, предсказанных на основе их свободного сочетания, заставляет генетиков искать механизмы подобных отклонений (летальные сочетания признаков, гаметический отбор, внеядерное наследование и др.) (Лобашёв, 1970).

На *Arabidopsis thaliana* удалось показать, что в пространстве логических возможностей существует запрет на формирование полноценного терминального цветка в том случае, когда на главной оси соцветия нет развитых кроющих брактеей (Пенин и др., 2002a). У этого объекта в терминальном положении могут возникать только плодolistики и (иногда) тычинки, но развитие околоцветника невозможно (Пенин и др., 2005). Иногда на верхушке соцветия наблюдаются группы из слившихся боковых цветков, которые исследователи ошибочно интерпретируют как терминальные цветки (Alvarez et al., 1992; Liljegren et al., 1999).

Однако высказанный нами принцип оказался не универсальным. Наблюдения на других

объектах позволили подобрать контрпримеры. В частности, у *Triglochin* в соцветиях нет брактеей, тогда как в терминальном положении развивается цветок с околоцветником (Sokoloff et al., 2006). Это позволяет предполагать, что разметка цветка *Triglochin* происходит по иному механизму, чем у *Arabidopsis* (см. раздел 4.4.4). Интересно, что у *Chaerophyllum* L. в зонтиках формируется обоеполюый терминальный цветок с лепестками. При этом развитые брактеей есть только у наружных обоеполюых цветков зонтика, тогда как внутренние цветки, прилежащие к терминальному, мужские и лишены брактеей (Sokoloff et al., 2008).

Пространство логических возможностей позволяет анализировать полноту предложенных градаций признаков. Если рассмотреть представленные на рис. 3.1 структурные типы, то можно отметить, что слева (А–Г) находятся соцветия, несущие по одному цветку в пазухе брактеей, а справа (Д–З) в этих пазухах всегда более одного цветка, причём цветки расположены на осях разных порядков. В неявном виде в представленном пространстве логических возможностей заложен постулат «одна пазуха филлома несёт только один боковой побег следующего порядка ветвления».

Тем не менее случаи, когда в пазухе листа развивается несколько боковых побегов одного порядка (сериальные или коллатеральные побеги), хорошо известны для вегетативной сферы растения (см. раздел 2.1.5). Таким образом, в пространстве логических возможностей для соцветий можно предложить дополнительные сочетания. Должны существовать соцветия, у которых несколько сериальных или коллатеральных цветков в пазухе брактеей. Кроме того, возможно также существование тирсов с сериальными и коллатеральными цимами. Можно ввести и более сложное дополнительное сочетание признаков, когда в соцветии в серии одновременно присутствуют и отдельные цветки, и цимы в составе пазушной серии одной брактеей.

Теоретически соцветия с сериальными элементами должны встречаться преимущественно у двудольных, а с коллатеральными – среди однодольных (см. раздел 2.1.5). Предприняв поиск соответствующих вариантов для расширенного пространства логических возможностей, мы обнаружили пример сериальных цветков в роде *Gentiana* L. (см. рис. 3.2). В данном случае со-

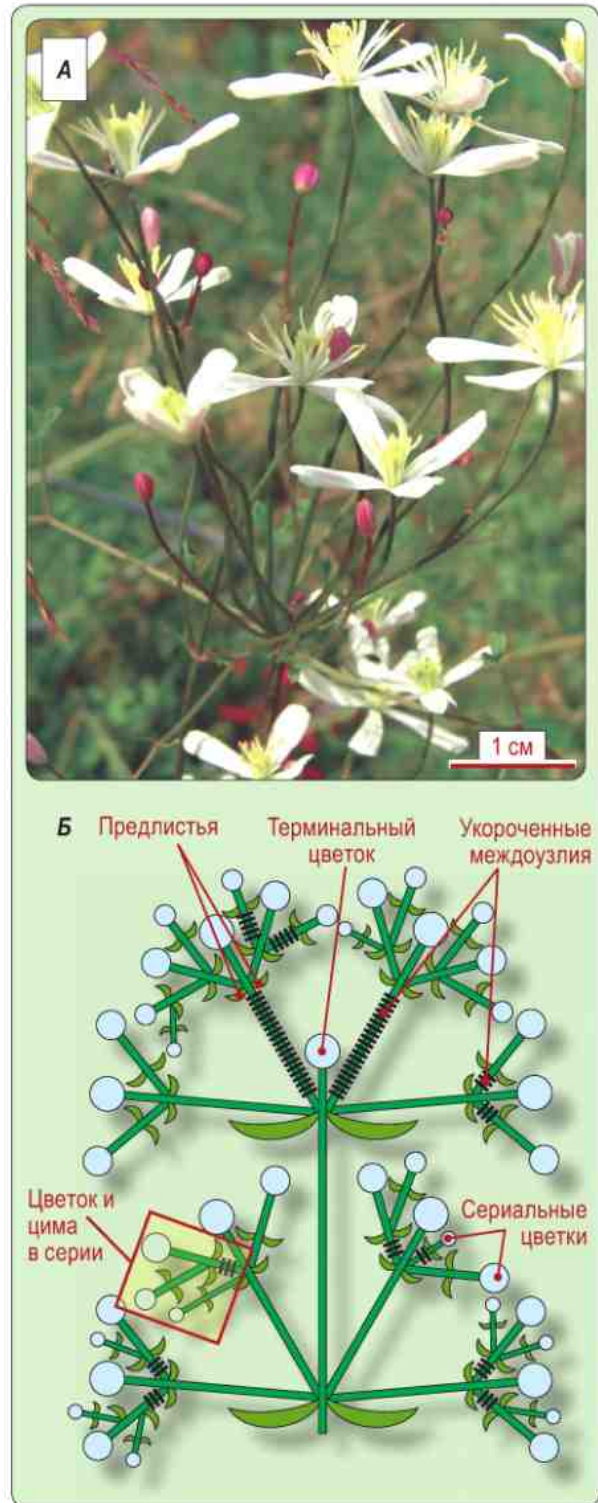


Рис. 3.3. Сериальные элементы в соцветии у *Clematis pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky. А – терминальная часть соцветия. Б – схема расположения цветков

цветие закрытое, а в пазухе каждой из брактеей закладывается нисходящая серия цветков. На это указывает, в частности, то, что цветки расположены в плоскости медианы брактеей (а не трансверзально, как положено побегам, возникающим в пазухах двух предлистьев). Позиции всех органов боковых цветков относительно главной оси соцветия также одинаково. Это является подтверждением того, что пазушные цветки в данном соцветии расположены на осях одного порядка. Интересно отметить, что у *Gentiana* также возможно сериальное ветвление в пазухах предлистьев цветка (брактеол).

Разветвлённые сериальные элементы были найдены у *Clematis pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky, у которого в верхней части соцветия наблюдаются дихазии в виде нисходящей серии, а в нижней части к ним добавляются сериальные элементы метёлки (рис. 3.3). Отметим, что на боковых веточках соцветия в пазухе одного и того же листа могут находиться как отдельный цветок, так и дихазий, или мелёлка в сочетании с дихазием.

Среди однодольных поиск соцветий с коллатеральными элементами пока что не увенчался успехом. Все проанализированные случаи, которые могли бы претендовать на такое строение, оказались одиночными разветвлёнными элементами с сильно укороченными междоузлиями (см. разделы 3.5.3 и 3.5.4). Однако в принципе можно ожидать, что при расширении выборки предложенное пространство логических возможностей для соцветий также будет до конца заполнено примерами растительных объектов, поскольку анатомического запрета на такую структуру, по-видимому, не существует.

Отметим, что для соцветий пространство логических возможностей (даже после пополнения его аксиоматики ещё одним принципом ветвления) всё ещё является неполным. Можно ввести дополнительные постулаты о возникновении эктопических цветков на листьях и о внепазушном ветвлении. Возможно, в практике обычных морфологических исследований такие ситуации встречаются, хотя и достаточно редко (Sattler, Rutishauser, 1997; Timonin, 2002). Однако при исследовании флорального морфогенеза в культуре *in vitro* (Tran Thanh Van, 1973; 1974), мутантов или растений с экспериментально вызванной эктопической экспрессией генов (Gustafson-Brown et al., 1994) необходимо расшире-

ние пространства логических возможностей для способов прикрепления новых цветков.

Обобщая, можно сказать, что метод пространства логических возможностей служит одним из важных инструментов, позволяющих сделать предсказания относительно возможных сочетаний признаков и предложить новые направления при изучении биоразнообразия. Подчеркнём, что этот подход важен также и в теоретических исследованиях. Ведь можно говорить о «пространстве логически возможных объяснений», «пространстве логически возможных моделей» и т. д. (Чуб, Юрцева, 2007).

### 3.1.2. Экстраполяция этапов усложнения структуры

При изучении гомологичных структур различной степени сложности часто возникает идея о том, что усложнение/упрощение морфологии идет не случайно, а подчиняется некоторому алгоритму (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2000).

На основе порождающих правил можно достаточно точно прогнозировать очередные этапы усложнения или предсказать строение исходной, элементарной структуры (модуля), дать адекватное формальное описание живого объекта. Кроме того, сформулированные правила являются основой для построения математических моделей генетического и физиологического контроля процессов развития (Пенин и др., 2002).

#### 3.1.2.1. Структура сложного листа и жилкование

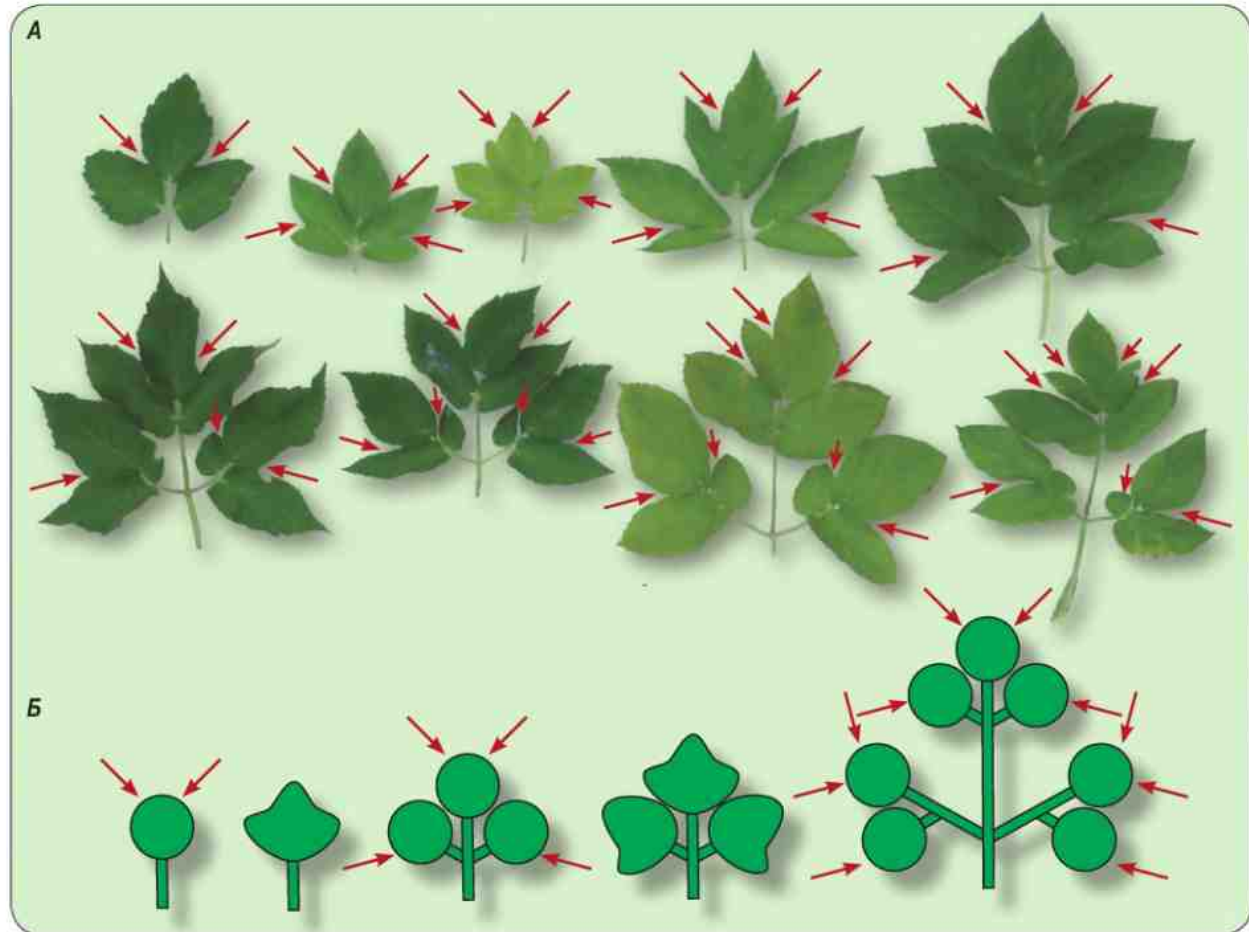
Ряды усложняющихся по определённому закону структур известны достаточно давно. Например, Гёте в «Метаморфозе растений» (Гёте, 1957) приводит рисунок листьев сныти (*Aegopodium podagraria* L.) разной степени сложности. Изучив этот объект более подробно, В. В. Корона (1987) указал алгоритм построения морфологического ряда переходов между листьями разной степени рассеченности. Так, каждая терминальная листовая пластинка разделяется на две симметричные боковые пластинки и одну новую терминальную пластинку. Испытывая физиологическое влияние со стороны терминальной пластинки, каждая боковая листовая пластинка

в алгоритме усложнения дает одну асимметричную боковую (расположена со стороны, противоположной рахису терминальной пластинки) и одну терминальную пластинку (рис. 3.4). При применении этих правил к возникшему новому сложному листу можно перейти к более высокой степени рассечения. В листьях зонтичных Корона (1987) выделял до 11–15 итераций предложенного алгоритма. Таким образом, каждый последующий этап усложнения структуры листа может быть экстраполирован из предыдущего с помощью эмпирически установленных правил.

При исследовании жилкования листа *Cissus rhombifolia* Vahl. (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2000) были выделены основные домены (модули) образования жилок, по современ-

ным представлениям (Turner, Sieburth, 2002) соответствующие локальным бассейнам потоков ауксинов в процессе самоорганизации тканей листа. Исходя из принципа максимальной плотной упаковки поляризованных модулей на плоской поверхности удалось указать алгоритм усложнения жилкования листа для многих объектов (Корона, Васильев, 2000). Эти исследования позволили разработать мощный аналитический инструмент для прогнозирования структуры листьев в листовых сериях или в популяциях растений.

По современным данным (см. обзор Ежова, 2007), процесс усложнения листа на генетическом уровне происходит благодаря чередованию активностей генов, характерных для развития



**Рис. 3.4.** Ряд усложнения морфологии листа *Aegopodium podagraria* L. (А) и порождающий его алгоритм (Б). Стрелками показаны направления рассечения листовых пластинок: для терминальных случаев – симметрично с разделением на три доли; для боковых случаев – асимметрично на две доли

примордия листа и генов, характерных для пролиферирующей центральной зоны меристемы. После разметки на филломы примордий сложного листа претерпевает дальнейшую разметку на отдельные примордии отдельных частей листа. Уровень сложности зависит от последовательного чередования активности генов меристемы и генов, управляющих развитием листа. По-видимому, именно это обстоятельство придает рахису сложного листа некоторые черты оси побега (Sattler, 1966; 1990; 1996; Sattler, Rutishauser, 1997; см. также обзор: Timonin, 2002): в примордии рахиса временно активируются гены апикальной меристемы побега.

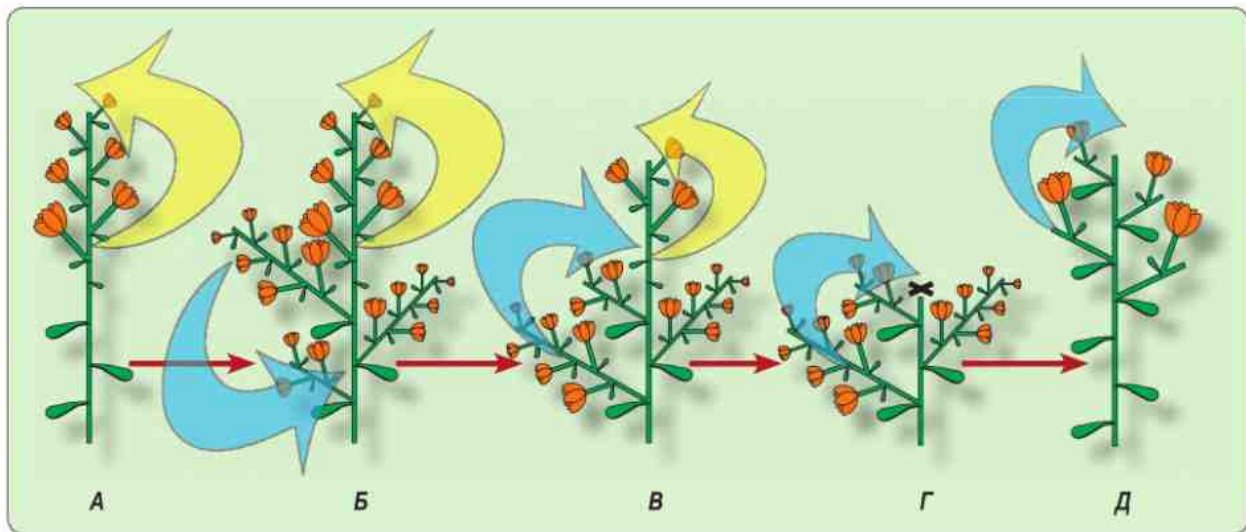
### 3.1.2.2. Концепция псевдоциклов

Впечатляющим достижением метода экстраполяции структуры является концепция псевдоциклов (см. обзор: Кузнецова, 1985; Kuznetsova, 1988; Кузнецова и др. 1992). Исходный эмпирический материал для концепции псевдоциклов был получен на Compositae, но вполне применим и к другим

семействам. Так, концепция псевдоциклов помогла интерпретировать соцветия в сем. Umbelliferae, Euphorbiaceae и др. (Кузнецова и др., 1992).

Соцветия можно расположить в виде рядов с последовательно усложняющейся структурой (Кузнецова и др. 1992). Далее, указав способ перехода от одной формы ряда к другой, можно построить большое разнообразие типов соцветий. Например, заменяя отдельные цветки в простой кисти на простые кисти, можно получить двойную кисть. Повторное применение этой же процедуры к цветкам в двойной кисти даёт тройную кисть и т. д. Фактически из отдельных флоральных единиц, комбинируя их по определённым правилам, можно построить объекты, напоминающие фракталы.

Концепция псевдоциклов даёт не просто алгоритм экстраполяции при усложнении, но и разбивает процесс перехода от простой структуры к более сложной на ряд этапов: обогащение ветвления за счет паракладиев, терминальное усечение, рацемизация, обеднение состава элементарных флоральных единиц (рис. 3.5). В конце



**Рис. 3.5.** Один из примеров приложения концепции псевдоциклов к ряду переходных форм при усложнении структуры соцветия (по Кузнецова и др., 1992). Размеры цветков условно показывают порядок зацветания. **А** – начало II псевдоцикла: терминальная открытая простая кисть, зацветающая акропетально (показано желтой стрелкой). **Б** – обогащение ветвления за счет паракладиев. Порядок зацветания паракладиев базипетальный (показано синей стрелкой). **В** – смена порядка зацветания паракладиев на акропетальный (рацемизация) и обеднение состава терминальной флоральной единицы (кисти). **Г** – усечение терминальной флоральной единицы (truncation – показано крестом) с образованием открытой двойной кисти. **Д** – обеднение состава боковых кистей до одного цветка (гомогенизация) с образованием двойной кисти, имитирующей по структуре начальное состояние – простую кисть. Конец II псевдоцикла является началом следующего (III) псевдоцикла, ведущего к образованию тройной кисти

псевдоцикла получается структура, аналогичная исходной, однако более сложно организованная. Подробный анализ строения соцветий позволяет точно указать этап усложнения структуры в терминах формальных морфологических рядов (псевдоциклов), построенных по определённому порождающему алгоритму. Более того, можно предсказать новые более сложные структуры, которые могут возникнуть в процессе эволюции.

Например, концепция псевдоциклов позволила построить морфологический ряд от простых зонтиков, типичных для *Agaliaceae* к сложным (двойным) зонтикам большинства *Umbelliferae* и далее – к «имитации» простого зонтика (на самом деле – обеднённого двойного) у *Saniculoideae* (Кузнецова и др., 1992).

Концепция псевдоциклов может быть приложена не только к соцветиям. Так, можно построить псевдоциклический ряд усложнения структуры плодов у *Rosaceae* от костянки (*Prunus domestica* L.), последовательно преобразуя ее в многокостянку (*Rubus saxatilis* L., *Rubus idaeus* L.), многоорешек (*Rosa canina* L.) и яблоко (*Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L.). Завершают этот псевдоциклический ряд плоды боярышников (*Crataegus* L.), где из-за обеднения структуры при уменьшении числа плодолистиков происходит возврат к структуре, имитирующей костянку (*Crataegus monogyna* Jasq.) на более сложном уровне (Чуб, 2007г).

При дифференцировке семязачатка у *Arabidopsis* была обнаружена повторная активация генов *APETALA 2*, *AGAMOUS* и *SUPERNUMERARY STAMENS*, контролирующих развитие цветка (Bowman et al., 1991; Robinson-Beers et al., 1992; Modruzan et al., 1994; Skinner 2004). Можно предположить, что цветок в процессе эволюции возник путём псевдоциклического усложнения. Сближение генеративных органов с усечением терминального семязачатка и укорочение междоузлий у нижележащих филломов могли быть одним из модусов эволюции, приведших к формированию типичного цветка. При этом функции защиты и привлекающего аппарата для опылителей (вместе с соответствующими генными активностями) были перенесены на нижележащие филломы. Циатий у *Euphorbia* L. (Кузнецова и др., 1992) можно рассматривать как этап усложнения, в котором структура, имитирующая цветок, составлена на основе соцветия, дифференцированного на женскую и мужскую часть.

### 3.1.2.3. Экстраполяция филлотаксиса

При изучении филлотаксиса также прибегают к экстраполяции. Например, у *Lupinus* листорасположение, наблюдаемое ниже по оси, было экстраполировано на ещё не развившиеся примордии листьев (Snow, Snow, 1935; 1962). Характеристические дроби на основе ряда Фибоначчи – не что иное, как попытка вывести математическую формулу закона, позволяющего проводить экстраполяцию филлотаксиса вдоль всей оси (см. раздел 2.2.1). Необходимость такой экстраполяции заложена как постулат в теореме Адлера–Жэ и ряд других исследований (см. раздел 2.2.2).

При изучении супротивного и мутовчатого листорасположения было сделано важное эмпирическое обобщение, что органы в соседних мутовках (узлы с номерами  $N$  и  $N+1$ ) чередуются друг с другом, а органы, находящиеся в узлах  $N$  и  $N+2$  противостоят друг другу (т. е. находятся на одних и тех же ортостихах). Эти обобщения легли в основу экстраполяции органотаксиса в цветках с круговой структурой, реализованные в виде диаграмм Эйхлером (Eichler, 1875; 1878).

### 3.1.3. Аборт и абласт.

#### Понятие фантомного органа

Последовательно применить принцип чередования органов (Eichler, 1875) удавалось далеко не всегда. Поэтому был предложен важный методический прием: если органы в соседних кругах противостояли друг другу, между ними помещался дополнительный круг, все органы которого считались редуцированными. Дополнительный (виртуальный) круг органов был необходим для того, чтобы выполнялся основной принцип структурной экстраполяции – чередование в соседних кругах. В некоторых случаях, следуя теории, приходилось добавлять редуцированные брактен (см. раздел 2.1.3, рис. 2.11).

Во вводных разделах к «Blütendiagramme» Эйхлер (Eichler, 1875) дал философское обоснование этого приёма, считая, что эти органы «видны духовным оком» исследователя, а теоретические посылки должны быть более важными, чем эмпирические наблюдения.

В ряде случаев такой подход направил исследования в продуктивное русло: удавалось обна-

ружить на месте гипотетического круга редуцированные органы, на которые до работ Эйхлера не обращали внимания. При сравнении цветков разных видов, родов или семейств внутри выделенных порядков были построены морфологические ряды редукции того или иного круга в цветке (Eichler, 1875; 1878).

При этом широко использовался типологический подход. Для поиска редуцированных органов Эйхлер (Eichler, 1875) в неявном виде предлагал следующий алгоритм сравнительно-морфологического исследования.

1. Любой исследуемый таксон нужно сравнить с типичным (если речь идет о виде – с типичным представителем рода, при анализе рода – с типичным представителем семейства, при исследовании семейства – с типичным представителем порядка).

Отметим здесь наличие субъективных моментов. Определяющим является отношение «родства» или таксономической близости, которое может изменяться при исследовании новых признаков (или новых видов). Второй субъективный момент – выбор типичной структуры, особенно при «политипической» морфологии изучаемых таксонов.

2. Далее из обозначенной группы родства желательно выбрать растения, обладающие промежуточными признаками, например такие, где число органов непостоянно или с уменьшенными органами в изучаемой позиции.
3. После этого необходимо построить морфологический ряд и читать его в направлении редукции. Тогда последовательными этапами «исчезновения» органа из структуры будут уменьшение в размерах, закладка с последующим недоразвитием (аборт) или даже отсутствие анатомически наблюдаемой закладки (абласт).

Была предложена также терминология для различной степени редукции органов. Если видимое развитие начиналось, но рудиментарный орган не достигал значительных размеров или погибал, было предложено (Eichler, 1875) называть его абортированным. В случае, когда никакого видимого развития не происходило, но для соблюдения принципов экстраполяции его нужно было ввести на определенном месте,

его называли абластированным. Эмпирически можно достаточно убедительно показать наличие абортированного органа, изучив процесс развития на ранних стадиях. Однако методическими средствами, доступными в XIX – начале XX вв., показать наличие абластированных органов было невозможно.

Теоретические посылки, на которых было основано введение абластированных органов в структуру цветка, далеко не всегда вызывали достаточное доверие. Так, К. Шуманн (Schumann, 1894) в качестве критики доводит идею абласта до абсурда, заявляя, что если закладка органа не наблюдается анатомически, то можно добавить сколь угодно много таких «невидимых» органов к любой структуре.

Важно отметить в данной дискуссии два аспекта: эмпирический и теоретический. Эмпирический аспект касается трудностей наблюдения органа, который редуцировался до того, как началось видимое развитие. С применением современных методов определения *in situ* дифференциальной активности генов, специфических для развития листа, у *Arabidopsis* удалось показать наличие криптоических брактеей (Long, Barton, 2000), т. е. абластированных органов. Например, в области, характерной для криптоической брактеей, наблюдали повышение экспрессии гена *LEAFY* и снижение экспрессии генов *SHOOTMERISTEMLESS* и *KNAT 1*, что характерно для программы инициации развития листа (Long, Barton, 2000). Обнаружен также ген *BRACTEA*, непосредственно контролирующей абласт брактеей в соцветии *Arabidopsis* (Ежова, Пенин, 2001; Пенин и др., 2007). У мутантов *bra* абластированные органы развиваются как нормальные листья. Применяя метод реплик меристемы на полимерных плёнках (dental resine), Д. Квятковска наблюдала начальное развитие криптоической брактеей, клеточный материал которой в дальнейшем входил в состав флорального примордия у *Arabidopsis* (Kwiatkowska, 2005). Таким образом, при экспериментальном подходе абластированные органы можно не только обнаружить, но и точно определить их число и положение в пространстве.

В рамках теории разметки и абортированный, и абластированный органы важны для создания позиционной информации в процессе развития, т. е. несут важную физиологическую нагрузку. Как пример можно рассмотреть брактеей



теи в соцветии у крестоцветных (Brassicaceae). У многих видов брактей присутствуют в нижней части соцветия, но при редукции ни положение, ни число органов цветка не меняются. Так, у *Arabidopsis thaliana* брактей полностью отсутствуют (абласт). Тем не менее цветки продолжают спираль филлотаксиса главной оси так, как если бы брактей присутствовали. Несмотря на методические сложности, эти органы можно обнаружить на живом растении.

Теоретический аспект дискуссии касается тех случаев, когда «абластированный» орган введён для интерпретации аномальных наблюдений в рамках некоторой теоретической модели. Если модель была верна, то на указанном месте на живом растении должен обнаружиться абортированный или абластированный орган. Однако вполне возможно, что исходные теоретические посылки оказались неверными. Тогда никакого реального органа в данной позиции не будет.

Чтобы различить эмпирический и интерпретационный смысл термина «абласт», виртуальные органы в рамках той или иной теоретической модели было предложено называть фантомными органами или фантомами (Choob 1997; 1998; 1999; Choob, Kuznetsova, 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000). В отличие от вполне определённых положений наблюдаемых на реальном растении органов, размещение фантомов зависит от выбранного исследователем субъективного способа интерпретации.

С учётом критики (Schumann, 1894) мы предложили в интерпретационные схемы вводить минимальное (необходимое) число фантомов. Это соответствует принципу «экономии мышления» (или «бритвы Оккама»), выдвинутому В. Оккамом (Occam, 1957; Столяров, 1995), призывавшим не умножать теоретические сущности сверх необходимости: «*Frustra fit per plura quod potest fieri per pauciora*\*». Или в формулировке А. Эйнштейна: «Всё следует упрощать до тех пор, пока это возможно, но не более того». Принцип «экономии мышления» в биологической литературе известен также как принцип парсимонии, который широко и плодотворно применяется в практических и теоретических исследованиях (Жерихин, 1993; Еськов, 2000; Рогозин и др., 2005).

\* «То, что можно объяснить посредством меньшего, не следует выражать посредством большего» (лат.)

### 3.1.4. Изменение состава листовых серий. Инсерция и делеция

Для исследования филлотаксиса на вегетативных побегах или органотаксиса филломонов, составляющих цветок, необходимо знать те закономерности, на основе которых происходит обогащение или обеднение структуры.

Один из способов – последовательная редукция через аборт к последующему абласту – был постулирован Эйхлером (Eichler, 1875). При этом принципиально отметить, что позиционная информация, на основе которой сформировался цветок или вегетативный побег, ни при аборте, ни при абласте существенно не меняется. На определённой стадии развития часть клеток меристемы все равно должна размечаться под филлом, программа развития которого не реализуется до конца.

Можно продолжить второй способ исследования органотаксиса, который предполагает определённые изменения в позиционной информации при развитии структуры. Обеднение структуры за счёт выпадения органа из состава листовой серии будем называть **выпадением** или **делецией**. При делеции все последующие органы в процессе разметки недополучают позиционную информацию, и происходит их сдвиг относительно исходного органотаксиса (конкретное проявление зависит от положения делетированного органа).

В качестве примера делеции можно привести виды рода *Trillium*, характеризующиеся разным числом кругов околоцветника (рис. 3.6). Для большинства видов характерен тримерный пентациклический цветок (верхний ряд), тогда как для *Trillium smallii* Maxim. (Remizowa et al., 2007) и *Trillium apetalon* Makino описаны цветки без лепестков (Takahashi, 1994; Narita, Takahashi, 2008).

Видно (рис. 3.6), что при делеции круга лепестков происходит сдвиг всех внутривлезающих кругов (двух кругов тычинок и одного круга плодолистиков) на 30° относительно органов типичного цветка. Предложенная интерпретация (Takahashi, 1994) строения цветка *Trillium apetalon* как результата сериального гомеозиса, вряд ли выдерживает критику (см. раздел 4.2.1.4).

Можно предположить, что в процессе разметки круг тычинок воспринимает позиционную информацию не от круга лепестков (как в типичном случае), а от круга чашелистиков, и проис-

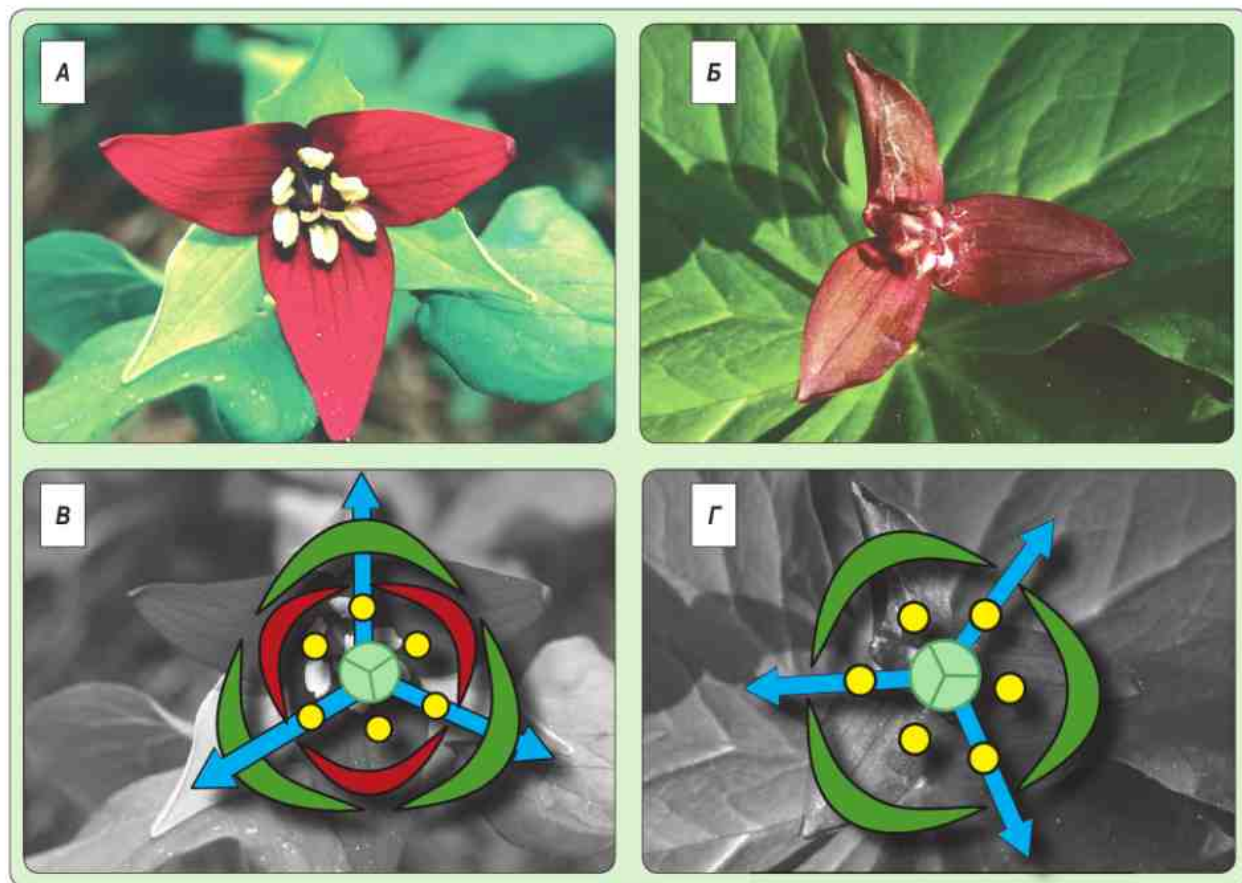
ходит наблюдаемый сдвиг. Это предположение близко к интерпретации, данной М. В. Ремизовой с соавт. (Remizova et al., 2007).

Интересно отметить, что у рода *Paris* из того же семейства наблюдается исчезновение лепестков без нарушения пространственной структуры: у раскрывшихся цветков *Paris incompleta* Vieb. и *Paris tetraphylla* A. Gray лепестки не видны, тогда как у большинства других представителей этого рода лепестки хорошо развиты (Remizova et al., 2007; Narita, Takahashi, 2008). Это может указывать на сохранение позиционного сигнала, идущего от лепестков, в процессе разметки цветка у *P. incompleta* и *P. tetraphylla*. Действительно, в раннем развитии у обоих видов наблюдается закладка внутреннего круга околоцветника, однако дальнейшего развития не происходит. Это явление обозначено (Remizova

et al., 2007) как супрессия развития лепестков (supression). В терминах Эйхлера (Eichler, 1875) можно назвать такой путь развития абортным (см. раздел 3.1.3). Примечательно, что делеция наряду с абортным развитием происходят в пределах одного семейства (Trilliaceae).

Обогащение структуры за счет развития новых органов (позиционно влияющих на все органы, размечаемые после этого события) можно назвать **вставкой** или **инсерцией**.

Как пример приведём вставку дополнительных кругов околоцветника у некоторых махровых сортов (рис. 3.7). У *Iris* L. при этом нарушается важное для опыления взаимное пространственное расположение наружного круга околоцветника, тычинок и долей рыльца, так что тычинки оказываются далеко от посадочной площадки для опылителей (Чуб, 2007а; 2007в).



**Рис. 3.6.** А, В – типичный для многих однодольных пентациклический тримерный цветок на примере *Trillium rectum* D.Dietr. и его диаграмма. Медианы плодolistиков (синие стрелки) противоположат чашелистикам. Б, Г – строение цветка *Trillium apetalum* Makino, которое можно интерпретировать как делецию круга лепестков. Медианы плодolistиков противоположат лепесткам

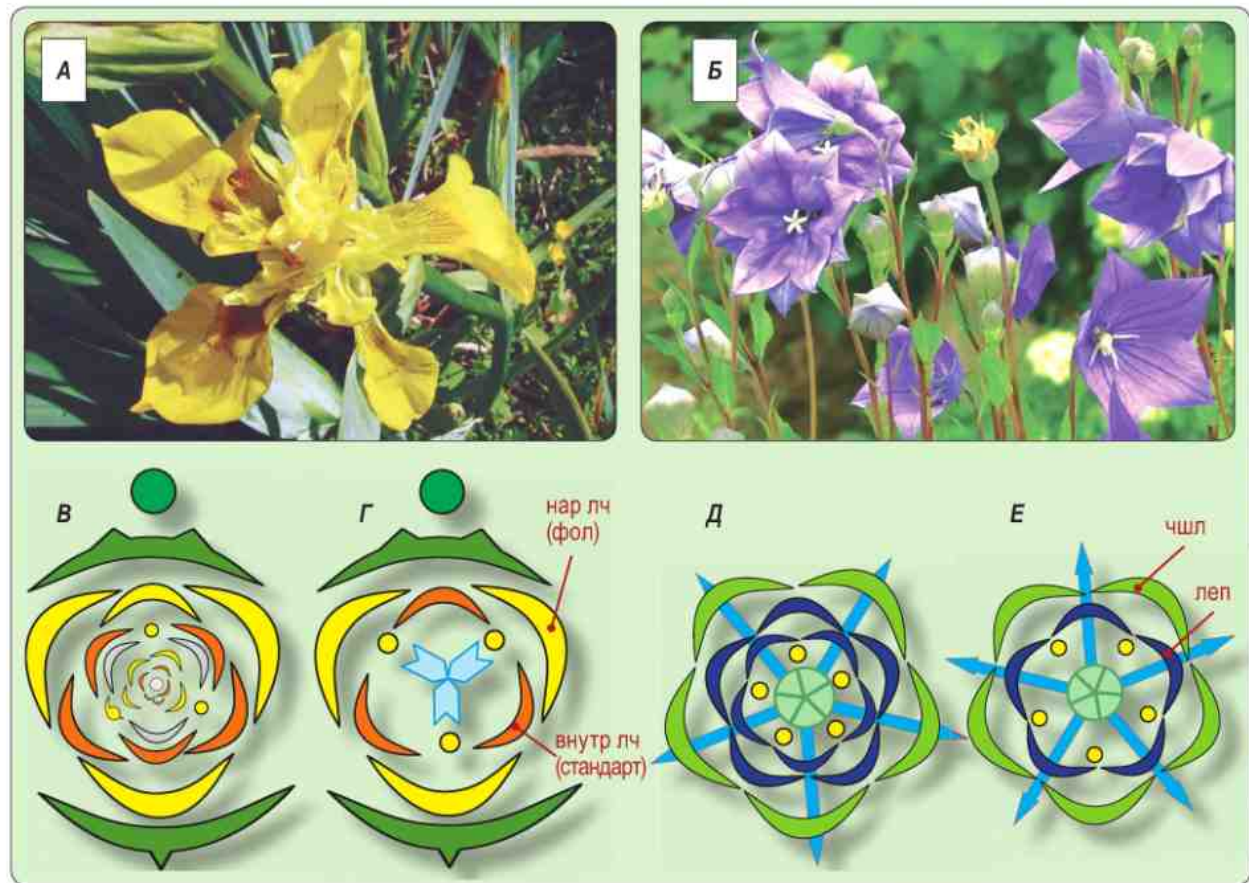
При рассмотрении инсерции или делеции органов необходимо выбрать условную «точку отсчёта» – типичный цветок (другую структуру), относительно которой данное морфогенетическое событие можно считать инсерцией или делецией. Для систем с открытым ростом введённые понятия не могут быть достаточно информативными, поскольку в этом случае типификация весьма условна.

Таким образом, инсерция или делеция органа (в отличие от его аборта или абласта) имеют важные структурные следствия, проверяемые наблюдением: изменяется положение всех органов, которые образуются после этого события. По этому признаку (искажению положения органов) можно отличить делецию от абласта. Трудности с практическим различением этих двух способов преобразования структуры

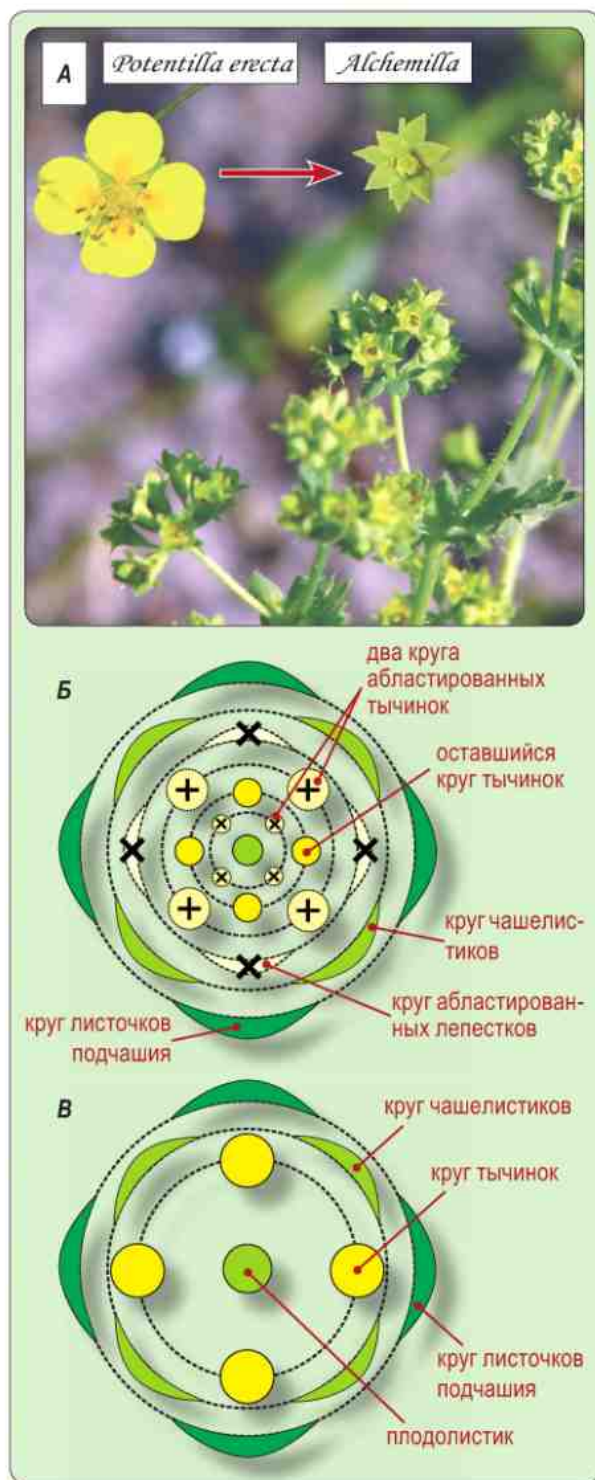
возникают лишь в том случае, когда делетированный или абластированный орган размечается последним, т. е. его позиционная информация уже не влияет на расположение других органов.

Интересно, что в зависимости от принятой теоретической интерпретации одну и ту же структуру можно описать как в терминах фантомных органов, так и в терминах делеции.

Например, если для розоцветных принять типичным цветок лапчаток (*Potentilla erecta* (L.) Rausch.), то цветок манжетки (*Alchemilla* sp.) можно получить из него двумя способами. Если рассматривать в качестве основного модуса преобразования абласт, то нужно предположить у манжеток наличие круга редуцированных лепестков. Для того чтобы пояснить чередование тычинок и чашелистиков у манжеток, придётся допустить абласт ещё одного круга тычинок.



**Рис. 3.7.** Вставка дополнительного круга околоцветника у *Iris pseudacorus* L. (А, В) и *Platycodon grandiflorum* (Jacq.) A. DC. (Б, Д) ведёт к смещению круга тычинок относительно их типичного расположения. Г – типичный цветок ириса. Е – типичный цветок платикодона. Синие стрелки указывают на расположение медиан плодолистиков



**Рис. 3.8.** Два формальных модуля преобразования цветка лапчатки, ведущие к цветку манжеток. **А** – внешний вид цветков *Potentilla erecta* L. и *Alchemilla vulgaris* L. s.l. **Б** – абласт. **В** – делеция трёх кругов цветка

С учётом абластированного внутреннего круга тычинок цветок манжеток получит три дополнительных круга фантомных органов (рис. 3.8, *Б*).

Если считать цветок манжеток результатом делеции круга лепестков, то новое расположение тычинок получит естественно объяснение: при разметке они недополучили позиционную информацию от лепестков, и поэтому произошёл сдвиг в положение чередования с чашелистиками. Делеция более просто описывает морфологический ряд от цветка лапчаток к цветку манжеток, и при этом не требует промежуточных этапов редукции (рис. 3.8, *В*).

Изучение модусов инсерции и делеции в цветках представителей сем. Polyonaceae, Iridaceae и Amagyllidaceae позволило нам разработать концепцию мерности и полноты цветка как двух основных параметров, варьирующих при реализации морфогенетических программ флорального развития (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, 2007а; 2007б) (см. раздел 4.2.4).

Есть дополнительная возможность различить аборт/абласт и делецию органа. Так, если филлом редуцирован, то сохраняется пазуха (пространство, где возможно ветвление и образование боковых осей; см. раздел 1.2.3). Если же филлом безвозвратно потерян в результате делеции, то пазуха не может активизироваться. Постулируем, что обогащение структуры боковыми осями в точках аборта/абласта возможно, а в точках делеции – нет. Это означает, что одним из инструментов анализа является поиск побеговых систем с обогащённым ветвлением. В ряде случаев расположение точек ветвления оказывается надёжным индикатором редуцированных органов.

Наиболее полно ветвление можно выявить в условиях культивирования, при создании наиболее благоприятных условий для роста растений (питание, световой режим, увлажнение и т. д.). Ухудшение условий содержания или экстремальные условия часто снижают разветвленность побеговой системы.

Возможности ветвления обычно зависят от внутренних регуляторных факторов. Например, боковая ось не развивается из-за феномена апикального доминирования (Kotov, 1996; Li, Vangerth, 1999; Dun et al., 2006). В этом случае можно рекомендовать экспериментальную стимуляцию ветвления с помощью обрезки всех точек роста, кроме той, где по выдвинутой гипотезе должен развиваться побег (Мавродиев, Чуб, 2001). Валидным оказывается только положительный

результат, когда удалось стимулировать рост латентной меристемы боковой оси.

Заметим, что растения с обогащенной системой ветвления или с увеличенным/уменьшенным числом органов цветка нельзя считать аномальными или тератами, никогда не реализующимися в природе. Мы предлагаем считать их «избыточными» (Юрцева, Чуб, 2005).

### 3.1.5. Аксиоматический подход

Согласно К. Попперу (Popper, 2002; Поппер, 2005), научный метод состоит в построении верифицируемых или фальсифицируемых моделей. Для этого при анализе эмпирических данных необходимо сделать определённые обобщения, принять их за исходные постулаты, а затем, пользуясь правилами формальной логики, вывести следствия, т. е. указать явления (или результаты мысленного эксперимента), которые до сих пор не наблюдались, но с неизбежностью следуют из предложенных постулатов. Далее следует верификация: либо прогноз оказывается верным (тогда теорию признают верифицированной), либо прогноз оказывается неверным (тогда выдвинутая теория считается фальсифицированной).

Этим принципом активно и плодотворно пользуются в физических и химических исследованиях, однако редко применяют в биологии. При этом возникает порочный круг умозаключений, где одно из положений используется в начале как аргумент для выводов, а в дальнейшем сами выводы служат для доказательства исходного положения (критику такого способа мышления при рассмотрении вопроса о примитивности или продвинутой морфологических признаков см. Проханов, 1974).

Чтобы разорвать порочный круг, на основе эмпирических обобщений необходимо некоторые из положений постулировать (принять без доказательства как аксиомы). На основании аксиом нужно предложить верифицируемые следствия. В том случае, если следствия будут опровергнуты (фальсифицированы), необходимо будет пересмотреть исходные постулаты, но не каждый элемент логической конструкции в отдельности.

При введении удачной аксиоматики можно надеяться, что сформулированные принципы адекватно отражают те явления, на обобщении

которых они основаны. Это позволит глубже исследовать биологические механизмы в эксперименте.

Строгая организация мышления привела к колоссальному успеху в области математических наук (Гильберт, Бернайс, 1982а; 1982б), однако до сих пор мало используется в биологии. В ряде работ нами были предложены новые формализованные подходы. В частности, было показано, что строение растительного организма, построенного с учётом генетических, физиологических, анатомических и морфологических законов, может быть достаточно хорошо формализовано (Пенин и др., 2002) и изучено с применением последовательной аксиоматизации процедур путём математического моделирования (Скрябин и др., 2004; 2006; Алексеев и др., 2005). Вычислительный эксперимент при этом необходим для извлечения проверяемых следствий из предложенной аксиоматики (см. разделы 4.1.4; 4.1.7 и 4.4.2).

При применении аксиоматического подхода к биологическим объектам важно, что математическая теория доказательств применима к любым системам аксиом (Гильберт, Бернайс, 1982а; 1982б).

Во-первых, одним из главных требований является непротиворечивость выдвинутых постулатов: в заданной системе аксиом, содержащей постулат А и В, из постулата А нельзя вывести отрицание постулата В.

Во-вторых, доказательство непротиворечивости возможно только внешними средствами – внутри заданной системы постулатов это невозможно.

В-третьих, к любой системе постулатов можно добавить другие аксиомы, которые не являются следствием из уже заданных аксиом. При этом новые аксиомы нельзя ни опровергнуть, ни доказать. Эти положения сформулированы в первой и второй теоремах Гёделя (Гильберт, Бернайс, 1982а; 1982б; Успенский, 1982).

Таким образом, аксиоматизация является важным логическим инструментом научного исследования. Выделение аксиом (или постулатов), принимаемых без доказательства, позволяет легче анализировать предлагаемые модели, повышает их предсказательную силу и задаёт строгие правила логического вывода следствий, которые можно подтвердить или опровергнуть эмпирическими данными.

### 3.1.6. Основные положения фантомного анализа

Обобщая теоретические посылки, изложенные в предыдущих разделах этой главы, мы (Choob 1997; 1998; 1999; Choob, Kuznetsova, 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000) предлагаем новый метод исследования органотаксиса растений, применимый в случае редукции некоторых органов в составе листовой серии. Метод основан на поиске явлений, влияющих на позиционную информацию (инсерция, делеция) для поиска абортированных или абластированных филломов и аксиоматическом подходе в применении к выдвигаемым гипотезам интерпретации.

**I.** Как мы рассматривали ранее (см. разделы 3.1.3; 3.1.4), для интерпретации строения растительного организма часто приходится прибегать к формальному введению в структуру не наблюдаемых на растении органов (фантомов). Для того чтобы строго анализировать достоверность предлагаемых моделей интерпретации строения растительного организма, необходимы определённые аксиоматизированные правила (см. раздел 3.1.5), полученные в результате эмпирических обобщений.

Для цветковых растений можно выделить следующие три постулата, предопределяющие введение фантомных органов при интерпретации.

**1.** Новые побеги могут возникать только в пазухах листьев уже существующих побегов. (Этот постулат не работает при моделировании возникновения главной оси эмбриона растения, эктопического возникновения почек (адвентивные почки) и в экспериментальных системах индукции морфогенеза *in vitro*.) Таким образом, если на оси побега возникла боковая ветвь, а соответствующий ей кроющий филлом не наблюдается, при интерпретации в месте прикрепления боковой оси необходимо добавить фантомный лист.

Дополнительно необходимо указать, что число возникающих новых боковых побегов в пазухе филлома может оказаться более 1. Для однодольных (растений со стеблеобъемлющими листьями и иннервацией листа многочисленными пучками) постулируем наличие коллатеральных побегов. При этом медианный побег в пазухе

является наиболее развитым. У двудольных (растений с иннервацией листа малым числом проводящих пучков и узкими листовыми щелями) новые боковые побеги должны составлять восходящую или нисходящую серию.

**2.** Первыми на каждой боковой оси располагаются один или два предлиста (см. раздел 2.1). Для многих однодольных можно постулировать, что единственный предлист повернут спинной стороной к главной оси. Для большинства двудольных можно постулировать наличие двух предлистьев с медианами, расположенными в трансверсальной плоскости. При интерпретации состава листовых серий боковых побегов этот постулат означает, что в случае отсутствия наблюдаемых филломов, в обозначенных позициях необходимо ввести фантомные предлистья. Если хотя бы в одном случае предлистья наблюдаются на живом объекте, их можно считать реальными (абортированными или абластированными) органами.

**3.** Для анализа дальнейшей листовой серии необходимо принять гипотезу об аппроксимации органотаксиса (очерёдный, описываемый дробями Фибоначчи; супротивный; мутовчатый или иной). Если в аппроксимирующем органотаксисе геометрическом объекте есть филлом, а на реальном растении он отсутствует, в рамках выбранной интерпретации необходимо отметить позицию предполагаемого органа, разместив там соответствующий фантомный орган.

**II.** Ключевой момент в морфологическом исследовании – построение пространства логических возможностей гипотез для интерпретации изучаемого объекта. В рамках фантомного анализа эти гипотезы считаются конкурирующими, и основное внимание исследователя должно быть обращено на выбор единственного наиболее адекватного из всех предложенных вариантов интерпретации.

**III.** Начальным этапом эмпирического исследования органотаксиса в фантомном анализе является выявление полиморфизма в строении растительного объекта с целью выявления базовых закономерностей обогащения/обеднения структуры. Именно разнообразие строения отдель-

ных индивидуумов позволяет применить фантомный анализ, не выходя за рамки рода, вида, сорта или генетической линии растений. Если особенности строения консервативны и не удаётся выявить обогащения/обеднения, то необходимо для сравнения привлечь более широкий таксономический круг растительных объектов.

**IV.** Далее в рамках каждой из конкурирующих гипотез необходимо построить интерпретационные схемы. Для «спасения» каждой из конкурирующих гипотез допустимо включение в интерпретацию новых виртуальных точек ветвления и фантомных органов, не противоречащих выдвинутому начальным аксиомам. Однако в конечном итоге в рамках определённой гипотезы каждое из решений должно быть минимизировано: в интерпретационных схемах должно остаться лишь необходимое число фантомов (принцип парсимонии или «экономии мышления»; см. раздел 3.1.3).

**V.** К полученным интерпретациям нужно применить требование стабильности. Оно означает, что при интерпретации обогащения/обеднения структуры новыми элементами предпочтительна интерпретационная модель, которая во всех случаях даёт фантомные органы в одном и том же положении. Если для «спасения» гипотезы в интерпретацию приходится вводить точки ветвления и фантомные органы *ad hoc*, следует считать эту гипотезу недостаточно стабильной и маловероятной.

**VI.** На заключительном этапе после выбора из всех конкурирующих гипотез той, которая даёт наиболее стабильное расположение фантомов в интерпретационной схеме, нужно вновь обратиться к эмпирическому материалу с целью верификации/фальсификации выбранной теоретической модели.

В заключение отметим, что для простых случаев предлагаемая процедура фантомного анализа может быть применена без привлечения методов вычислительного эксперимента. Для этого достаточно простых геометрических соображений.

Таким образом, основываясь на существующих методах теоретической морфологии растений, нам (Choob 1997; 1998; 1999; Choob, Kuznetsova, 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000; Чуб, 2008б) удалось разработать новый метод, заключающийся в аксиоматически строгом применении фантомных (гипотетических) органов для

объективного анализа структуры растительного организма.

## 3.2. Применение метода фантомных филломов к анализу строения луковиц у Amaryllidaceae

### 3.2.1. *Galanthus* как простая модельная система

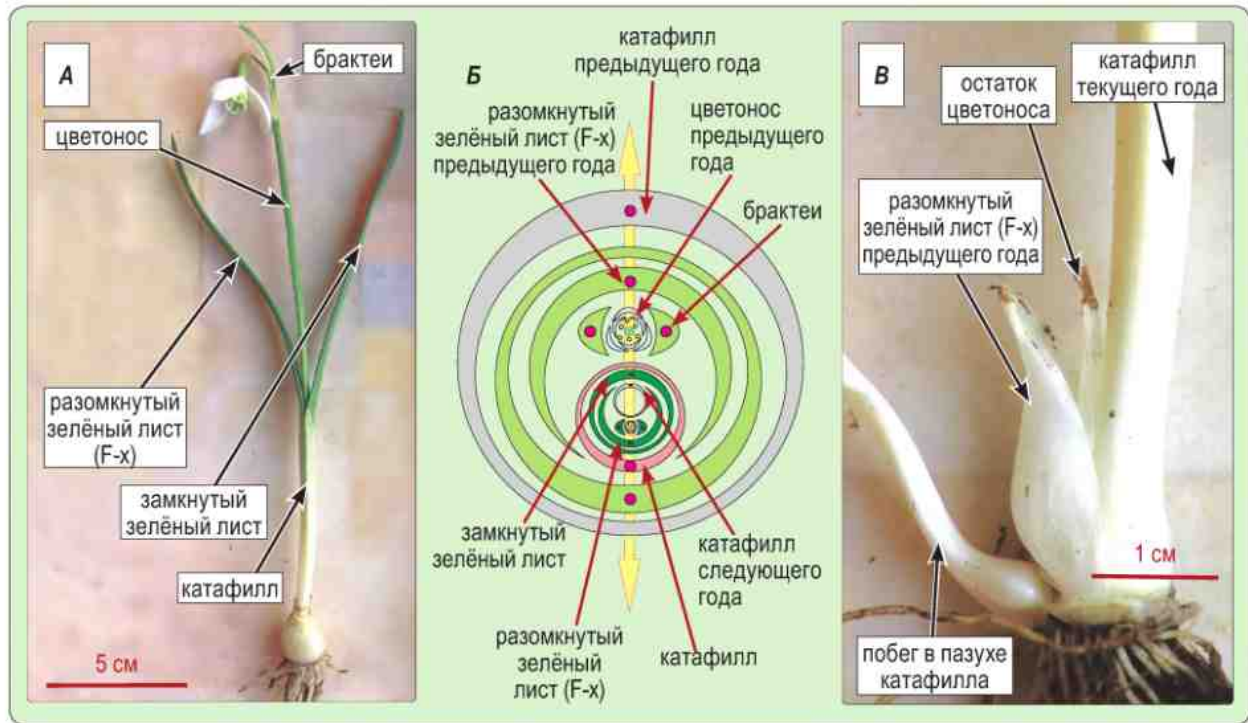
#### 3.2.1.1. Введение

В отношении типа возобновления луковицы у амариллисовых умеренной зоны существуют различные гипотезы. В отечественной (Серебряков, 1952; Артюшенко, 1970; Артюшенко, Щепак, 1982) и зарубежной литературе (Troll, 1954; Rees, 1969; Brunaud, Turlier, 1971) было высказано мнение о моноподиальном возобновлении луковиц у *Narcissus* L., *Leucojum* L., *Galanthus* L. и некоторых других родов Amaryllidaceae.

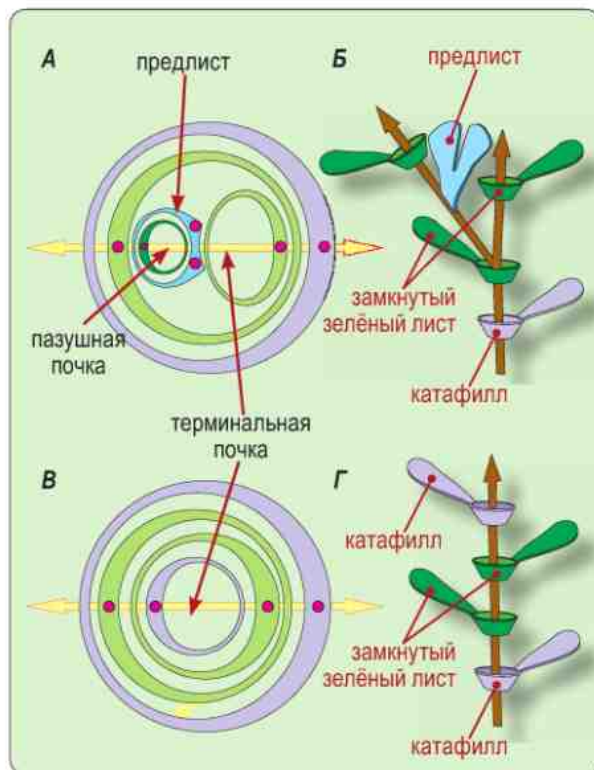
Г. Е. Капинос (1965) указывает, что у садовых форм *Narcissus tazetta* L. возобновление симподиальное, и вопрос о модели роста не может быть решен для этого рода в едином ключе.

По анатомическим данным П. Леваше (Levacher, 1970), возобновление у *Galanthus nivalis* L. также симподиальное. Д. Мюллер-Доблиес считает, что все Amaryllidaceae возобновляются симподиально (Müller-Doblies, 1971).

Таким образом, вопрос о положении почки возобновления и цветоноса для некоторых амариллисовых является до сих пор дискуссионным. В качестве модельного объекта удобен *Galanthus* (рис. 3.9), так как у всех представителей рода достаточно однообразная структура побеговой системы и постоянный состав листовой серии, включающей один катафилл, два зелёных листа (один стеблеобъемлющий и один с разомкнутым основанием) и две брактей на цветоносе. В соцветии один цветок. При стандартном составе листовой серии углы дивергенции в вегетативной части побега редко отклоняются от 180° (Серебряков, 1952; Артюшенко, 1970; Müller-Doblies, 1971). Все это облегчает формализацию исходных данных и последующее применение фантомного анализа.



**Рис. 3.9.** Строение луковицы типичного образца *Galanthus nivalis*. **А** – органы текущего сезона. **Б** – диаграмма: малиновыми точками показаны медианы чешуй; жёлтые стрелки – плоскость, в которой расположены медианы вегетативных листьев (филлотаксис  $\frac{1}{2}$ ). **В** – чешуи луковицы, образовавшиеся из органов предыдущего года



### 3.2.1.2. Конкурирующие гипотезы: моноподиальное и симподиальное возобновление

Для решения вопроса о типе возобновления луковицы главным критерием было положение первой почки возобновления (Капинос, 1965; Артющенко, Щепак, 1982; Artjushenko, 1989). Если почка боковая, то первый лист (предлист) должен лежать спинной стороной к главной оси (Goebel, 1931). Часто на этом листе можно различить две главные жилки (рис. 3.10). Если почка терминальная, то в ней продолжается листовая спираль с

**Рис. 3.10.** Формализованные диаграммы туникатных лукович однодольных с филлотаксисом  $\frac{1}{2}$ . **А** – почка возобновления боковая (симподий). **Б** – схема побеговой системы той же луковицы. **В** – почка возобновления терминальная (моноподий). **Г** – схема побеговой системы той же луковицы. Катафиллы выделены сиреневым, предлист – голубым, листья срединной формации – зелёным цветом



филлотаксисом  $\frac{1}{2}$ , т. е. первый лист почки не является предлистом и имеет только одну главную жилку. В случае, если имеется боковой цветок, этот лист расположен спинной стороной от оси цветоноса.

По схеме побеговой системы *Galanthus nivalis*, предложенной А. Брауном (Braun, цит. по Troll, 1954), цветонос занимает боковое положение, а почка возобновления – терминальное (рис. 3.11). Главная ось несёт один низовой лист (катафилл) с полностью замкнутым основанием и без листовой пластинки, а также два зелёных листа с листовыми пластинками. Нижний зелёный лист имеет замкнутое основание, а верхний зелёный лист специализирован: его основание разомкнуто (Серебряков, 1952).

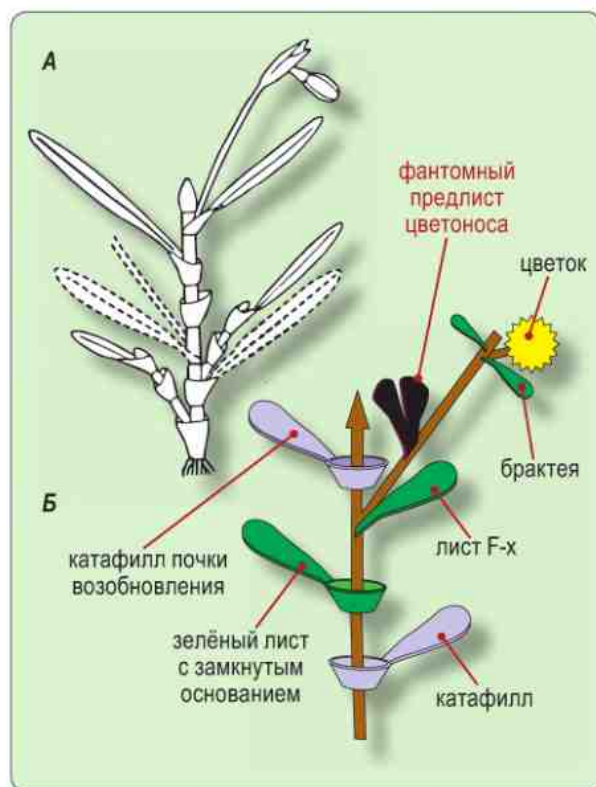
Иногда зелёный лист с разомкнутым основанием называют фертильным (Капинос, 1965; Артюшенко, 1970). Отметим, что «фертильный лист» – интерпретационный термин. Он означает,

что в пазухе листа расположен цветонос. Но если вопрос о положении цветоноса не решён, лучше избегать этого термина. Далее этот лист будем обозначать F-x (*folius X*) (Müller-Doblies, 1971).

Цветок *Galanthus* окружён двумя брактейми (прицветниками), которые возникают под прямым углом к F-x (Артюшенко, 1970; Müller-Doblies, 1971). (Брактеи в данном случае не являются предлистьями, как это ошибочно считали ранее (Irmisch, 1860; Eichler, 1875 и др.). Если цветонос у галантуса считать боковым, то возникает естественный вопрос: почему в его основании нет предлиста? До сих пор этот вопрос не обсуждался. Моноподальная модель предполагает, что предлист боковой оси (цветоноса) редуцирован, т. е. представлен фантомным органом (рис. 3.11). Однако, если предлиста у цветоноса никогда не было, тогда верна симподиальная модель.

Почка возобновления у *Galanthus* расположена между цветоносом и зелёным листом с замкнутым основанием. Она охвачена краями листа F-x. Цветонос находится между F-x и почкой возобновления (Müller-Doblies, 1971). Первый лист почки возобновления (катафилл) имеет одну жилку и развернут спинной стороной от цветоноса. Это позволяет утверждать, что катафилл не является предлистом, что подтверждает моноподальную модель. Для «спасения» симподиальной модели можно предположить, что у почки возобновления в основании имеется фантомный предлист. Тогда катафилл почки возобновления можно интерпретировать как второй лист в новой листовой серии, а первый лист (предлист) редуцирован.

Итак, для предпочтения моноподальной или симподиальной модели необходимо выяснить, в какой позиции произошла редукция предлиста: при цветоносе или при почке возобновления.



**Рис. 3.11.** Интерпретация строения луковицы *Galanthus* в рамках моноподальной модели **A** – (по Troll, 1954). **Б** – формализованное представление в рамках фантомного анализа (по Чуб, Кожевникова, 1999)

### 3.2.1.3. Способ формализации исходных данных и аксиоматизация

Первым шагом исследования является формализация расположения органов в горизонтальном сечении. Это не новый приём. Его плодотворно использовали для анализа структуры луковиц (Irmisch, 1860; Капинос, 1965; Дзидзигури, 1976; Артюшенко, Щепак, 1982 и др.). Растения анализировали под бинокулярной лупой, удаляя последовательно чешуи. Положение центральной жилки у кольцевых чешуй

определяли по пазушным почкам, чешуе F-x, остаткам цветоноса. Предполагали, что взаимная ориентация развитых органов текущего сезона и органов, заложившихся в почке возобновления, может быть экстраполирована и на запасующие чешуи прошлого года. Если цветоносов было два, их нумеровали в порядке зацветания. Результаты анализа отражали на диаграммах с соблюдением анализа наблюдаемых углов дивергенции между органами.

На втором этапе анализа диаграммы интерпретировали формально по следующим аксиоматическим правилам (Choob, 1997; 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; Чуб, 2008б).

1. Первым на каждой боковой оси располагали предлист, повернутый спинной стороной к главной оси. Если хотя бы в одном случае предлист можно было наблюдать, считали его реальным органом, в противном случае считали его фантомным.
2. Каждый следующий лист располагали под углом  $180^\circ$  к предыдущему (исключительные случаи, когда реальный филлотаксис отклонялся от  $\frac{1}{2}$ , оговариваются ниже).
3. Если позиция следующего листа на схеме не совпадала с наблюдаемой, вводили дополнительные фантомные листья, пока не добивались совпадения формального и наблюдаемого органотаксиса.
4. Точки ветвления на оси вводили только в пазухах наблюдаемых или фантомных листьев. В результате для каждой диаграммы получали несколько формальных интерпретационных схем.

На третьем этапе полученные схемы разделяли на два класса: моноподиальные и симподиальные. Следуя принципу «экономии мышления», из каждого класса выбирали схемы, содержащие минимальное число фантомных листьев. Формальное предпочтение отдавали модели, в которой содержалось меньше фантомных листьев.

На последнем этапе оценивали устойчивость моноподиальной и симподиальной моделей. Более устойчивой считали модель, которая давала фантомные органы в одних и тех же позициях. Если расположение фантомных органов заметно изменялось в зависимости от типа диаграмм, модель считали неустойчивой (менее вероятной, с нестабильной позиционной информацией).

### 3.2.1.4. Принцип подбора растений для анализа

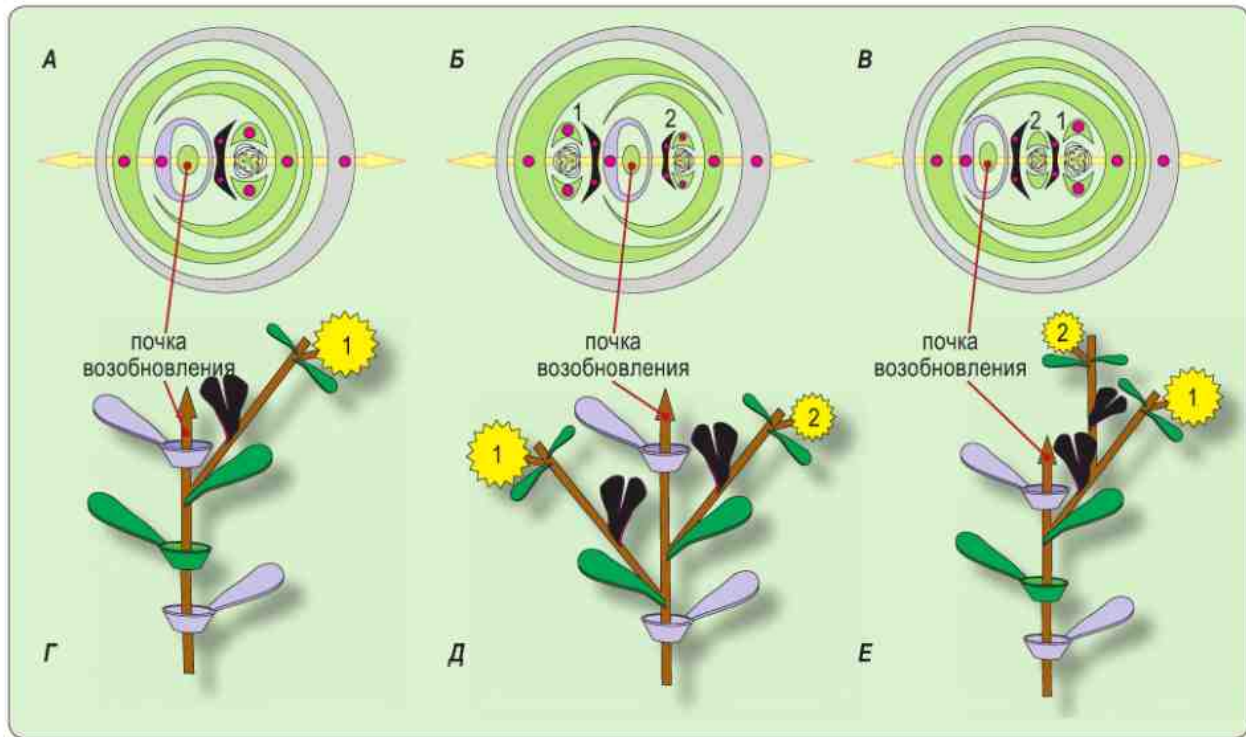
Мюллер-Доблиес (Müller-Doblies, 1971) приводит в качестве важного аргумента расположение дополнительных органов (вегетативных почек или цветоносов), изредка возникающих у растений *Galanthus*. Рассмотрим этот вопрос более подробно. Если принять моноподиальную модель, то у *Galanthus* нет терминальной флоральной единицы (Hauptfloreszenz), т. е. соцветие можно интерпретировать как интеркалярное, состоящее из одной флоральной единицы (Кузнецова, 1987; Kuznetzova, 1988). На моноподиально возобновляющемся побеге есть флоральная зона, представленная единственным цветоносом в пазухе листа F-x (рис. 3.11).

Закономерности расположения цветков должны выдерживаться и в более протяженной флоральной зоне. Например, вероятно нахождение побегов, несущих два цветоноса. Теоретически возможно два варианта.

1. На главном побеге появляется два листа F-x, каждый из которых имеет по пазушному цветоносу. В этом случае цветоносы должны составлять единую флоральную зону на оси, и можно ожидать, что первым открывается нижний цветок, вторым – расположенный ближе к почке возобновления (Кузнецова, 1987). Почка возобновления должна находиться между цветоносами (рис. 3.12).
2. Второй цветонос может оказаться осью третьего порядка, расположенной в пазухе редуцированного листа на цветоносной оси второго порядка. Тогда на главной оси должен быть один лист F-x, в пазухе которого расположен монохазий (рис. 3.12). Порядок зацветания определяется структурой монохазия.

Оба этих варианта обсуждаются Мюллер-Доблиесом (Müller-Doblies, 1971), причём первый считается ошибочным.

Структура луковиц *Galanthus* с тремя зелёными листьями также часто служит аргументом при решении вопроса о типе возобновления (Müller-Doblies, 1971). Ряд работ указывает на это отклонение, однако диаграммы расположения дополнительных листьев не были приведены (Артюшенко, 1970, с.51; Андриенко и др., 1992). Таким



**Рис. 3.12.** Прогноз органотаксиса на основании моноподиальной модели при обогащении соцветия вторым цветоносом (по Чуб, Кожевникова, 1999). **А, Г** – растение с одним цветоносом. **Б, Д** – флоральная зона захватывает материнский побег. Цветок №1 и цветок №2 находятся по разные стороны от почки возобновления. **В, Е** – дополнительный цветок входит в состав монохазия. Цветок №2 расположен между почкой возобновления и цветоносом №1. Обозначения см. рис. 3.9 и 3.11

образом, наиболее интересными для формальной интерпретации могли оказаться растения с двумя цветоносами или с увеличенной листовой серией.

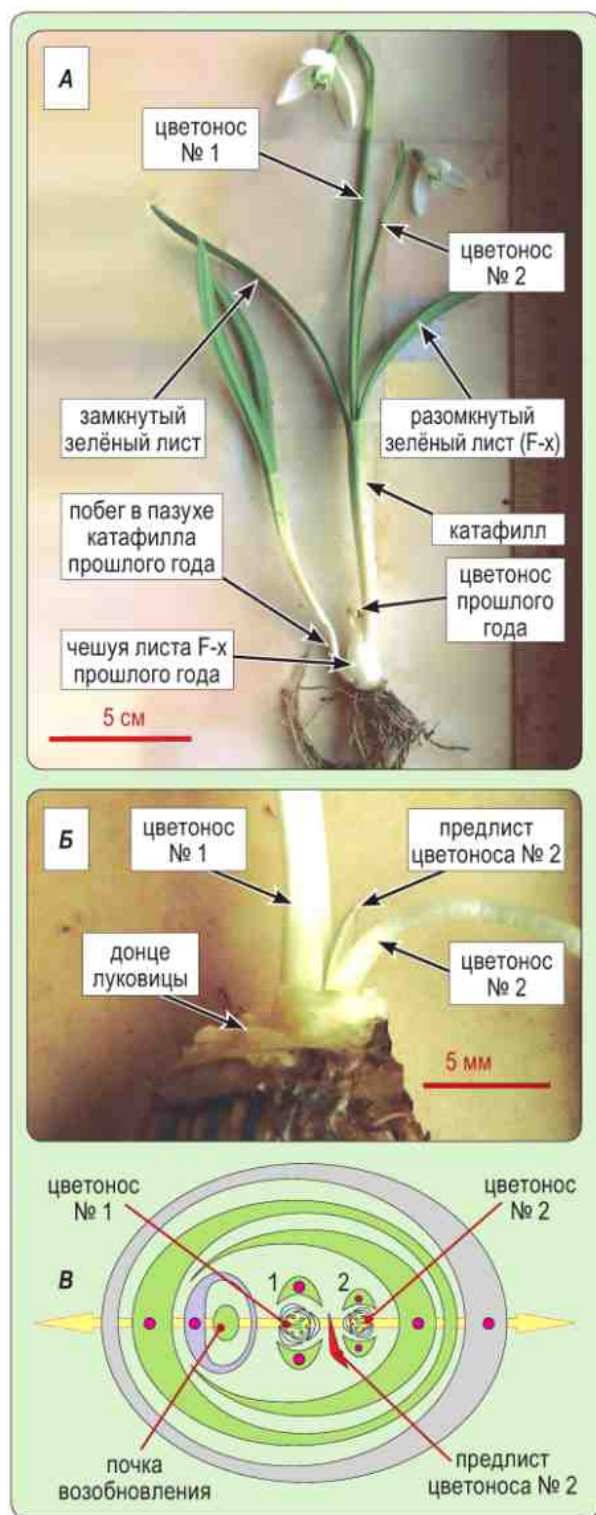
### 3.2.1.5. Растительный материал

Из природной популяции *Galanthus woronowii* Losinsk. (окр. г. Туапсе, Краснодарский край) в период с 25 марта по 1 апреля 1996 г. выбирали растения, имеющие по два цветоноса, окружённых общим катафиллом. Кроме того, для сравнения были собраны цветущие растения с одним цветоносом. Сборы *G. nivalis* L. проводили 10–20 апреля 1996 г. среди растений клона, культивируемого в условиях средней полосы России (Владимирская обл., Гусь-Хрустальный район, ст. Заколпье) (рис. 3.13).

Выбирали растения, имеющие либо по два цветоноса на одном побеге, либо по три зелёных листа на побеге. Для сравнения из того же клона были выбраны растения с двумя зелёными листьями и одним цветоносом.



**Рис. 3.13.** Растительный материал. Из популяции *Galanthus nivalis* L. выбирали либо растения с двумя цветоносами, либо растения с тремя зелёными листьями (избыточная листовая серия)



**Рис. 3.14.** Расположение дополнительного цветоноса и его предлиста у *Galanthus nivalis*. **А, Б** – фотографии. **В** – диаграмма расположения органов луковицы

### 3.2.1.6. Результаты наблюдений и их интерпретация методом фантомного анализа

Внутри рода *Galanthus* состав листовой серии и структура побега считаются достаточно консервативными (Артюшенко, 1970). Поэтому в дальнейшем мы не будем различать исследованные виды, а сосредоточимся на анализе структурных типов. Для упрощения будем приводить только центральные части диаграмм, соответствующие развитым органам текущего сезона, и позицию первого листа в почке возобновления.

**Растения с двумя цветоносами.** Оси с двумя цветоносами имели по два зелёных листа, один из которых – с незамкнутым основанием (F-x). Второй цветонос располагался всегда между первым цветоносом и листом F-x (рис. 3.14). В одном из исследованных случаев (*G. nivalis*) в основании второго цветоноса была обнаружена небольшая бесцветная чешуйка. (Анализ чешуйки прошлого года показал, что побеги имели только один цветонос.)

Положение первого листа в почке возобновления не отличалось от нормального: катафилл был повернут главной жилкой на 180° относительно листа F-x.

Чешуйка в основании второго цветоноса была интерпретирована как предлист (Чуб, Кожевникова, 1999). Она расположена между двумя цветоносами спинной стороной к первому цветоносу (рис. 3.14, **Б**). Таким образом, второй цветонос может быть боковым по отношению к первому. Это подтверждается порядком зацветания и взаимным расположением органов. Поскольку чешуйка есть не у всех экземпляров, можно утверждать, что предлист в основании второго цветоноса часто редуцируется.

В рамках моноподиальной модели боковая группировка в интеркалярном соцветии является монохазием. Тогда на оси первого цветоноса должен быть фантомный предлист, а также ещё один фантомный лист, в пазухе которого размещается второй цветонос с реальным (часто редуцированным) предлистом (рис. 3.15, **Б**).

Кроме того, эти цветоносы можно рассматривать как нисходящие сериальные, развившиеся в пазухе листа F-x (Серебряков, 1952). В этом случае схема более компактна и требует одного

фантомного предлиста у первого цветоноса (рис. 3.15, *B*). Но остаётся непонятным, почему развитый предлист мы обнаружили у менее развитого цветоноса, а у более развитого первого он отсутствует. Кроме того, для однодольных растений более свойственны коллатеральные, а не сериальные почки (Серебряков, 1952).

Симподиальная модель дает схему с фантомным листом у почки возобновления (рис. 3.15, *A*). Схема такая же компактная, как и моноподиальная (рис. 3.15, *B*). Это не позволяет формально предпочесть какую-либо из моделей возобновления луковицы.

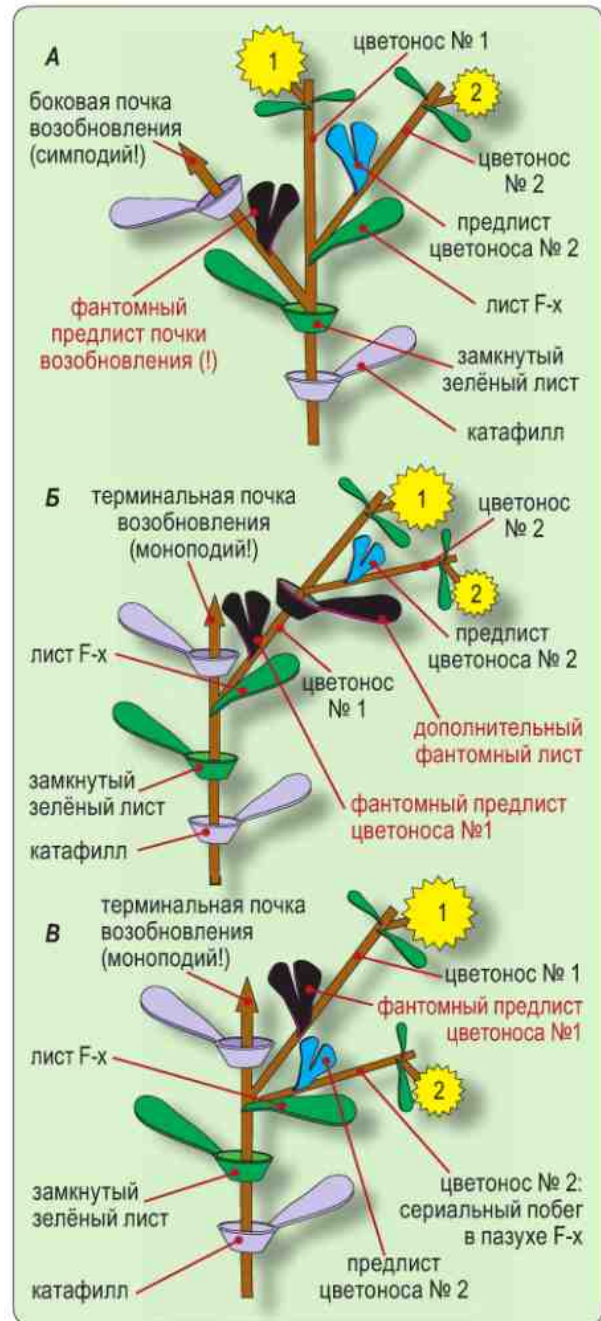
**Растения с избыточной листовой серией.** Увеличение числа листьев в серии происходит за счет дополнительного зелёного листа с замкнутым основанием. При этом положение листа F-x варьирует от 180° до 90° относительно предыдущего листа (рис. 3.16). Тем не менее почка возобновления не меняет ни своего положения, ни филлотаксиса.

Отсюда следует, что расположение органов почки возобновления и сама её закладка не зависят от положения листа F-x. Это подтверждает вывод о том, что охват почки краями листа F-x не может быть достаточным критерием расположения почки выше этого листа (Müller-Doblies, 1971).

В рамках моноподиальной модели необходимо ввести два фантомных листа: фантомный лист на главном побеге и фантомный предлист на боковом побеге (рис. 3.17). При этом F-x лист располагается на боковой оси, а цветонос терминирует ось, несущую лист F-x (чего не было в предыдущих схемах на рис. 3.15). Чтобы устранить и это противоречие, в схему пришлось бы ввести дополнительный фантомный предлист для цветоносной оси третьего порядка (на рис. 3.17 не показано).

Симподиальная модель предполагает всего лишь один дополнительный фантомный лист (предлист почки возобновления). В рамках этой модели лист F-x всегда остаётся на главном побеге (рис. 3.18).

Таким образом, анализ структуры побега со сдвигом филлотаксиса в избыточной листовой серии у *Galanthus* позволяет нам предпочесть модель симподиального возобновления луковицы, которая наиболее полно и компактно описывает все проведённые наблюдения.

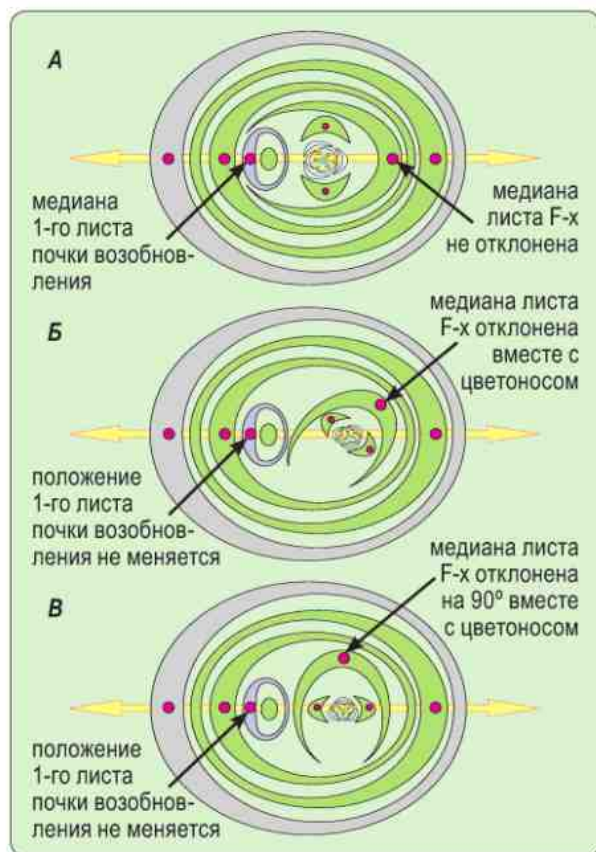


**Рис. 3.15.** Возможные интерпретации системы ветвления для растений *Galanthus* с двумя цветоносами. **A** – в рамках симподиальной модели необходим один фантомный лист: предлист почки возобновления. **B** – вариант «спасения» моноподиальной модели: для того чтобы цветонос №1 оказался между цветоносом №2 и почкой возобновления необходим дополнительный фантомный лист. **B** – «спасение» моноподиальной модели при помощи постулата о сериальных цветоносах в пазухе листа F-x (по Чуб, Кожевникова, 1999)

### 3.2.1.7. Сравнение устойчивости моделей

Симподиальная модель является более устойчивой, поскольку на всех минимальных схемах она дает фантомный лист в одном и том же положении, а именно – в основании почки возобновления (рис. 3.15, 3.18). При совмещении позиций катафилла почки возобновления на разных схемах совпадают положения не только фантомного предлиста, но и позиции соцветия, листа F-x и нижележащего зелёного листа.

Моноподиальная модель дает менее устойчивый результат. При аналогичном совмещении схем на рис. 3.15 и 3.17 заметно варьирует стру-



**Рис. 3.16.** Диаграммы расположения органов у растений *Galanthus* с избыточной листовой серией (по Чуб, Кожевникова, 1999). **A** – медиана дополнительного листа лежит в той же плоскости, что и у остальных листьев. **B** – отклонение медианы F-x на небольшой угол. **V** – отклонение медианы F-x на  $90^\circ$  не оказывает влияния на закладку почки возобновления в пазухе листа F-(x-1) и на пространственное расположение её первого листа

ктуре боковой оси (один или два фантомных листа на рис. 3.15; два фантомных листа на рис. 3.17). Кроме того, в одном из вариантов фантомный лист находится на главной оси, при этом позиция F-x не совпадает с предыдущими.

Таким образом, моноподиальная модель всякий раз интерпретирует избыточные диаграммы *ad hoc*. Симподиальная модель, несомненно, лучше отражает особенности архитектуры побеговой системы растения *Galanthus*.

### 3.2.1.8. Обсуждение

#### Выводы о модели возобновления у *Galanthus*.

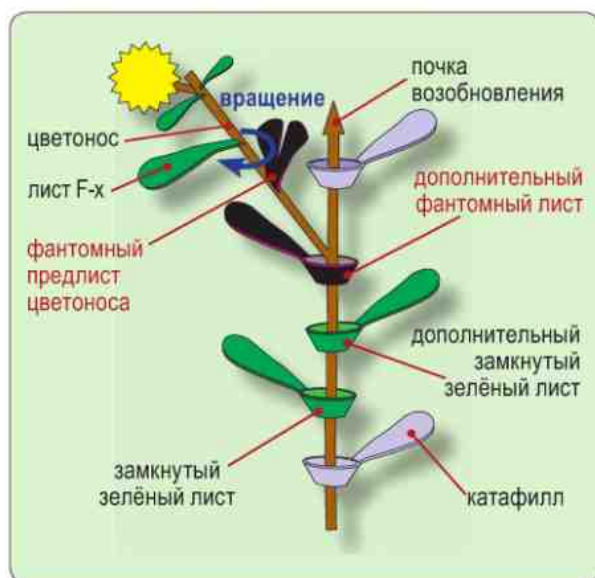
Положение единственного органа можно интерпретировать несколькими способами, что затрудняет исследование структуры побеговой системы. Тогда необходимо проанализировать растения с избыточным(и) органом(ами). Избыточный орган должен подчиняться общим закономерностям архитектуры растения. Далее нужно построить все объективно возможные интерпретации, и выбрать ту из них, которая наилучшим образом опишет все наблюдения.

Анализ положения избыточных органов сделан в работе (Капинос, 1965), где описано симподиальное возобновление *Narcissus tazetta* (избыточной является вторая почка возобновления при цветоносе). Расположение избыточных органов служит для обоснования симподиальной модели (Müller-Doblies, 1971).

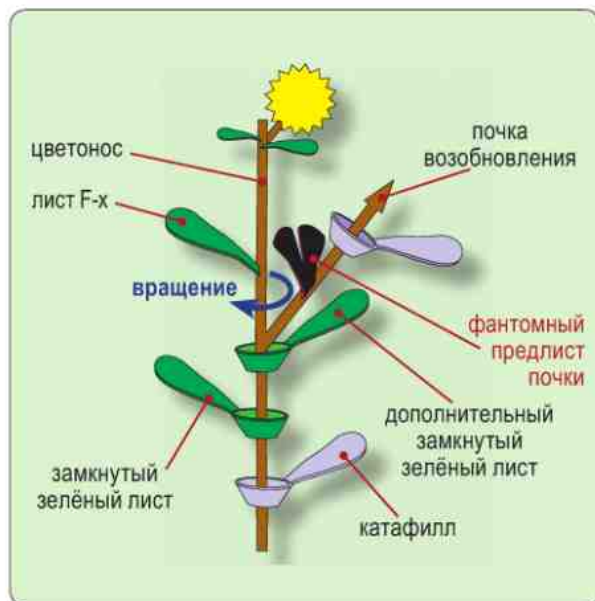
Сопоставляя полученные схемы, можно сделать вывод, что группировка из двух брактеей и цветка терминальная (Hauptfloreszenz), а второй цветонос – паракладий (в терминах Troll, 1954). Почка возобновления расположена в пазухе зелёного листа, предшествующего F-x. В основании почки возобновления находится позиция, занятая фантомным предлистом (результат устойчивый). Вероятно, именно здесь находится абластированный (реальный) предлист.

Симподиальные модели для *Galanthus* уже были опубликованы (рис. 3.19), однако первый наблюдаемый лист почки возобновления до сих пор считался предлистом с неправильной ориентацией (Müller-Doblies, 1971). Особенности этого листа, в частности единственную главную жилку и его расположение, не были объяснены.

Предлагаем считать катафилл почки возобновления не первым, а вторым в новой листовой серии (Choob, 1997; 1999; Чуб, Кожевникова,



**Рис. 3.17.** Интерпретация системы ветвления у растений *Galanthus* с избыточной листовой серией в рамках моноподиальной модели (по Чуб, Кожевникова, 1999). Для объяснения вращения листа F-x на главной оси необходимо ввести дополнительный фантом



**Рис. 3.18.** Интерпретация системы ветвления у растений *Galanthus* с избыточной листовой серией в рамках симподиальной модели (по Чуб, Кожевникова, 1999). Поскольку в норме происходит смещение медиан брактеей от плоскости двурядного листорасположения, вращение листа F-x находит естественное объяснение и не требует введения дополнительных фантомных листьев

1999). Первым является абластированный предлист (рис. 3.15).

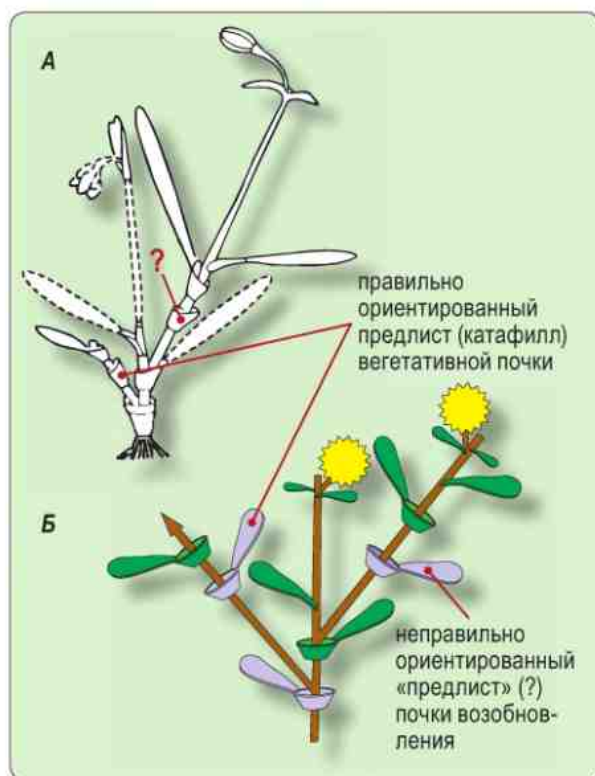
**Верификация полученных результатов.** Полученный на основании симподиальной модели прогноз нуждался в подтверждении новыми наблюдениями. С целью обнаружения редуцированного филлома на месте предсказанного адоссированного фантомного предлиста почки возобновления были проведены повторные наблюдения (Choob, 1999). Из 30 луковиц *G. nivalis* в одном случае действительно удалось наблюдать абортинированный лист в положении, предсказанном симподиальной моделью (рис. 3.20).

Интересно отметить, что у *Galanthus woronowii* иногда наблюдается срастание листа F-x с осью цветоноса (рис. 3.21). Такое срастание кажется более вероятным в том случае, когда филлом принадлежит той оси, с которой произошло срастание. По-видимому, один из краев листа претерпел сдвиг вверх по оси (к брактеем), что и вызвало его аномальную структуру. Это наблюдение может служить косвенным доказательством симподиальной модели возобновления луковицы у *Galanthus*.

### 3.2.2. Ритмологические особенности ветвления у *Narcissus*

#### 3.2.2.1. Введение

У рода *Narcissus* L. описаны два типа возобновления луковиц: моноподиальное (Капинос, 1965; Артюшенко, Щепак, 1982; Rees, 1969), которое считается преобладающим, и симподиальное (Капинос, 1965). Однако прямые наблюдения за закладкой цветоноса у *Narcissus tazetta* L. предполагают другую интерпретацию. Достаточно сравнить опубликованные фотографии (Rees, 1969) с данными, представленными Леваше (Levacher, 1970), который провел аналогичное исследование для *Galanthus*. Апикальная меристема разрастается, образуя широкий конус, а в пазухе предыдущего листа отмечено развитие почки возобновления. Правильность этих наблюдений не вызвала сомнений даже у тех, кто работает в рамках моноподиальной модели (Brunaud, Turlier, 1970). У *Narcissus* и *Galanthus* раннее развитие происходит одинаково (Капинос, 1965; Levacher, 1970).



**Рис. 3.19.** Интерпретация побеговой системы *Galanthus nivalis* в рамках симподиальной модели (по Müller-Doblies, 1971). Знаком «?» обозначен неправильно ориентированный катафилл (спинной стороной от материнского побега)



**Рис. 3.20.** Предлист почки возобновления *Galanthus nivalis* в положении, предсказанном на основании фантомного анализа в рамках симподиальной модели

Возможно развитие дополнительной почки возобновления у *N. tazetta* f. *flore-pleno* (Капинос, 1965). К сожалению, положение центральной жилки листьев на приведённых диаграммах не обозначено и формальный анализ данных невозможен.

Полученные данные о структуре побеговой системы *Galanthus* (Чуб, Кожевникова, 1999; см. раздел 3.2.1) позволяют предположить, что у всех представителей рода *Narcissus* возобновление также является симподиальным. Исходное состояние формальных схем в рамках фантомного анализа то же самое, что и у *Galanthus* (рис. 3.22–3.24). Можно предположить наличие фантомного предлиста как при основании цветоноса, так и при основании почки возобновления. Для более корректного решения вопроса была проанализирована морфология нарциссов с дополнительными органами (Чуб, Кожевникова, 2000).

### 3.2.2.2. Модельный объект

В качестве модельного объекта мы избрали *Narcissus bulbocodium* L. Тип возобновления луковицы этого вида нарцисса не был исследован. Публикаций по моделированию побеговой системы *N. bulbocodium* не удалось найти. Вероятно, его строение аналогично строению остальных представителей рода. Мелкие размеры луковиц и относительно малая распространённость также затрудняли морфологическое исследование этого объекта.

Можно предположить, что у *N. bulbocodium*, как и у *Galanthus*, достаточно стабильная листовая серия. Часто побег развивает всего лишь два зелёных листа. Если зелёные листья гомологичны листьям галантуса, то можно ожидать, что один из них имеет кольцевое прикрепление, а второй разомкнут. Разомкнутый лист будем называть F-х (Müller-Doblies, 1971).

Соцветие одноцветковое, с плёнчатым покрывалом, возникающим в результате срастания двух брактеей. Лист F-х охватывает цветонос, за которым расположена почка возобновления (рис. 3.22). Первый лист почки возобновления (катафилл) повернут на 180° по отношению к цветоносу. Формальная схема аналогична подснежнику, за исключением того, что *N. bulbocodium* имеет два дополнительных катафилла. Отмечено (Bowles, 1934), что у *N. bulbocodium*



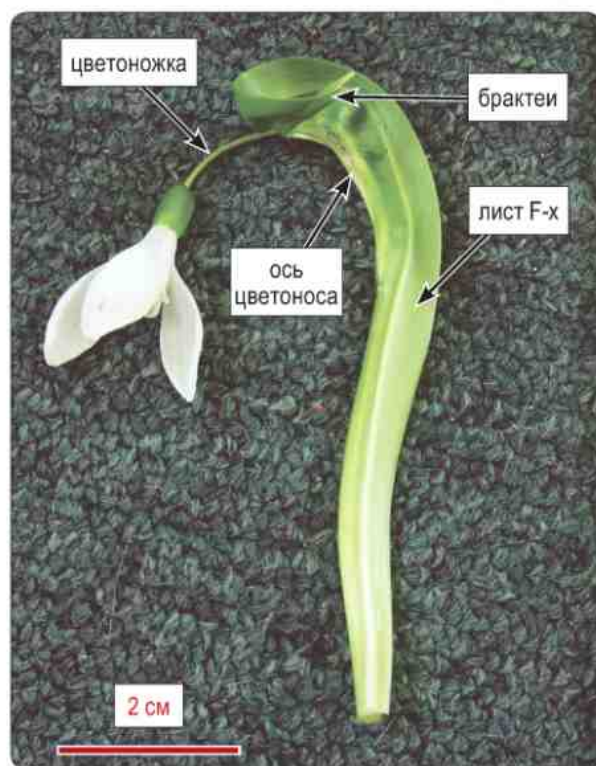


Рис. 3.21. Срастание листа F-x с осью цветоноса и брактей у *Galanthus woronowii*

в составе листовой серии бывают следующие вариации: один зелёный лист (у африканских популяций), 2 или 3 листа (у испанских и португальских), 4–5 зелёных листьев (в климате Англии).

Для анализа были взяты растения *N. bulbocodium* (коммерческие луковицы сорта 'Hoop Reticoat'), находящиеся в состоянии зимнего покоя (ноябрь–декабрь 1996 г.).

### 3.2.2.3. Наблюдения и результаты анализа

***Narcissus bulbocodium*.** Луковица *N. bulbocodium* состоит из чешуй прошлого сезона вегетации (1996), развитых листьев текущего сезона (1997) и заложённой почки возобновления (1998). Ёмкость почки в декабре не определяли, ориентировали только ее первый лист (рис. 3.22).

Все диаграммы можно разделить на два типа: 1) отцветшие в предыдущий сезон и 2) только вегетировавшие. В одном из исследованных случаев произошла закладка цветоноса, однако он был абортированным, и растение не цвело. Этот

экземпляр считали отцветшим, поскольку у него имелся лист F-x.

Первая чешуя была сухая, кольцевая, две последующие – кольцевые сочные. Под ними располагалась боковая почка, первый лист которой располагался спинной стороной к следующему кольцевому листу. Под четвёртой замкнутой чешуей были обнаружены ещё одна почка, остаток цветоноса и незамкнутая чешуя – остаток листа F-x. Между чешуей F-x и остатком цветоноса располагалась третья почка, первый лист которой повернут спинной стороной к цветоносу. В составе почки были два катафилла и один примордий, природу которого установить не удалось.

Третью почку можно интерпретировать как боковую, расположенную в пазухе листа F-x. Таким образом, цветонос может занимать только терминальное положение, поскольку и пазуха листа F-x, и пазуха второго зелёного листа заняты почками.



Рис. 3.22. Интерпретация строения луковицы *N. bulbocodium* методом фантомного анализа (по Чуб, Кожевникова, 2000). Обозначения см. на рис. 3.24

Первый лист второй почки (в отличие от остальных почек) был развернут главной жилкой от цветоноса. В листовой серии первой и второй почек было по 5 листьев: три катафилла (нет отчётливой листовой пластинки) и два зелёных листа (лист, предшествующий соцветию с разомкнутым основанием). Почка возобновления в обоих случаях находится по другую сторону от листа F-x, первый лист ориентирован главной жилкой против цветоноса. Поскольку пазуха листа F-x на момент наблюдения не занята, а также из-за меньшего числа развитых органов в почке 2 и почке 3, можно сделать вывод о том, что закладка этих почек заметно разделена во времени.

В некоторых случаях в почках 1 и 2 наблюдали дополнительный зелёный лист с незамкнутым основанием и сопровождающий его второй цветонос. Первым зацветал цветонос, расположенный между почкой возобновления и вторым цветоносом. Дополнительный зелёный лист обычно нарушал филлотаксис и был развернут под углом до 90° относительно предыдущего листа F-x.

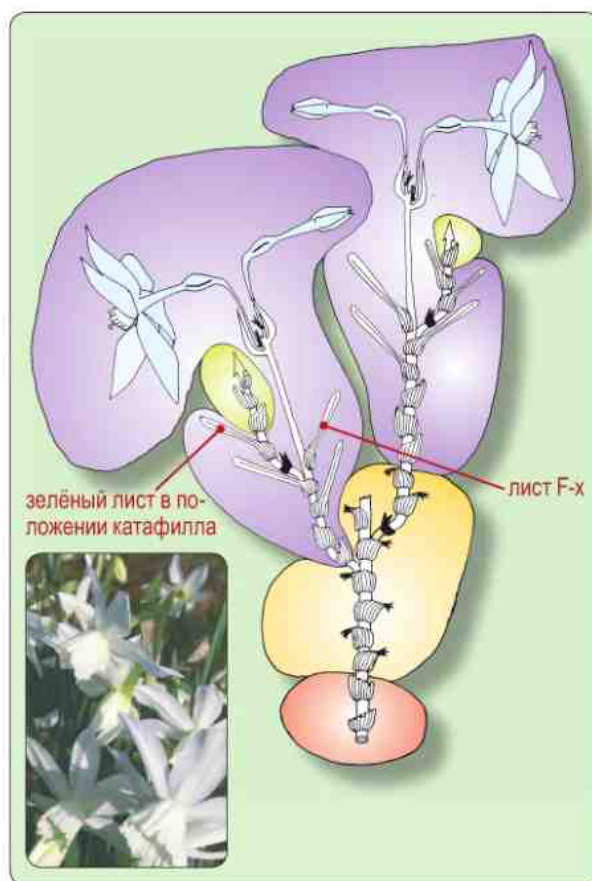
Самый развитый цветонос был интерпретирован как терминальный (Hauptfloreszenz), а второй по степени развития – как боковой (паракладий) (Чуб, Кожевникова, 2000). В любом случае почка возобновления всегда была расположена в пазухе зелёного листа с кольцевым основанием.

Таким образом, как и у *Galanthus* (Чуб, Кожевникова, 1999), возобновление луковицы у *N. bulbocodium* является симподиальным. В отличие от *Galanthus*, у нарцисса пазуха листа F-x при главном соцветии может быть занята не паракладием, а дополнительной почкой, несколько отстающей в закладке и развитии от почки возобновления. Появление дополнительного цветоноса у *N. bulbocodium* сопровождается развитием еще одного зелёного листа с незамкнутым основанием.

***Narcissus triandrus*.** Из сортов нарцисса трёхчленного наиболее распространён сорт 'Thalia'. Были исследованы коммерческие образцы, поставляемые из Голландии. К отличительным особенностям *N. triandrus* cv. 'Thalia' можно отнести замену катафилла почки возобновления на лист срединной формации, за которым следуют несколько низовых листьев (рис. 3.23). Первый зелёный лист почки развивается одно-

временно с цветоносом главной оси, тогда как катафиллы служат пробивными листьями только в следующем сезоне. Таким образом, у сорта 'Thalia' происходит ритмологический сдвиг, заключающийся в том, что не все филломы одного побега развиваются в течение одного сезона: первый развивается в предыдущем году, тогда как все последующие (+ еще один лист после точки ветвления) развиваются в следующем году. Ритмологический сдвиг сопровождается соответствующими морфо-физиологическими изменениями филломов листовой серии.

Среди луковиц *N. triandrus* cv. 'Hawera' был обнаружен экземпляр, несущий дополнительные органы среди чешуй предыдущего сезона (1996). В центре располагались два цветоноса, каждый из которых был охвачен незамкнутой чешуёй.



**Рис. 3.23.** Схема строения луковицы *N. triandrus* cv. 'Thalia'. В положении катафилла почка возобновления несёт зелёный лист, развивающийся вместе с цветоносом (по Чуб, Кожевникова, 2000). Обозначения см. на рис. 3.24

С обеих сторон от цветоносов находились побеги, один из которых был заключён в незамкнутую чешую. Положение главной жилки в обоих случаях отличалось от ожидаемого (сдвиг филлотаксиса).

Исходя из наблюдений, проведённых на *N. bulbocodium*, один из цветоносов можно интерпретировать как терминальный, а второй – как боковой. К сожалению, у *N. triandrus* побег в пазухе разомкнутого листа при цветоносе не развивался, поэтому прямо указать боковой и терминальный цветоносы было невозможно. Оба цветоноса могли быть боковыми, но и в этом случае почки возобновления не были терминальными. Одна из почек заключена в пазухе разомкнутого листа и имела аномальную структуру: предлист отсутствует, а первый катафилл разомкнут.

***Narcissus cyclamineus*.** Для исследования *N. cyclamineus* были использованы сорта 'February Gold', 'Jack Snipe', 'Jetfire' и 'Tête-à-tête'. Первые три сорта не показали развития дополнительных органов: листовая серия заканчивалась замкнутым листом, а в верхней части побега были почка возобновления, лист F-x и цветонос (рис. 3.24, A–B). Иногда рядом с почкой возобновления закладывается дополнительная (коллатеральная) почка. Однако у *N. cyclamineus* cv. 'Tête-à-tête' пазуха листа F-x часто бывает занята новым побегом. Если ветвление происходило в тот же сезон, что и развитие терминального цветоноса (силлептическое ветвление), то боковой побег был представлен паракладием (рис. 3.24, E). При полептическом ветвлении (после периода покоя, на следующий сезон) в пазухе F-x формируется вегетативный побег (рис. 3.24, Г). Из ритмических особенностей отметим, что в луковице содержалось две генерации развивающихся цветков для текущего сезона (1997) и две генерации остатков цветоносов от предыдущего сезона (1996). Эти генерации разделены трёхлистной серией, в то время как между цветоносами разных сезонов закладывается по 4 листа (два катафилла и два зелёных).

Таким образом, у *N. cyclamineus* cv. 'Tête-à-tête', поставляемых из Голландии, как правило формируются два элемента симподия за один сезон, причём у главной почки возобновления, образующейся при силлептическом ветвлении, катафиллы не формируются. При выращивании

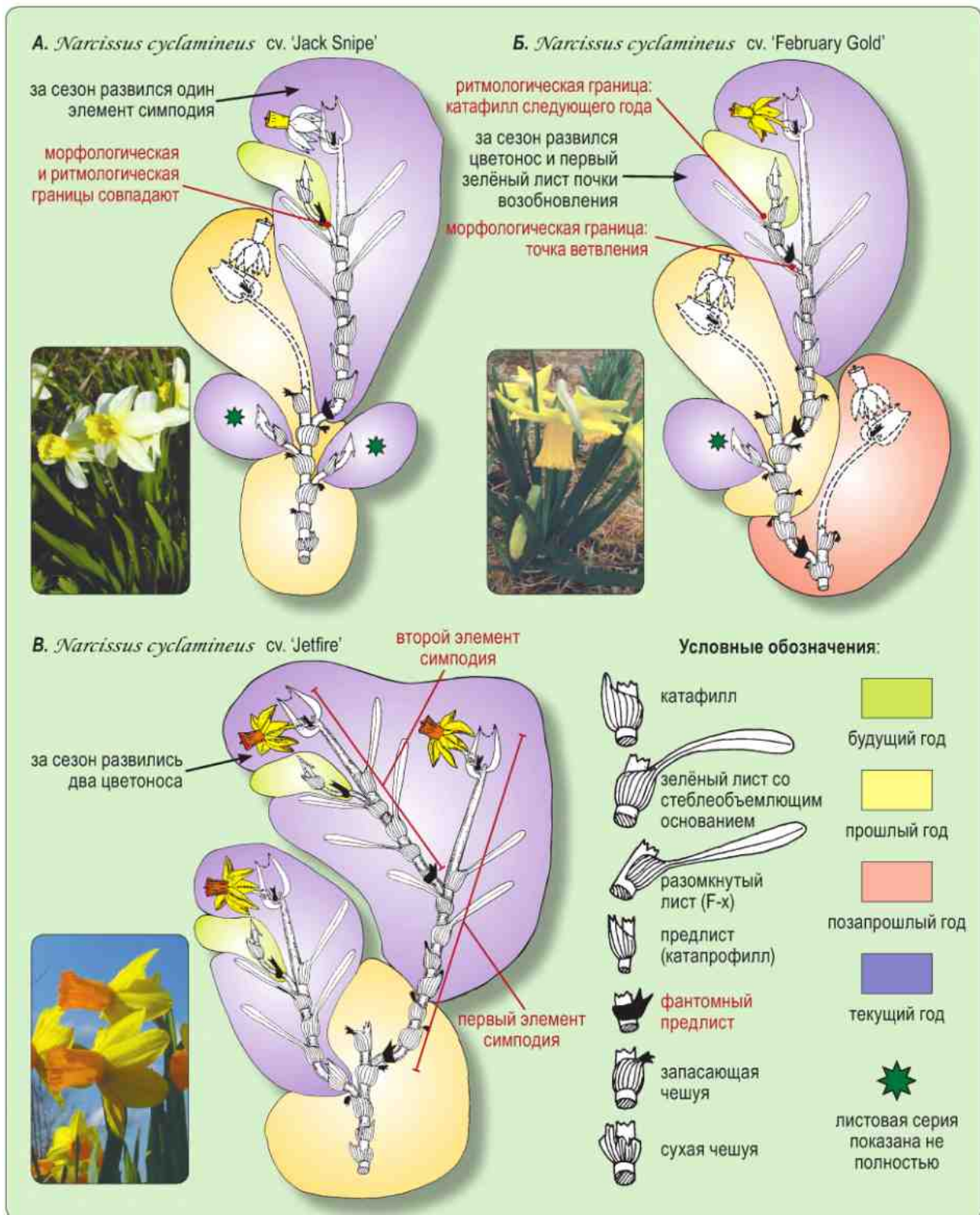
таких луковиц в открытом грунте наблюдается две волны цветения, соответствующие нижнему и верхнему элементам симподия, что, во-видимому, и объясняет популярность *N. cyclamineus* cv. 'Tête-à-tête' в качестве выгоночного растения. При длительном культивировании в климатических условиях России в течение одного сезона формируется только один элемент симподия и силлептическое ветвление возможно только в пазухе листа F-x.

Обобщая, можно сказать, что структура побеговой системы является не видовым признаком, а, скорее, сортовой особенностью, по-разному проявляющейся в различных климатических условиях, что также было отмечено в литературе (Капинос, 1965).

***Narcissus canaliculatus* и *Narcissus tazetta*.** Поскольку развитие дополнительных почек отчасти описано у *N. tazetta* (Капинос, 1965), эти виды были также включены в исследование (Чуб, Кожевникова, 2000). Проводили анализ луковиц *N. canaliculatus* Guss., *N. papyraceus* Ker-Gawl. (сорт 'Paper White'), *N. tazetta* (сорта 'Grand Sole d'Or', 'Erlcheer', 'Grande Primo') и гибрид между *N. tazetta* и *N. poëticus* L. – сорт 'Geranium' (о происхождении сортов см. Bowles, 1934).

Листовые серии луковиц сорта 'Geranium' не отличались по структуре от описанных у *N. poëticus* (Капинос, 1965) и не имели дополнительных органов. Среди двух других сортов не удалось обнаружить растений, у которых в пазухе листа F-x развивалась бы дополнительная почка. Однако было зарегистрировано явление редукции листа F-x: у сорта 'Paper White' в одном случае наблюдали небольшую листовую пластинку в основании цветоноса, сильно уменьшенную по сравнению с предыдущим замкнутым листом. У большинства же растений этого сорта, как и у всех *N. canaliculatus*, лист F-x представлен небольшим (не более 0,5 мм высотой) дуговидным валиком, охватывающим цветонос со стороны, противоположной почке возобновления.

Ориентация соцветия также может служить косвенным подтверждением в пользу присутствия у 'Paper White' и у *N. canaliculatus* редуцированного листа. Соцветие нарциссов представляет два монохазия, развившихся в пазухах обеих брактей. Самую развитую циму естественно



**Рис. 3.24.** Интерпретация строения побеговой системы нарциссов по результатам фантомного анализа на примере *Narcissus cyclamineus*. **А** – сорт 'Jack Snipe'; **Б** – сорт 'February Gold'; **В** – сорт 'Jetfire'

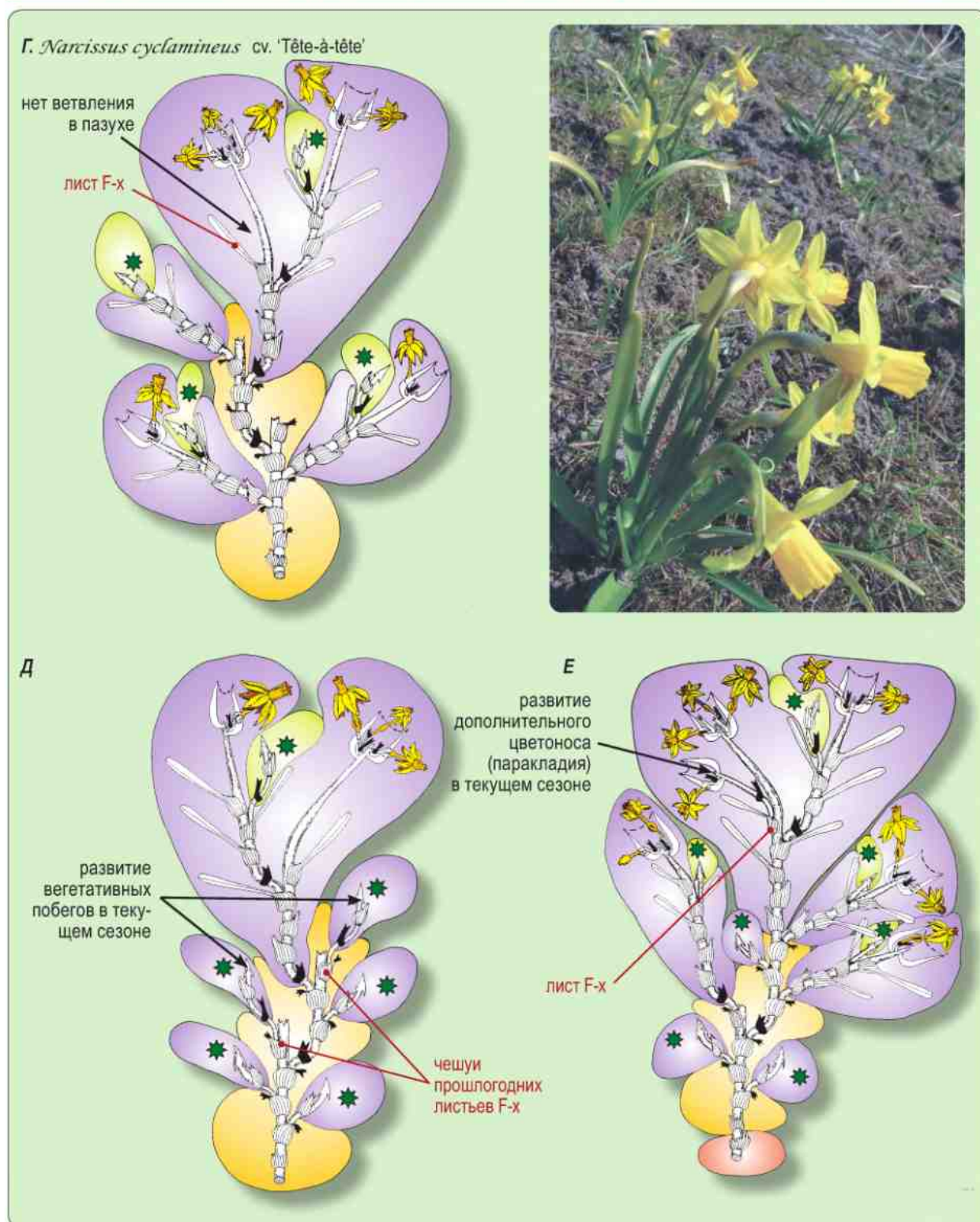


Рис. 3.24 (продолжение). Варианты строения побеговой системы у *Narcissus cyclamineus* cv. 'Tête-à-tête', показывающие различные возможности развития побегов в пазухе листа F-x. Во всех случаях образуются по два элемента симподия за один сезон

расположить в пазухе расположенного ниже листа (брактей), а отстающую в развитии – в пазухе расположенного выше листа (Кузнецова и др., 1992; Kuznetzova, 1988). Следовательно, положение наиболее развитого цветка в соцветии укажет на положение нижней брактей. Во всех случаях самая длинная цветоножка была у цветка, расположенного ближе к почке возобновления, независимо от степени развития листа F-x.

У *N. tazetta* s. l. не происходит уменьшения состава листовой серии. Специализированный лист F-x не делетирован, а абортирован, и его позиционная информация сохраняется. Из-за того что это явление не было известно ранее, лист F-x часто пропускали в исследованиях. Например, Капинос (1965) указывает, что для *N. tazetta* f. *flore-pleno* характерно отсутствие листьев с незамкнутым основанием (F-x).

#### 3.2.2.4. Редукция листовой серии у осенних видов нарциссов

Поразительный пример редукции листовой серии приводит Боулес (Bowles, 1934): в луковице *Narcissus viridiflorus* Shousboe за сезон развивается всего лишь две чешуи. Одна из них происходит из расширенного основания катафилла, следующий за ним (inner) лист с кольцевым прикреплением почти не развит и имеет рудиментарную листовую пластинку. Вторая чешуя луковицы возникает из основания зелёного листа. Зелёный лист развивается только у нецветущих побегов, которые, таким образом, имеют листовую серию из трёх листьев: катафилл, редуцированный лист и развитый зелёный лист.

У цветущих экземпляров как *N. viridiflorus*, так и *N. serotinus* L., происходит дальнейшая редукция зелёных листьев. (Функция фотосинтеза остаётся у зелёного долгоживущего цветоноса.) Из 162 проанализированных экземпляров только три имели одновременно цветонос и один зелёный лист (Bowles, 1934).

Более подробное исследование (Vogel, Müller-Doblies, 1975) показало, что у *N. viridiflorus* в составе листовой серии присутствует рудиментарный абортированный лист в положении, характерном для F-x, т. е. позиционная информация от этого листа влияет на органотаксис всей листовой серии, его можно считать абортированным органом (см. раздел 3.1.3). По сообщениям (Bowles, 1934) листовая серия

с одним зелёным листом встречается и у цветущих побегов *N. bulbocodium* (отмечено в африканских популяциях). Более подробный морфологический анализ мог бы оказаться интересным, поскольку и в этом случае можно предположить редукцию одного из листьев (F-x или предыдущего с кольцевым основанием, в пазухе которого находится главная почка возобновления: major innovation gemma).

Редукция листа F-x, а также наблюдения, проведённые на *N. bulbocodium* и *N. cyclamineus*, позволяют по-новому оценить данные о симподиальном возобновлении у *N. tazetta* f. *flore-pleno* (Капинос, 1965). По-видимому, у этой разновидности тацета лист F-x редуцирован, но в его пазухе с некоторым сдвигом во времени может развиваться дополнительный побег.

#### 3.2.2.5. Природа листа F-x

Было высказано предположение (Капинос, 1965), что лист F-x имеет незамкнутое основание из-за того, что часть клеточного материала примордия листа расходуется на образование меристемы соцветия. Остается непонятным, почему на построение соцветия расходуется именно та часть листа, которая, судя по моноподиальной модели, (в рамках которой работала Капинос) должна охватывать почку возобновления. Рассмотрим новое предположение.

Незамкнутый лист F-x является, по всей видимости, переходным листом от нижележащих листьев с замкнутым влагалищем к брактей, каждая из которых лишь наполовину охватывает цветонос. Поскольку брактей часто сдвинуты относительно листовой спирали главной оси на 90°, в случае избыточной листовой серии лист F-x также может сдвигаться под различными углами, что может отражать переход от листовой спирали главной оси к филлотаксису брактей.

В пользу этого предположения говорят наблюдения за *Galanthus elwesii* Hook. f. (Müller-Doblies, 1971). На аномальном экземпляре незамкнутым было не только основание листа F-x, но и основание предыдущего листа. («Зона физиологического действия» соцветия оказалась несколько шире и захватила позицию нижнего зелёного листа.) То же самое можно сказать об аномальном экземпляре *N. triandrus*, у которого кроющий лист и первый катафилл бокового побега оказались незамкнутыми.

### 3.2.2.6. Ритмологические варианты развития органов в пазухе листа F-x

У большинства представителей рода *Narcissus* развитие органов в пазухе листа F-x сильно подавляется. О физиологической исключительности зоны, окружающей цветонос, говорят, в частности, результаты экспериментов по стимуляции образования адвентивных почек из различных частей луковиц у *N. incomparabilis* Mill. (сорт 'Fortune').

В ранних исследованиях возобновления луковиц этого сорта (Rees, 1969) было показано, что дополнительные побеги в пазухах незамкнутых чешуй не закладываются. Г. Р. Хэнкс выделял экспланты в виде пары чешуй, скрепленных в основании частью донца, отмечая их исходную позицию на луковице (Hanks, 1985). Отдельно отмечали цветоносы. Далее подсчитывали число образовавшихся зачатков адвентивных луковиц. Для эксплантов цветоноса в паре с листом F-x количество новообразованных луковичек составляло 0,26 на одну посадочную единицу. Эта цифра существенно ниже, чем оценка для эксплантов из пары двух зеленых листьев (0,75) или даже эксплантов, захватывающих зону между зелеными листьями одного сезона и катафиллами следующего сезона (0,6). Ещё более контрастными получаются результаты, если брать органы не прошлого, а позапрошлого сезона (пары цветонос/F-x не дали адвентивных почек; пары лист/лист дали в среднем 0,77 адвентивных почек на посадочную единицу; пары лист/катафилл следующего сезона – 0,93). Приведённые (Hanks, 1985) количественные данные говорят о заметном ингибирующем действии цветоноса на развитие органов в пазухе листа F-x.

Однако у некоторых сортов это ингибирующее действие может быть ослаблено, и меристема в пазухе листа F-x активизируется. По наблюдениям (Капинос, 1965), рост побега в пазухе листа F-x предыдущего сезона начинается одновременно с закладкой цветоноса текущего сезона внутри почки возобновления. Вероятно, развитие органов в пазухе F-x контролируется теми же механизмами, что и развитие цветоноса.

Обобщая полученные данные, можно выдвинуть следующую гипотезу о типе органов, развивающихся в пазухе листа F-x. Если ме-

ристема активизируется в тот же сезон, что и терминальный цветонос, то в пазухе листа F-x возникает паракладий. Это происходит, например, у *Galanthus* (Чуб, Кожевникова, 1999), *Leucojum* (Müller-Doblies, 1971) и у *Sternbergia Waldst. et Kit.* (Капинос, 1965).

Если же меристема в пазухе листа F-x активизируется через сезон после закладки цветоноса, то в этой позиции возникает дополнительный побег, который отличается по ритмике развития от побега главной почки возобновления (главная почка терминирует рост цветоносом одновременно с активизацией почки в пазухе F-x).

Способ активизации роста в пазухе листа F-x и сама способность формировать органы в этой позиции не являются видоспецифичными, так как иногда эти особенности принадлежат лишь отдельным сортам. Однако обнаруженные нами явления позволяют с достаточной обоснованностью утверждать, что у всех представителей рода *Narcissus* цветонос занимает терминальное положение, а возобновление луковиц происходит симподиально.

### 3.2.2.7. Результаты применения метода фантомного анализа

Таким образом, применение метода фантомного анализа позволило провести объективную оценку двух конкурирующих гипотез о моделях возобновления луковиц у *Galanthus* и *Narcissus* (Choob, 1997; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000). При этом для выявления наиболее адекватной гипотезы о симподиальном типе возобновления достаточно было наблюдать растения внутри одного вида (рода) растений (материалы по близким родам *Amaryllidaceae* важны лишь в плане обсуждения). Результаты фантомного анализа оказались возможным верифицировать дополнительными наблюдениями (Choob, 1999).

На основании полученных данных было выдвинуто новое физиологическое объяснение аномальной структуры листа F-x с разомкнутым основанием (Чуб, Кожевникова, 2000). Альтернативная закладка паракладия или вегетативной почки в пазухе этого листа происходит в зависимости от ритмов роста луковиц у наблюдаемых видов и физиологического влияния цветоноса на инициали, находящиеся в пазухе F-x. В этом случае фантомный анализ позволил строго соотнести физиологические явления, происхо-

дящие при обогащении ветвления, с достаточно консервативной структурой листовой серии, что не было проведено в предшествующих работах (Капинос, 1965; Артюшенко, 1970).

### 3.2.3. Сравнительный метод как подтверждение результатов фантомного анализа

После выбора определённой модели органотаксиса у *Galanthus* и *Narcissus* с помощью разработанного нами фантомного анализа возникает естественный вопрос: можно ли получить аналогичный результат традиционными сравнительно-морфологическими методами?

Для решения этого вопроса было необходимо наблюдения низовых чешуй в луковицах *Amaryllidaceae*. Обычно под низовыми чешуями понимают листья луковиц без листовой пластинки, не вырастающие за пределы луковицы (Артюшенко, 1970; Асатрян, 1993). Таким образом, выделение низовых чешуй делают на основе количественно-

го признака – длина чешуй не превышает длины влагалища зелёного листа или катафилла, образующих основную массу чешуй в луковице. Выделенные по этому критерию органы трудно гомологизировать друг с другом, поскольку низовые чешуи могут встречаться в различном положении (Irmisch, 1860). Более корректным представляется сравнение состава листовых серий с указанием положения низовых чешуй (Чуб, Кожевникова, 1999; 2000).

Низовые чешуи, их число, форма и взаимное расположение считаются важными систематическими признаками и часто используются при анализе типов ветвления в семействе *Amaryllidaceae* (Irmisch, 1860; Hartsema, Leupen, 1942; Артюшенко, 1970; 1992; Müller-Doblies, Müller-Doblies, 1978; Артюшенко, Щепак, 1982; Асатрян, 1993).

Наблюдение низовых чешуй у амариллисовых имеет давнюю историю. Так, Т. Ирмиш (Irmisch, 1860) приводит рисунки низовых чешуй у *Haemanthus albiflos* Jacq. (см. также Афанасьева, 1995), З. Т. Артюшенко (1970) – у *Pancratium maritimum* L. Артюшенко и Щепак (1982) указывают на низовые чешуи в составе листо-

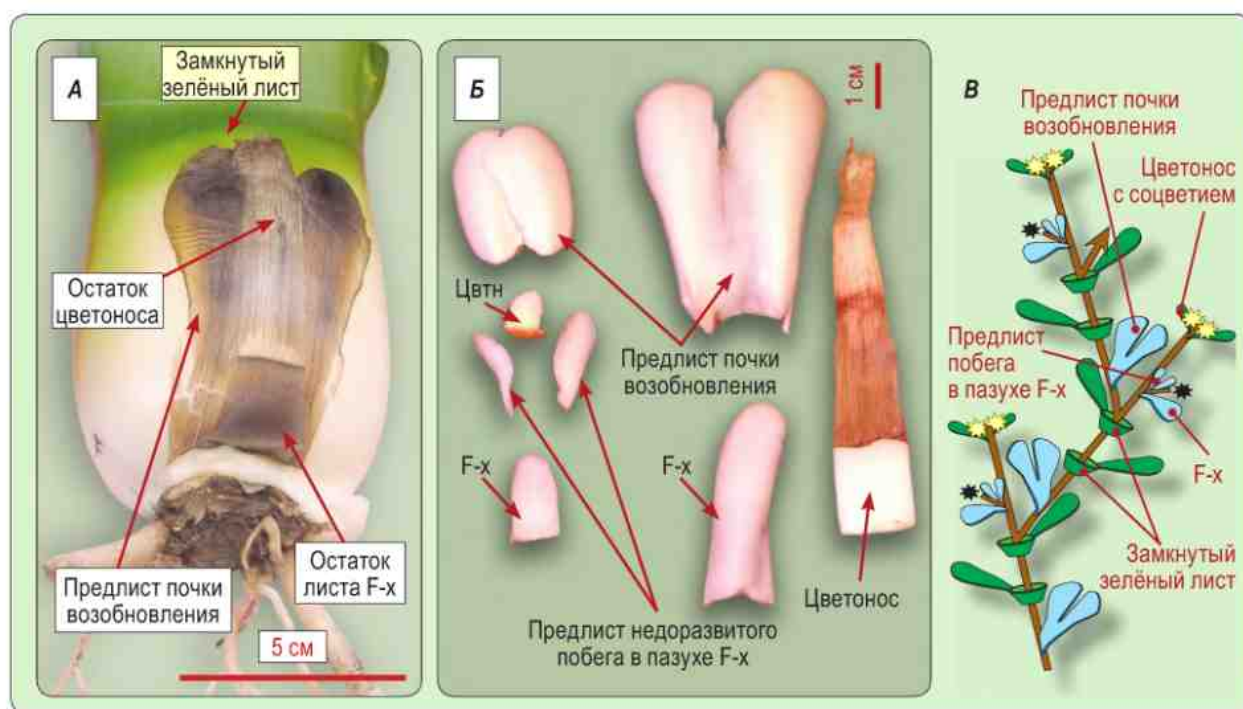


Рис. 3.25. Фотография низовых чешуй *Haemanthus albiflos* (А, Б) и их расположение на осевой схеме в рамках симподиальной модели возобновления луковиц (В)



вых серий у *Nerine bowdenii* W. Wats. и *Crinum moorei* Hook. f.; об этом же сообщают немецкие морфологи для *Narcissus viridiflorus* Shoesboe и *Ungernia tadschikorum* Vved. ex Artj. (Vogel, Müller-Doblies, 1975; Müller-Doblies, Müller-Doblies, 1978). Наиболее обширное исследование низовых чешуй предприняла М. Я. Асатрян (1993). Она приводит описания формы чешуй и их состава у 11 видов из 6 родов амариллисовых, но, к сожалению, не даны диаграммы, поэтому её результаты трудно сравнивать с данными литературы.

Данные, приведённые Асатрян (1993), были пересмотрены с привлечением методов структурной морфологии растений. Была проведена гомологизация низовых чешуй. В качестве объектов исследования использовали *Hippeastrum hybridum* hort., *Zephyranthes candida* (Lindl.) Herb., *Vallota purpurea* Herb., *Eucharis grandiflora* Planch. et Lindl. из коллекции каф. физиологии растений, *Haemanthus albiflos* был любезно предоставлен канд. биол. наук К. П. Глазуновой; цветущий экземпляр *Crinum moorei* – канд. биол. наук Д. Л. Матюхиным; *Spreckelia formosissima* (L.) Herb. – докт. биол. наук А. К. Тимониным. Цветущие луковицы *Sternbergia lutea* Ker-Gawl. ex Schult. f. были взяты из коллекции Никитского ботанического сада НАН Украины (г. Ялта). Для анализа *Narcissus campornelli* Ker-Gawl. и *Crinum × powellii* hort. ex Baker был использован коммерческий материал.

На примере рассмотренных видов можно построить полный морфологический ряд редукции от зелёного листа до абласта. По нашим наблюдениям у *Zephyranthes* Herb. (см. также Дзидзигури, 1979), *Eucharis grandiflora*, *Hippeastrum hybridum* и *Spreckelia formosissima* предлист наиболее крупной почки возобновления представлен хорошо развитым адоссированным листом с зелёной листовой пластинкой. У *Vallota purpurea* сохраняется кольцевое основание листа, однако листовая пластинка редуцирована. Согласно данным литературы (Асатрян, 1993), дальше в ряду редукции можно поставить *Clivia miniata* Regel, где предлист главной почки возобновления охватывает стебель на  $\frac{1}{4}$ – $\frac{3}{4}$  длины дуги окружности. Классический для однодольных предлист, представленный плёчатой двузубчатой чешуей в адаксиальном положении, можно было наблюдать у *Crinum moorei* и *Crinum × powellii*.

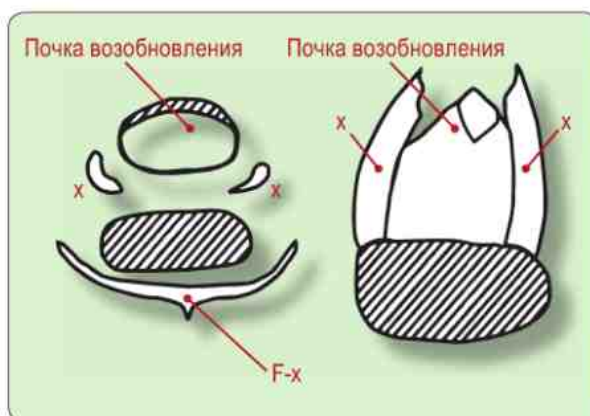


Рис. 3.26. Предлист главной почки возобновления (x) у *Narcissus campornelli*, расщеплённый на две отдельные чешуйки (по Irmisch, 1860)

У *Haemanthus albiflos* в положении предлиста почки возобновления можно было наблюдать как рассеченный на верхушке низовой лист (рис. 3.25), уже описанный в литературе (Irmisch, 1860), так и филломы с частично редуцированной лопастью или с абортированной узкой плёнкой в основании почки. При этом один и тот же экземпляр *Haemanthus albiflos* в отдельные годы мог развивать типичный предлист почки возобновления, тогда как в другие аборт происходил на довольно ранней стадии. Это наблюдение говорит о физиологической пластичности развития предлиста у данного вида. Уникальная форма предлиста в данном случае продиктована давлением развивающегося соцветия на примордий этого филлома: выемка между лопастями по форме и положению всегда строго совпадает с молодым цветоносом.

Для *Ungernia tadschikorum* Vved. ex Artj. отмечено, что у этого вида предлист главной почки возобновления представлен двумя низовыми чешуями, что происходит, по-видимому, в результате расщепления онтогенетически единого филлома из-за сильного механического давления на примордий (см. раздел 2.1.3) (Müller-Doblies, Müller-Doblies, 1978). Интересно, что аналогичный предлист в виде двух чешуй у *Narcissus campornelli* Ker-Gawl. (рис. 3.26) наблюдал ещё Ирмиш (Irmisch, 1860), но из-за недостаточной проработки теоретических основ органотаксиса в листовых сериях он сделал ошибочный вывод о моноподиальном возобновлении луковиц этого вида. Наши дополнительные наблюдения за *Narcissus* cv. 'Double Campornelli'

позволили установить, что, как и в случае *Haemanthus albiflos*, одна из частей предлиста может в ряде случаев редуцироваться, и тогда наблюдается одна шиловидная чешуя, а у большинства почек возобновления предлист полностью абластируется.

Закрывают ряд редукции предлиста *Narcissus*, *Leucojum*, *Galanthus* и *Sternbergia*, у которых, по-видимому, наблюдается его абласт, что подтверждается не только нашими наблюдениями (Choob, 1999; Чуб, Кожевникова, 1999; 2000), но и другими сообщениями (Huisman, Hartsema, 1933; Luiten, van Waveren, 1938; 1952).

Таким образом, при анализе формы филлома, с которого начинается листовая серия главной почки возобновления, стандартными методами сравнительной морфологии можно построить ряд от полностью развитых зелёных предлистьев (photrophylls) через низовые чешуи (cataphylls) к абластированным предлистьям, наличие которых важно для реализации позицион-

ной информации в процессе установления пространственного паттерна филлотаксиса боковой оси. Этот морфологический ряд подтверждает выводы о симподиальном возобновлении луковиц у Amaryllidaceae, сделанные на основе фантомного анализа (Чуб, Кожевникова, 1999; 2000). Более того, и сравнительно-морфологический, и фантомный анализ показывают, что структура побеговой системы в области цветоноса/главной почки возобновления консервативна во всём семействе Amaryllidaceae.

### 3.2.4. Пространство логических возможностей для низовых чешуй у Amaryllidaceae

Низовые чешуи в луковицах Amaryllidaceae наблюдаются не только в начале листовой серии главной почки возобновления. Так, низовые




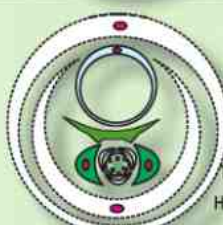





Степень редукции филлома	Предлист почки – зелёный лист	Предлист почки – низовая чешуя (белый цвет)	Предлист почки редуцирован (отсутствует)
F-x – развитый зелёный лист	 <i>Hippeastrum</i> ; <i>Chlidanthus</i> ; <i>Spreckelia</i> ; <i>Hymenocallis</i> ; <i>Zephyranthes</i>	 <i>Vallota</i> ; <i>Pancratium</i> ; <i>Amaryllis</i> ; большинство <i>Crinum</i>	 <i>Galanthus</i> ; <i>Leucojum</i> ; <i>Sternbergia</i> ; большинство <i>Narcissus</i>
F-x – низовая чешуя (белый цвет)	 <i>Eucharis grandiflora</i>  Лист F-(x-1) также является низовой чешуей	 <i>Haemanthus albiflos</i>	 <i>Narcissus viridiflorus</i>
F-x редуцирован (отсутствует)	 ? Примеров не найдено	 <i>Crinum moorei</i> Лист F-(x-1) представлен фантомом (пунктир)	 <i>Narcissus tazetta</i> ; <i>Narcissus canaliculatus</i>

Рис. 3.27. Пространство логических возможностей редукции предлиста главной почки возобновления и верхнего филлома главной оси (F-x), терминированной соцветием, у Amaryllidaceae

чешуи могут отмечаться и в основании боковых цветоносов, расположенных в пазухе F-x. Это зарегистрировано у *Vallota* (Irmisch, 1860; Асатрян, 1993), *Leucojum* (Luiten, van Waveren, 1938; Müller-Doblies, 1971), *Galanthus* (Choob, 1999; Чуб, Кожевникова, 2000). В этом случае по результатам фантомного анализа низовые чешуи могут быть интерпретированы как предлистья боковых цветоносов (паракладиев).

В ряде работ отмечена редукция листа F-x (Vogel, Müller-Doblies, 1975; рис. 3.25), а также редукция листа, лежащего ниже F-x (F-(x-1)), по нашим данным, свойственная луковицам *Eucharis grandiflora*. Это позволяет предположить, что регион основания цветоноса является потенциальной зоной редукции филломов, которая происходит в силу физиологического действия развивающегося цветоноса (так называемая «зона торможения»; Кузнецова и др., 1992). Применяя принципы свободной комбинации признаков к случаям аборта/абласта филломов в районе основания цветоноса, можно построить пространство логических возможностей для разных направлений редукции (рис. 3.27). По горизонтали отражена степень редукции предлиста боковой почки возобновления, по вертикали – степень редукции филлома F-x на главной оси; заметную часть пространства логических возможностей удаётся заполнить соответствующими примерами.

Интересно отметить, что хорошо развитые зелёные предлистья почки возобновления характерны для амариллисовых из Нового Света. У южноафриканских родов предлист обычно представлен низовой чешуей, тогда как у средиземноморских родов есть выраженная тенденция к абласту предлиста почки возобновления.

Строение луковиц *Eucharis grandiflora* указывает на возможность пополнить пространство логических возможностей случаями редукции листа F-(x-1). Как крайний предел редукции этого филлома можно рассматривать *Crinum moorei*, у которого кольцевой лист охватывает и цветонос, и главную почку возобновления, причём угол дивергенции с почкой составляет  $180^\circ$  (рис. 3.28).

Интерпретацию диаграммы *Crinum moorei*, данную в ряде предшествующих работ (Артюшенко, Щепак, 1982; Артюшенко, 1992), трудно признать удовлетворительной, поскольку она основана на «иллюзии листа F-x» (обозначен

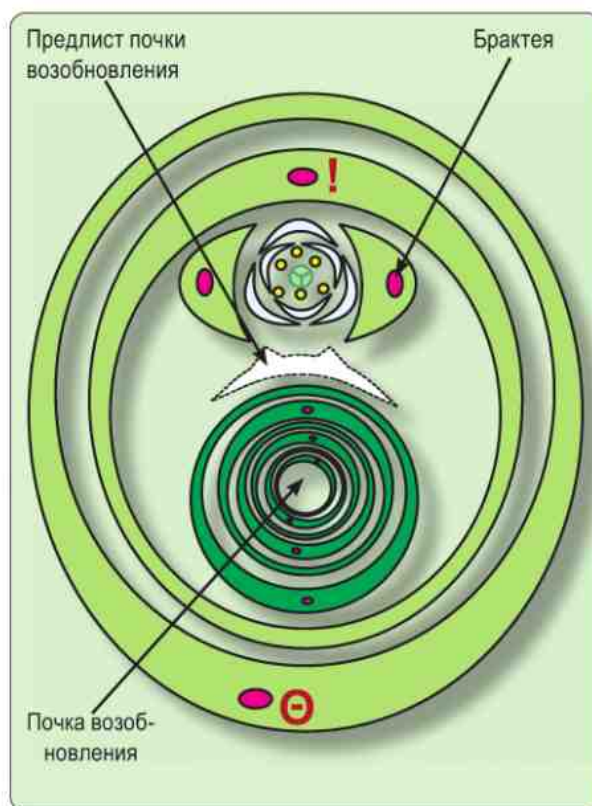


Рис. 3.28. Диаграмма строения цветущей луковицы *Crinum moorei*. Почка не может находиться ни в пазухе листа, обозначенного «!», ни в пазухе предыдущего листа

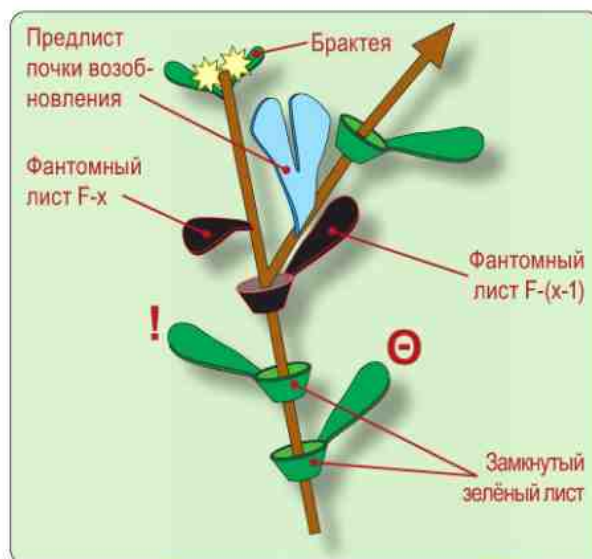


Рис. 3.29. Новая интерпретация системы ветвления луковицы *Crinum moorei* на основании фантомного анализа. Фантомы F-x и F-(x-1) показаны чёрным

«!» на диаграмме). Замкнутое основание листа создает позиционный запрет на размещение почки возобновления в пазухе предшествующего листа (обозначен «Ө»). Опираясь на выявленный нами принцип высокой консервативности органотаксиса у Amaryllidaceae, предлагаем новую интерпретацию побеговой системы для *Crinum moorei* (рис. 3.29). Так, можно считать, что у этого вида произошла редукция не только листа F-x, но и листа F-(x-1). Вегетативная почка возобновления находится в пазухе F-(x-1). В рамках фантомного анализа получает естественное объяснение стеблеобъемлющее основание верхнего листа, предшествующего брактеем.

Таким образом, применение всего комплекса формальных методов в сочетании с методами сравнительной морфологии позволяет всесторонне охарактеризовать строение побеговой системы в случае лукович Amaryllidaceae, выявить консервативные части в листовых сериях и показать модусы их преобразования. На продуктивность разрабатываемого подхода указывает непротиворечивость всего массива данных, полученных разными методами.

### 3.2.5. Вопрос о существовании лукович, возобновляющихся моноподиально

Долгое время амариллисовые считали хрестоматийным примером лукович, возобновляющихся симподиально (Серебряков, 1952; Troll, 1954). В дальнейшем Артюшенко исключила из списка моноподиально возобновляющихся амариллисовых все исследованные ею тропические роды (Артюшенко, Щепак, 1982; Артюшенко, 1970; 1992; 1996; Artjushenko, 1989). В свете полученных нами данных (Чуб, Кожевникова, 1999; 2000) амариллисовые возобновляются только симподиально. Это обстоятельство отражено в систематических сводках по однодольным, где в диагнозе амариллисовых недвусмысленно указано: «*sympodial herbs*» (Dahlgreen et al., 1985).

Возникает вопрос о том, существуют ли в природе луковичы, возобновляющиеся моноподиально? В пространстве логических возможностей нет формального запрета на сочетание признаков 1) геофитного образа жизни; 2) укороченных побегов с чешуевидными (запасными)

листьями и 3) исключительно с боковыми цветоносами.

С целью поиска моноподиально возобновляющихся лукович нами были изучены представители рода *Oxalis* L. (сем. Oxalidaceae). Для всего семейства кислочных характерны моноподиальный рост главной оси, боковые дихазии и большое многообразие жизненных форм.

У *Oxalis fontana* Bunge (syn. *Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub) имеются как моноподиально нарастающие вертикальные надземные побеги, так и горизонтальные гипогеевые подземные столоны, которые изменяют направление роста и выходят на поверхность.

У *Oxalis rosea* Jacq. корневища вертикальные, ветвящиеся, моноподиально нарастающие, из-за чего почки часто оказываются над поверхностью почвы. Все цветоносы пазушные, основания листьев не используются как запасные органы.

Для *Oxalis triangularis* A. St.-Hil., *Oxalis regnellii* Miq. характерны подземные плагиотропные чешуйчатые корневища, причём лишь часть чешуй образуется как утолщенные основания зелёных листьев, а другие являются катафиллами без надземной фотосинтезирующей части. Эти два типа филломов закономерно чередуются при развитии корневища. По-видимому, переключение с одного типа листьев на другой осуществляется в связи как с эндогенными ритмами развития, так и с климатическими факторами (чередование засухи/увлажнения, фотопериодизм). Аналогичное строение имеют корневища *Oxalis acetosella* L. (Шорина, 1983; Черненкова, Шорина, 1990). Отметим, что для *O. acetosella* не характерны корни, совмещающие запасную и контрактильную функцию, которые наблюдаются у *O. triangularis* и *O. regnellii*. Это, очевидно, связано с особенностями экологии: лесная *O. acetosella* существует в условиях ежегодного опада листьев, и из-за этого меристема корневища ежегодно заглубляется. У видов *O. triangularis* и *O. regnellii*, приспособленных к сезонной засухе, есть риск вынести меристему на поверхность почвы в результате роста.

Типичными луковичными растениями являются *O. adenophylla* Gill. и *O. deppei* Lodd. Укороченные побеги этих видов ортотропны, поэтому при моноподиальном росте риск выноса меристемы на поверхность особенно велик. Оба вида развивают мощные контрактильные корни,

одновременно служащие запасными органами. Основания фотосинтезирующих листьев и катафиллы также играют роль запасных органов и чередуются в листовых сериях. Цветоносы исключительно боковые.

В результате проведенных наблюдений можно предложить морфологический ряд и показать, что между моноподиальными корневищными и типично луковичными видами *Oxalis* существует плавный переход через виды с чешуйчатыми корневищами.

Таким образом, применение метода пространства логических возможностей позволило предсказать определенное сочетание признаков и задать новое направление поиска моноподиально возобновляющихся луковец, что и увенчалось успехом. Однако моноподиально возобновляющиеся луковцы оказались характерными не для амариллисовых, а для семейства Oxalidaceae.

### 3.3. Критический анализ структуры соцветий у *Crocus* (сем. Iridaceae)

#### 3.3.1. Применение фантомного анализа к изучению строения соцветий у *Crocus*

##### 3.3.1.1. Введение

Структура соцветия у рода *Crocus* L. – важный систематический признак, по которому традиционно выделяют подроды (Maw; 1886; Федченко, 1935). Монограф рода Г. Мо (Maw, 1886) считал, что в соцветии *Crocus* имеется всего два специализированных листа (брактей), а подроды отличаются по междуузлию, которое выносит цветок: если вытянутым было междуузлие между брактейми, то Мо относил вид к подроду *Involucrati*, если же вытянутым было междуузлие между нижней брактеей и первым зелёным листом, это было признаком подрода *Nudiflori*. В любом случае, Мо считал цветок у крокусов терминальным.

В более поздней обработке рода *Crocus* Б. Мэтью (Mathew, 1980) подверг критической ревизии морфологическое описание соцветия и предложил новую терминологию. Брактеею в

основании соцветия Мэтью интерпретировал как «предлист» (prophyll), что равносильно гипотезе о боковой природе соцветия у ряда видов, например у *C. vernus* (L.) Hill, *C. cambessedessii* Gay, *C. tommasinianus* Herbert и др. Однако Мэтью указывает, что «предлист» есть не у всех видов. Это означает, что он при помощи введённой терминологии по-разному интерпретирует структуру соцветий у представителей рода *Crocus*. По крайней мере, для части видов постулировано симподиальное возобновление (и – соответственно – терминальные соцветия).

Выше «предлиста» на цветоносной оси располагается брактеея, которая имеется у всех представителей рода *Crocus*. Внутри брактееи находится брактееола (bracteole). Брактееола при цветке есть у всех видов без «предлиста» в основании соцветия: *C. flavus* Weston, *C. chrysanthus* (Herbert) Herbert и др., т. е. если в основании соцветия имеется развитый «предлист», это обычно коррелирует с отсутствием брактееолы. В редких случаях (*C. cambessedessii* Gay, *C. imperati* Ten. subsp. *imperati*) растения имеют все три органа: «предлист», брактеею и брактееолу (Mathew, 1980).

Таким образом, для видов, относящихся к подроду *Involucrati* (с развитым «предлистом» и редуплицированной брактееолой), необходимо предло-



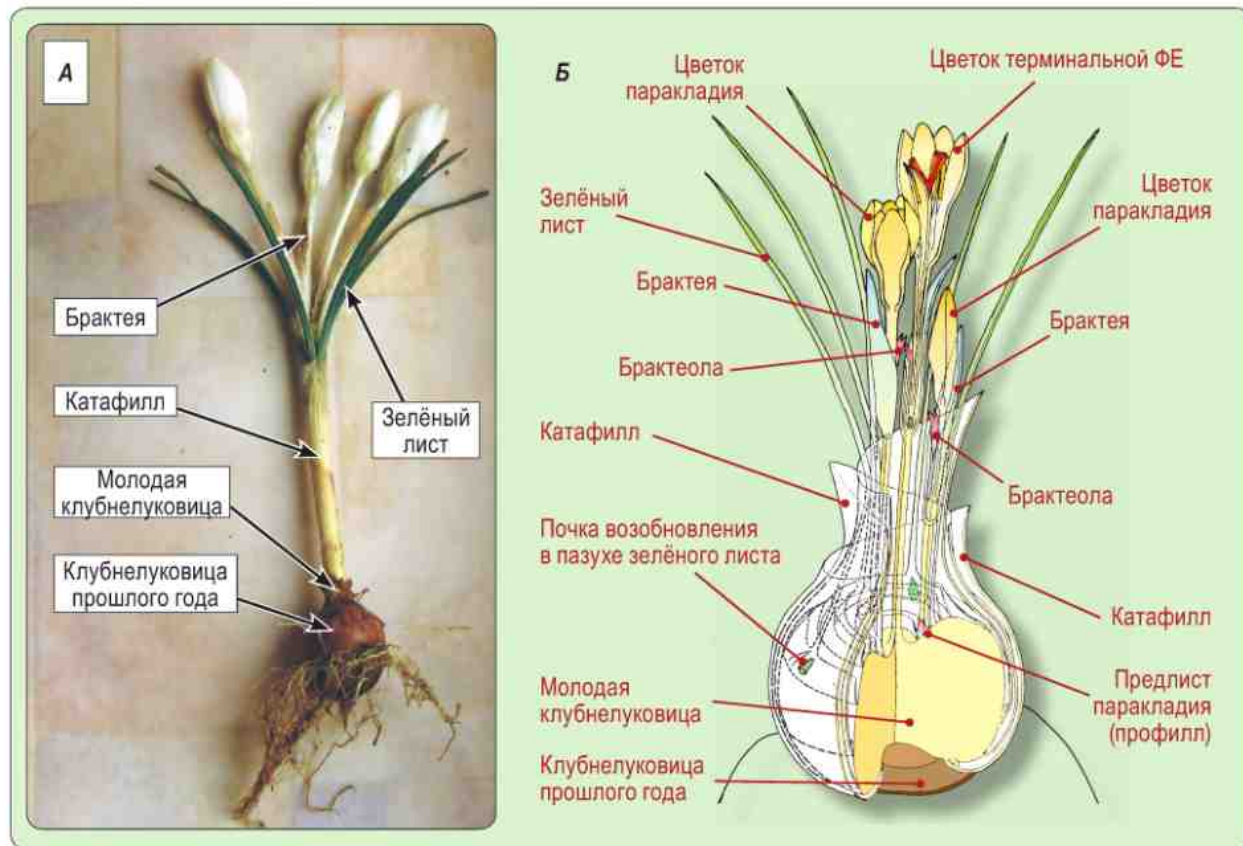
Рис. 3.30. Растительный материал *Crocus ancyrensis* Mathew cv. 'Golden Bunch', принадлежащий к подроду *Nudiflori* (коммерческого происхождения)

жить некоторую модель ветвления. В то же время для видов, которые относятся к подроду *Nudiflori* (с развитой брактеолой и без предлиста в основании), справедлива другая модель ветвления. В такой форме задача по выяснению соподчинения осей разного порядка ветвления не была поставлена (Mathew, 1980), поэтому предложенное описание структуры соцветия у *Crocus* нельзя признать удовлетворительным. Без построения новых интерпретационных моделей вопрос о гомологии «предлиста», брактей и брактеолы у *Crocus* с органами соцветия других представителей семейства Iridaceae не может быть решён. Кроме того, необходимо было выяснить, какие морфологические преобразования структуры соцветия у *Crocus* дают переход от одной модели ветвления к другой. Эта информация важна для понимания взаимосвязей подродов *Nudiflori* и *Involucrati*.

### 3.3.1.2. Растительный материал и методы

Виды из подрода *Nudiflori* были частично представлены образцами коммерческого происхождения (*C. chrysanthus* (Herbert) Herbert сортов 'Cream Beauty' и 'White Triumphator'; *C. flavus* Weston сорт 'Yellow Mammoth'; *C. ancyrensis* Mathew сорт 'Golden Bunch' (рис. 3.30); *C. sieberi* Gay сорт 'Tricolor'). Образцы *C. tauricus* (Trautv.) Puring и *C. angustifolius* Weston были собраны в природе из популяций на склоне г. Аю-Даг (Автономная Республика Крым, Украина) и предоставлены докт. биол. наук О. В. Митрофановой (Никитский ботанический сад, г. Ялта).

Из подрода *Involucrati* был доступен растительный материал только двух видов. Коммерческие клубнелуковицы *C. vernus* (L.) Hill



**Рис. 3.31.** Общая органогрфия представителей подрода *Nudiflori* на примере *C. chrysanthus*. **А** – фотография цветущей клубнелуковицы. Замещающая молодая клубнелуковица скрыта сухими чешуями. **Б** – схема органов молодой клубнелуковицы в разрезе. ФЕ – флоральная единица. Брактей тонированы синим, брактеолы и предлист паракладия – розовым

сортов 'Remembrance' и 'Joann of Arc' были приобретены в ноябре 1995 г. Цветущие экземпляры *C. tommasinianus* Herbert из ботанического сада МГУ любезно предоставлены канд. биол. наук Е. В. Ключиковым в апреле 1996 г.

Клубнелуковицы анализировали как в состоянии покоя, так и в цветущем состоянии либо немедленно после получения, либо фиксировали в 70% спирте, а затем анализировали.

Форму и ориентацию брактей и брактеолы изучали на покоящихся клубнелуковицах, поскольку при цветении бракета разрывается цветком, и строение ее апекса трудно интерпретировать.

### 3.3.1.3. Способ формализации исходных данных и аксиоматизация

Органы побега текущего сезона последовательно удаляли, их позиции наносили на диаграммы. Для более точного глазомерного определения углов дивергенции использовали подложку, расчерченную на секторы по 15°. Объект располагали в центре, и только после этого отмечали наблюдаемые углы на диаграммах.

Диаграммы формально преобразовывали в осевые схемы по следующим аксиоматическим правилам, близким к изложенным в разделе 3.2.1.3.

1. Первым на каждой боковой оси располагали предлист, повернутый спинной стороной к главной оси. Если хотя бы в одном случае предлист можно было наблюдать, считали его реальным органом, в противном случае считали его фантомным.
2. Филлотаксис считали близким к  $\frac{2}{5}$  для зелёных листьев и близким к  $\frac{1}{2}$  для катафиллов и специализированных прицветных листьев.
3. Если положение органов на диаграммах не удавалось согласовать с осевыми схемами, формально вводили дополнительные фантомные листья. Предпочитали схемы с минимальным числом фантомов.
4. Точки ветвления на оси вводили только в пазухах наблюдаемых или фантомных листьев.

Поскольку до наших исследований (Чуб, 1995; Choob, 1998; 2001; Choob, Kuznetsova, 1999) структуру соцветий у *Crocus* детально не изучали, было невозможно выдвинуть конкурирующие гипотезы. Поэтому в данном приложении фантомный

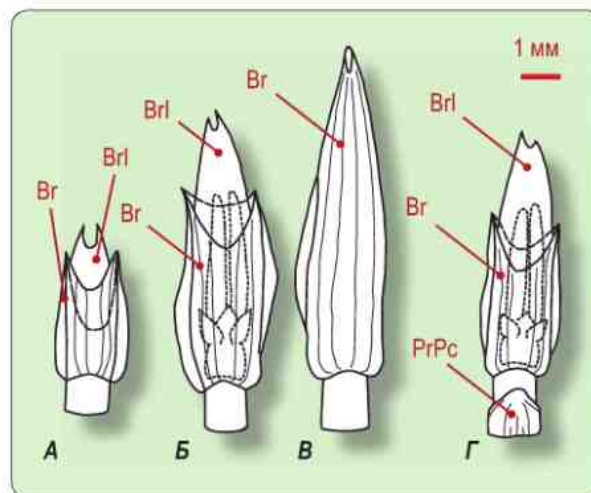
анализ используется лишь для формального преобразования эмпирических данных (диаграмм) в осевые схемы.

### 3.3.1.4. Первичные данные по морфологии соцветий у видов подрода *Nudiflori*

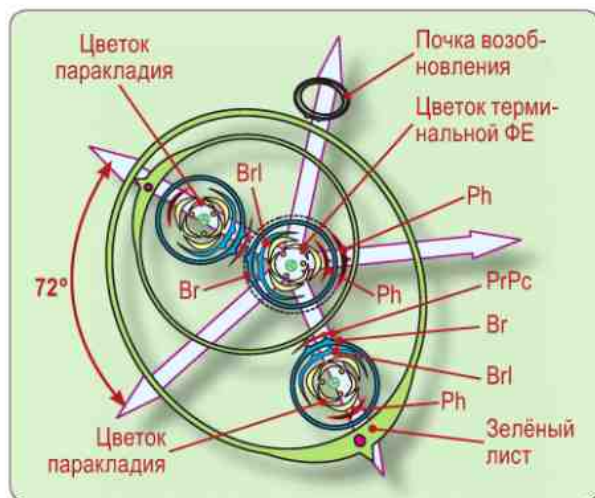
Все представители этого подрода обладали достаточно консервативной структурой соцветия. Измерение углов и основную часть наблюдений мы (Choob, Kuznetsova, 1999) провели на *C. flavus* cv. 'Yellow Mammoth', а у других видов ограничились качественной проверкой на наличие и взаимное положение органов, подробно проанализированных у первого вида.

Если цветонос был единственным, то в пазухе ближайшего зелёного листа развивалась почка возобновления. Предлист почки является катафиллом (рис. 3.31).

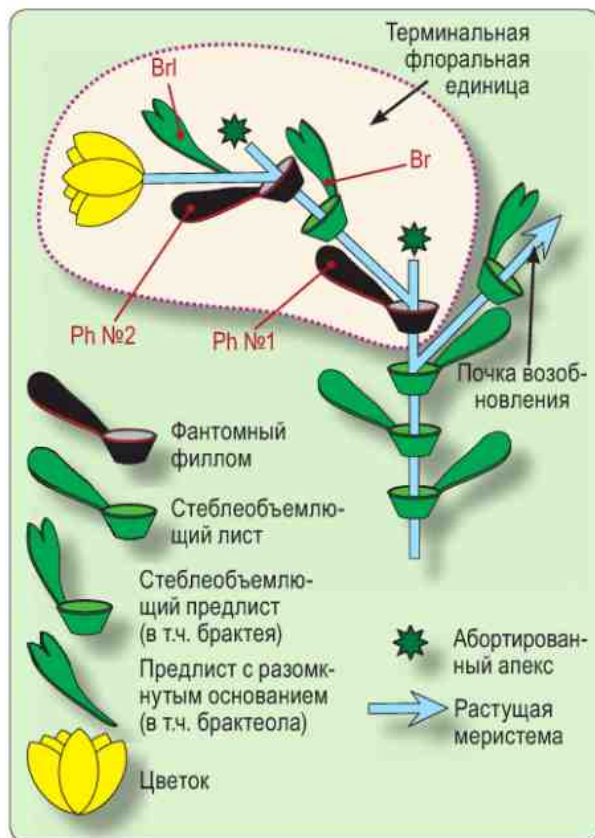
**Морфологические особенности брактей.** У покоящихся клубнелуковиц *C. flavus* cv. 'Yellow Mammoth' и бракета, и брактеола имели двузубчатую структуру. При этом бракета полностью охватывала ось основанием, а брактеола имела незамкнутое основание. Бракета при развитии заметно изменяла форму. Пока она не достигла размеров цветка, она имела два зубца. По мере дальнейшего роста края брактей все более срас-



**Рис. 3.32.** Разнообразие формы брактей и брактеолы у *Crocus flavus* (по Choob, Kuznetsova, 1999). А–В – последовательные этапы развития. Г – паракладий. Br – бракета; BrL – брактеола; PrPc – предлист паракладия



**Рис. 3.33.** Идеализированная диаграмма расположения органов в соцветии *Crocus flavus*, основанная на гипотезе филлотаксиса  $\frac{2}{5}$  (по Choob, Kuznetsova, 1999). Ph – фантомы (показаны чёрным). Обозначения см. рис. 3.31



**Рис. 3.34.** Интерпретация структуры соцветия *Crocus flavus* методом фантомного анализа для терминальной флоральной единицы (по Choob, Kuznetsova, 1999)

таются, образуется почти замкнутая структура, на верхушке которой остается небольшое отверстие, и установить положение зубцов на этой стадии невозможно. При цветении брактя разрывается, и форма края оказывается нарушенной (рис. 3.31; рис. 3.32).

Брактеола, в отличие от брактя, не смыкается и сохраняет двузубчатую структуру во время цветения. (Отметим, что у некоторых цветков один из зубцов может быть плохо развитым.) В данном случае морфологические особенности брактя и брактеолы позволяют предположить, что оба этих органа являются предлистьями.

### Взаимное расположение органов соцветия.

Брактя образовывалась с последним зелёным листом угол, лежащий в пределах  $20^\circ - 45^\circ$ . На ранних стадиях развития зубцы брактя и брактеолы проецируются друг на друга. В некоторых случаях брактеола оказывалась слегка смещённой. Таким образом, угол между брактеей и брактеолой близок к  $0^\circ$  ( $360^\circ$ ) (рис. 3.33).

Цветок был обращен к брактеоле так, что она правильно чередовалась с листочками околоцветника внешнего круга, т. е. один из листочков лежал под углом  $180^\circ$  к брактеоле. Это позволило предположить, что брактеола является листом, непосредственно предшествующим цветку, и дополнительных редуцированных листьев на этой оси нет. Заметим, что относительная позиция брактеолы и цветка, определённая по положению плодolistиков, сильно варьировала. Причиной этого могло быть давление, оказываемое на цветок другими органами, что приводило к деформации развивающихся плодolistиков.

### 3.3.1.5. Интерпретация структуры соцветия *Crocus flavus* методом фантомного анализа

Описанное пространственное расположение органов можно интерпретировать как монохазий, у которого произошла редукция части цветков и листьев. Если принять, что и брактя, и брактеола являются предлистьями, то цветок будет расположен на оси II порядка (рис. 3.34).

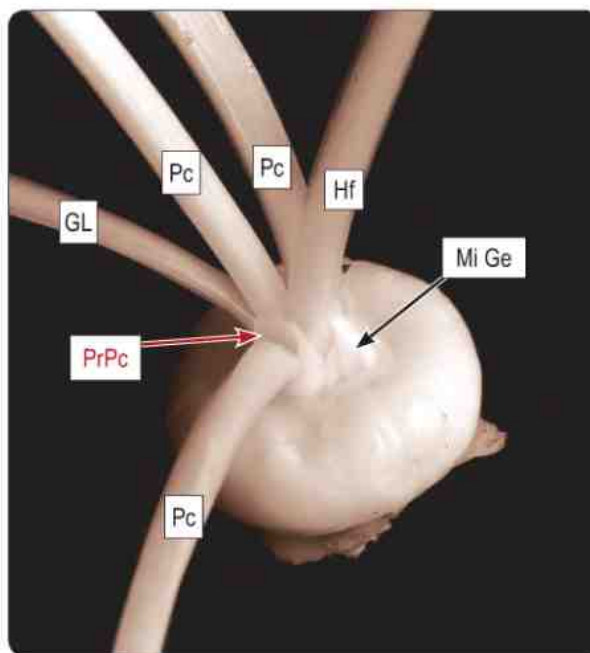
Наблюдаемые углы между органами позволяют заключить, что в основании цветоноса должен находиться фантомный лист, поддерживающий гипотезу о филлотаксисе  $\frac{2}{5}$  для оси, несущей зе-



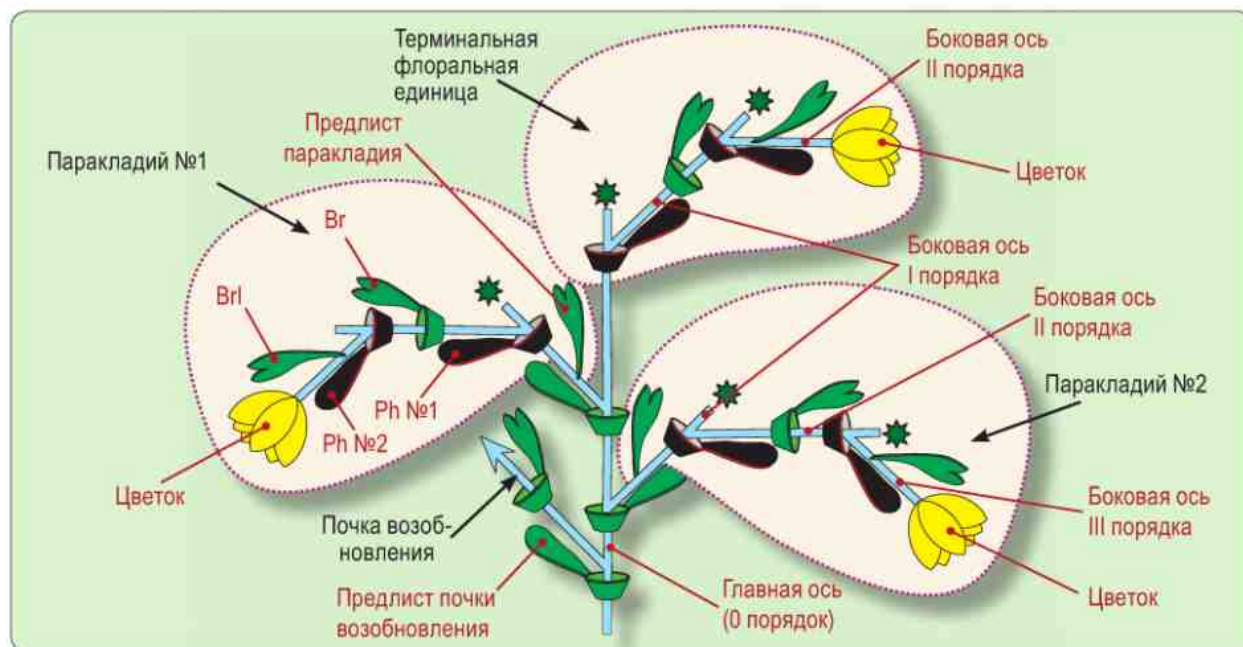
лѐные листья. На оси цветоноса необходимо разместить еще один фантомный лист между брактеей и брактеолой, расположенный под углом  $180^\circ$  к ним. Иначе невозможно объяснить расположение брактей и брактеолы, при котором их зубцы проецируются друг на друга (рис. 3.33). Таким образом, цветок у крокусов на главной оси находится отнюдь не в терминальном положении, как это считали в более ранних исследованиях (Maw, 1886; Капинос, 1965; Шорина, 1975). Если растение имеет один цветок, то он расположен на оси II порядка (рис. 3.34).

### 3.3.1.6. Строение бокового цветоноса (паракладия) у видов подрода *Nudiflori*

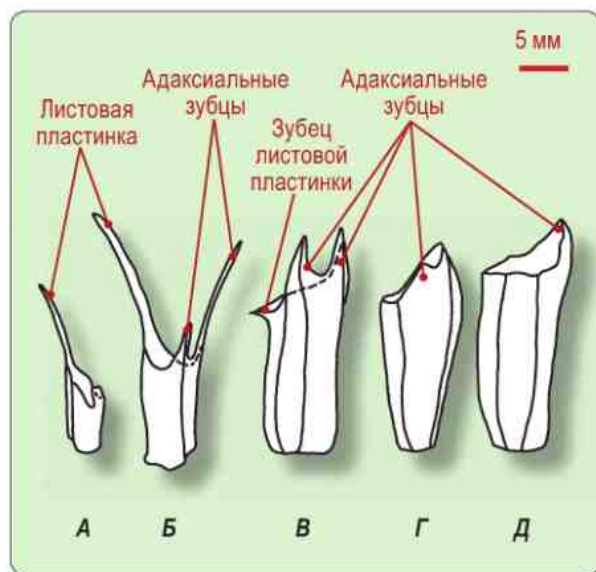
Достаточно часто (особенно у культивируемых сортов) на побеге развивается не один, а несколько цветоносов. В этом случае каждый следующий цветонос развивается в пазухе нижележащего зелёного листа. Порядок распускания – базипетальный (Рах, 1889). В основании каждого цветоноса обязательно развивался предлист в виде маленькой чешуйки с незамкнутым основа-



**Рис. 3.35.** Предлист в основании бокового цветоноса (паракладия), расположенного в пазухе одного из зелёных листьев у *Crocus chrysanthus*. Pc – паракладий; PrPc – предлист паракладия; GL – зелёный лист; Hf – терминальное соцветие; MiGe – почка возобновления



**Рис. 3.36.** Интерпретация строения паракладиев методом фантомного анализа для крокусов из подрода *Nudiflori* (по Чуб, 1995; Choob, Kuznetsova, 1999). Обозначения см. на рис. 3.33



**Рис. 3.37.** Вариабельность формы базального листа соцветия в подроде *Involucrati*. **А, Б** – *Crocus tommasinianus*. **В–Д** – *Crocus vernus* (по Choob, 1999; 2001)

нием (рис. 3.35). У некоторых растений предлист имел два зубца на верхушке (*C. chrysanthus* cv. 'Cream Beauty'), однако очень часто зубцы были недоразвиты. Форма предлиста, скорее всего, является не видовым, а клоновым признаком. На предлист у боковых цветоносов представителей подрода *Nudiflori* до сих пор не обращали должного внимания из-за его малых размеров (Mathew, 1980), поэтому признак отсутствия предлиста нужно сформулировать более корректно. Предлист отсутствует только в основании главного цветоноса, но не боковых (рис. 3.31; рис. 3.36). Взаимное расположение брактен, брактеолы и цветка было таким же, как у главного цветоноса. Брактея ориентирована под углом 180° к кроющему цветонос зелёному листу (т. е. предлист в основании цветоноса, брактен и брактеола расположены друг под другом).

По-видимому, в осевой системе бокового цветоноса произошли те же изменения, что и у главного: между предлистом в основании и брактеей можно разместить один фантомный лист, а между брактеей и брактеолой – второй (рис. 3.35). Таким образом, цветок бокового цветоноса располагается на оси III порядка (Choob, Kuznetsova, 1999). Почка возобновления закладывалась в пазухе зелёного листа сразу за последним листом с развитым боковым цветоносом.

### 3.3.1.7. Первичные данные по морфологии соцветий у видов подрода *Involucrati*

**Особенности растительного материала.** К сожалению, большинство представителей этого подрода – осеннецветущие виды, нуждающиеся в довольно теплой зиме. Единственным представителем, у которого был возможен массовый анализ материала, был *C. vernus*. Этот объект обладает рядом недостатков. Главный из них – очень изменчивая форма базального листа верховой формации в соцветии (общее покрывало, *Involucre*, «предлист» *sensu* Mathew (1980)). Мы (Choob, Kuznetsova, 1999) встречали как экземпляры, у которых нельзя было наблюдать ни одного зубца на этом листе, так и такие, у которых было до 5 зубцов. Форма и положение зубцов также были изменчивыми. Жилкование не позволяло однозначно ориентировать базальный лист в соцветии. Форма края брактен даже на ранних стадиях развития не давала надёжных указаний на морфологическую природу, поэтому мы использовали только косвенные признаки при определении структуры побеговой системы.

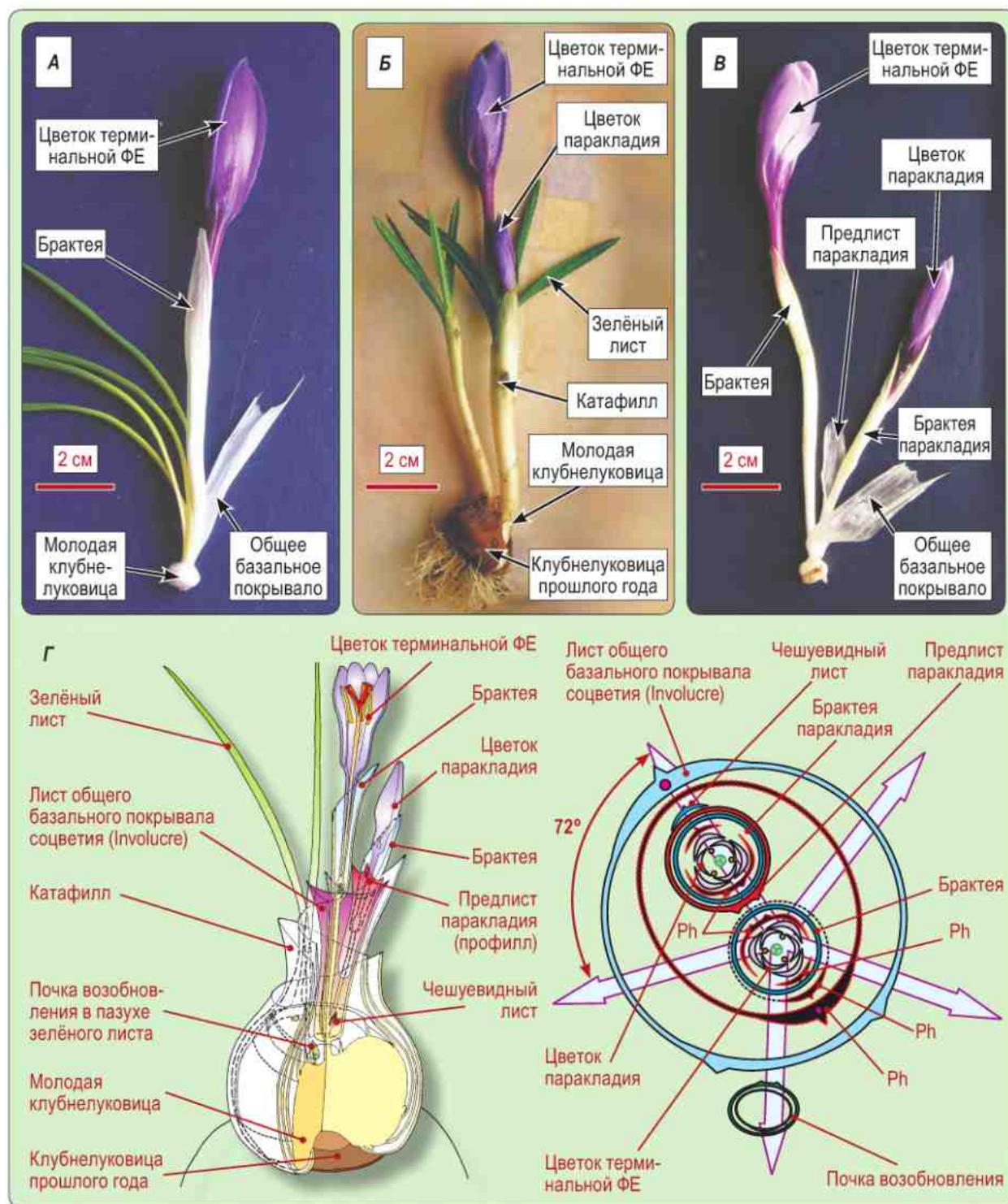
*C. tommasinianus* обладал более устойчивой формой листа общего базального покрывала в соцветии (рис. 3.37). Этот лист обычно развивал укороченную листовую пластинку, а на противоположной стороне – два выраженных зубца.

Для интерпретации наблюдаемой структуры можно выдвинуть гипотезу о том, что влагалищная часть листа в процессе развития претерпевает механическое давление, в результате чего образуются зубцы (см. раздел 2.1.3).

### **Взаимное расположение органов соцветия.**

Как и у подрода *Nudiflori*, у *Involucrati* почка возобновления занимала то же самое положение – в пазухе самого верхнего зелёного листа, непосредственно предшествующего соцветию (рис. 3.38). Структура почки не отличалась от приведённой выше для подрода *Nudiflori* (см. раздел 3.3.1.4).

Ни в одном из случаев мы не наблюдали развития дополнительных цветоносов в пазухах зелёных листьев. Чаще всего на побеге развивался только один цветок. Однако под общим покрывалом соцветия практически всегда обнаруживался дополнительный недоразвитый цветок. (Исключением были только самые мелкие экземпляры *C. tommasinianus*.)



**Рис. 3.38.** Общая органогрфия представителей подрода *Involucrati* на примере *C. vernus*. **А** – растение с одним цветоносом. Клубнелуковица прошлого года и катафиллы удалены, покрывало отогнуто. **Б, В** – растение с терминальной флоральной единицей и паракладием. **Г** – схема органов молодой клубнелуковицы (разрез через центр). **Д** – идеализированная диаграмма органотаксиса в соцветии (по Choob, 2001). ФЕ – флоральная единица. Обозначения см. на рис. 3.30 и 3.32

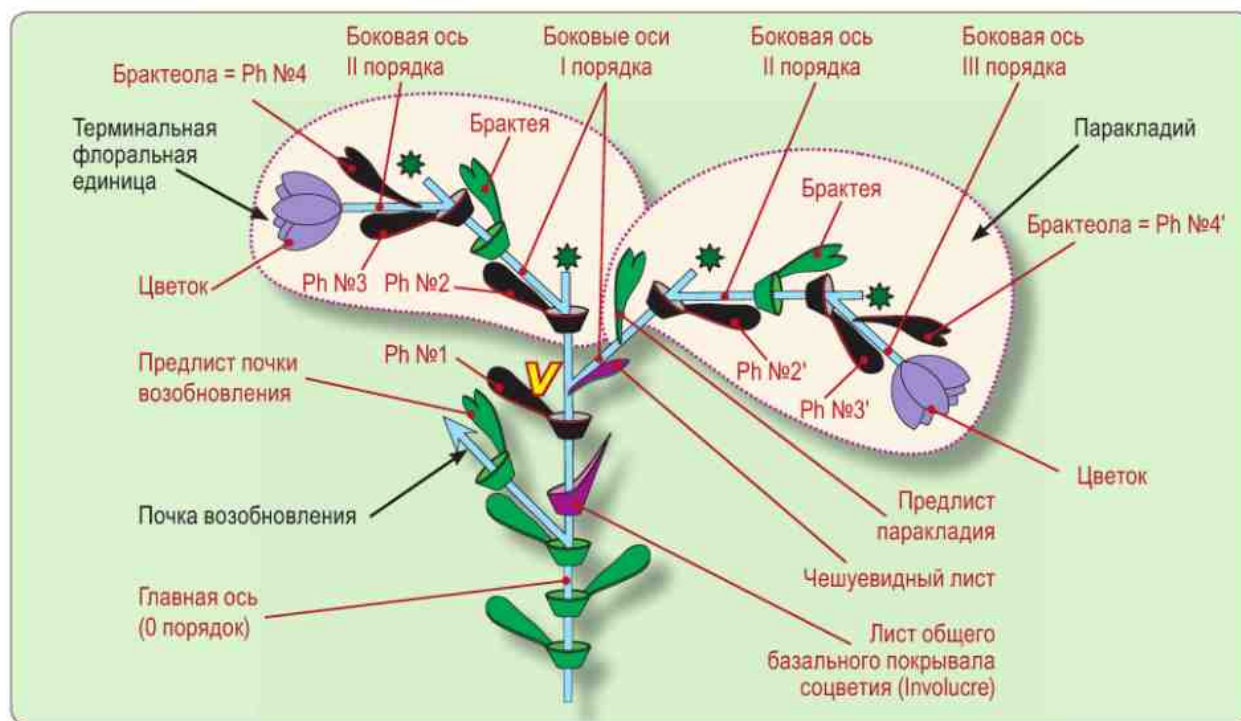


Рис. 3.39. Интерпретация строения соцветия методом фантомного анализа для крокусов из подрода *Involucrati* (по Choob, 2001). Символом «V» отмечена пазуха, в которой может развиваться паракладий у *Crocus pallasii*. Обозначения см. на рис. 3.33

На начальном этапе исследования было необходимо установить, насколько стабильно положение дополнительного цветка. Для решения этой задачи измеряли угол между почкой возобновления и дополнительным цветком относительно развитого цветка на расчерченной координатной подложке. Кроме того, на диаграммы наносили расположение плодолистиков, по которым можно было восстановить ориентацию остальных органов цветка.

Было выявлено, что угол между дополнительным цветком и почкой составляет  $130^{\circ}$ – $160^{\circ}$  (рис. 3.38, Г). Существуют две симметричные позиции для дополнительного цветка: по- и против часовой стрелки. Это оказалось в строгой корреляции с филлотаксисом зелёных листьев. Если листовая спираль была правовращающейся, то и цветок располагался по часовой стрелке, и наоборот.

Для установления закономерностей расположения листьев сопоставляли направление вращения на побеге прошлого года (по расположению почек на клубнелуковице) и побеге текущего года. Наблюдались все возможные со-

четания: левое с последующим левым; левое с последующим правым; правое с левым; правое с правым (Choob, 2001). Это говорит о том, что у *Crocus* направление вращения листовой спирали достаточно нестабильно.

Случайный выбор направления вращения листовой спирали, не зависящий от направления вращения главной оси, был показан и для других объектов с филлотаксом  $2/5$ , например для *Arabidopsis thaliana* (Smyth et al., 1990).

В дальнейшем для упрощения анализа направление вращения листовой спирали не учитывали, сводя с помощью симметричного преобразования все случаи к правовращающим.

Положение плодолистиков, как было отмечено выше, часто искажается при развитии завязи, из-за чего идеальный угол между плодолистиками ( $120^{\circ}$ ) не выдерживается строго. Тем не менее граница между плодолистиками (перегородка завязи), как правило, была ориентирована на дополнительный цветок. Это позволило нам предположить, что лист, непосредственно предшествующий цветку, находится под углом  $180^{\circ}$  относительно дополнительного цветка (рис. 3.38).

**Структура бокового цветоноса.** Для дальнейшего исследования выбирали побеги с двумя развитыми цветками, которые позволили бы более подробно изучить органотаксис на боковой оси (рис. 3.38, Б–В). В течение двух сезонов в культивируемых популяциях *C. vernus* и *C. tommasinianus* всего было найдено 18 таких растений. При развитом дополнительном цветке наблюдали наличие органов: брактея (во всех случаях), предлист боковой оси (очень редко отсутствует) и узкая чешуя при основании (развивается редко). Результаты наблюдения сочетаний органов приведены в табл. 3.1.

Из полученных данных (Choob, 2001) следует, что не во всех случаях можно наблюдать полное развитие органов боковой оси. Наиболее устойчивые органы – базальное покрывало соцветия и брактея. Менее устойчив предлист боковой оси, а самая неустойчивая – чешуя при боковом цветке. Можно предположить, что в том случае, когда органы не наблюдаются, они претерпевают редукцию, и для интерпретации правомерно рассматривать полный набор органов.

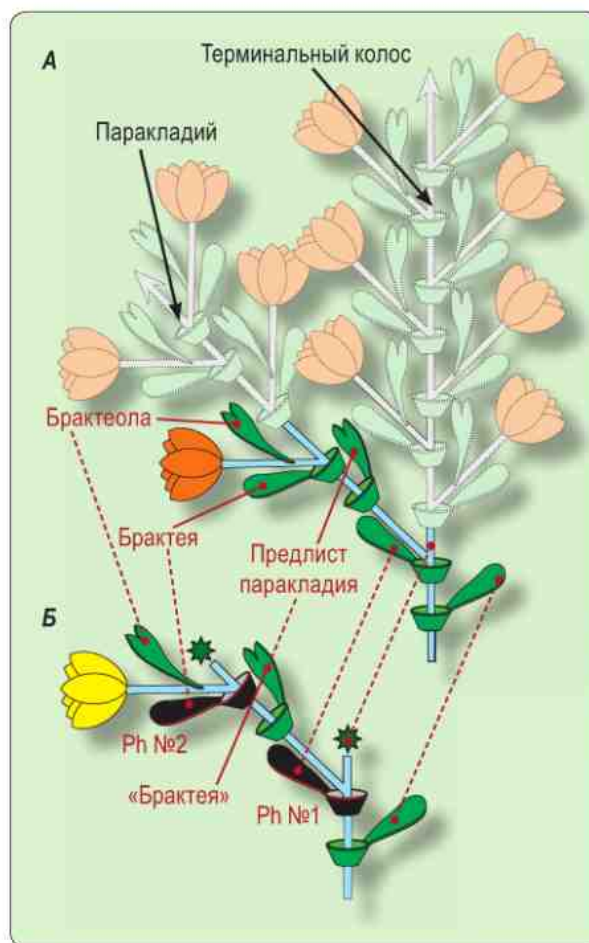
Чешуя на боковой оси была во всех случаях ориентирована под углом  $180^\circ$  к предлисту боковой оси. Сам предлист был обращен спиной стороной к главному цветку (особенно отчетливо это можно наблюдать у *C. tommasinianus*). Положение листа, непосредственно предшествующего цветку, было реконструировано по положению плодолистиков в завязи. Угол между этим листом и предлистом боковой оси составил  $0^\circ$  ( $= 360^\circ$ ). В пазухе предлиста бокового цветка новых органов не было обнаружено.

### 3.3.1.8. Модель побеговой системы соцветия у крокусов из подрода *Involucrati*

Принимая во внимание все наблюдения, можно предложить следующую схему для органотаксиса соцветия у представителей подрода *Involucrati* (рис. 3.39). На главной оси, несущей зелёные листья, последний наблюдаемый зелёный лист является кроющим для почки возобновления. Далее филлотаксис продолжает филлом общего покрывала, имеющий зубцы, возникшие в результате механического давления (иногда он имеет листовую пластинку, иногда полностью лишён ее). Именно его ошибочно принимали за общий профилл соцветия (Mathew, 1980).

Далее филлотаксис продолжает фантом, введённый для того, чтобы объяснить положение чешуи (видоизменённого листа), которая часто претерпевает редукцию. В её пазухе располагается ось II порядка. В большинстве случаев соответствующая меристема остаётся недоразвитой. На оси II порядка расположен собственный предлист.

По сообщениям (Mathew, 1980), у некоторых видов крокусов (*Crocus cambessedesii*, *C. pallasi* Goldb., отдельные популяции *C. imperati*) есть все три органа: «предлист» (общее базальное покрывало в нашей интерпретации), брактея и брактеола. У многих из них брактеола значительно уже брактей, а у *C. imperati* в пределах вида претерпевает редукцию. Из этих сведений



**Рис. 3.40.** Гомологичные структуры в соцветиях представителей сем. Iridaceae. А – *Gladiolus*. и Б – *Crocus* (по Choob, 1998, 2001; Choob, Kuznetsova, 1999)

можно заключить, что брактя одного подрода гомологична брактее другого. Таким образом, у *Involucrati* в состав листьев, окружающих цветков, входит не только брактя, но и редуцированная брактеола.

Основываясь на сделанных допущениях, можно предположить, что как у *Involucrati*, так и у *Nudiflori* брактя является предлистом. Тогда в схему оси необходимо добавить дополнительный фантомный лист между общим покрывалом и брактеей, как это было сделано для случая бокового цветоноса у подрода *Nudiflori*. Если учитывать возможный абласт, а не делецию брактеолы, то можно считать, что дополнительный цветков терминирует ось III порядка (рис. 3.39). Все предположения, сделанные для дополнительного цветка, справедливы и для главного. В новой интерпретации (Choob, 2001) он терминирует ось II порядка.

### 3.3.1.9. Проблема гомологии соцветий *Crocus* с близкими представителями семейства Iridaceae

Отметим, что у подсемейства Crocoideae не описаны соцветия-колосья, которые характерны для близкого к ним подсемейства Ixioideae семейства Iridaceae. Цветки у Crocoideae, образующих несколько цветоносов, распускаются в акропетальном порядке (Рах, 1889). Исходя из представленных в разделе 3.3.1 данных можно прийти к заключению, что у всех представителей рода *Crocus* и брактя, и брактеола являются предлистьями.

Таким образом, использование термина «предлист» (Mathew, 1980) неинформативно без указания, к какому побегу оси этот предлист отно-

**Таблица 3.1.** Филломы, обнаруженные при образовании дополнительного цветка (паракладия) у *Crocus vernus* и *Crocus tommasinianus* (подрод *Involucrati*)

Вид	№	Базальный лист соцветия (общее покрывало)	При дополнительном цветке:		
			предлист	чешуя	брактя
<i>Crocus vernus</i>	1	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	2	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	3	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	4	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	5	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	6	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)
	7	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)
	8	Есть (+)	Нет (-)	Нет (-)	Есть (+)
	9	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
<i>Crocus tommasinianus</i>	10	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	1	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)	Есть (+)
	2	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	3	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	4	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)	Есть (+)
	5	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	6	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
	7	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)
8	Есть (+)	Есть (+)	Нет (-)	Есть (+)	
<b>Всего исследованных случаев</b>		18	16	4	18
<b>Доля в %</b>		100%	88,9%	22,2%	100%

сится. Признак наличия/отсутствия предлиста необходимо сформулировать более корректно.

У представителей рода *Crocus* соцветие является монохазием, часть органов которого редуцирована. Терминальных цветков нет, все цветки расположены на осях второго или третьего порядка. Само соцветие *Crocus* можно гомологизировать с колосом, свойственным близкому подсемейству Ixioidae, только включив в рассмотрение наряду с главным еще и боковые колосья-паракладии (гомологичные части соцветий показаны на рис. 3.40). Заметим, что при сравнении соцветий возникает терминологическое несоответствие, поскольку «брактея» крокусов не является кроющим листом бокового цветка, как у других Iridaceae (например, у *Iris*, *Gladiolus*, *Freesia* и др.).

С некоторыми оговорками термины «брактея» (специализированный лист верховой формации без листовой пластинки; Серебряков, 1952) и «брактеола» (брактея, уменьшенная в размерах) можно сохранить как традиционные (Maw, 1886; Mathew, 1980), придав им чисто описательный смысл (но не смысл интерпретации структуры!).

### 3.3.1.10. Взаимосвязь структуры соцветий у подродов *Nudiflori* и *Involucrati*

Преобразования структуры соцветий в семействе Iridaceae можно провести в рамках концепции псевдоциклов (Кузнецова, 1985; Kuznetsova, 1988; см. также раздел 3.1.2.2). В изменениях по пути усложнения структуры соцветий можно выделить несколько модусов преобразований.

1. Усиление цветения благодаря развитию боковых соцветий (паракладиев), повторяющих по структуре терминальную флоральную единицу.
2. Терминальное усечение, выражающееся в утрате терминального соцветия. В результате все цветоносы становятся боковыми.
3. Гомогенизация, т. е. стабилизация структуры боковых соцветий. Гомогенизация сопряжена с изменением порядка зацветания паракладиев.
4. Обособление генеративной части побега от вегетативной путём создания «зоны торможения» и дальнейшая интеграция структуры соцветия.

На последнем этапе возникает устойчивый тип структуры, которую можно вновь считать терминальной и проводить описанные выше преобразования (т. е. построить второй псевдоциклический ряд). Часто исходная структура и структура, полученная в результате полного псевдоциклического преобразования, имеют большое внешнее сходство, которое можно назвать псевдоциклическим.

1. Представители подрода *Nudiflori* имеют более простую структуру соответствующую начальным модусам псевдоцикла: один цветок в терминальном монохазии, частое развитие паракладиев, развивающихся в акропетальной последовательности (усиление цветения).
2. У *C. vernus* и *C. tommasinianus* (подрод *Involucrati*), вероятно, уже произошла специализация флоральной зоны. Об этом говорит хорошо развитый базальный лист в основании соцветия (покрывало), находящийся рядом с зоной подавления соцветия.

Соцветие *Involucrati* можно гомологизировать с фрагментом осевой системы *Nudiflori*, содержащим терминальный одноцветковый монохазий и один паракладий (боковой монохазий). Переходной морфологической формой можно считать *C. pallasii*, у которого не только есть развитая брактеола, но и изредка встречаются экземпляры с двумя паракладиями и терминальной флоральной единицей. Основания обоих паракладиев прикрыты базальным покрывалом. Место, в котором у *C. pallasii* мог бы сформироваться дополнительный паракладий, обозначено на рис. 3.39 символом «V».

3. Структура соцветия *Involucrati* свидетельствует о прошедшей гомогенизации, в результате которой число паракладиев стабилизировано (имеется один паракладий II порядка, часто недоразвитый).
4. Об обособлении и специализации генеративной сферы свидетельствуют:
  - а) преобразование верхнего зелёного листа в общее покрывало соцветия;
  - б) редукция листа внутри группировки (чешуя при монохазии II порядка, часто недоразвитая);
  - в) полная редукция брактеолы.

Любопытно, что у крокусов из подрода *Involucrati* есть тенденция к сокращению листовой серии в целом. Сравнивая рис. 3.31 с рис. 3.38, можно отметить, что для *C. vernus* характерно наличие 3–5 зелёных листьев, тогда как у *C. chrysanthus* листьев может быть 5–10 (в зависимости от диаметра клубнелуковиц).

Таким образом, структура соцветий у крокусов из подрода *Involucrati* может быть получена из структуры соцветий у *Nudiflori* путём псевдоциклических преобразований.

Промежуточные модусы преобразования являются менее устойчивыми, поэтому число видов, у которых структура соцветия промежуточного типа, меньше. Именно такими особенностями структуры соцветия обладают крокусы с предлистом, брактеей и брактеолой (в частности, *C. pallasii*).

Если считать исходным состоянием для псевдоциклических преобразований одиночный терминальный цветок (*Iris reticulatus* M. Bieb), то структура соцветия у *Crocus* относится ко второму – началу третьего псевдоцикла (см. раздел 3.1.2.2). Соцветие *Juno* Tratt. относится к середине первого псевдоцикла, *Gladiolus* – к началу второго псевдоцикла. По-видимому, в роде *Crocus* достигнута одна из самых высоких степеней специализации и усложнения структуры соцветия в семействе Iridaceae.

### 3.3.1.11. Новые формулировки признаков подродов в роде *Crocus* L.

Полученные нами данные позволяют сформулировать новые признаки, проводящие различие между подродами в роде *Crocus* по структуре соцветия (см. табл. 3.2). У *Nudiflori* боковые цветки образуются в пазухах зелёных листьев в числе 1 и более (до 7–9). У *Involucrati* боковой цветок всегда расположен под общим предлистом в пазухе редуцированного листа (никогда этот лист не бывает зелёным). По-видимому, боковой цветок *Involucrati* всегда один. Однако проведённых нами исследований (Чуб, 1995; Choob, 1998; 2001; Choob, Kuznetsova, 1999) недостаточно, чтобы сформулировать этот признак в более категоричной форме.

Сравнивая с данными молекулярной систематики, можно сказать, что все изученные признаки хорошо кластеризуются на кладограмме, предложенной (Petersen et al., 2008; Seberg, Petersen, 2009). И виды с базальным покрывалом, и виды с брактеей и брактеолой попадают в соответствующие клады и могут считаться синапоморфиями. Единственное исключение составляют виды и с базальным листом, и с брактеолой. Они попадают в разные клады, что совпадает с выводом о переходном характере строения соцветий.

**Таблица 3.2.** Различия в структуре соцветия у представителей подродов *Nudiflori* и *Involucrati*

Исследованные виды	Базальный лист соцветия	Брактеола	Инициация паракладиев	Положение паракладиев	Положение почки возобновления
Подрод <i>Nudiflori</i> <i>Crocus flavus</i> , <i>C. chrysanthus</i> , <i>C. ancyrensis</i> , <i>C. tauricus</i> , <i>C. speciosus</i> , <i>C. sieberi</i> , <i>C. angustifolius</i>	У всех видов <u>отсутствует</u>	У всех видов <u>имеется</u>	<u>Факультативная</u> , контролируется внешними факторами, может возникать несколько паракладиев	Пазухи зелёных листьев срединной формации	<u>Варьирует</u> в зависимости от инициации паракладиев
Подрод <i>Involucrati</i> <i>C. vernus</i> , <i>C. tommasinianus</i> , <i>C. pallasii</i>	У всех видов <u>имеется</u>	У всех видов <u>отсутствует</u>	<u>Конститутивная</u> , чаще возникает только один паракладий (редко два)	Пазухи редуцированных листьев, находящихся на отрезке оси выше базального листа соцветия	<u>Консервативно</u> , в пазухе верхнего зелёного листа



Примечательно географическое распространение крокусов с различным строением соцветий. В целом центр разнообразия этого рода находится в Средиземноморье. Оттуда наиболее широко распространились виды с брактеей и брактеолой (подрод *Nudiflori*). Они дальше всего проникают на восток в резко континентальный климат Средней Азии. Возможно, этому способствует листовая серия с более многочисленными и узкими листьями, анатомически специализированными для перенесения засухи (Шорина, 1975).

Меньшее географическое распространение получили виды с базальным покрывалом без брактей (подрод *Involutati*). Их распространение преимущественно связано с Европой, Турцией и Кавказом.

В обоих под родах освоена ниша осеннего цветения. При этом важен в первую очередь влажный осенний сезон. В резко континентальный климат такие крокусы не проникают. Ареал видов с переходными признаками почти исключительно средиземноморский. В природе для *C. cambessedesii* отмечено цветение с ноября по март. У крымского *C. palasii* или близкого к нему культивируемого *C. sativus* L. цветение происходит в ноябре и при раннем похолодании не бывает обильным. Это говорит о том, что переходная морфологическая структура соцветия коррелирует с низкой физиологической специализацией ритмов цветения.

### 3.3.2. Особенности зигоморфных цветков в сем. Iridaceae

#### 3.3.2.1. Органотаксис: уникальное положение плоскости симметрии цветка

В фундаментальной сводке «Blütendiagramme» (Eichler, 1875; 1878) для большинства семейств приведены диаграммы зигоморфных цветков, у которых плоскость симметрии проходит через медиану кроющего листа цветка. Как исключения указаны семейства Fumariaceae с трансверсальной плоскостью симметрии зигоморфного цветка, а также семейство Iridaceae. У ирисовых плоскость симметрии образует разные углы с медианной плоскостью кроющей брактей, в частности приведены углы  $60^\circ$  и  $120^\circ$  (Eichler,



**Рис. 3.41.** Цветки *Freesia refracta*, показывающие слабую зигоморфность, которая проявляется в длине тычинок и изгибе столбика и трубки венчика, а также в неравноценном развитии петалоидной ткани в разных позициях тычинок

1875). Это достаточно редкое явление можно назвать тангентальной зигоморфией в противоположность медианной (типичной) или трансверсальной зигоморфии (Choob, 2001).

Согласно наблюдениям (Choob, 1999; 2001), у немахровых сортов *Freesia refracta* (Jacq.) Klatt цветки обладают лишь слабой зигоморфией. Околоцветник практически актиноморфный, и лишь длина тычинок и изгиб столбика и трубки околоцветника указывают на физиологическую зигоморфность, свойственную также крокусам (рис. 3.41).

*Freesia* является удобным модельным объектом, поскольку выведены многочисленные махровые сорта. Изучая морфологию махровых цветков, можно ответить на вопрос, действительно ли цветки обладают скрытой генетической программой зигоморфизации. У махровых сортов тычинки полностью или частично превращаются в дополнительный круг листочков околоцветника. В случае если латентная программа зигоморфизации цветка действительно существует, новый круг листочков околоцветника также должен показать черты зигоморфности, но если в результате гомеозисной замены тычинок на листочки околоцветника цветок станет актиноморфным, то длина тычинок окажется недостаточно валидным аргументом, чтобы утверждать,

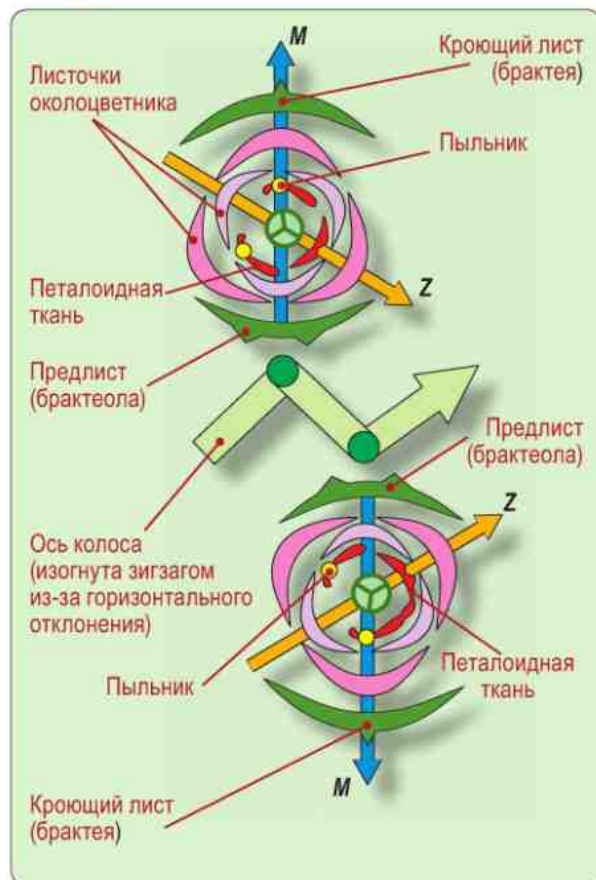
что латентная программа зигоморфизации существует (Choob, 2001).

Наблюдения показали, что при гомеозисной замене тычинок на листочки околоцветника зигоморфные свойства становятся ещё более выраженными (рис. 3.42). «Верхние» тычинки обычно полностью заменяются петалоидными органами, тогда как «нижние» частично сохраняют пыльники и развивают асимметричные петалоидные выросты. Верхние выросты при этом развиты лучше, чем нижние.

Можно заключить, что длина тычиночной нити является важным признаком, по которому можно оценивать степень зигоморфности цветка. С эволюционной точки зрения возможно две гипотезы.

1. Предковая форма рода (или вида) *Freesia refracta* обладала зигоморфными цветками, а к настоящему моменту генетическая программа зигоморфизации частично утрачена.
2. Предковая форма была актиноморфной, а асимметричное развитие тычинок является первым шагом на пути к типичным зигоморфным цветкам.

Подчеркнём, что хотя бы частичная зигоморфизация цветка свидетельствует о его боковом положении, поскольку, согласно разрабатываемому подходу (Пенин и др., 2002), в терминальном положении развиваются либо актиноморфные, либо спиральные цветки. Зигоморфные цветки возникают только при физиологическом влиянии главной оси.



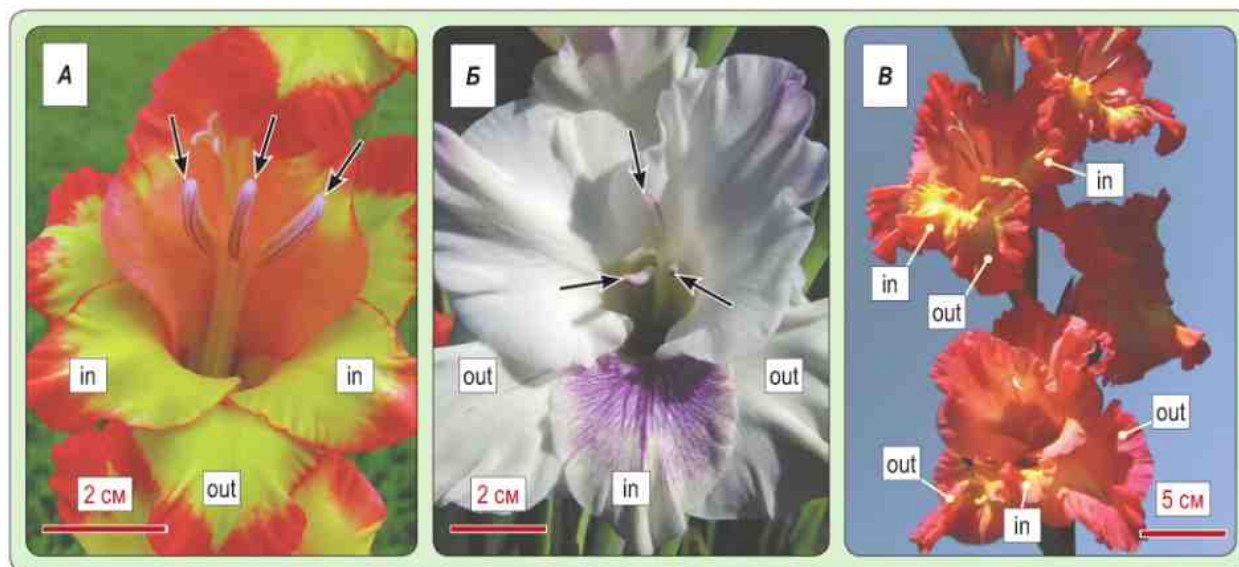
**Рис. 3.42.** Гомеозисная замена тычинок в цветках *Freesia refracta*, показывающая существование латентной генетической программы зигоморфизации при развитии цветка (по Choob, 2001). *M* – плоскость медианы брактей; *Z* – плоскость зигоморфии

### 3.3.2.2. Проявление зигоморфности в процессе развития цветка

По наблюдениям (Choob, 1999; 2001), для диких видов *Gladiolus* и культиваров селекции XIX в. характерно стабильное положение плоскости симметрии цветков, соответствующее одному из приведённых углов с медианой (60° или 120°). Современные сорта гладиолусов, полученные в результате межвидовой гибридизации, обладают нестабильным положением плоскости симметрии, что можно заметить по распределению сигнальных пятен на посадочной площадке для насекомых (рис. 3.43).

В качестве объекта исследования был выбран *Gladiolus × hybridus hort.* сорт 'Озарение', так как именно у этого сорта довольно рано в развитии появляются антоциановые пятна, по которым можно оценить положение нижних листочков околоцветника. Исходные образцы представлены коммерческими клубнелуковицами (были выращены на ст. Заколпье, Гусь-Хрустальный район Владимирской обл.).

При закладке цветков *G. × hybridus* актиноморфный, т. е. органы всех кругов околоцветника закладываются более или менее одновременно и имеют одинаковые размеры и форму. Только к моменту выдвижения цветоноса (соответствует растяжению междоузлия между верхним листом срединной формации и брактейми) в нижней цветке начинается зигоморфизация: одна из двух тычинок удлиняется быстрее, чем дру-



**Рис. 3.43.** Полиморфизм цветков *Gladiolus* × *hybridus* по распределению сигнальных пятен. **А** – сорт 'Princess Margaret' (в центре посадочной площадки – листочек внешнего круга, пыльники расположены в одной плоскости). **Б** – сорт 'Голубая Бабочка' (в центре посадочной площадки – листочек внутреннего круга, пыльники не лежат в одной плоскости). **В** – сорт 'Зов Волея' (цветки разной структуры в одном соцветии). in – внутренние листочки; out – наружные листочки

гие. Листочки околоцветника, которые войдут в состав нижней губы, начинают синтезировать антоциан (Choob, 2001).

В итоге каждый из кругов в цветке приобретает зигоморфные свойства. В гинецее зигоморфия проявляется как изгиб столбика и неравномерный рост лопастей рыльца. В андроее тычиночные нити приобретают неравную длину. Листочки околоцветника различаются по формированию контрастных пятен, привлекающих опылителей, а также по длине и ширине листочков околоцветника, входящих в состав верхней и нижней губы. Более того, изгиб трубки околоцветника также вносит свой вклад в формирование зигоморфного цветка (Choob, 2001).

В соцветиях современных сортов гладиолусов мы обнаружили оба указанных у Эйхлера варианта зигоморфности (Eichler, 1875).

Для уточнения описания условно примем, что плоскость симметрии цветка (плоскость зигоморфии) на диаграмме представлена вектором Z, направленным от нижней части цветка (от посадочной площадки) к верхней части цветка. Плоскость медианы обозначим вектором M, проходящим от материнской оси к киллю кроющей брактей. Плоскость медианы на диаграмме примем за начало угловых координат. Естествен-

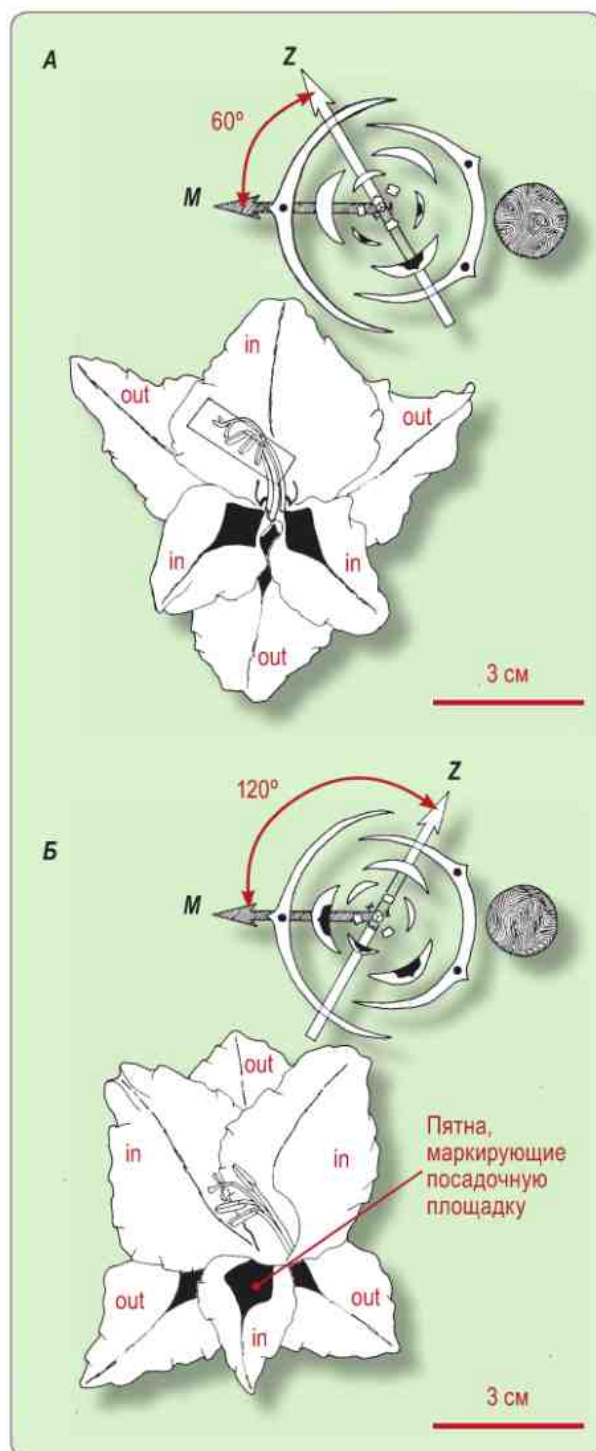
ным центром вращения следует считать центр цветка (рис. 3.44).

В случае когда отклонение плоскости зигоморфии от медианы брактей составляет  $\pm 60^\circ$ , антоциановые пятна развиваются на одном из листочков околоцветника внутреннего круга и на двух внешних. В этом случае для андроея характерно «выстраивание» пыльников в одной плоскости под рыльцем (рис. 3.44, А).

Если угол плоскости зигоморфии с медианой брактей составляет  $\pm 120^\circ$ , антоциановые пятна развиваются на двух листочках околоцветника внутреннего круга и только на одном листочке внешнего круга. Из-за того что при изгибе тычиночной нити на пути оказывается рыльце, тычинки не могут собраться в единый ряд (рис. 3.44, Б).

Соцветие представлено двурядным колосом. Если у цветков правого ряда отклонение плоскости зигоморфии происходит по часовой стрелке, то у цветков левого ряда – против часовой стрелки, и наоборот (Choob, 2001).

Сравнивая крокусы и гладиолусы, необходимо отметить, что, по сообщению Капинос (1965), из всех кругов органов цветка лишь тычинки у крокусов развиваются неравномерно, косвенно указывая на существование у *Crocus* латентной программы зигоморфизации, которая может



**Рис. 3.44.** Варианты взаимного расположения плоскости медианы (*M*), плоскости зигоморфии (*Z*) и соответствующие им цветки *Gladiolus* × *hybridus*, сорт 'Озарение' (по Choob, 2001). **A** – угол отклонения 60° (садовый тип цветка «гандавензис»). **Б** – угол отклонения 120° (тип цветка «эдель»)

проявляться лишь в том случае, когда на боковой цветок оказывает физиологическое влияние главная ось. У крокусов положение оси симметрии для андроеца составляет угол 60° с медианой кроющего листа, что в целом типично для семейства Iridaceae. К сожалению, проверить это предположение наблюдением за махровыми цветками невозможно. Хотя существование махровых формы крокусов документировано (Penzig, 1922), к настоящему моменту они полностью утрачены.

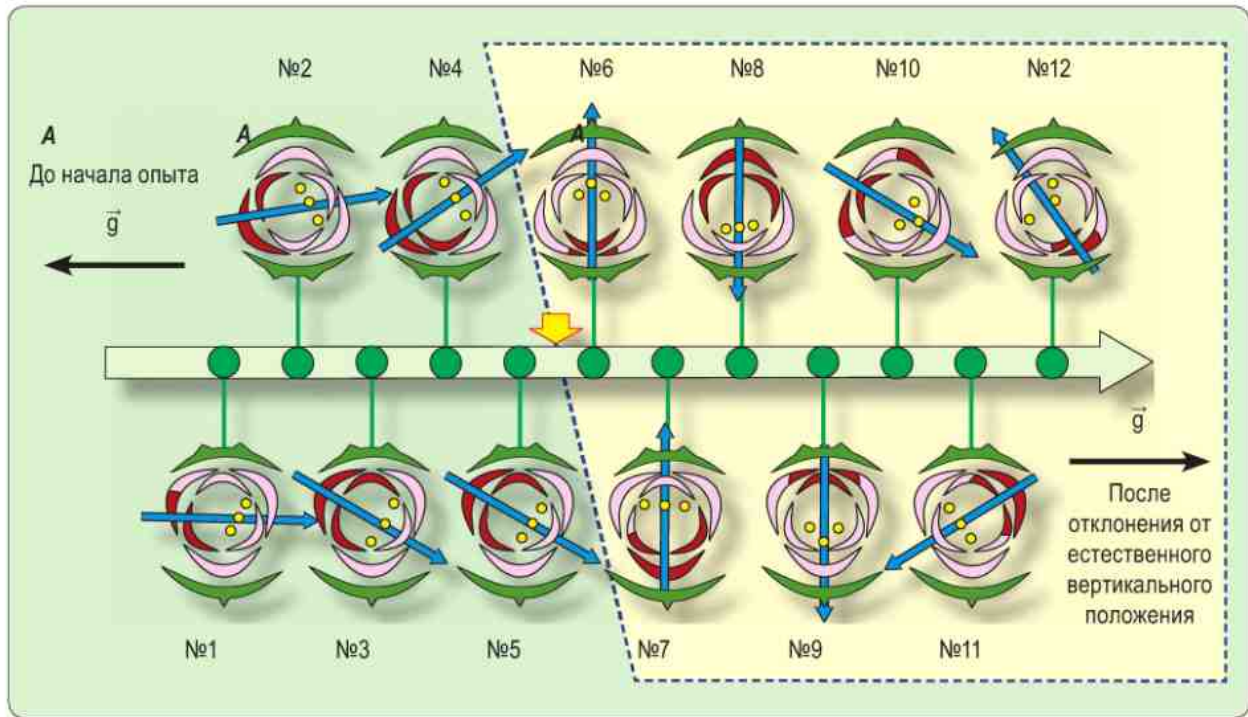
Удобство *Gladiolus* как модельной системы состоит в том, что у выбранного сорта даже в раннем развитии (в момент начала биосинтеза антоцианов) можно точно установить угол между медианой и плоскостью зигоморфии.

Указанные два варианта строения цветка можно назвать типичными, однако они связаны между собой непрерывным рядом морфологических переходов, когда угол плоскости *Z* с медианой лежит между 60° и 120°. Это означает, что в соцветиях многих современных сортов гладиолусов строение цветка недостаточно устойчиво. На него влияют определённые факторы, обеспечивающие расположение частей цветка и сигнальных пятен, удобное для опылителей. Логично предположить, что ведущим фактором может оказаться направление вектора силы тяжести относительно развивающегося цветка. На такую возможность указывали предварительные наблюдения за поваленными ветром соцветиями, в верхней части которых развивались цветки с аномальным строением.

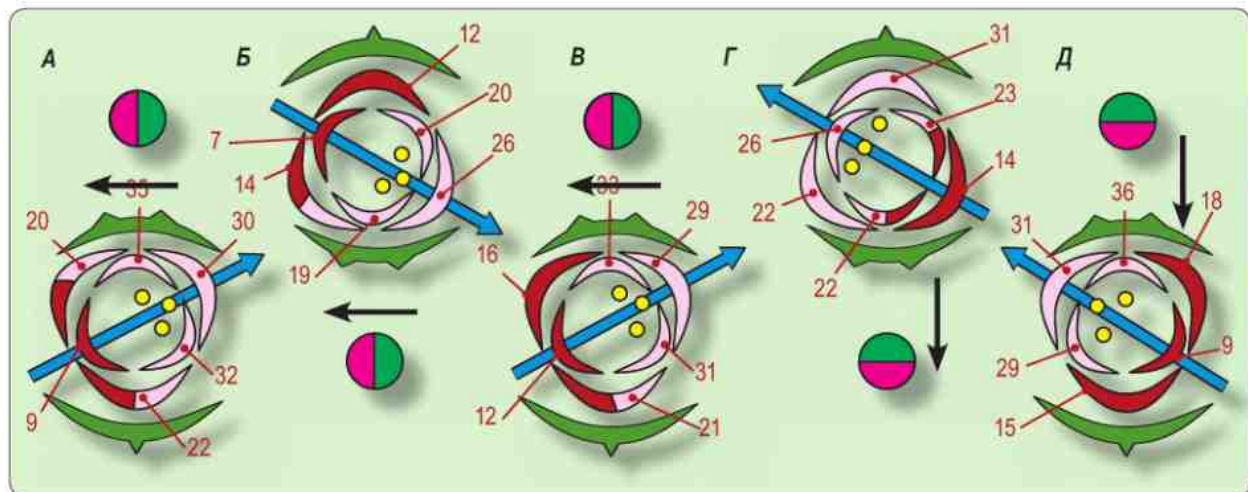
### 3.3.2.2. Физиологическая регуляция зигоморфного паттерна у *Gladiolus*

В дополнительном исследовании (Choob, 1999) была показана возможность изменения положения плоскости симметрии цветков *Gladiolus* при изменении направления вектора силы тяжести.

**Методика.** В эксперименте использовали растения, у которых нижние цветки находились в фазе бутонизации и можно было легко определить плоскость симметрии, т. е. отличить верхнюю часть цветка от нижней. Колосья в полевых условиях развивали от 10 до 14 цветков. Выше по оси колоса цветки находились на разных стадиях развития, причём у самых верхних зигоморф-



**Рис. 3.45.** Один из типичных результатов эксперимента с отклонением оси соцветия *Gladiolus* × *hybridus* на стадии бутонизации цветка №1. На диаграммах показан синтез антоцианов на нижней губе околоцветника и смещение тычинок. Синий вектор – плоскость зигоморфии (Z). До жёлтой стрелки положение Z уже детерминировано, а после – нестабильно



**Рис. 3.46.** Результаты пробных асимметричных аппликаций ланолиновой пасты, содержащей 50 мг/л  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты. Места аппликации пасты показаны на срезе оси колоса малиновым цветом. Эта часть среза теоретически должна восприниматься цветком как нижняя. **А, Б, В** – ауксин действует на боковую (левую) поверхность колоса. В результате плоскость зигоморфии Z отклоняется так, что верхняя сторона цветка находится справа от оси колоса. Пигментные пятна формируются на стороне наложения  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты. **Г, Д** – ауксин действует в плоскости медианы брактей, что теоретически должно имитировать наклон соцветия в плоскости дистихии. Верхняя сторона цветка находится ближе к стороне без пасты. Цифры указывают измерение ширины листочков околоцветника в мм. Более широкие листочки соответствуют верхней губе околоцветника. Прочие обозначения см. рис. 3.45

ность еще никак не проявлялась. Ось отклоняли от вертикального положения так, чтобы морфологически верхняя часть первого цветка оказалась внизу. По мере роспуска цветков строили их диаграммы, экстраполируя расположение органов к стандартным диаграммам тримерного цветка *Gridaceae* (Eichler, 1875). Если трубка околоцветника деформировалась, относительное положение органов проецировали на диаграмму, прослеживая их главные жилки к основанию цветка. Отмечали также номер цветка, начиная с нижнего, правое и левое положение относительно оси соцветия (двурядного колоса).

Морфологически верхнюю и нижнюю части цветка определяли по распределению антоциановых пятен, относительному расположению в пространстве пыльников и искривлению столбика, которые наносили на диаграммы (центральная часть диаграммы условно отражает направление зигоморфности, но положение точек прикрепления органов считали типичным). Дополнительно измеряли максимальную ширину листочков околоцветника, поскольку листочки, составляющие посадочную площадку, более узкие, чем листочки, находящиеся верхней половине околоцветника. Таким образом, по всему комплексу наблюдаемых признаков можно было достаточно уверенно провести плоскость зигоморфии *Z*, даже если углы с медианой не соответствовали типичным (см. раздел 3.3.2.2).

**Результаты.** Один из типичных результатов эксперимента представлен на рис. 3.45. Видно, что положение плоскости зигоморфии *Z* варьирует на протяжении колоса. При гравистимуляции нижнего цветка (№ 1) в соцветии существенных изменений в структуре цветка не наблюдается: распределение антоциановых пятен и относительное расположение пыльников остаются прежними. Трубка околоцветника вместе со всеми частично срастающимися с ней органами всегда скручивалась так, что посадочная площадка оказывалась внизу, а тычинки – изогнутыми кверху. Ближайшие цветки отвечали на гравистимуляцию сходным образом, угол плоскости *Z* с медианой лежал в пределах  $60^\circ$ – $120^\circ$ . Видимо, в цветках, где процесс индукции силой тяжести прошёл достаточно давно, положение морфологически нижней стороны уже не могло измениться.

У цветков, начиная с № 6, 7 или 8 (разброс обусловлен тем, что стадию развития, на ко-

торой производили гравистимуляцию нельзя было стандартизировать), наблюдали выход угла *Z* за пределы  $60^\circ$ – $120^\circ$ . При этом ещё 3–5 цветков выше по оси колоса обладали нестабильным расположением плоскости зигоморфии цветка, которая в предельных случаях в указанной зоне соцветия могла располагаться под углом  $0^\circ$  или  $180^\circ$  относительно медианы. В этой части соцветия процесс индукции программы зигоморфизации только что начался, но на последних этапах направление действия внешнего индуктора (вектора силы тяжести) изменилось, в результате чего положение плоскости *Z* варьировало в широких пределах.

Выше этой зоны положение плоскости зигоморфии стабилизировалось в новом положении (№ 11 и 12 на рис. 3.45). Если рассматривать цветки одного (только правого или только левого) ряда, то можно сказать, что угол плоскости *Z* с медианой меняет знак на противоположный. В этой части соцветия развитие зигоморфных признаков ещё не было индуцировано, поэтому положение плоскости *Z* вновь совпало с направлением действия внешнего индуктора. Морфологический верх цветка совпал с физическим верхом.

**Дополнительные опыты.** На следующий сезон для устранения влияния неравномерного освещения на верхней и нижней частях колоса после гравистимуляции на соцветие надевали тубус листового алюминия, в торцах которого натягивали алюминиевую фольгу. В нижней части соцветия она плотно прилегала к цветоносу.

Полученные данные полностью аналогичны варианту без затемнения соцветий, однако антоциановые пятна были развиты намного слабее, и при проведении плоскости *Z* на диаграмме пришлось больше опираться на другие признаки. По-видимому, для гладиолусов свет не является внешним индуктором зигоморфизации цветка.

Для проверки роли ауксинов в процессе зигоморфизации была проведена пробная аппликация ланолиновой пасты, содержащей 50 мг/г  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты ( $\alpha$ -НУК). Ограниченное количество выращенных растений не позволило отработать методику. Тем не менее в большинстве случаев нанесение пасты с  $\alpha$ -НУК на половину среза колоса вертикально расположенного растения вызывало формирование цветка, у которого нижняя губа тяготела к месту нанесения

ауксина (рис. 3.46). Нанесение пасты в надрез оси соцветия ниже бутона не вызвало существенных изменений в зигоморфном паттерне цветка.

**Выводы.** Полученные результаты однозначно указывают, что расположение плоскости симметрии цветка *Z* у *Gladiolus* × *hybridus* находятся не под генетическим (как у большинства растений), а под физиологическим контролем. При этом свет как регулятор зигоморфизации не играет существенной роли. Ведущим фактором, определяющим структуру зрелого цветка современных сортов *Gladiolus*, является направление силы тяжести, влияние которого проявляется, как и во многих других случаях, через перераспределение потоков ауксинов на нижнюю сторону оси развивающегося соцветия.

### 3.4. Фантомный анализ строения элемента симподия у *Philodendron* (сем. Araceae)

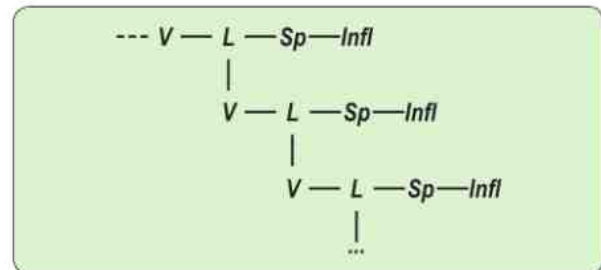
#### 3.4.1. Строение побегов и состав листовых серий у *Philodendron*

Интерес к составу листовых серий и структуре побеговой системы у ароидных возник ещё в XIX в. (Irmisch, 1874; Engler, 1877). В этих и последующих работах (Engler, Krause, 1912) немецкой школы была разработана формальная схема описания листовых серий и соподчинения осей у ароидных, где буквами по горизонтали условно обозначают тип листьев, а вертикальными отходящими отрезками – положение точек ветвления побега (рис. 3.47). При этом выделяли предлистья, листья срединной формации, листья верховой формации и покрывало соцветия. В дальнейшем было проведено дополнительное уточнение терминологии: по Рутер (Ruter, 1918) предлист (Vorblatt) мог оказаться по строению близким к низовым чешуям (Niederblatt-Vorblatt), к зелёным листьям (Laubblatt-Vorblatt) или к брактеем (Hochblatt-Vorblatt); см. раздел 2.1.2.

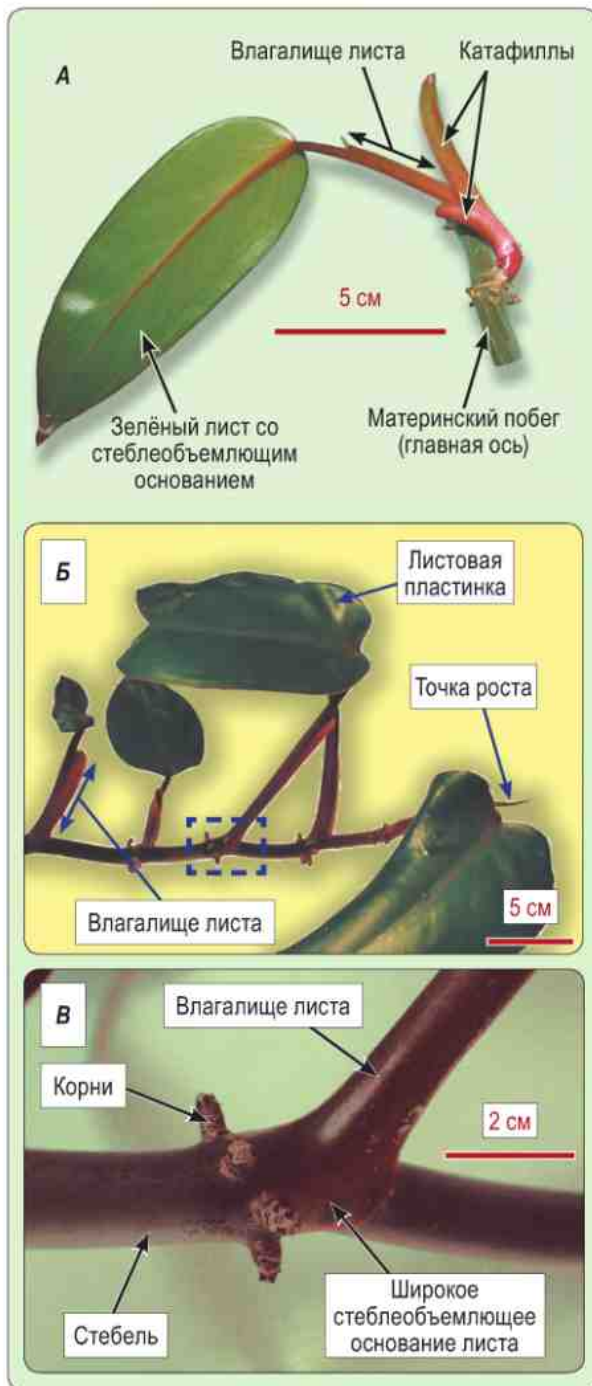
В дальнейшем терминология описания листьев для ароидных была неоправданно усложнена Дж. Реем (Ray, 1987b), который выделял у

ароидных предлистья (prophylls), листья низовой формации (cataphylls), листья срединной формации (foliage leaves), переходные листья между низовой и срединной формациями (для них введён неудачный термин «mesophylls»), листья верховой формации (bracts), среди которых отдельно упоминаются предлистья (bracteoles или mesobracteoles – в зависимости от строения). Поскольку строение листовых серий у ароидных зависит от характера возобновления и роста побегов, для каждого типа листьев Рей уточнял, являются ли они «силлептическими» или «пролептическими», «моноподиальными» или «симподиальными», выделяя в отдельную категорию листья флагеллярных побегов лиан.

Несмотря на сложную, не совсем удачную в плане подбора терминов классификацию типов листьев (Ray, 1987b), необходимо отметить, что есть достаточно строгая корреляция между способом возобновления побега и составом листовой серии (Ray, 1987a). Так, у филодендронов лист срединной формации с короткой влагалищной частью, оставляющий после опадания характерный кольцевой рубец, надёжно указывает на перевершинивание, и именно для него предложен термин «симподиальный лист» (sympodial leaf) (Ray, 1987b). Этот лист не охватывает стебель следующего элемента симподия, а у филодендронов внутри влагалищной части находится разветвленная система генеративных побегов, одиночное соцветие или его рудимент (Engler, Krause, 1912; Ray, 1987a).



**Рис. 3.47.** Пример формального обозначения строения симподия у *Philodendron*, согласно немецкой морфологической традиции (по Engler, Krause, 1912). *V* – предлист. *L* – зелёный лист срединной формации. *Sp* – покрывало соцветия. *Infl* – соцветие. В рамках концепции о фитомерах ветвление в точке *L* означает, что новый элемент прикреплён к междоузлию под узлом соответствующего листа (фактически в пазухе листа *V*)



**Рис. 3.48.** Моноподиально нарастающий побег *Philodendron erubescens*, развившийся из боковой почки. **А** – основание побега с двумя катафиллами. **Б** – средняя часть побега; листовые пластинки у верхних листьев в серии больше по размерам, чем у нижних. **В** – стеблеобъемлющее основание листа, которое маркирует моноподиальный характер роста («моноподиальный лист» по Ray, 1987a)

У флагеллярных побегов филодендронов, а также при пробуждении спящих почек срединной формации имеют широкое стеблеобъемлющее основание, довольно длинную влагалищную часть (рис. 3.48) и указывают на то, что данный побег ещё некоторое время будет моноподиально нарастать (Ray, 1987b). Именно поэтому такие листья были названы «моноподиальными» (Ray, 1987a).

Рей в рамках концепции фитомера модифицировал формальное описание листовых серий у *Agaceae* (Ray, 1987a). В частности, он считал, что лист, нижележащее междоузлие и почка, находящаяся напротив места смыкания краёв основания листа, составляют единое целое – фитомер. Согласно этой концепции, предлист, у которого на гипоподии нет соответствующей почки, не является фитомерообразующей единицей и принадлежит главной оси. Поскольку у ароидных (как и у многих других однодольных) гипоподий обычно не развивается, а предлист действительно выглядит как филлом, прикрепленный основанием к материнской оси, концепция фитомера нашла сторонников среди исследователей, занимающихся однодольными (Цвелёв 1993; 1997; Mavrodiev, 2009).

Концепция фитомеров, несмотря на свою проработанность, не позволяет анализировать органотаксис, поскольку не объясняет, почему боковые побеги расположены как раз в пазухах листьев нижележащих фитомеров. В рамках концепции фитомеров эту пространственную корреляцию изучать трудно, поскольку тогда приходится предполагать сильную вариабельность строения фитомера, что не позволяет сделать прогнозы структуры. Поэтому мы будем придерживаться более традиционного взгляда о том, что каждый новый побег возникает в пазухе листа, а его листовая серия начинается с одного (или двух) предлистьев (см. раздел 2.1).

Развитие побеговой системы у многих видов *Philodendron* Shott было описано как симподий (рис. 3.47, 3.49). Листовая серия каждого элемента симподия состоит из **1**) чешуевидного листа; **2**) листа с развитой пластинкой и черешком; **3**) покрывала abortированного или более-менее развитого соцветия (Irmisch, 1874; Engler, 1877; Engler, Krause, 1912). Чешуевидный лист традиционно интерпретируют как предлист (Engler, Krause, 1912; Ray, 1987a; 1987b). На элементе симподия часто видны чешуйки



(squamula) различной структуры, число и положение которых хорошо документировано у разных видов *Philodendron*, однако их обычно не считают листовыми органами (Irmisch, 1874; Engler, Krause, 1912).

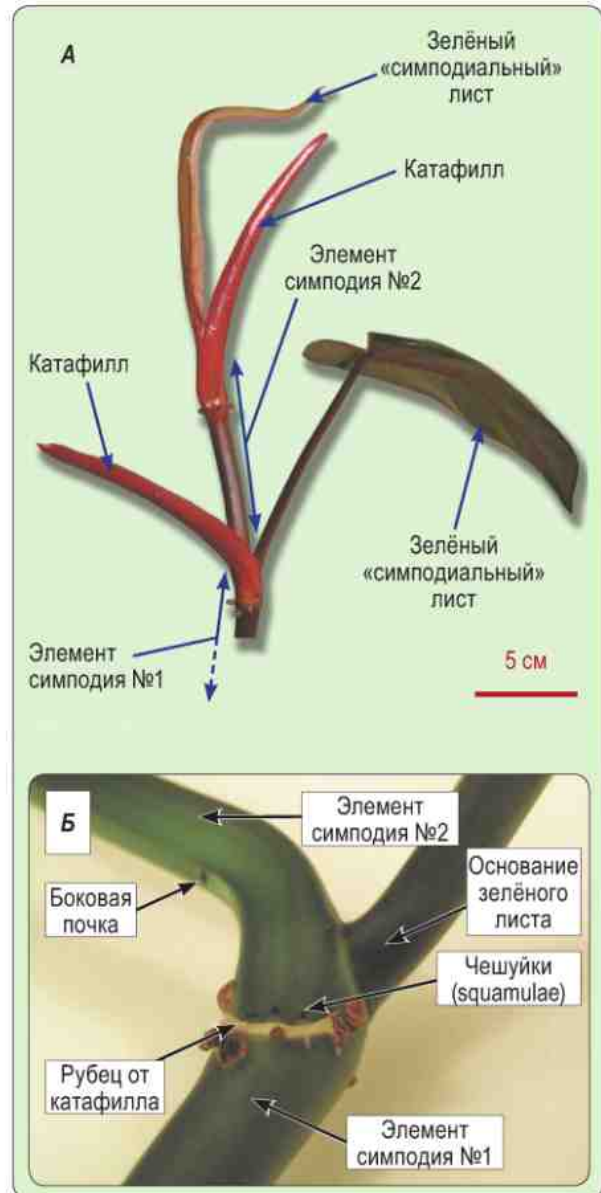
Пазуха «симподиального» листа у *Philodendron* обычно не активна. Однако для других ароидных (*Zantedechia* Spreng., *Dieffenbachia maculata* (Lodd.) G. Don., *Monstera deliciosa* Lieb., *Alocasia* G. Don и т. д.) у одного или у нескольких листьев, предваряющих соцветие, в пазухах развиваются параклади, а почка возобновления всегда находится в пазухе листа сразу под зоной паракладиев (Ray, 1987a). Таким образом, пазуха «симподиального» листа у *Philodendron* не участвует в дальнейшем росте. Можно считать, что она формально занята рудиментом паракладия. По концепции фитомеров, паракладий принадлежит фитомеру покрывала, что отражено на схемах (Ray, 1987a; 1987b).

На каждом элементе симподия должен развиваться элемент следующего порядка. Традиционно считают, что он формируется в пазухе чешуевидного предлиста (Engler, Krause, 1912) или принадлежит фитомеру «симподиального» листа (Ray, 1987a).

Кроме того, выше чешуевидного листа находится покоящаяся боковая почка (рис. 3.49). Её развитие обычно подавлено, но при повреждении или перегибе побега возможна её активизация с образованием моноподиально нарастающего побега, часто отличающегося по структуре от типичного элемента симподия (рис. 3.49, А). Если предположить, что (1) в пазухе чешуевидного листа находится боковая почка, то неясно, как прикрепляется следующий элемент симподия. Если предположить, что (2) в пазухе этого листа находится ось, продолжающая симподиальный рост, то непонятно, к чему прикреплена боковая почка. Таким образом, возможности ветвления системы несколько выше, чем число свободных пазух. Принятие концепции фитомеров также не решает проблемы: число порождённых элементов симподия боковых побегов (три) больше, чем число фитомеров (два; предлист не считается самостоятельным фитомером).

Это противоречие хорошо известно исследователям ароидных, однако его не акцентируют в работах, посвященных структуре побеговой системы у *Philodendron*. По-видимому, причина такого «умалчивания» кроется в том, что до сих

пор не найдено удовлетворительного решения проблемы ветвления. Формально её можно свести к задаче отыскания редуцированного органа методом фантомного анализа и проверке полученных гипотез на близкородственном материале представителей сем. Araceae.



**Рис. 3.49.** Симподиально нарастающая побеговая система у *Philodendron*. **А** – листовые серии двух последовательных элементов симподия у *Ph. erubescens*. **Б** – место прикрепления листа срединной формации у *Ph. laciniatum* (зелёный «симподиальный» лист по Ray, 1987a)

### 3.4.2. Растительный материал и методы

Для анализа была собрана коллекция из 7 видов: *Ph. erubescens* C. Koch. et Augustin, *Ph. laciniatum* Engl., *Ph. tripartitum* Schott, *Ph. scandens* C. Koch. et Sello, *Ph. panduraeforme* Kunth, *Ph. melanochrysum* Linden et André, *Ph. selloium* K. Koch.

Анализировали относительное расположение филломов на симподии и боковой почки. В некоторых случаях стимулировали развитие боковой почки, срезая вышележащую часть побеговой системы и анализировали листовые серии выросших побегов.

При интерпретации строили схемы методом фантомного анализа. Для филодендронов были приняты следующие формальные положения.

1. Каждый побег располагается в пазухе соответствующего кроющего листа.
2. Листовая серия бокового побега начинается с адаксиального предлиста.
3. Угол дивергенции двух соседних филломов приближался к  $180^\circ$  (на самом деле здесь может наблюдаться спиродистихия; см. раздел 4.1.4).
4. Положение органов на интерпретационных схемах корректировали введением фантомных филломов до полного совпадения с наблюдаемым расположением листьев.

### 3.4.3. Результаты и обсуждение

#### 3.4.3.1. Листовые серии, развивающиеся из боковых почек

Листовые серии боковых побегов, развивающихся из покоящихся почек после стимуляции, обычно содержат несколько «моноподиальных» листьев (рис. 3.48) и заканчиваются «симподиальным» листом и соцветием, после чего формируется следующий элемент симподия с типичной структурой. Протяжённость и состав листовых серий боковых побегов зависят от вида.

Во всех случаях в начале листовой серии предлист никогда не был хорошо развитым. От него остаётся рано отмирающая кольцевая чешуйка, а следующий лист расположен абаксиально и лишён листовой пластинки. По мере разви-

тия листовой серии чешуевидные листья (катафиллы) становятся более крупными, у вышележащих листьев развивается листовая пластинка («промежуточные» листья по Ray, 1987b). Далее структура листа от узла к узлу усложняется до тех пор, пока листовая пластинка не достигнет размеров и формы, типичных для зелёного листа в составе симподия (рис. 3.48). После этого происходит закладка рудимента соцветия и перевершинивание. При моноподиальном нарастании листья целиком охватывают материнский побег, и каждый из них несёт спящую почку в пазухе.

У *Ph. triphyllus* и *Ph. erubescens* в листовых сериях побегов, развившихся из боковых почек катафиллов, относительно немного, но листья с развитой листовой пластинкой на моноподиальной стадии роста довольно многочисленны (обычно 8–9). Листовые серии побегов *Ph. scandens*, *Ph. melanochrysum*, *Ph. laciniatum*, напротив, содержат больше катафиллов, а после первого же листа с пластинкой характер роста меняется на симподиальный. *Ph. panduraeforme* занимает промежуточное положение.

Таким образом, рассматривая листовые серии боковых побегов, можно отметить следующие особенности (рис. 3.50, Б).

1. Предлист, как правило, слабо развит (как следствие боковой побег в его пазухе не развивается).
2. Для листовой серии характерно закономерное увеличение размера катафиллов от предлиста до более развитых чешуй. Срок жизни филломов коррелирует с размером.
3. Увеличение размеров и усложнение формы листьев по мере моноподиального роста.

#### 3.4.3.2. Структура типичного элемента симподия в терминах фантомного анализа

Чтобы интерпретировать структуру типичного элемента симподия, необходимо ввести дополнительный фантом (Phantom 1), в пазухе которого находится покоящаяся боковая почка. Однако чешуевидный лист и фантом расположены под углом  $360^\circ$ , что не соответствует принятым предположениям (см. раздел 3.4.2). Чтобы корректировать положение листьев, приходится вводить ещё один фантомный лист (Phantom 2) между катафиллом и Phantom 1 (рис. 3.50, А).

Заметим, что в полученной схеме на участке оси, соответствующем типичному элементу симподия, оказывается 5 филломов. Перечислим их в акропетальном порядке: Phantom 2, Phantom 1, катафилл, зелёный лист и покрывало соцветия. Предлист представлен фантомным органом, а катафилл больше не претендует на роль предлиста. Это хорошо согласуется с наблюдениями за боковыми побегами из спящих почек, где предлист представлен рано отмирающим чешуевидным органом, пазуха которого не активна. Боковая почка оказывается в пазухе Phantom 1 (рис. 3.50).

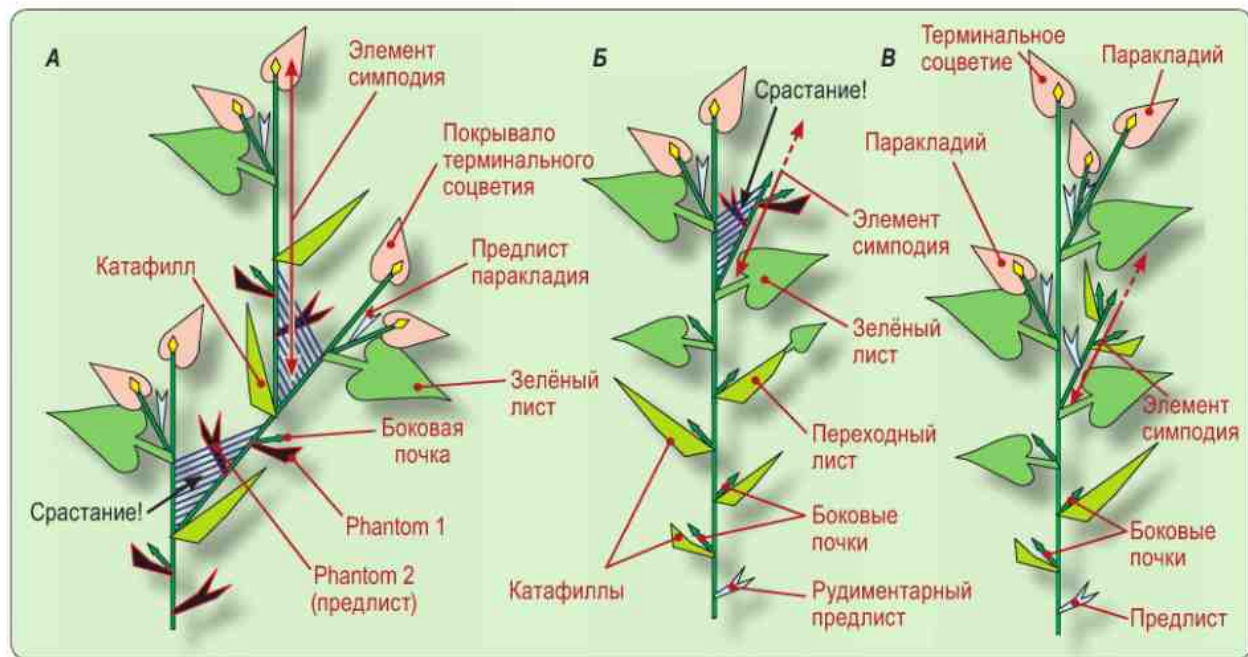
Интересно, что при недостаточном освещении положение боковой почки может смещаться вверх по элементу симподия. У *Ph. laciniatum* наблюдали боковую почку, смещенную выше основания зелёного листа, принадлежащего предыдущему элементу симподия (рис 3.51). Это подтверждает гипотезу о том, что почка расположена не в пазухе катафилла, а в пазухе abortированного листа. Если предположить, что катафилл все-таки является кроющим листом для боковой почки, то мы приходим к парадоксальному выводу о том, что удлинение элемента симподия идёт за счёт уве-

личения расстояния между кроющим листом и боковой почкой!

Если предположить, что почка находится в пазухе фантомного листа (Phantom 1), то удлинение происходит более естественно: за счёт увеличения междоузлия между Phantom 2 и Phantom 1, а положение почки оказывается связанным с узлом Phantom 1.

Таким образом, смещение боковой почки вверх (рис. 3.51) подтверждает принятую нами гипотезу о структуре элемента симподия (рис. 3.50).

Катафилл остаётся кроющим листом для следующего элемента симподия. Заметим, что в нашей интерпретации самый развитый боковой побег расположен ближе всего к зоне паракладиев/соцветия (развивается всегда), нижележащий менее развит (развивается при повреждении), тогда как самый нижний боковой побег в пазухе предлиста никогда не развивается. Это хорошо согласуется с акротонным ветвлением у других Araceae (рис. 3.50, B). Кроме того, у побегов *Philodendron*, развившихся из боковых почек, в случае обогащения листовых серий филломами также наблюдается акротонное ветвление (рис. 3.50, B).



**Рис. 3.50.** Интерпретация строения побеговой системы в сем. Araceae. **A** – результат применения фантомного анализа к элементам симподия у *Philodendron*. **Б** – побег с обогащённой листовым серией у *Philodendron*. **В** – строение побеговой системы у других Araceae. Показана возможность образования паракладиев и/или геликоидных цим в пазухах верхних листьев

### 3.4.3.3. Поиск фантомов

В качестве претендентов на роль абортированных листьев можно рассматривать чешуйки (squamula, scale), находящиеся на типичном элементе симподия. Кроме филодендронов интравагинальные чешуйки есть у *Cryptocoryne* Fisch. ex Wydler (Aroideae) и *Lagenandra* Dalzell (Dahlgreen et al., 1985). Лучше всего поддаются интерпретации чешуйки у *Ph. scandens*. Обращает на себя внимание непарная чешуйка, всегда расположенная ниже боковой почки. По-видимому, она и есть редуцированный Phantom 1. Аналогичные рудиментарные органы имеются и у других видов филодендронов (рис. 3.51, Б).

Phantom 2 должен находиться с противоположной стороны и ниже, чем боковая почка. Однако с той же стороны находится и зелёный лист срединной формации, но никаких чешуек не наблюдается. Зато имеются симметричные (парные) чешуйки по обеим сторонам от проекции зелёного листа на узел катафилла (рис. 3.49). Можно интерпретировать эти чешуйки как остатки некогда единого предлиста, как бы «рассечённого» на две половины, как это было зарегистрировано у некоторых *Amayllidaceae* (см. раздел 3.2.3).

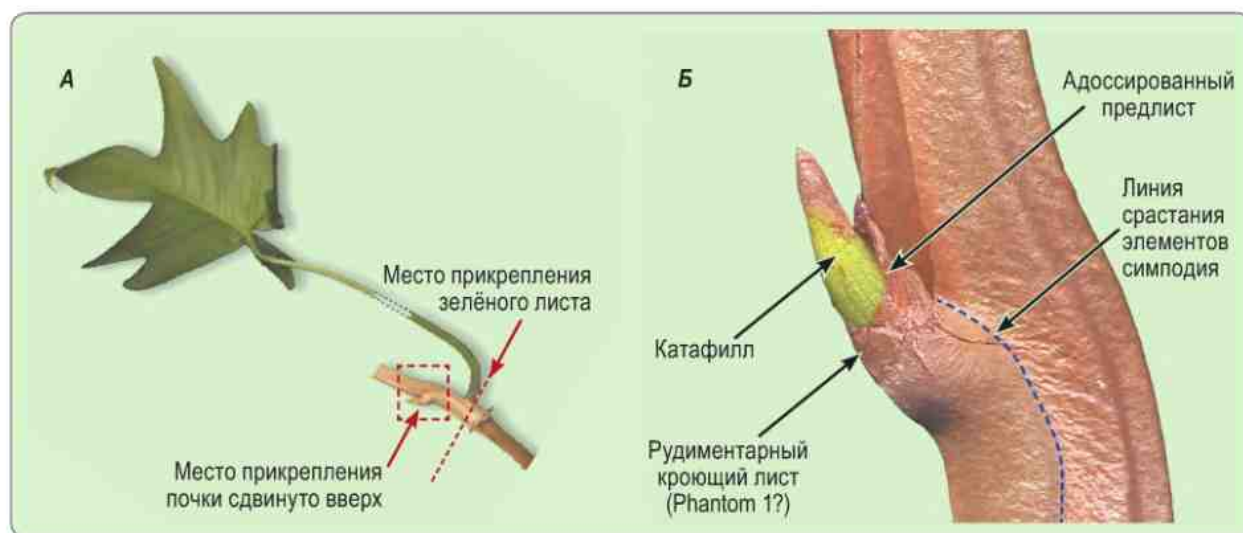
Строение побеговой системы в месте прикрепления парных чешуек позволяет предположить, что два последовательных элемента симподия

срослись друг с другом. Этим можно объяснить тот факт, что под зелёным листом чешуйки обычно не обнаруживаются.

У других видов (например, у *Ph. selloum*) чешуйки более многочисленны и их нельзя столь же однозначно сопоставить с фантомными органами. Кроме того, вследствие укорочения отдельных элементов симподия при одновременном утолщении положение листьев заметно искажается, что затрудняет анализ. Возможно, в случае *Ph. selloum* чешуйки имеют другую (не листовую) природу.

Отдельного обсуждения требуют горгоноидные соцветия, описанные для ряда ароидных, в том числе и для *Philodendron* (Ray, 1987a; 1987b). С одной стороны к оси симподия прикреплены несколько боковых соцветий, создающих впечатление нисходящей серии. Кроме того, образование аналогичных структур возможно и в вегетативной сфере (И. И. Рудский, личное сообщение). Наиболее простым объяснением было бы признать, что ароидные в принципе способны к формированию сериальных элементов побеговой системы.

В рамках фантомного анализа можно предложить другое объяснение. Листовая серия снизу обогащается фантомными листьями. Теоретически новые побеги в их пазухах должны располагаться двурядно (филлотаксис  $\frac{1}{2}$  или спиродистихия; см. раздел 3.4.2). Однако этого



**Рис. 3.51.** Сдвиг места прикрепления боковой почки вверх относительно зелёного листа предыдущего элемента симподия у *Philodendron laciniatum*. А – общий вид. Б – строение боковой почки

не наблюдается, поскольку там, где произошло срастание двух последовательных элементов симподия, активация пазух фантомов и, соответственно, ветвление невозможны. Усиление мощности побегов в направлении верхушки (акротонное ветвление) вполне характерно для ароидных. Естественно, что побеги и соцветия в этих случаях выглядят как нисходящая серия.

Поскольку растительный материал по горгоноидным соцветиям нам был недоступен, пока ещё нельзя сделать окончательный выбор между двумя высказанными конкурирующими гипотезами (сериальные побеги или обогащение листовой серии фантомами).

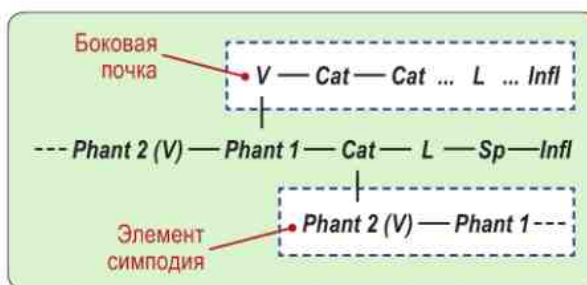
Что касается редукции предлиста, у ароидных можно наблюдать разные стадии этого процесса. Так, у *Dieffenbachia* и *Aglaonema* пазушные почки имеют чешуевидный предлист (рис. 3.52). У побега возобновления симподия предлист более выражен, тогда как у паракладиев того же вида он хорошо развит и имеет типичную двукилевую структуру.

Несмотря на то что предлист боковых почек на начальных этапах слабо обособлен от материнской оси бокового побега, трудно согласиться с мнением, что этот филлом и главный побег у ароидных представляют собой единую структуру (Ray, 1987a; Цвелёв 1993; 1997; Mavrodiev, 2009), поскольку даже в том случае, когда гипоподий совершенно не развит, материнская ось и предлист – два различных физиологических домена, резко различающиеся по долговечности: предлист в ряде случаев быстро отмирает (рис. 3.52). Поэтому в новой интерпретации (рис. 3.53) фантомные предлистья лучше считать филломами, принадлежащими боковым побегам, а побеговую систему не разделять на фитомеры (ср. с рис. 3.47).

Таким образом, проблема ветвления у *Philodendron* может быть успешно решена средствами фантомного анализа. При этом все филломы листовой серии типичного элемента симподия находят гомологов у других представителей ароидных, что позволяет акцентировать их структурное единство (рис. 3.50 и 3.53). Более того, строение элемента симподия у *Agaseae* и у некоторых других однодольных (сем. *Amatyllidaceae*, см. раздел 3.2; сем. *Iridaceae*, см. раздел 3.3) в целом совпадает. Выявленная общая тенденция к редукции предлиста подтвердилась и на примере сем. *Agaseae* (в частности, у *Philodendron*).



**Рис. 3.52.** Предлистья у представителей сем. *Agaseae*. **А** – верхняя часть элемента симподия у *Aglaonema*. **Б** – верхняя часть элемента симподия у *Dieffenbachia maculata*, терминированной флоральной зоной с несколькими паракладиями, организованными в монохазий



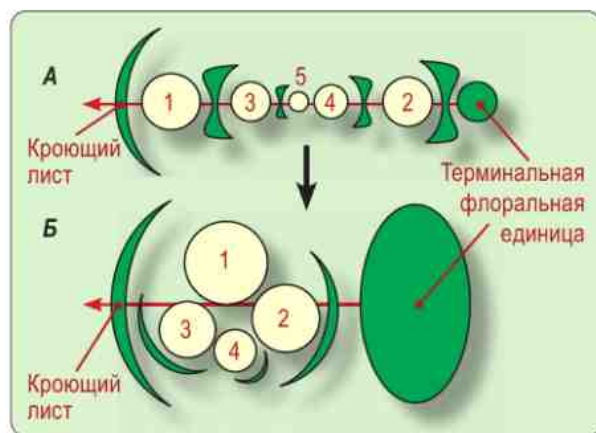
**Рис. 3.53.** Новая интерпретация строения симподия у *Philodendron* методом фантомного анализа. **Phant** – фантомный лист. **Cat** – катафилл (лист низовой формации). Прочие обозначения см. на рис. 3.47. В отличие от представлений о фитомерах на данной схеме ветвление в точке **Cat** означает, что новый элемент прикреплён в пазухе листа **Cat**

## 3.5. Конформация соцветий

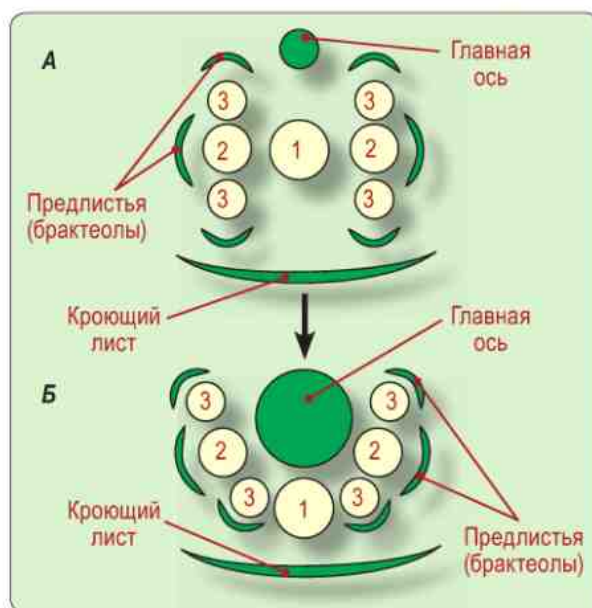
### 3.5.1. Вводные замечания

Метод фантомного анализа основан на последовательной идеализации и постулировании геометрических правил размещения органов (см. разделы 3.2–3.4). «Идеальное растение» даёт нам общее понятие о структуре, в то время как на живом растении позиции органов могут существенно отличаться от предсказанных. В разряд особых случаев относятся соцветия и, вообще, собрание осей, в которых точки прикрепления побегов сильно сближены.

Можно предположить, что причиной искажения «идеального» органотаксиса является высокая плотность «морфогенетического поля», в котором ингибирующие сигналы интерферируют. Растение стремится к релаксации, т. е. к максимально возможному удалению органов друг от друга, что лимитируется анатомо-физиологическими причинами (в частности, строением проводящей системы). Здесь можно провести аналогию со строением органических соединений: из-за стерического отталкивания объёмных групп жёсткие (структурные, ковалентные) связи не позволяют им занять максимально удалённое положение.



**Рис. 3.54.** Конформация монохазия у однодольных. **А** – «идеальная» структура («веер»), в которой все элементы находятся в плоскости медианы кроющего листа. **Б** – реальная конформация расположения паракладиев у *Leucosium aestivum* (по Müller-Doblies, 1971). Цифры – порядок зацветания



**Рис. 3.55.** Изменение конформации дихазия у двудольных. **А** – «идеальная» структура. **Б** – релаксирующее изменение конформации при увеличении размеров главной оси и сокращении длины цветоножек.

В результате молекула (в случае растений – плотное собрание побегов) принимает определённое пространственное строение или **конформацию**, в которой уравновешены силы отталкивания и возможности к изменению расстояния между атомами (для растений – к деформации/растяжению проводящей системы).

У растений примером такого рода явлений могут служить монохазии у однодольных. Теоретически все элементы монохазия должны располагаться на одной прямой: медиане кроющего листа. Такое расположение (Eichler, 1875; Troll, 1954) называют «веером» (рис. 3.54). Однако в случае плотного расположения осей элементы монохазия «релаксируют», принимая новую конформацию. Например, показано, что паракладии в пазухе листа F-x у *Leucosium aestivum* L. располагаются в форме геликоидной цимы, но не «веера», как следовало бы ожидать исходя из теоретических посылок (Müller-Doblies, 1971). При этом предлист каждого следующего элемента отклоняется от медианы своего кроющего листа (рис. 3.54, Б).

У двудольных обычно не возникает особых трудностей с размещением органов, поскольку у них имеется два предлиста и пространственное отталкивание минимальное. Хотя при сокраще-

нии длины цветоножек и увеличении размеров главной оси возможны и исключения из этого правила (рис. 3.55).

Таким образом, имея некоторую «идеальную» структуру растения в виде плотного собрания осей, можно предполагать, что она «релаксирует» в несколько различных реальных конформаций. Вероятность того, что при определённой структуре жёстких связей побеговая система примет ту или иную конформацию, должна оцениваться по некоторому эквиваленту энергии. Как ввести аналогичную меру в соцветиях?

Релаксация возможна путём поворота органов. Поворот, сближающий органы и/или растягивающий проводящую систему, назовём **напрягающим**, а поворот, увеличивающий расстояние между органами и/или компактизирующий проводящую систему, – **релаксирующим**. Вращать можно любые органы: брактей, предлистья вместе с пазушными органами, сами цветки (в качестве примера изменения конформации системы предлист+цветок относительно главной оси у однодольных – см. рис. 2.4).

Ещё один возможный вариант снятия стерического напряжения – изгиб соответствующих осей, также приводящий к удалению органов друг от друга или сокращению проводящих путей. Эту релаксацию структуры мы лишь обозначим, но не будем использовать её в дальнейшем анализе.

Напряжение создаётся не только из-за пространственных факторов, но и из-за структурных. Отклонение от идеальной структуры следует также считать напряжением.

Высказанные гипотезы позволяют расширить область применения фантомного анализа для исследования структуры с плотно расположенными побегами, опираясь на принципы образования «релаксирующих» конформаций.

### 3.5.2. Структура соцветия *Narcissus* как формальная задача

Традиционный путь изучения строения соцветий состоит в том, что исследователи смотрят закладку органов, а затем сравнивают её с закладкой элементов соцветия у других представителей того же семейства (см. Капинос, 1965). Здесь неявно постулирована общность структуры соцветий в пределах одного рода или семейст-

ва. В общем случае строение побеговой системы может различаться.

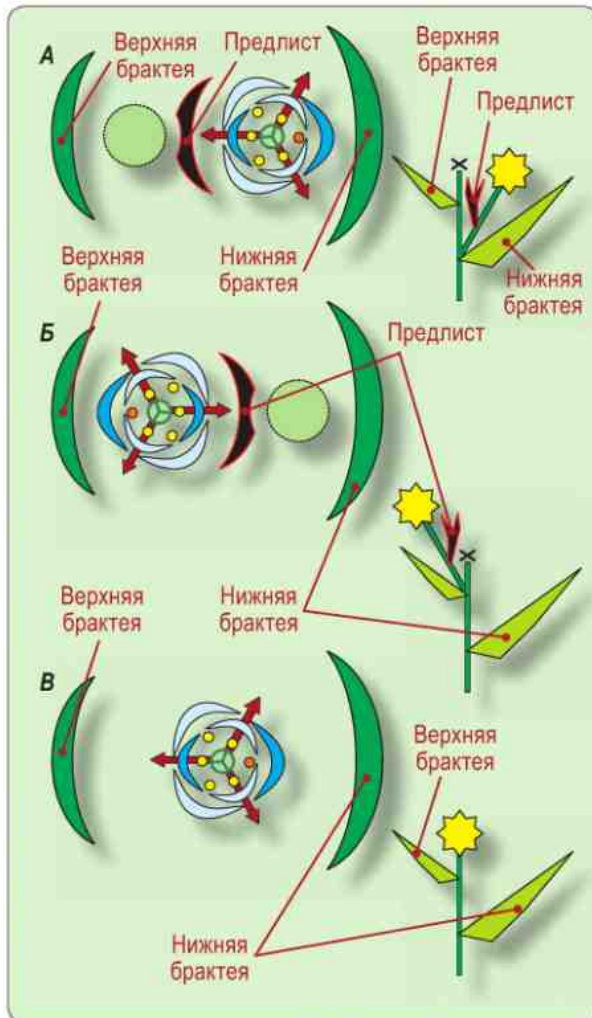
Структура соцветий *Narcissus* (как, впрочем, и других *Amagyllidaceae*) хорошо известна. Её описывают как группу из монохазиев, расположенных в пазухах брактей (Капинос, 1965; Артюшенко, 1980; Dahlgren et al., 1985). Тем не менее для демонстрации возможностей конформационного анализа соцветий решим эту же задачу альтернативным методом, считая, что структура соцветия у *Narcissus* пока ещё не выяснена. После вводных замечаний можно формализовать задачу.

1. Нам известны конформации соцветий, но не их идеальная структура.
2. В принципе, любая структура может быть приведена к наблюдаемой конформации путём последовательных поворотов.
3. Для наблюдаемого количества органов мы должны предложить все возможные структуры и построить их идеализированные диаграммы.
4. Каждую структуру приводим в соответствие с наблюдаемой конформацией и оцениваем «энергию перехода» в градусах поворота с учётом типа поворота (напрягающий или релаксирующий).
5. Выбираем структуру с минимальной энергией перехода.

Постулируем, что в роде *Narcissus* реализуется только один вариант соцветия (по крайней мере это справедливо для отдельного клона – сорта). Исследование разобьём на несколько уровней: соцветия с одним цветком; с двумя цветками; с тремя цветками; с четырьмя цветками; с пятью и более цветками. По результатам, полученным на каждом следующем шаге, будем выбирать возможности интерпретации предыдущего.

#### 3.5.2.1. Соцветия с одним цветком

Для анализа проведём идеализацию диаграммы цветка *Narcissus*. Предположим, что органы цветка хотя бы в одной из трёх спиралей продолжают филлотаксис  $\frac{1}{2}$  той же оси. Тогда, если цветок боковой, одна из септ гинецея должна указывать на предлист (рис. 3.56, А). Если же цветок терминальный, то одна из септ гинецея указывает на верхнюю брактей (рис 3.56, В).



**Рис. 3.56.** Пространство логических возможностей для структуры и конформации одноцветкового соцветия у *Narcissus*. **A** – цветок в пазухе нижней брактей. **Б** – цветок в пазухе верхней брактей. **В** – терминальный цветок

В идеальном случае *Narcissus* имеет две брактей. Таким образом, есть три варианта расположения цветка (рис. 3.56). Реальное растение обладает некоторыми вращательными степенями свободы: **а)** вращение брактей относительно листа F-x; **б)** вращение фантомного предлиста относительно брактей; **в)** вращение органов цветка относительно фантомного предлиста.

Цветок можно считать идеальным жёстким телом, вращение внутри которого невозможно. В наблюдаемых диаграммах положение септ гинцея можно экстраполировать к двум случаям: **1)** септа указывает на верхнюю брактей

(рис. 3.56, **A** и **B**) или **2)** септа указывает на нижнюю брактей (рис. 3.56., **Б**). Возможны две интерпретации этого множества наблюдений.

1. Цветок расположен в пазухе верхней брактей (рис. 3.56, **Б**) или в остальных случаях – в пазухе нижней брактей или он терминальный (рис. 3.56, **A** и **B**). Таким образом положение цветка вариабельно. Структур, описывающих данную совокупность конформаций, две или три.
2. Структура, описывающая наблюдения, одна. Положение цветка инвариантно. Различия вызваны вращением органов (изменением конформации), а не изменением самой структуры.

При любом из подходов мы можем лишь количественно оценить вероятность той или иной конформации. Заметим, что обе диаграммы легко переходят друг в друга при конформационных поворотах приблизительно в  $60^\circ$  любым из описанных способов.

По результатам наших наблюдений, диаграммы типа (рис. 3.56, **Б**) встречаются реже, чем диаграммы типа (рис. 3.56, **A**) и (рис. 3.56, **B**). Это означает, что либо структура (рис. 3.56, **Б**) встречается реже (первый подход), либо она менее вероятна (второй подход).

Сделать окончательные выводы о непригодности модели (рис. 3.56, **Б**) или разрешить дилемму о терминальном/пазушном цветке на основании наблюдений одноцветковых соцветий *Narcissus* пока ещё нельзя. Неформальный комментарий: переход структуры (рис. 3.56, **A** ↔ **Б**) легче представить, чем (рис. 3.56, **A** ↔ **B**) или (рис. 3.56, **Б** ↔ **B**). Возможно, это говорит о том, что гипотеза о строении соцветия, представленная на рис. 3.56, **В**, плохо описывает структуру соцветия у *Narcissus*.

### 3.5.2.2. Двухцветковые соцветия

На оси, несущей две брактей, два цветка можно расположить пятью способами (рис. 3.57). Заметим, что цветки должны открываться одновременно. Таким образом, кроме пространственного появляется ещё и временной параметр оценки соцветия. Постулируем следующее.

1. Первым распускается терминальный цветок, в этом случае последовательность открывания акропетальная.

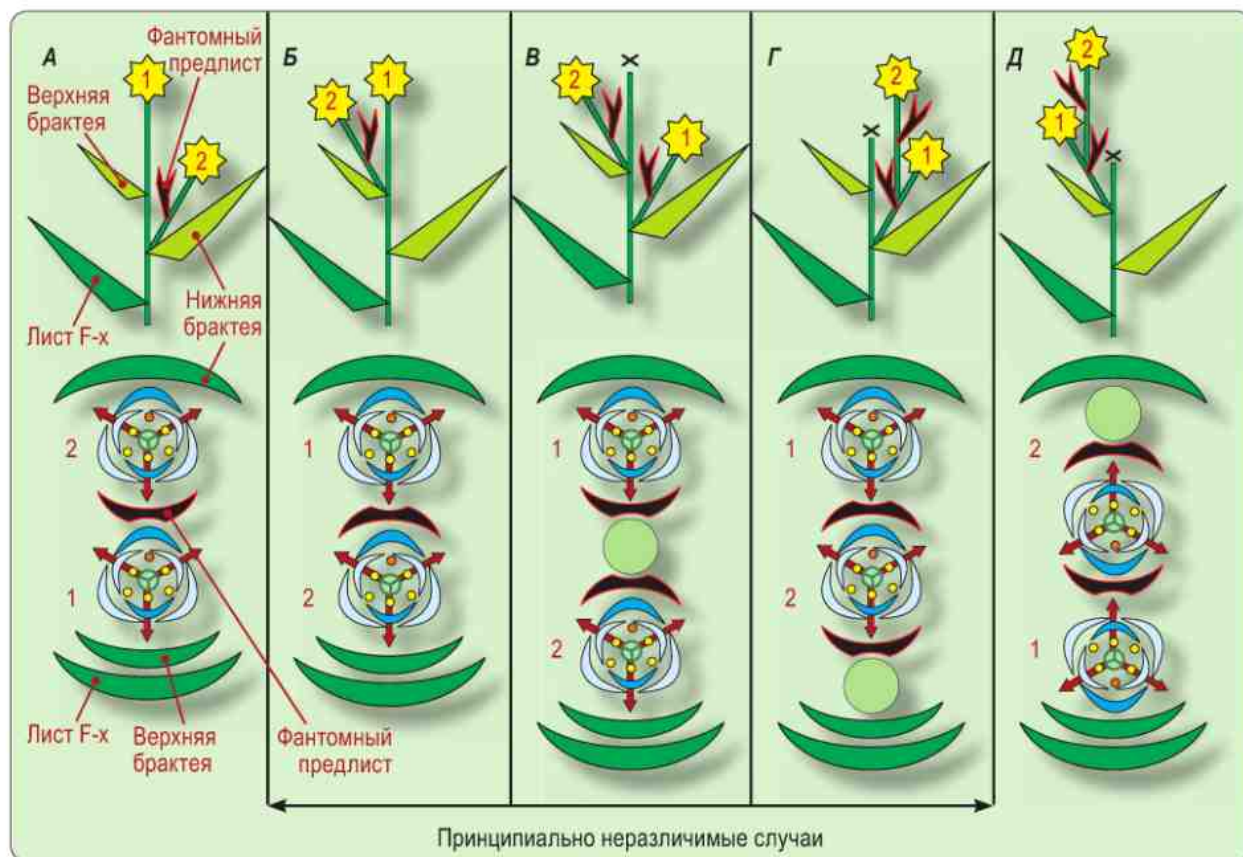


2. Если соцветие открытое, оно распускается базипетально.
3. Раньше зацветают цветки на осях более низких порядков (правило 1 является частным случаем правила 3).

Оказывается, что последовательность распускания F-x (1→2), как показано на рис. 3.57, А и Д, ни разу не была зарегистрирована. Это, по-видимому, означает, что для принятия конформации F-x (1→2) потребовалось бы слишком большое конформационное напряжение. Таким образом, структуры (рис. 3.57, А и Д) следует считать недостаточно адекватно отражающими структурные взаимоотношения в соцветиях *Narcissus*. Структуры (рис. 3.57, Б, В и Г) требуют меньшего напряжения, поэтому конформация, в которой септы завязи указывают на лист F-x,

более адекватно отражает структуру соцветия. В пространстве логических возможностей этой конформации соответствуют следующие варианты. 1) Терминальный цветок + паракладий в пазухе верхней брактей (рис. 3.57, Б). 2) Одноцветковые соцветия в пазухах каждой из брактей (рис. 3.57, В). 3) Монохазий в пазухе нижней брактей (рис. 3.57, Г). Эти три возможности нельзя различить, поскольку септы гинецея во всех трёх случаях ориентированы одинаково, а фантомные предлистья (брактеолы) и абортиванный апекс соцветия в дефинитивной структуре соцветия не поддаются наблюдению.

Отсюда для дальнейшего исследования можно извлечь важное следствие. Структура (рис. 3.57, Д) производная от одноцветковой структуры (рис. 3.56, Б). На первом шаге исследования (раздел 3.5.2.1) оказалось, что веро-



**Рис. 3.57.** Пространство логических возможностей для присоединения второго цветка в соцветии *Narcissus* и теоретически ожидаемая конформация соцветий. А–Б – закрытое соцветие с терминальным цветком. В–Д – открытое соцветие. Варианты Б–Г принципиально неразличимы, поскольку положение септ одинаково, а фантомы наблюдать невозможно

ятность реализации структуры (рис. 3.56, *Б*) меньше, чем структур (рис. 3.56, *А* и *В*). На втором её дериват (рис. 3.57, *Д*) не реализуется. Это означает, что если цветок одиночный, то он никогда не занимает пазухи верхней брактей. Сделать однозначный выбор между (рис. 3.56, *А*) и (рис. 3.56, *В*) второй шаг не позволяет.

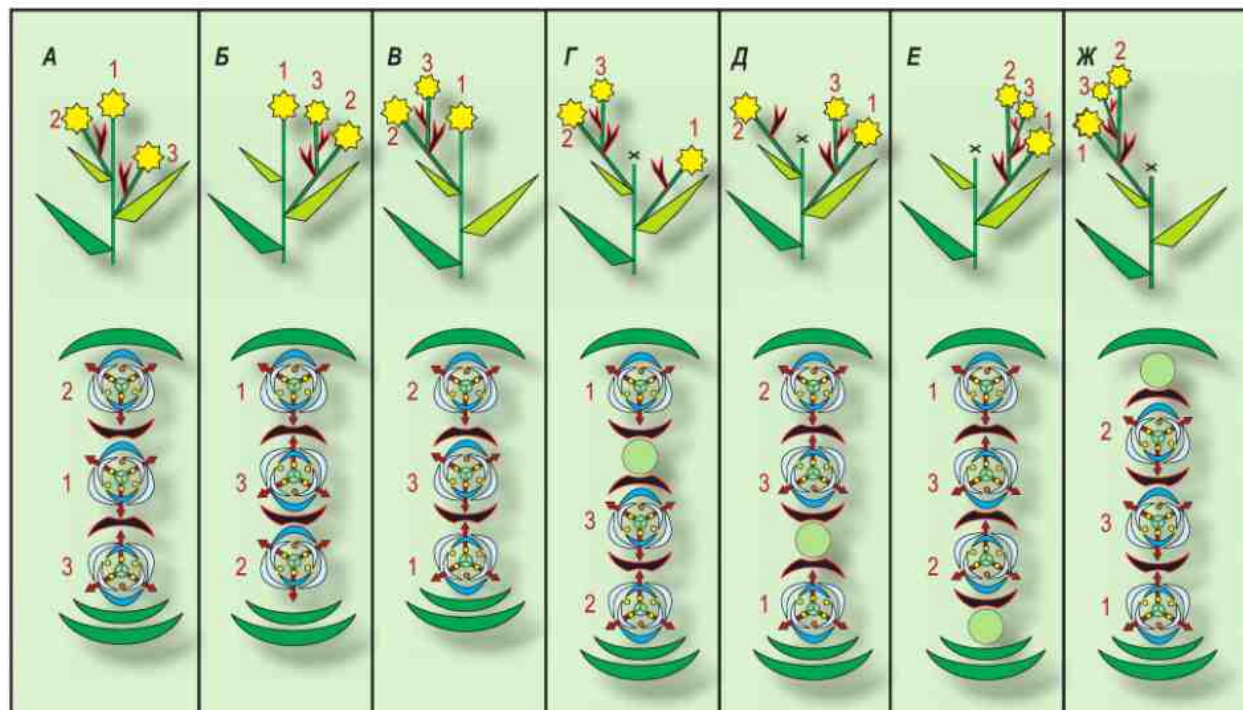
### 3.5.2.3. Трёхцветковые соцветия

Для трёх цветков можно предложить пространство логических возможностей из семи вариантов прикрепления нового цветка к структурам второго шага (рис. 3.58).

Наблюдаемая на живых растениях *Narcissus* конформация трёхцветковых соцветий показана на рис. 3.59. Линия между цветками № 1–№ 2 легко может быть повернута путём вращения цветоноса под нижней брактеей, и остаётся лишь объяснить, как происходит смещение третьего цветка относительно этой линии.

Структуры (рис. 3.58, *А*) и (рис. 3.58, *Б*) можно привести в наблюдаемую на живом растении конформацию только через напрягающие повороты (показаны стрелками на рис. 3.59, *Б* и *В* соответственно). Для (рис. 3.58, *А*) цветок № 3 приходится смещать на угол около 120°, отдаляя его от пазухи кроющей брактей, что мы можем расценивать как напряжение конформации. Для гипотетической структуры (рис. 3.58, *Б*) из пазухи кроющей брактей приходится «уводить» цветок № 2, хотя поворот цветка № 3 в этой системе следует признать релаксирующим.

Заметим, что все системы ветвления, основанные на рис. 3.57, *А* (гипотеза о терминальном цветке), оказываются мало подходящими для описания структуры соцветий у *Narcissus*. Возвращаясь на второй шаг, можно исключить эту структуру из рассмотрения. Можно было бы исключить и все её производные (рис. 3.58, *А–В*), оставив для дальнейшего анализа только рис. 3.58, *Г–Ж*, но мы пока этого делать не будем.



**Рис. 3.58.** Пространство логических возможностей для присоединения третьего цветка в соцветии *Narcissus* и теоретически ожидаемая конформация соцветий. *А–В* – закрытое соцветие с терминальным цветком. *Г–Ж* – открытое соцветие. *Б* – разветвлённый вариант примера на рис. 3.57, *А*. *В* – разветвлённый вариант примера на рис. 3.57, *Б*. *Г, Д* – производные от варианта рис. 3.57, *В*. *Е* – разветвлённый вариант рис. 3.57, *Г*. *Ж* – разветвлённый вариант рис. 3.57, *Д*. Обозначения см. рис. 3.56 и 3.57

### 3.5.2.4. Четырёх- и пятицветковые соцветия

Число теоретически возможных позиций для занятия четвёртым цветком ограничено. Всего возможно шесть вариантов четырёхцветковых структур (рис. 3.60). (Наблюдаемый на живых растениях органотаксис показан на рис. 3.61.)

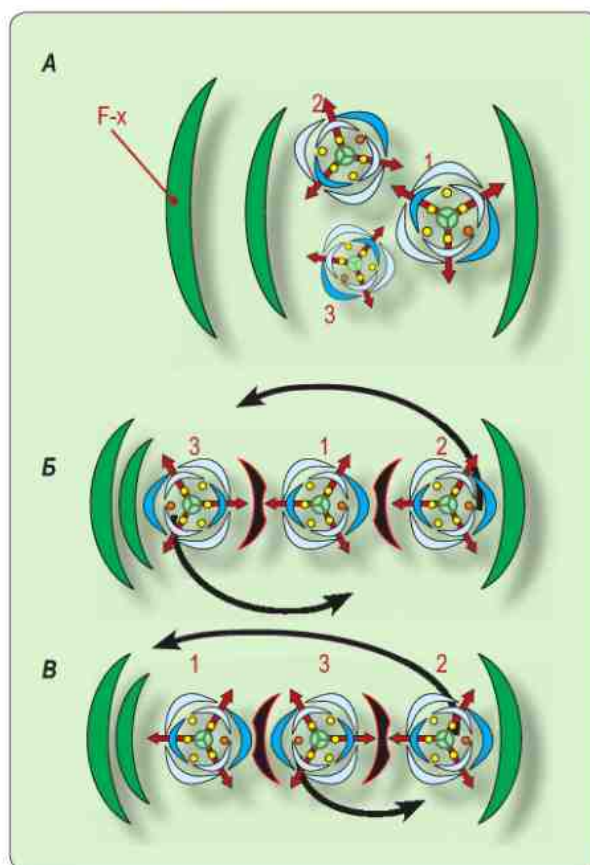
Из рассмотрения необходимо исключить все случаи, в которых цветок № 4 прикреплён к цветоножке цветка № 3, поскольку при реализации естественной конформации соцветия необходимо сильное напряжение вследствие увеличения расстояния между цветками № 3 и № 4. Соответствующий участок побеговой системы при этом должен оказаться между цветками № 1 и № 2, попадая в зону повышенной плотности органов. Следовательно, структуры (рис. 3.60, Б, Г, Д и Е) не отражают реальной структуры соцветия.

Структуры (рис. 3.60, Г и Е) являются производными варианта (рис. 3.58, Е), который предполагает, что из двух брактей только у нижней происходит активация пазушного ветвления. Если мы исключаем из пространства логических возможностей все производные этой структуры, мы вправе сделать вывод, что при обогащении соцветия до трёх цветков обязательно должны активироваться пазухи обеих брактей.

Остаются две конкурирующие структуры (рис. 3.60, А) и (рис. 3.60, В), различающиеся тем, что в случае А соцветие закрытое и несёт терминальный цветок, а в случае В оно открытое и в пазухе каждой брактей развивается двухцветковая цима.

Структуру (рис. 3.60, А) можно перевести в реально наблюдаемую конформацию путём напругающего поворота брактей (смещение цветка № 3) и релаксирующего поворота (смещение цветка № 4). Структура (рис. 3.60, В) переходит в нужную конформацию только при двух релаксирующих поворотах.

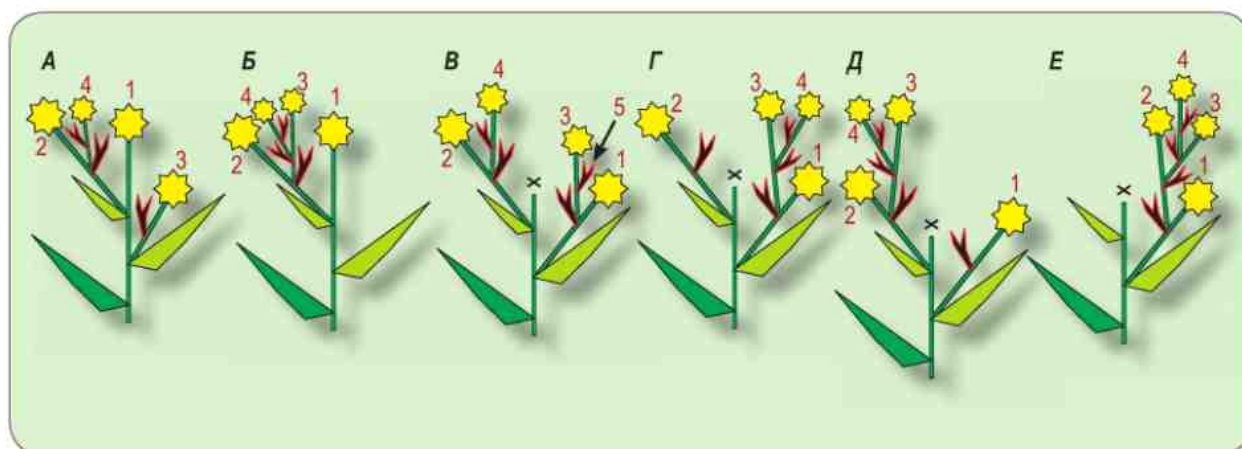
Следовательно, структура (рис. 3.60, В) наилучшим способом описывает наблюдаемую конформацию (с наименьшими «энергетическими издержками»). Отметим, что это открытое соцветие. Теперь мы можем с полным основанием исключить из пространства логических возможностей для трёхцветковых соцветий все варианты с терминальным цветком (рис. 3.58, А, Б и В), оставив только открытые соцветия. Предварительные посылки для такого исключе-



**Рис. 3.59.** А – реальная конформация трёхцветкового соцветия *Narcissus*. Б, В – напругающие повороты, необходимые для достижения наблюдаемой конформации, исходя из структур с терминальными цветками на рис. 3.58, А и Б соответственно

ния уже были высказаны в разделе 3.5.2.3. Итак, в пространстве возможных структур для трёхцветковых соцветий остались только варианты (рис. 3.58, Г и Д). Чтобы выбрать одну из двух оставшихся гипотез, нужно понять, в каком порядке происходит обогащение ветвления в монохазиях – в акропетальном или базипетальном.

Наблюдаемая конформация соцветия с пятью цветками представлена на рис. 3.61, Б. В структуре (рис. 3.60, В) цветок № 5 можно ввести единственным способом: добавив точку ветвления на цветоножке цветка № 3. Таким образом, сначала обогащается цветками монохазий в пазухе нижней брактей, а лишь затем в пазухе верхней брактей. Этому правилу лучше всего соответствует структура (рис. 3.58, Д). Именно её следует предпочесть как наиболее адекватную.



**Рис. 3.60.** Пространство логических возможностей для присоединения четвёртого цветка в соцветии *Narcissus* и теоретически ожидаемая конформация соцветий. **А–Б** – закрытое соцветие с терминальным цветком. **Г–Е** – открытое соцветие. Наиболее адекватный вариант структуры – **В**. Стрелкой показана точка возможного присоединения цветка № 5. Обозначения см. рис. 3.56 и 3.57

Итак, после последовательного рассмотрения возможных и реально наблюдаемых конформаций от одноцветковых до пятицветковых соцветий после пятого шага на каждом из уровней сложности остаётся лишь по одному варианту структуры: **1)** рис. 3.56, **А**; **2)** рис. 3.57, **В**; **3)** рис. 3.58, **Д** и **4)** рис. 3.60, **В**.

Соцветие *Narcissus* является открытым, а единственный цветок боковым. Нижний монохазий всегда является более развитым.

Полученные при помощи конформационного анализа результаты можно далее экстраполировать на других представителей сем. *Amaryllidaceae*. Наиболее очевидными открытыми соцветиями обладают *Haemanthus albiflos* и *Crinum*. У них формируется много бракетей, указывающих на открытый характер роста. В пазухе каждой из бракетей находится цимозная группировка цветков, релаксированная в спиральную структуру (геликоидные цимы – монохазии).

### 3.5.3. Строение соцветий в сем. *Alliaceae*

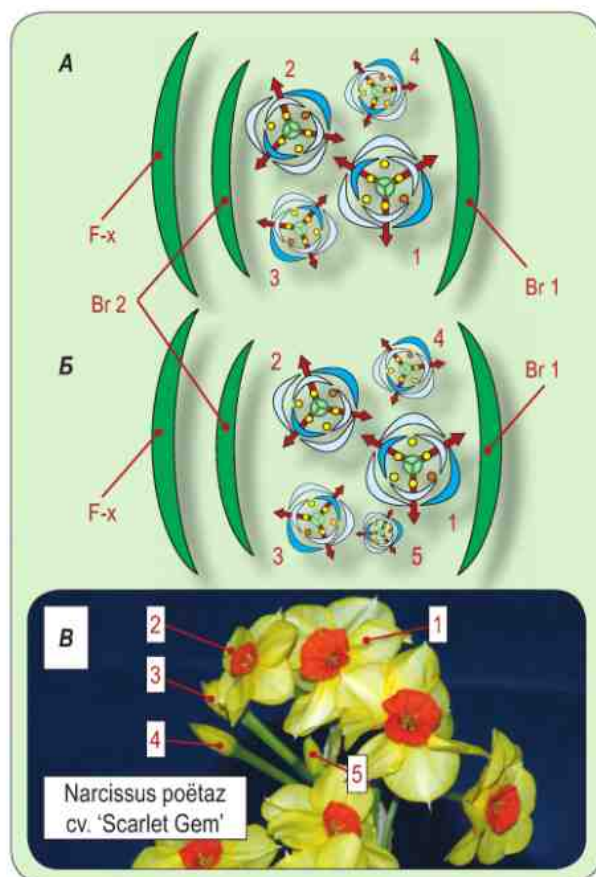
Семейства луковых (*Alliaceae*) и амариллисовых (*Amaryllidaceae*) имеет много общих морфологических характеристик, которые позволяют говорить об определённом структурном сходстве (Dahldren et al., 1985). С учётом полученных методом конформационного анализа данных для рода *Narcissus* было проведено сравнительное

исследование по выявлению конформации и строения соцветий у *Alliaceae*.

Одноцветковые случаи у *Alliaceae* (*Ipheion uniflorum* (Lindl.) Raf.) не представляли интереса, поскольку обогащения соцветия более, чем одним дополнительным цветком никогда не наблюдали, поэтому невозможно предпочесть ни одну из гипотез о строении соцветия (см. раздел 3.5.2). В начале были выбраны *Brodiaea laxa* S. Watson и *Allium pulchellum* G. Don f., соцветия которых несут не более 10–12 цветков.

На диаграмму наносили положение бракетей, цветков и внешнего круга околоцветника. Отмечали также порядок распускания бутонов в соцветиях, ориентируясь на длину цветоножек и размеры (более развитые цветки успевают образовать более длинные цветоножки). Результаты построения диаграмм представлены на рис. 3.62, **А**.

Выявлено, что у *Brodiaea laxa* и *Allium pulchellum* соцветие открытое и несёт несколько бракетей разного размера. Предлистья (брактеолю) развиваются редко, и они в силу релаксирующих поворотов никогда не занимают адоссированного положения в плоскости медиан кроющих листьев. Часто в пазухе брактей развивается только один цветок, однако нередки группы, состоящие из двух цветков (I и II порядков ветвления). Можно считать эти группы релаксированными монохазиями, поскольку цветки II порядка развиваются в пазухах фантомных предлистьев.

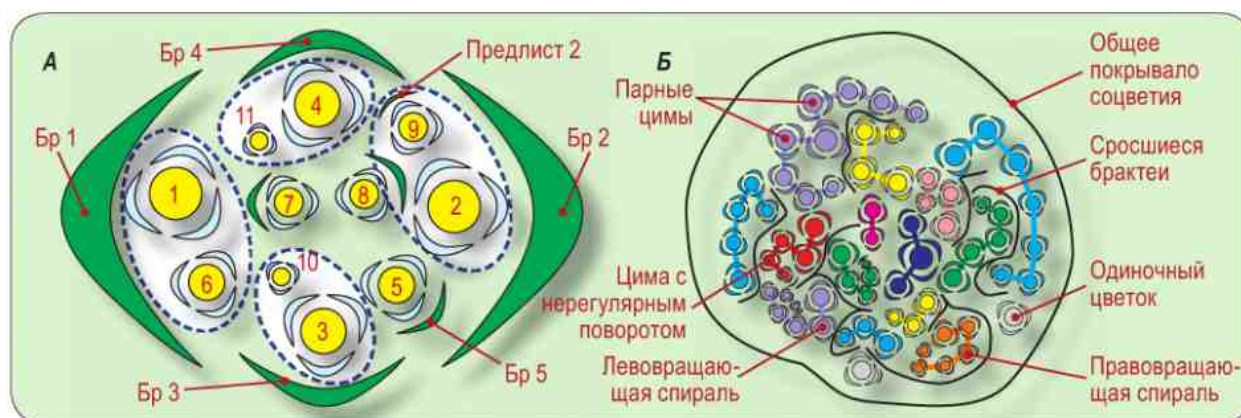


**Рис. 3.61.** Наблюдаемые (реальные) конформации соцветия *Narcissus*. **А** – четырёхцветковое соцветие. **Б** – соцветие с пятью цветками. **В** – фото пятицветкового соцветия

*Allium nutans* L. развивает многоцветковые соцветия, в составе которых можно отметить геликоидные цимы (релаксированные монохазии), возникающие в случае постоянного отклонения предлиста в одном и том же направлении (рис. 3.62, **Б**). Как правило, в цимозных группировках возникает либо правовращающаяся, либо левовращающаяся спираль. На проанализированной выборке соцветий предпочтения вращения спиралей по или против часовой стрелки у *Allium nutans* не обнаружено. Направление вращения спиралей достаточно хорошо выявляется благодаря сросшимся брактям цветков, расположенных в непосредственной близости и принадлежащих к одной группе.

Иногда встречаются цимы с нерегулярным строением (отклонение предлиста то в одном, то в другом направлении). Часть цветков находится в малоцветковых группах, но есть и такие цветки, которые не принадлежат ни одной из цимозных группировок, причём, как правило, они расположены по периферии соцветия или в центре.

Часто пары цимозных группировок располагаются рядом, «опираясь» на один и тот же цветок I порядка. Это можно интерпретировать как образование двух филломов на цветоножке, что позволяет разместить две цимозные группы в характерных положениях. Как правило, двоянные цимозные группировки имеют противоположно направленное вращение спиралей при релаксации (рис. 3.62, **Б**).



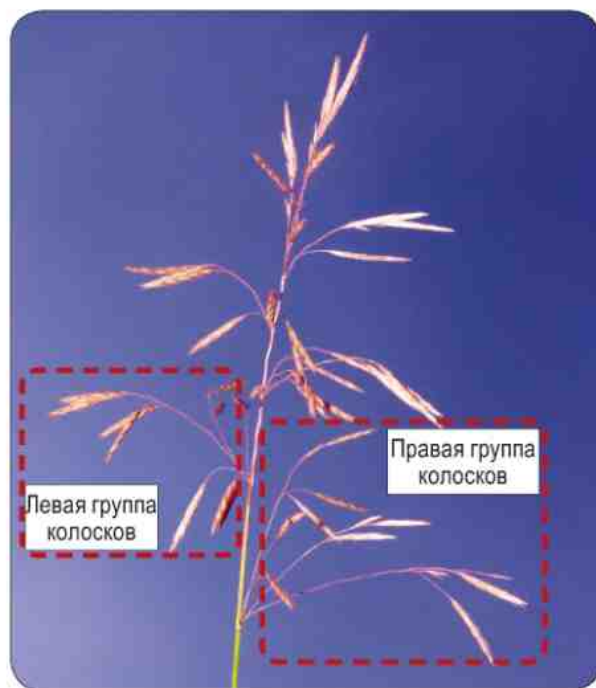
**Рис. 3.62.** Примеры конформации соцветий в сем. *Alliaceae*. **А** – *Brodiaea laxa*. Цифрами показан порядок зацветания. Белые овалы – двухцветковые цимозные группировки. Бр – брактя, расположенная на главной оси соцветия. **Б** – *Allium nutans*. Цветки, принадлежащие одной цимозной группировке, соединены условной линией и выделены цветом. Чёрные линии – листья верховой формации (брактей и брактеолы), которые у *Allium nutans* имеют тенденцию к срастанию

Терминальных цветков не выявлено, что позволяет говорить о том, что для Alliaceae (как и для Amargyllidaceae) характерны открытые соцветия, где в пазухах брактей могут развиваться как отдельные цветки, так и монохазии.

По-видимому, такое строение соцветий характерно для всего сем. Alliaceae. В роде *Milula* Prain. документированы соцветия с удлинённой главной осью соцветия, что служило обоснованием для выделения этого рода (Dahlgren et al., 1985). Однако структура соцветия при этом должна оставаться консервативной.

#### 3.5.4. Конформация соцветий в роде *Bromus*

Как мы предположили ранее (см. раздел 3.1.1), в пространстве логических возможностей должны существовать соцветия с несколькими коллатеральными элементами в пазухе одного кроющего листа. Примеры таких соцветий теоретически можно обнаружить среди однодольных. Одним из примеров плотно расположенных осей, пре-



**Рис. 3.63.** Общий вид соцветия *Bromus inermis*. Видны правые и левые элементы соцветия, последовательно расположенные в узлах

тендующих на роль коллатеральных элементов, могут быть мутовчато расположенные веточки соцветий злаков (сем. Gramineae).

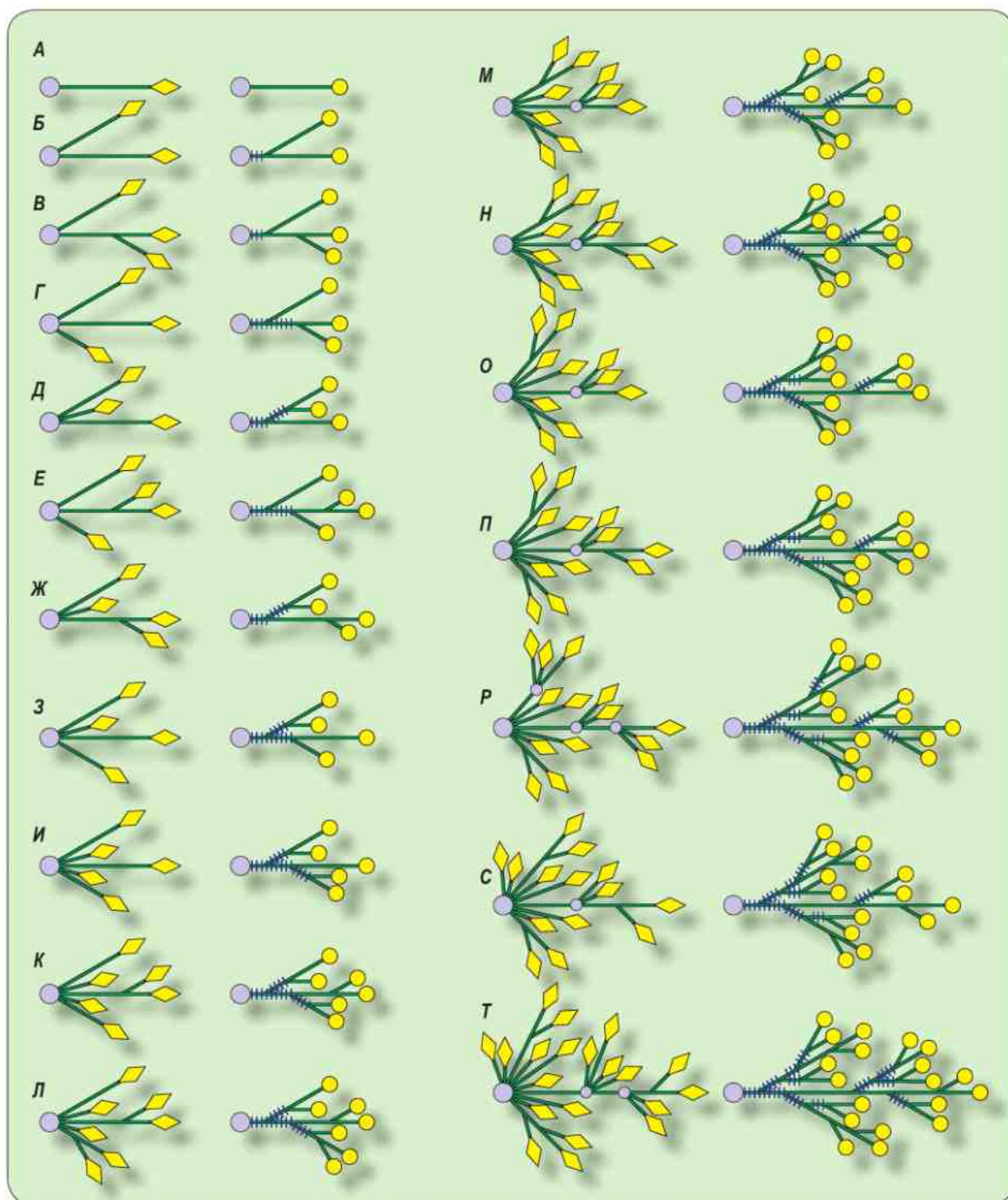
С целью поиска коллатеральных элементов был выбран *Bromus inermis* Leys., для которого характерен двурядный филлотаксис. В области соцветия листьев нет, однако самые длинные веточки соцветия прикреплены там, где, продолжая филлотаксис, должны располагаться виртуальные филломы (фантомные листья). В соответствии с этим все элементы соцветия можно разделить на правые и левые (т. е. каждый узел в соцветии может существовать в двух зеркальных конформациях: правой и левой; см. рис. 3.63).

Для выявления структуры соцветия строили диаграммы для каждого узла, измеряя длину всех веточек, несущих колоски. Далее, применяя симметричные преобразования, приводили диаграммы к правым конформациям так, чтобы самая длинная веточка была ориентирована направо, а вторая по длине веточка – наверх.

Диаграммы классифицировали по группам, содержащим один, два, три колоска и т. д., выявляя закономерности обогащения структуры (рис. 3.64). Если верна гипотеза о коллатеральном расположении элементов соцветия, должны возникать веточки, постепенно убывающие по мере удаления от медианы фантомного кроющего листа. Тем не менее закономерно происходило внедрение коротких веточек между уже возникшими более длинными (рис. 3.64, Д, Ж, З и т. д.). Это означает, что соцветия *Bromus* обладают сложной системой ветвления, маскированной благодаря сильному укорочению междоузлий, но не с коллатеральными элементами. Таким образом, каждая точка ветвления связана только с одним фантомным кроющим листом (и наоборот).

Принимая, что для соцветия также характерен филлотаксис  $\frac{1}{2}$ , можно предложить следующую интерпретацию структуры соцветия *Bromus*. Вторую по длине веточку соцветия будем считать боковой по отношению к самой длинной, всегда располагая её в основании. Следующей веточкой на самой длинной должна оказаться нижняя, третьей – верхняя и т. д. (рис. 3.64, Е).

При ветвлении осей соцветия II порядка первой появляется адоссированная веточка, поскольку именно в этом положении должен возникать фантомный предлист (рис. 3.64, Д). Комбинируя эти правила, можно получить



**Рис. 3.64.** Этапы последовательного обогащения структуры соцветия у *Bromus inermis*. Ромбами показано пространственное распределение колосков с учётом длины веточек соцветия. Интерпретационные осевые схемы – в соседних колонках. Колоски обозначены жёлтыми кругами, ось соцветия – серым. Поперечные штрихи символизируют укорочение междоузлий. Все данные приведены к правым ситуациям. Фантомные листья на интерпретационных схемах не показаны

непротиворечивую интерпретацию всего множества наблюдений за конформацией узлов соцветия *Bromus inermis*. Выявленные закономерности строения соцветий в дальнейшем подтвердились на *Bromus tectorum* L., *Bromus squarrosus* L.

В результате проведенного исследования показано, что структура соцветия *Bromus* представлена метёлкой, модифицированной из-за неравномерного сокращения длины междоузлий. Эта структура достаточно консервативна и характерна для многих злаков с метельчатыми соцветиями, в том числе и тех, у которых нет тенденции к сокращению междоузлий. Любопытно, что правые и левые конформации характерны и для веточек II и более высоких порядков. Здесь асимметрия возникает при некотором развороте элементов соцветия по или против часовой стрелки (в качестве примера можно привести соцветие у *Sclerochloa dura* (L.) Beauv.).

### 3.5.5. Применение фантомного анализа в морфологических исследованиях

Обобщая материал, изложенный в главе 3, можно отметить, что фантомный анализ при построении интерпретационных моделей позволяет реконструировать части побеговой системы, опираясь на эмпирические данные по органотаксису и принятый в качестве рабочей гипотезы набор аксиоматических правил. Особенно эффективен метод фантомных органов при исследовании точек ветвления, которые определяются по наличию кроющих листьев материнской оси и предлистьев бокового побега (см. разделы 3.2 и 3.3). В основе метода фантомных органов лежит концепция о предлисте как о «начале координат», необходимом для реализации позиционной информации в филлотаксисе продолжающейся листовой серии (см. раздел 2.1).

Применение фантомного анализа позволяет предсказать наличие абластированных (криптических) органов на растении, точек ветвления, в которых находятся латентные меристемы. Более того, фантомный анализ указывает на конкретные группы клеток, в которых ожидается изменение экспрессии тех или иных генов, отклонение потоков транспортируемых веществ,

изменение позиционных сигналов, тонкие изменения пролиферативной активности, связанные с закладкой и последующим абортацией филломов и/или меристем боковых побегов.

Сравнительная динамика развития животных показывает, что повторение предковой формы в процессе эмбриогенеза далеко не всегда имеет метафизические или эволюционные причины. Часто за образованием жаберных щелей у наземных позвоночных стоят пространственные факторы, позволяющие индуцировать развитие крупных кровеносных сосудов на определённой стадии развития и в определённой позиции (Рэфф, Кофмен, 1986). В процессе морфогенеза растений механизм возникновения позиционных сигналов за счёт индукции abortируемых органов до сих пор ещё не выявлен ни в физиологии, ни в морфологии растений. Фантомный анализ открывает для этого новые возможности.

Однако при моделировании перехода от предлистья к последующей листовой серии фантомный анализ позволяет предсказать положение филломов лишь для простых случаев (например, при двурядном филлотаксисе). В приложении к изучению строения цветков этот метод также не всегда даёт удовлетворительную интерпретацию (примеры см. в разделах 3.1.3 и 3.1.4). При аксиоматизации в фантомном методе часто приходится экстраполировать филлотаксис формальными геометрическими объектами с постоянными углами дивергенции (критику этого подхода см. в разделе 2.2). Область применения фантомного анализа ограничена растениями с периодическим филлотаксисом (или для побегов, листовые серии которых можно разбить на участки с периодическим филлотаксисом).

Таким образом, метод фантомных органов не может дать ответа на ключевой вопрос о механизмах реализации позиционной информации в процессе разметки (см. раздел 2.2.4). Для изучения морфогенетических механизмов самоорганизации, приводящей к определённому расположению органов в пространстве, необходимо использовать постулаты, на основе физиолого-анатомических особенностей меристемы (см. раздел 2.2.5). В этом случае создаваемые при моделировании динамические геометрические объекты достаточно сложны, и для количественного анализа результатов необходимо проведение вычислительных экспериментов.



## Математическое моделирование органотаксиса

### 4.1. Моделирование филлотаксиса вегетативных побегов

#### 4.1.1. Описание базовых постулатов модели

##### 4.1.1.1. Актуальность создания новой математической модели филлотаксиса

Как уже неоднократно отмечалось ранее (см. разделы 2.2.4; 2.2.5 и 3.3.4), одной из актуальных задач исследования процессов, происходящих при реализации позиционных сигналов в процессе разметки, является создание адекватных математических моделей, в основе которых лежат аксиоматизированные принципы физиологических явлений.

На современном этапе развития науки ко многим физиологическим явлениям, которые пока ещё плохо поддаются экспериментальному изучению, можно успешно применить только методы вычислительного эксперимента. Именно моделирование процесса разметки *in silico* позволит получить ценную информацию относительно конфигурации (размеров и положения) «бассей-

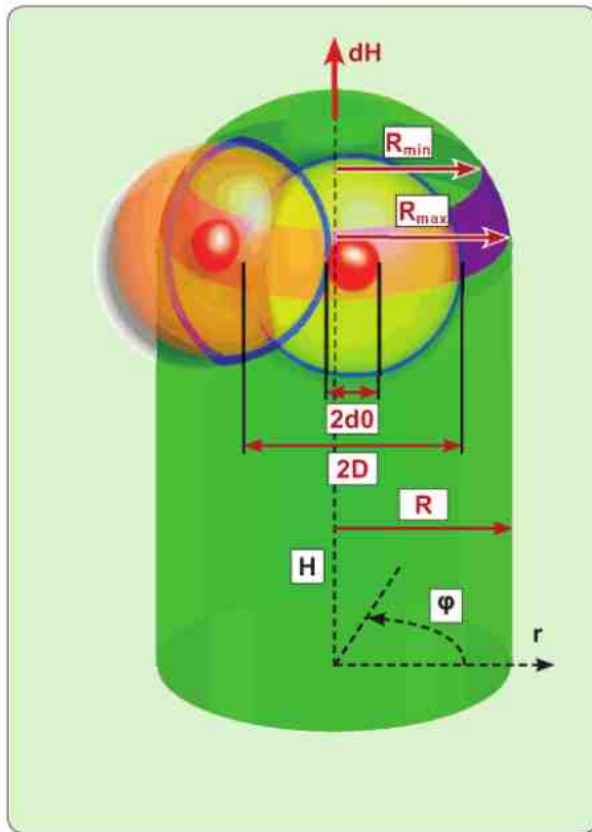
нов сбора» ауксинов в пространстве меристемы, минимального критического объёма клеток, необходимых для инициации примордиев, влиянии размеров меристемы (и, в частности, её периферической зоны, компетентной к восприятию позиционного сигнала) на возникающий в результате процесса морфогенеза филлотаксис. Последовательная аксиоматизация (см. раздел 3.1.5) позволяет вывести следствия, проверяемые в наблюдении на живом объекте.

Базовые биологические явления, лежащие в основе развиваемого подхода, перечислены в разделе 2.2.5. Проведем их последовательную формализацию, достаточную для построения соответствующей математической модели.

##### 4.1.1.2. Аппроксимация формы меристемы и её зоны разметки

**Форма меристемы.** В большинстве работ по филлотаксису листья рассматривают как точки на цилиндрической или плоской проекции, ссылаясь на то, что самыми важными являются угловые координаты филломов относительно центра меристемы, а в случае необходимости можно легко преобразовать одно геометрическое представление в другое (Jean, 1994).

Этот аргумент хорошо работает только в том случае, если аппроксимировать филломы точ-



**Рис. 4.1.** Аппроксимация меристемы ( $R$ ), зоны разметки (от  $R_{\min}$  до  $R_{\max}$ ), минимального критического объема клеток, необходимого для возникновения примордия ( $d_0$ ), и зоны ингибирующей активности ( $D$ ) в модели простыми геометрическими объектами. (По Алексеев и др., 2005)

ками на поверхности. Но если принять, что для разметки примордия необходима критическая клеточная масса, а вокруг него возникает ингибирующая зона, то при переходе от реальной геометрии меристемы к плоской или цилиндрической проекции возникают искажения. Для цилиндрической развёртки наиболее искажёнными окажется регион меристемы, прилегающий к центру (особенно диспропорциональным окажется апикальный регион). В плоском представлении искажения тем сильнее, чем дальше от центра находится филлом.

Чтобы упростить вычисления и приблизить виртуальный геометрический объект по своим свойствам к реальной меристеме, мы (Алексеев и др., 2005) предлагаем следующее аксиоматическое утверждение для разрабатываемой математической модели.

**I.** Меристема аппроксимирована полусферой с радиусом  $R$ , которую продолжает цилиндр того же радиуса (ось побега). Для удобства моделирования с меристемой и нижележащим побегом связана цилиндрическая система координат  $(\varphi, r, H)$ , где  $\varphi$  – угловая координата точки поверхности;  $r$  – расстояние до оси симметрии цилиндра;  $H$  – расстояние от плоскости основания цилиндра. Эта система координат позволяет однозначно задавать точки на геометрическом объекте, аппроксимирующем побег и его апикальную меристему (рис. 4.1).

В качестве комментария заметим, что меристема далеко не всегда представляет собой правильное тело вращения. Наиболее яркий пример исключения – явление плоской фасциации, которое часто наблюдается в результате определённых мутаций (Rojo et al, 2002; Синюшин, Гостимский, 2006). В этом случае меристема может быть представлена не полусферой, а гребнем пролиферирующих клеток, часто принимающим причудливую складчатую форму (см. рис. 4.2).

Иногда меристема фасцированной оси может расщепляться, что приводит к дихотомическому ветвлению, в целом не свойственному покрытосеменным растениям.

Строение и функционирование фасцированных меристем изучено недостаточно. Поэтому сразу оговоримся, что наблюдаемые при фасциации явления лежат за рамками разрабатываемой математической модели.

**Зона акропетальной разметки («пояс»).** Принципиально новым в разрабатываемой модели (Чуб, 2003; Алексеев и др., 2005) является введение зоны компетентности к восприятию позиционного сигнала или зоны разметки. Это продиктовано современными представлениями о том, что экспрессия генов, характерных для листа, наблюдается не во всем объеме меристемы, а только в периферической зоне (Tsukaya, 2002). В интерпретационных (апостериорных) (Jean, 1994; Брынцев, 2004; Малыгин, 2001; 2002) и аналоговых (Douady, Couder, 1992) моделях понятие зоны разметки отсутствует. Это противоречит физиологическим основам процессов морфогенеза, происходящим в меристеме. В большинстве работ по филлотаксису (см. разделы 2.2.1 и

2.2.2) ось побега не подразделяется на меристематический участок, свободный от листовых примордиев (центральную зону), зону разметки (соответствует процессу реализации позиционной информации) и нижележащий участок, где происходит анатомическая закладка и рост листовых примордиев.

К исключениям можно отнести подход (Douady, Couder, 1992), который моделирует филлотаксис в плоской проекции. Однако в опыте с ферромагнитной жидкостью (см. рис. 2.30) все капли попадают в центр чашки Петри. Таким образом, в эксперименте (Douady, Couder, 1992) в неявном виде постулируется, что примордии иницируются в центральной зоне меристемы, что противоречит современным экспериментальным данным (Tsuka, 2002).

В модели, разработанных В. А. Брынцевым (2006), есть формальная процедура инициации примордиев, геометрически привязанная к краю растущей цилиндрической поверхности, т. е. она не учитывает реальную геометрию биологического объекта и дает сильные искажения.

Для того чтобы отразить современные представления об инициации примордиев, в нашей модели (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) постулировано наличие зоны разметки.

II. Разметка положения листьев происходит не во всем пространстве меристемы, а в строго определенной зоне, которую можно задать радиусами  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ , (причём всегда  $R_{\min} < R_{\max}$ , иначе модель лишается биологического смысла). Необходимым (но не достаточным!) условием разметки является

$$R_{\min} \leq r_p \leq R_{\max},$$

где  $r_p$  – координата точки  $P$  (центра примордия) на поверхности меристемы в цилиндрической системе координат  $(\varphi, r, H)$ . Точка  $P$  в дальнейшем считается главной жилкой (медианой) развивающегося примордия (рис. 4.1).

При постоянных значениях  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$  модель имитирует акропетальный порядок разметки органов (т. е. чем ближе к центру находятся примордии, тем позже они размечаются). Это обеспечивает система аксиом для роста меристемы (см. ниже в разделе 4.1.1.3). Именно поэтому зону, ограниченную условием  $R_{\min} \leq r \leq R_{\max}$ , будем называть **зоной акропетальной разметки**. По форме она напоминает пояс (см. рис. 4.1), поэтому для краткости будем иногда использовать слово «пояс» как синоним более строгого термина «зона акропетальной разметки».



**Рис. 4.2.** Фасцированные побеги различных растений с неправильной гребневидной формой меристемы. **А** – вегетативный побег *Sedum reflexum* f. *cristata*. **Б** – соцветие *Celosia cristata*. **В** – цветок *Trollius* × *hybridus* сорт 'Orange Princess'. Приведённые примеры не входят в область применения разработанной модели

### 4.1.1.3. Алгоритм роста меристемы в модели

Рост меристемы может осуществляться следующими способами: **1)** без изменения числа делящихся клеток; **2)** с увеличением или с уменьшением числа делящихся клеток (см. также раздел 1.2). Так, на начальных этапах развития зародыша и ещё некоторое время после прорастания меристема увеличивается в объёме. При формировании розетки листьев (или вегетативного побега) объём меристемы остается примерно постоянным. Уменьшение размеров меристемы возможно в случае мутаций по некоторым генам, контролирующим развитие меристемы, например, *WUS*, а увеличение объёма – при мутациях по генам из серии *CLAVATA*: *CLV 1*; *CLV 2* и *CLV 3* (Rojo et al., 2002) или других генов (см. раздел 1.2.1.3).

Чтобы иметь возможность моделировать как линейный рост (без изменения объёма меристемы), так и изодиаметрический рост, были введены следующие постулаты (Алексеев и др., 2005).

**III.** Для имитации линейного роста в модель введён параметр  $dH$ . За условную единицу времени высота цилиндра увеличивается на  $dH$ , при этом полусфера, аппроксимирующая меристему, смещается на то же расстояние. Точка  $P$  (центр примордия листа) все время остается на поверхности полусферы меристемы, координата  $r_p$  изменяется, а  $H_p = \text{const}$  и  $\varphi_p = \text{const}$ , где  $\varphi_p$ ,  $r_p$  и  $H_p$  – координаты точки  $P$  в выбранной системе координат. После попадания точки  $P$  (примордия листа) на поверхность цилиндра дальнейшего изменения координат не происходит.

Очевидно, что исходя из биологического смысла моделируемого явления параметр  $dH$  – всегда неотрицательная величина.

**IV.** Для имитации изодиаметрического роста в модель введен параметр  $dR$ . За условную единицу времени радиус полусферы возрастает на  $dR$ . Все точки, находящиеся на поверхности полусферы, аппроксимирующей меристему, получают соответствующее приращение координаты  $r$ , достаточное, чтобы оставаться на поверхности. В любом случае  $\varphi_p = \text{const}$ , а  $H_p = \text{const}$  только для точек, входящих в зону размет-

ки (см. раздел 4.1.1.2). Исключения будут рассмотрены в модификации предлагаемой модели в приложении к цветкам и другим структурам с терминализованным ростом (см. раздел 4.3.1).

Заметим, что формально в модели можно задать отрицательные значения для  $dR$ , тогда алгоритм может уменьшать объём меристемы. Все случаи, когда  $|dH| \leq |dR|$ , лишены биологического смысла (меристема не может уменьшаться в объёме, прекуртив линейный рост).

### 4.1.1.4. Аксиоматизация морфогенетических механизмов, лежащих в основе разметки

Следующие постулаты касаются теории ингибитора/индуктора (Turing, 1952; Meinhardt, 1996; Meinhardt, Gierer, 2000). Согласно теории разметки (см. раздел 2.2.4), зона действия индуктора соответствует минимальному числу клеток, необходимому для инициации примордия. Зона действия ингибитора в теории разметки соответствует «бассейну сбора» потоков ауксинов в единый поток, определяющий положение прокамбиального тяжа (см. раздел 1.2.3). Эти зоны были заданы в модели, следующим образом.

**V.** Для того чтобы произошла разметка органа, необходимо некоторое минимальное пространство. Для его характеристики был введён начальный радиус разметки для примордия –  $d0$ . Он определяет  $d0$ -окрестность точки  $P$  (медианы примордия) на поверхности полусферы меристемы, соответствующую критическому числу клеток слоев  $L1$  и  $L2$ , необходимому для разметки примордия.

**VI.** Каждый уже размеченный филлом характеризуется зоной ингибирующего влияния радиуса  $D$ , определяющего  $D$ -окрестность точки  $P$  (медианы примордия) на поверхности полусферы меристемы, соответствующую «бассейну сбора» потоков ауксинов.

Далее мы (Алексеев и др., 2005) ввели порождающее правило разметки новых примордиев, учитывающее как теорию доступного пространства, так и теорию ингибирования, что должно обеспечить возникновение позиционной информации в процессе моделирования.

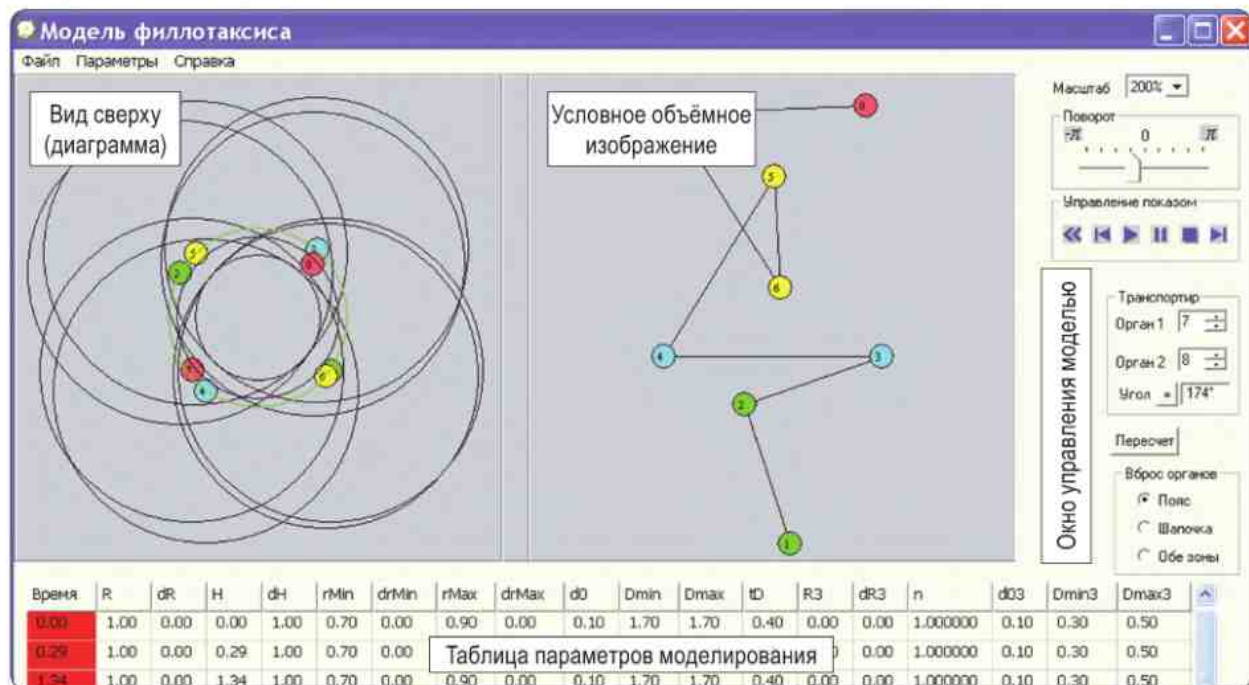
**VII.** Новый примордий с номером  $N$  размечается тогда и только тогда, когда на поверхности меристемы в зоне разметки, заданной в цилиндрической системе координат  $(\varphi, r, H)$  условием  $R_{\min} \leq r \leq R_{\max}$  (т. е. в «поясе»), найдётся такая точка  $P_N$  (медиана примордия), такая, что все точки  $d0_N$ -окрестности точки  $P_N$  принадлежат зоне разметки, но ни одна точка из  $d0_N$ -окрестности точки  $P_N$  не принадлежит ни одной из  $D_K$ -окрестностей, где  $K$  – номера примордиев в порядке разметки, причём  $K < N$ .

В случае, когда на некоторый момент времени существует не одна, а некоторое множество точек  $P_N$ , удовлетворяющих правилу [VII], вступает в силу принцип экономии пространства меристемы. Он означает, что модель должна отыскать такое оптимальное локальное решение, чтобы вся площадь зоны разметки (клеточная масса периферической зоны меристемы) была полностью и по возможности без остатка заполнена примордиями филломонов. Это соответствует расположению примордия наиболее

близко к уже существующим, но не ближе, чем расстояние  $D$  (см. правило [VI]).

Согласно теории доступного пространства (Snow, Snow, 1952), новый примордий появляется там, где на поверхности есть достаточная площадь. Обычно при моделировании использовали принцип Гофмейстера (Hofmeister, 1868), который гласит, что каждый новый примордий возникает на максимально возможном расстоянии от уже существующих примордиев. Мы (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др. 2006) заменили принцип Гофмейстера **правилом экономии пространства** (максимально плотной упаковки). Так мы добились соответствия наших посылок с теорией доступного пространства.

На основе выдвинутых постулатов нами был разработан алгоритм, решающий задачу по оптимизации расположения примордиев на поверхности полусферы с некоторой заданной точностью расчётов для угла  $\varphi$  и интервала условного времени  $t$ . В основе алгоритма лежит решение систем дифференциальных уравнений для сферических поверхностей.



**Рис. 4.3.** Интерфейс программы «Филлотаксис». Левая верхняя область визуализации – диаграмма полученного в результате вычислительного эксперимента объекта. Правая область визуализации – условное объёмное изображение. Правое меню – управление шагами моделирования. В нижней таблице – параметры моделирования. Красный столбец – вычисляемые параметры. Описание параметров см. в табл. 4.1

#### 4.1.2. Пользовательские характеристики программы «Филлотаксис»

Разработанная нами программа «Филлотаксис» (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) позволяет проводить вычислительные эксперименты по проверке тех или иных количественных гипотез о разметке и о влиянии физиологических факторов на реализующуюся в процессе развития позиционную информацию. Программа «Филлотаксис» представляет собой исполняемый файл для ОС Windows 9x/NT5x. Основное окно программы изображено на рис. 4.3. Оно состоит из трёх частей: **1)** области визуализации, **2)** органов управления и **3)** таблицы параметров моделирования.

Все параметры программы «Филлотаксис» делятся на вводимые пользователем и вычисляемые. Пользователь должен ввести в таблицу параметров моделирования значения для радиуса меристемы  $R$ , скорости его изменения за условную единицу времени  $dR$ , скорости линейного роста меристемы  $dH$ , размера зоны  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ , компетентной к инициации примордиев (зона акропетальной разметки) (см. табл. 4.1, рис. 4.3). Модель предусматривает смещение границ зоны разметки за счет параметров  $dR_{\min}$  и  $dR_{\max}$  (при положительных значениях граница зоны акропетальной разметки смещается к периферии меристемы, тогда как при отрицательных значениях – к центру).

Для каждого органа необходимо ввести значение  $d0$ , определяющее минимальное пространство для разметки одного органа, и параметр  $D$ , задающий  $D$ -окрестность точки  $P$  (ингибирующую активность инициированных примордиев). Как уже было отмечено, размеры зоны ингибирования не описываются уравнениями равномерной диффузии, поскольку позиционный сигнал возникает в результате активного перемещения веществ в пространстве меристемы (см. раздел 2.2.5). Поэтому в модель введена дополнительная возможность поправки на активный транспорт ауксинов, расширяющий (или сужающий) область ингибирующей активности во времени. Параметр  $D$  задается значениями  $D_{\min}$  (начальное значение  $D$  для области ингибирующей активности);  $D_{\max}$  (конечное значение  $D$  для области ингибирующей активности);  $tD$  (условное время, за которое происходит

линейное изменение размеров зоны ингибирующей активности). Для большинства случаев эта опция модели оказалась избыточной (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, Юрцева, 2007), поэтому при моделировании обычно задавали  $D_{\min} = D_{\max}$ .

Технические параметры вызываются через верхнюю строку меню и позволяют задать точность, с которой вычисляется угловая координата, интервал условного времени (шаг), в течение которого ведется поиск решения задачи о размещении примордия. Пользователь должен задать ограничение по времени, через которое модель должна остановиться, если точка расположения очередного примордия не будет найдена.

К условным параметрам, позволившим быстро анализировать результаты вычислительного эксперимента, можно отнести цветовые характеристики для каждого органа в палитре RGB (отражаются на диаграммах и схемах, в выводных данных и при экспорте в другие программы).

К вычисляемым параметрам относятся координаты точки  $P$  (медианы примордия): угловая координата органа  $\varphi_p$ , радиальная координата  $r_p$  и высота  $H_p$ , а также время  $t$  инициации органа (порядок разметки). При моделировании каждому органу присваивается номер в порядке разметки, таким образом, номер органа  $N$  также является выводным параметром модели. Максимальное число моделируемых органов ограничено 100 примордиями.

Для облегчения восприятия результатов программа «Филлотаксис» в окне визуализации выдает диаграмму – вид сверху (схема), принятый в стандартных биологических исследованиях (Eichler, 1875; 1878). На диаграмме размечаемые примордии отражаются в виде стандартных кругов (рис. 4.3), окрашенных в заданный пользователем цвет (в палитре RGB), с номером, соответствующим порядку разметки. Одна из опций модели позволяет отобразить пространственную конфигурацию зон ингибирующего влияния каждого примордия, размеры меристемы и зоны акропетальной разметки («пояса») на диаграмме.

В другом окне на интерфейсе визуализировано пространственное расположение примордиев в аксонометрической или изометрической проекции. Примордии соединены друг с другом отрезками в порядке их разметки и окрашены в заданный пользователем цвет RGB. Пользователь

может изменить направление условного обзора, смещая бегунок в окне «Поворот» от  $-\pi$  до  $\pi$ . При необходимости масштаб рассмотрения можно изменить в окне «Масштаб».

Опция «Транспортир» программы «Филлотаксис» позволяет измерить углы (как разность координат  $\Delta\phi$ ) между любыми органами с номерами, заданными пользователем (рис. 4.3).

В вычислительном эксперименте пользователь может проводить пошаговое моделирование, автоматическое моделирование, возвращаться как к начальному этапу, так и к произвольному предыдущему шагу моделирования.

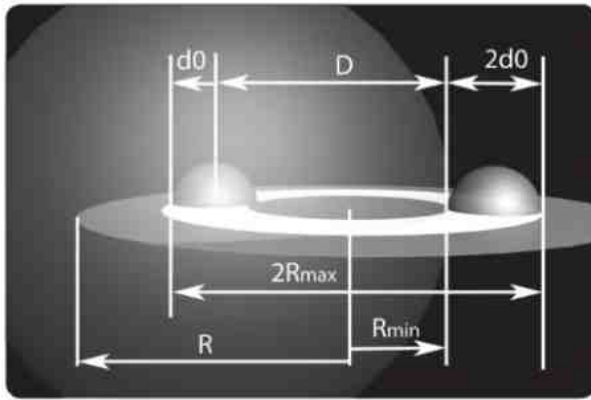
Результаты сохраняются в виде таблицы заданных параметров, но воспроизвести их можно

только при условии сохранения тех же технических параметров, которые были в исходном вычислительном эксперименте. При необходимости формат файла программы «Филлотаксис» может быть преобразован в формат растровой графики (bmp), векторной графики (scalable vector graphics – svg), таблицу данных (Microsoft Excel), а также передан в виде script-файла в программу 3-D Studio MAX для дальнейшей визуализации.

Поскольку программа «Филлотаксис» содержит довольно много параметров, который пользователь может менять произвольно, задача вычислительного эксперимента сводится к подбору значений параметров, которые дают приемлемый результат. В дальнейшем изменя-

**Таблица 4.1.** Параметры модели филлотаксиса, основанной на постулатах теории разметки (по Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006)

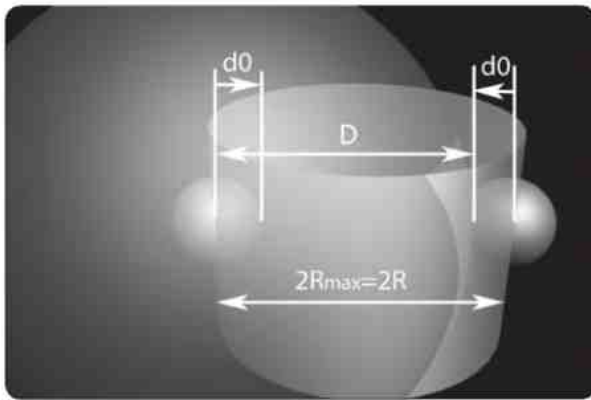
Параметр	Описание параметра	Параметр	Описание параметра
<b>время</b>	Условное время системы, которое является вычислимым параметром. По условному времени определяется скорость изменения других параметров. Модель показывает, через какое время возможно размещение нового примордия на меристеме	<b><math>D_{min}</math></b>	Начальный радиус зоны ингибирующего влияния органа
		<b><math>D_{max}</math></b>	Конечный радиус зоны ингибирующего влияния органа
<b>R</b>	Радиус полусферы и цилиндра, аппроксимирующих меристему и стебель	<b>tD</b>	Скорость линейного изменения радиуса ингибирующей зоны от $D_{min}$ до $D_{max}$
<b>dR</b>	Скорость изменения R (позволяет увеличивать или уменьшать объём меристемы)	<b>n</b>	Посадка органа в зону акропетальной разметки («пояса», органиченного $R_{min}$ и $R_{max}$ )
<b>H</b>	Высота цилиндра (ордината высоты)	<b><math>R_3</math></b>	Размер зоны базипетальной разметки («шапочки»). Параметр введён для моделирования цветка – см. раздел 4.3)
<b>dH</b>	Скорость изменения H (рост в высоту)	<b>d<math>R_3</math></b>	Скорость изменения $R_3$
<b><math>R_{min}</math></b>	Радиус, обозначающий границу центральной зоны меристемы, в которой разметка не идёт. Внутренняя граница «пояса»	<b>d<math>0_3</math></b>	Размер органа в зоне базипетальной разметки («шапочки», ограниченной радиусом $R_3$ )
<b>d<math>R_{min}</math></b>	Скорость изменения $R_{min}$	<b><math>D_{min3}</math></b>	Начальный радиус зоны ингибирующего влияния органа в зоне $R_3$
<b><math>R_{max}</math></b>	Внешний радиус зоны акропетальной разметки, компетентной к разметке органов. Внешняя граница «пояса»	<b><math>D_{max3}</math></b>	Конечный радиус зоны ингибирующего влияния органа в зоне $R_3$
<b>d<math>R_{max}</math></b>	Скорость изменения $R_{max}$	<b>t<math>D_3</math></b>	Скорость изменения $D_{min3}$ до $D_{max3}$
<b>d0</b>	Размер органа (минимальное доступное пространство, необходимое для разметки)	<b><math>n_3</math></b>	Посадка органа в зону базипетальной разметки («шапочки», органиченной $R_3$ )



**Рис. 4.4.** Схема размещения двух примордиев синхронно в одном узле на плоской меристеме (радиус кривизны стремится к бесконечности)

ются лишь один – два параметра, а остальные имеют фиксированные (константные) значения на протяжении всего эксперимента.

В результате предварительного тестирования программы «Филлотаксис» были выбраны следующие значения параметров модели. Радиус меристемы  $R$  в начальный момент времени считали равным 1 (величина, на которую нормируются все остальные параметры), начальный диаметр разметки примордия  $d_0 = 0,1$ ; для параметров, ограничивающих зону разметки, предложили  $R_{\min} = 0,7$ ;  $R_{\max} = 0,9$ . Главным исследуемым параметром была зона ингибирующего влияния примордия  $D$ , а анализируемыми выводными параметрами – номер органа  $N$ , угловая координата  $\varphi$ , координата высоты  $H$  и условное время расчетов (Алексеев и др., 2005).



**Рис. 4.5.** Схема размещения двух примордиев синхронно в одном узле на цилиндрической поверхности

### 4.1.3. Моделирование двурядного филлотаксиса

Для моделирования очередного филлотаксиса необходимо задать такие параметры в системе, чтобы на некотором достаточно большом отрезке оси длиной  $\Delta H > d_0$  число листовых примордиев  $n$  оказалось равным 1.

Чтобы поместить второй примордий на той же высоте (т.е. в том же узле на побеге), необходимо минимальное пространство, которое можно оценить из простых геометрических соображений. Если предположить, что разметка осуществляется на плоскости (радиус кривизны стремится к бесконечности; см. рис. 4.4), то  $n \geq 2$  при условии, что

$$R_{\max} \geq \frac{3}{2}d_0 + \frac{1}{2}D.$$

Для цилиндрической поверхности разметки (её можно имитировать, задавая  $R_{\max} \geq R$ ; см. рис. 4.5) эта оценка отличается на  $d_0$ , а второй примордий размещается в том же узле при следующем соотношении параметров

$$R_{\max} \geq \frac{1}{2}d_0 + \frac{1}{2}D.$$

Таким образом, число примордиев  $n$  в одном узле побега зависит от кривизны поверхности тем больше, чем больше начальный диаметр размещаемого органа (т.е. чем больше заданная  $d_0$ -окрестность нового примордия).

В любом случае очередной филлотаксис возникает тогда, когда для размещения второго примордия листа не хватает места (доступного пространства). Этого можно добиться при значительном увеличении зоны ингибирующей активности ( $D$ ).

Как и ожидалось в результате вычислительного эксперимента, если  $D \geq 2$  при  $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$  (т.е. зона ингибирующего влияния больше, чем зона разметки), модель даёт филлотаксис  $\frac{1}{2}$  с достаточно строгими двумя ортостихами, вдоль которых очередно располагаются примордии листьев (рис. 4.6). Органы располагаются на одинаковом расстоянии друг от друга (с точностью до погрешности в вычислениях). Это состояние модели характеризуется постоянным промежутком времени между двумя событиями разметки листьев (пластохроном)  $\Delta t$ , пропорциональным  $\Delta H$  между двумя органами.

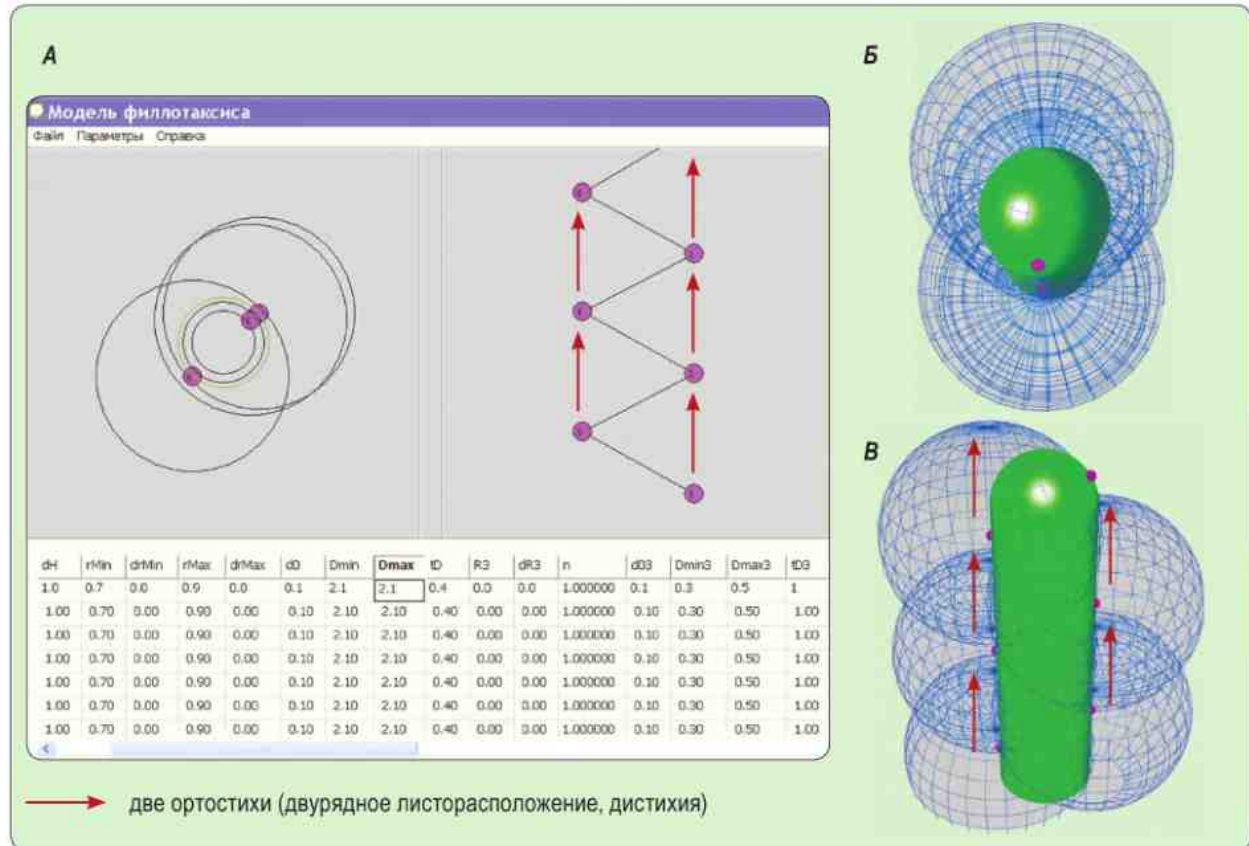


#### 4.1.4. Переход от очерёдного к супротивному филлотаксису

Уменьшение диаметра зоны ингибирующего влияния дает искривление ортостих (формально мы должны называть их парастихами). Такой филлотаксис, в частности, характерен для одной из культивируемых форм *Pandanus utilis* и получил название спиродистии (примеры этого типа листорасположения см. на рис. 4.10). Отметим, что для филлотаксиса *Pandanus*-типа в целом характерно преобразование ортостих в спиральные линии. У большинства представителей рода *Pandanus* встречается «спиротристихия» или даже «спиротетрастихия».

В модели при переходе к спиродистии пластохрон и расстояние между листьями несколько уменьшаются, но они примерно одинако-

вы вплоть до  $D = 1,7$  (рис. 4.7). По нашим данным спиродистихия встречается также у *Crinum* × *powellii*, *C. moorei* и других представителей этого рода. При наблюдении нескольких соседних узлов, из-за погрешности в определении угла дивергенции, можно считать его приблизительно равным  $180^\circ$  (см. рис. 3.26). В листовой серии ошибка накапливается, и медианные жилки листьев могут значительно отклоняться от изначально определённой плоскости дистихии. Неустойчивый филлотаксис наблюдается и у некоторых коммелиновых (*Cyanotis somaliensis*, *Rhoeo spathacea*): у молодых побегов он близок к  $\frac{1}{2}$ , но по мере развития увеличивается  $R$  меристемы (а вместе с ним  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ ). На определённом участке побега можно наблюдать характерное искажение листовой спирали и переход к другому типу филлотаксиса (рис. 2.5; рис. 4.8).



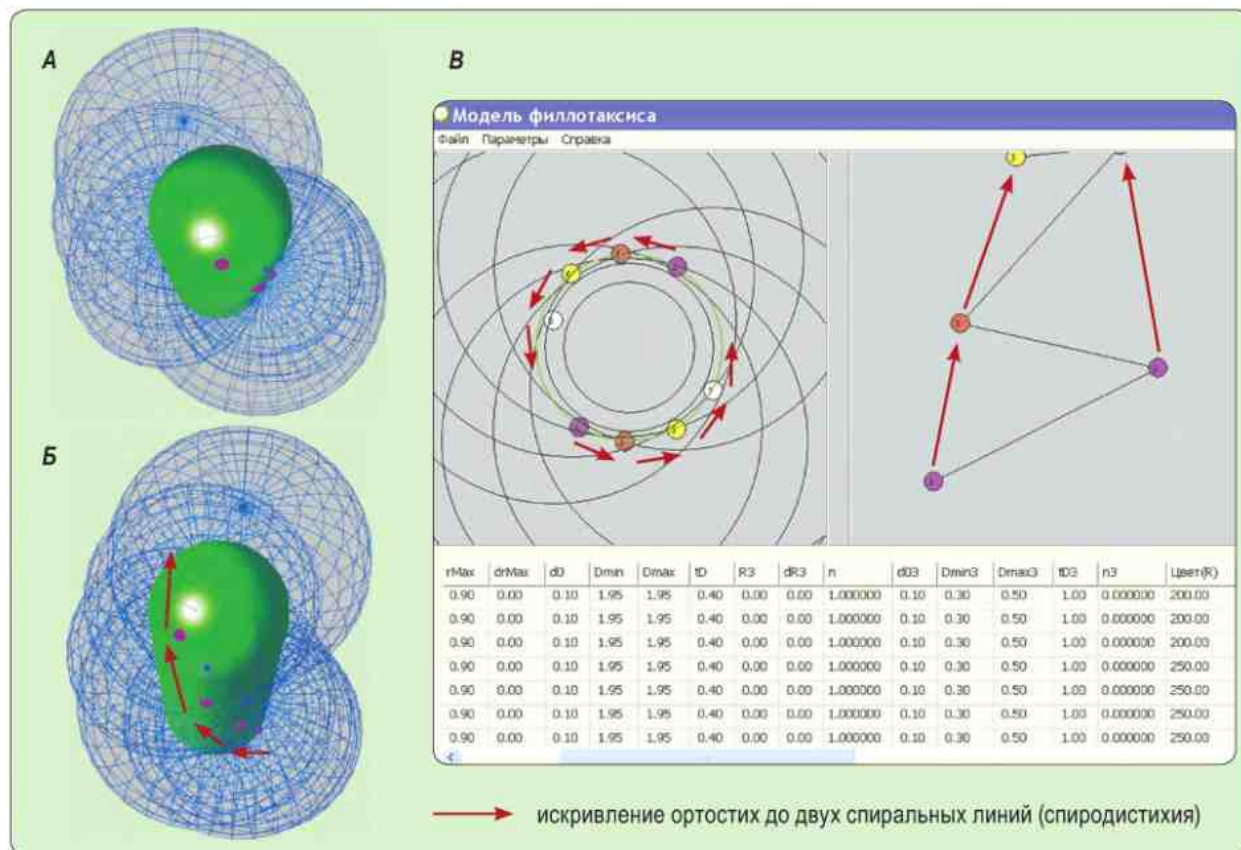
**Рис. 4.6.** Двурядное расположение листьев, полученное в результате вычислительного эксперимента при  $D = 2,1$  ( $d0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ). **А** – в окне визуализации программы «Филлотаксис»; **Б, В** – после экспорта в программу 3D-Studio MAX. Медианы примордиев обозначены розовым цветом, синие сферы –  $D$ -окрестности зон ингибирующего влияния

Как только  $D$  уменьшается до 1,7, ритм закладки органов меняется. Все примордии можно разбить на пары, разделенные значительным промежутком времени, тогда как в парах органы появляются через малое  $\Delta t$ . Так для  $D = 1,65$  органы в парах появляются через 0,2 единицы расчетного времени, а промежуток между парами составляет более 1,0 единицы. Эта разница в расчётном времени отражается на расположении органов: плоскости двух соседних пар образуют угол, близкий к  $90^\circ$  (рис. 4.9). Отклонения составляют не более  $5^\circ$ – $15^\circ$ , поэтому полученный в модели филлотаксис является супротивным. (Обычно в практике биологических исследований углы дивергенции определяют с меньшей точностью.)

С хорошим приближением супротивное листорасположение наблюдается при значениях  $D$  от 1,52 до 1,7. При выходе за пределы этого

интервала углы между филломами отклоняются от типичного для супротивного листорасположения ( $180^\circ$  в парах и  $90^\circ$  между парами). Расстояния между листьями в некоторых парах увеличиваются при изменении  $D$  от 1,45 к 1,35.

Предсказанное моделью поведение листовых примордиев подтверждается наблюдением за *Cordyline*, *Aloë*, *Aglaonema* и многими другими однодольными (рис. 4.10), у которых листовую серию действительно можно разбить на пары филломов, расположенных почти супротивно в сближенных узлах. Угол  $\varphi$  между филломами  $N$  и  $N+2$  заключен в пределах  $0^\circ < \varphi < 90^\circ$ . У *Aloë* при развитии семян происходит смена филлотаксиса с дистихии на спиродистихию, что, очевидно, связано с возрастным увеличением размеров меристемы, которое опережает увеличение размеров примордиев листьев в момент их инициации. Об этом можно судить по тому, что угол



**Рис. 4.7.** Спиродистихия, полученная в результате вычислительного эксперимента при  $D = 1,95$  ( $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ). **А, Б** – после экспорта в программу 3D-Studio MAX; **В** – в окне визуализации программы «Филлотаксис». Одинаковым цветом показаны примордии, расположенные в двух последовательных узлах, но на разных спиральных линиях

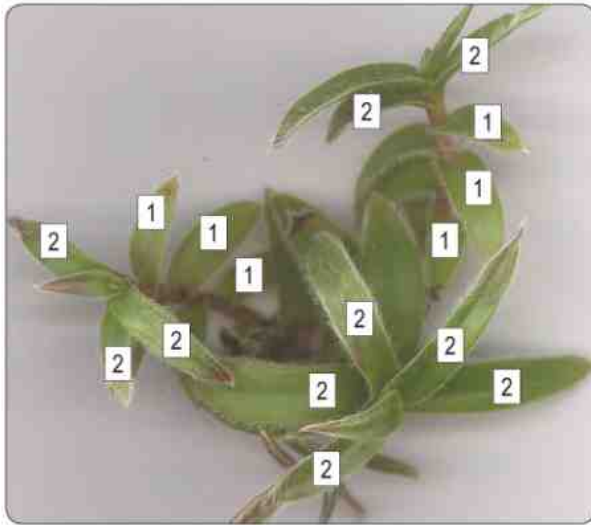


Рис. 4.8. Переход от двурядного листорасположения (1) к спиродистихии (2) у *Cyanotis somaliensis*. Фото © С. Р. Майоров

$\varphi$  между органами  $N$  и  $N+2$  по мере развития побега постепенно возрастает.

Для таких двудольных объектов, как *Sedum spectabile* Bor., *Sedum maximum* (L.) Hoffm. s.l., *Sedum ewersii* Ledeb. и некоторых других представителей этого рода, супротивное листорасположение следует считать типичным (Майоров, 2006; Whitehouse, 2007; Чуб, 2008a). В нижней части однолетнего побега супротивность хорошо выдерживается и углы дивергенции внутри пар листьев близки к  $180^\circ$ , а между парами – к  $90^\circ$ . Тем не менее при переходе к цветению наблюдается постепенный переход к спиродистихии. Между листьями в парах образуются отчетливые короткие междоузлия, тогда как угол  $\varphi$  между органами  $N$  и  $N+2$  постепенно уменьшается (рис. 4.11). Это свидетельствует о том, что при подготовке к цветению у этого объекта происходит некоторое уменьшение объема меристемы

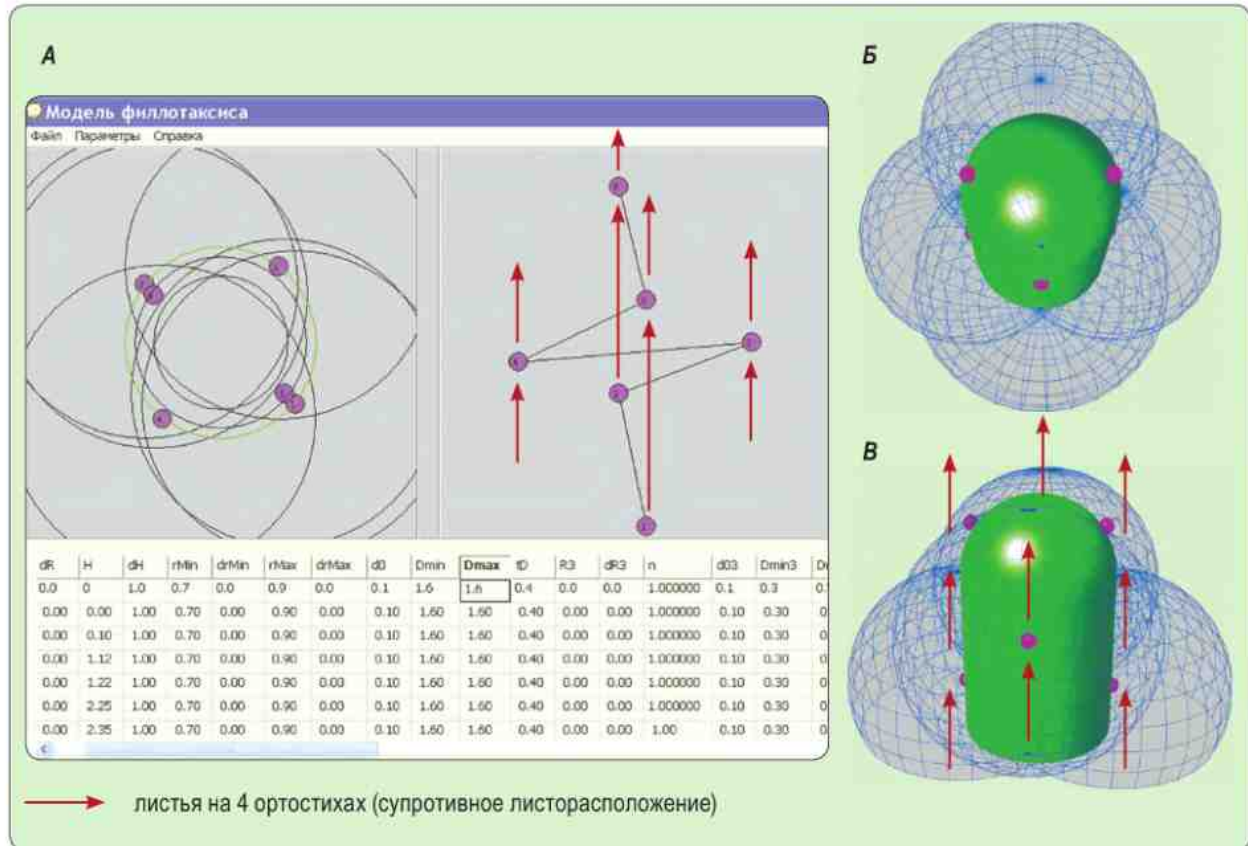
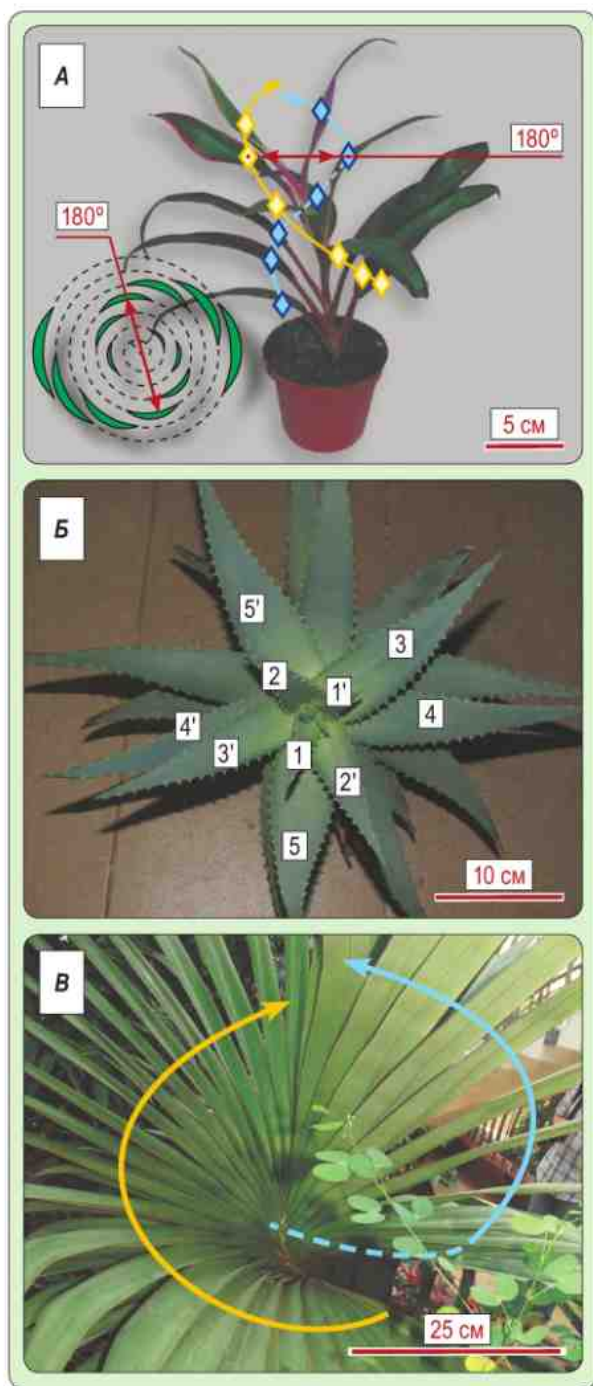


Рис. 4.9. Супротивное листорасположение, полученное в результате вычислительного эксперимента при  $D = 1,6$  ( $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ) **А** – в окне визуализации программы «Филлотаксис»; **Б, В** – после экспорта в программу 3D-Studio MAX. Обозначения см. на рис. 4.6



**Рис. 4.10.** Верификация прогноза расположения органов, полученного в результате вычислительного эксперимента (рис. 4.7), прямым наблюдением на однодольных растительных объектах. **А** – *Cordyline*. **Б** – *Aloë*. Одинаковыми цифрами отмечены листья, принадлежащие к одной паре и расположенные под углом, близким к  $180^\circ$ . **В** – *Pandanus* (классический объект со спиродистихией)

(если считать, что физиологические свойства филломов в момент разметки остаются неизменными). Таким образом, прогнозы, полученные в результате вычислительного эксперимента, подтвердились наблюдениями на живых растениях.

#### 4.1.5. Мутовчатый филлотаксис

При  $D \in [1,2; 1,35]$  примордии возникают почти одновременно тройками, между которыми проходит значительный промежуток времени. Угол дивергенции в тройках становится близким к  $120^\circ$  (но не всегда равен этой величине). Листья следующей тройки располагаются в промежутках между листьями предыдущей. Все эти свойства характерны для мутовчатого листорасположения (рис. 4.12).

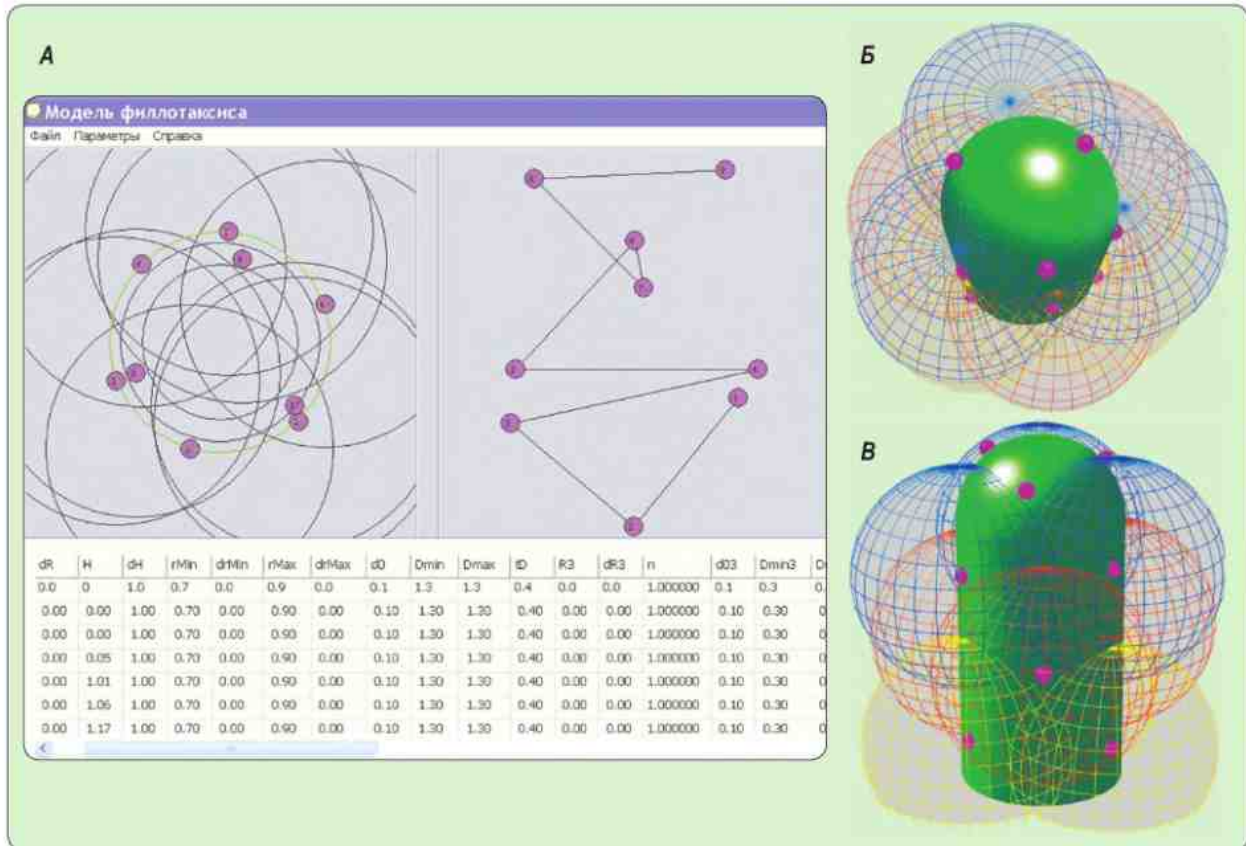
При дальнейшем уменьшении  $D$ -окрестности зоны ингибирующего влияния примордий до  $D=1,0$  модель даёт мутовчатое листорасположение с четырьмя листьями в мутовке ( $n=4$ ), в районе  $D=0,8$  в мутовках  $n=5$  листьям, при  $D=0,7$  число листьев в мутовках  $n=6$  и т. д. Лимитирующим в этой системе является начальный диаметр самого примордия ( $d_0$ ). При  $D=d_0=0,1$  можно организовать мутовку с 24 листьями ( $n=24$ ).

Отметим, что модель обладает устойчивостью: при малых отклонениях параметра  $D$  филлотаксис обычно сохраняется, хотя углы дивергенции между органами несколько изменяются.

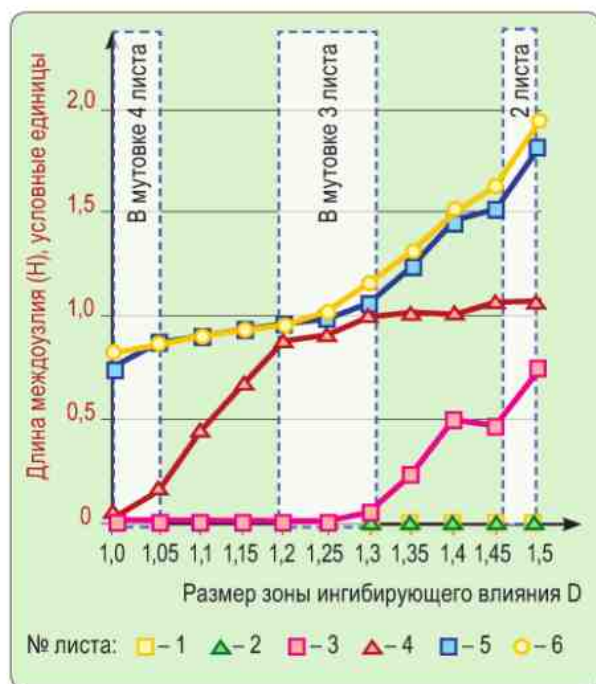
При смене числа примордий мутовках вызванных изменением параметра зоны ингибирующего влияния ( $D_{\min}$  и/или  $D_{\max}$ ) характерны следующие особенности. Сначала нарушается дальний порядок в расположении органов, хотя можно уверенно говорить о ближнем порядке в соседних мутовках. Вместо идеальных углов в мутовках, наблюдаются искажения. При дальнейшем изменении параметра  $D$  мутовки становятся неустойчивыми, один из органов «выходит» из состава своей мутовки и «движется» к следующей (рис. 4.13; 4.15). Такие явления удалось наблюдать на побегах *Mentha longifolia* (L.) Huds. (рис. 4.14). По тому же сценарию должны изменяться мутовки в вегетативной части у растений с непостоянным числом листьев в мутовках, отмеченное для *Phlox paniculata* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lysimachia verticillata* Bieb. (Мальгин, 2002). По-видимому, изменением относительного диаметра зоны ингибирующего вли-



**Рис. 4.11.** Верификация прогноза органотаксиса, полученного в вычислительном эксперименте (рис. 4.7; 4.9), наблюдением на двудольных: **А** – *Sedum spectabile* Bor.; **Б** – *Sedum telephium* L. Видно, что длина между основаниями листьев в парах варьирует, угол отклоняется от  $90^\circ$ , что отражает изменение соотношения размеров примордиев и меристемы



**Рис. 4.12.** Муточковое листорасположение (число листьев в муточке 3), полученное в результате вычислительного эксперимента при  $D = 1,3$  ( $d0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ); см. рис. 4.6. **А** – в окне визуализации программы «Филлотаксис»; **Б, В** – после экспорта в программу 3D-Studio MAX. Обозначения см. на рис. 4.6



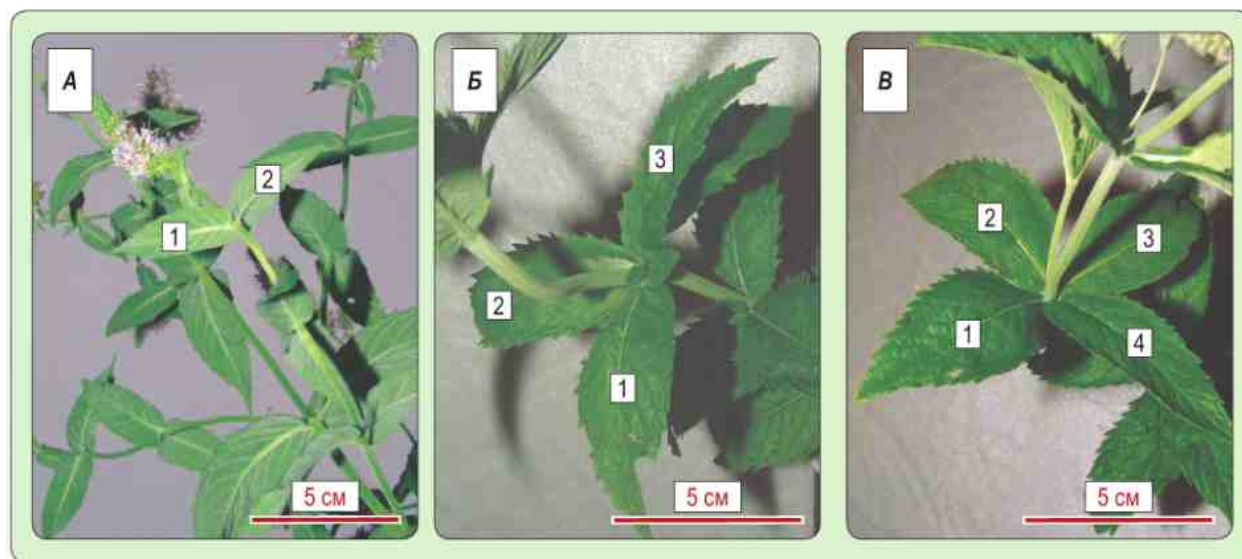
**Рис. 4.13.** Зависимость координаты высоты  $H$  от параметра  $D$  зоны ингибирующей активности для примордиев с различными номерами. Близкое расположение графиков говорит о том, что при моделировании филломы оказываются в одном узле. Остальные параметры моделирования такие же, как на рис. 4.12

яния можно также объяснить изменение филлотаксиса с супротивного на мутовчатое у ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) и сирени (*Syringa vulgaris* L.), отмеченное А. Г. Малыгиным (2001).

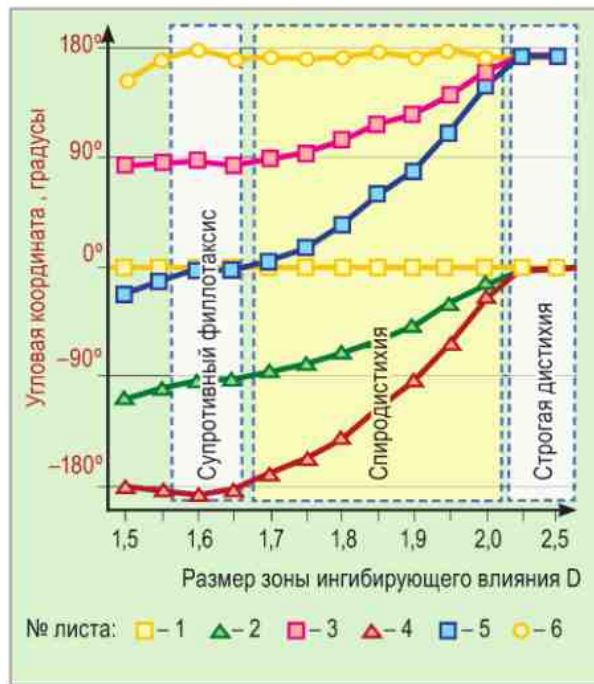
#### 4.1.6. Спиральные паттерны

При варьировании исключительно параметра  $D$  в модели не удастся получить спиральные паттерны при выбранных значениях для  $R_{\min} = 0,7$ ;  $R_{\max} = 0,9$ ;  $R = 1$  и  $d_0 = 0,1$ . Филлотаксис, приближающийся к  $2/5$ , удастся получить только в предположении, что меристема имеет большой радиус кривизны, а зона акропетальной разметки («пояс») достаточно широкая. При  $R$  от 7 до 8,5 и постоянных  $R_{\min} = 0,3$ ;  $R_{\max} = 0,9$ ;  $d_0 = 0,3$  и  $D = 1,96$  (интервал пересчётов 0,01; ограничение по времени 1) в модели возникает органотаксис, который можно приблизительно аппроксимировать к 5 ортостихам (рис. 4.16). Углы дивергенции варьируют от  $134^\circ$  до  $155^\circ$  (что для  $2/5$  близко к «идеальному» углу  $144^\circ$ ).

Найденное решение обладает устойчивостью и реализуется вплоть до  $R = 6$  или  $R = 9,3$ . Впрочем, при отклонении значения радиуса меристемы происходит искажение ортостих и они превращаются в парастихи.



**Рис. 4.14.** Мутовчатое листорасположение на побегах *Mentha longifolia*, возникшее в результате случайных физиологических изменений. **А** – типичный для губоцветных филлотаксис (супротивное листорасположение). **Б** – число листьев в мутовке равно 3. **В** – число листьев в мутовке равно 4



**Рис. 4.15.** Зависимость угловой координаты примордиев от параметра  $D$  ингибирующего влияния. Угловая координата начального примордия №1, по определению, всегда равна  $0^\circ$ . В левой части графика угловые координаты близки к идеальным значениям для супротивного листорасположения ( $0^\circ$ ;  $\pm 90^\circ$ ;  $\pm 180^\circ$ ). На правой границе угловые координаты равны  $180^\circ$  для чётных филломов и  $0^\circ$  для нечётных, что соответствует строгой дистихии. Разность координат в парах филломов [1; 2]; [3; 4] и [5; 6] близка к  $180^\circ$

Филлотаксис  $\frac{1}{3}$  удалось получить только при изменении технических параметров пересчета, задавая интервалы ограничения по времени. Это может означать, что меристема способна к индукции примордиев не всё время. После разметки очередного примордия наступает период «рефрактерности», в течение которого инициация новых примордиев невозможна. Очевидно, что интервал времени между двумя событиями разметки равен пластохрону.

Для *Costus* L. описано односпиральное листорасположение, характеризующееся дробями  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{5}$ ,  $\frac{1}{6}$  и  $\frac{1}{7}$  (Dahlgren et al., 1985; Jean, 1994). При моделировании такой филлотаксис можно получить аналогичное решение, задавая довольно большой интервал времени пересчётов.

Поскольку программа «Филлотаксис» не позволяет прямо задавать лимитирующее значение

пластохрона, способ моделирования с изменением технических параметров пересчета нельзя признать вполне адекватным.

Тем не менее моделирование спирального листорасположения выявило границы применимости созданной математической модели и недостаточность аксиоматически заданных правил порождения примордиев (см. раздел 4.1.1). По крайней мере для моделирования спирального органотаксиса их необходимо пополнить правилом, задающим определенное «временное окно компетентности» инициации примордиев (developmental time window; см. раздел 1.1.1).

#### 4.1.7. Периодический и непериодический филлотаксис

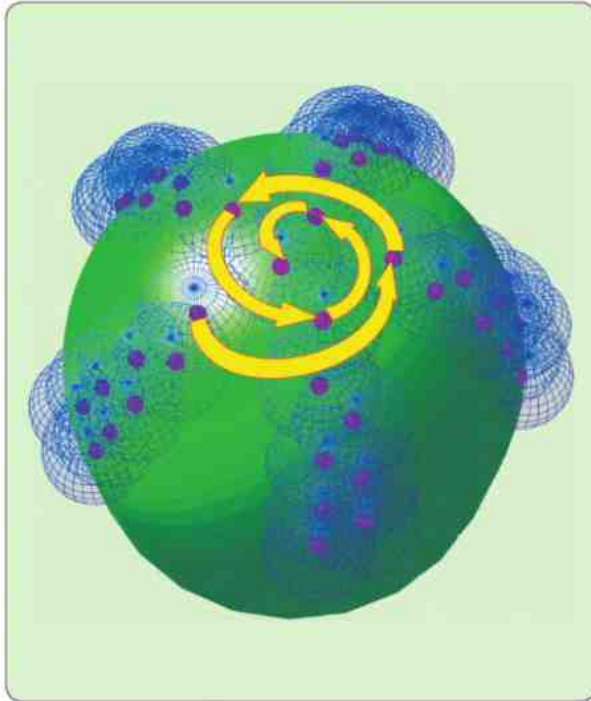
Важным теоретическим результатом можно считать предсказанный нами при моделировании случай спироидистихии, подтвержденный дальнейшими наблюдениями. Многие растения с очередными листьями не образуют спиралей, которые характеризуются числами Фибоначчи. Это справедливо для большинства однодольных, у которых мы вправе предполагать большую зону ингибирующего влияния листьев (*Aloë*, *Cordylone*, *Aglaonema*, *Tradescantia*, *Rhoeo* и др.; см. раздел 4.1.4). Таким образом, исходные посылы фундаментальной теоремы филлотаксиса (Jean, 1988) не применимы в случае спироидистихии. Сама идея аппроксимировать спироидистихию рядом чисел Фибоначчи недостаточно продуктивна, поскольку углы дивергенции закономерно варьируют в парах листьев. Предположение о постоянстве этих углов, положенное в основу фундаментальной теоремы о филлотаксисе, в случае спироидистихии неприемлемо.

В этом плане интересны наблюдения за органотаксисом в соцветиях у ароидных. В качестве рабочей гипотезы (Jean и Varabé, 2001) постулировали, что на протяжении отрезка длиной  $\frac{1}{4}$  общей длины соцветия значение угла дивергенции можно считать постоянным. Подчеркнём, что это предположение продиктовано методом оценки углов по фундаментальной теореме филлотаксиса, основанном на подсчёте листьев в контактных парастихах. Исходя из этого принципа, длина исследуемого отрезка оси соцветия не может быть меньше, чем один оборот спирали в обеих визуально выделяемых контактных

парастихах. Оказалось, что на протяжении одной и той же оси соцветия оценки углов дивергенции и типа филлотаксиса заметно варьировали. Был найден как спиральный (причём описываемый разными дробями – *sic!*), так и мутовчатый органотаксис.

Обобщая данные, полученные в результате моделирования и наблюдений на живых объектах, необходимо выделить два принципиально различающихся типа филлотаксиса.

**1. Периодический филлотаксис.** Отношения между размерами меристемы ( $R$ ), зоны разметки ( $R_{\min}$ ;  $R_{\max}$ ), зоной ингибирования ( $D$ ) и минимальным (начальным) размером примордия ( $d_0$ ) постоянны. Тогда примордии на оси распределяются периодически (необязательно равномерно, как в случае спиродистихии).



**Рис. 4.16.** Пример спирального листорасположения с пятью ортостихами, близкого к  $2/5$ , полученного в результате вычислительного эксперимента в предположении, что меристема обладает большим радиусом кривизны  $R = 9$  ( $D = 1,95$ ;  $d_0 = 0,3$ ;  $R_{\min} = 0,3$  и  $R_{\max} = 0,9$ ) после экспорта в программу 3D-Studio MAX. Стрелками показана апикальная часть онтогенетической спирали

**2. Непериодический филлотаксис.** Соотношение указанных параметров меняется на протяжении оси. Тогда нельзя выявить периодичности в длине междоузлия  $\Delta H$  или в промежутках времени  $\Delta t$  между разметкой двух примордиев (пластохронах).

Непериодический филлотаксис часто можно наблюдать у разных растений. Кроме приведенных примеров с однодольными, можно указать на различие в расположении вегетативных листьев (супротивные) и брактеей (очередные) у *Antirrhinum majus* L. (Carpenter et al., 1995). Расположение органов цветка также характеризуется высокой непериодичностью.

Периодический и непериодический филлотаксис связаны рядом переходных форм. Граница между ними задается точностью измерений пластохрона, угла дивергенции и длины междоузлия в момент закладки. Если бы в биологических исследованиях было возможно проводить измерения с абсолютной точностью, непериодический филлотаксис не наблюдался бы. В результате интерференции ряда регуляторных событий, включающих продукцию короткого пептида CLV 3, рецепторов, транскрипционных факторов и гормонального статуса растения (Fletcher et al., 1999), клеточная пролиферация оказывается неравномерной и объём меристемы постоянно меняется, то увеличиваясь, то уменьшаясь. Тем не менее, огрубляя картину, можно сказать, что объём меристемы приблизительно постоянный и не отклоняется от некоторого среднего значения. Тогда филлотаксис можно считать периодическим, а отклонения от «типичных» значений параметров будут пренебрежимо малы.

Таким образом, математическое моделирование филлотаксиса и проверка результатов вычислительных экспериментов на живом растительном материале позволили дать принципиально новую интерпретацию листорасположения для ряда однодольных объектов. В рамках этой интерпретации видимое спиральное расположение органов рассматривается как спиродистихия, которую невозможно свести к геометрическим объектам, построенным с помощью ряда чисел Фибоначчи. Разработанная модель (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006) позволяет составлять точный прогноз для случаев перехода от двурядного к супротивному и далее к мутовчатому листорасположению с разным числом филломов в узле.



## 4.2. Изучение полиморфизма строения цветков. Концепция мерности и полноты

### 4.2.1. Модусы преобразования тримерного пентациклического цветка

#### 4.2.1.1. Введение

Большинство современных исследователей принимают гипотезу Гёте (1954) о цветке как о метаморфозированной побеге, а отдельные органы цветка гомологизируют с листьями, подчёркивая их филлодную природу. Благодаря разработке ABC/ABCDE-модели генетической регуляции структуры цветка (Соеп, Meyerowitz, 1991; Soltis et al., 2007) идёт активное изучение морфологии мутантных растений и пространственных паттернов генетической активности. Возникает важный вопрос: как согласуются процессы инициации примордиев органов цветка в пространстве и во времени.

В рамках развиваемых подходов цветок можно охарактеризовать как терминальную структуру с непериодическим органотаксисом (см. раздел 4.1.7). Важнейшим регуляторным событием процессов индукции и развития органов цветка является терминализация, при которой происходит необратимая остановка роста меристемы.

Чтобы объяснить механизмы терминализации роста флоральной оси, необходимо изучить полиморфизм структуры цветка и выявить главные модусы обеднения или обогащения структуры. Для выбора модельных объектов можно применить следующие подходы. Богатый материал по полиморфизму в строении цветка могут дать мутанты, дефектные по отдельным генам, управляющим программами флорального развития (Соеп, Meyerowitz, 1991). Современные культивары растений получают в результате селекции с применением отдалённой гибридизации и тетраплоидизации (Petit, Peat, 2000). Можно предполагать, что такие растения имеют расшатанные физиологические меха-

низмы контроля развития цветка, поэтому выявить полиморфизм в строении цветка можно на сравнительно небольших выборках. Наконец, есть таксоны, внутри которых исследователи не раз отмечали высокий полиморфизм в строении цветка. Как пример можно привести семейство Polygonaceae (Ситников, 1991; 1998).

В качестве модельных объектов необходимо выбрать растения с актиноморфными цветками, поскольку в таких цветках минимизировано физиологическое влияние главной оси на расположение органов цветка. Одной из интересных структур является типичный для многих семейств однодольных тримерный пентациклический цветок (Eichler, 1875). В качестве примеров можно привести Liliaceae, Amaryllidaceae (рис. 4.17), Asparagaceae, Agavaceae, Hemerocallidaceae, Commelinaceae, Juncaceae, Orchidaceae и др. (Takhtajan, 1980; 1997; Dahlgren et al., 1985).

Типичный (идеальный) тримерный пентациклический цветок состоит из правильно чередующихся друг с другом кругов, состоящих из трёх органов (Eichler, 1875). Углы дивергенции между органами цветка одного круга составляют  $120^\circ$ , а угол между соседними органами двух чередующихся кругов –  $60^\circ$  (рис. 4.17). У однодольных простой околоцветник часто не дифференцирован на чашечку и венчик. Он состоит из двух кругов листочков. Андроец также представлен двумя последовательными кругами тычинок, а гинецей состоит из трёх плодolistиков, причём принцип чередования в кругах выдержан довольно строго.

Структура тримерного пентациклического цветка лежит в основе эволюции многих производных типов цветков у однодольных. Основываясь на положениях об аборте, абласте и о чередовании органов в соседних кругах, выдвинутых Эйхлером (Eichler, 1875) (см. раздел 3.1.3), многие исследователи считают, что в сем. Iridaceae цветок возник в результате редукции внутреннего круга тычинок. На рис. 3.4 у представителей сем. Trilliaceae (в частности, у *Trillium apetalon*) показан другой пример уменьшения числа кругов в пентациклическом тримерном цветке, который в рамках концепции позиционной информации можно интерпретировать как делецию круга (см. раздел 3.1.4).

Кроме уменьшения числа кругов цветка, возможно также увеличение их числа (инсерция), что происходит у многих махровых сортов

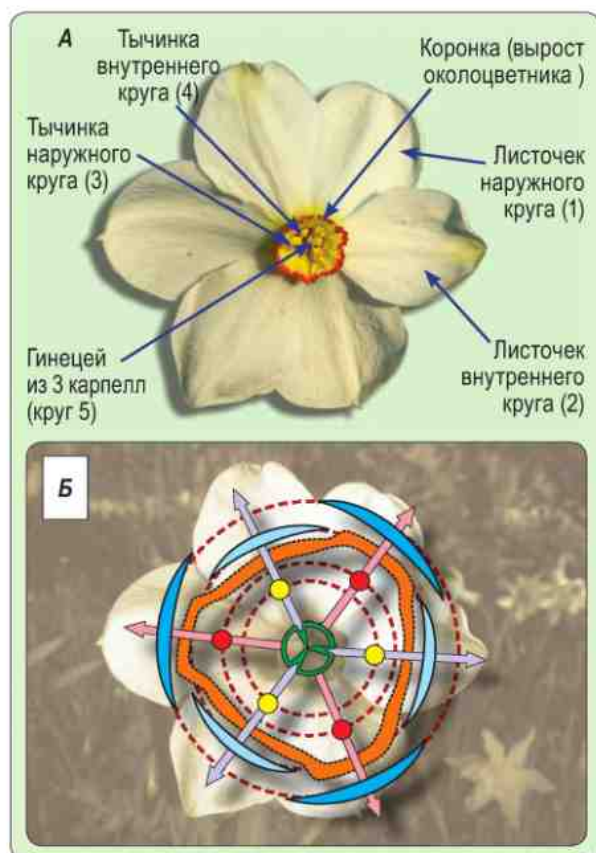


Рис. 4.17. Строение типичного тримерного пентациклического цветка на примере *Narcissus poeticus* L.



Рис. 4.18. Махровая форма *Trillium grandiflorum* f. *plena*

однодольных растений (Чуб, 2007а; 2007б). Как пример можно привести садовую форму *Trillium grandiflorum* (Michx.) Salisb. f. *plena* (рис. 4.18).

Семейство Trilliaceae показывает и другой модус структурного преобразования – изменение числа органов в каждом круге. Если для *Trillium* характерна тримерная организация цветка, то у различных видов рода *Paris* L. цветок представлен тетрамерными цветками (рис. 4.19), т. е. число органов в каждом круге равно четверем (Remizowa et al., 2007; Narita, Takahashi, 2008). Кроме того, *Paris quadrifolia* L. и *P. incompleta* Bieb. иногда образуют пентамерные и гексамерные цветки, а у последнего вида число фотосинтезирующих листьев в мутовке, находящейся под цветком, может варьировать от 8 до 12 (Remizowa et al., 2007). Однако при ослаблении растения в результате пересадки у того же *P. incompleta* число листьев срединной формации может падать до 4.

Кроме увеличения числа органов в круге цветка (при сохранении числа кругов!), в семействе Trilliaceae возможно также уменьшение числа органов до двух. Так, в садовой практике известна форма *Trillium ovatum* Pursch. с димерными цветками (см. <http://www.goldsword.com/sfarmer/Trillium/Renfroe/ovatum2-01.jpg>).

Обобщая выше сказанное, согласно теории разметки можно выделить два процесса, нуждающихся в более детальном изучении: **1)** коррелятивное изменение числа органов в кругах цветка и **2)** изменение числа самих кругов.

Отметим, что за пределами однодольных тримерный пентациклический цветок встречается в сем. Polygaceae (см. далее – раздел 4.2.3). Поэтому изучение разметки этого типа цветков имеет фундаментальное значение для понимания механизмов эволюции цветка у разных таксонов, а также для выявления высоко консервативных физиологических механизмов, лежащих в основе реализации позиционной информации.

#### 4.2.1.2. Изменения органотаксиса цветков, предсказанные моделью

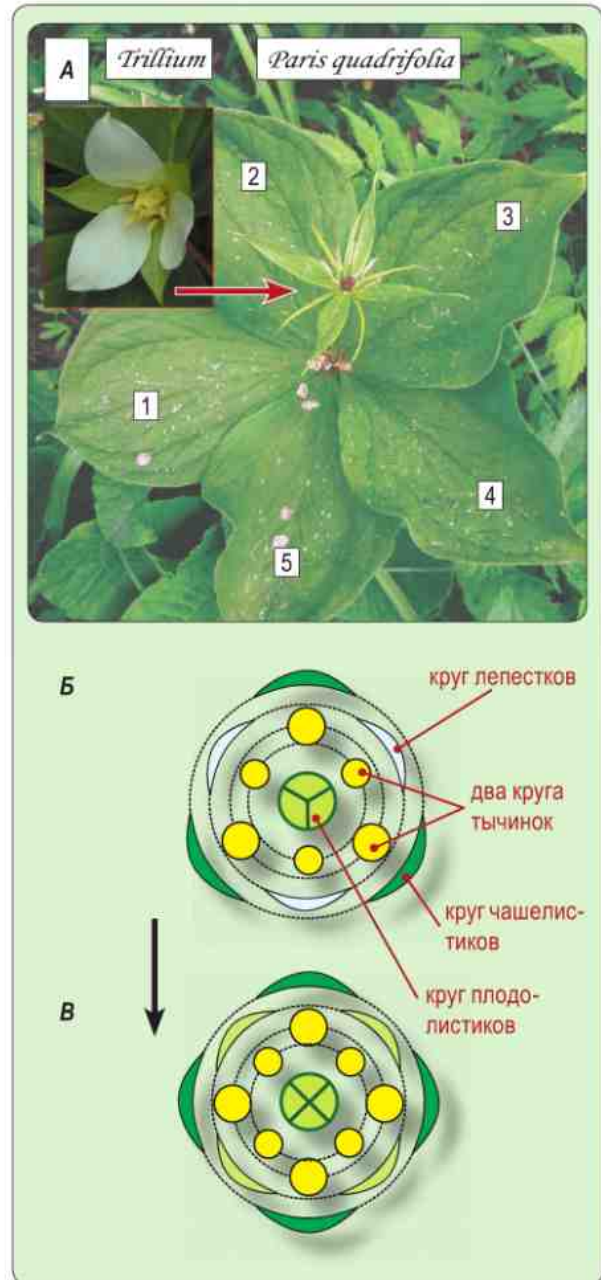
Полученные нами данные по математическому моделированию филлотаксиса вегетативных побегов позволили объяснить мутовчатое листорасположение, характерное для многих цветков. С помощью программы «Филлотаксис» можно построить виртуальный морфологический ряд

изменения мутовки, состоящей из трёх органов, в мутовку, содержащую четыре органа. Такой переход наблюдается при изменении размеров зоны ингибирующей активности  $D$  от 1,3 до 1,0 ( $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ; см. раздел 4.1). Результаты вычислительного эксперимента приведены на рис. 4.20. Видно, что по мере уменьшения значения  $D$  орган № 4 постепенно перемещается из верхней мутовки в нижнюю. При этом происходит сокращение длины междоузлия ( $\Delta H$ ) между филломом № 4 и узлом с тремя филломами (№ 1, № 2 и № 3). Углы между большинством органов плавно уменьшаются от  $120^\circ$  (характерны для тримерных мутовок) до  $90^\circ$  (характерны для тетрамерных мутовок). Угол между органами № 3 и № 4, напротив, увеличивается от  $60^\circ$  (соответствует углу между органами в чередующихся соседних тримерных кругах) до  $90^\circ$  (соответствует углу между органами одного тетрамерного круга).

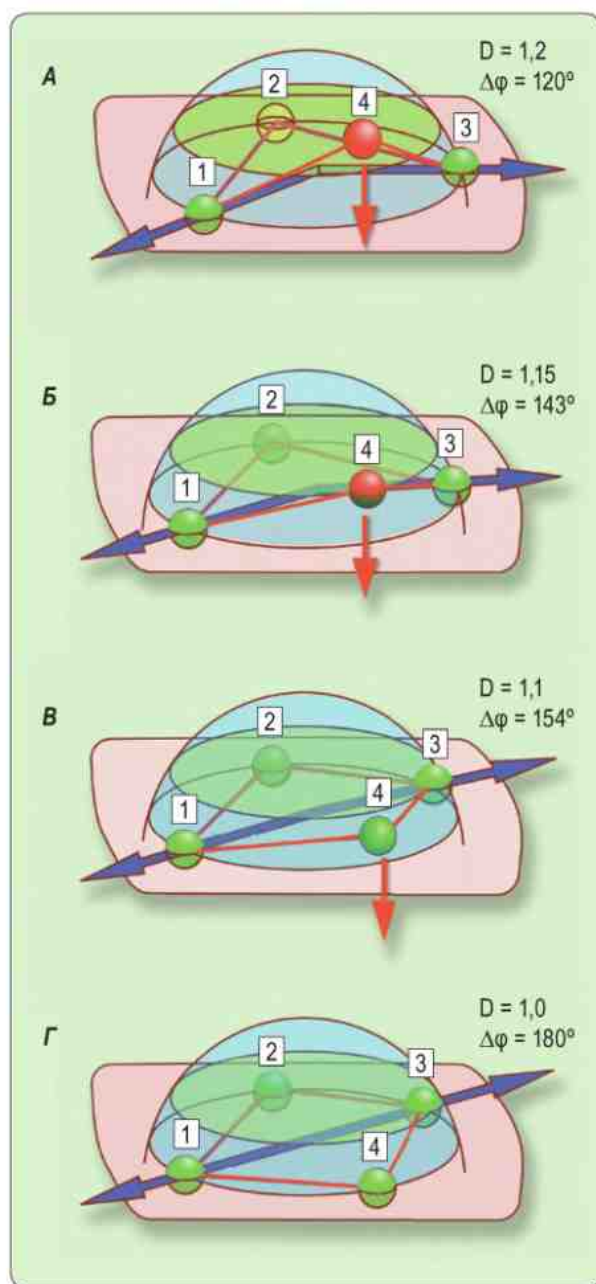
Аналогичные данные получены и для виртуального орфологического ряда при переходе от мутовки из 4 органов к мутовкам из 5 органов и от димерного к тримерному кругу. Различаясь по конкретным значениям для углов между органами, все полученные морфологические ряды объединяет общая особенность. При переходе от круга с числом органов  $N$  к кругу с числом органов  $N+1$  вычислительный эксперимент дает промежуточные структуры, у которых орган №  $(N+1)$  не принадлежит ни одному из двух соседних кругов. Фактически он находится между ними, т. е. его формально можно рассматривать как принадлежащий обоим кругам.

Если предположить, что экспрессия генов в обеих соседних мутовках не различается, то органы должны иметь сходный габитус, размеры и одинаковые анатомо-физиологические особенности. Это должно наблюдаться, в частности, при изменении числа органов в вегетативных мутовках (феноменология отмечена в работе (Малыгин, 2001)) или в околоцветниках, состоящих из двух одинаковых кругов. В качестве примеров таких околоцветников можно привести *Narcissus*, *Lilium*, *Chionodoxa*, *Heimerocallis* и др. (см. рис. 4.21).

В том случае, если круги образованы органами разных типов, можно ожидать, что орган частично попадет в зону активности одних генов (присущих нижнему кругу), а часть клеточного материала попадет в зону активности генов из



**Рис. 4.19.** Тетрамерный пентациклический цветок, типичный для *Paris quadrifolia*, можно рассматривать как производный от тримерного, возникший в результате одновременного увеличения числа органов с трех до четырех в каждом круге. **A** – фотографии цветков *Trillium grandiflorum* и *Paris quadrifolia*. Цифры – число листьев в мутовке, предвещающей цветок, больше, чем в круге чашелистиков. **B** – диаграмма тримерного пентациклического цветка у *Trillium*. **B** – диаграмма тетрамерного пентациклического цветка у *Paris quadrifolia*



**Рис. 4.20.** Виртуальный морфологический ряд переходов между тримерной и тетрамерной мутовкой, полученный в вычислительном эксперименте в результате варьирования размеров зоны ингибирующей активности (параметр  $D$  в модели) от 1,2 до 1,0 при постоянных  $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ . Красной стрелкой вниз обозначено направление смещения филлома №4 при уменьшении параметра  $D$ ;  $\Delta\phi$  между органами №1 и №3 – синими стрелками. Филлом №5 не показан. А–Г – результаты моделирования при соответствующих значениях  $D$

верхнего круга. Тогда можно ожидать либо развития органа промежуточного строения (зоны различной генетической активности плавно переходят друг в друга), либо появления мозаичного органа, часть тканей которого будет напоминать типичные нижележащие органы, тогда как другая часть клеток будет по строению напоминать вышележащие органы цветка (граница между зонами генетической активности достаточно резкая). В качестве примеров живых объектов, у которых эти явления теоретически должны наблюдаться, можно привести *Iris*, *Tradescantia* и другие растения с чётко различающимися кругами околоцветника.

Таким образом, основываясь на результатах вычислительного эксперимента и представлениях о генетической регуляции морфогенеза, можно построить прогноз, справедливость которого проверяется наблюдениями.

#### 4.2.1.3. Верификация прогноза моделирования наблюдениями за живыми объектами

Рассмотрев достаточно большие выборки цветков *Narcissus*, *Lilium*, *Chionodoxa*, *Hemerocallis* *Tradescantia*, нам удалось выявить полиморфизм по числу листочков околоцветника в одном круге (Чуб, 2007а). Димерные пентациклические цветки найдены у *Chionodoxa luciliae* Boiss., *Hemerocallis* сорта 'Mauna Loa', различных сортов *Lilium* × *asiaticum* (рис. 4.21). Цветки с числом органов в круге, равным 4, зарегистрированы у *Chionodoxa luciliae*, *Tradescantia* × *andersoniana*, а также у многих сортов *Hemerocallis* и *Narcissus*. Максимальное число органов в одном круге в исследованной выборке было 5. Пентамерные пентациклические цветки найдены у *Tradescantia* × *andersoniana* и различных сортов *Hemerocallis* (рис. 4.21).

Вероятно, при расширении выборки будут обнаружены цветки с инсерцией ещё большего числа органов. Принцип пространства логических возможностей позволяет предположить, что найденные вариации от димерных до пентамерных цветков должны обнаружиться у тех объектов, у которых не удалось найти больших колебаний числа листочков околоцветника в каждом круге (Чуб, 2007а).

Если рассматривать промежуточные формы, предсказанные по результатам вычислительного

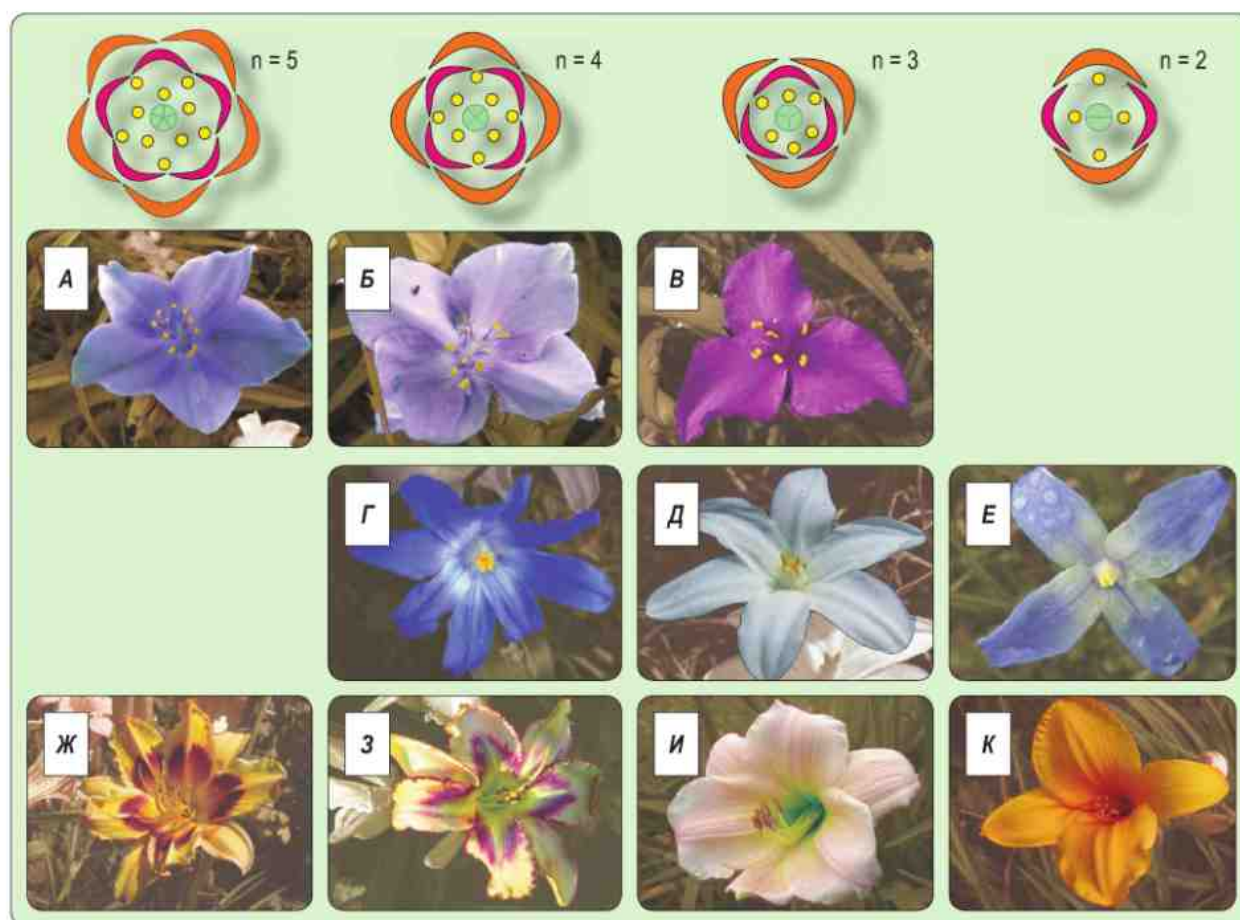
эксперимента (см. раздел 4.2.1.2), то наиболее полный ряд морфологических переходов, включающих все промежуточные формы, был обнаружен у *Narcissus* сорта 'Ice Folies', хотя и у других изученных растений наблюдались отдельные цветки промежуточного строения (Чуб, 2007а).

Состояние, промежуточное между димерностью и тримерностью, характеризуется наличием широкого листочка околоцветника, заходящего краями как в 1-й, так и во 2-й круг цветка. У *Narcissus* св. 'Ice Folies' этот листочек околоцветника имел двузубчатую верхушку (рис. 4.22, А). Согласно классической точки зрения (Eichler, 1875), в зависимости от направления прочтения морфологического ряда это может быть интерпре-

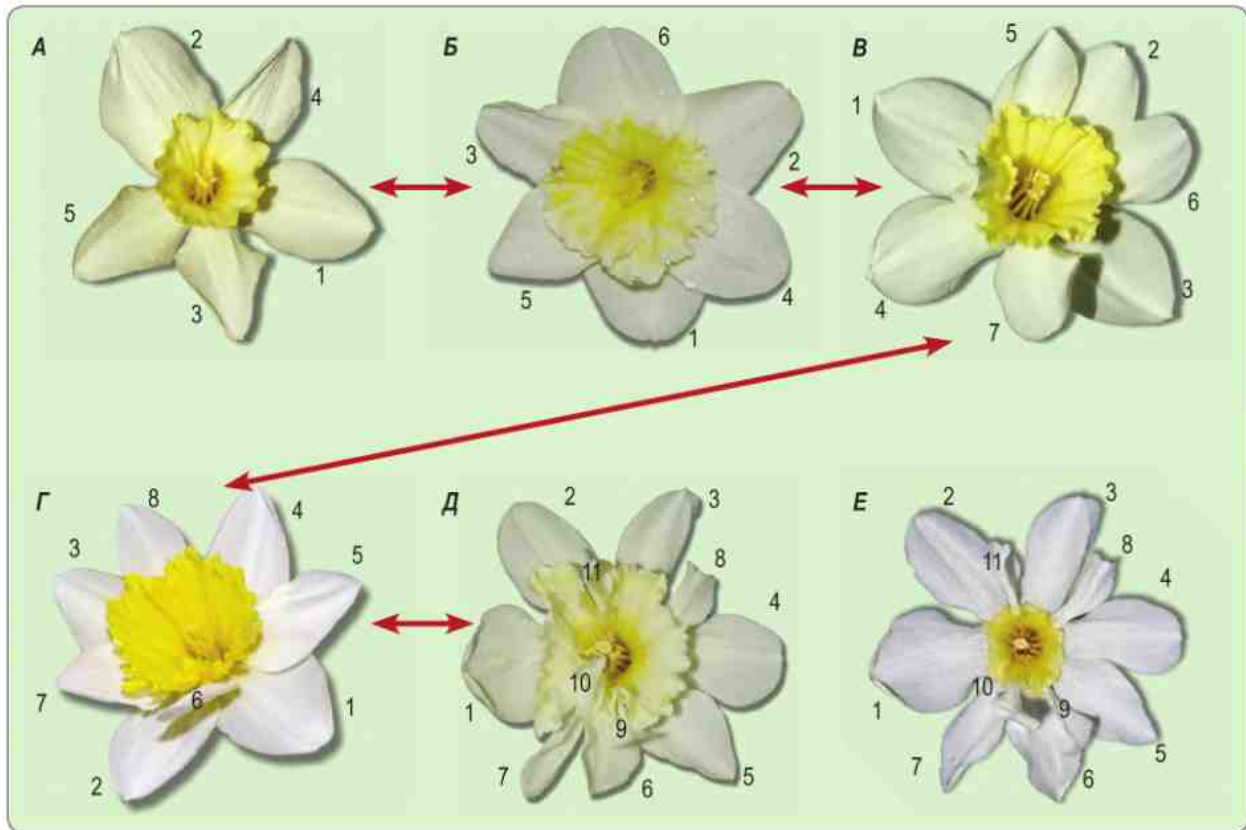
тировано либо как срастание двух листочков околоцветника (число филломов  $p$  в мутовке меняется от 3 к 2), либо как расщепление некогда единого листочка околоцветника ( $p$  меняется от 2 к 3).

Примечательно, что в центре цветка находятся три круга с составом органов, типичным для тримерного цветка (т. е. гинецей и андроцей являются типичными тримерными!). Цветки аналогичной структуры отмечены нами также у *Lilium* × *asiaticum*.

Переход от тримерного к тетрамерному цветку у *Narcissus* сорта 'Ice Folies' характеризовался «удвоением» одного из листочков околоцветника (рис. 4.22, В). На раннем этапе появлялся дополнительный листочек околоцветника. Это вполне



**Рис. 4.21.** Пространство логических возможностей при вариации числа органов околоцветника у пентациклического цветка. Верхняя строка – теоретически возможные диаграммы. В соответствующих нижележащих строках даны найденные примеры полиморфизма числа листочков околоцветника в одном круге у некоторых однодольных растительных объектов. А–В – *Tradescantia* × *andersoniana* Ludw. et Rohw.; Г–Е – *Chionodoxa* Boiss.; Ж–К – *Hemerocallis* L.



**Рис. 4.22.** Полиморфизм строения цветков *Narcissus* cv. 'Ice Folies', показывающий полный ряд морфологических переходов от димерности к пентамерности. **А** – цветок с 5 листочками околоцветника (промежуточный между димерным и тримерным). **Б** – типичный тримерный пентациклический цветок. **В** – семь листочков околоцветника (переход к тетрамерности). **Г** – тетрамерный пентациклический цветок. **Д** – деформированный цветок с 11 листочками околоцветника, расположенными в разных кругах. **Е** – тот же цветок без короны и тычинок

соответствует теоретическому прогнозу на основе модели филлотаксиса (см. раздел 4.2.1.2).

Далее происходило увеличение размеров дополнительного листочка околоцветника, что сопровождалось появлением новой тычинки, противлежащей ему (рис. 4.22, **В**). По-видимому, этот цветок в морфологическом ряду находится близко к тетрамерному состоянию, поскольку дополнительный листочек околоцветника можно более-менее уверенно отнести к наружному кругу. Произошло и изменение числа тычинок. У *Chionodoxa luciliae* f. *alba* также был обнаружен цветок переходной структуры: число тычинок не изменилось, а дополнительный листочек находится между двумя кругами простого околоцветника.

Цветок *Narcissus* cv. 'Ice Folies', претендующий на пентамерное строение, характеризовал-

ся резкими отклонениями от органотаксиса теоретически ожидаемой формы (рис. 4.22, **Д**, **Е**). Три листочка околоцветника сместились ближе к кругу тычинок и уменьшились в размерах; таким образом, круговое строение цветка было сильно нарушенным. Тычинок оказалось 11, т. е. одна из них геометрически не соответствовала листочкам околоцветника. Наконец, на срезе завязи было видно, что плодолистики имеют неодинаковый размер, а углы дивергенции заметно отличаются от теоретически ожидаемых. Деформация пентамерных цветков отмечена также для *Tradescantia* × *andersoniana* (рис. 4.21).

Заметим, что пентамерные цветки регулярной структуры с чередованием органов в кругах встречаются у тетраплоидных сортов *Heimerocalis* (Petit, Peat, 2000) (см. рис. 4.21). Таким образом, наблюдения за цветками нарциссов и других

однодольных позволили доказать, что виртуальный морфологический ряд переходов от димерного к пентамерным цветкам, полученный в результате моделирования, действительно может реализоваться на живых объектах (Чуб, 2007а). Это говорит об адекватности предложенного подхода (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) и о правильном выборе тех физиологических явлений, которые легли в основу исходных аксиоматизированных положений математической модели.

Ещё одним объектом исследования была *Hydrangea* L., для которой характерны многочисленные стерильные цветки. Этот объект позволяет проверить предсказания модели для двойного околоцветника, у которого органы соседних кругов различаются по размеру (см. раздел 4.2.1.2). В частности, у неё крупные чашелистики, а лепестки, напротив, характеризуются меньшими размерами (Аксенов, Аксенова, 2000).

У *Hydrangea cinerea* Small (сорт 'Anna Bella') в пределах одного растения на разных соцветиях наблюдается изменение числа органов в чашечке (рис. 4.23). Встречаются цветки, соответствующие разным формам, полученным в результате моделирования (рис. 4.20). Наиболее типичные примерные цветки имеют угол между органами, равный 120°. Есть цветки с уменьшением углов между филломами чашечки и освобождением места для нового органа, а также цветки, содержащие кроме трёх чашелистиков орган промежуточной структуры, имеющей как признаки чашелистика, так и лепестка. И, наконец, есть цветки, содержащие четыре равнозначных чашелистика. Полный ряд переходов можно построить от димерных до пентамерных цветков.

Расширение выборки позволяет построить более плавный морфологический ряд переходных вариантов среди стерильных цветков.

Из проведённых наблюдений на различных объектах можно сделать вывод, что физиологические принципы, управляющие реализацией позиционной информации при построении цветков как однодольных, так и двудольных растений, универсальны. Число органов в круге определяется в процессе разметки в зависимости от соотношения размеров флоральной меристемы к размерам зоны ингибирующего влияния иницированных примордиев (соответствующей «бассейну сбора» ауксинов в единые потоки, определяющие положение медианных жилок органов).

#### 4.2.1.4. Гомеозисная замена органов

В приложении к растениям гомеозисом в исходном смысле этого термина (Bateson, 1894; цит. по Рэфф, Кофмен, 1986) можно назвать явление, при котором **1)** часть филломов листовой серии изменяют свои свойства, приобретая черты вышележащих или нижележащих членов серии; **2)** сохраняется вся позиционная информация, присущая данной листовой серии (см. также раздел 2.2.2.6).

**Явление можно назвать гомеозисом тогда и только тогда, когда меристическая серия неизменна (число и положение органов постоянны), орган занимает ту же позицию в серии, но отличается по признакам от типичного (занимающего ту же позицию в серии, которая признана типичной).**

Рассматривая цветок в рамках фолиарной теории (Гёте, 1957) и ABC/ABCDE-модели развития цветка (Coe, Meyerowitz, 1991; Лутова и др., 2000; Soltis et al., 2007), необходимо сказать, что при изменении признаков органа должен изменяться профиль экспрессии ряда генов, отвечающих за его судьбу в процессе развития (organ identity genes), тогда как положение исходных примордиев друг относительно друга не должно меняться.



**Рис. 4.23.** Полиморфизм строения стерильных цветков *Hydrangea cinerea* cv. 'Anna Bella', показывающий континуальный ряд морфологических переходов от димерности к пентамерности. Стрелками показаны органы промежуточного размера, соответствующие расположению между кругом чашелистиков и лепестков

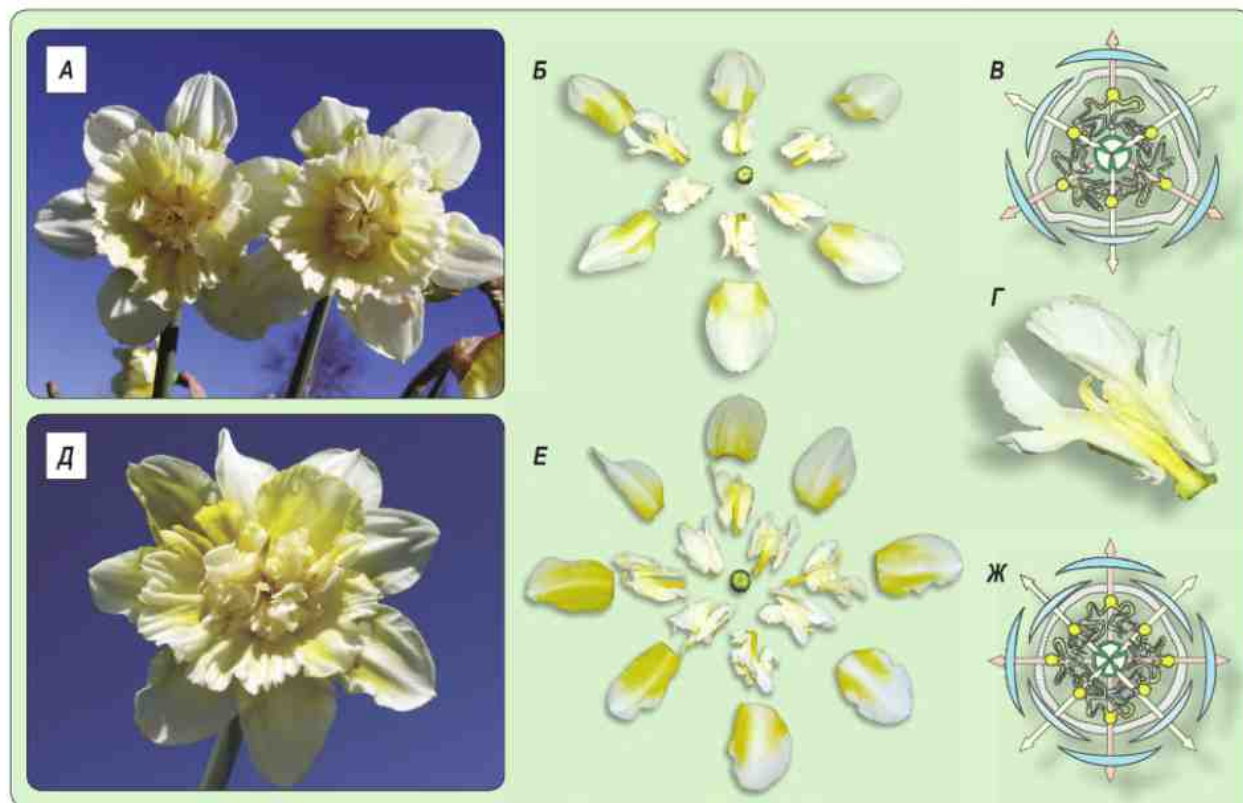
Теоретически гомеозис должен быть связан исключительно со смещением зон активности тех или иных генов в пространстве флоральной меристемы. Цветок – это система с неперiodическим органотаксисом (см. раздел 4.1.7). В соответствии с результатами математического моделирования (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) это может говорить о том, что «бассейн сбора» ауксинов для чашелистиков, лепестков, тычинок и плодолистиков может существенно различаться в момент инициации этих органов, как впоследствии различаются особенности иннервации соответствующих органов (Turner, Sieburth, 2002).

Смещение границ областей экспрессии генов, контролирующих развитие, неизбежно должно приводить к изменению интенсивности потоков ауксинов от формирующихся примордиев, поскольку изменяется тип органа. Теоретически можно предсказать, что при замене одних орга-

нов на другие в цветке должна заметно искажаться позиционная информация, присущая цветкам дикого типа. Это означает, что в цветках гомеозис в чистом виде должен встречаться довольно редко (Choob, Penin, 2003).

Есть несколько логических возможностей для изменения строения органов без изменения исходного геометрического паттерна.

1. Зоны ингибирующего влияния исходного органа и органа, на который происходит замена, близки по размерам. Тогда изменение морфологических качеств может произойти полностью, без разрушения начальной геометрии цветка.
2. Зоны генетической активности смещаются мало, и орган находится на границе конкурирующих зон экспрессии. В этом случае орган либо приобретает мозаичную структуру, либо только частично изменяет свою морфологическую природу.



**Рис. 4.24.** У *Narcissus* сорта 'Ice King' гомеозис и изменение мерности цветка – два независимых явления. **А** – фото тримерного цветка. **Б** – органы цветка разположены по кругам под определёнными углами. **В** – диаграмма тримерного цветка. **Г** – отдельный петалоидный орган, замещающий тычинку. **Д** – тетрамерный цветок. **Е** – органы цветка разложены по кругам. **Ж** – диаграмма тетрамерного цветка



3. Происходит гомеозисная замена органа, инициирующегося последним в процессе разметки. Тогда доступного пространства достаточно для формирования органа, однако его позиционный сигнал больше ни на что не действует.

Отсюда следует, что гомеозис в цветках должен встречаться достаточно редко, в большинстве случаев смещение зон экспрессии генов, контролирующих тип органа в цветке, должно приводить к изменению позиционных сигналов и, как следствие, к искажению исходного геометрического паттерна.

Тем не менее, при рассмотрении большой выборки из 150 сортов нарциссов удалось обнаружить случаи гомеозисной замены без нарушения геометрического паттерна тримерного пентациклического цветка. Такая замена характерна, в частности, для нарциссов сортов 'Petit Four', 'Ice King', 'Love Call', 'Rosy Cloud', 'Violetta' и 'White Marvel' (Чуб, 2007б). У этих сортов эф-

фект махровости достигается за счёт разрастания петалOIDных тканей на тычиночной нити одновременным уменьшением размеров пыльников и превращением их в стерильные придатки (рис. 4.24).

У сорта 'Ice King' были обнаружены также тетрамерные цветки, что говорит о том, что гомеозисная замена и изменение числа органов в кругах цветка – независимые события, которые могут происходить параллельно (Чуб, 2007а).

Полную замену тычинок на листочки околоцветника удалось наблюдать у *Heimerocallis* сорта 'Longsfeld Twinnings' (рис. 4.25, А). Это говорит о реализации первой возможности [1] (см. с. 178): позиционные сигналы тычинок и листочков околоцветника при разметке в данных примерах оказались близкими, поэтому взаимное расположение органов не изменилось.

У многих сортов лилейников (*Heimerocallis*) с неустойчивой махровостью часто наблюдается лишь частичное видоизменение тычинок в сто-

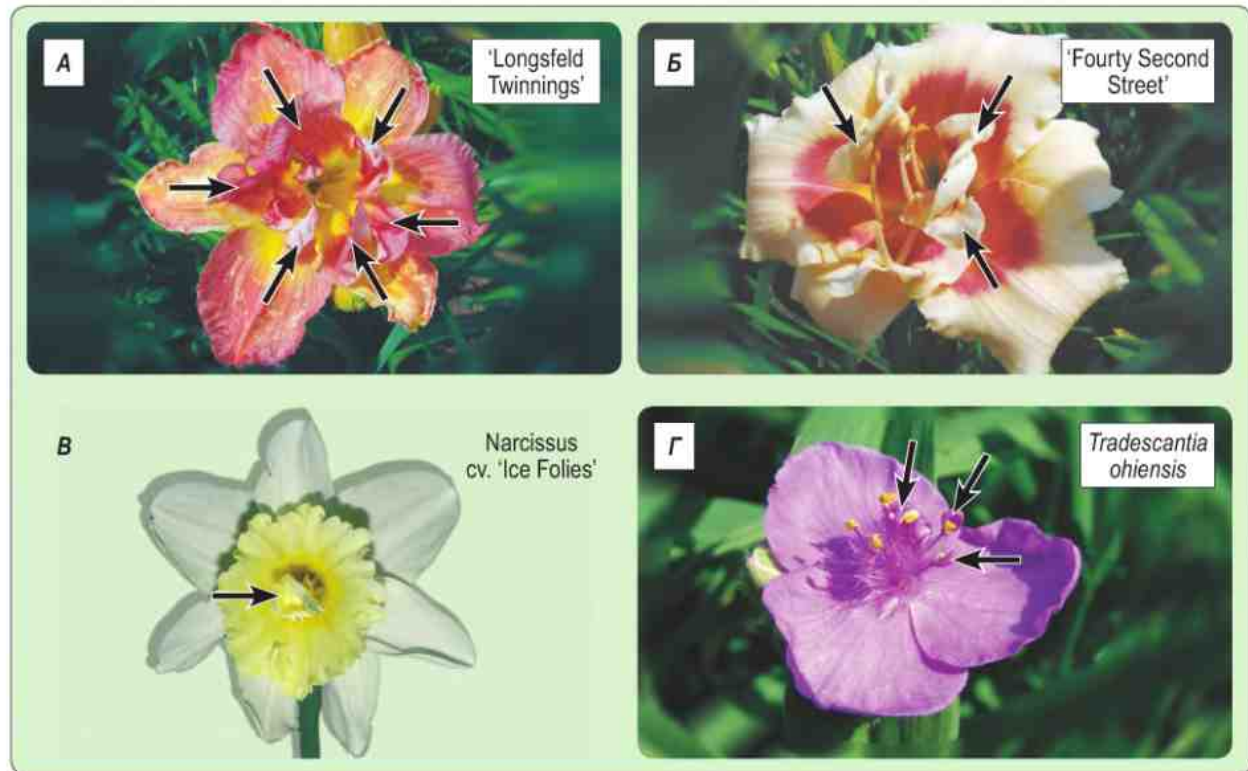
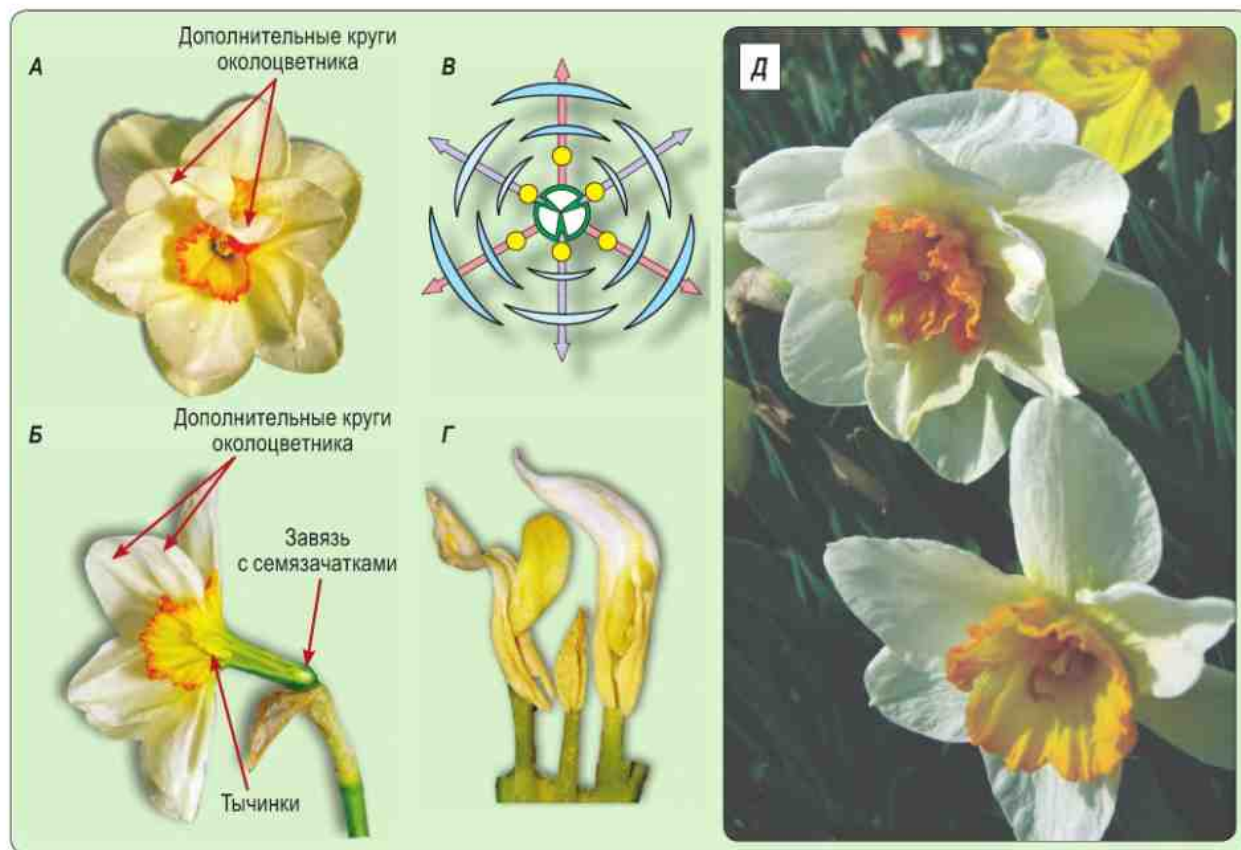


Рис. 4.25. Примеры гомеозисной замены органов. А – полная замена шести тычинок на лепестки (*Heimerocallis* сорта 'Longsfeld Twinnings'). Б – возникновение хорошо развитой петалOIDной ткани на тычинках (*Heimerocallis* сорта 'Fourty Second Street'). В, Г – незначительное видоизменение тычинок за счёт развития петалOIDной ткани

рону листочков околоцветника. В частности, у сорта 'Fourty Second Street' (рис. 4.25, Б) наблюдается мозаичное строение органов третьего круга: половина органа проявляет морфологические характеристики тычинки, тогда как вторая половина несёт признаки листочков простого околоцветника.

Незначительное видоизменение органа, которое также можно интерпретировать как гомеозисную замену, изредка наблюдается у *Narcissus* сорта 'Ice Folies' и *Tradescantia ohiensis* (рис. 4.25, В, Г). Связник развивает небольшие выросты петалоидной ткани, что говорит о незначительном изменении профиля генной активности у клеток данного мозаичного органа. Таким образом, в приведённых примерах реализуется возможность [2] (см. с. 178): описанные мозаичные органы находятся на границе конкурирующих зон экспрессии.

Возможность [3] (см. с. 179) реализуется достаточно редко. В пентациклических тримерных цветках наблюдать подобное явление не удалось, но можно указать случаи гомеозисных замен органов цветка, размечающихся у крестоцветных в последнюю очередь. Если принять нашу модель разметки цветка в сем. Brassicaceae (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005), то последними в порядке разметки иницируются короткие тычинки. Замену коротких тычинок лепестками можно обнаружить у *Aubrieta* × *cultorum* Bergm. сорта 'Manon'. Характерная особенность сорта – махровость с низко выраженной экспрессивностью этого признака. Махровость проявляется только на хорошем агротехническом фоне. У некоторых цветков один или два дополнительных лепестка формируются на месте тычинок, причём взаимное расположение органов не меняется по сравнению с цветками дикого типа. В случае,



**Рис. 4.26.** Строение цветка при инсерции двух дополнительных кругов околоцветника у *Narcissus* сорта 'Flower Drift'. **А** – общий вид цветка. **Б** – продольный разрез цветка, показывающий наличие развитой завязи и тычинок. **В** – диаграмма цветка. **Г** – тычинки, показывающие частичное преобразование в листочки околоцветника. **Д** – реверсия к исходному (дикому) типу (из Чуб, 2007б)

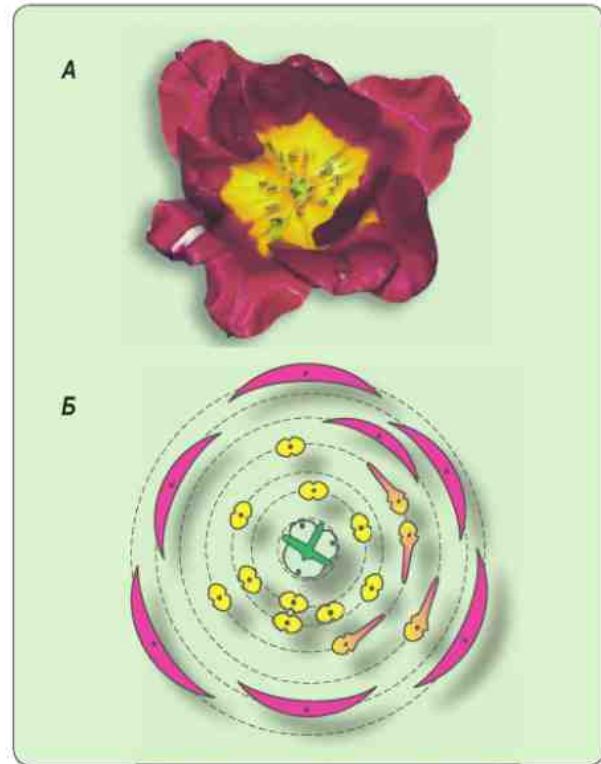
когда у *Aubrieta* × *cultorum* возникает три и более дополнительных лепестков, происходят изменения в пространственном паттерне.

Таким образом, изменение морфологической природы органов цветка, не сопровождающееся изменением общей пространственной организации, встречается у растений достаточно редко. Тем не менее проведённые наблюдения (Чуб, 2007а; 2007б) показывают, что все три логические возможности предсказанные на основе теории разметки реализуются.

#### 4.2.1.5. Инсерция новых кругов околоцветника и недетерминированный рост

Увеличение времени роста в предложенной модели (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) приводит к формированию всё новых и новых мутовок. При  $dR = 0$  число органов в мутовке должно оставаться неизменным. Модель предсказывает, что при увеличении времени развития флоральной меристемы увеличивается и пространство разметки и в цветке должны появляться всё новые и новые круги. Это явление можно назвать инсерцией (см. раздел 3.1.4). В зависимости от того, как именно в пространстве флоральной меристемы распределены области экспрессии генов, контролирующих тип органов цветка, может происходить инсерция нового круга органов околоцветника (чашелистиков или лепестков), тычинок или плодолостиков.

Инсерция двух новых кругов околоцветника отмечена у следующих махровых сортов *Narcissus* старинного сорта 'Sulphur Phoenix' (Dupuy, Guedes, 1880; Маевский, 1886) и более современных сортов 'Flower Drift', 'Bridal Crown', 'Cheerfulness', 'Yellow Cheerfulness', 'Sir Winston Churchill', 'Delnashaugh' и др. (Чуб, 2007б). Околоцветник у этих сортов представлен 4 кругами. Положение тычинок и гинецея остается при этом неизменным, однако наружный круг тычинок частично изменяет свою морфологическую природу: на связниках появляются ткани, типичные для листочков околоцветника и короны (рис. 4.26). У нарциссов сорта 'Flower Drift' изредка происходит спонтанная делеция двух кругов околоцветника, приводящая к цветку исходного (дикого) типа (Чуб, 2007а; 2007б). У близкородственных сортов 'Cheerfulness' и 'Yellow Cheerfulness' число настоящих листочков околоцветника в двух

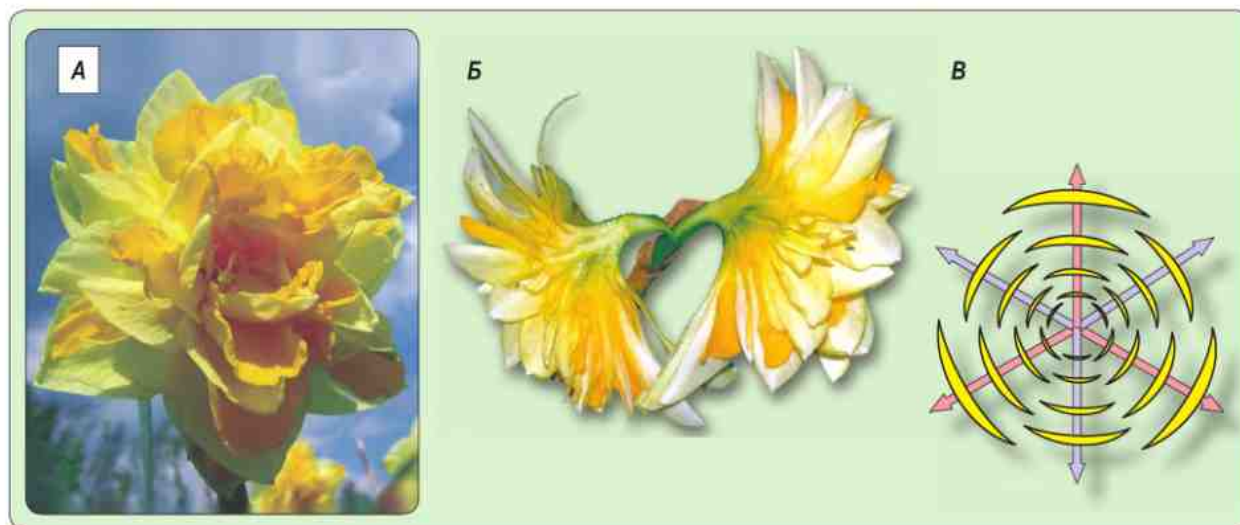


**Рис. 4.27.** Строение цветка при инсерции двух дополнительных кругов тычинок у *Tulipa* сорта 'Ethna'. **А** – общий вид цветка. **Б** – диаграмма

дополнительных внутренних кругах обычно меньше шести, часть органов имеет отчётливые признаки тычинок, т. е. частично попадает в пространственную зону действия генов В-класса. Зона типичных тычинок смещается в глубину цветка, но завязь всегда формируется. Цветок в этом случае тримерный гептациклический (Чуб, 2007а; 2007б).

У *Tulipa* сорта 'Ethna' часто отмечается инсерция двух дополнительных кругов тычинок. Однако углы дивергенции несколько отклоняются от типичных  $120^\circ$  в круге и  $60^\circ$  между кругами (рис. 4.27). Согласно теории разметки это означает, что позиционные сигналы тычинок не эквивалентны позиционным сигналам листочков околоцветника. В частности, зоны ингибирующей активности тычинок должны быть меньше, чем у листочков околоцветника.

Инсерция новых дополнительных кругов околоцветника отмечена у *Narcissus* сортов 'Telamonius Plenus' (syn. 'Van Sion'; 'Wilmer's Double Daffodil') (Маевский, 1886), 'Great Lip', 'Golden



**Рис. 4.28.** Строение цветка при инсерции многочисленных дополнительных кругов околоцветника у *Narcissus* сорта 'Great Lip'. **А** – общий вид цветка. **Б** – продольный разрез цветка, показывающий отсутствие завязи и тычинок. **В** – диаграмма цветка (искажение положения органов в центре не показано)



**Рис. 4.29.** Цветки с недетерминированным ростом, полученные на основе тримерного цветка у различных однодольных. **А** – *Narcissus* cv. 'Golden Rain' с органами тычиночной природы в центре. **Б** – махровая форма *Galanthus nivalis* с инсерцией дополнительных органов околоцветника внутреннего круга

Dukat', 'Rip Van Winkle', 'Obdam' и др. (Чуб, 2007б). При этом тычинки и гинецей полностью исчезают, наблюдается недетерминированный рост, который часто в центре цветка сопровождается искажением регулярного пространственного паттерна (рис. 4.28).

Полученный в результате инсерции цветок обладает неопределённым числом органов. Невозможно точно указать, сколько новых кругов околоцветника будет образовано в том или ином случае, в центре цветка находятся уменьшенные в размерах недоразвитые органы, что свойственно осевым органам с недетерминированным ростом. По-видимому, образование гинецея всегда терминирует рост цветка *Narcissus* и не позволяет создать недетерминировано большое пространство для разметки органов.

При специализации околоцветника (например, у *Galanthus*) возможна вставка кругов только внутренних листочков околоцветника, часто перемежающихся с тычинками или органами промежуточной природы (рис. 4.29). Инсерция новых кругов далеко не всегда происходит путём увеличения числа листочков околоцветника. У *Narcissus* сорта 'Golden Rain' (рис. 4.29) отмечено формирование органов промежуточной структуры между листочками околоцветника и тычинками, а также формирование тычинок (Чуб, 2007б). Аналогичный недетерминированный рост цветков за счёт инсерции дополнительных

тычинок отмечен у *Arabidopsis thaliana* у мутантов *supernumerary stamen (sup)/flo10* на фоне гетерозиготности по локусу *AGAMOUS (ag/+)*. Примечательно, что расположение тычинок при этом становится спиральным (Schultz et al., 1991). Генно-инженерные конструкции *rAP3::AG* на фоне мутации *ap3* дают также недетерминированный рост, но в этом случае он происходит путём инсерции дополнительных чашелистиков и тычинок (Jack et al., 1997). Приведённые данные говорят о том, что увеличенное пространство цветка с недетерминированным ростом может заполняться различными органами цветка.

Обобщая проведённые наблюдения (Чуб, 2007а; 2007б), можно прийти к следующим выводам. Увеличение числа органов в цветке однодольных возможно разными способами: **1)** инсерция листочков околоцветника, **2)** инсерция тычинок. Возможны переходные формы. При дальнейшем увеличении числа кругов происходит выпадение гинецея. При увеличении объёма цветка число и положение органов во внутренних кругах отличается от теоретически ожидаемого. Увеличение числа самих кругов не ведёт к деформации флоральной меристемы (в отличие от увеличения числа органов внутри отдельного круга; см. раздел 4.2.1.3).

#### 4.2.2. Принципы пространственной организации цветка *Iris*

##### 4.2.2.1. Морфологические ряды изменчивости цветка у *Iris*

Для семейства Iridaceae типичен цветок с одним кругом тычинок, противолежащих наружному кругу листочков околоцветника и лопастям рыльца, соответствующих медианам плодолистиков (Eichler, 1875; Dahlgren et al., 1985). Эта особенность удобна для диаграммирования, поскольку позволяет достаточно надёжно оценивать взаимное расположение органов привлекающего аппарата и тычинок относительно плодолистиков (рис. 4.30). Для родов *Iris*, *Juno*, *Xiphium* и др. характерна функциональная дифференцировка кругов околоцветника на фолы с бородкой или ярким сигналом (листочки наружного круга), которые образуют посадочную площадку для насекомых, а также стандарты (листочки внутреннего круга), выполняющие

функцию привлечения насекомых (Родионенко, 1961; 2002; Mathew, 1981; Чуб, 2007в). Цветки собраны в цимозные группировки (Eichler, 1875). Боковые цветки, находятся в пазухах брактеей и сопровождаются предлистом (брактеолой) в адаксиальном положении (терминологию см. в разделе 3.3.1). У ряда видов цветоножка короткая, что позволяет легко ориентировать цветки относительно оси соцветия, кроющих листьев, предлистьев.

Обычно цветок Iridaceae считают производным от пентациклического тримерного цветка, где в качестве эволюционного модуса преобразования рассматривается аборт/абласт внутреннего круга тычинок (Eichler, 1875).

Если у представителей Amaryllidaceae удалось зарегистрировать инсерцию двух (чётного числа) кругов сразу, то у Iridaceae один из кругов органов, очевидно, представлен фантомами, что

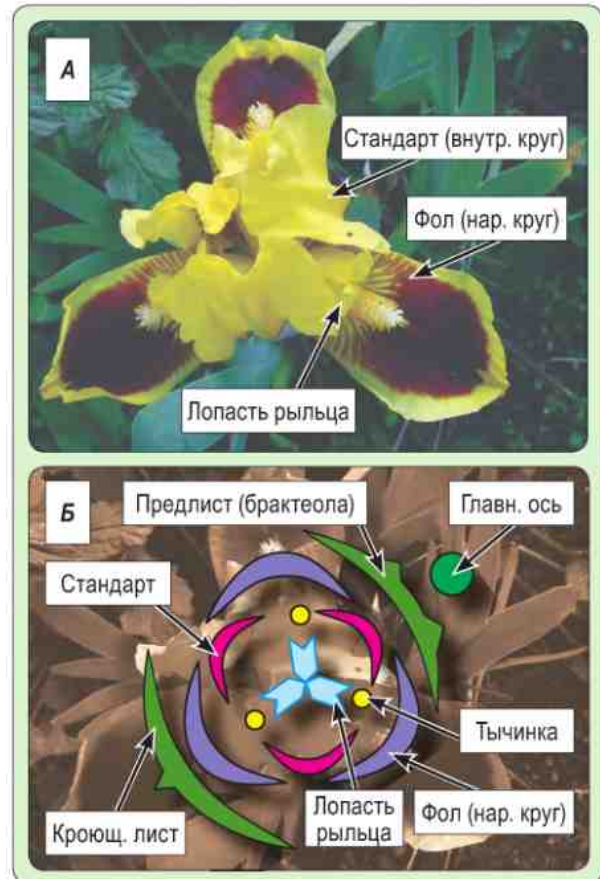


Рис. 4.30. Внешний вид (А) и диаграмма (Б) типичного тримерного цветка *Iris*

должно отражаться на модусах морфологических преобразований цветка.

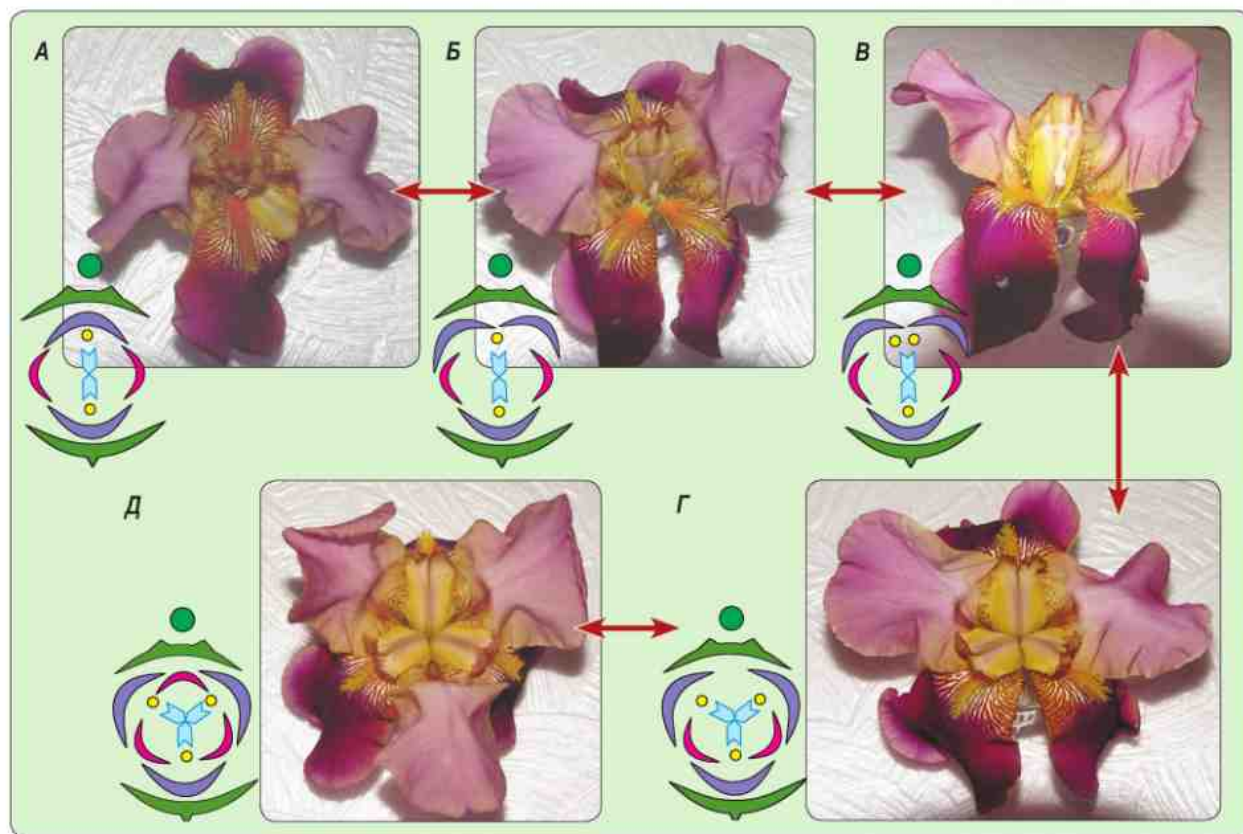
Отклонения от типичного строения у *Iris* наблюдали в течение ряда лет на культивируемом материале, причём часть сортов регулярно давала отклонения, тогда как у других отклонения были одиночными. Тем не менее все они укладываются в единую сеть (но не в линейный ряд!) морфологических преобразований.

Один из вариантов перехода от идеального димерного цветка к тримерному на примере *Iris* сорта 'Вассарат' приведён на рис. 4.31. Видно, что начальное изменение – это расщепление фюла, прилежащего к предлисту оси цветка, на два независимых листочка околоцветника. Далее наблюдается удвоение тычинки, противоположащей предлисту. Затем следует расщепление соответствующей лопасти рыльца, и на последнем этапе происходит инсерция дополнительного стандар-

та, прилежащего к брактеоле, что приводит к структуре типичного тримерного цветка у *Iris*.

Другой возможный путь морфологического преобразования, ведущего от димерного к тримерному цветку, начинается со вставки листочка внутреннего круга околоцветника (стандарта) с сопутствующим сдвигом фюла, тычинки и лопасти рыльца из положения противоземания предлисту оси цветка (рис. 4.33). Далее происходит инсерция нового плодolistика и после вставки ещё одного листочка околоцветника внешнего круга и тычинки можно придти к тримерному цветку, типичному для *Iris*.

В качестве альтернативного пути можно рассматривать инсерцию дополнительного плодolistика. При этом, что число тычинок и листочков околоцветника остается прежним, но адаксиальная тычинка цветка отклоняется вместе с лопастью рыльца (рис. 4.33).



**Рис. 4.31.** Ряд перехода от димерного к тримерному цветку у *Iris* св. 'Вассарат'. **А** – типичный димерный цветок; **Б** – цветок с раздвоенным фюлом; **В** – цветок с раздвоенной тычинкой в адаксиальной позиции; **Г** – цветок с раздвоенной лопастью рыльца; **Д** – инсерция нового фюла, противоположащего предлисту (типичный тримерный цветок)

Переход от тримерного к тетрамерному цветку может идти аналогичным путём. В одном из вариантов происходит расщепление листочка околоцветника, прилежащего к предлисту (рис. 4.33). Далее добавляется дополнительная тычинка и лопасть рыльца. Согласно другому варианту, расщепляется один из боковых стандартов. Ещё одна возможность морфологических преобразований заключается в гомеозисной замене абаксиальной тычинки на стандарт.

У *Iris* сорта 'Chubby Cheeks' обнаружены также цветки с пятью фолами или с пятью лопастями рыльца (рис. 4.32). Тем не менее, строгая пентамерная структура не выдерживается, органы уклоняются от типичных углов дивергенции и видна деформация, аналогичная наблюдаемой у *Narcissus* при образовании пентамерного цветка (см. рис. 4.22).

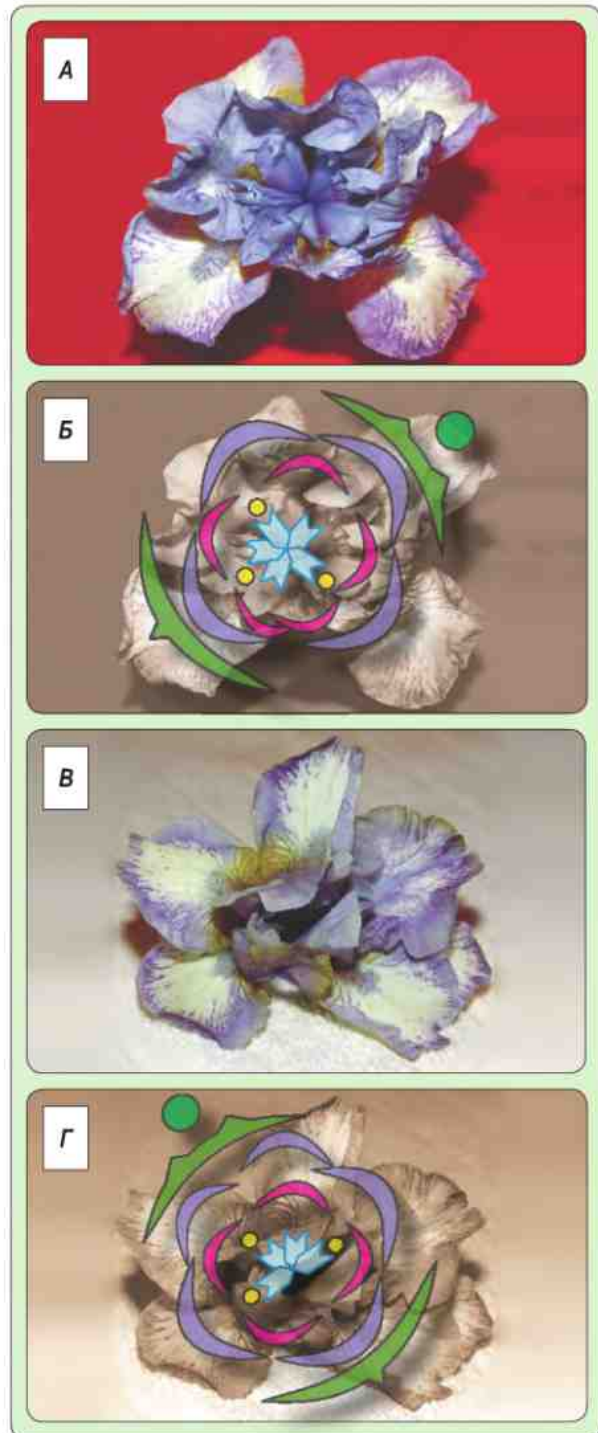
Из представленных данных можно сделать вывод, что переход к пентамерной организации цветка у однодольных сопровождается заметными искажениями в геометрии меристемы.

#### 4.2.2.2. Независимая вариация мерности в кругах

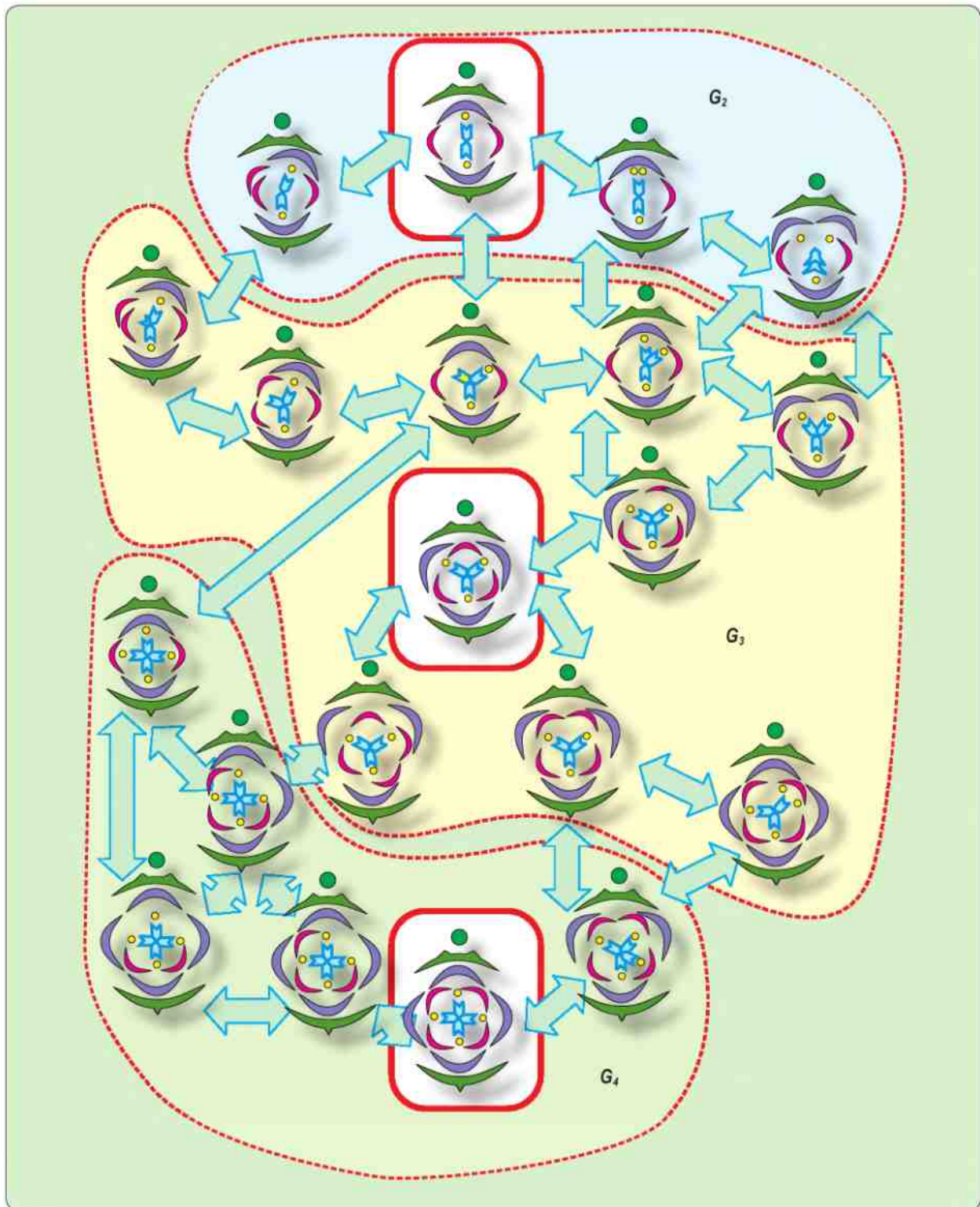
Наиболее важным с теоретической точки зрения является ряд морфологических переходов, начинающийся с димерного околоцветника и тетрамерных гинецея и андроеца (рис. 4.33). Минув типичный тримерный цветок, этот ряд можно продолжить вариантами строения цветка с неполным околоцветником по геометрическим особенностям приближающихся к тетрамерному цветку (рис. 4.33).

В предыдущих морфологических рядах (см. раздел 4.2.2.1) число листочков околоцветника и лопастей рыльца также варьировали независимо. Отсюда можно заключить, что при формировании цветков *Iris* существуют два независимых полюса, производящих позиционную информацию: гинецей и внешний круг околоцветника. Независимая вариация числа органов в разных кругах говорит о биполярной разметке цветка.

Более того, из-за независимой вариации числа органов в круге относительное положение фолов, лопастей рыльца и тычинок не всегда позволяет создать условия для опыления (тычинки не всегда противостоят фолом – посадочным площадкам для насекомых). Это обстоятельство, по-видимому, является основным фактором ста-



**Рис. 4.32.** Цветки *Iris* сорта 'Chubby Cheeks' с пятью лопастями рыльца (А, Б) и пятью фолами – листочками простого околоцветника наружного круга (В, Г). Число тычинок меньше, чем теоретически ожидаемое, исходя из принципа чередования органов в кругах



**Рис. 4.33.** Сеть морфологических переходов от димерного к тримерному и тетрамерному цветку, построенная по данным наблюдений за аномальными цветками у различных сортов бородатых и сибирских ирисов



билизирующего отбора, который закрепляет типичное взаимное расположение органов цветка.

Полиморфизм аномальных форм не подтверждает гипотезы об abortированном круге тычинок у *Iris*. У ирисов нет сохранившегося механизма формирования второго круга андроеца. Возможно, в процессе эволюции он либо полностью утрачен, либо не возникал вообще, и, таким образом, цветок, типичный для сем. Iridaceae нельзя прямо вывести из тримерного пентациклического цветка средствами фантомного анализа, не опираясь на математическое моделирование реализации позиционной информации при развитии цветка.

#### 4.2.2.3. Корреляции в расположении органов цветка у других объектов

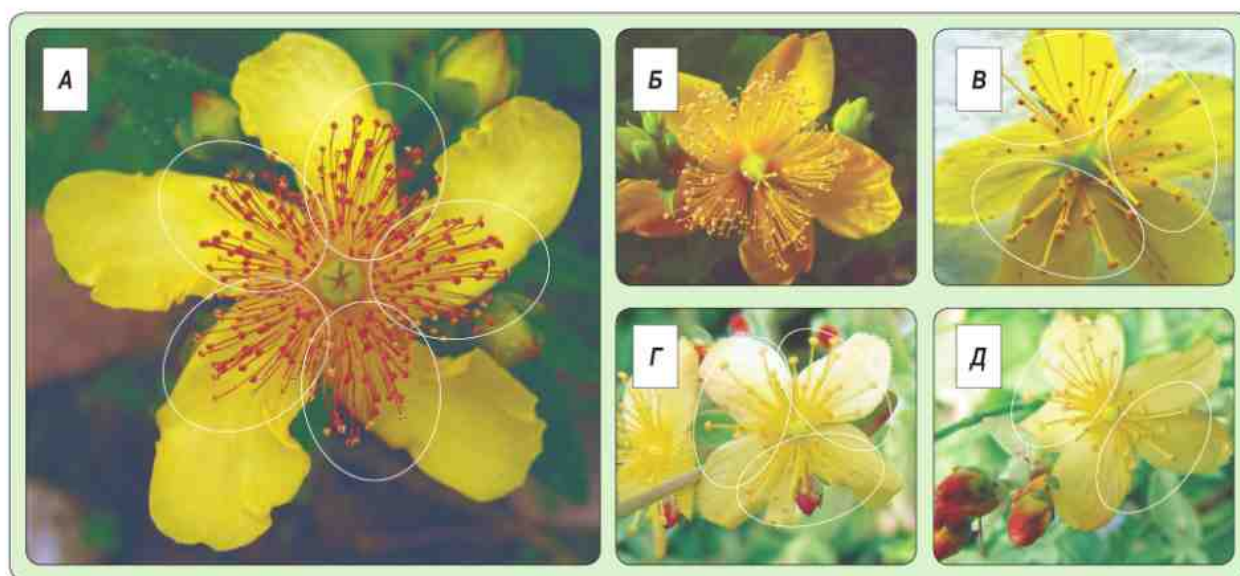
Аналогично цветкам *Iris* у многих других растений число органов в круге околоцветника далеко не всегда совпадает с числом органов в круге гинецея. Тем не менее необходимо отметить ряд корреляций, наблюдаемых в строении цветка.

Для представителей рода *Hypericum* L. характерен пентамерный околоцветник из пяти чашелистиков, правильно чередующихся с пятью лепестками (Eichler, 1878). У *Hypericum ascy-*

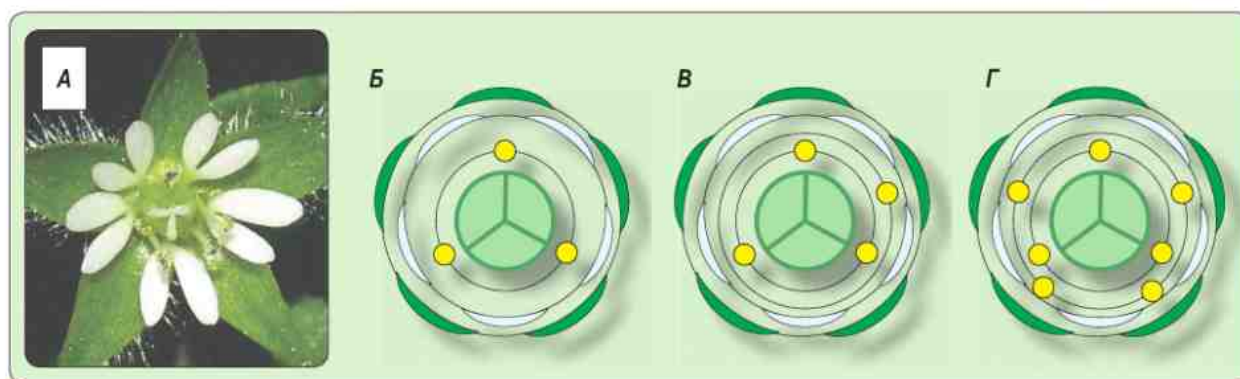
*ron* L. (рис. 4.34, А), *H. chinense* L. (рис. 4.34, Б) и других видов пять плодолистиков закономерно чередуются с пятью группами из сросшихся тычинок. Для *H. perforatum* L. (рис. 4.34, В), *H. orientale* L. (рис. 4.34, Г, Д) и ряда других видов характерны три плодолистика, что коррелирует с тремя группами сросшихся тычинок, тогда как околоцветник остаётся по-прежнему пентамерным. Нами были обнаружены также случаи димерного и тетрамерного гинецея, что коррелировало с правильно чередующимися двумя или четырьмя группами тычинок соответственно.

Отклонения в числе органов околоцветника не влияют на число и положение групп сросшихся тычинок. В частности, тетрамерный околоцветник может сочетаться с тримерным гинецеом и тремя группами сросшихся тычинок (рис. 4.34, Г). Димерный гинецей и две группы сросшихся тычинок сочетались с пентамерным венчиком (рис. 4.34, Д).

Наблюдения за *Stellaria media* (L.) Vill. позволили установить, что при наличии трёх тычинок они также занимают характерные положения напротив швов гинецея (т. е. правильно чередуются с медианами плодолистиков). При увеличении числа тычинок они правильно чередуются также с кругом лепестков (рис. 4.35).



**Рис. 4.34.** Полиморфизм строения цветка *Hypericum*, показывающий корреляцию между числом плодолистиков и групп сросшихся тычинок (обведены синими линиями). Число органов в кругах чашечки и венчика варьирует независимо. А – *Hypericum ascyron* L. Б – *Hypericum chinense* L. В – *Hypericum perforatum* L. Г, Д – *Hypericum orientale* L.



**Рис. 4.35.** Вариации строения цветков у *Stellaria media* (L.) Vill., показывающие, что три тычинки внутреннего круга чередуются с плодолистиками (лежат напротив швов завязи). **А** – фотография цветка (соответствует диаграмме **В**). **Б–Г** – диаграммы цветков

Эти наблюдения позволяют заключить, что разметка цветков (структур с терминированным ростом) в указанных случаях идёт в двух направлениях: от гинецея вниз (базипетально) и от круга чашелистиков внутрь (акропетально). Именно этим можно объяснить корреляции в числе и расположении органов андроецея относительно плодолистиков или правильное чередование в кругах чашелистиков и лепестков, отмеченные Эйхлером (Eichler, 1875).

#### 4.2.2.4. Выявление зон стабильности и нестабильности в цветках *Iris*

Осуществив суперпозицию диаграмм цветков, показанных на рис. 4.33, можно отметить, что наиболее стабильным является регион (сектор) цветка, прилежащий к бракtee. Именно в этом регионе положение органов совпадает даже в случае сильных отклонений по различным параметрам. Здесь не зарегистрировано расщепление фюла, тычинки или лопасти рыльца, не отмечена инсерция новых органов.

Самым вариабельным является регион (сектор), прилежащий к предлисту. Здесь чаще всего происходят события, приводящие к увеличению числа органов в том или ином круге (рис. 4.36). По-видимому, зона ингибирующего влияния предлиста дает сильный позиционный сигнал, который мешает остальным органам филломной природы в цветке занять позиции, ближайšie к брактеоле (предлисту). Противоположение брактеоле, по-видимому, компромиссное событие, к которому вынуждают позиционные сигналы остальных частей цветка.

Наименее выраженным позиционное влияние предлиста оказывается на противоположной (абаксиальной) стороне цветка, что способствует стабилизации позиций органов и консервативные пространственные корреляции в их расположении (Чуб, 2007а).



**Рис. 4.36.** Распределение областей стабильности (показано синим) и нестабильности (розовым) в типичном примерном цветке у *Iris* (сем. Iridaceae)

### 4.2.3. Полиморфизм цветков в семействе Polygonaceae

#### 4.2.3.1. Типы цветков Polygonaceae и их возможные структурные преобразования

Разнообразие цветков в семействе Polygonaceae весьма велико и вызывает неизменный интерес: им в равной степени присущи типичные для двудольных цветки с пятью листочками околоцветника, а также характерные для однодольных тримерные цветки. В этом семействе, как и в некоторых других (Piperales, Fagales, Polycarpicaceae), возможно, сохранился исходный полиморфизм цветков древних покрытосеменных (Кузнецов, 1936), поэтому анализ путей их морфологических преобразований важен для понимания модулов развития и эволюции цветков покрытосеменных (Ronse De Craene, Smets, 1993a, 1993b, 1996; Ronse De Craene et al., 2003).

В области морфологии и динамики развития цветков гречишных накоплен обширный материал. Обобщив имеющиеся в литературе данные и дополнив их своими наблюдениями, мы выдвинули гипотезы о возможных пространственных преобразованиях цветков в семействе Polygonaceae (Юрцева, Чуб, 2005).

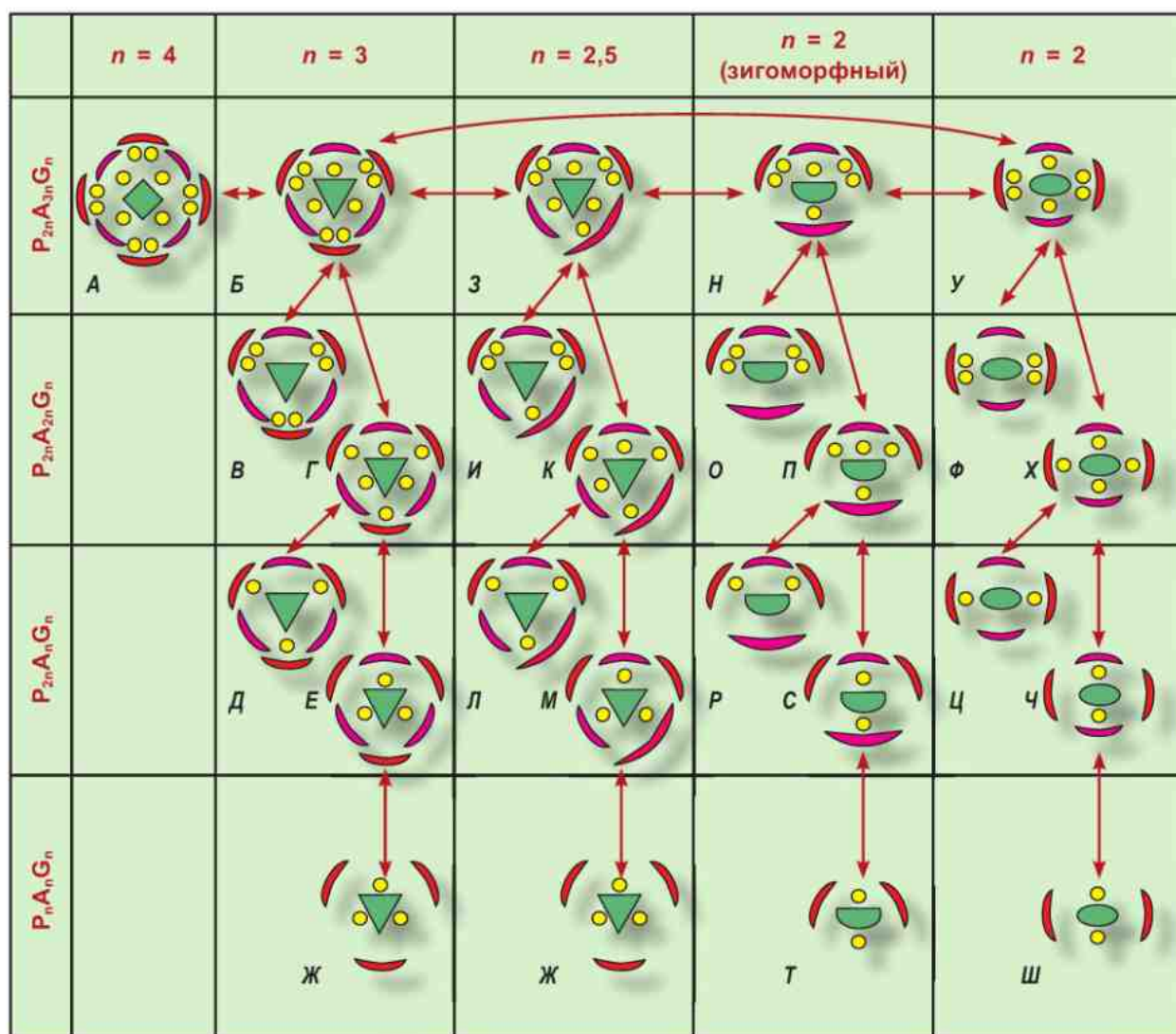
У современных Polygonaceae обнаружено несколько типов цветков: тетрамерный (рис. 4.37, А), тримерный (рис. 4.37, Б–Ж), с 5 листочками околоцветника, расположенными по спирали (рис. 4.37, З–М), димерный (рис. 4.37, Н–Ш). Второй и третий типы наиболее распространены, причём у видов с 5–6 листочками околоцветника изредка встречаются ди- и тетрамерные цветки.

В семействах, близких к Polygonaceae (Droseraceae, Nepenthaceae, Limoniaceae, Plumbaginaceae, Tamaricaceae, Caryophyllaceae), цветки обычно имеют 5 листочков околоцветника (Веттштейн, 1912; Dahlgren, 1983; 1989; Тихомиров, 1985; Takhtajan, 1997; Thorne, 2000), но в вопросе об исходном типе цветка Polygonaceae нет единой точки зрения. По мнению ряда авторов, предки Polygonaceae имели простой циклический околоцветник из 5 (Velenovský, 1910; Goebel, 1923) или из 6 листочков (Čelakovsky, 1899). Согласно представлениям других авторов (Eichler, 1878; Dammer, 1893; Bauer, 1922; Galle, 1977), предки Po-

lygonaceae имели околоцветник из 5 листочков, но спиральный, с филлотаксисом  $2/5$ . Из них выводили ди-, три- и тетрамерные цветки.

Ещё шире принята точка зрения об исходно тримерном цветке (Bentham 1837; Payer, 1857; Gross, 1913; Jarežky, 1925; Laubengauer, 1937; Vautier, 1949; Ronse De Craene, Akeroyd, 1988). По мнению многих исследователей (Gross, 1913; Jarežky, 1925; Laubengauer, 1937; Ситников, 1991; Ronse De Craene, Smets, 1993a; 1993b; 1996), цветки с 5 листочками околоцветника производны от тримерных. Тримерные цветки преобладают в трибах *Eriogoneae*, *Hollisterieae* из подсем. Eriogonoideae и в трибе *Rumiceae* из подсем. Polygonoideae. Типичные тримерные цветки имеют два круга околоцветника с тремя листочками в каждом круге и два круга андроеца: три пары тычинок во внешнем круге и три одиночные тычинки во внутреннем круге (рис. 4.37, Б). Такие цветки характерны для *Eriogonum* Michx., *Chorizanthe* R. Br. ex Benth. (Eriogoneae), *Hollisteria* S. Watson (Hollisterieae), *Rheum* L. (Rumiceae) (Gross, 1913; Ronse De Craene, Smets, 1993a; 1993b).

Цветки с 5 листочками околоцветника и 8 тычинками – привилегированный тип в трибах *Polygonaeae*, *Persicarieae*, *Coccolobaeae*, *Triplariidaeae* из подсем. Polygonoideae (рис. 4.37, З). Их околоцветник включает два листочка внешнего круга, два – внутреннего и ещё один, «переходный», одна половина которого занимает положение во внешнем, а другая – во внутреннем круге околоцветника. Исходя из асимметрии формы, положения и васкулатуры переходного листочка околоцветника, некоторые исследователи рассматривали его как результат конгениального срастания третьего листочка внешнего круга со смежным, шестым листочком внутреннего круга околоцветника (Trail, 1896; Geitler, 1929; Vautier, 1949; Husson, 1964). J. Trail (1896), кроме того, наблюдал в абаксиальной области срастание тычинок, принадлежащих наружному и внутреннему кругам. В полном цветке с 5 листочками андроецей обычно несёт пять тычинок во внешнем круге и три во внутреннем. Предполагали, что при слиянии смежных листочков околоцветника была утрачена одна тычинка из пары тычинок внешнего круга, занимающая абаксиальное положение и противоположающей третьему, переходному листочку околоцветника, что привело к образованию андроеца из 8 тычинок (Payer, 1857; Gross, 1913; Jarežky, 1925).



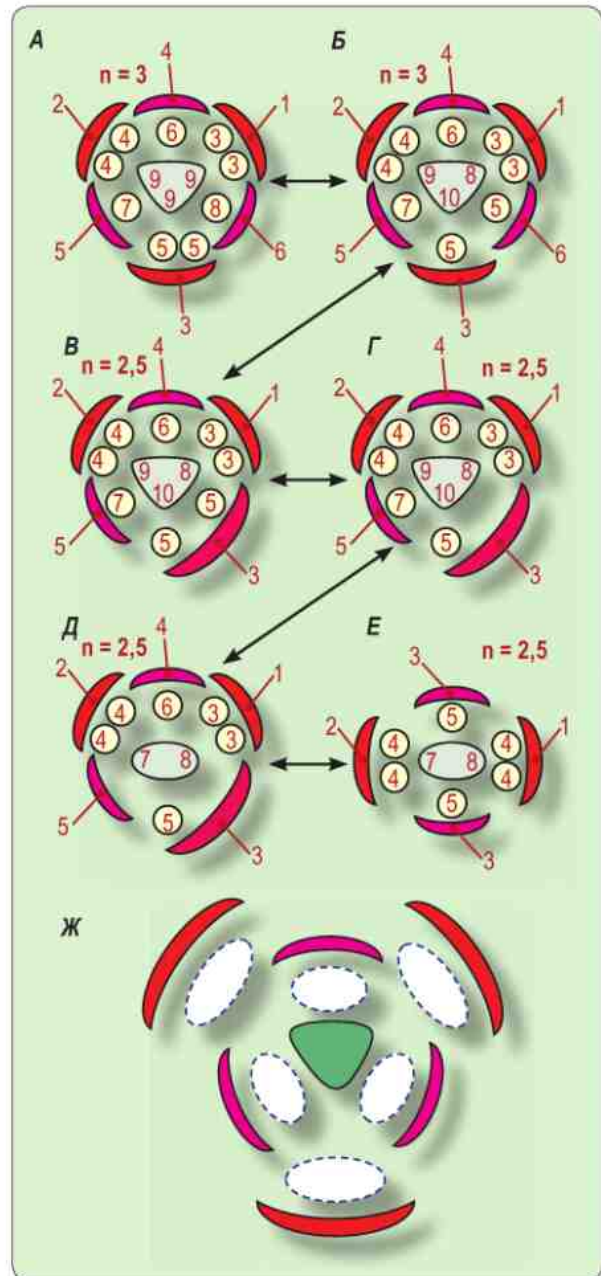
**Рис. 4.37.** Модусы преобразования цветков Polygonaceae. По горизонтали – изменение мерности цветка ( $n = 4; 3; 2,5; 2$ ), связанное с изменением размеров меристемы; по вертикали – обогащение или обеднение структуры цветка в зависимости от числа элементов в кругах. В пределах типов с определенной мерностью в вертикальных рядах слева показаны варианты с недоразвитием тычинок внутреннего круга, в рядах слева – варианты с недоразвитием тычинок внешнего круга андроея. Стрелками обозначены переходы между типами цветков с различной мерностью и полнотой. Слева приведены формулы цветков. Знаком «?» обозначено положение тычинки, которая может отсутствовать. Диаграммы сведены к правым конфигурациям (по Юрцева, Чуб, 2005). **А** – редко у *Rheum* L., *Fagopyrum esculentum* Moench; **Б** – *Rheum*, *Eriogonum* Michx., редко у *Fagopyrum*, *Aconogonon* (Meisn.) Richb., *Polygonum aviculare* L., *Hollisteria* S.Watson; **В** – *Rumex* L., *Emex spinosa* (L.) Campd.; **Г** – *Pterostegia* Fisch. et C.A.Mey., *Hollisteria*; **Д** – *Nemacaulis* Nutt.; **Е** – *Leptogonum* Benth., *Lastarriaea* J.Rémy; **Ж** – *Koenigia islandica* L.; **З** – *Fagopyrum*, *Atraphaxis frutescens* (L.) K.Koch, *Polygonum aviculare* L., *Bistorta major* Gray, *B. vivipara* (L.) Gray, *Fallopia* Adans., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, редко у *Hollisteria*; **И** – *Persicaria amphibia* (L.) Gray; редко у *Emex spinosa*; **К** – *Polygonum calcatum* Lindm., редко у *Hollisteria*, *Pterostegia*; **Л** – *Polygonum samarense* H.Grossh.; **М** – *Polygonum samarense* H.Grossh.; **Н** – *Persicaria hydropiper*, *P. lapathifolia* (L.) Gray, *P. minor* (Huds.) Opiz., *Oxyria digyna* Hill, редко у *Rheum rhabarbarum* L.; **О** – *Persicaria amphibia*, *P. hydropiper*, *P. minor*, *P. lapathifolia*, *Atraphaxis spinosa*; **П** – *Persicaria lapathifolia*; **У** – *Oxyria digyna*, *Persicaria amphibia*, *P. hydropiper*; **Ф** – *Oxyria digyna*, *P. hydropiper*, *P. minor*, *P. lapathifolia*, *Polygonum samarense*; **Л, Р, С, Т, Х–Ш** – предполагаемые структуры цветка, для которых среди Polygonaceae не найдено примеров (по Юрцева, Чуб, 2005)

Другие авторы (Velenovsky, 1910; Ветштейн, 1912; Bauer, 1922; Goebel, 1923) считали, что преобразования между цветками с пяти- и шестичленными околоцветниками могли происходить путем вставки (инсерции) или делеции целого сектора с одним листочком околоцветника, 1–2 тычинками и частью гинецея. Обсуждали также инсерцию/делецию отдельных органов разных кругов цветка. S. Vautier (1949) считала, что исходно цветок Polygonaceae состоял из пяти «территорий», число которых могло сократиться до трёх. Приведённые мнения показывают, что, несмотря на большой объём данных, для цветков в сем. Polygonaceae до сих пор не сформировалось единого представления о преобразованиях позиционной информации.

#### 4.2.3.2. Динамика развития органов цветка в процессе морфогенеза

Данные о порядке анатомической закладки органов цветка достаточно противоречивы (см. обзор: Юрцева, Чуб, 2005). Согласно исследованиям К. Schumann (1890), при развитии цветков с 5 листочками сперва закладываются первый и второй листочки, затем между ними – третий, а уже затем – четвёртый и пятый в абаксиальной области цветка (рис. 4.38, Ж); поэтому нельзя говорить ни о спиральном, ни о циклическом расположении органов андроеца. По мнению J.B. Payson (1857), цветок с пятью листочками околоцветника возник из тримерного за счёт превращения одного листочка в прицветник. R. Bauer (1922) на основании исследования онтогенеза считал исходным околоцветник из пяти листочков, а изменение мерности связывал со вставкой нового сектора.

Более убедительна работа P. Galle (1977), изучившего развитие цветков 41 вида Polygonaceae: в цветках как с шестью, так и с пятью листочками околоцветника примордии закладываются последовательно по спирали (рис. 4.38, А–Е), что противоречит данным К. Schumann (1890). По рисункам P. Galle (1977) видно, что в цветках с шестью листочками околоцветника иногда шестой листочек мельче остальных и тогда исчезает восьмая тычинка внутреннего круга (рис. 4.38, А, Б). В цветках с четырьмя листочками околоцветника третий и четвёртый листочки закладываются одновременно, против них образуется одна или две тычинки (рис. 4.38, Е).



**Рис. 4.38.** Порядок закладки органов цветка у представителей семейства Polygonaceae. Мерность околоцветника ( $n$ ) обозначена над диаграммами, порядок закладки частей цветка обозначен цифрами на диаграммах красным шрифтом. А, Б – *Rheum alexandrae* Batalin. В – *Rheum alexandrae*, *Polygonum aviculare* L. Г – *Polygonum aviculare*. Д – *Persicaria pensylvanica* (L.) Gómez. Е – *Oxyria digyna*, *Persicaria pensylvanica* (no Galle, 1977). Ж – тримерный пентациклический цветок. Локализация сайтов для разметки тычинок показана пунктиром (no Юрцева, Чуб, 2005)

Если в цветках листочков околоцветника пять (рис. 4.38, В–Д), то третий листочек возникает в абаксиальной области вслед за первым и вторым. Он крупнее и смещён относительно медианной плоскости цветка по сравнению с тримерными цветками. Четвёртый листочек закладывается между первым и вторым в адаксиальной области, пятый – между третьим и вторым и т. д. Данные Р. Galle (1977) не подтверждают гипотезы о слиянии органов из двух разных кругов в цветках с пятью листочками околоцветника.

Пары тычинок внешнего круга в цветках с разным числом листочков околоцветника начинают формироваться до того, как завершится закладка всех листочков околоцветника. Пара тычинок, противолежащих первому листочку внешнего круга околоцветника, закладывается одновременно с закладкой третьего листочка околоцветника; пара тычинок, противолежащих второму листочку, – одновременно с четвертым, и т. д. При этом против третьего листочка в абаксиальной области закладываются две тычинки (рис. 4.38, А–В) или всего одна (рис. 4.38, Г–Д). Тычинки внутреннего круга в числе трёх или двух продолжают эту спираль.

Таким образом, на основании данных Р. Galle (1977) можно говорить о наличии двух спиралей, бегущих в одном направлении и состоящих 1) из листочков околоцветника и 2) из тычинок. Различия между цветками с 6 и 5 листочками околоцветника заключаются только в числе сформировавшихся листочков околоцветника и в количестве свободных «зон разметки», или сайтов (наш термин (Юрцева, Чуб, 2005)) для закладки тычинок, противолежащих шести или пяти листочкам (рис. 4.38, Ж).

L.-P. Ronse De Craene и E. Smets (1993 a; 1993b) преобразование тримерного цветка в цветок с пятью листочками околоцветника связывают с изменениями органотаксиса. Изменение филлотаксиса, наблюдаемое при переходе меристемы из вегетативного состояния в репродуктивное, обусловлено изменением объёма меристемы и её геометрии, изменением отношения размеров зачатков органов к размеру меристемы (Бернье и др., 1985). Те же причины могут определять изменение органотаксиса цветка, приводящее к образованию того или иного числа листочков околоцветника и сайтов тычинок.

Примечательна высокая изменчивость строения цветка в пределах отдельных видов Poly-

gonaceae (Gross, 1913; Ronse De Craene, 1989; Ситников, 1991, 1996, 1998, 2002, 2003; Sitnikov, 1992; Ситников, Смирнов, 1991; Юрцева, 1998, 2000). Оказалось, что у перекрёстноопыляющихся видов цветки обладают большей стабильностью структуры, чем у таких самоопылителей, как *Polygonum calcatum* Lindm. и *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, или у апомиктов (*Atraphaxis* L.). По-видимому, в случае самоопыления или апомиксиса стабильность структуры не так важна для репродукции, поэтому строение ветвков более изменчиво (Ситников, 2003; Юрцева, 1998).

#### 4.2.3.3. Изменение мерности цветка.

Как у нарциссов и ирисов, в цветках Polygonaceae структура цветка способна к преобразованиям в двух независимых направлениях. При этом будет изменяться мерность и полнота цветка (см. разделы 4.1 и 4.2).

Для описания мерности цветков Polygonaceae с околоцветником из 5 листочков обычно применяется термин «пентамерный». В работе (Юрцева, Чуб, 2005) был поставлен вопрос о правомерности его применения к цветку с околоцветником из пяти листочков в двух кругах. Термин «пентамерный» несёт не только описательную, но и интерпретационную нагрузку. Он означает что органы должны находиться в одном круге. Для цветков Polygonaceae с пятью листочками околоцветника термин «пентамерный» строго использовать нельзя, так как строение листочков, принадлежащих к разным кругам, отличается, а их свободные доли не заходят друг за друга. Таким образом листочки находятся в разных кругах. Лишь листочек, закладывающийся третьим, занимает промежуточное положение между кругами. Таким образом, следуя установленной традиции, следует называть околоцветник 2,5-мерным (в каждом круге содержится по 2 и ½ органа) (Юрцева, Чуб, 2005).

Как правило, число сайтов разметки тычинок соответствует мерности круга листочков околоцветника. Но число тычинок в сайтах может быть разным: во внешнем круге андроея в каждом таком сайте закладывается 0–2 тычинки (редко 3–4), во внутреннем круге андроея – 0–1 (редко 2). Число плодолистиков (чаще 2–3) не всегда кратно числу листочков околоцветника (рис. 4.38, Д, Е). Поэтому мерность цветка (как

единого целого) можно надежно определить только в типичных случаях.

Цветок Polygonaceae можно описывать, не только объединяя его органы в круги, но и проводя через них спирали. При проведении одной спирали через листочки околоцветника в цветке с пятью листочками принимают гипотезу об органотаксисе  $\frac{2}{5}$  (Eichler, 1878; Bauer, 1922; Dammer, 1893; Galle, 1977). Так как тычинки не продолжают спирали листочков околоцветника, а закладываются против них с некоторым временным опережением, можно провести две спирали: одну через околоцветник, а другую – через андроцей. При этом во внешнем круге придётся проводить спираль через пары (группы) тычинок, а во внутреннем – через одиночные тычинки. Особенно трудно проводить спирали в случаях выпадения одного из кругов андроцея или отсутствия одной из пары тычинок внешнего круга в абаксиальной области (а эти явления часто наблюдаются в сем. Polygonaceae).

Был также поставлен вопрос о правомерности проведения таких спиралей в тримерном цветке и о возможности сравнения тримерных циклических цветков и цветков с пятью листочками околоцветника, расположенными по спирали (Юрцева, Чуб, 2005). Поэтому в целях сравнительного описания цветков Polygonaceae с разным числом органов во всех случаях удобнее использовать понятие «мерности», ориентируясь на число листочков околоцветника.

Преобразование тримерных цветков с двумя кругами околоцветника в цветки с 5 листочками околоцветника в двух кругах и обратно могло произойти за счёт изменения размеров флоральной меристемы (см. также разделы 4.1 и 4.2). Если брать за исходное состояние тримерный цветок с двумя кругами околоцветника, то при уменьшении размеров общей меристемы и расширении зоны, «зарезервированной» для третьего листочка околоцветника, в процессе акропетальной разметки околоцветника для шестого листочка не остается места (рис. 4.38, B), и их закладывается всего лишь пять. Наоборот, при увеличении размеров флоральной меристемы в цветке с пятью листочками должно хватить места для закладки шестого. Дальнейшее увеличение объёма меристемы приведёт к образованию тетрамерных цветков (рис. 4.37, A), а уменьшение – к снижению мерности до 2 (димерные цветки) (рис. 4.38, E). В соответствии

с числом листочков меняется и число зон, или сайтов, для разметки тычинок, в то время как число тычинок в каждом сайте может варьировать от 0 до 4. Следует отметить, что, как и в случае с цветками *Iris* (см. раздел 4.2), число сайтов тычинок внутреннего круга андроцея чаще соответствует не числу листочков внутреннего круга околоцветника, а числу карпелл.

Закрепление структуры цветка с пятью, шестью или иным числом листочков околоцветника у Polygonaceae могло происходить параллельно и независимо за счёт изменения размеров флоральной меристемы (Юрцева, Чуб, 2005). В одних ветвях (трибах *Eriogoneae* и *Hollisterieae* подсем. Eriogonoideae, в трибе *Rumiceae* подсем. Polygonoideae) произошла стабилизация с образованием тримерных цветков, в других (остальные трибы подсем. Polygonaceae) закрепились цветки с 5 листочками околоцветника (2,5-мерные). Прочие типы (ди-, тетрамерные) можно рассматривать как уклонения, закрепившиеся в процессе эволюции.

Например, в пределах триб *Hollisterieae*, *Eriogoneae*, *Rumiceae*, для которых характерны тримерные цветки, встречаются представители с тетрамерными, димерными околоцветниками и с пятью листочками в двух кругах (Gross, 1913; Ronse De Craene, Smets, 1993a; 1993b; Ronse De Craene et al., 2003). У *Oxyria dygina* Hill (Rumiceae) редукция числа органов околоцветника и андроцея привела к возникновению димерных цветков (рис. 4.37, У, Ф; рис. 4.38, E). У *Rhœum* L. наряду с тримерными цветками обнаружены тетрамерные цветки и цветки с 5 и даже с 4 листочками (рис. 4.39, A). В родах *Lastarriæa* J. Rémy (Eriogoneae), *Hollisteria* S. Watson и *Pterostegia* Fisch. et C.A. Mey. (Hollisterieae), обладающих тримерными цветками, тоже можно встретить виды с 5 или с 4 листочками в двух кругах (Gross, 1913).

В то же время в пределах триб *Polygoneae* и *Persicarieae*, где преобладающим типом является 2,5-мерный околоцветник, для ряда представителей характерен тримерный или димерный цветок. Если у *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch (*Polygoneae*) типичный цветок имеет 5 листочков, 8 тычинок и гинецей из 3 плодолистиков (рис. 4.37, З), то у *Atraphaxis spinosa* L. околоцветник димерный из 4 листочков, имеется 6 тычинок (4 и 2) и 2 плодолистика (рис. 4.37, H). У *Aconogonon alpinum* Schur (*Polygoneae*) на-

ряду с 2,5-мерными цветками изредка встречаются три- и димерные (рис. 4.39, б). Для рода *Polygonum* L. тоже характерны 2,5-мерные цветки. Но у *Polygonum ramosissimum* Michx. найдены тримерные цветки с одиночными тычинками во внешнем круге (рис. 4.37, Г), а у *Polygonum atraphaxoides* Thunb. и *Polygonum samarense* H. Grossh. наблюдаются отклонения в сторону димерности (рис. 4.37, Ф). У *Persicaria hydropiper* (L.) Spach (*Persicarieae*) наблюдается большое разнообразие по числу органов цветка (Ситников, 1998): димерные цветки с 4 и 5 листочками в двух кругах встречаются одинаково часто (рис. 4.37, З, Н, О, У, Ф; рис. 4.39, з).

У *Koenigia islandica* L. (*Persicarieae*) в результате крайней редукции цветка возникает тримерный околоцветник и остается всего три тычинки внутреннего круга (рис. 4.37, С) (Ronse De Craene, 1989). В свое время это послужило основанием для отнесения всего рода *Koenigia* L. к трибе *Rumiceae*, несмотря на то, что большинство видов обладают 2,5-мерным околоцветником (Dammer, 1893). У *Fagopyrum* Mill., *Aconogonon* (Meisn.) Richb., *Rheum* L. иногда встречаются тетрамерные цветки (рис. 4.37, А).

Присутствие цветков с мерностью  $n = 4; 3; 2,5; 2$  в разных трибах и подсемействах *Polygonaceae* говорит о пластичности флорального морфогенеза, приводящей к высокой изменчивости органотаксиса и мерности цветка. Как показано путём моделирования, для структурного перехода между типами мутовчатого органотаксиса с разным числом филломов в узле достаточно изменения соотношения между размерами зоны ингибирующего влияния примордия к радиусу меристемы при разметке (раздел 4.1.4).

Отклонения от привилегированного типа цветка, наблюдаемые в пределах триб и подсемейств у отдельных родов, видов, отдельных особей в пределах вида, или даже у отдельных цветков одного соцветия подтверждают правило, предложенное Н. П. Кренке (1933–1935): «Каждый индивидуум данного таксона в своей изменчивости может выявить признаки, тождественные или подобные систематическим признакам родственных таксонов того же или даже высшего ранга». Верно и обратное: по наличию отклонений можно предполагать, что есть родственные таксоны, у которых эти отклонения стали нормой.










	$n = 3$	$n = 2,5$	$n = 2$
А			
Б			
В			
Г			

Рис. 4.39. Вариации в строении цветков отдельных представителей *Polygonaceae* (по Юрцева, Чуб, 2005): А – *Rheum* L.; Б – *Aconogonon alpinum* Schur; В – *Calligonum* L.; Г – *Persicaria hydropiper* (L.) Spach. Над столбцами указана мерность околоцветника ( $n$ )



#### 4.2.3.4. Недоразвитие тычинок в абаксиальной области

Модусы преобразования цветков Polygonaceae включают не только вариацию мерности цветка, но и вариации в строении андроеца и гинецея (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2007). В наиболее полном варианте цветка андроецей имеет ту же мерность, что и околоцветник. Вариации в строении андроеца чаще всего сводятся к изменению числа тычинок в сайтах, противоположных листочкам внешнего и внутреннего кругов околоцветника, а также к редукции отдельных тычинок, особенно часто наблюдаемому в абаксиальной области (Юрцева, Чуб, 2005).

В полных цветках Eriogonoideae с 6 листочками обычно имеется 3 пары тычинок внешнего круга и 3 тычинки внутреннего круга андроеца. В полных цветках Polygonoideae с пятью листочками обычно имеется 5–6 тычинок внешнего круга и 2–3 тычинки внутреннего круга андроеца. По сравнению с примерными цветками (рис. 4.38, А) здесь отсутствует либо одна тычинка из третьей пары тычинок внешнего круга андроеца, противоположащей третьему листочку внешнего круга, и/или восьмая тычинка внутреннего круга андроеца, противоположащая исчезнувшему шестому листочку околоцветника (рис. 4.38, Б–Г).

Исчезновение одной тычинки третьей пары тычинок внешнего круга андроеца в цветках с 5 листочками околоцветника можно интерпретировать следующим образом (Юрцева, Чуб, 2005). В связи с некоторым расхождением во времени развития листочков околоцветника и противоположных им тычинок закладка пятого листочка околоцветника и третьей пары тычинок внешнего круга совпадает во времени (рис. 4.38, В, Г). Если для Polygonaceae верна теория базипетальной разметки гинецея и андроеца (Чуб, Пенин, 2004), то разметка третьей пары тычинок внешнего круга, по-видимому, происходит после разметки тычинок внутреннего круга и стыкуется во времени с разметкой 5-го (последнего) листочка внутреннего круга, органы которого размечаются и закладываются в акропетальной последовательности. Это определяет значительную лабильность абаксиальной зоны в цветках *Polygonum* (Юрцева, 2000). При некотором сокращении объема меристемы расположение пятого листочка околоцветника в непосредственной близости от третьего листочка не оставляет

доступного пространства для разметки двух тычинок внешнего круга андроеца напротив третьего листочка. В итоге вместо пары тычинок закладывается только одна (рис. 4.38, Г).

Исчезновение восьмой тычинки внутреннего круга у таксонов с 8 тычинками (*Polygonum aviculare* L.) объясняется нехваткой места для неё на меристеме в связи с отсутствием шестого листочка околоцветника (рис. 4.38, А–В). У *Polygonum calcatum* Lindm. с 5 тычинками в абаксиальной области часто редуцирована последняя тычинка внутреннего круга андроеца против 5-го листочка внутреннего круга околоцветника (рис. 4.38). Это, возможно, связано, с уменьшением размеров и деформацией флоральной меристемы, вызывающих недостаток места для её разметки (Чуб, Пенин, 2004), или с сокращением числа плодolistиков до 2.

Сопряженное сокращение числа карпелл и тычинок внутреннего круга показано и для других представителей Polygonaceae (Ситников, 1991; 1996; 1998; 2002; 2003). На рис. 4.39 даны некоторые примеры вариаций типов цветка, показывающие корреляции: 1) между числом листочков околоцветника и сайтов разметки тычинок (в числе 0–2 и более); 2) между числом карпелл и сайтов разметки тычинок внутреннего круга андроеца. Например, у *Rheum* при изменении числа карпелл от 4 до 3 – 2 число зон для разметки внутреннего круга меняется соответственно (рис. 4.39, а). Аналогичная картина наблюдается у *Calligonum* L. (рис. 4.39, в) и у *Persicaria hydropiper* (L.) Spach (рис. 4.39, г).

Однако иногда встречаются и отклонения от второго правила: у *Aconogonon* при наличии четырёх плодolistиков число тычинок внутреннего круга может быть равно трем (рис. 4.39, б), а у *Persicaria hydropiper* при переходе к цветку с димерным околоцветником при наличии тримерного гинецея во внутреннем круге андроеца иногда имеется две тычинки (рис. 4.39, г).

Данные по сопряженному изменению числа плодolistиков и тычинок у Polygonaceae согласуются с аналогичными данными для Brassicaceae (Чуб, Пенин, 2004). Это явление легко объяснить с позиций ABC/ABCDE-модели генетической регуляции развития цветка (Coen, Meyerowitz, 1991; Лутова и др., 2000; Soltis et al., 2007) и теории разметки флоральной меристемы (Чуб, Пенин, 2004). Местоположение примордиев тычинок, особенно внутреннего круга андроеца,

определяется после разметки примордиев плодolistиков и согласовано с ними по числу и расположению, в то время как разметка и генетическая детерминация околоцветника и гинееца происходят независимо друг от друга.

#### 4.2.3.5. Парное или одиночное расположение тычинок внешнего круга

Число сайтов разметки тычинок более или менее соответствует числу листочков околоцветника, но в пределах таких сайтов число тычинок может варьировать, особенно это касается внешнего круга андроеца (Юрцева, Чуб, 2005). У видов с наиболее полными цветками (*Rheum*, *Polygonum aviculare*) в каждом сайте внешнего круга андроеца присутствует две тычинки, но иногда эти пары заменяются одиночными тычинками (Юрцева, 2000; Чуб, Юрцева, 2007).

У отдельных представителей в каждом сайте нормой становятся одиночные тычинки. Такое наблюдается в тримерных цветках *Pterostegia* (*Eriogoneae*) (Ronse De Craene, Smets, 1993b, рис. 4.37, Г) и в цветках с пятью листочками околоцветника у *Polygonum calcatum* Lindm. и *Polygonum humifusum* C. Merck. (Polygonaceae) (рис. 4.37, К).

Обзор причин парного расположения тычинок внешнего круга в цветках Polygonaceae дан в работе (Юрцева, Чуб, 2005). Согласно одной из точек зрения происходит расщепление примордиев или их конгенитальное удвоение (Payer, 1857; Eichler, 1878; Dammer, 1889; Gross, 1913 Jarežky, 1925). Л. Челаковский (Čelakovsky, 1899) трактовал парное расположение тычинок внешнего круга как *positive dedoublement*, а замену пар на одиночные тычинки – как *negative dedoublement*. Но другие исследователи не нашли анатомических доказательств расщепления или удвоения примордиев внешнего круга андроеца: примордии сразу закладываются парами и снабжаются отдельными пучками проводящей системы (Laubengauer, 1937; Galle, 1977).

Другая гипотеза объясняет парное расположение тычинок внешнего круга пространственным сдвигом. G. Bentham (1837) считал, что изначально в цветках Polygonaceae было три круга андроеца, а затем тычинки двух внешних кругов стали в один круг, расположившись тремя парами против листочков внешнего круга околоцветника.

R. Laubengauer (1937) действительно нашёл у *Eriogonum heracleoides* Nutt. и *Polygonum aviculare* дополнительный круг пучков, отходящих выше пучков внутреннего круга тычинок, и подтвердил мнение об исходно полимерном андроеце Polygonaceae, состоящем из нескольких кругов.

L.-P. Ronse De Craene и E. Smets (1993a; 1993b; 1996) сравнивая структуру цветков Polygonaceae и других семейств и пришли к выводу, что парное размещение тычинок внешнего круга – следствие циклизации исходно спирального цветка и разрыва онтогенетической спирали. При циклизации околоцветника примордии тычинок внешнего круга андроеца сдвигаются в свободное пространство между листочками внешнего круга околоцветника. Это характерно для Polygonaceae, Nepenthaceae, Begoniaceae, Phytolaccaceae, Ranunculaceae, Buxaceae, Papaveraceae, Fumariaceae, Capparaceae, Brassicaceae (Ronse De Craene, Smets, 1996), а впоследствии найдена также у Nymphaeaceae, Annonaceae, Winteraceae, Aristolochiaceae (Ronse De Craene et al., 2003). Парное размещение тычинок внешнего круга обычно сохраняется и при редукции андроеца до немногих кругов, что в полной мере относится и к Polygonaceae (Ronse De Craene, Smets, 1993a; 1993b; 1996; Ronse De Craene et al., 2003).

Тримерные цветки с парным расположением тычинок во внешнем круге в пределах триб *Eriogoneae*, *Hollisterieae* (подсем. Eriogonoideae), *Rumiceae* (подсем. Polygonoideae) Л. Ронсе де Краен и Э. Сметс рассматривают как результат первичной циклизации исходно спирального цветка про-Polygonaceae, а цветки с пятью листочками околоцветника и парными тычинками во внешнем круге – как результат обратного преобразования циклических цветков в спиральные (Ronse De Craene, Smets, 1993a; 1993b; 1996).

По теории разметки (Чуб, Пенин, 2004) наличие пар или одиночных тычинок, противолежащих листочкам наружного круга околоцветника, объясняется соотношением размера примордиев тычинок и доступного пространства, в котором происходит их разметка. К принципиально новой интерпретации увеличения или сокращения числа тычинок приводят результаты вычислительного эксперимента, изложенные в разделе 4.4.3.3 (Чуб, Юрцева, 2007).

Если зона для разметки тычинок против соответствующего листочка околоцветника дос-

таточно велика, а примордии малы, последние размечаются и закладываются парами. При уменьшении размеров зон или увеличении размеров примордиев закладываются одиночные примордии. По наблюдениям (Юрцева, 1998), у *Polygonum calcatum* и *Polygonum humifusum* цветки мельче, чем у *Polygonum aviculare*, и общее число тычинок редуцируется до 5–6 (остаётся 3 тычинки во внешнем и две-три во внутреннем круге). Но при этом у *P. calcatum* и *P. humifusum* сами тычинки и их пыльники крупнее, чем в цветках *P. aviculare*, у которого тычинки внешнего круга андрцея расположены парами. У видов с малым числом тычинок (*Polygonum calcatum*, *P. humifusum*, *Persicaria hydropiper*) преобладает самоопыление, не требующее большого числа пыльников и пыльцевых зёрен (Ситников, 1998; Юрцева, 1998).

#### 4.2.3.6. Делеция кругов. Олигомеризация и полимеризация андрцея

Число тычинок в каждом сайте разметки в обоих кругах андрцея может возрастать от 1–2 до 3–4, приводя к полимеризации (Юрцева, Чуб, 2005). Пример полимеризации андрцея можно найти в роде *Calligonum* L. (Polygonoideae). У *Calligonum* число сайтов размещения тычинок не изменяется, но в каждом сайте число тычинок составляет 1–4 во внешнем круге и 1–2, редко 3, во внутреннем круге (рис. 4.39, B). Полимерность андрцея в роде *Calligonum* (Polygonoideae) может быть связана со стабилизацией программы развития цветка, доставшейся от предкового типа, обладавшего множеством тычинок. Об этом говорит захождение тычиночных нитей друг за друга. Полимерность андрцея может быть также связана с увеличением размеров зон, на которых размечаются тычинки, и с уменьшением относительных размеров самих примордиев тычинок. В любом случае, множественность тычинок поддерживается отбором на более эффективное перекрёстное опыление в условиях пустыни.

Число тычинок в каждом сайте разметки может сокращаться до 0 (свободного пространства недостаточно для разметки хотя бы одной тычинки). Это ведет к делеции сайта или даже круга андрцея (см. раздел 3.1.4). При делеции внутреннего круга тычинок возникает моноциклия, а при делеции внешнего круга тычинок – обмоноциклия (Юрцева, Чуб, 2005).

Это наблюдается в цветках многих представителей Polygonaceae как с тримерным околоцветником, так и с пятью листочками (с 2,5-мерным околоцветником). Моноциклия наблюдается в цветках *Rumex* L. (*Rumiceae*), у которого сохраняются 6 тычинок внешнего круга, но исчезают тычинки внутреннего круга (рис. 4.37, B), у *Nemacaulis nuttallii* Benth. (*Hollisterieae*), у которого во внешнем круге остается 3 тычинки (рис. 4.37, Д). В цветках *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre (*Persicarieae*) тоже отсутствуют тычинки внутреннего круга, а 5 тычинок внешнего круга занимают положение между пятью листочками околоцветника (рис. 4.37, И), характерное при моноциклии.

У *Leptogonum* Benth. и *Lastarriaca* J. Rémy (*Eriogoneae*) отсутствует внешний круг тычинок (рис. 4.37, E), т. е. наблюдается обмоноциклия. В крайне обедненных цветках *Polygonum samarense* H. Grossh. (*Polygoneae*) обнаружены цветки как с моноциклией (рис. 4.37, Ф), так и с обмоноциклией (рис. 4.37, М).

Многие авторы (Gross, 1913; Ronse De Craene, Akeroyd, 1988; Ronse De Craene, Smets, 1993a; Ronse De Craene et al., 2003) считали выпадение кругов андрцея, особенно внешнего, результатом конгенитального срастания оснований листочков околоцветника, образующих довольно длинную трубку, к которой прирастают основания тычиночных нитей, как, например, у *Lastarriaca* (Gross, 1913). Эта точка зрения требует проверки при помощи модели. Не исключено, что отсутствие тычинок внешнего круга андрцея связано с недостатком времени на их разметку, а отсутствие тычинок внутреннего круга андрцея – с недостатком места.

### 4.2.4. Основные положения концепции мерности и полноты

#### 4.2.4.1. Начальные определения

Обобщая материал, изложенный в разделах 4.2.1, 4.2.2 и 4.2.3, можно отметить, что во многих семействах, обладающих тримерными цветками (Liliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Polygonaceae), наблюдаемое разнообразие структуры цветков можно получить методом пространства логических возможностей, свободно варьируя два основных параметра, определяющих модус

инсерции и/или делеции органов цветка. Это 1) изменение «мерности» цветка, определяющей число органов околоцветника, андроея и гинецея в круге, и 2) изменение «полноты» цветка, которое выражается в обогащении или обеднении структуры цветка, прежде всего, в связи с изменением числа тычинок в каждом сайте разметки или с изменением числа кругов околоцветника (рис. 4.37).

Предложенная терминология (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева 2007) опирается на круговую (циклическую) модель цветка. Для описания полиморфизма все органы цветка необходимо сгруппировать в круги, затем рассчитать число органов в каждом круге и указать число получившихся кругов. Часто вместо самих органов в кругах лежат структуры с более высокой иерархией (например, сайты разметки тычинок). Число органов в кругах формально даёт параметр мерности, а число самих кругов и наполнение циклически расположенных сайтов разметки – формальную полноту цветка. Введённая терминология определяет двумерную сетку в пространстве логических возможностей, по которой можно двигаться от «типичного» цветка в двух независимых направлениях: уменьшения или увеличения мерности с шагом [0,5] и обогащением/обеднением структуры с шагом в один орган.

#### 4.2.4.2. Мерность как параметр, зависящий от радиуса меристемы

Наблюдаемые вариации числа органов (мерности) любого из кругов цветка хорошо аппроксимируются разработанной математической моделью (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, 2008б). Как показано ранее (см. раздел 4.1.5), мерность зависит от размеров флоральной меристемы и относительного диаметра зоны ингибирования примордиев будущих листочков околоцветника в момент их разметки. С увеличением абсолютного диаметра флоральной меристемы мерность возрастает, с уменьшением – падает. При уменьшении абсолютных размеров зоны ингибирующей активности примордиев листочков околоцветника мерность возрастает, при их увеличении – падает.

Мерность – важный параметр, показывающий сколько органов филломной природы может разместиться в «элементарном модуле» цветка – круге. Мерность лучше всего выявля-

ется геометрически на поперечных сечениях (плоскостью, перпендикулярной оси цветка).

Повышение мерности всегда идёт по одному и тому же принципу: появляется новый орган, который располагается между двумя соседними кругами. Формально этот орган можно отнести и к нижнему, и к верхнему кругам. В этом случае предлагаем считать мерность дробной величиной (2,5; 3,5 и т. д.) (Юрцева, Чуб, 2005; 2007; Чуб, 2008б).

Обратим внимание, что исследованные в разделах 4.2.1, 4.2.2 и 4.2.3 таксоны связаны отдалёнными филогенетическими связями, а общей между ними оказывается лишь пространственная организация цветка, образующаяся как результат реализации позиционной информации. Это позволяет говорить о фундаментальных морфогенетических механизмах, лежащих в основе процесса разметки, и присущих, по-видимому, всем покрытосеменным растениям, и всем органам филломной природы (см. раздел 2.2.4).

#### 4.2.4.3. Полнота как параметр, зависящий от времени развития цветка

Полнота структуры цветка, по нашим представлениям (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, 2007а; 2007б; 2008), определяется размерами зон, или сайтов доступного пространства, в пределах которых происходит разметка примордиев листочков околоцветника, тычинок и плодолистиков.

У *Narcissus* полнота структуры цветка определяется инсерцией дополнительных кругов листочков околоцветника, тогда как у *Polygonaceae* полнота выражается прежде всего в инсерции или делеции тычинок, реже выпадает один из кругов околоцветника. (В сем. *Iridaceae* полнота цветка изменяется редко за счёт вставки дополнительных кругов околоцветника.)

Полнота цветка – его «продольная» характеристика, показывающая, сколько «элементарных модулей» (кругов органов) может разместиться в пространстве данной меристемы в процессе разметки. В рамках математической модели (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, 2008б) увеличение полноты цветка можно прямо связать со временем, в течение которого во флоральной меристеме идут клеточные деления. Чем больше клеточная масса, тем больше свободное (доступное) пространство, в котором могут размечаться новые круги. Если считать,

что радиус флоральной меристемы постоянен, то полнота цветка коррелирует с высотой флоральной меристемы (вычисляемый параметр  $H$  в модели). Очевидно, что длина флоральной меристемы тем больше, чем больше условное время моделирования и чем выше скорость роста меристемы  $dH$ .

Если размер флоральной меристемы может меняться по мере разветки (см. разделы 4.3 и 4.4), то между уже размеченными органами будут возникать новые сайты свободного пространства. Число новых органов зависит от соотношения площадей сайтов, минимального числа клеток, необходимого для инициации примордиев ( $d_0$ ) и их ингибирующим влиянием ( $D$ ). Мы предположили (Юрцева, Чуб, 2005), что у семейства Polygonaceae число тычинок в каждом сайте разметки зависит от размеров примордиев тычинок относительно размеров этого сайта. Число тычинок в каждом сайте может варьировать от 0 до 4. Если число тычинок в группах равно 3–4, андроцей описывается как полимерный; в случае, когда во внешнем круге андроцея число тычинок в группе равно 2, говорят об удвоении; если же размер сайта для размещения тычинок становится меньше размера примордия, в цветке исчезает один из кругов андроцея, что приводит к моно- или обмоноциклии.

#### 4.2.4.4. Пространство логических возможностей для вариации мерности и полноты

Превалирующие структурные типы цветков в сем. Polygonaceae на рис. 4.37 расположены в виде двумерного пространства логических возможностей. По оси  $X$  (столбцы) мерность цветков варьирует от 2 до 4. По оси  $Y$  (строки) варьирует полнота цветков. Кроме показанных на рис. 4.37 вариантов диаграмм, в природе встречаются отклонения, характеризующиеся отсутствием одной-двух тычинок и/или листочков околоцветника или их срастанием.

Если в качестве исходной точки взять «полный» цветок с формулой  $P_{2n}A_{3n}G_n$ , то в цветках другого уровня вместо двух кругов околоцветника может развиваться только один (рис. 4.37, *Ж*, *Т*, *Ш*). Число тычинок в сайтах варьирует. У большинства цветков в каждом сайте имеется по 1–2 тычинки, но их число может возрастать до 3–4

(рис. 4.39, *В*) или они совсем не развиваются, что ведёт к выпадению целого круга тычинок – внешнего или внутреннего. Таким образом, в верхней строке на рис. 4.37 представлены типичные полные цветки, по мере продвижения вниз их «полнота» падает. Цветок *Koenigia islandica* является цветком с минимальной полнотой в сем. Polygonaceae. В других семействах изменение «полноты» также приводит к минимальным цветкам (например, у *Alchemilla* L. (Rosaceae), *Lepidium ruderalis* L. (Brassicaceae)).

С одной стороны, в пределах отдельных таксонов реализовано широкое разнообразие структур цветка с разной мерностью и полнотой. Например, у *Rheum* встречаются варианты цветка с мерностью  $n = 3; 2,5$ ; у *Aconogonon alpinum* – с мерностью  $n = 3; 2,5; 2$  и т. д., при этом полнота цветка также может варьировать (см. раздел 4.2.3; рис. 4.37). У изученных однодольных (*Hemerocallis*, *Narcissus*, *Iris* и др.) интервал значений мерности начинается от 2 и заканчивается 5 (возможно, что более высокие значения обнаружатся при увеличении выборки наблюдаемого материала), что выше, чем в сем. Polygonaceae. При этом полнота цветков также может варьировать параллельно с мерностью, хотя явление хорошо выражено только у нарциссов.

При построении пространства логических возможностей для структуры цветка мы предполагали, что органотаксис является периодическим, т. е. в разных кругах мерность постоянна. Одним из важных логических следствий этого предположения является принцип чередования органов в соседних кругах, предложенный Эйхлером (Eichler, 1875; 1878). С помощью вычислительного эксперимента (см. разд. 4.1) удалось установить, что при периодическом органотаксисе в процессе разметки все органы должны быть физиологически равноценными. В попытке «спасти» постулат о периодическом органотаксисе в циклических цветках предложены стандартные логические приёмы.

1. Часть органов объявляют сросшимися (в круге наблюдается меньшее число органов, чем принято в рабочей гипотезе о мерности).
2. В некоторых позициях предполагают расщепление органов (для случаев, когда мерность по рабочей гипотезе ниже, чем наблюдаемая в круге).

Нами было показано, что у цветков *Iris* (Чуб, 2007а; подробнее см. в разделе 4.2.2) и *Rheum* (Чуб, Юрцева, 2007; см. раздел 4.4.3.1) мерность в разных кругах цветка изменяется независимо. Это говорит о том, что органотаксис в цветках может быть непериодическим (см. раздел 4.1.7). Введение дополнительного признака (периодический/непериодический органотаксис цветка) существенно увеличивает пространство логических возможностей. Используя его, можно охватить практически все разнообразие циклических цветков (Чуб, 2008б).

Постулат о непериодическом органотаксисе в цветках ведет к важным следствиям. Приходится по-новому трактовать несовпадение числа органов в соседних кругах (Чуб, Юрцева, 2007). При проведении вычислительных экспериментов придётся предположить, что любой из трёх параметров (размер меристемы, минимального пространства, необходимого для инициации примордиев, и зоны ингибирующего влияния) может варьировать в зависимости от конкретного круга органов. Это объясняется различными пространственными паттернами экспрессии генов, определяющих тип органа при морфогенезе (*organ identity genes*).

Для структурной морфологии постулат о непериодическом органотаксисе в цветках с неизбежностью приводит к отказу от принципа чередования органов в соседних кругах. Это можно строго показать средствами разработанной нами (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, 2008б) математической модели (см. разделы 4.3 и 4.4). Рассматривая принцип непериодического органотаксиса шире, можно сказать, что само понятие «круга» как «элементарного модуля» построения циклических кругов в математической модели оказывается недостаточно строго определённым. В условиях вычислительного эксперимента (см. раздел 4.1) филломы легко смещаются вверх и вниз по оси, выходя за формальные пределы своего круга, даже при небольшой неточности в реализации программы морфогенеза (при небольшом варьировании параметров модели).

Отметим, что в ряде случаев действительно были высказаны сомнения в строгой круговой интерпретации цветков, хотя альтернативная экстраполяция к спирали с последующей компрессией в круги кажется не лучшим выходом из ситуации (Ronse De Craene, Smets, 1994). Кри-

тику экстраполяции к идеальным спиральям см. в разделе 2.2.3.

#### 4.2.4.5. Морфогенетическая модель эволюции структуры цветка.

Во многих исследованиях ставится вопрос об эволюции структуры цветка и о направлении чтения рядов морфологических переходов от одних структурных типов к другим (Eichler, 1875; 1878; Bauer, 1922; Dammer, 1893; Galle, 1977; Payer, 1857; Vautier, 1949; Laubengauer, 1937; Ronse De Craene, Akeroyd, 1988).

Варьирование мерности и полноты цветков в изученных таксонах (разделы 4.1; 4.2 и 4.3) показывает, что при обсуждении морфологии цветка у анцестральных форм невозможно выбрать какой-либо определённый структурный тип цветка и признать его исходным. Некоторые исследователи (Вавилов, 1931; Хохряков, 1974; Мейен, 1987; Meyen, 1987) указывали, что вариации признаков являются нормальным явлением, свойственным, в том числе и предковым формам. Поэтому вопрос об одной-единственной (уникальной и типичной) анцестральной форме цветка не может быть правомерным.

Отметим, что только физиологический механизм, обеспечивающий реализацию позиционной информации в процессе морфогенеза, может быть общим для предковой формы и всех её потомков. При этом регуляторный механизм всегда работает с определенной погрешностью, в результате возникает полиморфизм в строении цветков. Эта неточность в биологических системах проявляется в форме непостоянства внешних признаков, связанных с органотаксисом и числом органов цветка.

При отдаленной межвидовой гибридизации в геноме объединяются несколько регуляторных систем, которые в силу прошедшей во времени эволюционной дивергенции между видами у гибридов работают недостаточно согласованно. Именно это обстоятельство вызывает повышение варибельности признаков (в том числе структуры цветка) у современных сортов гибридного происхождения.

У полиплоидных сортов нарушены ядерно-плазменные соотношения. В качестве компенсации увеличения числа копий ДНК наблюдается увеличение размеров клеток и, соответственно,

построенных из них меристем. Однако величина характерного «бассейна сбора» ауксинов, скорость и интенсивность их транспорта при этом не всегда меняются пропорционально. Это ведёт к нарушению соотношения между радиусом меристемы и зоной ингибирующего влияния примордия в процессе разметки, что, в свою очередь, проявляется в морфогенезе как изменение мерности цветка.

В силу указанных выше регуляторных процессов у культурных растений в целом происходит «расшатывание» типичной пространственной структуры цветка, повышается полиморфизм. Это означает, что в условиях искусственного отбора происходит эволюция структуры цветка.

В отсутствие селекционной деятельности человека строение цветка может стабилизироваться под действием разнообразных физиологических факторов (донорно-акцепторных отношений, направления транспортных потоков, влияния главной оси на зигоморфизиацию цветка и т. д.), а также факторов внешней среды (опылителей, агентов распространения плодов, аэродинамических характеристик ветроопыляемых цветков и т. д.). Понятно, что несовпадение функциональных единиц опыления (посадочная площадка – тычинка – лопасть рыльца), отмеченное в цветках культивируемых сортов *Iris* (см. раздел 4.2.2), в естественных условиях привело бы к снижению плодовитости отклоняющихся форм и к уменьшению популяционного полиморфизма в строении цветка, благодаря стабилизирующему отбору.

Можно предложить следующую модель эволюции цветка. В начале для обеспечения исходного материала стабилизирующего отбора происходит ослабление физиологического контроля развития цветка в силу изменившихся внешних (экологических) или внутренних (отдалённая гибридизация, изменение гормонального статуса, мутации и т. д.) факторов. Затем часть форм цветка, не способных в силу своей структурной организации выполнить функцию образования семян, элиминируется. Физиологический контроль процессов морфогенеза усиливается, позиционная информация реализуется в форме устойчивого (типичного) паттерна. Если давление стабилизирующего отбора недостаточно жёсткое, то таксон способен давать множество форм, уклоняющихся от типичного строения по параметрам мерности и/или полноты. В некоторых случаях (при ши-

роком варьировании) невозможно даже чётко установить «типичное» строение. В этой ситуации полезно построение математической модели, которая при изменении небольшого числа параметров позволит объяснить все актуализированное многообразие возникших структурных форм цветка.

#### 4.2.5. Полиморфизм цветков в семействе Brassicaceae

В последнее время цветок крестоцветных оказался в центре внимания биологии развития растений. Это связано с успехами генетических и молекулярно-биологических исследований на модельном объекте *Arabidopsis thaliana* (L.) Неуп., который принадлежит к крестоцветным. Начало этим исследованиям было положено в конце 1980х – начале 1990-х гг. (Bowman et al., 1989; Coen, Meyerowitz 1991). Несмотря на то что получено большое разнообразие мутантов по структуре цветка, этот материал до сих пор недостаточно осмыслен в рамках классической морфологии растений.

Таким образом, изучение структуры цветка в семействе Brassicaceae, в частности у мутантов с нарушениями в программе развития цветка, является актуальной задачей, имеющей важное теоретическое значение.

##### 4.2.5.1. Изменчивость цветков у *Arabidopsis thaliana* дикого типа

Динамика развития в процессе флорального морфогенеза у *Arabidopsis* описана достаточно подробно (Smyth et al., 1990). Закладка органов цветка начинается с формирования примордиев чашелистиков, лежащих в медианной плоскости (адаксиального и абаксиального чашелистика). С некоторым опозданием закладываются примордии двух латеральных чашелистиков. Далее становятся видимыми примордии четырёх лепестков, расположенных между латеральными и медианными чашелистиками. Однако развитие лепестков приостанавливается, начинается рост примордиев длинных тычинок, расположенных рядом в положении, близком к медианному. Вскоре после этого закладываются короткие тычинки, расположенные в трансверсальной плоскости на-

против латеральных чашелистиков. Тычинки опережают в развитии зачатки лепестков. Только после формирования кольцевого примордия завязи начинается рост лепестков и карпелл, заканчивающийся зарастанием цилиндрического зачатка гинецея на верхушке с образованием тканей рыльца (Smyth et al., 1990). Диаграмма типичного цветка показана на рис. 4.40.

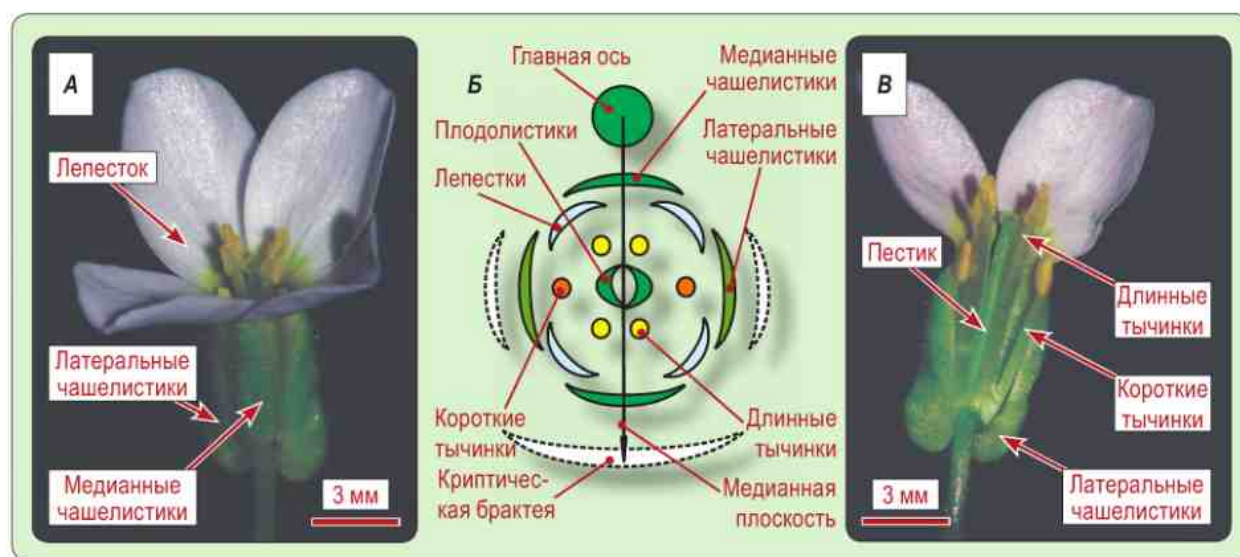
Подсчёты среднего числа тычинок в цветках дикого типа дают величины меньшие, чем 6 (Fletcher, 2001). Очевидно, что андроцей у крестоцветных далеко не всегда имеет типичное строение: иногда в цветках набор тычинок неполный, но информации о расположении тычинок в уклоняющихся случаях явно недостаточно.

В рамках совместной работы нами (Чуб, Пеннин, 2004; Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006) был изучен полиморфизм строения цветка дикого типа у *Arabidopsis thaliana*. В большинстве случаев цветки имеют типичное для семейства крестоцветных (Brassicaceae) число и положение органов. Одним из наиболее распространённых преобразований цветка было изменение числа тычинок. Так, изредка встречались цветки без одной короткой тычинки, реже можно наблюдать цветки без обеих коротких тычинок (рис. 4.41). В качестве ещё одного модуля преобразования структуры цветка можно указать инсер-

цию дополнительной длинной тычинки напротив шва между плодолистиками в абаксиальное медианное положение. Это изменение коррелирует с исчезновением обеих коротких тычинок. Может происходить развитие одной тычинки на месте пары длинных, но в этом случае развития коротких тычинок не происходило.

В одном случае нижний цветок на главной оси рацемозного соцветия обладал тремя камерами плода (вместо типичных двух). Длинные тычинки располагались парами напротив швов плода, и число лепестков, и число чашелистиков возросло до 6 (рис. 4.41, Г). Можно предположить, что нижний цветок попал в промежуточную физиологическую зону между паракладиями (ниже) и типичными цветками (выше). Из-за этого объём флоральной меристемы оказался больше типичного, и произошла разметка дополнительных органов. Обращает на себя внимание тот факт, что пары длинных тычинок правильно чередуются с медианами плодолистиков (см. раздел 4.2.2.3).

Можно предположить, что, как и в случае с Polygonaceae (см. раздел 4.2.3), у крестоцветных напротив швов между карпеллами находятся сайты разметки длинных тычинок. В зависимости от размеров доступного пространства в сайтах они могут быть заняты одной, двумя или тремя тычинками. В семействе Brassicaceae зарпе-



**Рис. 4.40.** Строение типичного цветка Brassicaceae для дикого типа на примере *Arabis caucasica* Schlecht. **А** – фотография цветка. **Б** – диаграмма. Стрелкой показана медиана криптической брактя. Пунктир – абластированные органы (по Brückner, 2000). **В** – вскрытый цветок (видны короткие и длинные тычинки)



гистрированы цветки с одиночными длинными тычинками в сайтах разметки, что коррелирует с редукцией коротких тычинок (Bowman et al., 1999; Lee et al., 2002) (рис. 4.42). Как было показано (Bowman et al., 1999), наиболее пластична структура цветка в роде *Lepidium* L. Если построенная по *ITS* ядерных рибосомальных генов филогения действительно отражает эволюцию, то можно утверждать, что возникновение цветков с двумя тычинками (в сайте разметки длинных тычинок) происходило дважды и независимо в разных кладах рода *Lepidium*. Кроме того, наблюдалась также эволюционная реверсия к цветку обогащённого состава.

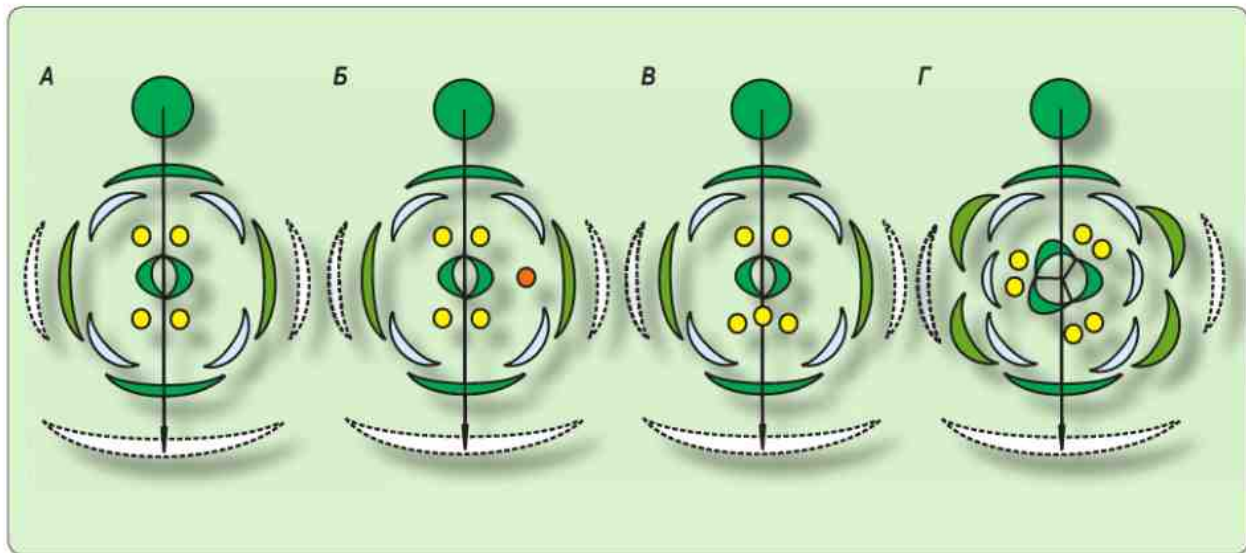
В более поздней работе (Lee et al., 2002) показано, что молекулярная филогения, построенная по ядерным и хлоропластным последовательностям *ITS* рибосомальных генов не совпадают, что говорит о «сетчатой эволюции» и возможной межвидовой гибридизации в роде *Lepidium*. Используя в качестве молекулярного маркера интрон гена *PISTILLATA*, удалось установить аллополиплоидный характер некоторых видов (Lee et al., 2002). Проведённые межвидовые скрещивания показали, что признак потери коротких тычинок доминирует. Таким образом, упрощение структуры цветка (т. е. уменьшение его полноты) в эволюции могло происходить

путём межвидовой гибридизации (см. раздел 4.2.4.5), что и обусловило высокую пластичность цветка в роде *Lepidium*. Аналогичных явлений можно ожидать и у других Brassicaceae.

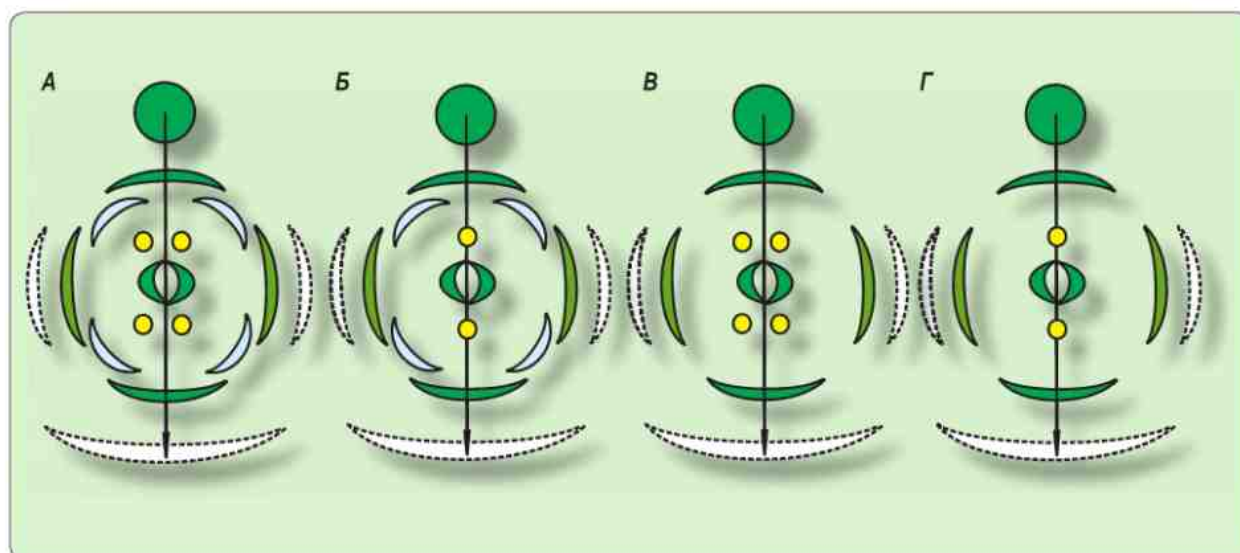
#### 4.2.5.2. Полиморфизм структуры цветков при увеличении объёма флоральной меристемы

Как уже упоминалось выше (см. раздел 1.2.1), объём меристемы и её пролиферативная активность контролируется взаимодействием генов *CLAVATA 1*, *CLAVATA 2*, *CLAVATA 3* и *WUSHEL*. При мутации по генам из функциональной группы *CLAVATA* происходит увеличение объёма меристемы, что коррелирует с увеличением числа органов в цветке (Clark et al., 1998).

Как и в случае других объектов (см. разделы 4.2.2.2 и 4.2.2.3), у мутантов *clv 1* зарегистрирована независимая вариация числа органов околоцветника и гинецея (рис. 4.43). В частности, можно привести пример цветка мутанта *clv 1*, который имел два плодolistика и две группы по три длинных тычинки, тогда как на месте каждого из медианных чашелистиков формировалось по два примордия органов чашечки (рис. 4.43, А), что говорит о независимом изменении мерности кругов гинецея и чашечки.



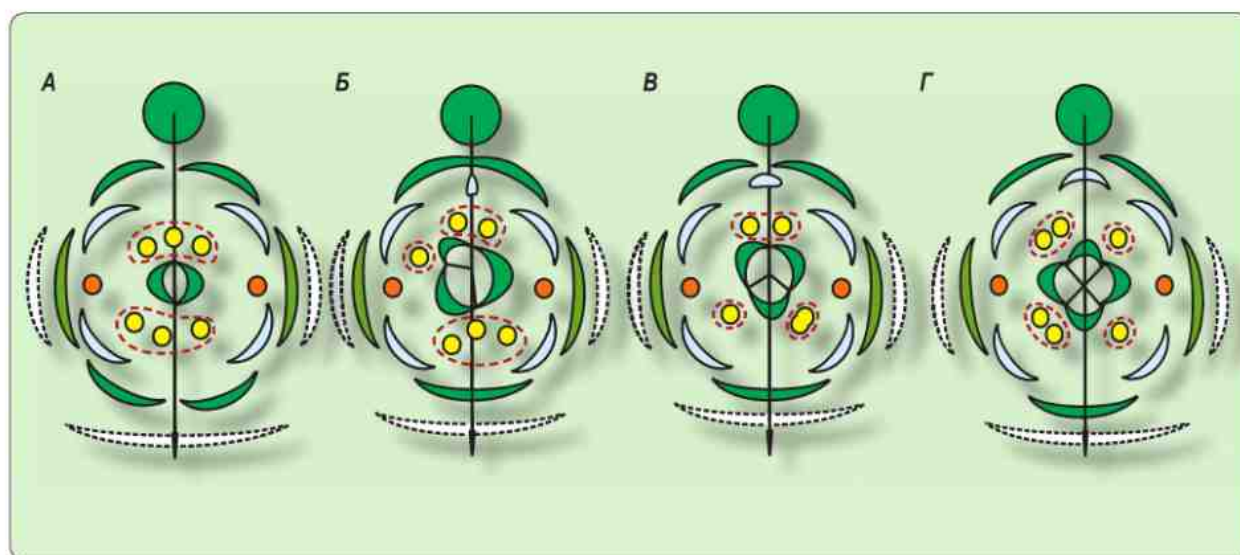
**Рис. 4.41.** Полиморфизм строения цветка у *Arabidopsis thaliana* дикого типа. **А** – цветок без обеих коротких тычинок; **Б** – цветок с одной короткой тычинкой; **В** – цветок, у которого сайт разметки длинных тычинок заполнен тремя органами (коротких тычинок нет); **Г** – цветок с тримерным гинецеем и тремя сайтами для андроцея. Обозначения см. рис. 4.40



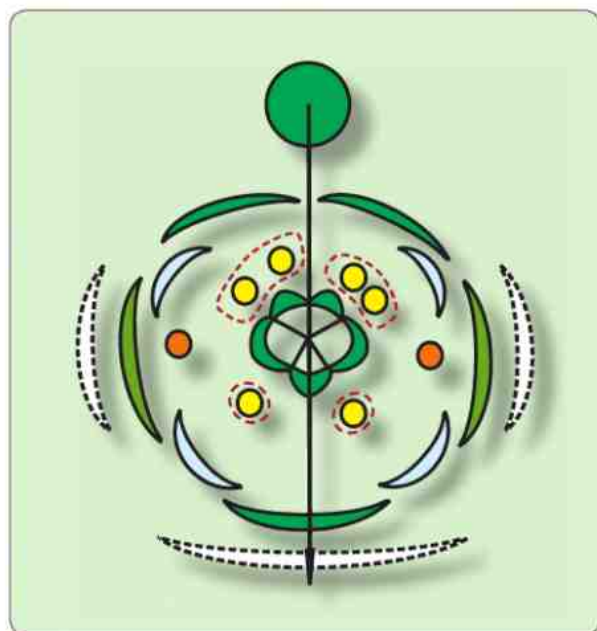
**Рис. 4.42.** Полиморфизм строения андроцея в роде *Lepidium* (сем. Brassicaceae) (по Lee et al., 2002). **А, Б** – цветки *Lepidium pinnatifidum* Ledeb. с лепестками. **В, Г** – цветки *Lepidium ruderale* L. без лепестков. Сохраняются только сайты разметки длинных тычинок, каждый из которых заполнен одной или двумя тычинками. Обозначения см. рис. 4.40

Инсерция дополнительного (третьего) плодolistика приводит к появлению нового сайта разметки длинных тычинок напротив новой границы между карпеллами. Часто у цветков с тримерным гинецеем наблюдается смещение сайтов

разметки длинных тычинок относительно цветка дикого типа (рис. 4.43, **Б, В**). Кроме того, в одном случае наблюдали формирование группы из трёх длинных тычинок (сайт разметки длинных тычинок занят тремя органами).



**Рис. 4.43.** Полиморфизм строения цветка у мутантов *clv 1* (*A. thaliana*) с увеличенным объёмом флоральной меристемы. Слева направо увеличение мерности в круге гинецея с 2 до 4. Сайты для длинных тычинок располагаются напротив швов между плодolistиками. **А** – 3 тычинки в сайте. **Б** – 1, 2 и 3 тычинки в сайте. **В, Г** – 1 и 2 тычинки в сайте. Обозначения см. рис. 4.40



**Рис. 4.44.** Диаграмма цветка мутанта *clv 3 Arabidopsis thaliana* с пентамерным гинецеем. Обозначения см. рис. 4.40

Тетрамерный гинецей коррелировал с увеличением числа сайтов разметки длинных тычинок до четырёх. Число длинных тычинок, находящихся в одном сайте, варьировало (в некоторых случаях наблюдали по одной тычинке в каждом сайте, в других случаях – по две). Часто у цветков с тетрамерным гинецеем в медианной позиции возникают дополнительные короткие тычинки, лежащие строго напротив новых плодolistиков. Таким образом, число сайтов коротких тычинок может возрастать до 4 (рис. 4.43, Г).

Наиболее значительным увеличением объёма меристемы характеризуются мутанты *clv 3* (Clark, 1996; Clark et al., 1998). У этих мутантов удалось обнаружить цветок с пентамерным гинецеем и шестью длинными тычинками, находящимися в соответствующих сайтах разметки (рис. 4.44). Мерность в круге чашечки меняется независимо, число и положение лепестков и коротких тычинок в приведенном примере не изменилось. Лепестки у мутантов *clv 1*, *clv 2* и *clv 3* закономерно чередуются с чашелистиками. Случаев противоположения мы не зарегистрировали. Лепестки могут как противоположаться, так и чередоваться с длинными тычинками.

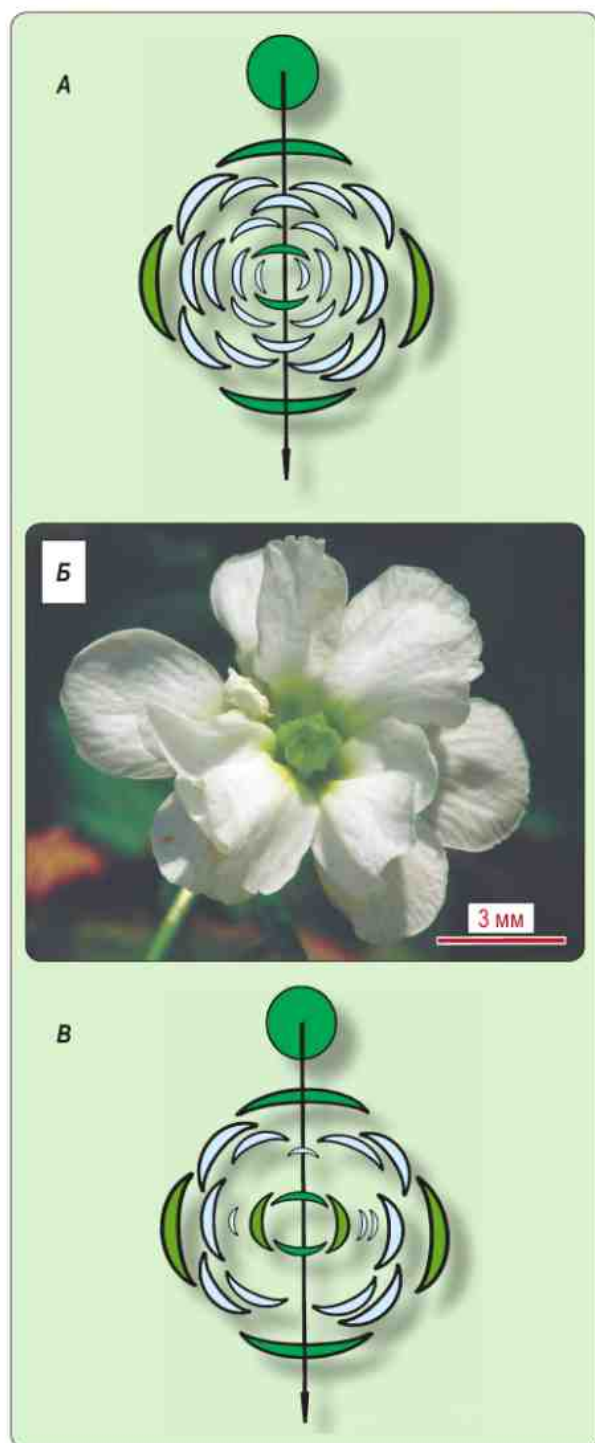
Аналогичные морфологические изменения были отмечены у мутанта *ultrapetala 1*, харак-

теризующегося увеличенным объёмом флоральной меристемы (Fletcher, 2001). При этом также отмечена корреляция между числом чашелистиков и лепестков (обычно их 5 или 6), тогда как гинецей состоит чаще всего из трёх плодolistиков, что сопровождается увеличением среднего числа тычинок до 6,3–6,5 (при варьировании числа тычинок от 4 до 8). Такие же корреляции описаны для полученных двойных мутантов *clv 1 ult 1*. Из приведённых там же фотографий (Fletcher, 2001) видно, что число и положение тычинок не коррелирует с расположением лепестков. Длинные тычинки располагаются напротив швов между плодolistиками (чередуются с органами внешнего круга гинецея), хотя в самой работе эта корреляция не обсуждается.

Таким образом, изучение полиморфизма цветков *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутантов с увеличенным объёмом флоральной меристемы позволяет сделать вывод о том, что существует тесная пространственная корреляция между расположением длинных тычинок и карпелл. Это можно объяснить тем, что позиционный сигнал от плодolistиков влияет на разметку примордиев длинных тычинок, что возможно только в том случае, когда разметка меристемы на органы гинецея происходит раньше, чем инициация андроеца. Проведённые наблюдения позволяют сделать предположение, что разметка в цветках крестоцветных (и, в частности, у *Arabidopsis thaliana*) идёт независимо в двух направлениях: в акропетальном (начиная с органов околоцветника) и в базипетальном (начиная с карпелл) (Чуб, Пенин, 2004).

#### 4.2.5.3. Цветки с нарушениями в системе генетического контроля развития

**Мутант *agamous* (нарушение С-функции).** Согласно ABC-модели (Coen, Meyerowitz, 1992; Лутова и др., 2000), повреждение генов класса С приводит к недетерминированному росту цветка с периодическим образованием чашелистиков и лепестков (затем вновь чашелистиков, лепестков и т. д.). На оси цветка образуются участки, занятые чашелистиками и лепестками. У мутанта *agamous* происходит развитие большого числа органов околоцветника. Отмечено образование до 75 органов околоцветника в одном цветке, но диаграммирование цветков не было проведено (Bowman et al., 1989).



**Рис. 4.45.** Строение цветков растений с нарушением активности генов А-класса. **А** – пример диаграммы цветка мутанта *agamous* (*A. thaliana*). **Б, В** – махровая форма *Arabis caucasica* f. *plena*. У *Arabis* более стабильное расположение чашелистиков внутреннего бутона

По нашим данным (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005) между областями цветка, состоящими из чашелистиков, закладывается разное число лепестков. Например, были зарегистрированы 9, 19 и 20 лепестков (рис. 4.45), причём, если положение первых четырёх лепестков более-менее укладывается в круг с расположением органов, аналогичным цветкам дикого типа, то ближе к центру цветка расположение лепестков часто становится менее упорядоченным. Положение чашелистиков, расположенных к центру от лепестков, также варьирует. В некоторых случаях они действительно латеральные, как и плодolistики, но часто поворачиваются в плоскость медианы. По-видимому, этот поворот зависит от числа нижележащих лепестков.

По-видимому, аналогичное нарушение генетического контроля развития цветка происходит и у других крестоцветных. В качестве примера можно взять махровую форму *Arabis caucasica* Schlecht. f. *plena*. Цветок характеризуется недетерминированным ростом, и, как у мутанта *agamous*, на оси цветка образуются порции чашелистиков и лепестков. В отличие от *Arabidopsis*, у *Arabis caucasica* f. *plena* расположение лепестков и чашелистиков более закономерно (рис. 4.45). Латеральные чашелистики у этого объекта вторично сдвинуты вниз вдоль оси цветка и по форме отличаются от медианных чашелистиков. В новом бутоне, образуемом внутри лепестков, чашелистики имеют тенденцию занимать трансверсальные и медианные позиции (за исключением самых внутренних бутонов). При этом сохраняется их морфологическая специализация (рис. 4.45, В).

Эта закономерность выполняется, несмотря на варибельность числа лепестков. Стоит отметить, что каждый новый бутон у *Arabis caucasica* f. *plena* развивает собственную цветоножку (междоузлие между кругами лепестков и чашелистиков удлиняется). По-видимому, у *Arabis* позиционная информация более консервативна, чем у аналогичных мутантов *Arabidopsis*.

**Мутант *apetala 1* (нарушение А-функции).** У мутанта *apetala 1* положение первых двух органов кардинально отличается от дикого типа: они соответствуют по положению предлистьям паракладиев (занимают латеральное положение, несут звездчатые трихомы, образуют в пазухах боковые побеги). Медианные чашелистики заме-

нены на зелёные листья с пазушными побегами, а латеральные чашелистики и лепестки не развиваются. Интересно, что у некоторых цветков в нижней части соцветия развиваются четыре дополнительных зелёных листа в одном круге, чередующиеся с двумя парами нижележащих органов. В верхней части соцветия эти органы приобретают новые признаки. Так, круг из четырёх листьев превращается в лепестки, а предлистья редуцируются до филламентов или абортируются. Побеги, развивающиеся в пазухах предлистьев, у мутанта *apetala 1* сохраняются, что может служить косвенным свидетельством в пользу существования крипточеских предлистьев на осях цветков дикого типа (редукция предлистьев коррелирует с развитием венчика).

Тычинок обычно шесть, но их трудно разделить на длинные и короткие. Иногда ниже андроеца развиваются филламенты или бугорки рудиментарных органов, чередующихся с вышележащими тычинками. Поскольку междоузлие между зелёными листьями и генеративными органами у мутанта *apetala 1* заметно вытянуто, можно уверенно интерпретировать рудиментарные органы как недоразвитые тычинки. Ещё раз отметим, что рудименты располагаются ниже (во внешнем круге) относительно развитых тычинок.

Данные по морфологии цветка *apetala 1* позволяют сделать вывод, что для объяснения медианного положения первых чашелистиков в цветках дикого типа на цветоножке необходимо разместить два трансверсальных фантомных предлиста (см. разделы 3.1.6 и 2.1.7).

**Мутант *apetala 2* (нарушение А-функции).** В зависимости от аллеля цветков мутант *apetala 2* характеризуется либо частичной гомеозисной заменой чашелистиков на плодolistики с абортацией части органов околоцветника, либо сильными нарушениями в структуре цветка (Bowman et al., 1989; Kunst et al., 1989).

У наиболее экспрессивных аллелей *apetala 2* наблюдается абортация даже латеральных чашелистиков, на основании чего была выдвинута гипотеза о двухкруговой природе чашечки у крестоцветных (Kunst et al., 1989). У ряда аллелей *apetala 2* часто наблюдается недоразвитие тычинок (по сравнению с диким типом) и смещение их положения. Описаны цветки с одной тычинкой. Однако плодolistики развивались во всех случаях (Bowman et al., 1989; Kunst et al., 1989).

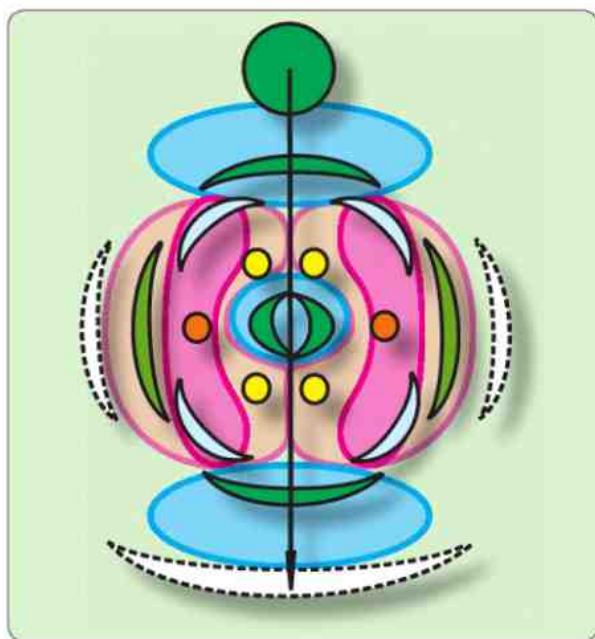
Эти данные находятся в хорошем соответствии с теорией разметки (см. раздел 4.2.1.4), поскольку у мутанта с предполагаемой заменой лепестков на тычинки неизбежно должны измениться позиционные сигналы, возникающие по мере инициации органов цветка, что отражается на числе органов и их взаимном расположении. Более того, мы в праве предположить, что доступное свободное пространство для разметки органов цветка у мутантов *apetala 2* меньше, чем в цветках дикого типа, что выражается в уменьшении набора органов цветка. По-видимому, у мутантов *apetala 2* происходят лишь самые ранние этапы разметки цветка.

Минимальный цветок в семействе Brassicaceae представлен у *Lepidium ruderale* L. (Bowman et al., 1999; Lee et al., 2002). У него есть только четыре чашелистика, сайты разметки длинных тычинок заняты одиночными органами, тогда как короткие тычинки полностью отсутствуют (рис. 4.42). Можно предположить, что в цветке *Lepidium ruderale* (как у мутантов *apetala 2* у *Arabidopsis*) происходят только начальные этапы разметки и сокращено доступное пространство для формирования лепестков, что приводит к их аблации или делеции.

Таким образом, в рассмотренных примерах нарушений генов ABC-системы одни повреждения приводят к увеличению полноты цветка и к недетерминированному росту (увеличение пространства разметки), тогда как повреждение «конкурирующей» группы генов приводит к противоположному эффекту – уменьшению пространства разметки и выпадению ряда органов из состава цветка. Гены ABC-системы можно рассматривать не только как факторы, определяющие тип органов в круге (в смысле Соеп, Meyerowitz, 1991), но и как регуляторы позиционной информации и времени развития флоральной меристемы, коррелирующее с доступным пространством для разметки органов цветка.

#### 4.2.5.4. Выявление зон стабильности и нестабильности в цветках Brassicaceae

Обобщая рассмотренные выше сведения о структуре цветка, необходимо отметить, что наиболее частым отклонением от типичного строения является редукция коротких тычинок. Она происходит как в цветках дикого типа у *Arabidopsis*,



**Рис. 4.46.** Распределение областей стабильности (показаны синим) и нестабильности (розовые; насыщенный цвет – высокая степень нестабильности) в типичном для Brassicaceae цветке *Arabidopsis*

так и у мутантов *apetala 2*. Кроме того, в роде *Lepidium* описаны виды, для которых цветок без коротких тычинок является типичным (Lee et al., 1999) (рис. 4.42).

Достаточно часто происходит выпадение лепестков из состава цветка, как это отмечено для *Arabidopsis* (мутанты *apetala 2*), так и для *Lepidium ruderales* (Bowman et al., 1999).

Латеральные чашелистики и длинные тычинки могут исчезать из состава цветка только при сильных нарушениях программ развития, как, например, у мутантов *apetala 2* с высокой экспрессивностью (Kunst et al, 1989).

Наиболее стабильными регионами цветка оказываются медианные чашелистики и два плодolistика в центре цветка, которые сохраняются в цветке почти всегда. (Распределение стабильных и нестабильных зон цветка см. рис. 4.46.)

Отметим, что зоны нестабильности в цветке у рассмотренных двудольных объектов находятся в трансверсальном положении, тогда как у *Iris* (однодольное растение) – в адаксиальном (рис. 4.36). У крестоцветных брактеей и брактелолы, как правило, не развиваются, однако, применяя подходы, разработанные в главе 3, можно

дополнить диаграмму фантомными предлистьями и крипточеским кроющим листом (показано на рис. 4.46 пунктиром). Видно, что две симметричные зоны нестабильности соответствуют позиционным сигналам от двух фантомных предлистьев (у ирисов – позиционный сигнал от одного предлиста). Положение кроющего листа в обоих случаях (*Iris* и *Arabidopsis*) соответствует наиболее устойчивым регионам цветка.

#### 4.2.6. Особенности разметки структур с терминированным ростом

Под разметкой мы понимаем процесс определения типа и положения органов цветка, предшествующий закладке (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, Юрцева, 2007; Чуб, 2008б). Важно отметить, что порядок закладки и развития органов может не совпадать с порядком разметки органов. Так, при одном и том же относительном расположении органов в цветке у *Cruciferae*, динамика их закладки различна. Для *Iberis L.* характерен строго акропетальный порядок закладки: лепестки, короткие тычинки, а затем – длинные (Erbar, Leins, 1997). У *Arabidopsis* Heynh. после венчика закладываются длинные тычинки, а короткие несколько запаздывают в развитии (Smyth et al., 1990). В том же порядке развивается цветок у *Fibigia* Medik. (Erbar, Leins, 1997). У *Cochlearia L.* весь андроцей закладывается одновременно после венчика, а у *Cardaria* Desv. – все тычинки закладываются одновременно с венчиком. Любопытно, что у *Alyssum L.* первыми появляются примордии коротких тычинок, после них закладываются лепестки, и в последнюю очередь – длинные тычинки (Erbar, Leins, 1997).

Для сем. Papilionaceae также получены аналогичные данные (Prenner, 2004a; 2004b), показывающие, что наблюдаемый порядок развития органов может различаться, тогда как дефинитивная структура, заданная позиционными сигналами, оказывается весьма консервативной.

Подчеркнём, что во всех приведенных примерах позиционная информация, полученная органами при разметке, совпадает. Таким образом, мы вправе предположить, что механизм разметки цветка универсален для Brassicaceae, несмотря на всё многообразие наблюдаемой динамики закладки органов.

Заметим, что самыми стабильными положениями в цветке *A. thaliana* оказываются положения адаксиального и абаксиального чашелистиков и положения карпелл (см. раздел 4.2.5.4). Мы (Чуб, Пенин, 2004) предполагаем, что именно эти органы размечаются первыми. Между медианными чашелистиками остаются «вакантные места» для разметки латеральных чашелистиков. Увеличение размеров меристемы у мутантов *clv 1*, *clv 2* и *clv 3* приводит к тому, что вакантное пространство между медианными чашелистиками увеличивается. Это в свою очередь приводит к увеличению числа чашелистиков и их смещению из латеральных позиций в тангентальные (рис. 4.43). Если ниже по оси происходит разметка достаточно крупных филломо (как у мутантов *ap 1*), то вакансий для латеральных чашелистиков не остается, и они не развиваются.

Лепестки у всех изученных мутантов правильно чередуются с чашелистиками, возникая в областях доступного пространства, лежащих между чашелистиками. Аналогичные четыре вакантные положения возникают при разметке предлистьев – второй пары листьев у мутантов *ap 1*, причём эти положения могут заполняться как зелёными листьями (в нижней части соцветия), так и лепестками (в верхней части). Уменьшение размеров или полное исчезновение латеральных чашелистиков у мягких аллелей *ap 2* (Kunst et al., 1989) коррелирует с исчезновением лепестков. Однако пока ещё не ясно, какой процесс приводит к элиминации лепестков: сокращение пространства разметки или нарушение программы развития лепестков.

При увеличении числа лепестков у мутанта *ag* (рис. 4.45) положение каждого нового лепестка зависит от положения уже существующих (размеченных на данный момент). Сохраняется лишь ближний порядок в расположении лепестков, а на большом протяжении лепестки могут образовывать спираль. Таким образом, для околоцветника (и только для него!) мы можем принять гипотезу К. Уордлоу (Wardlow, 1957) о последовательной центрипетальной разметке.

Гинецей, как правило, образует перегородку в медианной плоскости, и карпеллы правильно чередуются с медианными чашелистиками (рис. 4.40; рис. 4.41). Мы (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, 2008б) предполагаем, что причину ука-

занного чередования органов следует искать в порядке разметки: позиционная информация для карпелл возникает сразу после определения положения первой пары чашелистиков. Разметка гинецея должна произойти в строго определённый момент между формированием позиций для первых чашелистиков, но до инициации вторых чашелистиков. Незначительное изменение времени разметки повлечет за собой скачкообразное изменение положения органов.

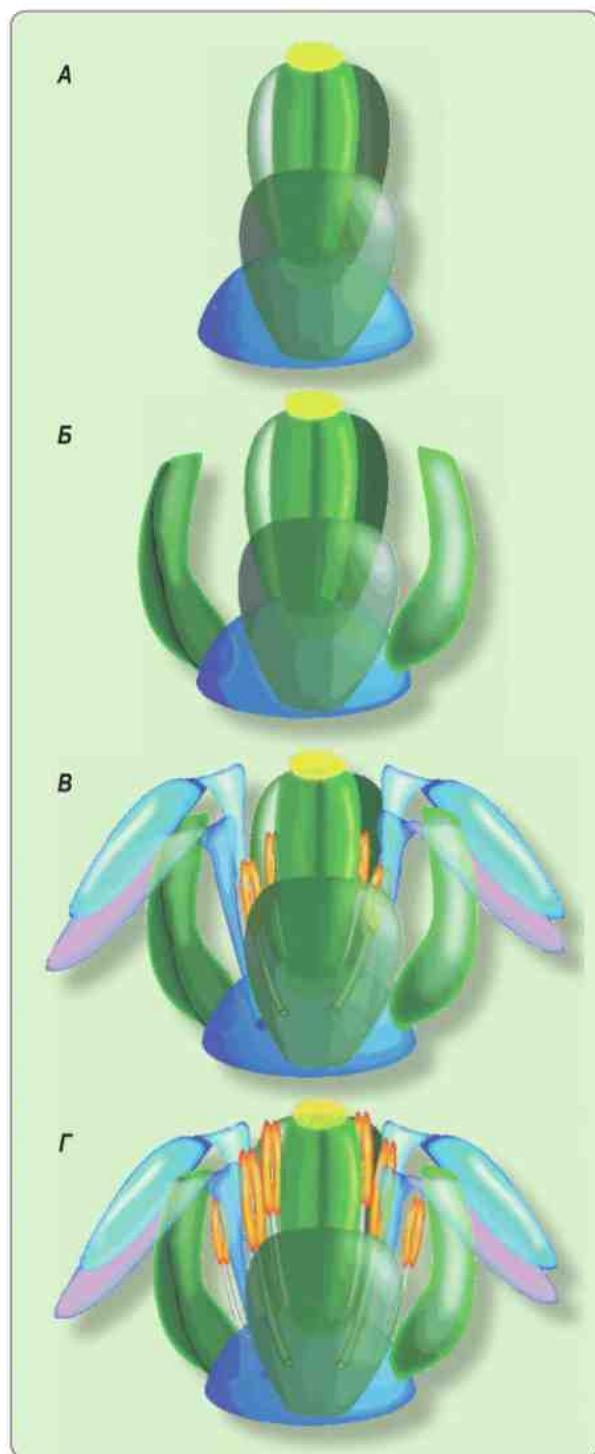
Увеличение пространства разметки при мутациях *clv 1*, *clv 2* и *clv 3* вызывает появление новых карпелл. Видимо, случайное увеличение размеров флоральной меристемы у крестоцветных приводит к появлению тетрамерного гинецея, который не совсем обоснованно считают атавизмом (см. обзор Brückner, 2000). Уменьшение размеров меристемы должно приводить к сокращению пространства разметки и выпадению одного или обоих плодолистиков, что и наблюдается, например, у мутантов *wushel* (Mayer et al., 1998; Carles et al., 2004).

Результаты, полученные при генетическом удалении клеток, которые станут лепестками и тычинками у *Arabidopsis* (Day et al., 1995) не противоречат предлагаемой гипотезе о порядке разметки (Чуб, Пенин, 2004). Гинецей получает позиционную информацию от чашелистиков, а не от лепестков и тычинок, поэтому удаление из структуры цветка этих органов оказывается несущественным для определения позиций и дальнейшего развития гинецея.

Структура гинецея непосредственно влияет на андроцей. Так, положение пар длинных тычинок совпадает с положением швов в формирующемся стручке *Arabidopsis* (рис. 4.40–4.44). Если число карпелл увеличено (рис. 4.43; рис. 4.44), то возрастает число длинных тычинок, причём их положение относительно карпелл оказывается стабильным, и не зависит от числа органов околоцветника. Если меняется не число, а положение карпелл (рис.4.43), длинные тычинки также смещаются.

Уменьшение числа тычинок, которое наблюдается у мутантов *ap 2* (Kunst et al., 1989; Crone, Lord, 1994), не влечёт за собой уменьшения числа карпелл.

Эти факты говорят о том, что длинные тычинки в цветке крестоцветных получают позиционную информацию от гинецея, а не наоборот. Более того, положение и число лепестков



**Рис. 4.47.** Порядок инициации органов цветка у *Arabidopsis thaliana* в соответствии с гипотезой о биполярной разметке. Для наглядности показаны органы, которые разовьются из соответствующей группы клеток после закладки. Последовательность этапов см. в тексте

оказывается не важным. Интересно отметить, что аналогичные явления (строгая корреляция в расположении органов гинецея и тычинок, независимое варьирование мерности околоцветника из органов, правильно чередующихся в кругах) можно наблюдать и на других объектах, которые не относятся к крестоцветным (см. разделы 4.2.2 и 4.2.3). Число коротких тычинок не оказывает заметного влияния на структуру цветка. Обычно они противолежат карпеллам и находятся в медианной плоскости (рис.4.40). При увеличении размеров меристемы появляются новые вакансии для разметки коротких тычинок, которые иногда реализуются при развитии как филанты или как полноценные короткие тычинки. Мы (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006) предполагаем, что короткие тычинки размещаются последними и на их расположение оказывают влияние остальные органы (рис. 4.43).

Для объяснения возникновения новых вакансий (доступного пространства) между гинецеем и околоцветником можно выдвинуть две гипотезы.

1. Интеркалярный рост флорального примордия приводит к увеличению пространства разметки.
2. Зоны ингибирующего влияния уже размеченных органов уменьшаются во времени.

Различить эти две гипотезы пока невозможно, поскольку оба фактора действуют одновременно.

Обобщив изученные корреляции в структуре цветка *Arabidopsis*, мы (Чуб, Пенин, 2004) предлагаем следующий порядок разметки органов у крестоцветных (рис. 4.47): 1) абаксильный и адаксильный чашелистики; 2) карпеллы; 3) латеральные чашелистики; 4) длинные тычинки/лепестки; 5) короткие тычинки. При этом в цветке существуют две зоны: зона акропетальной разметки (включает доступное пространство для органов чашечки и венчика, геометрически представлено «поясом» в пространстве меристемы) и зона базипетальной разметки (включает доступное пространство для органов гинецея и андроцея, геометрически представлено полярной «шапочкой» в пространстве меристемы). Отметим, что в рамках разрабатываемой гипотезы разметка осуществляется в двух направлениях, т. е. биполярно.

Выдвинутые положения о разметке цветка характерны для многих структур с дефинитив-



ным (терминированным) ростом. Однако мы (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, Юрцева, 2007) не склонны распространять высказанные гипотезы о разметке на все без исключения таксоны цветковых растений. Вполне возможно, что конкретные границы и состав зон акропетальной и базипетальной разметки могут заметно отличаться. Для того чтобы сделать корректные выводы о характере разметки, необходимо выявить полиморфизм в строении цветков, определить зоны стабильности и нестабильности в пространстве цветка, показать строгие корреляции в расположении органов.

Таким образом, анализ полиморфизма структуры цветка у ряда объектов показал, что система постулатов, положенная в основу моделирования филлотаксиса вегетативных осей с недетерминированным ростом (см. раздел 4.1.1) недостаточна для моделирования цветков. Для построения на основе физиологических принципов виртуального цветка и изучения механизмов реализации позиционной информации при терминированном росте необходимо дополнительно ввести в модель зону базипетальной разметки.

### 4.3. Математическое моделирование цветка *Arabidopsis thaliana*

#### 4.3.1. Дополнительные постулаты, введённые для моделирования цветка

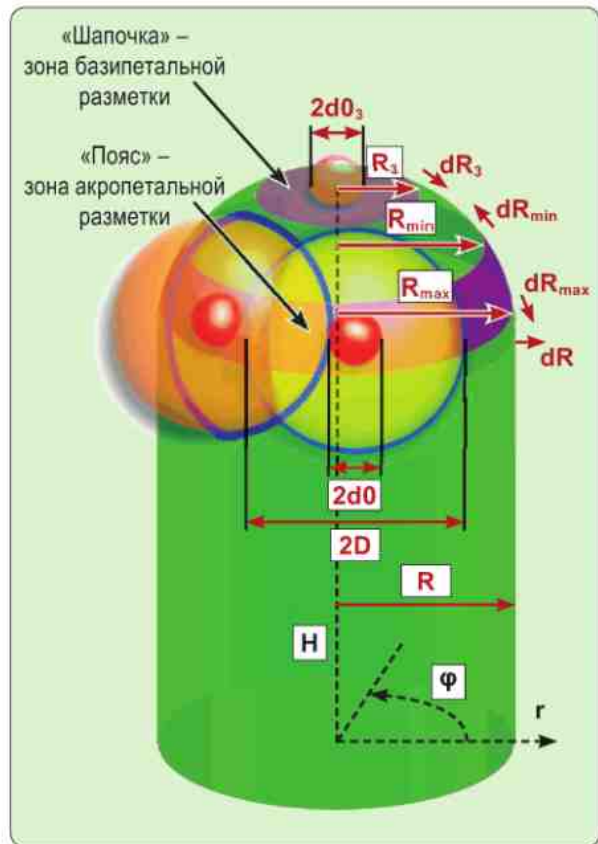
Для изучения позиционных сигналов в структурах с терминированным ростом и биполярной разметкой в нашу модель (Алексеев и др., 2005) необходимо ввести дополнительные аксиоматические правила, определяющие положение органов в зоне базипетальной разметки – «шапочке» (рис. 4.48; табл. 4.1).

**VIII.** Дополнительная зона базипетальной разметки, компетентная к инициации примордиев, располагается на апексе меристемы и ограничена радиусом  $R_3$ .

**IX.** Новый примордий с номером  $N$  в модели размечается также тогда, когда на поверхнос-

ти меристемы в зоне разметки, заданном в цилиндрической системе координат  $(\varphi, r, H)$  условием  $r \leq R_3$  (т. е. в «шапочке»), найдётся такая точка  $P_N$  (медиана примордия), такая, что все точки  $d\theta_N$ -окрестности точки  $P_N$  принадлежат зоне разметки, но ни одна точка из  $d\theta_N$ -окрестности точки  $P_N$  не принадлежит ни одной из  $D_K$ -окрестностей, где  $K$  – номера примордиев в порядке разметки, причём  $K < N$ .

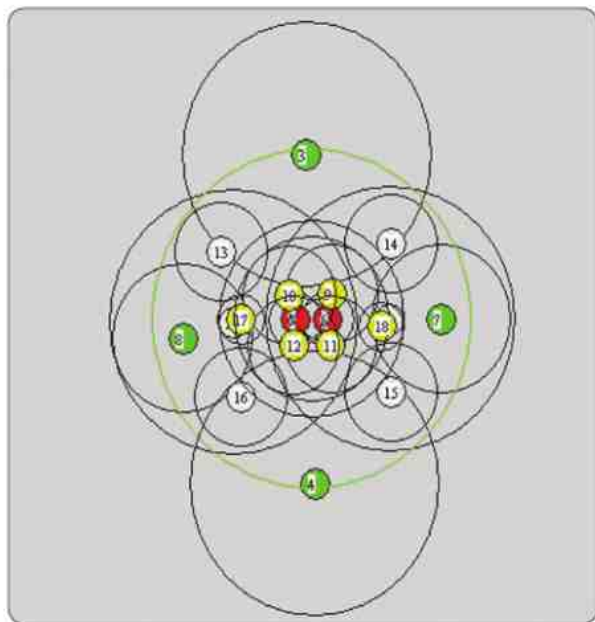
**X.** После инициации органа в зоне базипетальной разметки («шапочке») угловая и радиальная координаты точки  $P_N$  остаются постоянными ( $\varphi = \text{const}$ ,  $r = \text{const}$ ), тогда как координата высоты ( $H$ ) меняется так, чтобы точка  $P_N$  (медиана примордия) по мере роста все время лежала на поверхности полушферы, аппроксимирующей меристему.



**Рис. 4.48.** Дополнительные правила инициации примордиев в зоне базипетальной разметки («шапочке»). Объяснения в тексте (по Алексеев и др., 2005)

Введённые правила основаны на анатомических наблюдениях за структурой меристемы при переходе к цветению (Чайлахян, 1988; Kwiatkowska, 2008). Граница между центральной и периферической зонами исчезает, и в разметке, по-видимому, участвует также апикальная часть флоральной меристемы (см. раздел 1.2.1). Как показали наблюдения над недавно выделенными мутантами *Arabidopsis* (Carles et al., 2004; Prunet et al., 2008), для правильной терминции развития цветка необходима экспрессия генов *REBELOTE*, *SQUINT* и *ULTRAPETALA 1*, начиная со стадии 3, на которой возникают примордии чашелистиков, до стадии 6, когда длинные тычинки дифференцируются на тычиночную нить и пыльник. Периодизацию развития цветка *Arabidopsis* см. в работе (Smyth et al., 1990). Это означает, что разметка апикального домена флоральной меристемы должна состояться именно в этот период видимого развития примордия цветка. Можно предположить, что анатомическая закладка чашелистиков и разметка гинцея – синхронные события в процессе морфогенеза (Чуб, Пенин, 2004; см. также раздел 4.2.6).

В соответствии с новыми аксиоматическими правилами в интерфейсе программы «Филлотаксис»



**Рис. 4.49.** Результаты моделирования типичного цветка у крестоцветных на примере *Arabidopsis thaliana* дикого типа в рамках гипотезы о биполярной разметке

«сис» добавлены дополнительные исследуемые параметры, вводимые пользователем в окно таблицы параметров моделирования. К новым параметрам относится радиус  $R_3$  зоны базипетальной разметки («шапочки»), который может во времени изменяться со скоростью  $dR_3$ , смещая границы зоны (рис. 4.48). Органы, размечаемые в пространстве зоны базипетальной разметки, характеризуются набором значений параметров минимального доступного пространства  $d\theta_3$ , а также параметрами ингибирующего влияния  $D_{\min 3}$ ,  $D_{\max 3}$  и  $tD_3$  (для сравнения см. разделы 4.1.1 и 4.1.2, а также табл. 4.1).

В окне органов управления программой «Филлотаксис» добавлены дополнительные возможности: **1)** разметка только в «поясе»; **2)** разметка только в «шапочке»; **3)** одновременное использование обеих зон разметки.

#### 4.3.2. Конкурирующие гипотезы о разметке цветка

##### 4.3.2.1. Модель униполярной акропетальной разметки (гипотеза Уордлоу)

В литературе встречаются две гипотезы, объясняющие процесс определения положения органов цветка. По гипотезе К. Уордлоу (Wardlaw, 1957) определение положения органов цветка (разметка) происходит в акропетальном порядке. Каждый новый круг для своего развития должен получить сигнал из внешнего круга. В рамках теории разметки эту гипотезу можно переформулировать как гипотезу об униполярной разметке, осуществляющейся в акропетальном порядке. При этом функционально активной (компетентной) будет только одна из зон, введённых в нашу модель, а именно – зона акропетальной разметки или «пояс» (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, 2008б).

Согласно модели униполярной акропетальной разметки, инициация органов цветка ничем принципиально не отличается от возникновения филломов на вегетативной оси (см. раздел 4.1). Хотя гипотеза Уордлоу (Wardlaw, 1957) противоречит ряду наблюдений о пространственных корреляциях в цветках (см. разделы 4.2.2.3 и 4.2.5), её можно рассматривать как одну из конкурирующих гипотез, нуждающихся в проверке средствами вычислительного эксперимента.

#### 4.3.2.2. Модель биполярной разметки

Согласно второй гипотезе, в процессе развития цветка сначала происходит разметка положения органов в пространстве и только после этого – закладка соответствующих органов (Holder, 1979). При этом можно предположить, что разметка органов околоцветника происходит в акропетальном порядке, а разметка генеративных органов – в базипетальном (рис. 4.49).

Вторая гипотеза, основанная на анализе полиморфизма цветков растений *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутантов *agamous* и *apetala 2*, предполагает, что органы, проявляющие большую стабильность, первыми получают позиционную информацию, а наименее стабильные – последними (см. раздел 4.2.6).

В качестве эмпирического подтверждения гипотезы о биполярной разметке можно рассматривать эксперименты по генетическому аблации (genetic ablation) органов околоцветника и тычинок (Day et al., 1995). В генно-инженерной конструкции к промотору *AP 3* – одного из генов В-класса (активен в той части меристемы, которая предназначена для формирования венчика и андроцея) был присоединён кодирующий участок гена дифтерийного токсина. При активации промотора определённые клетки флоральной меристемы погибают.

Если верна гипотеза об униполярной разметке (Wardlaw, 1957), то позиционный сигнал не сможет достичь центральной части цветка, поскольку все клетки, которые могли бы его передать, находятся ниже (базальнее) и при этом погибают.

На самом деле в центре цветка наблюдалась закладка плодolistиков (Day et al., 1995). Хотя у этих растений отсутствуют органы второго и третьего кругов (лепестки и тычинки), плодolistики формируются на прежнем месте и в таком же количестве, что и у растений дикого типа. Это означает, что положение плодolistиков не зависит от положения (наличия) лепестков и тычинок. Данные, полученные в работе (Day et al., 1995), подтверждают наше теоретическое положение о том, что на момент инициации лепестков и тычинок в центре цветка уже произошла разметка плодolistиков (Чуб, Пенин, 2004).

Таким образом, модель биполярной разметки предполагает участие двух зон в формировании цветка: и «пояса» (см. раздел 4.1.1.4), и «шапоч-

ки» (см. раздел 4.3.1). Это предположение подтверждено многочисленными наблюдениями о корреляции расположения плодolistиков и ближайшего круга тычинок, что говорит о базипетальном распространении позиционных сигналов от гинцея к андроцею у ряда видов растений (см. разделы 4.2.2.3 и 4.2.5). Несмотря на это, гипотеза о биполярной разметке нуждается в дальнейшей количественной проверке средствами вычислительного эксперимента. Её можно рассматривать как одну из конкурирующих гипотез, которую нельзя принять *a priori*.

Отметим, что гипотеза об униполярной акропетальной разметке (Wardlaw, 1957) не достаточно обоснована, и нуждается в проверке путём вычислительного эксперимента.

#### 4.3.3. Моделирование типичного цветка

Можно выделить три основных принципа подбора параметров органов в ходе компьютерного эксперимента.

1. Начальный размер зоны ингибирующего влияния органа ( $D_{\min}$ ) обратно пропорционален количеству органов в круге и прямо пропорционален объёму свободного места для его образования, которое определяется параметрами  $R_{\min}$ ,  $R_{\max}$ ,  $R_3$ , а также зонами ингибирующего влияния других органов на момент образования текущего органа ( $D/tD$ ). При подборе этого параметра остальные параметры не изменяются, так как время между разметкой органов одного круга стремится к нулю.
2. Конечный размер зоны ингибирующего влияния органа ( $D_{\max}$ ) зависит от положения органов в кругах, образующихся позже данного, т. е. зоны влияния органов должны обеспечить однозначное положение органов следующего круга на момент разметки этих органов.
3. Все параметры для органов одного типа одинаковы.

На первом этапе моделирования необходимо было подобрать такое значение параметра  $D$ , которое позволяет правильно расположить медианные и латеральные чашелистики и все последующие органы цветка.

Изначально исходили из предположения о наличии двух фантомных предлистьев в трансвер-

зальном положении, инициирующих листовую серию цветка (см. раздел 4.2.5.4). Для получения супротивного листорасположения опирались на данные, полученные при моделировании филлотаксиса вегетативных осей (см. раздел 4.1.4). Оптимальным оказалось значение  $D = 1,6$  (при  $d_0 = 0,1$ ;  $R = 1$ ;  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ ). Тогда и фантомные предлистья и следующие за ними медианные чашелистики занимают характерные позиции.

Чтобы доступное пространство для разметки лепестков приняло конфигурацию из четырёх площадок, правильно чередующихся с чашелистиками, необходимо уменьшить размеры зоны ингибирующего влияния для латеральных чашелистиков ( $D = 0,9$ ).

Это ещё раз подтверждает, что чашечка состоит из двух кругов, различающихся по физиологическому ответу на повреждение генов А-класса. Именно такая интерпретация была дана на основании морфологического анализа мутантов *apetala 2* (Kunst et al., 1989). Предположение, что чашечка у *Arabidopsis thaliana* состоит из одного тетрамерного круга с четырьмя одинаковыми филломами (Coen, Meyerowitz, 1991), не нашло подтверждения в рамках проведённого нами вычислительного эксперимента (Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006).

Если принять зоны ингибирующего влияния лепестков  $D < 0,9$ , то все они будут расположены в одном круге. При увеличении этого параметра лепестки начинают влиять друг на друга и не уместаются в один круг.

Типичная пространственная конфигурация сайтов разметки тычинок предполагает неравноценность медианных и трансверзальных положений. В вычислительном эксперименте главную посылку для этого создают неравные значения  $D$  для латеральных и медианных чашелистиков. В зависимости от размеров зон ингибирующего влияния лепестков медианные сайты могут разместить только одну или две размечающиеся тычинки. При этом для размещения пары длинных тычинок взаимное ингибирующее влияние в момент инициации должно быть ещё меньше, чем у лепестков ( $D_{\min 3} = 0,3$ ;  $D_{\max 3} = 0,6$ ;  $tD_3 = 0,1$ ).

При анализе гипотезы Уордлоу (Wardlaw, 1957), когда все органы размечаются в «поясе» (зоне акропетальной разметки), не удалось подобрать устойчивого решения для андроцея и гинецея. Даже при небольшом варьировании

параметров положение плодolistиков сильно отклонялось от трансверзального, а наилучшее решение для плодolistиков отклонялось приблизительно на  $30^\circ$  от идеального значения.

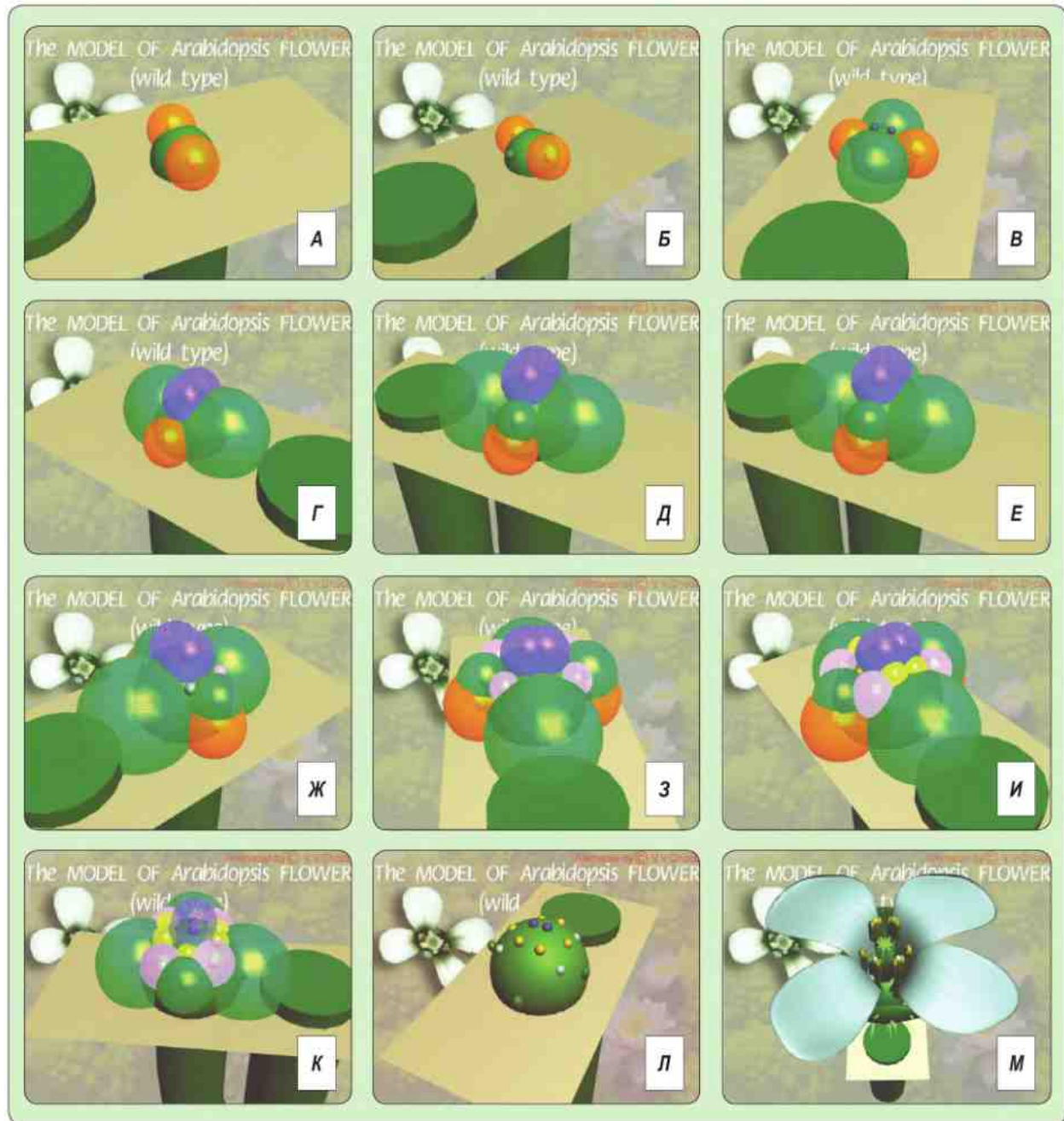
Вариант биполярной разметки дал приемлемые решения. Для его реализации пришлось предположить, что с момента инициации первых чашелистиков флоральная меристема растёт изодиаметрически ( $dR = 1$ ), а рост в длину остановлен ( $dH = 0$ ). В соответствии с предложенной моделью считали, что плодolistики размечаются сразу после медианных чашелистиков и имеют динамические зоны ингибирующего влияния ( $D_{\min 3} = 0,15$ ;  $D_{\max 3} = 0,5$ ;  $tD_3 = 1$ ). Все органы как гинецея, так и андроцея размечаются в «шапочке» (зоне базипетальной разметки). Два варианта реализации позиционной информации в цветке *Arabidopsis*, полученные в результате моделирования, показаны на рис. 4.49 и 4.50.

Трансверзальное положение плодolistиков определяется зонами ингибирующей активности медианных чашелистиков, распространяющихся на «шапочку». Поэтому плодolistики обычно чередуются с медианными чашелистиками.

В вычислительном эксперименте  $R_3$  постепенно возрастает от 0,3 (в момент разметки гинецея) до 0,5 (в момент закладки длинных тычинок) и 1,0 (при окончании разметки цветка). Сайты для инициации длинных тычинок имеют вытянутую форму, определяемую границами зон ингибирующего влияния плодolistиков со стороны апекса и неравными зонами ингибирующего влияния, созданными чашелистиками и лепестками (см. выше).

Сайты для разметки коротких тычинок возникают последними в силу расширения «шапочки» (увеличения  $R_3$ ) и однозначно определяются зонами ингибирующего влияния всех уже иницированных органов цветка (рис. 4.49).

Ещё раз подчеркнём, что для создания корректной модели необходимо было принять, что размеры зон ингибирующего влияния ( $D$ ) не одинаковы для разных типов органов (Алексеев и др., 2005). Вероятно, это является следствием физиологической неравноценности органов, которая проявляется в момент разметки в различной акцепторной силе, и соответственно, в разной величине «бассейна сбора» ауксинов и расстояния, на которое распространяется ингибирующий сигнал. Эта особенность была теоретически предсказана на основании неперно-



**Рис. 4.50.** Результаты математического моделирования цветка *Arabidopsis thaliana*. **А** – разметка трансверсальных фантомных прицветничков (предлстьев цветка), которые в дальнейшем не развиваются. **Б** – разметка медианных чашелистиков. **В, Г** – активация зоны базипетальной разметки и инициация плодолостиков в доступном пространстве «шапочки». **Д** – инициация латеральных чашелистиков в зоне акропетальной разметки («в поясе»). **Е, Ж** – возникновение доступного пространства для лепестков в результате радиального роста меристемы (увеличение  $R$  при  $dR > 0$ ). **З** – разметка лепестков. **И** – разметка длинных тычинок в медианных сайтах (в свободном пространстве зоны базипетальной разметки). **К** – разметка коротких тычинок. **Л** – позиционная информация цветка определена полностью. **М** – закладка примордиев и развитие органов. Красным цветом обозначены криптические предлстья, зелёным – чашелистики, голубым – лепестки, жёлтым – тычинки, синим – карпеллы (плодолостики). Зоны ингибирующего влияния органов показаны сферами соответствующего цвета

дического органотаксиса цветка (см. раздел 4.2) и подтверждена в рамках проведённого вычислительного эксперимента (Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006).

Таким образом, математическое моделирование показало, что наилучшая аппроксимация к органотаксису реального цветка возможна только в рамках биполярной модели, постулирующей наличие двух зон разметки: акропетальная («пояс») и базипетальная («шапочка»).

#### 4.3.4. Моделирование органотаксиса в уклоняющихся случаях

Наиболее частое отклонение в строении цветка крестоцветных – исчезновение одной или обеих коротких тычинок, замена группы из двух длинных тычинок одной, а также вставка дополнительной (третьей) тычинки в один из сайтов разметки андроеца (см. раздел 4.2.5.1; рис. 4.41). На основе предложенной модели (Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006; Чуб, 2008б) можно предсказать следующие возможные отклонения при разметке органов андроеца.

**Сокращение времени разметки.** Уменьшение времени разметки  $t$  коррелирует с сокращением объёма флоральной меристемы и размеров зоны, компетентной к разметке органов цветка.

К этой группе отклонений, которые в вычислительном эксперименте моделируются при остановке алгоритма на более ранних этапах, относятся такие случаи, как редукция одной или двух коротких тычинок. Делеция круга лепестков может быть моделирована в данной системе без удаления длинных тычинок (см. полиморфизм строения цветка у *Lepidium*; рис. 4.41). Это означает, что сокращение последних этапов образования органов может происходить независимо и в «поясе» (зоне акропетальной разметки), и в «шапочке» (зоне базипетальной разметки).

При задержке расширения или деформации «шапочки» ( $R_3$ ) в вычислительном эксперименте происходит заполнение сайта разметки андроеца одной длинной тычинкой (вместо типичного заполнения двумя тычинками). При этом формирование второй пары длинных тычинок может происходить нормально.

Предельным наблюдаемым случаем в этой группе являются цветки *Lepidium rudérale* L.

(рис. 4.41), у которых редуцированы как лепестки, так и короткие тычинки.

На конфигурацию доступного пространства для разметки андроеца также оказывает большое влияние соотношение зон ингибирующей активности медианных и латеральных чашелистиков (см. раздел 4.3.2).

**Увеличение доступного пространства меристемы.** При увеличении параметров  $dR$ ,  $dR_3$ ,  $dR_{\min}$  и  $dR_{\max}$  на момент разметки соответствующего типа органов возможно общее увеличение объёма флоральной меристемы и/или увеличение размеров доступного пространства для инициации новых органов. Это приводит к увеличению числа органов, размещённых в соответствующих областях флоральной меристемы.

Рассматривая доступное пространство для разметки андроеца, можно отметить, что в следствии принципа экономии пространства (см. разделы 2.2.4 и 4.1.1) происходит смещение длинных тычинок дальше от плоскости медианы так, что их зоны ингибирующего влияния в рамках вычислительного эксперимента препятствуют разметке коротких тычинок, что часто наблюдается в реальных цветках (см. рис. 4.41).

При дальнейшем увеличении доступного пространства для разметки андроеца возможно возникновение двух симметричных относительно трансверсальной плоскости позиций, каждая из которых может быть заполнена дополнительной (третьей) длинной тычинкой, что и наблюдается в некоторых цветках у *Arabidopsis thaliana* дикого типа (см. раздел 4.2.5.1). Это явление аналогично заполнению сайтов разметки тычинок у Polygonaceae (Юрцева, Чуб, 2005; см. также раздел 4.2.3.5). Следует отметить, что позиционные сигналы тычинок, формирующихся в этих позициях, препятствуют разметке коротких тычинок, вследствие этого в цветках крестоцветных с группами по три тычинки образования коротких тычинок обычно не происходит (рис. 4.41).

Если увеличивать исходное значение  $R$  при моделировании, возникнут новые вакансии для заполнения органами околоцветника. В случае, когда в вычислительном эксперименте после инициации медианных чашелистиков заданы достаточно большие значения  $dR$  в момент остановки линейного роста ( $dH = 0$ ), возникает довольно большое доступное пространство для разметки гинецея, что позволяет разместить дополни-

тельные плодолистики. По-видимому, именно эти изменения объёма меристемы, приводящие к независимой вариации мерности в кругах околоцветника и гинецея, характерны для мутантов из серии *clavata* (см. раздел 4.2.5.2).

Зоны ингибирующего влияния плодолистиков и скорость увеличения зоны базипетальной разметки (зависит от  $dR_3$  в модели) создают определенный пространственный паттерн доступного пространства для разметки андроеца. Соответствующие вакантные сайты размещаются при моделировании в строгом чередовании с плодолистиками (но не с органами околоцветника!). В зависимости от конфигурации зон ингибирующего влияния чашелистиков, лепестков и уже инициированных длинных тычинок в цветке мутантов из серии *clavata* возникают позиции для коротких тычинок, которые легко теряются при сокращении времени разметки.

Таким образом, ведущими факторами, определяющими реализацию позиционной информации в цветках, являются общее время развития, интенсивность пролиферации клеток, размеры зоны ингибирующего влияния отдельных органов и границы зон, компетентных к инициации органов в пространстве меристемы. Изменение любого из этих параметров (равно как и замена органа одного типа на орган другого типа, генерирующий потоки ауксинов с иной конфигурацией) приводит к значительным изменениям во взаимном расположении органов цветка.

#### 4.3.5. Применение модели для анализа строения цветка у мутантов

Согласно развиваемому подходу, корректной можно считать модель, в рамках которой можно произвести аппроксимацию всех наблюдаемых структур цветков при помощи двух преобразований: сокращения/увеличения пространства–времени развития и изменения порядка разметки органов разных типов.

Основные предпосылки для создания модели цветка мутанта *agamous*: **1)** наличие неопределенно большого числа органов околоцветника (недетерминированный рост); **2)** отсутствие генеративных органов, размечающихся в «шапочке»; **3)** зависимость положения чашелистиков от числа нижележащих лепестков у *Arabidopsis thaliana*. Для создания корректной

модели такого цветка необходимо допустить отсутствие у него зоны базипетальной разметки – «шапочки» ( $R_3 = 0$ ). Это допущение прямо вытекает из концепции мерности / полноты (см. раздел 4.2.4), а также из наблюдений за цветками с недетерминированным ростом (см. раздел 4.2.5.3; рис. 4.45). Кроме того, важно подчеркнуть, что при формировании цветка активность генов В-класса периодически изменяется вдоль оси цветка, что приводит к периодической инициации чашелистиков (низкая активность генов В-класса) и лепестков (высокая активность генов В-класса).

Действительно, приняв указанные допущения, можно построить модель, в которой органы околоцветника неограниченно формируют круги органов. При этом из-за систематически происходящих колебаний параметров состав и положение органов варьируют тем больше, чем дольше продолжается рост. Таким образом, моделирование цветка у мутанта *agamous* показало, что только гипотеза об исчезновении «шапочки» (зоны базипетальной разметки) для этих мутантов приводит к адекватному результату в вычислительном эксперименте. При этом в силу недетерминированного роста флоральной меристемы доступное пространство для инициации дополнительных органов околоцветника всё время возникает *de novo*.

Таким образом, на основании созданной модели можно утверждать, что у мутанта *agamous* не происходит гомеозисной замены, как это предполагалось в исходной версии ABC-модели (Coen, Meyerowitz, 1991). Одной из функций гена *AGAMOUS*, проявление которой предвещает развитие генеративных органов, является формирование места для их формирования – зоны базипетальной разметки («шапочки»), что приводит к терминализации роста оси цветка. Это также согласуется с эмпирическими данными (Gustafson-Brown et al., 1994; Bowman et al., 1993; Weigel, Meyerowitz, 1993; Sieburth et al., 1995).

Зеркальный случай наблюдается у мутантов по гену *apetala 2*. Так, у аллелей *apetala 2* с сильной экспрессивностью мутантного признака число плодолистиков и тычинок весьма сокращено или же тычинки вообще отсутствуют, органы околоцветника не развиваются. Для создания корректной математической модели цветка у *apetala 2* необходимо допустить преждевременную терминализацию роста оси цветка и кор-

релятивное сокращение количества органов, формирующихся в обеих зонах разметки. Таким образом, одна из функций гена *APETALA 2*, предваряющая остальные, – это поддержание пролиферативной активности зон разметки, вероятно, за счёт негативной регуляции гена *AGAMOUS* (Weigel, Meyerowitz 1993; Jofuku et al., 1994). Итак, у мутанта происходит сокращение количества органов в цветке, т. е. гомеозисных замен также не наблюдается.

В отличие от мутантов по генам А- и С-классов (*APETALA 2* и *AGAMOUS* соответственно) у мутантов по генам В-класса (*APETALA 3*) сохраняется число и положение органов цветка, а модель эквивалентна модели цветка дикого типа. Это свидетельствует о гомеозисной природе замен органов у мутантов по этим генам. Впрочем, у *ap 3* речь не идёт о полной замене тычинок на плодolistики. Для мутантов *ap 3* характерно частичное изменение тычинок, у которых в верхней части связника образуется рьльцевая ткань с папиллами. Лишь при повышении температуры выращивания до +27 °С происходит образование плодolistиков в верхних частях тычинок. У мутанта *pistillata*, наоборот, из-за полной замены андрoцея плодolistиками возникают сильные искажения структуры цветка (Bowman et al., 1989).

Таким образом, становится понятным, почему ABC/ABCDE-модель определения типа органа цветка, базирующаяся на предположении о гомеозисной природе генов всех трёх классов, не предсказывает число и положение органов цветка в случае мутаций. Ведь физиологические механизмы реализации позиционной информации при разметке органов не включены ни в одну из версий ABC/ABCDE-моделей (Coe, Meyerowitz, 1991; Лутова и др., 2000; Soltis et al., 2007). Лишь при сочетании принципов определения типа органа и определения положения органов в пространстве цветка можно создать модель, которая будет адекватно предсказывать структуру цветков у растений с различной активностью генов, в том числе и у трансгенных растений.

К сожалению, цветок *Arabidopsis thaliana* оказался недостаточно удобным для оценки устойчивости модели. Это связано в первую очередь с крестообразной симметрией, которая накладывает существенные ограничения на построение модели. Для исследования различных вариантов

заполнения доступного пространства в процессе разметки более удобными оказались цветки с радиальной симметрией, в частности тримерные пентациклические цветки в семействе Polygonaceae.

## 4.4. Математическое моделирование цветка *Rheum*

### 4.4.1. Введение

#### 4.4.1.1. Цели вычислительного эксперимента

В соответствии с идеологией вычислительного эксперимента было решено построить модель разметки типичного полного тримерного цветка Polygonaceae с формулой  $P_{3+3}A_{6+3}G_{(3)}$ , который встречается в роде *Rheum* L. (Чуб, Юрцева, 2007). Такой цветок обладает рядом преимуществ. Во-первых, этот цветок актиноморфный, с хорошо выраженной круговой структурой, что облегчает моделирование. Во-вторых, он полный: тычинки внешнего круга расположены парами, что характерно для многих Polygonaceae. При моделировании можно решать задачу перехода от удвоенных тычинок к одиночным и обратно либо путем расщепления – positive dedoublement/negative dedoublement (Čelakovský, 1899), либо пространственным сдвигом тычинок двух соседних кругов в один с образованием пар в результате циклизации спирального цветка (Ronse De Craene, Smets, 1993 a, b; 1996). В-третьих, цветок аналогичной структуры встречается также у некоторых однодольных (Singh, Sattler, 1974), т. е. модели разметки, полученные на *Rheum*, могут пролить свет на механизмы изменения числа и положения органов в цветке однодольных.

По нашим предварительным данным в цветках Polygonaceae расположение тычинок внутреннего круга андрoцея коррелирует с положением гинецея. В то же время пары тычинок внешнего круга располагаются преимущественно напротив внешних листочков околоцветника (Юрцева, Чуб, 2005).

Эти закономерности позволяют предположить, что разметка флоральной меристемы у Polygonaceae идёт биполярно, т. е. в двух направ-



лениях: **1)** начиная с внешнего круга листочков околоцветника акропетально и **2)** начиная с гинцея базипетально. Однако гипотезу об униполярной акропетальной разметке цветка у гречишных нельзя отвергать *a priori*. Выбор между двумя гипотезами разметки (биполярной и акропетальной) можно осуществить только на основании результатов вычислительного эксперимента.

При моделировании были поставлены следующие задачи (Чуб, Юрцева, 2005).

1. Оценить устойчивость решений, полученных на основании гипотез об акропетальной и биполярной разметке. Модель, дающую типичный цветок при более широком варьировании параметров, считали более устойчивой.
2. Изменяя параметры модели, получить варианты строения «аномальных» форм, отклоняющихся от типичного актиноморфного тримерного цветка. Полученные на этом этапе диаграммы можно считать проверяемыми следствиями акропетальной и биполярной гипотез разметки.

После вычислительного эксперимента необходимо проверить полученные результаты наблюдением на живом объекте. В качестве модельного объекта был выбран *Rhœum*, поскольку у него часто встречаются цветки с разной мерностью и полнотой (Юрцева, Чуб, 2005). Изучение естественного многообразия цветков *Rhœum* и сопоставление его с виртуальным многообразием уклоняющихся цветков в обеих моделях, позволит сделать адекватный выбор между гипотезами о разметке цветка у *Polygonaceae*.

#### 4.4.1.2. Начальные допущения и требования, предъявляемые к модели цветка

Исходя из теоретических принципов разметки цветка можно предложить следующие стратегии моделирования.

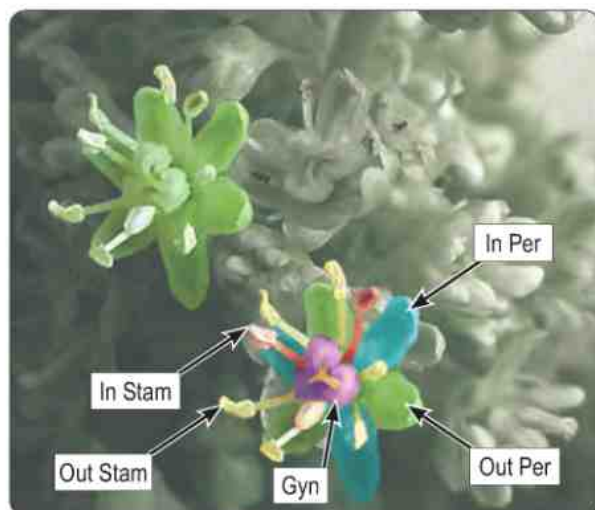
1. Разметка всех органов идёт только в акропетальном направлении (**модель А** – униполярная акропетальная).
2. Разметка околоцветника начинается в акропетальном направлении, а органы центральной части цветка размечаются базипетально (**группа моделей Б** – биполярная разметка). Эту группу моделей можно

подразделить на отдельные модели в зависимости от числа кругов, входящих в зону базипетальной разметки. **Вариант Б1** – все тычинки размечаются в зоне акропетальной разметки. **Вариант Б2** – все тычинки размечаются в зоне базипетальной разметки. **Вариант Б3** – внешний круг тычинок размечается акропетально, а внутренний – в базипетальном направлении.

Предложенные варианты моделирования составляют все теоретически возможное пространство логических возможностей для разметки цветка. Ранее было показано, что на главной оси соцветия развитие околоцветника возможно только в зоне акропетальной разметки (Пенин и др., 2002). В случае наличия развитых филломов на нижележащем участке из рассмотрения исключены ещё два формальных варианта, когда либо внутренний, либо и внешний, и внутренний круги околоцветника размечаются в зоне базипетальной разметки. Всё множество логически возможных моделей можно рассматривать как исходные конкурирующие гипотезы, между которыми необходимо сделать выбор в ходе вычислительного эксперимента.

Основной задачей вычислительного эксперимента был подбор значений параметров, при котором возникает расположение органов с углами дивергенции и расположением в кругах, близких к идеальному (типичному) тримерному цветку. При моделировании типичного полного тримерного цветка у *Polygonaceae* мы опирались на данные по моделированию мутовчатого филлотаксиса (см. раздел 4.1) (Чуб и др., 2003) и цветка *Arabidopsis thaliana* (см. раздел 4.3) (Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006).

Следуя стратегии вычислительного эксперимента, на начальном этапе за единицу измерения был принят начальный радиус меристемы, т. е.  $R = 1$ , а также минимальный размер области, достаточной для разметки органа  $d_0 = 0,1$  в обеих зонах разметки (Чуб, Юрцева, 2007). Параметры зон ингибирующего влияния были неизменными во времени ( $D_{\min} = D_{\max}$ ). Моделирование включало четыре этапа. **1).** Выдвижение конкурирующих гипотез (см. **табл. 4.3**). **2).** Построение пространства решений для тримерного круга наружных листочков околоцветника (см. **табл. 4.2**) и выбор оптимального решения для всех вариантов модели. **3).** Исследование геометрических параметров меристе-



**Рис. 4.51.** Строение цветка *Rheum tanguticum* Maxim. ex Balf. Out Per – наружный круг листочков околоцветника; In Per – внутренний круг листочков околоцветника; Out Stam – наружный круг парных тычинок; In Stam – внутренний круг листочков одиночных тычинок; Gyn – гинецей из трёх плодолистиков

мы, влияющих на мерность гинецея (раздел 4.4.2.1). 4). Построение пространства решений для варьирующих зон ингибирующего влияния тычинок и листочков околоцветника внутреннего круга.

При построении униполярной акропетальной модели использовали разметку органов только в «поясе» (зоне акропетальной разметки), передвигая во времени его границы к апексу меристемы. При построении биполярной модели органы размечались как в «поясе», так и в «шапочке» (зоне базипетальной разметки), причём верхнюю и нижнюю границы «пояса» смещали в акропетальном направлении, а границы «шапочки» – в базипетальном направлении.

В обеих моделях добивались совпадения вычисленного расположения органов с их расположением на диаграмме идеального цветка. После подбора значений параметров моделей анализировали устойчивость полученных решений, варьируя размеры зон ингибирования  $D$  для внутреннего круга листочков околоцветника и для тычинок. Более устойчивым считали такое решение, в котором углы дивергенции и распределение органов по кругам мало отличаются от типичных при широком варьировании параметров. При оценке прогностической ценности модели

предполагали, что отклонения в строении цветков в природе возникают из-за того, что в живой системе невозможно точно соблюсти пропорции между объёмом меристемы и размерами зон ингибирования органов. В соответствии с этой гипотезой мы считаем, что отклонения значений параметра  $D$  за пределы «типичного» диапазона должны вызывать искажения в строении цветка, которые можно обнаружить при наблюдении за цветками *Rheum* на живом материале.

#### 4.4.1.3. Растительный материал

В качестве объектов для исследования разнообразия цветков мы выбрали *Rheum rhabarbarum* L. и *Rheum tanguticum* Maxim. ex Balf. из трибы *Rumiceae*, подсемейства *Polygonoideae* (рис. 4.51). У этих видов структура цветка мало отличается. У *Rh. rhabarbarum* были исследованы два разных экземпляра из г. Дедовска (Истринский р-н Московской области, сбор 2004 г. – 100 цветков и 2005 г. – 200 цветков) и один экземпляр из Ботанического сада МГУ (сбор 2005 – 90 цветков), а у *Rh. tanguticum* – один экземпляр, выращенный на ст. Заколпье (Гусь-Хрустальный р-н Владимирской обл., сбор 2004 г. – 245 цветков). Цветки рассматривали под биноклем и зарисовывали диаграммы, в которых отражали положение органов.

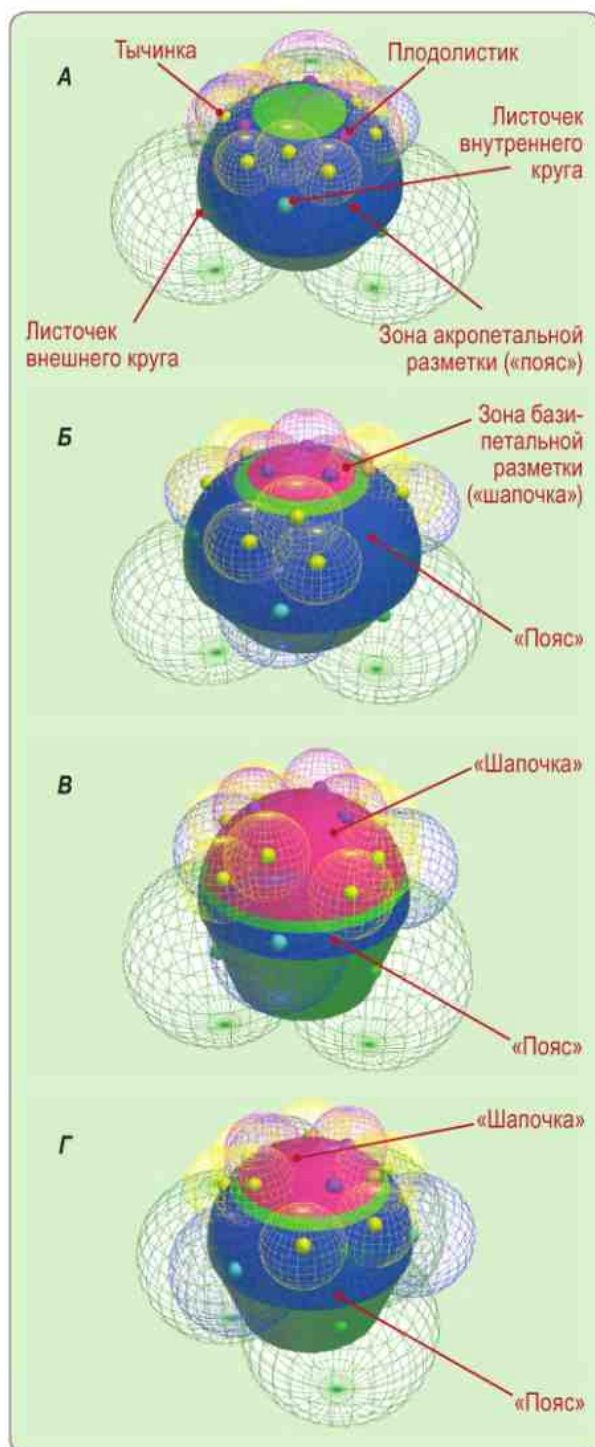
### 4.4.2. Результаты вычислительного эксперимента

#### 4.4.2.1. Моделирование внешнего тримерного круга околоцветника

Разметка внешнего круга околоцветника является кардинальным событием, влияющим на мерность цветка. Поэтому с самого начала было важно выбрать значения параметров так, чтобы расположение органов соответствовало тримерному кругу.

Из геометрических соображений мерность первого круга в модели должна зависеть от размеров «пояса», в котором размечаются органы (т. е. от  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ ), от радиуса органа  $d_0$ , от радиуса зоны ингибирования  $D$  и (в меньшей степени) от радиуса  $R$  меристемы, который изменяет кривизну поверхности зоны акропетальной разметки.





**Рис. 4.52.** Модели разметки цветка *Rheum*, согласно двум конкурирующим гипотезам в вычислительном эксперименте. **А** – униполярная модель акропетальной разметки; **Б–Г** – варианты биполярной разметки, различающиеся зонами, в которых инициируются тычинки

$R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$ , поскольку при больших значениях из-за увеличения кривизны меристемы в модели происходит anomalous patterning в базипетальном направлении, а при меньших – сокращается пространство для моделирования других органов цветка в центре меристемы.

При  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$  значения  $D$  ингибирующей зоны подбирали более строго, добиваясь углов дивергенции между органами  $120^\circ$ . Значение параметра  $D$ , удовлетворяющее этим условиям, равно 1,23.

В дальнейшем при моделировании цветка для всех листочков околоцветника внешнего круга задавали  $D = 1,23$ . В этом случае по окружности меристемы на равном расстоянии друг от друга помещались три листочка околоцветника. Тримерность внешнего круга околоцветника автоматически определяла тримерность внутреннего круга околоцветника, но диаметры зон ингибирования для листочков внутреннего и внешнего круга околоцветника  $D$  могли быть равны друг другу или меньше.

#### 4.4.2.2. Униполярная модель (А) с акропетальной разметкой органов цветка

Согласно модели униполярной акропетальной разметки, все органы садятся только в «пояс», верхняя граница которого постепенно перемещается к апексу за счёт уменьшения  $R_{\min}$ . Предполагали, что флоральная меристема по мере разметки растёт изодиаметрически от начального значения  $R = 1$  со скоростью  $dR = 0,5$ . Апикальный рост не происходит ( $H = 0$ ;  $dH = 0$ ).

В соответствии с моделью униполярной разметки, в программе «Филлотаксис» был задан порядок разметки органов.

1. Сначала в «поясе» происходит разметка положения листочков внешнего круга околоцветника, затем — листочков внутреннего круга околоцветника.
2. Далее в «поясе», верхняя граница которого перемещается вверх, осуществляется разметка положения тычинок.
3. Наконец, в верхней части «пояса», который почти доходит до верхушки меристемы, осуществляется разметка положения примордиев плодолистиков.

Именно такой порядок разметки органов совпадает с наблюдаемым порядком анатомической закладки *in vivo*. Этот вариант разметки (А) представлен на рис. 4.52, А.

Для перемещения верхней границы «пояса» с начальным радиусом  $R_{\min} = 0,7$  для  $dR_{\min}$  задавали отрицательные значения, что обеспечивало приближение верхней границы зоны акропетальной разметки к апексу. Во время разметки листочков внешнего круга околоцветника  $dR_{\min}$  составляло  $-0,10$ ; при детерминации положения листочков внутреннего круга околоцветника  $dR_{\min} = -0,15$ ; при разметке тычинок и до конца вычислительного эксперимента  $dR_{\min} = -0,25$ ;  $R_{\max} = 0,9$ .

Зоны ингибирующего влияния D органов разных типов различались (Чуб, Юрцева, 2005). Для трёх листочков околоцветника во внешнем круге задавали диаметры зон ингибирования  $D = 1,23$ . Для примордиев плодолистиков приняты размеры  $d_0 = 0,1$  и диаметры зон их ингибирования  $D = 0,5$ . Эти значения позволяют разместить три плодолистика на апексе флоральной меристемы.

В эксперименте значения диаметров зон ингибирующего влияния для листочков внутреннего круга околоцветника меняли от 0,3 до 1,1, а для тычинок – от 0,1 до 1,3. В рамках униполярной акропетальной модели типичный тримерный цветок удалось получить лишь в узком диапазоне параметра D. Для листочков околоцветника внутреннего круга это значения  $D = 0,5$ . Для тычинок это значения  $D = 0,6-0,7$  (рис. 4.53).

При иных значениях D для листочков внутреннего круга околоцветника и тычинок типичное парное расположение тычинок во внешнем круге андроеца нарушается (рис. 4.53, на сером фоне). Одна из тычинок в паре смещается из внешнего круга к центру цветка, поскольку не хватает места, чтобы расположить тычинки бок о бок.

Для оценки формы гинецея три условных круга, аппроксимирующие медианы плодолистиков, обводили в единый контур по огибающей линии. В редких случаях ингибирующее влияние других органов не позволяло разместить три плодолистика. Тогда следует особо указывать, что гинецей димерный.

В рамках в униполярной акропетальной модели форма тримерного гинецея зависела от положения зон ингибирования примордиев тычинок (т. е. от соответствующих значений D). Гинецей имел форму правильного треугольника (в типич-

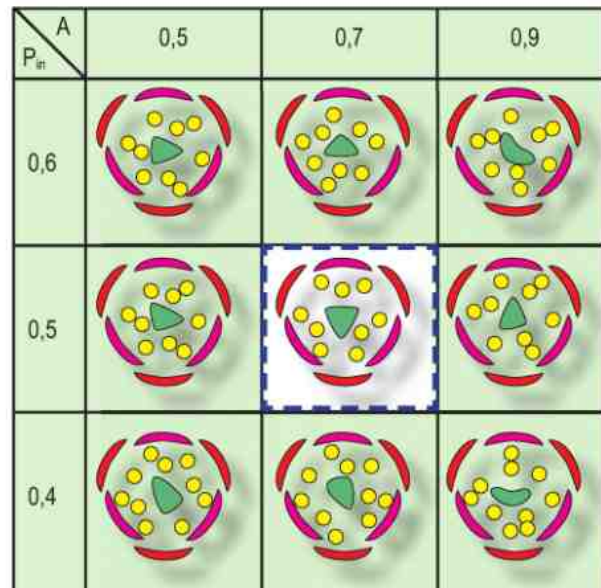
ном случае), неправильного треугольника или даже вогнуто-двугранную форму (рис. 4.53).

#### 4.4.2.3. Биполярная модель разметки органов цветка (группа моделей Б)

В соответствии с моделью биполярной разметки, в программе «Филлотаксис» был задан порядок разметки органов (см. рис. 4.54).

1. Сначала в «поясе» идёт разметка положения листочков внешнего круга околоцветника, затем листочков внутреннего круга околоцветника.
2. Далее в зоне базипетальной разметки («шапочке») идёт разметка положения примордиев плодолистиков.
3. Разметка положения тычинок осуществляется в последнюю очередь.

Число и положение листочков внутреннего круга околоцветника зависят в первую очередь от мерности и положения органов внешнего круга. Значения  $D < 1,23$  для листочков внутреннего круга околоцветника на мерность не влияют.



**Рис. 4.53.** Результаты вычислительного эксперимента в рамках униполярной акропетальной модели (А). По вертикали варьирует параметр D для листочков внутреннего круга околоцветника, по горизонтали – D для тычинок. Параметры других органов цветка постоянны

Важным этапом, определяющим типичную структуру цветка в биполярной модели, оказалась этап разметки гинецея в зоне базипетальной разметки (в «шапочке»). Мерность гинецея зависела от относительных размеров зон ингибирования  $D$  плодолистиков и зоны базипетальной разметки («шапочки») радиуса  $R_3$ .

Радиус шапочки  $R_3$  и диаметр зон ингибирования  $D$  вокруг плодолистиков с размерами примордиев  $d0 = 0,1$  подбирали таким образом, чтобы в «шапочку» поместилось три плодолистика, правильно чередующихся с листочками внутреннего, и противоположащих листочкам внешнего круга околоцветника. Предварительно значения  $D$  для внешнего и внутреннего круга околоцветника приняли равными 1,23 и 0,8. Варьируя  $R_3$  и  $D$  для плодолистиков, выяснили, что чем больше  $D$ , тем больше должен быть размер «шапочки»  $R_3$  для размещения трёх плодолистиков при условии, что «шапочка» не растёт ( $dR_3 = 0$ ). Минимальный размер «шапочки» должен удовлетворять условию  $R_3 \geq 0,3$ . Если принять для плодолистиков  $D = 0,5$ , то 3 плодолистика помещаются в шапочку с радиусом  $R_3 = 0,5$ . Если задать скорость роста шапочки  $dR_3 = 0,5$ , то для размещения трёх плодолистиков с  $D = 0,5$  «шапочка» может иметь меньшие первоначальные размеры ( $R_3 = 0,3$ ).

#### 4.4.2.4. Варианты биполярной модели разметки (модели Б1, Б2, Б3)

**Стратегия вычислительного эксперимента.** Для дальнейшего анализа были выбраны значения размеров меристемы  $R = 1$ , положения «пояса» с  $R_{\min} = 0,7$  и  $R_{\max} = 0,9$  и размеров «шапочки»  $R_3 = 0,3$  при  $dR = 0,5$  или  $R_3 = 0,5$  при  $dR = 0$ . Примем, что для листочков околоцветника внешнего круга диаметр зон ингибирования  $D = 1,23$ , а для плодолистиков  $D = 0,5$  (см. табл. 4.3). Именно при таких значениях на флоральной меристеме возникает оптимальная конфигурация свободного пространства для размещения андроеца. Исследуемыми параметрами были размеры ингибирующей зоны  $D$  тычинок и листочков внутреннего круга околоцветника. Для листочков околоцветника внутреннего круга меняли  $D$  в пределах от 0,5 до 1,1. Для тычинок варьировали этот параметр от 0,1 до 1,3. Доступное пространство между околоцветником и гинецеем можно размечать разными способами.

**Б1.** Все органы андроеца размечаются в акропетальном порядке в зоне акропетальной разметки («поясе»). Для этого необходимо обеспечить перемещение границ «пояса» в направлении вверх (к верхушке меристемы) ( $dR_{\min} < 0$ ), границы «шапочки» остаются неизменными ( $R_3 = 0,5$ ;  $dR_3 = 0$ ).

**Б2.** Андроец размечается целиком в зоне базипетальной разметки (в «шапочке») после посадки в эту зону гинецея. При этом принимали  $R_3 = 0,3$  и перемещали границы «шапочки» вниз со скоростью  $dR_3 = 0,5$ . Этот вариант должен наилучшим образом согласовываться с ABC-моделью генетического контроля развития цветка и с предложенной для Brassicaceae моделью разметки цветка (Чуб, Пенин, 2004) (см. разделы 4.2.6 и 4.3.3).

**Б3.** В соответствии с наблюдаемыми корреляциями между положением тычинок внешнего круга и листочков околоцветника, а также между положением тычинок внутреннего круга и плодолистиками, можно предложить промежуточный вариант разметки. Часть органов андроеца размечается в акропетальном порядке в «поясе», а остальные тычинки – в базипетальном порядке в «шапочке». Для построения этого варианта модели смещали границы «шапочки» вниз со скоростью  $dR_3 = 0,5$ . При этом выяснилось, что границы «пояса» и «шапочки» слишком быстро сближаются. Чтобы освободить пространство меристемы для роста «шапочки», вниз смещали также и границы «пояса», задавая  $dR_{\min} = 0,25$ ;  $dR_{\max} = 0,25$ .

**Модель Б1.** Вариант Б1 – разметка всех органов андроеца в «поясе» – оказался неудовлетворительным. Хотя число тычинок, заполняющих свободное пространство андроеца, соответствует формуле цветка  $R_{\text{heum}}$ , их расположение на виртуальных диаграммах далеко не идеально. Так, тычинки внешнего круга лежат парами напротив листочков внутреннего круга (но не внешнего, как должно быть у типичного тримерного цветка  $R_{\text{heum}}$ ).

Можно ожидать, что тычинки внутреннего круга будут правильно чередоваться с рёбрами гинецея, и тогда угол дивергенции органов в со-

седних кругах составит  $60^\circ$ . Действительно, при малых  $D$  для тычинок угол дивергенции между органами внутреннего круга андроеца и ребрами гинецея стремится к  $60^\circ$ . Однако тычинки внешнего круга при этом приближаются к медианам листочков внутреннего круга, чего не должно быть. Если подбирать значения параметров так, чтобы пары тычинок внешнего круга располагались как можно ближе к медианам листочков внешнего круга (как в типичном цветке *Rheum*), положение тычинок внутреннего круга отклоняется от типичного. Это отклонение в выбранном диапазоне параметров доходит до  $15^\circ$ . Таким образом, получить приемлемое расположение обоих кругов андроеца одновременно в рамках модели Б1 в вычислительном эксперименте не удалось.

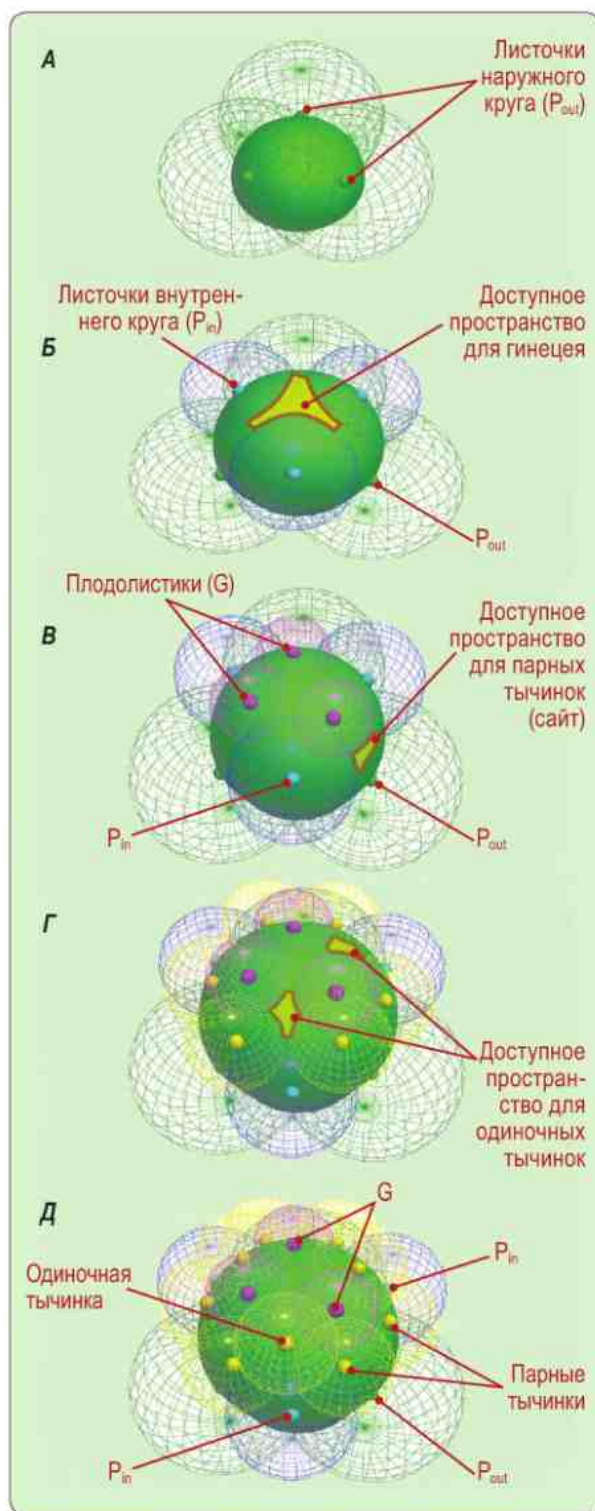
**Модель Б2.** Во втором варианте, лучше всего соответствующем АВС-модели, тычинки размечаются только в зоне «шапочки» вместе с плодolistиками и вслед за ними. Исходный размер «шапочки»  $R_3$  принимали равным 0,3 и устанавливали скорость перемещения границы  $dR_3 = 0,5$ . При этом положение «пояса» накладывало существенное ограничение: свободное пространство между гинецеем и околоцветником не заполнялось тычинками полностью. Для оптимального заполнения этого пространства границы «пояса» отодвигали вниз, задавая  $dR_{\min} = dR_{\max} = 0,25$ . В дальнейших экспериментах с размещением тычинок в зоне акропетальной разметки эти параметры были неизменными.

Было получено лишь одно приемлемое решение для типичного примерного цветка при

**Таблица 4.3.** Варианты моделей разметки органов типичного цветка *Rheum* и значения параметров, при которых они реализуются (по Чуб, Юрцева, 2007.)

Модели разметки органов цветка	Размещение органов в зоне акропетальной разметки («поясе»)	Размещение органов в зоне базипетальной разметки («шапочке»)	Параметры, при которых структура цветка близка к типичной		
			Неизменяемые	Изменяемые	
Модель акропетальной разметки – А	$P_{3+3}A_{6+3}G_3$	не используется	$R = 1; dR = 0,5; H = 0; dH = 0;$ $R_{\min} = 0,7; R_{\max} = 0,9.$ Для $P_{out}$ : $D_{\min/\max} = 1,23.$ Для $G$ : $D_{\min3/\max3} = 0,5.$	$dR_{\min} = -0,10; -0,15; -0,25;$ $dR_{\max} = 0; R_3 = 0; dR_3 = 0.$ Для $P_{in}$ : $D_{\min/\max} = 0,3-0,6.$ Для $A$ : $D_{\min/\max} = 0,5-0,9.$	
Варианты моделей бипетальной разметки – Б	Б1 – «шапочка» не растёт	$P_{3+3}A_{6+3}$	$G_3$	$R = 1; dR = 0,5; H = 0; dH = 0;$ $R_{\min} = 0,7; R_{\max} = 0,9.$ Для $P_{out}$ : $D_{\min/\max} = 1,23.$ Для $G$ : $D_{\min3/\max3} = 0,5.$	$dR_{\min} = 0; dR_{\max} = 0;$ $R_3 = 0,5; dR_3 = 0.$ Для $P_{in}$ : $D_{\min/\max} = 0,6-1,1.$ Для $A$ : $D_{\min/\max} = 0,1-0,9.$
	Б2 – «шапочка» растёт	$P_{3+3}$	$A_{6+3}G_3$	$R = 1; dR = 0,5; H = 0; dH = 0;$ $R_{\min} = 0,7; R_{\max} = 0,9.$ Для $P_{out}$ : $D_{\min/\max} = 1,23.$ Для $G$ : $D_{\min3/\max3} = 0,5.$	Не удалось подобрать параметры, соответствующие структуре типичного цветка
	Б3 – «шапочка» растёт	$P_{3+3}A_6$	$A_3G_3$	$R = 1; dR = 0,5; H = 0; dH = 0;$ $R_{\min} = 0,7; R_{\max} = 0,9.$ Для $P_{out}$ : $D_{\min/\max} = 1,23.$ Для $G$ : $D_{\min3/\max3} = 0,5.$	$dR_{\min} = 0,25; dR_{\max} = 0,25;$ $R_3 = 0,3; dR_3 = 0,5.$ Для $P_{in}$ : $D_{\min/\max} = 0,7-1,0.$ Для $A$ : $D_{\min/\max} = 0,3-0,9.$

Обозначения.  $P$  – листочки простого околоцветника ( $P_{out}$  – внешний круг и  $P_{in}$  – внутренний круг листочков);  $A$  – органы андроеца (тычинки);  $G$  – органы гинецея (плодolistики). Обозначение параметров моделирования см. в табл. 4.1.



**Рис. 4.54.** Порядок последовательных стадий разметки цветка (А–Д) у *Rheum* в рамках гипотезы Б о биполярной разметке. Показан вариант Б3

$D = 0,8$  для листочков внутреннего круга и  $D = 0,5$  для тычинок (см. таблицу 4.3; рис. 4.55). Увеличение  $D$  тычинок до 0,7 приводило к разметке двух тримерных внутренних кругов андроеца и удвоению тычинок только в круге, прилежащем к околоцветнику. Уменьшение  $D$  тычинок до 0,3 заставляет тычинки сильно отклоняться от типичных положений. Увеличение зон ингибирующего влияния внутренних листочков околоцветника до  $D = 0,9$  и выше ведёт к тому, что пары тычинок оказываются во внутреннем круге, а внешний круг андроеца состоит из одиночных тычинок, противоположащих листочкам внешнего круга. При уменьшении  $D$  листочков внутреннего круга происходит искажение углов между рёбрами гинецея и органами околоцветника (рис. 4.55).

Таким образом, для типичного цветка полученное решение устойчиво при тех же амплитудах отклонения параметров, что и униполярная акропетальная модель (ср. рис. 4.53).

**Модель Б3.** Наиболее удачным вариантом модели биполярной разметки оказался вариант Б3, когда тычинки внешнего круга размечаются в «поясе», а тычинки внутреннего круга размечаются в «шапочке».

Последовательность этапов в этом варианте разметки показана на рис. 4.54, а на рис. 4.56 приведены диаграммы виртуальных тримерных цветков, отражающие расположение органов в зависимости от варьирования значений для диаметра зон ингибирования  $D$  листочков внутреннего круга (ось ординат) и тычинок (ось абсцисс). Типичные цветки отмечены белым фоном. Видно, что типичная структура реализуется при широком варьировании диаметров зон ингибирования  $D$ . Для листочков внутреннего круга околоцветника  $D$  может изменяться от 0,7 до 1,0, а для тычинок – от 0,3 до 0,8 (табл. 4.3). Множество решений при фиксированных значениях  $D$  для листочков внутреннего околоцветника и тычинок, соответствующих типичному цветку в проекции на плоскость, перпендикулярную оси цветка: обведено пунктирной синей линией (рис. 4.56). Принимая центр представленного множества решений за усреднённый типичный цветок, мы получим наиболее устойчивое решение при следующих значениях  $D$ : 1,23 для внешних листочков околоцветника; 0,85 для внутренних листочков; 0,6 для



тычинок; 0,5 для плодolistиков. На рис. 4.56 видно, что отклонения значений параметров на 30–60% от указанных значений не приводят к существенным изменениям в расположении органов цветка и его структуру можно считать типичной для *Rhium* (Yurtseva, Choob, 2005; Чуб, Юрцева, 2006; 2007).

Полученное решение (вариант **Б3**) обладает большей устойчивостью, чем решение, реализованное в акропетальной модели (сравн. рис. 4.56 с рис. 4.53). Необходимо подчеркнуть, что зона акропетальной разметки («пояс») в данном варианте не совпадает с зоной активности генов класса А, а границы зоны базипетальной разметки («шапочка») – с границами паттерна экспрессии генов класса С. Таким образом, принцип конгруэнтности зон разметки с паттернами экспрессии генов определенного класса, выдвинутый в ряде работ (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006), не является универсальным.

#### 4.4.2.5. Прогноз типов цветка, уклоняющихся от типичного

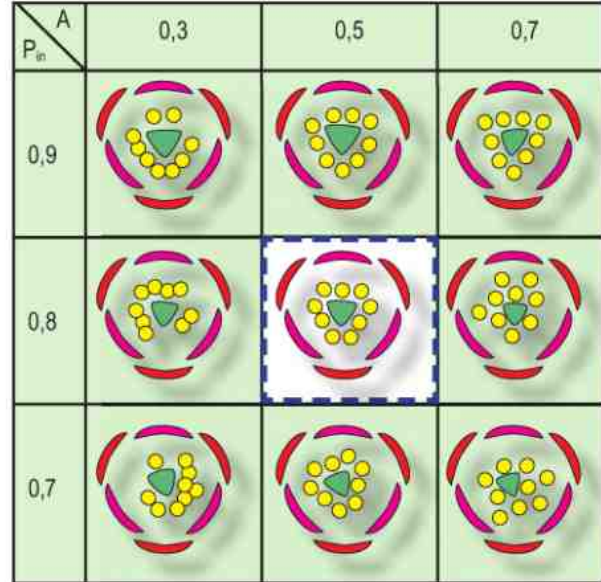
В качестве проверяемых следствий из полученных моделей реализации позиционной информации можно использовать нарушения структуры цветка. Теоретически к искажению общей геометрии цветка могут привести два независимых процесса: **1**) сокращение числа органов из-за сокращения времени разметки (исчезают органы, размечаемые в модели последними); **2**) колебания каждого параметра за границы допустимого диапазона также должны приводить к изменению взаимного расположения органов.

Было принято, что незначительные отклонения от параметров типичного решения встречаются чаще, поэтому структуры виртуальных цветков, прилегающие к зоне типичных решений, легче обнаружить на растительном материале *in vivo*.

Униполярная модель разметки цветка Polygoпасае позволяет предположить, что наиболее частым типом нарушений в структуре тримерного цветка должны оказаться цветки с неполным гинееем, так как он размечается в последнюю очередь. Расположение органов аномальных цветков, возникающих в результате отклонения параметров D, предсказанных в рамках униполярной акропетальной модели (А), показано на рис. 4.53.

Биполярная модель разметки, при которой внешний круг андроеца размечается в «поясе», а внутренний – в «шапочке», предсказывает в качестве наиболее частой аномалии утрату одной или нескольких тычинок внутреннего круга, поскольку в виртуальном цветке именно эти тычинки размечаются последними. При отклонении D также возникают отклонения в положении органов, отмеченные на рис. 4.56. Кроме того, в биполярной модели возможен ещё один тип нарушений – изменение порядка разметки. Например на завершающем этапе разметки тычинки садятся или в «пояс», или в «шапочку» (в зависимости от наличия доступного пространства на меристеме). Тогда редукции могут подвергаться и тычинки внешнего круга.

Таким образом, анализируя обе модели в процессе вычислительного эксперимента, получено несколько диаграмм аномальных цветков. На следующем этапе исследования мы должны были изучить отклонения в структуре цветков на живом материале и сравнить их с предсказаниями обеих моделей разметки.



**Рис. 4.55.** Результаты вычислительного эксперимента в рамках биполярной модели (вариант **Б2**), где все тычинки принадлежат зоне базипетальной разметки – «шапочке». (Вариант лучше всего совпадает с АВС-моделью, и его можно назвать «генетическим».) По вертикали варьирует параметр D для листочков внутреннего круга околоцветника, по горизонтали – D для тычинок

### 4.4.3. Проверка прогноза модели эмпирическим материалом

#### 4.4.3.1. Природный полиморфизм цветков *Rheum*

Среди исследованных образцов у *Rheum* полные тримерные (типичные) цветки наблюдали с разной частотой (Чуб, Юрцева, 2006). Так, у *Rh. tanguticum* типичными оказались 89,8% (из 245 цветков). У одного экземпляра *Rh. rhabarbarum* из г. Дедовска полные тримерные цветки составили 87,5% (из 200 цветков), тогда как у другого – только 21% (из 100 цветков). В соцветии *Rh. rhabarbarum* из Ботанического сада МГУ 43,3% из 90 цветков были типичными. Таким образом, вопреки нашим ожиданиям, у *Rheum* типичные тримерные цветки далеко не всегда преобладали над уклоняющимися от типичного строения. Можно предположить, что доля типичных цветков зависит от индивидуальных особенностей растения и/или от погодных условий сезона. Интересно отметить, что на отдельных веточках отклонений не было вообще, а на других наблюдали только аномальные цветки. Можно сделать вывод, что разнообразие цветков зависит также от ветви соцветия (Чуб, Юрцева, 2007).

Для проверки предсказательной силы построенных моделей разметки наиболее ценными являются цветки, уклоняющиеся от типичных. У исследованных растений выявлено более 60 различных вариантов строения цветка. Можно отметить следующие факторы, приводящие к отклонению структуры цветков от нормы.

1. Изменение мерности кругов гинецея и/или кругов листочков околоцветника (не всегда мерность околоцветника и гинецея совпадала).
2. Асимметрия гинецея, которую можно отнести к недоразвитию отдельных плодolistиков.
3. Срастание/расщепление одноименных органов – тычинок, листочков околоцветника (считать ли наблюдаемый процесс срастанием или расщеплением зависит от направления прочтения морфологического ряда).
4. Изменение полноты цветков, обычно выражающееся в изменении числа тычинок.

5. В качестве редкой аномалии зарегистрированы цветки с единым околоцветником и двумя гинецеями (свободными или сросшимися), что можно рассматривать либо как фасциацию флоральной меристемы, либо как срастание двух цветков.

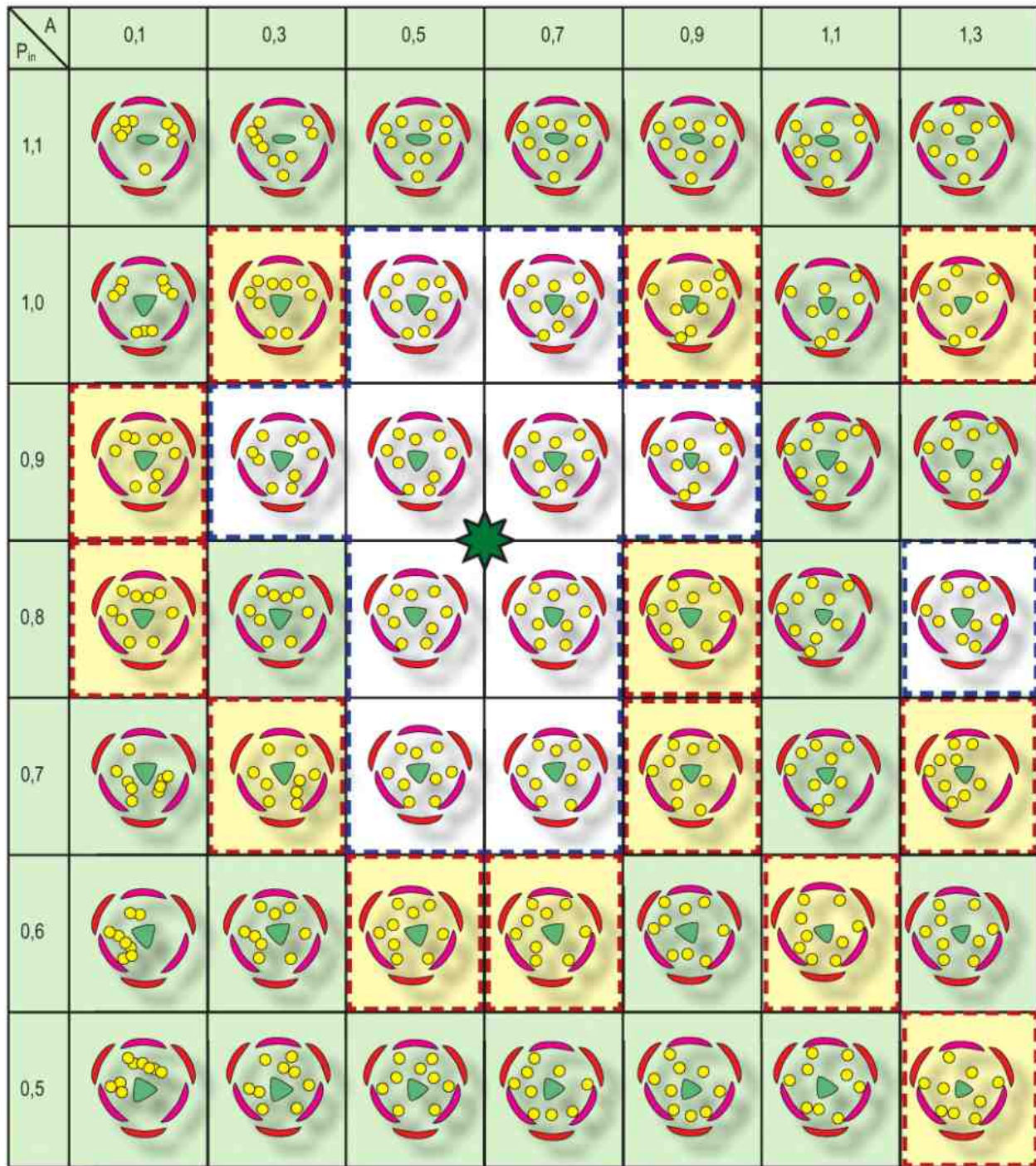
У двух экземпляров *Rheum rhabarbarum* (г. Дедовск, Истринский р-н Московской области, сбор 2004; см. рис. 4.57) и *Rh. tanguticum* (ст. Заколпье, Гусь-Хрустальный р-н Владимирской обл., сбор 2004 г.) было исследовано разнообразие цветков по мерности и полноте. У экземпляра *Rheum rhabarbarum* из 25 типов цветков с тримерным околоцветником 23 имели тримерный гинецей и два – димерный. Из 25 типов цветков с пятью листочками околоцветника у трёх был тетрамерный гинецей, у 11 – тримерный и у 9 – димерный. Из семи типов цветков с димерным околоцветником у двух был тетрамерный гинецей, у трёх – тримерный, у двух – димерный (рис. 4.58).

При моделировании (Чуб, Юрцева, 2006; 2007) не ставили задачу получить решения для виртуальных цветков с измененной мерностью, поэтому анализировали только тримерные цветки. Из всего массива данных по аномальным цветкам были выбраны тримерные, отличающиеся от типичных по полноте и/или расположению органов друг относительно друга.

Для контраста рассмотрим вариабельность у *Rh. tanguticum* (как наиболее стабильный с преобладанием типичных цветков) и у *Rh. rhabarbarum* из г. Дедовск (наименее стабильный с преобладанием аномальных цветков; рис. 4.57).

У *Rh. tanguticum* наиболее частым отклонением в структуре цветка была нехватка одной из тычинок внутреннего круга (рис. 4.58). Было найдено 10 таких цветков (4% общего числа). Гораздо реже (один цветок из 245 изученных) наблюдали появление дополнительной тычинки во внутреннем круге. Ещё у одного цветка произошла замена тычинки внешнего круга на филламент. Остальные аномалии касались изменения мерности и срастания/расщепления листочков околоцветника. Интересно отметить, что нам встретились четыре аномальных цветка с пятью листочками околоцветника (1,6%). Доля отклонений по мерности цветка (6,5%) была того же порядка, что и доля отклонений по полноте (4,9%).

У *Rh. rhabarbarum* из г. Дедовск размах варьирования по числу тычинок среди тримерных



**Рис. 4.56.** Результаты вычислительного эксперимента в рамках биполярной модели (вариант Б3). По вертикали варьирует параметр  $D$  для листочков внутреннего круга околоцветника, по горизонтали –  $D$  для тычинок. Параметры остальных органов цветка постоянны – см. табл. 4.3. Белым обозначена граница области решений, близкой по геометрии к типичному полному тримерному цветку. Звёздочкой маркирован центр этой области решений. Жёлтым показаны диаграммы уклоняющихся цветков, которые сначала были предсказаны в вычислительном эксперименте и в дальнейшем обнаружены в исследуемом материале на живых растениях *Rheum* (по Чуб, Юрцева, 2007)

цветков оказался заметно шире (рис. 4.57). На выборке из 100 цветков мы нашли 26 случаев недоразвития тычинок: в четырёх цветках не хватало тычинок внутреннего круга, в 15 цветках – тычинок внешнего круга и в семи цветках – тычинок как внешнего, так и внутреннего круга. Появление двух тычинок вместо одной во внутреннем круге у тримерных цветков было отмечено лишь однажды. Среди цветков с мерностью околоцветника, отличающейся от 3, чаще всего встречались также цветки с пятью листочками околоцветника (более 25% общего числа). Доля цветков с мерностью, отличающейся от 3, составила (52%) и заметно превышала долю отклонений по полноте среди тримерных цветков (27%).

#### 4.4.3.2. Сравнение прогностической силы моделей

Построение вычислительной модели разметки типичного тримерного цветка для Polygonaceae проводили четырьмя различными способами (Чуб, Юрцева, 2007): (А) все органы размечаются в акропетальном порядке (униполярная модель); (Б1) околоцветник и все тычинки размечаются в акропетальном порядке, а гинецей – в базипетальном; (Б2) околоцветник размечается в акропетальном порядке, а все тычинки и гинецей – в базипетальном; (Б3) околоцветник и часть тычинок размечаются в акропетальном порядке, а гинецей и часть тычинок – в базипетальном. Три последние модели относятся к биполярному варианту разметки.

Уже на стадии моделирования стало понятно, что модель (Б1) не дает удовлетворительного решения для типичного тримерного цветка, тогда как в остальных вычислительных экспериментах такие решения были получены. Как показал тест на устойчивость структуры виртуального цветка к варьированию параметра  $D$  для листочков околоцветника внутреннего круга и тычинок, униполярная модель (А) и биполярная модель с базипетальной разметкой всех тычинок и гинецея (Б2) обладают малой устойчивостью. При малых отклонениях  $D$  от подобранных значений структура цветка заметно искажалась. Биполярная модель с двунаправленным порядком разметки тычинок (Б3) дала наилучший результат, устойчивый в широких пределах варьирования размеров зон ингибирования  $D$  внутренних листочков околоцветника и тычинок.

Адекватность той или иной модели разметки органов цветка *in silico* механизмам морфогенеза *in vivo* можно проверить, сравнивая решения, близкие к типичным в модели с реальным многообразием уклоняющихся цветков. В качестве рабочей гипотезы примем, что нарушение структуры цветка может происходить не только при варьировании параметров  $D$ , но и при изменении времени разметки и/или порядка разметки. Тогда наиболее частым отклонением в полноте цветка окажется исчезновение органов, размечающихся в последнюю очередь.

Униполярная акропетальная модель (А) предполагает, что самое частое отклонение – исчезновение плодолистиков, биполярная с базипетальной разметкой андроеца (Б2) предсказывает наиболее частую редукцию внешних тычинок, тогда как модель с двунаправленной разметкой тычинок (Б3) при преждевременной остановке разметки в «шапочке» предусматривает редукцию внутреннего круга тычинок, а при сокращении времени разметки в «поясе» – редукцию внешнего круга тычинок.

В природном материале не наблюдается уменьшение числа плодолистиков при неизменном числе и положении тычинок (рис. 4.57). В неполных тримерных цветках отмечены случаи потери как тычинок внешнего, так и тычинок внутреннего круга. Всё это указывает на прогностическую несостоятельность униполярной модели (А) и варианта биполярной модели (Б2).

Далее были выбраны уклоняющиеся тримерные цветки, зарегистрированные в природном материале, которые были сопоставлены с диаграммами виртуальных цветков всех моделей. При этом обращали внимание на относительное положение органов, а различие в числе тычинок считали несущественным. Как правило, полнота аномальных цветков *in vivo* ниже, чем в вычислительных экспериментах *in silico*. Оказалось, что уклоняющиеся варианты виртуального тримерного цветка, полученные в модели акропетальной разметки (А) и в двух вариантах биполярной разметки (Б1 и Б2) не совпадают с реальными цветками.

Лишь в варианте с двунаправленной разметкой тычинок (Б3) при небольших отклонениях параметров  $D$  были получены диаграммы виртуальных цветков, которые соответствовали вариантам, природных экземпляров. На рис. 4.56

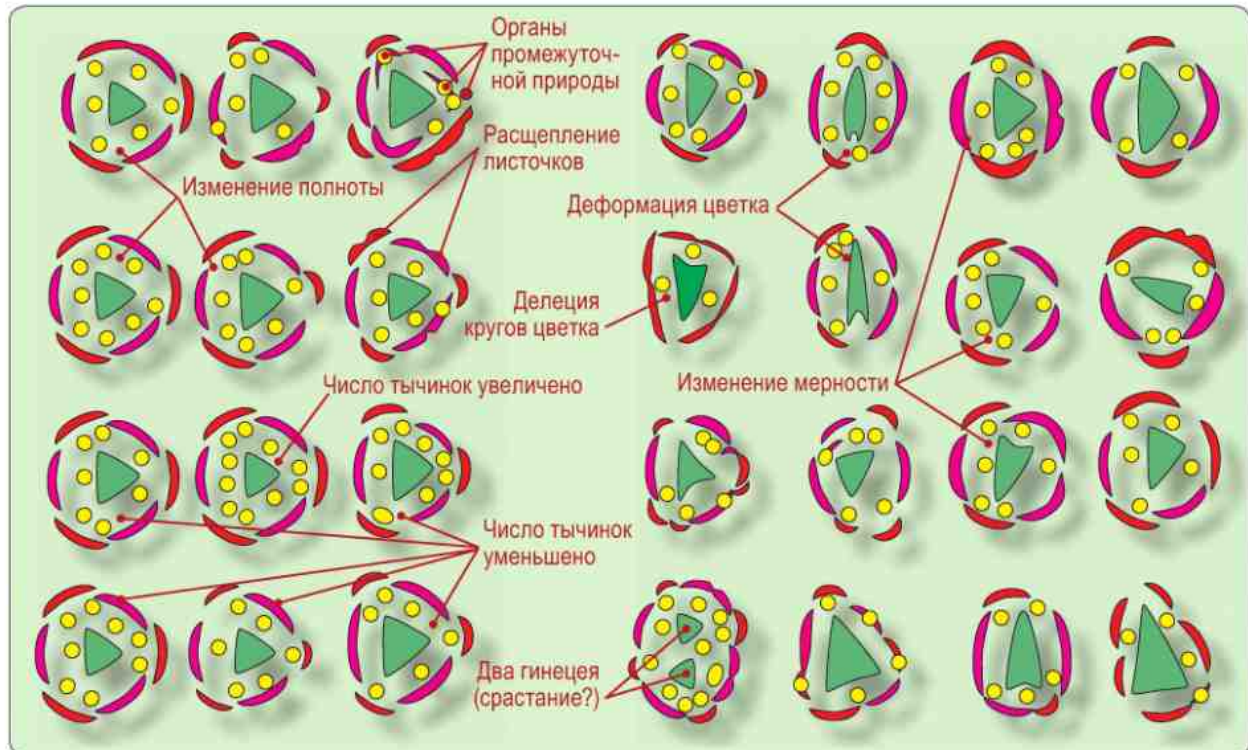
они группируются вокруг цветков с типичной структурой и обведены жёлтым. Задавая в модели число тычинок, меньшее 9, мы получили структуры, показавшие хорошее соответствие реальным цветкам с аномальным строением (Yurtseva, Choob, 2005; Чуб, Юрцева, 2006; 2007).

В рамках модели **Б3** при увеличении значений  $D$  для внутренних листочков околоцветника до 1,1 (рис. 4.56) мы получили виртуальные цветки с нарушениями в расположении тычинок и переходом к димерному гинецею, что подтверждается наблюдением о независимом изменении мерности околоцветника и гинецея в природном материале (Чуб, Юрцева, 2007).

Подводя итог, необходимо отметить, что наиболее устойчивая структура виртуального цветка, а также наилучшее совпадение прогноза и наблюдений за естественными аномалиями цветка у *Rheum* свойственно модели биполярной разметки органов цветка с разметкой тычинок

как в «поясе», так и в «шапочке» (**Б3**). Таким образом, наиболее вероятен следующий сценарий разметки органов тримерного цветка у *Polygonaceae* (рис. 4.54).

1. Разметка листочков внешнего круга околоцветника в зоне акропетальной разметки (определяет мерность околоцветника).
2. Разметка листочков внутреннего круга околоцветника в «поясе» (определяет положение и иногда мерность гинецея).
3. Разметка плодolistиков (вместе с зонами ингибирования околоцветника определяет конфигурацию свободного пространства для андроцея).
4. Двухнаправленная разметка тычинок: внешний круг – в зоне акропетальной разметки вместе с околоцветником, а внутренний – в зоне базипетальной разметки вместе с гинецеом.



**Рис. 4.57.** Диаграммы некоторых цветков уклоняющегося строения, полученные при изучении экземпляра *Rheum rhabarbarum* из г. Дедовска, сбор 2004 г. (Московская область, Истринский район). Представлены цветки с уменьшением числа и/или смещением тычинок, предсказываемые моделью. Кроме того, есть цветки с изменением числа листочков околоцветника, срастанием органов и образованием органов промежуточной природы (тычинка-листочек околоцветника). Эти морфологические преобразования находятся за пределами представленной математической модели цветка *Rheum*

Именно такой порядок разметки позволяет независимо изменять мерность гинецея и околоцветника, а также объясняет корреляции между числом и положением тычинок внутреннего круга и гинецея; тычинок внешнего круга и листочков околоцветника, отмеченный ранее (Юрцева, Чуб, 2005) (см. раздел 4.2.3).

#### 4.4.3.3. Удвоение тычинок внешнего круга андрцея

У большинства цветков *Rheum*, как и у многих Polygonaceae, против листочков внешнего круга околоцветника присутствует пара тычинок, но иногда – одна, как, например, у *Pterostegia* Fisch. et C.A. Mey. У *Calligonum* L., наоборот, наблюдается полимеризация андрцея за счёт увеличения числа тычинок во внешнем круге. Парное расположение тычинок во внешнем кругу

в цветках Polygonaceae объясняли расщеплением примордиев (Čelakovsky, 1899) или их конгенитальным удвоением (Payer, 1857; Eichler, 1878; Dammer, 1889; Gross, 1913; Jaretzky, 1925). L.G. Bentham (1837) связывал парное расположение тычинок внешнего круга с их пространственным сдвигом, произошедшим в результате перестройки двух внешних кругов андрцея в один. L.-P. Ronse De Craene и E. Smets (1993a; 1993b; 1996) полагали, что такой сдвиг произошёл при превращении исходно спирального цветка с полимерным андрцеом в циклический тримерный цветок. R. Laubengauer (1937) видел подтверждение гипотезы об исходно многокруговом андрцеом Polygonaceae в дополнительном круге пучков, отходящих выше пучков внутреннего круга андрцея, обнаруженных в цветках у *Eriogonum hieracleoides* Nutt. и *Polygonum aviculare* L. s. l.

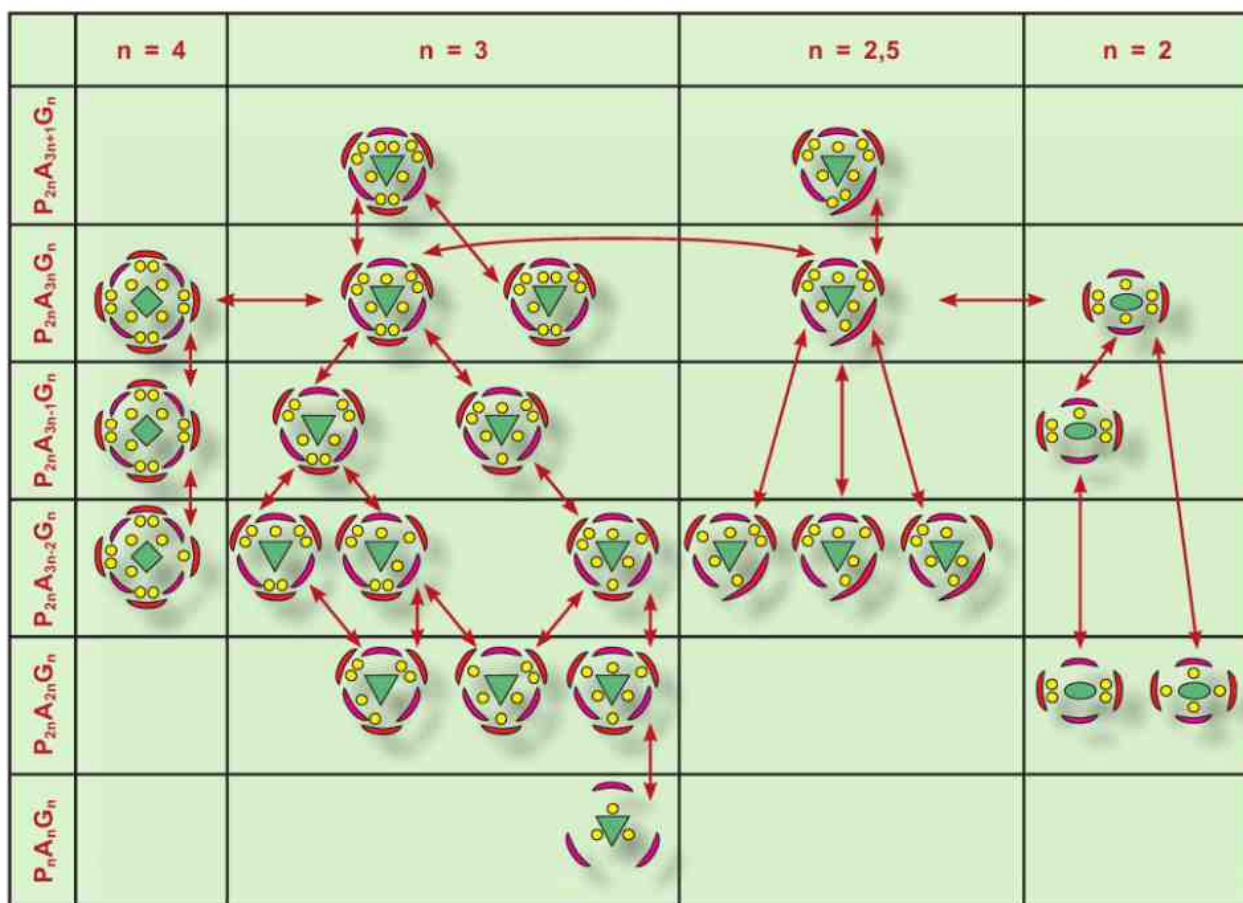


Рис. 4.58. Анализ полиморфизма цветков у *Rheum* согласно концепции мерности/полноты (см. раздел 4.2.4, рис. 4.37)

В рамках проведённого вычислительного эксперимента можно дать новое объяснение парному расположению тычинок внешнего круга, которое определяется позиционными сигналами и конфигурацией доступного пространства для разметки органов андроеца.

В биполярной модели (Б3) при росте меристемы в местах контакта зон ингибирования D двух кругов листочков околоцветника образуется шесть «углов» (сайты разметки тычинок по Юрцева, Чуб, 2005). Размеры сайтов разметки тычинок зависят от соотношения зон ингибирования листочков внешнего и внутреннего круга.

Удвоение числа тычинок во внешнем круге можно объяснить следующим образом. Если диаметры зон ингибирования D тычинок велики, три свободных площадки способны вместить лишь одиночные тычинки. Если зоны ингибирования D примордиев тычинок относительно малы, в сайтах разметки тычинок размещаются пары органов, так что во внешнем круге андроеца оказывается шесть тычинок. При дальнейшем уменьшении D тычинок в модели происходит полимеризация андроеца: в трёх сайтах разметки тычинок размещается множество органов.

Таким образом, разработанная модель разметки цветка позволяет предложить механизм изменения числа тычинок, не привлекая гипотезу об изменении числа кругов андроеца. Отметим, что в виртуальных цветках при переходе от одиночных тычинок к парным можно наблюдать сдвиги тычинок, которые можно интерпретировать как «компрессию» двух соседних кругов. Однако в морфологическом ряду виртуальных цветков органы, которые мы должны были бы отнести к одному кругу, часто располагаются на разных расстояниях от центра, т. е. формально к одному кругу не относятся (например, на рис. 4.56 при изменении D тычинок от 0,9 к 0,5 в ряду значений  $D = 0,9$  для внутреннего круга околоцветника). При этом гипотеза об исходном спиральном расположении органов у Polygonaceae (Ronse De Craene, Smets 1993a; 1993b; 1996) не подтверждается моделью.

Наша интерпретация (Чуб, Юрцева, 2006) включает в себя как элементы гипотезы конгенитального удвоения (как следствия увеличения доступного пространства для разметки андроеца), так и элементы гипотезы полициклического происхождения парных тычинок внешнего круга. В рамках построенной матема-

тической модели нельзя рассматривать эти гипотезы как конкурирующие – скорее, они взаимно дополняют друг друга. Можно сказать, что при моделировании изменения структуры цветка один и тот же результат может достигаться разными средствами. Гипотеза о расщеплении органов выходит за рамки постулатов, принятых в алгоритме программы «Филлотаксис», и мы не можем тестировать её средствами построенной математической модели.

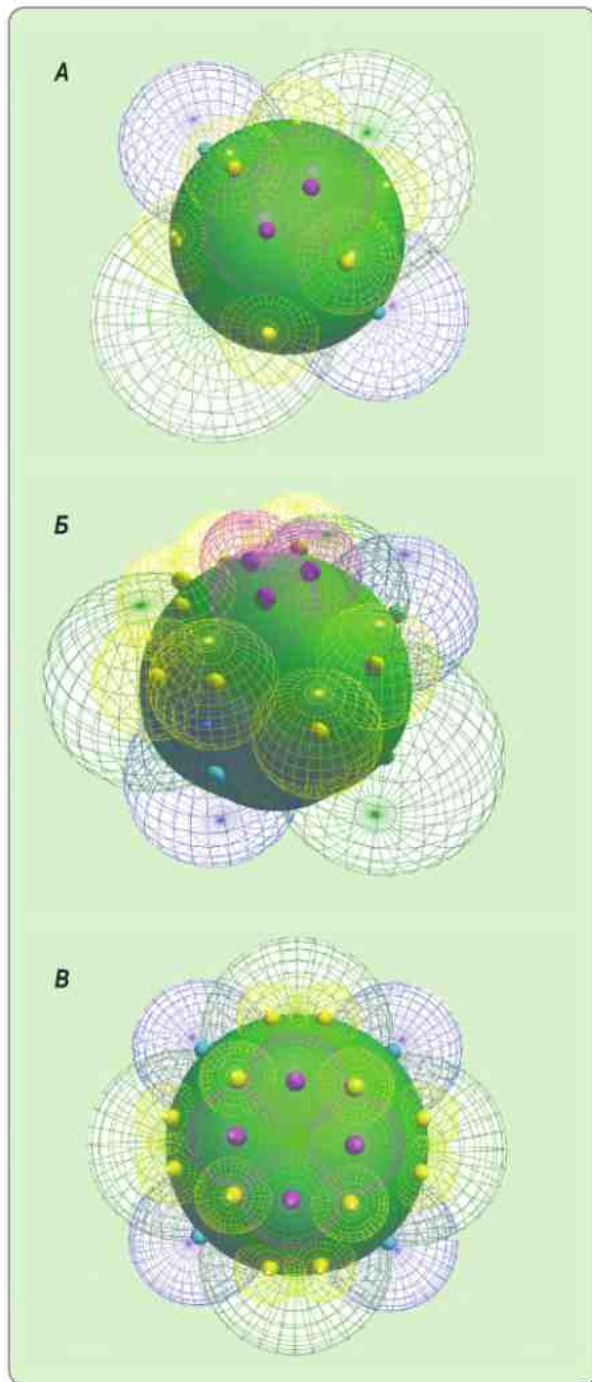
Было предложено разделять случаи расщепления, которые ведут к замене одного примордия двумя (dedoublement), и случаи пространственного сдвига тычинок, приводящего к парному размещению тычинок во внешнем круге (spatial shifts) (Ronse De Craene, Smets, 1993a). В нашей модели цветка Polygonaceae не удалось резко противопоставить этих явления: переход от одиночных тычинок внешнего круга к парным всегда сопровождался сдвигами органов.

#### 4.4.3.4. Полнота, моноциклия и обмоноциклия

Положение и число тычинок внутреннего круга андроеца определяется наличием свободного места на границе «шапочки» и «пояса» (зон базипетальной и акропетальной разметки). Тычинки внутреннего круга размечаются в «шапочке», занимая свободные места против граней гинецея, поэтому их число равно числу граней – 2 или 3. С целью изменения полноты цветка строили модель полного тримерного цветка *Rhium* (Б3), уменьшив диаметр зон ингибирования примордиев тычинок D и увеличив скорости роста флоральной меристемы, границ «пояса» и «шапочки» (Чуб, Юрцева, 2007). Оказалось, что в виртуальных цветках можно разместить много тычинок, что соответствует полимерии андроеца, наблюдаемой у *Calligonum* L.

Напротив, при большом диаметре зон ингибирования D для тычинок, медленном росте флоральной меристемы и недостатке/сокращении свободного пространства для андроеца, тычинки размечаются в меньшем числе. Вводя в модель соответствующие значения параметров, нам удалось получить типичные для *Pterostegia* цветки с шестью тычинками в двух кругах: три против внешних листочков околоцветника и ещё три против граней гинецея.

Если зоны ингибирования примордиев тычинок слишком велики и/или доступное про-



**Рис. 4.59.** Моделирование цветков *Rheum*, различающихся по мерности. **A** – димерный цветок; **Б** – 2,5-мерный цветок; **В** – тетрамерный цветок, полученные в рамках гипотезы **Б3** о биполярной разметке. Основным параметр, обеспечивающий морфологические переходы, – радиус меристемы  $R$ , а также расположение зоны акропетальной разметки:  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ .

странство в сайтах разметки андроеца меньше минимального необходимого  $d0$ , то тычинки против листочков околоцветника внешнего круга (или против граней гинецея) в виртуальном цветке вовсе не размечаются. Для предельных случаев уменьшения полноты цветка путём выпадения тычинок внешнего или внутреннего круга введены понятия моноциклии или обмонуциклии. Если в цветке имеются только тычинки, противоположащие листочкам околоцветника внешнего круга, это явление моноциклии (*Nematocaulis* Nutt.). Если в цветке имеются только тычинки, противоположащие листочкам околоцветника внутреннего круга, это явление обмонуциклии, наблюдаемое, например, у *Leptogonium* Benth. (Ronse De Craene, Smets, 1993a).

#### 4.4.3.5. Изменение мерности цветка

По нашей гипотезе мерность цветка зависит от относительных размеров флоральной меристемы и примордиев будущих листочков околоцветника в момент их разметки (Юрцева, Чуб, 2005). С увеличением абсолютного диаметра флоральной меристемы и при уменьшении абсолютных размеров примордиев будущих листочков околоцветника мерность должна возрастать, с уменьшением размеров меристемы и с увеличением размеров примордиев органов – падать.

Для проверки этой гипотезы за основу был взят полный тримерный цветок *Rheum* и из него попытались получить типы цветков с различной мерностью. Мы воспользовались параметрами типичного тримерного цветка, полученного в модели **Б3** биполярной разметки:  $R = 1$ ;  $dR = 0,5$ ;  $R_{\min} = 0,7$ ;  $R_{\max} = 0,9$ ;  $dR_{\min} = dR_{\max} = 0,25$ ;  $D = 1,23$  для листочков околоцветника внешнего круга,  $D = 0,85$  для листочков внутреннего круга,  $D = 0,6$  для тычинок, и  $D = 0,5$  для плодolistиков;  $R_3 = 0,5$  и  $dR_3 = 0,5$ .

Получены предварительные результаты по изменению мерности цветка (рис. 4.59). Изменения мерности в модели удалось достичь, одновременно меняя размеры меристемы  $R$  и положение зон разметки органов — «пояса» и шапочки. При этом параметры зон ингибирования примордиев разных органов не меняли. Последовательное уменьшение радиуса флоральной меристемы до 0,9 и 0,8 и смещение зоны акропетальной разметки (пояса) к апексу путем уменьшения его минимального и максимального радиусов до 0,5 и 0,7



приводило к возникновению цветков с мерностью  $n = 2,5$  и  $n = 2$ . Напротив, при увеличении радиуса меристемы  $R$  до 1,2 и соответствующем увеличении до 0,88 и  $R_{\max}$  до 1,08 модель давала тетрамерный цветок (рис. 4.59).

Модель позволила не только предсказать, как изменится мерность при изменении объёма меристемы, но и предсказать места, в которых возникают вакансии для новых органов.

#### 4.4.4. Адекватность предложенных моделей

С помощью программы «Филлотаксис» в соответствии с условиями моделей биполярной и акропетальной разметки органов цветка получена структура полного тримерного цветка, считающегося типичным для *Rheum*.

Модель акропетальной разметки (А), которую условно можно назвать «анатомической» (поскольку она совпадает с порядком закладки органов), недостаточно устойчива к изменению значений параметров, а отклонения, полученные в модели, не обнаружены на растительном материале *in vivo*.

Среди вариантов модели биполярной разметки вариант с акро-базипетальным порядком разметки тычинок (Б3) даёт структуру типичного тримерного цветка *Rheum*, устойчивую в широких пределах варьирования изменяемых параметров. Некоторые аномальные варианты с иным числом и расположением тычинок, обнаруженные в природе, воспроизводятся моделью Б3 при сильном отклонении диаметра зон ингибирования  $D$  для листочков внутреннего круга околоцветника и тычинок от тех, что даёт типичный тримерный цветок *Rheum*.

По всей видимости, биполярная модель с акро-базипетальным порядком разметки тычинок (Б3) наиболее адекватно отражает порядок инициации органов в цветках *Rheum* (Чуб, Юрцева, 2006; 2007). Согласно ей, разметка числа и положения органов в цветках идёт в следующем порядке. Сначала в базальной области на меристеме в акропетальном порядке иницируются листочки околоцветника внешнего и внутреннего круга. Затем, опираясь на возникшую позиционную информацию, в полярной части апикальной меристемы идёт разметка органов гинееца. Положение тычинок определяется в последнюю очередь в доступном свободном

пространстве сайтов андроцея, геометрическая конфигурация которых определяет число и положение тычинок. Тычинки иницируются в «поясе» (зоне акропетальной разметки) и/или в «шапочке» (зоне базипетальной разметки) в зависимости от наличия в соответствующий момент времени доступного свободного пространства.

В рамках модели биполярной разметки с акро-базипетальным порядком разметки тычинок (вариант Б3), созданной средствами программы «Филлотаксис», можно изменить мерность цветка путём изменения размеров меристемы, задаваемых радиусом  $R$ , и размеров пояса при постоянных размерах зон ингибирования  $D$  примордиев листочков околоцветника.

По результатам изучения изменчивости цветков *Rheum* в природе, полный тримерный цветок далеко не всегда преобладает в соцветиях. У *Rheum* многообразны варианты структуры цветка с разной мерностью и полнотой, часть которых воспроизводится моделью биполярной разметки. Отклонения, обусловленные срастанием и расщеплением органов, выходят за рамки постулатов нашей математической модели.

Поскольку в исследованном материале *Rheum* нами (Yurtseva, Choob, 2005; Чуб, Юрцева, 2006; 2007) были найдены цветки, структура которых соответствует построенным в модели (рис. 4.56), можно говорить о том, что порядок разметки органов *in vivo* соответствует предлагаемой нами гипотезе о биполярной разметке (вариант Б3). Порядок биполярной разметки отличается от порядка дальнейшей анатомической закладки органов, которая происходит исключительно акропетально.

Таким образом, использование математического моделирования в данном случае позволяет дать верифицируемый прогноз полиморфизма в строении цветка, указать возможные способы его морфологического преобразования, а также дать фундаментальное обоснование физиологических механизмов реализации позиционной информации в процессе флорального морфогенеза.

Тем не менее ряд явлений остаётся пока ещё за рамками моделирования. Стоит подчеркнуть, что разметка всегда происходит в несколько стадий и идёт параллельно с определением судьбы органа. Можно выделить этап «предварительного решения» о размещении того или иного органа, за которым должно последовать уточнение границ клеточного материала, который войдёт в

его состав. У мутантов *Arabidopsis ufo*, *cuc 1* и *cuc 2* (см. раздел 2.1.1) стадия «предварительного решения» об инициации органов цветка или семядольных листьев идёт нормально, однако в дальнейшем не происходит конкретизации, и границы органов оказываются размытыми.

На клеточном уровне такой же процесс можно предполагать у мутантов *Try* (см. раздел 1.1.2). Предварительная позиционная информация не позволяет из каждой клетки эпидермиса развить трихом, намечаются «морфогенные поля», сайты, в которых возможно развитие трихомов. Но поскольку уточнения позиционной информации не происходит (из-за отсутствия ингибитора), всё предварительно размеченное «поле» оказывается занятым трихомами, возникают кластеры волосков.

Интересный фактологический пример предварительной стадии разметки приведён в работе А.А. Синюшина (2010). У фасцированных мутантов *Pisum sativum* L. (например, у линии «Штамбовый») наблюдаются характерные нарушения филлотаксиса: в одном узле может быть прикреплено несколько листьев. Более подробный анализ показывает, что группы листьев в узлах расположены двумя рядами. Органотаксис  $\frac{1}{2}$  выдерживается, но не для самих листьев, а для сайтов их разметки! Для обозначения клеточного материала, который предварительно размечен под формирование органов у гороха был предложен достаточно удачный термин «бласто-зона» (Gourlay et al., 2000). Поскольку при фасциации бластоzony увеличиваются, в пределах каждой из них хватает доступного пространства для развития нескольких листьев.

В наших работах (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2007) понятие о «сайте разметки» для тычинок аналогично понятию бластоzony.

Совершенно не обязательно, чтобы бласто-зона заполнялась в процессе разметки однородными органами. В цветках некоторых однодольных можно предполагать, что на стадии предварительной разметки очерчивается единая бласто-зона для листочка околоцветника и тычинки или для листочка околоцветника и группы тычинок. В дальнейшем при уточнении позиционной информации определяются те части бластоzony, которые отойдут в состав околоцветника и андроеца. Теоретически именно таким должен быть механизм разметки у *Triglochin*, у которого показано образование терминальных

структур с околоцветником (Sokoloff et al., 2006). В целом соцветие лишено брактеей и, по аналогии с *Arabidopsis* здесь могла бы происходить супрессия развития листочков околоцветника терминального цветка (Пенин и др., 2005). По-видимому, комплексный характер разметки у *Triglochin* обеспечивает строгие пространственные корреляции во взаимном расположении тычинок и листочков околоцветника, возникших в одной бластоzone.

В предложенных моделях мы рассматривали примордии органов как некоторые неделимые частицы. Это также не совсем адекватно отражает их реальные свойства. В процессе развития в одной бластоzone могут возникать органы, проявляющие различную степень срастания так, что можно выстроить непрерывный ряд между одним и двумя отдельными органами. Точно так же, как и в случае с мерностью круга (см. разделы 4.2.3; 4.2.4), формально можно говорить о «1,5-примордии», размеченном в одной бластоzone. Возможны даже более мелкие градации, если удастся найти надёжные критерии для их выделения.

Интересной представляется ситуация, когда через бластозону проходит граница активной экспрессии генов, определяющих судьбу органов. Если эта граница размыта, то в сайте разметки может возникнуть орган промежуточной природы (см. примеры на рис. 4.23, 4.24). В случае резко очерченной границы зон экспрессии в сайте разметки возникает мозаичный орган, несущий часть тканей одного типа, и часть – другого (см. рис. 4.25, Б; 4.26, Г).

По мере биполярной разметки структур с терминированным ростом в модели мы предполагали симметричное расположение и изменение границ зон акропетальной и базипетальной разметки («пояса» и «шапочки» соответственно). Однако на самом деле возможны сдвиги «шапочки» относительно «пояса», которые должны приводить к специфическим искажениям пространства разметки, например к выпадению тычинок с одной стороны цветка при обогащении тычинками сайта разметки с противоположной стороны.

Наиболее сложной – но и интересной – представляется реализация в модели реального многообразия геометрических форм меристемы, включая фасциации (см. рис. 4.2). Таким образом, несмотря на достигнутые успехи, предложенные модели нуждаются в дальнейшем развитии и введении новых постулатов.

# Заключение

**И тогда я открыл свою книгу в большом переплёте,  
Где на первой странице растения виден чертёж.  
И черна, и мертва, потянулась от книги к природе  
То ли правда цветка, то ли в нём заключённая ложь.**

**И цветок с удивленьем смотрел на своё отраженье  
И как будто пытался чужую премудрость понять.  
Трепетало в листьях непривычное мысли движенье,  
То усилie воли, которое не передать.**

*Николай Заболоцкий*

Изучение позиционной информации, возникающей в процессе развития любого живого организма, является важным с общебиологической точки зрения (Jean, 1994). В настоящее время накоплен огромный массив экспериментальных данных по биологии развития растений (Reinhardt, Kuhlemeier, 2002; Kwiatkowska, 2006; 2008). В этой книге проведено обобщение этих данных в рамках концепции разметки как фундаментального процесса, определяющего положение органов растения в пространстве. Паттерны генетической активности и разметка оказываются взаимозависимыми и тесно взаимосвязанными.

Созданная методология исследования разметки пространства апикальной меристемы на области, в которых будут развиваться те или иные органы, позволяет количественно оценивать выдвигаемые гипотезы о порядке разметки и физиологических механизмах, лежащих в основе реализации позиционной информации при индукции морфогенеза.

Роль предлистьев (профиллов) в архитектуре растения и эволюционные взаимоотношения профиллов однодольных и двудольных вызывают бурные дискуссии (Скворцов, Костина, 1994). Благодаря проведённому исследованию можно считать предлист(ья) характерной инвариантной частью в основании листовой серии (Мавродиев, Чуб, 2001). Подтверждено и обосновано с физиологической точки зрения мнение, высказанное отечественной школой морфологов растений (Серебряков, 1952) о том, что предлист является своеобразным «началом координат». Разметка предлистьев оказалась важнейшим регуляторным событием, определяющим все дальнейшее строение листовой серии (Чуб, 2001; Choob, 2002).

В качестве параметров, характеризующих позиционную информацию в момент инициации органа, использованы размеры меристемы ( $R$ ) и зоны, компетентной к индуктивному воздействию ( $R_{\min}$ ;  $R_{\max}$ ;  $R_3$ ); скорость роста ( $dH$ ); размеры зоны ингибирующего влияния ( $D$ ) и минимального доступного пространства, необходимого для разметки органа ( $d0$ ). Показано, что с помощью предложенного алгоритма математической модели можно подобрать достаточно достоверные решения, чтобы воссоздать расположение органов для многих случаев органотаксиса (Чуб и др., 2003; Алексеев и др., 2005; Скрыбин и др., 2006; Чуб, Юрцева, 2007; Чуб, 2008б).

Формальные параметры модели можно соотнести с анатомическим строением апикальной меристемы побега. В ней различается центральная зона, не способная к индукции листовых примордиев, и периферическая зона, в которой наблюдаются группы клеток с изменённым профилем генной активности. В частности, выявляются области экспрессии генов, ответственных за правильную реализацию программ развития листа (Tsukaya, 2002). «Пояс», ограниченный  $R_{\min}$  и  $R_{\max}$ , в предложенной модели разметки можно отождествить с периферической зоной, а внутреннее пространство, ограниченное  $R_{\min}$ , – с центральной зоной меристемы.

Одним из важных этапов переключения физиологических программ развития с вегетативного пути на генеративный, является эвокация цветения. На одной из самых ранних стадий закладки цветков были отмечены черты перестройки пространственной организации апикальной меристемы. Например, исчезала различимая граница между центральной и периферической зонами, которую в вегетативном апексе можно было

провести по степени вакуолизации и состоянию хроматина (Чайлахян, 1985; Kwiatkowska, 2008). Это событие можно отождествить с появлением зоны базипетальной разметки («шапочки») во флоральной меристеме (Чуб, Пенин, 2004; Алексеев и др., 2005; Скрябин и др., 2006; Чуб, Юрцева, 2007; Чуб, 2008б). Принцип биполярной разметки цветка позволяет лучше понять механизмы преобразования точки роста с недетерминированным ростом в детерминированную структуру цветка. В ряде случаев это событие является кардинальным и определяет строение всей побеговой системы, заставляет переключаться с моноподиального роста к симподиальному возобновлению. Как показано в ряде исследований (Remizowa, Sokoloff, 2003; Ремизова и др., 2005), «гибридизация» программ развития цветка и соцветия может приводить к возникновению аномальных структур, терминирующих генеративный побег. В рамках предложенного подхода эти структуры можно интерпретировать как результат появления зоны базипетальной разметки («шапочки»).

Поскольку процесс определения позиционной информации является комплексным и многостадийным (см. раздел 4.4.4), принцип биполярной разметки, возможно, найдёт более широкое применение для исследования морфогенетических процессов на разных уровнях организации растительного организма.

Строение цветков или листовых серий вегетативных побегов у растений из разных систематических групп часто совпадают (Чуб, 2007а; Чуб, Кожевникова, 2000; Юрцева, Чуб, 2005). Более того, в этих случаях легко выявляются параллельные ряды морфологических преобразований. Это говорит об общности глубинных принципов регуляции процессов развития, а предложенная методология позволяет понять геометрические (позиционные) причины, приводящие к тому или иному варианту разметки органов. Выявление указанных закономерностей позволяет путём вычислительного эксперимента предсказывать новые отклонения от типичной структуры, которые ещё не наблюдались у исследуемого растения, но должны обнаружиться как следствие единого механизма разметки (Чуб, Юрцева, 2007).

Разработанная концепция разметки позволяет по-новому взглянуть на проблемы морфологической эволюции цветка. Так, выдвинутое положение о происхождении пентамерного цветка из

тримерного (Ronse De Craene et al., 2003) через 2,5-мерное состояние путем «сжатия» в одну мутовку органов двух соседних кругов не находит подтверждения. На основании математического моделирования, последовательно изменяя один из параметров тримерного цветка, можно перейти к пентамерному только через тетрамерное промежуточное состояние.

Предложенная методология вычислительного эксперимента позволяет количественно оценивать такие гипотезы, как конгенитальное удвоение органов в определенном сайте или пространственный сдвиг (spatial shift). Должно быть переоценено значение терминов «срастание» и «расщепление» органов цветка, в частности тычинок (Ronse De Craene, Smets 1993а; 1996). В рамках теории разметки продуктивнее считать эти явления результатом уменьшения или увеличения доступного пространства разметки относительно цветка, обладающего типичной мерностью и полнотой (Юрцева, Чуб, 2006).

Предложенный методологический подход расширяет возможности морфологии растений и охватывает случаи внутривидового полиморфизма, позволяет изучать мутантные растения с нарушениями программ развития (Скрябин и др., 2004; Алексеев и др., 2005).

На основании прогнозов, полученных в ходе вычислительного эксперимента, можно предложить программу молекулярно-генетических и физиолого-биохимических исследований по изучению тонких взаимодействий между группами клеток в пространстве вегетативной или флоральной апикальной меристемы, меристемы соцветия. Особенно важно дальнейшее изучение распределения пролиферативной активности в пространстве и сопутствующее изменение профилей генной активности и гормонов (Акбердин и др., 2006; Лихошвай и др., 2007; Миронова, 2010).

Таким образом, математическое моделирование, основанное на аксиоматическом обобщении механизмов позиционных взаимодействий между органами в процессе разметки, позволяет понять принципы, лежащие в основе проявлений физиологических функций растительного организма: реализацию генетических программ развития, и дифференцировку, продолжение или терминализацию роста, переход к генеративному состоянию – т. е. совокупность явлений, составляющих понятие морфогенеза.

# Литература

- Акбердин И. Р. 2010.** Моделирование регуляции развития меристемы побега в эмбриогенезе *Arabidopsis thaliana* L. Автореферат дисс. на соискание учёной степени канд. биол. наук. Новосибирск. 2010 г. 19 С.
- Акбердин И. Р.,** Озонов Е. А., Миронова В. В., Омелянчук Л. А., Лихошвай В. А., Горпинченко Д. Н., Колчанов Н. А. **2006.** Клеточно-автоматная модель морфогенеза у *Arabidopsis thaliana*. Биофизика, Том 51, № 1, С. 91–94.
- Аксёнов Е. С., Аксёнова Н. А. 2000.** Декоративные растения. Т. 1. Деревья и кустарники. М. Изд-во «АБФ/ABF, АСТ», 560 С.
- Алексеев Ю. Е. 1965.** К морфологии вегетативных органов среднерусских осок. // Биол. науки. № 2. С.117–123.
- Алексеев Ю. Е. 1974.** Морфология побегов и систематическое положение *Carex curvula* All. // Вестн. Московского Гос. Университета. Сер. биол. почв. № 6. С.49–46.
- Алексеев Ю. Е. 1996.** Осоки. М. Изд-во «Аргус», 251 С.
- Алексеев Д. В.,** Ежова Т. А., Козлов В. Н., Кудрявцев В. Б., Носов М. В., Пенин А. А., Скрябин К. Г., Чуб В. В., Шульга О. А., Шестаков С. В. **2005.** Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование // Доклады Академии Наук. Т. 401. № 4. С. 570–573.
- Андрienko Т. Л.,** Мельник В. И., Якушина Л. А. **1992.** Распространение и структура ценопопуляций *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) на Украине // Бот. журн. Т.77. № 3. С. 101–107.
- Артиушенко З. Т. 1970.** Амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР. Морфология, систематика и использование. Л. Изд-во «Наука». 180 С.
- Артиушенко З. Т. 1992.** Морфолого-анатомические признаки в роде *Crinum* (Amaryllidaceae) и их таксономическое значение // Бот. журн. Т. 77. № 10. С. 31–38.
- Артиушенко З. Т. 1996.** Морфолого-анатомическое исследование представителей рода *Hymenocallis* (Amaryllidaceae) // Бот. журн. Т. 81. № 4. С. 78–76.
- Артиушенко З. Т., Щепак А. В. 1982.** Ветвление побега у представителей семейства Amaryllidaceae // Бот. журн. Т. 67. № 8. С. 1074–1082.
- Асатрян М. Я. 1993.** Низовые чешуи в луковицах некоторых представителей семейства Amaryllidaceae // Бот. журнал. Т. 78, № 3. С. 52–57.
- Афанасьева Н. Н. 1995.** Морфолого-анатомические особенности и систематика *Haemanthus* (Amaryllidaceae) // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 30–40.
- Батыгина Т. Б. 1989.** О положении порядков Nymphales и Nelumbonales в системе покрытосеменных (по данным эмбриологии) / В кн.: «Филогения высших растений» / М. «Наука». С. 18–21.
- Батыгина Т. Б. 1999.** Эмбриогенез и морфогенез половых и соматических зародышей // Физиология растений. Т. 6. № 6. С. 886–898.
- Батыгина Т. Б.,** Васильева В. Е., Маметьева Т. Б. **1978.** Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro*. Эмбриогенез у покрытосеменных растений // Бот. журн. Т. 63. № 1. С. 87–110.
- Батыгина Т. Б.,** Кравцова Т. И., Шамров И. И. **1980.** Сравнительная эмбриология представителей порядков Nymphaeales и Nelumbonales // Бот. журн. Т. 65. № 8. С. 1071–1085.

- Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева Г. Р. 1983.** Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. Т. 68. № 3. С. 311–325.
- Батыгина Т. Б., Титова Г. Е., Шамров И. И. 1991.** Сравнительная эмбриология нимфейных (Nymphaeales s.l.) в связи с вопросом их филогении и систематики / В сб.: «Материалы VIII Московского совещания по филогении растений» / М. Изд-во «МОИП». С. 11–14.
- Белоусов Б. П. 1951.** Периодически действующая реакция и её механизм / В сб.: «Автоколебательные процессы в системах с диффузией» / Горький. Изд-во Горьковского Гос. Унив. С. 76.
- Белоусов Л. В. 1987.** Онтогенетическая модель рядов Фибоначчи в апикальных меристемах растений // Журн. общ. биол. Т. 37. № 6. С. 900–911.
- Брынец В. А. 1996.** Особенности расположения метамеров у побегов сосны обыкновенной и кедра сибирского // Лесоведение. № 6. С. 62–66.
- Брынец В. А. 2002.** Параметры боковых удлинённых побегов сосны обыкновенной и сосны кедровой сибирской в зависимости от их места в мутовке // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 107. Вып. 4. С. 78–81.
- Брынец В. А. 2004.** Типы филлотаксиса и закономерности их реализации // Онтогенез. № 2. С. 149–156.
- Брынец В. А. 2006.** Филлотаксис. Опыт применения компьютерных моделей для решения вопросов теоретической морфологии. М. Изд-во Моск. Гос. Университета Леса. 112 С.
- Вавилов Н. И. 1931.** Линневский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 26. № 3. С. 109–134.
- Вавилов Н. И. 1935.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // М.; Л. Изд-во «СельхозГИЗ». 56 С.
- Вавилов Н. И. 1987.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // М. Изд-во «Наука». 260 С.
- Ветгштейн Р. 1912.** Руководство по систематике растений. Т. 2. Ч. 2. Высшие растения (скрытосеменные). М. Изд-во М. и С. Сабашниковых. 501 С.
- Вольперт Л. 1970.** Проблема трёхцветного флага – к вопросу о развитии и регуляции пространный структуры / В кн.: На пути к теоретической биологии / М. Изд-во «Мир». С. 120–128.
- Вольперт Л. 1971.** Развивающиеся клетки знают своё место // Природа. 1971. №6. С. 60–64.
- Вольперт Л. 1982.** Морфогенез в процессе развития / В сб.: «Молекулы и клетки». Вып. 7 / М. Изд-во «Мир». С. 115–33.
- Гамалей Ю. В. 2004.** Транспортная система сосудистых растений. СПб. Изд-во Санкт-Петербургского Университета. 422 С.
- Гатцук Л. Е. 1974.** Гемаксиллярные растения и система соподчиненных единиц побегового тела // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
- Гатцук Л. Е. 1994.** Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / В сб.: Успехи экологической морфологии растений и её влияние на смежные науки / М. Изд-во «Прометей». С. 18–19.
- Гатцук Л. Е. 1995.** Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 1–4.
- Гатцук Л. Е. 2008.** Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. Тверского Гос. Университета. Серия Биология и экология. Вып. 9. № 25 (85). С. 29–41.
- Гёте И. В. 1957.** Избранные сочинения по естествознанию. М. Изд-во АН СССР. 553 С.
- Гильберт Д., Бернайс П. 1982а.** Основания математики. Логические исчисления и формализация арифметики. М. Изд-во «Наука». Главная редакция физико-математической литературы. 556 С.
- Гильберт Д., Бернайс П. 1982б.** Основания математики. Теория доказательств. М. Изд-во «Наука». Главная редакция физико-математической литературы. 652 С.
- Гусев М. В., Минеева Л. А. 2008.** Микробиология. М. Изд-во «Академия». 462 С.
- Дзидзигури Л. К. 1979.** Ветвление побега у *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae) // Бот. журн. Т. 64. № 1. С. 64–68.
- Доброчаев А. Е., Иванов В. Б. 1999.** Стохастическая модель пролиферации в одномерном ряду клеток // Онтогенез. Т. 30. № 3. С. 192–204.
- Доброчаев А. Е., Иванов В. Б. 2001.** Вариабельность размеров митотических клеток

- в меристеме корня // Онтогенез. Т. 32 № 4. С. 252–262.
- Донсков Д. Г. 2008.** Морфогенез листа листостебельного мха *Physcomytrium pyriforme* // Вестн. Тверского Гос. Университета. Серия «Биология и экология» Вып. 9. № 85. С. 58–66.
- Ежова Т. А. 1999.** *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh. как модельный объект для изучения генетического контроля морфогенеза // Генетика. Т. 35. № 11. С. 1522–1537.
- Ежова Т. А. 2007.** Генетический контроль ранних этапов развития листа // Онтогенез. Т. 354. № 6. С. 839–842.
- Ежова Т. А., Пенин А. А. 2001.** Новый ген *BRACTEA* (*BRA*) *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh., отвечающий за формирование открытого абрактеезного соцветия // Генетика. Т. 37. № 7. С. 935–938.
- Ежова Т. А., Лебедева О. В., Огаркова О. А., Пенин А. А., Шестаков С. В. 2003.** *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений. М. Изд-во «Макс-пресс». 219 С.
- Еськов К. Ю. 2000.** История Земли и жизни на ней. М. Изд-во «МИРОС», «МАИК-Интерпериодика». 352 С.
- Жаботинский А. М. 1974.** Концентрационные колебания. М. Изд-во «Наука». 179 С.
- Железнов Н. И. 1840.** О развитии цветка и яичка в растении *Tradescantia virginica* L. // СПб. Изд-во «К. Край». 45 С.
- Жерихин В. В. 1993.** История биома дождевых лесов // Журн. общ. биол. Т. 54. № 6. С. 659–666.
- Заварзин Г. А. 1974.** Фенотипическая систематика бактерии: пространство логических возможностей. М. Изд-во «Наука». 141 С.
- Заварзин Г. А. 1979.** Пространство логических возможностей в многообразии бактерии и их филогения // Природа. № 6. С. 9–19.
- Заварзин Г. А. 2002.** Роль комбинаторных событий в развитии биоразнообразия // Природа. № 1. С. 12–19.
- Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кёрнер К. 2007.** Strassburger. Ботаника. Т. 3. Эволюция и систематика. М. Изд-во «Академия». 574 С.
- Имс А. 1964.** Морфология цветковых растений. М. 497 С.
- Капинос Г. Е. 1965.** Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку. Изд-во Академии Наук Аз. ССР. 240 С.
- Коновалова Т. Ю. 1991.** Определитель видов семейства Commelinaceae R. Br. / В сб.: «Оранжерейные растения» / М. Изд-во «Наука». С. 83–110.
- Корона В. В. 1987.** Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск. Изд-во Свердловского Гос. Университета. 272 С.
- Корона В. В., Васильев А. Г. 2000.** Строение и изменчивость листьев растений. Основы модульной теории. Екатеринбург. Изд-во Екатеринбургского Гос. Университета. 224 С.
- Котова Л. М., Котов А. А., Кара А. Н. 2004.** Изменение баланса фитогормонов в стеблях и корнях гороха после декапитации проростков // Физиология растений. Т. 51. № 1. С. 121–125.
- Кренке Н. П. 1933–1935.** Феногенетическая изменчивость. Т.1. М. Изд-во Биол. Ин-та им. К.А. Тимирязева. 860 С.
- Кузнецов Н. И. 1936.** Введение в систематику цветковых растений. Пособие для вузов и самообразования. Изд. 2-е. Л. Изд-во «Биомедгиз» 456 С.
- Кузнецова Т. В. 1985.** Методы исследования соцветий. II. Концепция псевдоциклов // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 90. № 6. С. 92–105.
- Кузнецова Т. В. 1987.** Методы исследования соцветий. III. Проблема интеркалярного соцветия // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 92. Вып. 1. С. 81–96.
- Кузнецова Т. В. 1991.** О применении метода комплиментарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. Т. 52. № 2. С. 221–230.
- Кузнецова Т. В. 1992.** О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Бот. журн. Т. 77. № 12. С. 7–24.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. 1992.** Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. Изд-во Химико-фармацевтического института. 128 С.
- Лихошвай В. А., Омельяничук Н. А., Миронова В. В., Фадеев С. И., Мелснесс Э. Д., Колчанов Н. А. 2007.** Математическая модель паттерна распределения ауксина в корне растения // Онтогенез. Т. 38. № 6. С. 446–456.
- Лобашёв М. Е. 1970.** Генетика с основами селекции. М. Изд-во «Просвещение». 432 С.

- Лотова Л. И. 2007.** Ботаника: морфология и анатомия высших растений. М. Изд-во «КомКнига». 512 С.
- Лутова Л. А.,** Проворов Н. А., Тиходеев О. В., Тихонович И. А., Хождайова Л. Т., Шишкова С. О. **2000.** Генетика развития растений. СПб. Изд-во «Наука». 538 С.
- Мавродиев Е. В., Чуб В. В. 2001.** Морфологические особенности листовых серий в семействе *Commelinaceae* в связи с вопросом о числе и гомологии профиллов однодольных // Бот. журн. Т.86. № 4. С. 1–11.
- Маевский П. Ф. 1886.** Строение махровых цветков. Морфологические исследования П. Маевского // Изв. имп. общ. любит. ест. антр. и этногр. Т. 46. Вып. 2. 142 С.
- Майоров С. Р. 2006.** Сем. *Crassulaceae* J. St.-Nil. Толстянковые / В кн.: «П. Ф. Маевский. Флора средней полосы Европейской части России». 10-е исправленное и дополненное издание / М. Товарищество научных изданий КМК. С. 284–286.
- Малыгин А. Г. 2001.** Теория филлотаксиса. 1. Геометрическая модель спиральных форм очередного филлотаксиса // Онтогенез. Т. 32. № 5. С. 328–334.
- Малыгин А. Г. 2002.** Теория филлотаксиса. 2. Кристаллографическая интерпретация взаимосвязи между низшими и высшими формами филлотаксиса // Онтогенез. Т. 33. № 6. С. 386–392.
- Марфенин Н. Н. 1999.** Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 6–16.
- Мейен С. В. 1977.** Таксономия и мерономия / В кн.: «Вопросы методологии в геологических науках» / Киев. Изд-во «Наукова Думка». С. 25–33.
- Мейен С. В. 1978.** Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Мейен С. В. 1987.** Основы палеоботаники. М. Изд-во «Недра». 405 С.
- Мендель Г. 1910.** Опыты над растительными гибридами // Труды Бюро по прикладной ботанике. Т. 3. № 11. С. 479–529.
- Миронова В. В. 2010.** Компьютерное исследование роли ауксина в генетическом контроле развития корня растений // Автореферат диссертации на соискание учёной степени канд. биол. наук. Новосибирск. 20 С.
- Морщицина С. С. 1982.** Порядок имбирные (*Zingiberales*) / В кн.: «Жизнь растений» / М. Изд-во «Просвещение». Т. 6. С. 378–407.
- Николаев С. В.,** Пененко А. В., Лавреха В. В., Миронова В. В., Омелянчук Н. Е. Мёлснесс Е. Д., Колчанов Н. А. **2007.** Клеточно-ориентированный подход к моделированию регуляции структуры апикальной меристемы побега *Arabidopsis thaliana* // В сб.: «Системная и компьютерная биология». Под ред. Колчанова Н. А., Гончарова С. С., Лихошвай В. Д., Иванисенко В. А. Новосибирск, изд-во СО РАН.
- Нотов А. А. 1999.** О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 60–75.
- Пенин А. А.,** Ежова Т. А., Чуб В. В. **2002а.** Принципы формализации данных для построения генетико-морфологической модели развития побега цветковых растений // Онтогенез. Т. 33. № 6. С.421–428.
- Пенин А. А.,** Ежова Т. А., Чуб В. В. **2002б.** Терминальный цветок: принципы формирования / В сб.: «Труды II Международной конференции по анатомии и морфологии растений». СПб., февраль. С. 126.
- Пенин А. А.,** Чуб В. В., Ежова Т. А. **2005.** Принципы формирования терминального цветка // Онтогенез. Т. 36. № 2. С. 92–95.
- Пенин А. А.,** Будаев Р. А., Ежова Т. А. **2007.** Взаимодействие гена *BRATEA* с генами *TERMINAL FLOWER 1*, *LEAFY* и *APETALA 1* при формировании соцветия и цветка у *Arabidopsis thaliana* // Генетика. Т. 43. № 3. С. 370–376.
- Поппер К. 2005.** Логика научного исследования // М. Изд-во «Республика». 447 С.
- Проханов Я. И. 1974.** Происхождение покрытосеменных в свете примата признаков однодольных / В сб.: «Проблемы филогении высших растений» / М. Изд-во «Наука». С. 75–102.
- Ремизова М. В. 2007.** Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных. Автореферат дисс. на соискание учёной степени канд. биол. наук. Московский Гос. Университет имени М.В. Ломоносова. 16 С.
- Ремизова М. В.,** Соколов Д. Д., Москвичёва Л. А. **2005.** Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (*Tofieldiaceae*) // Бот. журн. Т. 90. № 6. С. 840–853.



- Рогозин И. Б., Вульф Ю. И., Бабенко В. Н., Кунин Е. В. 2005.** Эволюция геномов эукариот и принцип максимальной парсимонии // Вестник ВОГиС. Т. 9. № 2. С. 141–152.
- Родионенко Г. И. 1961.** Род *Iris* L. – Ирис (вопросы морфологии, биологии, эволюции, систематики). М.-Л. Изд-во Академии наук СССР. 216 С.
- Родионенко Г. И. 2002.** Ирисы. СПб. Изд-во «Агропромиздат». 189 С.
- Романов Г. А. 1992.** Модель гормонально-организуемого пролиферативного роста: аналогии с ростом растений // Онтогенез. Т. 23. № 3. С. 228–236.
- Романов Г. А., Суховеров В. С. 1997.** Исследование кинетики роста и динамики гормональных градиентов на модельных многоклеточных структурах растительного типа – компьютерных растениях // Доклады Академии наук. Т. 352, № 6. С. 845–848.
- Рубин А. Б. 1999.** Процессы самоорганизации в распределённых биологических системах / В кн.: «Биофизика». Т. 1. Теоретическая биофизика / М. Изд-во «Наука». С. 83–116.
- Рэфф Р., Кофмен Е. 1986.** Эмбрионы, гены и эволюция. М. Изд-во «Мир». 402 С.
- Савостьянов Г. А. 2005.** Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб. Изд-во «Наука». 375 С.
- Серебряков И. Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. М. Изд-во «Советская наука». 391 С.
- Серебрякова Т. И. 1971.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. Изд-во «Наука». 357 С.
- Синнот Э. 1963.** Морфогенез растений. М. Изд-во «Иностранная литература». 603 С.
- Синюшин А. А. 2010.** Изучение генетического контроля активности апикальных меристем у гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Диссертация на соискание учёной степени канд. биол. наук. М. Московский Государственный Университет. 130 С.
- Синюшин А. А., Гостимский С. А. 2006.** Фасциация у гороха посевного: основные закономерности морфогенеза // Онтогенез. Т. 37. № 6. С. 449–456.
- Ситников А. П. 1991.** Изменчивость репродуктивных структур в роде *Polygonum* L. и у других представителей семейства Polygonaceae Juss. Диссертация на соискание учёной степени канд. биол. наук. Казань. Казанский Гос. Университет. 179 С.
- Ситников А. П. 1996.** Особенности опыления – причина изменчивости цветка в роде *Polygonum* L. s. lat. (Polygonaceae Juss.) / В сб.: «Проблемы репродуктивной биологии растений». Тез. докл. симпозиума / Пермь, июнь 1996 г. С. 180–182.
- Ситников А. П. 1998.** Морфологическая изменчивость цветка у *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae) / В сб.: «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков». Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества, май 1998 г., Санкт-Петербург, Т. 1. / СПб., 1998. С. 73.
- Ситников А. П. 2002.** Признаки морфологии цветка в систематике рода *Polygonum* L. s. lat. (Polygonaceae) / В сб.: Международная научная конференция, посвящённая 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН проф. В. Н. Тихомирова (Москва, 28–31 января 2002 г.). Тез. докл. / М. Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 101–102.
- Ситников А. П. 2003.** Некоторые закономерности разнообразия репродуктивных органов представителей трибы *Polygonoeae* Rchb. (Polygonaceae Juss.) / В сб.: XI Международное совещание по филогении растений. Тез. докл. Москва, январь 2003 г. / М. Изд-во Центра охраны дикой природы. 2003. С. 91–92.
- Ситников А. П., Смирнов А. Г. 1991.** О направлениях преобразования цветка в семействе Polygonaceae / В сб.: «Филогения и систематика растений». Материалы VIII Моск. совещания по филогении растений / М. Изд-во «Наука». С. 103–105.
- Скворцов А. К., Костина М. В. 1994.** О морфологии и гомологиях профиллов / В сб.: Материалы международного совещания «Систематика и эволюция злаков». Краснодар, сентябрь 1994 г. / Краснодар. С. 72–77.
- Скрябин К. Г., Алексеев Д. В., Ежова Т. А., Козлов В. Н., Кудрявцев В. Б., Носов М. В., Пенин А. А., Чуб В. В., Шульга О. А., Шестаков С. В. 2004.** Математическое моделирование генетического контроля определения типа органа цветка у *Arabidopsis thaliana* // Известия АН. Серия Биол. Т. 31. № 4. С. 346–353.
- Скрябин К. Г., Алексеев Д. В., Ежова Т. А., Козлов В. Н., Кудрявцев В. Б., Носов М. В., Пенин А. А., Чуб В. В., Шестаков С. В., Шуль-**

- га О. А. 2006. Определение типа и положения органов цветка: динамическая модель развития // Известия АН. Серия Биол. Т. 33. № 6. С. 523–535.
- Смирнов П. А. 1958.** Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Труды Приокско-Террасного Гос. Заповедника. М. Вып. 2. С. 1–247.
- Столяров А. А. 1995.** Номинализм Оккама / В кн.: «История философии Запад-Россия-Восток». Книга первая. «Философия древности и Средневековья» / М. Изд-во «Греко-латинский кабинет». С. 373–374.
- Суховеров В. С., Романов Г. А. 2009.** Моделирование гормонально-управляемого биполярного роста клеточных структур растительного типа // Проблемы управления. № 6. С. 35–43.
- Тимонин А. К. 2001.** Роль морфологии в ботанике / В сб.: «Гомология в ботанике: опыт и рефлексия». Труды IX Школы по теоретической морфологии растений. Санкт-Петербург, январь-февраль 2001 / СПб. Изд-во Союза Учёных. С. 10–17.
- Тимонин А. К., 1984.** Анатомия вегетативных листьев некоторых видов *Amaranthus* L. 1. Развитие // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 89. Вып. 2. С. 82–88.
- Титова Г. Е. 2000.** О природе псевдомонокотилии у цветковых растений // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 76–91.
- Тихомиров В. Н. 1985.** О системе цветковых растений // Биологические науки. № 1. С. 16–25.
- Трифонов В. И. 1982.** Порядок коммелиновые (Commelinales) / В кн.: «Жизнь растений» / Под ред. А. Л. Тахтаджана. М. Изд-во «Промсвещение». Т. 6. С. 311–323.
- Федченко В. А. 1935.** Шафран – *Crocus* L. / В кн.: «Флора СССР». Т. IV. / Л. Изд-во Академии Наук СССР. С. 499–511.
- Хохряков А. П. 1974.** О некоторых закономерностях эволюции цветка / В сб.: «Проблемы филогении высших растений» / М. Изд-во «Наука». С. 163–171.
- Цвелёв Н. Н. 1993.** Эволюция фитомера у высших растений // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 2. С. 53–60.
- Цвелёв Н. Н. 1997.** Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 102. Вып. 5. С. 54–58.
- Цвелёв Н. Н. 2005.** О концепции фитонизма и её значении для морфологии растений // Бот. журн. Т. 90. № 3. С. 297–303.
- Чайлахян М. Х. 1988.** Регуляция цветения высших растений. М. Изд-во «Наука». 559 С.
- Черненко Т. В., Шорина Н. И. 1990.** Кислица обыкновенная / В сб.: «Биологическая флора Московской области» / М. Изд-во Московского Гос. Университета. С. 154–171.
- Чуб В. В. 1995.** Морфогенез различных видов рода *Crocus* L. в культуре *in vitro* / Дисс. на соискание учёной степени канд. биол. наук. / М. Московский Гос. Университет имени М.В. Ломоносова. 133 С.
- Чуб В. В. 2001.** Проблема гомологизации предлиста и семядоли / В сб.: Тез. докл. конференции «Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия». Санкт-Петербург, январь-февраль 2001 / СПб. Изд-во Союза Учёных С. 164–170.
- Чуб В. В. 2007а.** Принципы пространственной организации типичного цветка однодольных / В сб.: Тез. докл. конференции по морфологии и систематике растений, посвящённой 300-летию со дня рождения Карла Линнея. Москва, май. 2007 / М. С. 219–221.
- Чуб В. В. 2007б.** Нарциссы: история махровых сортов // Цветоводство. № 3. С. 32–35.
- Чуб В. В. 2007в.** Устойчивые спуриа-ирисы для Подмосковья // Цветоводство. № 4. С. 58–61.
- Чуб В. В. 2007г.** Ботаника. Часть 2. Многообразие цветковых растений и принципы их классификации. М. Открытый Лицей «Всероссийская заочная многопредметная школа». Изд-во «Макс-Пресс». 152 С.
- Чуб В. В. 2008а.** Многолетники для ландшафтного сада. М. Изд-во «Эксмо». 575 С.
- Чуб В. В. 2008б.** Формальные методы анализа структуры в приложении к органотаксису цветка и листовых серий побегов // Вестник Тверского Государственного Университета. Серия «Биология и экология». № 25 (85). Вып. 9. С. 275–279.
- Чуб В. В., Кожевникова А. Д. 1999.** Сравнительный анализ моноподиальной и симподиальной моделей возобновления луковиц у *Galanthus* L. // Известия АН. Серия Биологическая. № 3. С. 294–320.
- Чуб В. В., Кожевникова А. Д. 2000.** Структура луковиц карликовых нарциссов (*Narcissus bulbocodium* L. и *N. triandrus* L.,

- Amaryllidaceae) // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 105, Вып. 4. С. 53–59.
- Чуб В. В., Пенн А. А. 2004.** Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: разметка положения органов // Онтогенез. Т. 35. № 4. С. 280–284.
- Чуб В. В., Юрцева О. В. 2006.** Математическое моделирование структуры цветка в семействе Polygonaceae / В сб.: Тезисы докладов Международной научной конференции, посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы «Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы». Казань, январь С. 134.
- Чуб В. В., Юрцева О. В. 2007.** Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства Polygonaceae // Бот. журн. Т. 92. № 1. С. 114–134.
- Чуб В. В., Алексеев Д. В., Носов М. В., Пенн А. А., Ежова Т. А., Шестаков С. В., Кудрявцев В. Б., Козлов В. Н., Шульга О. А., Скрыбин К. Г. 2003.** Математическое моделирование декусатного и спирального филлотаксиса / В сб.: Тез. докл. V съезда Всероссийского общества физиологов растений, Пенза, сентябрь 2003 г. / Пенза. С. 444–445.
- Шафранова Л. М. 1993.** Растение как объект гомологизации / В сб.: «Жизненные формы: онтогенез и структура» / М. Изд-во «Прометей». С. 219–222.
- Шорина Н. И. 1975.** Структура листьев некоторых шафранов в связи с эволюцией рода *Crocus* L. // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 80. № 4. С. 117–125.
- Шорина Н. И. 1983.** Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (Oxalidaceae) в онтогенезе // Бот. журн. Т. 68. № 7. С. 896–907.
- Эсау К. 1969.** Анатомия растений. Москва. Изд-во «Мир». 554 С.
- Юрцева О. В. 1998.** Самоопыление у видов рода *Polygonum aviculare* L. (*Polygonum* subsect. *Polygonum*) // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 103. Вып. 5. С. 61–67.
- Юрцева О. В. 2000.** Число тычинок и строение цветка и плода у видов секции *Polygonum* L. // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 105. Вып. 2. С. 26–34.
- Юрцева О. В., Чуб В. В. 2005.** Структурные типы цветков Polygonaceae и пути их преобразования: данные к построению модели развития цветка // Бюлл. моск. общ. исп. природы. Отд. биол. Т. 110. № 6. С. 40–52.
- 
- Adler I. 1974.** A model of contact pressure in phyllotaxis // Journ. Theor. Biol. V. 45. P. 1–79.
- Adler I., Barabé D., Jean R. V. 1997.** A history of the study of phyllotaxis // Annals of Botany. V. 80. P. 231–244.
- Aida M., Yasaka M. 2006a.** Genetic control of shoot organ boundaries // Curr. Opin. Plant Biol. V. 9. № 1. P. 72–77.
- Aida M., Yasaka M. 2006b.** Morphogenesis and patterning at the organ boundaries in the higher plant shoot apex // Plant Mol. Biol. V. 60. № 6. P. 915–928.
- Aida M., Ishida T., Yasaka M. 1999.** Shoot apical meristem and cotyledon formation during *Arabidopsis* embryogenesis: interaction among the CUP-SHAPED COTYLEDON and SHOOT MERISTEMLESS genes // Development V. 126. P. 1563–1570.
- Akberdin I. R., Ozonov E. A., Mironova V. V., Omelyanchuk N. A., Likhoshvai V. A., Gorpinchenko D. A., Kolchanov N. A. 2007.** Mathematical model of the *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. morphogenesis in a cellular automaton terms. // FEBS Journal. V. 274. № 1. P. 134.
- Alvarez J., Guki C. L., Yu X.-H., Smyth D. R. 1992.** TERMINAL FLOWER: A gene affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // Plant Journ. V. 2. № 2. P. 103–116.

- APG II. 2003.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // *Botanical Journal of Linnean Society*. V. 141. № 4. P. 399–436.
- Arber A. 1925.** *Monocotyledones: A Morphological Study*. Cambridge. Cambridge Univ. Press.
- Artjushenko Z. T. 1989.** Aspects of research on Amaryllidaceae Jaume. // *Herbetia*. V. 45. № 1–2. P. 131–137.
- Baillon H. 1894.** *Historie des plantes*. Paris. T. XIII. P. 202.
- Bancroff N. 2006.** A review of literature, concerning the evolution of monocotyledons // *New Phytol.* V. 19. № 9. P. 285–307.
- Barabé D. 2004.** The use of entropy to analyze phyllotactic mutants: a theoretical analysis // *Plant Cell*. V. 16. P. 804–806.
- Barabé D., Jean R. V. 1996.** The constraints of global form on phyllotactic organization: the case of *Simplocarpus* (Araceae) // *Journ. Theor. Biol.* V. 178. P. 393–397.
- Barlow P. W., Lück J. 2004a.** Deterministic cellular descent and its relationship to the branching of plant organ axes // *Protoplasma*. V. 224. P. 129–143.
- Barlow P. W., Lück J. 2004b.** Cell division systems that account for the various arrangements and types of differentiated cells within the secondary phloem of conifers // *Plant Biosystems*. V. 138. № 3. P. 179–202.
- Barton M. K., Poethig R. S. 1993.** Formation of the shoot apical meristem in *Arabidopsis thaliana*: an analysis of development in the wild-type and shoot meristemless mutant // *Development*. V. 119. P. 823–831.
- Bauer P., Lubkowitz M., Tyers R., Nemoto K., Meerley R. B., Gott S. A., Freeling M. 2004.** Regulation and conserved intron sequence of *LIGULELESS-3/4* *knox* class-I homeobox genes in grasses // *Planta*. V. 219. № 2. P. 359–368.
- Bauer R. 1922.** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten // *Flora*. Bd. 115. S. 273–292.
- Becraft P. W., Bongard-Pierce D.K., Sylvester A.W., Poiting R.S., Freeling M. 1990.** The *LIGULELESS-1* gene acts tissue specifically in maize leaf development // *Dev. Biol.* V. 141. № 1. P. 220–232.
- Becraft P. W., Freeling M. 1991.** Sectors of *liguleless-1* tissue interrupt an inductive signal during maize leaf development // *Plant Cell*. V. 3. № 8. P. 801–807.
- Belanger K. D., Quatrano R. S. 2000.** Polarity: the role of localized secretion // *Curr. Opin. in Plant Biol.* V. 3 P. 67–72.
- Bennet M. J., Marschant A., Green H. G., May S. T., Ward S. P., Milner P. A., Walker A. R., Schultz B., Feldmann K. A. 1996.** *Arabidopsis AUX1* gene: a permease-like regulator of root gravitropism // *Science*. V. 273. № 5277. P. 948–950.
- Bentham G. 1837.** On the *Eriogoneae*, a tribe of the order Polygonaceae // *Trans. Linn. Soc. London*. V. 17. P. 401–420.
- Berleth T., Chatfield S. 2002.** Embryogenesis: pattern formation from a single cell // In: *The Arabidopsis Book*. Amer. Soc. of Plant Biol. P. 1–22.
- Blaser H. W. 1944.** Studies in the morphology of the Cyperaceae II. The prophyll // *Amer. J. Bot.* V. 31. P. 53–64.
- Bowles E. A. 1934.** *A handbook of Narcissus*. London. 248 P.
- Bowman J. L., Drews G. N., Meyerowitz E. M. 1991.** Expression of *Arabidopsis* floral homeotic gene *AGAMOUS* is restricted to specific cell types late in development // *Plant Cell*. V. 3. № 8. P. 749–758.
- Bowman J. L., Alvarez J., Weigel D., Meyerowitz E. M., Smyth D. R. 1993.** Control of flower development in *Arabidopsis* by *APETALA 1* and interacting genes // *Development*. V. 119. P. 724–743.
- Bowman J. L., Brüggemann H., Lee J.-Y., Mummehoff K. 1999.** Evolutionary changes in floral structure within *Lepidium* L. (Brassicaceae) // *Int. Journ. of Plant Sci.* V. 160. № 5. P. 917–929.
- Bravais L., Bravais A. 1834.** Essai sur la disposition symétrique des inflorescences // *Ann. Sci. Nat. Serie 2. T. VII – VIII*. P. 199–206.
- Bravais L., Bravais A. 1837.** Essai sur la disposition des fleures curviseries // *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg. T. 7*. P. 42–10.
- Bravais L., Bravais A. 1839.** Essai sur la disposition des fleures rectiseries // *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg. T. 12*. P. 65–77.
- Brückner C. 2000.** Clarification of the carpel number in Papaverales, Capparales, and Berberidaceae // *Botanical Reviews*. V. 66. P. 155–309.
- Brunaud A., Turlier M. F. 1971.** Monopodial and sympodial structures: some instances under discussion // *Bulletin de la Societe Botanique de France*. V. 118. № 7–8. P. 543–560.
- Busch M., Mayer U., and Jürgens G. 1996.** Molecular analysis of the *Arabidopsis* pattern

- formation gene *GNOM*: Gene structure and intragenic complementation // *Mol. Gen. Genet.* V. 250. P. 681–691.
- Carles C. C.,** Lertpiriyapang K., Reville K., Fletcher C. **2004.** The *ULTRAPETALA 1* gene functions early in *Arabidopsis* development to restrict shoot apical meristem activity and acts through *WUSHEL* to regulate floral meristem determinacy // *Genetics.* V. 167. P. 1893–1903.
- Carpenter K.,** Copsey L., Vincent C., Doyle S., Margrath R., Coen E. S. **1995.** Control of flower development and phyllotaxy by meristem identity genes in *Antirrhinum* // *Plant Cell.* V. 7. № 12. P. 2001–2011.
- Čelakovský L. J. 1899.** Über achtzählige pentamer veranlagter Blüten // *Jahrb. Wissensch. Botanik.* Leipzig. Bd. 33. S. 368–416.
- Chappelier P. 1898.** Essais de culture sur le saffron et l'igname // *Bull. Soc. Nationale d'Acclimatation de France.* Jan. 1898. Année 45. P. 53–62.
- Chase M. W. 2004.** Monocot relationship: an overview // *Amer. Journ of Bot.* V. 91. № 6. 1645–1655.
- Chaudhury A. M.,** Letham S., Craig S., Dennis E.S. **1993.** *amp 1* – a mutant with high cytokinin levels and altered embryonic pattern, faster in vegetative growth, constitutive photomorphogenesis and precocious flowering // *Plant J.* V. 4. P. 907–916.
- Chavarría-Krauser A., Schurr U. 2004.** A cellular growth model for root tips. // *Journ. of Theor. Biol.* V. 230. P. 21–32.
- Choob V. V. 1997.** Morphology of *Galanthus* individuals with additional organs supports the sympodial model of growth // In: The Proceedings of 13<sup>th</sup> International Symposium «Morphology, Anatomy and Systematics», Belgium, Leuven, April. C. 39.
- Choob V. V. 1998.** Two patterns of inflorescence architecture in *Crocus* L. (Iridaceae) // In: The Proceedings of International Conference «Iris and Iridaceae: Biodiversity and systematics». Italy, Rome, May. P.11.
- Choob V. V. 1999.** Phantom leaves: a new look to the old problem of branching in *Galanthus* (Amaryllidaceae) // *Systematics and geography of plants.* V. 68. P. 67–72.
- Choob V. V. 2001.** Patterns of flower and inflorescence architecture in *Crocus* L. (Iridaceae) // *Annali di Botanica, nova seria.* V. I. № 2. P. 91–104.
- Choob V. V. 2002.** On the problem of homologization of prophylls and cotyledons // *Wulfenia.* V. 9. P. 73–76.
- Choob V. V., Kuznetsova T. V. 1999.** A critical revision of inflorescence structure in *Crocus* L. of subgenus *Nudiflori* Maw. (Iridaceae) // *Flora.* V. 194. P. 229–235.
- Choob V. V., Penin A. A. 2003.** Homeosis in flower: changes in spatial pattern against organ substitution / In: The Proceedings of 16<sup>th</sup> International Symposium «Biodiversity and Evolution Biology». Germany, Frankfurt-am-Main, September. P. 136.
- Christensen S. K.,** Dagenais N., Chory J., Weigel D. **2000.** Regulation of the auxin response by the protein kinase PINOID // *Cell.* V. 100. P. 469–478.
- Clark S. E. 1996.** The shoot meristem as a site of continuous organogenesis // *Seminars in Cell and Developmental Biology.* V. 7. № 6. P. 873–880.
- Clark S. E.,** Jacobsen S. E., Levin J. Z., Meyerowitz E. M. **1998.** The *CLAVATA* and *SHOOTMERISTEMLESS* loci completely regulate meristem activity in *Arabidopsis* // *Development.* V. 122. P. 1567–1575.
- Clarke C.-B. 1881.** Commelinaceae. In: *Monographiae phanerogamarum prodromi* // Paris. T. III. P. 113.
- Coen E. S., Meyerowitz E. M. 1991.** The war of the whorles: genetic interactions controlling flower development // *Nature.* V. 353. № 6339. P. 31–37.
- Cooke T. D. 2006.** Do Fibonacci numbers reveal the involvement of geometrical imperative or biological interactions in phyllotaxis? // *Bot. Journ. of the Linnean Soc.* V. 150. № 1. P. 3–24.
- Crawford K. M., Zambryski C. P. 1999.** Plasmodesmata signaling: many roles, sophisticated statutes // *Current Opin. In Plant Biology.* V.2. № 5. P. 382–387.
- Crone W., Lord E. M. 1994.** Floral organ initiation and development in wild-type *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) and in the organ identity mutants *apetala 2-1* and *agamous 1* // *Can. J. Bot.* V. 72. P.384–401.
- Dahlgren R. M. T. 1983.** General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // *Nord. J. Bot.* V. 3. № 1. P. 119–150.
- Dahlgren R. M. T. 1989.** An updated angiosperm classification // *Bot. Journ. of the Linnean Soc.* V. 100. P. 197–203.
- Dahlgren R. M. T.,** Clifford H. T., Yeo P. F. **1985.** The families of Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Berlin. Verl. «Springer». 520 P.

- Dammer U. 1889.** Zur Morphologie der *Eriogonum* // Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft. Bd. 7. S. 383–387.
- Dammer U. 1893.** Polygonaceae // In: Engler A., Prantl K. (ed.) «Die natürlichen Pflanzenfamilien». Bd. 3. Teil. 1. Abteilung A. S. 1–36.
- Day C. D., Galgoci B. F. Irish V. F. 1995.** Genetic ablation of petal and stamen primordia to elucidate cell interactions during floral development // *Development*. V. 121. P. 2887–2895.
- Degtjareva G. V., Casper S. G., Hellwig F. H., Sokoloff D. D. (V) 2004.** Seed morphology in the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd. 125. S. 431–452.
- Degtjareva G. V., Casper S. G., Hellwig F. H., Schmidt A. R., Stieger J., Sokoloff D. D. (V) 2006.** Morphology and *nrlTS* phylogeny of genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution // *Plant Biology*. V. 8. P. 778–790.
- Douady S., Couder Y. 1992.** Phyllotaxis as a physical self-organized growth process // *Physical Review Letters*. V. 68. P. 2098–2101.
- Dun A. E., Ferguson B. J., Beverige A. C. 2006.** Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? // *Plant Physiology*. V. 142. P. 812–819.
- Dupuy P., Guedes M. 1880.** Documents teratologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes // *Bulletin Mus. Natur. Hist. Nationale. Paris. Ser. 4. V. 2. Sect. B. №2*. P. 83–144.
- Eichler A. W. 1875.** Blütendiagramme. Leipzig. Verl. W. Engelmann. T. 1. 345 S.
- Eichler A. W. 1878.** Blütendiagramme. Leipzig. Verl. W. Engelmann. T. 2. 575 S.
- Engler A. 1877.** Vergleichende Untersuchungen über morphologische Verhältnisse der Araceae. II. Über Blattstellung und Sprossverhältnisse der Araceae // *Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Acad. der Naturforschungen*. T. 39. S. 158–231.
- Engler A., Krause K. 1912.** Araceae: *Philodendroideae* – *Philodendreae* // Engler A. (ed.). *Das Pflanzenreich*. T. IV. H. 55. S. 1–134.
- Erbar C., Leins P. 1997.** Different patterns of floral development in whorled flowers, exemplified by Apiaceae and Brassicaceae // *Int. J. Plant Sci.* V. 158. (6 Suppl.). P. 49–64.
- Fleming A. J., McQueen-Mason S. J., Mandel T., Kuhlmeier C. 1997.** Induction of leaf primordia by the cell wall protein expansin // *Science*. V. 276. P. 1415–1418.
- Fleming A. J., Caderas D., Wehrli E., McQueen-Mason S. J., Kuhlmeier C. 1999.** Analysis of expansin-induced morphogenesis on the apical meristem of tomato // *Planta*. V. 208. P. 166–174.
- Fletcher J. C. 2001.** The *ULTRAPETALA 1* gene controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis* // *Development*. V. 128. № 8. P. 1323–1333.
- Fletcher J. C., Meyerowitz E. M. 2000.** Cell signaling within the shoot meristem // *Curr. Opin. Pl. Biol.* V. 3. P. 23–30.
- Fletcher J. C., Brand U., Running M. P., Simon R., Meyerowitz E. M. 1999.** Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA 3* in *Arabidopsis* shoot meristems // *Science*. V. 283. P. 1911–1914.
- Forman B. J., Javois L. C. 1999.** Interactions between the foot and the head patterning systems in *Hydra vulgaris* // *Dev. Biol.* V. 210. № 2. P. 351–366.
- Fower D. R., Prusinkiewicz P., Battjes J. 1992.** A collision-based model of spiral phyllotaxis // *Computer Graphics*. V. 26. № 2. P. 361–368.
- Fredeen A. L., Horning J. A., Madill R. W. 2002.** Spiral phyllotaxis of needle fascicles on branches and scales on cones in *Pinus contorta* var. *latifolia*: Are they influenced by wood-grain spiral? // *Can. J. Bot.* V. 80. P. 166–175.
- Galle P. 1977.** Untersuchungen zur Blütenentwicklung der Polygonaceen // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd. 98. № 4. S. 449–489.
- Galliot B. 2005.** Signaling molecules in regenerating *Hydra* // *Bio Assays*. V. 19. № 1. P. 37–46.
- Gälweller L., Guan Ch., Müller A., Wisman E., Mendgen K., Yephremov A., Palme K. 1998.** Regulation of polar auxin transport by AtPIN 1 in *Arabidopsis* vascular tissue // *Science*. V. 282. № 5347. P. 2226–2230.
- Geitler L. 1929.** Zur Morphologie der Blüten von *Polygonum* // *Österreichischen Botanischen Zeitschrift*. Bd. 78. Hf. 3. S. 229–241.
- Goebel K. 1923.** Organographie der Pflanzen. Jena. Verl. von Gustav Fisher. Teil. 3. 1789 S.
- Gourlay C. W., Hofer J. M. I., Ellis T. H. N. 2000.** Pea compound leaf architecture is regulated by

- interactions among the genes *UNIFOLIATA*, *COCHLEATA*, *AFILA*, and *TENDRIL-LESS* // Plant Cell. V. 12. P. 1279–1294.
- Gravis A. 1898.** Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Bruxelles. Hayes Publ. 304 P.
- Green P. B. 1985.** Surface of the shoot apex: a reinforcement-field theory for phyllotaxis // Journ. Cell Sci. (Suppl.). V. 2. P. 181–201.
- Green P. B. 1999.** Expression of pattern in plants, combining molecular and calculus-based biophysical paradigms // Am. J. Bot. V. 86. № 6. P. 1059–1076.
- Grieneisen V. A., Xu J., Maree A. F., Hogeweg P., Scheres B. 2007.** Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth // Nature. V. 449. № 7165. P. 1008–1013.
- Gregory W. C. 1941.** Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae // Transactions of the Amer. Phil. Society. V. 31. № 5. P. 443–521.
- Gross H. 1913.** Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen. // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 49. Hf. 2. S. 243–339.
- Gustafson-Brown C., Savidge B., Yanofsky M. F. 1994.** Regulation of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA 1* // Cell. V. 76. P. 131–143.
- Guyomarc'h S., Vernoux T., Traas J., Zhou D.-X., Delarue M. 2004.** *MGOUN 3*, an *Arabidopsis* gene with TetraTricoPeptide-Repeat related motifs, regulates meristem cellular organization // J. Exp. Bot. V. 55. № 397. P. 673–684.
- Haines R. W., Lye K. A. 2008.** Monocotylar seedlings: a review of evidence supporting an origin by fusion // Bot. Journ. of the Linnean Soc. V. 78. № 2. P. 123–140.
- Halle F., Oldeman R. A. A. 1970.** Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbre tropicux // Paris. Publ. «Masson et sie».
- Halle F., Oldeman R. A. A., Tomplison P. B. 1978.** Tropical trees and forests: an architectural analysis // Berlin. «Springer» Verl.
- Hamada S., Onouchi H., Tanaka H., Kudo M., Liu Y.-G., Shibata D., Machida C., Machida Y. 2000.** Mutations in the *WUSCHEL* gene of *Arabidopsis thaliana* result in the development of shoots without juvenile leaves // Plant Journ. V. 24. P. 91–101.
- Hanks G. R. 1985.** Factors affecting yields of adventitious bulbils during propagation of *Narcissus* by the twin-scaling technique // Journ. Hort. Sci. V. 60. P. 531–543.
- Hardtke C. S., Berleth T. 1998.** The *Arabidopsis* gene, *MONOPTEROS*, encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development // EMBO Journal. V. 17. P. 1405–1411.
- Hardy C. R., Stevenson D. W. 2000.** Floral organogenesis in some species of *Tradescantia* and *Callisia* (Commelinaceae) // Int. J. Pl. Sci. V. 161. № 4. P. 551–562.
- Hardy C. R., Stevenson D. W., Kiss H. G. 2000.** Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Dichorisandra thysiflora* (Comelinaceae) // Am. J. Bot. V. 87. № 9. P. 1228–1239.
- Hardy C. R., Davis J. I., Stevenson D. W. 2004.** Floral organogenesis in *Plowmanianthus* (Comelinaceae) // Int. Journ. Plant Sci. V. 165. № 4. P. 511–519.
- Harper L., Freeling M. 1996.** Interactions of *liguleless-1* and *liguleless-2* function during ligule induction in maize // Genetics. V. 144. № 4. P. 1871–1882.
- Hartsema A. M., Leupen F. F. 1942.** Orgaanvorming en periodicitet van *Amaryllis beladonna* // Meded. Van de Landb. Wageningen. D. 46. Vbd. 4. 30 S.
- Hofmeister W. 1868.** Allgemeine Morphologie der Gewächse / In: Handbuch der Physiologischen Botanik. V. 1 / Leipzig. Verl. Engelmann. S. 405–664.
- Hrycan W. C., Davis A. R. 2005.** Comparative structure and pollen production of the stamens and pollinator-descriptive staminoids of *Commelina coelestis* and *C. dianthifolia* (Comelinaceae) // Ann. Bot. V. 95. P. 1113–1130.
- Huisman E., Hartsema A. M. 1933.** De periodieke Ontwikkeling van *Narcissus pseudonarcissus* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. D.37. Vbd. 1. 55 S.
- Hülscamp M., Misera S., Jürgens G. 1994.** Genetic dissection of trichome cell development in *Arabidopsis* // Cell. V. 76. P. 555–566.
- Hülscamp M., Schnittger A., Folkers U. 1999.** Pattern formation and cell differentiation: trichomes in *Arabidopsis* as a genetic model system // Int. Rev. Cytol. V. 186. P. 147–178.
- Husson P. 1964.** Quelques cas teratologiques de fleurs de Polygonacees // Bull. Soc. Histoire Nature Toulouse. Vol. 99. № 1–2. P. 124–135.
- Irmisch T. 1860.** Beiträge zur Morphologie der Amaryllideen // Berlin. Gustav-Fischer Verl. 76 S.

- Irmisch T. 1874.** Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Abt. 5 Über einige Aroideen // Abh. Naturforsch. Gesellschaft. T. 13. H. W. Schmidt Verl., Halle. S. 1–48.
- Jack T., Sieburth L., Meyerowitz E. M. 1997.** Targeted misexpression of *AGAMOUS* in whorl 2 of *Arabidopsis flower* // Plant Journ. V. 11. P. 815–839.
- Jackson D., Hake S. 1999.** Control of phyllotaxis in maize by *ABPHYLL* gene // Development. V. 126. P. 315–323.
- Jarežky R. 1925.** Beiträge zur Systematik der Polygonaceen unter Berücksichtigung des Oxy-methylantrachinon – Vorkommens // Feddes Repertorium, V. 22. P. 49–83.
- Jean R. V. 1986.** A basic theorem on and a fundamental approach to pattern formation on plants // Mathematical Bioscience. V. 79. P. 127–154.
- Jean R. V. 1994.** Phyllotaxis. Cambridge. Publ. «Cambridge Univ. Press». 386 P.
- Jean R. V., Barabé D. 2001.** Application of two mathematical models to the Araceae, a family of plants with enigmatic phyllotaxis // Ann. Bot. V. 88. P. 173–186.
- Jeong S., Trotochaud A. E., Clark S. E. 1999.** The *Arabidopsis CLAVATA 2* gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the *CLAVATA 1* receptor-like kinase // Plant Cell. V. 11. P. 1925–1933.
- Jofuku K. D., den Boer B. G. W., Van Montagu M., Okamoto J. K. 1994.** Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA 2* // Plant Cell. V. 6. P. 1211–1225.
- Jönsson H., Heisler M. G., Shapiro B. E., Meyerowitz E. M., Mjolsness E. 2006.** An auxin-driven polarized transport model for phyllotaxis // Proceedings of Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. № 5. P. 1633–1638.
- Kaya H., Shibahara K., Taoka K., Iwabuchi M., Stillman B., Araki T. 2001.** *FASCIATA* genes for chromatin assembly factor-1 in *Arabidopsis* maintain the cellular organization of apical meristems // Cell. V. 104. P. 131–142.
- Kelly A. J., Bonnländer M. B., Weeks-Wagner D. R. 1995.** *NFL*, the tobacco homolog of *FLORICAULA* and *LEAFY*, is transcriptionally expressed in both vegetative and floral meristems // Plant Cell. V. 17. № 2. P. 225–234.
- Kessler S., Sinha N. 2003.** Shaping up: the genetic control of leaf shape // Curr. Opin. in Plant Biol. V. 7. № 1. P. 65–72.
- Komamine A., Kavaehara R., Matsumoto M., Sunaborsi S., Toya T., Fujiwara A., Tsukahara M., Smith J., Ito M., Fukuda H., Nomura K., Fujimura T. 1992.** Mechanisms of somatic embryogenesis in cell cultures: physiology, biochemistry and molecular biology // In vitro Cell Dev. Biol. V. 28. № 1. P. 11–14.
- Kotov A. A. 1996.** Indole-3-acetic acid transport in apical dominance: a quantitative approach. Influence of endogenous and exogenous IAA apical source on inhibitory power of IAA transport // Plant Growth Regulation. V. 19. P. 1–5.
- Kotov A. A., Kotova L. M. 2000.** The contents of auxins and cytokinins in pea internodes as related to the growth of lateral buds // Journ. Plant Physiol. V. 156. P. 438–448.
- Kropf D. L., Bisgrove S. R., Hable W. E. 1999.** Establishing a growth axis in fucoid algae // Trends in Plant Sci. V. 4. P. 490–494.
- Kunst L., Klenz J. E., Martinez-Zapater J., Haughn G. W. 1989.** *AP 2* gene determines the identity of perianth organs in flowers of *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell. V. 1. P. 1195–1208.
- Kunth C. S. 1841.** Revision der Familie der Comelinaceen // Berlin. Physik.-math. Klasse der Akad. Der Wissenschaften. 18 S.
- Kuznetzova T. V. 1988.** Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization // Flora. V. 181. № 1. P. 1–17.
- Kwiatkowska D. 2005.** Flower primordium formation at the *Arabidopsis* shoot apex: quantitative analysis of surface geometry // Journ. Exp. Bot. V. 57. № 3. P. 571–580.
- Kwiatkowska D. 2008.** Flowering and apical meristem growth dynamics // Journ. of Exp. Bot. V. 59. № 2. P. 187–201.
- Larkin J. S., Young N., Prigge M., Marks M. D. 1996.** The control of trichome spacing and number in *Arabidopsis* // Development. V. 122. № 3. P. 997–1005.
- Laskowski M., Grieneisen V. A., Hofhuis H., Hove C. A., Hogeweg P., Maree A. F., Scheres B. 2008.** Root system architecture from coupling cell shape to auxin transport // PLoS Biol. V. 6. № 12. P. e307. [www.plosone.org](http://www.plosone.org)
- Laubengauer R. A. 1937.** Studies in the anatomy and morphology of the polygonaceous flower // Amer. J. Bot. 24. № 6. P. 329–343.
- Laufs P., Dockx J., Kronenberger J., Traas J. 1998.** *MGOUN 1* and *MGOUN 2*: two genes required



- for primordium initiation at the shoot apical and floral meristems in *Arabidopsis thaliana* // Development. V. 125. P. 1253–1260.
- Lee J.-Y., Mummenhoff K., Bowman J. L. 2002.** Allopolyploidization and the evolution of species with reduced floral structure in *Lepidium* (Brassicaceae) // Proceedings of Natl. Acad. Sci. USA. V. 99. № 26. P. 16835–16840.
- Leins P. 2000.** Blüte und Frucht. Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Function und Ökologie. Stuttgart. Verl. «Schweizerbart'sche» 365 S.
- Levacher P. M. 1970.** La croissance sympodique du perce-neige (*Galanthus nivalis* L.), et la position superposée de la préfeuille du bourgeon de remplacement // Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences (France, Paris). T. 217. Ser. D. № 13. P. 1079–1082.
- Levin J. Z., Meyerowitz E. M. 1995.** *UFO*: an *Arabidopsis* gene involved in both floral meristem and floral organ development // Plant Cell. V. 7. № 5. P. 529–548.
- Li Ch.-J., Bangerth F. 1999.** Autoinhibition of indoleacetic acid transport in the shoots of two-branched pea (*Pisum sativum*) plants and its relationship to correlate dominance // Physiol. Plant. V. 106. № 4. P. 415–420.
- Liljegren S. J., Gustafson-Brown C., Pinyopich A., Ditta G. S., Yanofsky M. F. 1999.** Interactions among *APETALA 1*, *LEAFY*, and *TERMINAL FLOWER 1* specify meristem fate // Plant Cell. V. 11. № 6 P. 1007–1018.
- Liu C.-M., Xu Z.-H., and Chua N.-H. 1993.** Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis // Plant Cell. V. 5. P. 621–630.
- Long J. A., Barton M. K. 2000.** Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis* // Dev. Biol. V. 218. P. 341–353.
- Long J. A., Moan E. I., Medford J. I., Barton M. K. 1996.** A member of *KNOTTED*-class of homeo-domain proteins encoded by *STM* gene of *Arabidopsis* // Nature. V. 379. P. 66–69.
- Luiten I., van Waveren J. M. 1938.** De orgaanvorming van *Leucojum aestivum* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. D. 42. Vbd. 1. 31 S.
- Luiten I., van Waveren J. M. 1952.** De orgaanvorming van *Galanthus nivalis* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. D. 52. Vbd 4. S. 105–124.
- Lynn K., Fernandez A., Aida M., Sedbrook J., Tasaka M., Masson P., Barton M. K. 1999.** The *PINHEAD/ZWILLE* gene acts pleiotropically in *Arabidopsis* development and has overlapping functions with the *ARGONAUTE 1* gene // Development. V. 126. P. 469–481.
- Marschant A., Bhalerao R., Cashmiro T., Eklof J., Casero P. J., Bennet M. J., Sandberg G. 2002.** *AUX 1* promotes lateral root formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in *Arabidopsis* seedlings // Plant Cell. V. 14 № 4. P. 589–597.
- Mathew B. F. 1981.** The *Iris*. London. «B.T. Batsford Ltd» Publ. 215 P.
- Mathew B. F. 1980.** *Crocus* L. // In: Flora Europaea. Cambridge. Cambridge University Press. V. 5. P. 93–99.
- Mavrodiev E. V. 2009.** Classical morphology of plants as an elementary instance of classical invariant theory // PLoSOne Biol. V. 4. № 9. P. 1–10. e6969. [www.plosone.org](http://www.plosone.org)
- Maw G. 1886.** A Monograph of the genus *Crocus*. London. Publ. «Dulau and Co.» 326 P.
- Mayer K. F. X., Schoof H., Haecker A., Lenhard M., Jürgens G., Laux T. 1998.** Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem // Cell. V. 95. P. 805–815.
- Mayer U., Büttner G., and Jürgens G. 1993.** Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *GNOM* gene // Development V. 117. P. 149–162.
- McQueen-Mason S. J., Cosgrove D. J. 1994.** Disruption of hydrogen bonding between plant cell wall polymers by proteins that induce wall extension // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 91. P. 6574–6578.
- McQueen-Mason S. J., Cosgrove D. J. 1995.** Expansin mode of action on cell walls – analysis of wall hydrolysis, stress relaxation and binding // Plant Physiol. V. 107. P. 87–100.
- Medford J. I. 1992.** Vegetative apical meristems // Plant Cell. V. 4. P. 1029–1039.
- Medford J. I., Behringer F. J., Callos L. D., Feldmann K. A. 1992.** Normal and abnormal development in the *Arabidopsis* vegetative shoot apex // Plant Cell. V. 4. P. 631–643.
- Meicenheimer R. D. 1982.** Changing in *Epilobium* phyllotaxy during reproductive transition // Am. J. Bot. V. 62. P. 1108–1118.

- Meinhardt H. 1996.** Models of biological pattern formation: common mechanism in plant and animal development // *Int. J. Dev. Biol.* V. 40. P. 123–134.
- Meinhardt H., Gierer A. 2000.** Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition // *Bioassays.* V. 22. P. 753–760.
- Meinke P. W. 1995.** Molecular genetics of plant embryogenesis // *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* V. 46. P. 369–394.
- Meyen S. V. 1987.** Fundamentals of palaeobotany. London. New-York. «Chapman and Hall» Publ. 432 P.
- Modruzan Z., Reiser L., Feldman K. A., Haughn G. W. 1994.** Homeotic transformation of ovules into carpel-like structures in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* V. 6. № 3. P. 333–349.
- Moussian B., Shoof H., Haecker A., Jürgens G., Laux T. 1998.** Role of the *ZWILLE* gene in the regulation of central shoot meristem fate during *Arabidopsis* embryogenesis // *EMBO J.* V. 17. № 6. P. 1799–1809.
- Muehlenbauer G. J., Fowler J. E., Girard L., Tyers R., Harpel L., Freeling M. 1999.** Ectopic expression of the maize homeobox gene *LIGULELESS-3* alters cell fate in leaf // *Plant Physiol.* V. 119. № 2. P. 651–662.
- Müller R., Bleckmann A., Simon R. 2008.** The receptor kinase *CORYNE* of *Arabidopsis* transmits the stem cell-limiting signal *CLAVATA 3* independently of *CLAVATA 1* // *Plant Cell.* V. 20. P. 934–946.
- Müller-Doblies D. 1971.** *Galanthus* ist doch sympodial gebaut! // *Ber. Deut. Bot. Ges. Bd.* 84. Hf. 11. S. 665–682.
- Müller-Doblies D., Müller-Doblies U. 1978.** Zum Bauplan von *Ungernia*, der einzigen endemischen Amaryllidaceen-Gattung Zentralasiens // *Bot. Jahrb. Syst. Bd.* 99, Hf. 2–3. S. 249–263.
- Munday G. K., Hu S., Brady S. R. 2000.** The actin cytoskeleton may control the polar distribution of an auxin transport protein // *Gravit. Space Biol. Bull.* V. 13. № 2. P. 75–83.
- Nadeau J. A., Sack F. D. 2002.** Stomatal development in *Arabidopsis* // In: *The Arabidopsis book.* Am. Soc. Pl. Biol. P. 1–28.
- Narita M., Takahashi H. 2008.** A comparative study of shoot and floral development in *Paris tetraphylla* and *P. verticillata* (Trilliaceae) // *Plant Syst. Evol.* V. 272. P. 67–78.
- Nick P., Schafer E., Furuya V. 1992.** Auxin redistribution during first positive phototropism in corn coleoptiles – microtubulae reorientation and Cholodny-Went theory // *Plant Physiol.* V. 99. P. 1302–1308.
- Nikolaev S. V., Penenko A. V., Lavreha V. V., Mjolsness E. D., Kolchanov N. A. 2007.** A model study of the role of proteins *CLV 1*, *CLV 2*, *CLV 3* and *WUS* in regulation of structure of the shoot apical meristem // *Russian Journ. of Developmental Biology.* V. 38, P. 383–388.
- Noji S., Nohono T., Koyama E., Muto K., Ohyauma K., Aoki Y., Tamora K., Ohsugi K., Ide H., Tanguchi S., Sato T. 1991.** Retinoic acid induces polarizing activity but is unlikely to be a morphogen in the chick limb bud // *Nature.* V. 350. P. 83–86.
- Nougarede A. 1967.** Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering // *Int. Rev. Cytol.* V. 21. P. 203–351.
- Ockam W. 1957.** Philosophical writings. A selection edited and translated by Philotheus Boehner. London. «Nelson» Publ. 154 P.
- Oliver G., De Roberts E. M., Wolpert L., Tickle C. 1990.** Expression of a homeobox gene in the chick wing bud following application of retinoic acid and grafts of polarizing region tissue // *EMBO Journ.* V. 9 № 10. P. 3093–3099.
- Oppenheimer D. G., Herman P. L., Sivakumaran S., Esch J., Marks M. D. 1991.** A *MYB* gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules // *Cell.* V. 67. № 3. P. 483–493.
- Ormenese S., Havelange A., Berner G., van der Schoot C. 2002.** The shoot apical meristem of *Sinapis alba* L. expands its central symplastic field during the floral transition // *Planta.* V. 215. № 1. P. 67–78.
- Payer J. B. 1857.** Traité d'organogénie comparée de la Fleur. Paris. V. Publ. «Masson». 748 S.
- Peaucelle A., Louvet R., Johansen J. N., Höfte H., Laufs P., Pelloux J., Mouille G. 2008.** *Arabidopsis* phyllotaxis is controlled by the methylesterification status of cell-wall pectins. *Curr. Biol.* V. 18, № 24. P. 1943–1948.
- Peaucelle A., le Guillou L., Bron E., Couder Y., Höfte H. 2010.** Direct measurement of tissue mechanics in *Arabidopsis*: implications for experimental and theoretical advancement in the study of organogenesis. <http://www.sfbd.fr/meetings/index.php/meeting2010/paper/vipw/118>

- Peer W. A., Bandyopadhyay A., Blakeslee J. J., Makam S. N., Chen R. J., Masson P. H., Murphy A. S. 2004.** Variation in expression and protein localization of the *PIN*-family of auxin efflux facilitator proteins in flavonoid mutants with altered auxin transport in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell*. V. 16. P. 1898–1911.
- Penzig O. 1922.** Pflanzen-teratologie. Berlin. Verl. von Gebrüder Bornträger. Bd. III. S. 332–334.
- Peterson G., Seberg O., Thorsøe S., Jørgensen T., Mathew B. 2008.** A phylogeny of genus *Crocus* (Iridaceae) based on sequence data from five plastid regions // *Taxon*. V. 57. №2. P. 487–499.
- Petit T. L., Peat J. P. 2000.** The color encyclopedia of daylilies // Portland. Publ. «Timber Press». 296 P.
- Pogorelko G., Fursova O., Klimov E. 2008.** Identification and analysis of the *Arabidopsis thaliana* AtFas4 gene whose overexpression results in the development of a fasciated stem // *J. Proteomics Bioinform.* V. 1. P. 329–335.
- Popper K. 2002.** The logic of scientific discovery. 14<sup>th</sup> Edition. New-York. Publ. «Taylor and Francis Group». 554 P.
- Prenner G. 2004a.** New aspects in floral development of Papilionoideae: initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals // *Ann. Bot.* V. 93. P. 537–545.
- Prenner G. 2004b.** The asymmetric androecium in Papilionoidea (Leguminosae): definition, occurrence, and possible systematic value // *Int. Journ. Plant Sci.* V. 165. № 4. P. 499–510.
- Prunet N., Morel P., Thierry A.-M., Eshed Y., Bowman J. L., Negrutiu I., Trehin C. 2008.** *REBELLOTE*, *SQUINT*, and *ULTRAPETALA 1* function redundantly in the temporal regulation of floral meristem termination in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell*. V. 20. № 4. P. 901–919.
- Prusinkiewicz P., Hammel M., Hanan J., Radom R. M. 1996.** Visual models of plant development 67 P. <http://www.algorithmicbotany.org/papers/handbook.95.pdf>
- Ray T. S. 1987a.** Diversity of shoot organization in the Araceae // *American Journal of Botany*. V. 74. № 6. P. 1373–1387.
- Ray T. S. 1987b.** Leaf types in the Araceae // *American Journal of Botany*. V. 74. № 6. P. 1359–1372.
- Rees A. R. 1969.** The initiation and growth of *Narcissus* bulbs // *Annals of Botany*. V.33. № 130. P. 277–288.
- Reinhardt D., Kuhlemeier C. 2002.** Phyllotaxis in higher plants / In: *Meristematic Tissues in Plant Growth and Development* / Sheffield. Publ. «Sheffield Academic». P. 172–212.
- Reinhardt D., Wittwer F., Mandel T., Kuhlemeier C. 1998.** Localized upregulation of a new expansin gene predicts the site of leaf formation in tomato meristem // *Plant Cell*. V. 10. P. 1427–1437.
- Reinhardt D., Mandel T. R., Kuhlemeier C. 2000.** Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs // *Plant Cell*. V. 12. № 4. P.507–518.
- Reinhardt D., Pesce E.-R., Stiegerl P., Mandel T., Baltensperger K., Bennett M., Traas J., Friml J., Kuhlemeier C. 2003.** Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport // *Nature*. V. 426. P. 255–260.
- Remizova M. V., Sokoloff D. D. (V) 2003.** Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s. str. // *Bot. Jahrb. Syst.* V. 124. № 3. S. 255–271.
- Remizova M. V., Sokoloff D. D. (V), Rudall P. 2006.** Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* // *Aliso*. V. 22. P. 159–171.
- Remizova M. V., Sokoloff D. D. (V), Kondo K. 2007.** Evolution of single-whorled perianth in Trilliaceae: suppression versus loss of inner perianth whorl // В: Материалы симпозиума с международным участием «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза». Москва, октябрь 2007 г. С. 132–134.
- Rinne P. L. M., van der Schoot C. 1998.** Symplastic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenic events // *Development*. V. 125. P. 1477–1485.
- Robinson-Beers K., Pruitt R. E., Gasser C. S. 1992.** Ovule development in wild-type *Arabidopsis* and two female-sterile mutants // *Plant Cell*. V. 4. № 10. P. 1237–1249.
- Rohweder O. 1969.** Beiträge zur Blütenmorphologie und Anatomie der Commelinaceen mit Anmerkungen zur Bergenzung und Gleiderung der Familien // *Ber. Schwiez. Bot. Ges.* T. 79. S. 199–220.
- Rojo E., Sharma V.K., Kovaleva V., Raikhel N.V., Fletcher J.C. 2002.** *CLV 3* is localized to the extracellular space, where it activates the *Arabidopsis CLAVATA* stem cell signaling pathway // *Plant Cell*. V. 14. P. 969–977.
- Romberger J. A. 1963.** Meristems, growth and development in woody plants. An analytical review

- of anatomical, physiological and morphogenic aspects // Tech. Bull. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service. № 1293. 256 P.
- Ronse De Craene L.-P. 1989.** The flower of *Xpenigia islandica* L. // Watsonia. V. 17. P. 419–423.
- Ronse De Craene L.-P., Akeroyd J. R. 1988.** Generic limits in *Polygonum* and related genera (Polygonaceae) on the basis of floral characters // Bot. Journ. Linn. Soc. V. 98. № 4. P. 321–371.
- Ronse De Craene L.-P., Smets E. F. 1993a.** De-doubling revised: towards a renewed interpretation of the androecium of the Magnoliophytina // Bot. Journ. Linn. Soc. V. 113. № 1. P. 103–124.
- Ronse De Craene L.-P., Smets E. F. 1993b.** The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // Bot. Journ. Linn. Soc. V. 113. № 4. P. 285–350.
- Ronse De Craene L.-P., Smets E. F. 1996.** The morphological variation and systematic value of stamen pairs in the Magnoliatae // Feddes Repert. V. 107. № 1–2. P. 1–17.
- Ronse De Craene L.-P., Smets E. F., Vanvinckenroye P. 1998.** Pseudodiplostemony and its implications for the evolution of the androecium in Caryophyllaceae // Journ. Plant Res. V. 111. P. 25–43.
- Ronse De Craene L.-P., Smets E. F. 1994.** Merosity in flowers: definition, origin, and taxonomic significance // Plant Syst. Evol. Vol. 191. P. 83–104.
- Ronse De Craene L.-P., Soltis P. S., Soltis D. E. 2003.** Evolution of floral structures in basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. V. 164. P. 329–363.
- Running M. P., Meyerowitz E. M. 1996.** Mutations in the *PERIANTHIA* gene of *Arabidopsis* specifically alters floral organ number and initiation pattern // Development. V. 122. P. 1261–1269.
- Running M. P., Lavy M., Sternberg H., Galichet A., Gruissem W., Hake S., Ori N., Yalovsky S. 2004.** Enlarged meristems and delayed growth in *plp* mutants result from lack of CaaX prenyl-transferases // Proceedings of the Natl. Acad. of Sci USA. V. 101. № 20. P. 7815–7820.
- Ruter E. 1918.** Über Vorblattbildung bei Monocotyledonen // Flora. Bd. 110. S. 193–261.
- Sachs T. 1991.** Cell polarity and tissue patterning in plants // Development (Suppl.). V. 1. P. 83–93.
- Sabatini S., Beis D., Wolkenfelt H., Murfett J., Guilfoyle T. 1999.** An Auxin-Dependent Distal Organizer of Pattern and Polarity in the *Arabidopsis* Root // Cell. V. 99. № 5. P. 463–472.
- Sahlén P., Söderberg B., Jönsson H. 2009.** Regulated transport as a mechanism for pattern generation: capabilities for phyllotaxis and beyond // J. Theor. Biol. V. 258. № 1. P. 60–70.
- Sattler R. 1966.** Towards a more adequate approach to a comparative morphology // Phytomorphology. V. 16. P. 417–429.
- Sattler R. 1990.** Toward a more dynamic morphology // Acta Biotheoretica. V. 38. № 3–4. P. 303–315.
- Sattler R. 1996.** Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum // Ann. Bot. V. 78. P. 577–581.
- Sattler R., Rutishauser R. 1997.** The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research // Annals of Botany. V. 80. P. 571–582.
- Sawa S., Ito T., Shimura Y., Okada K. 1999a.** *FILAMENTOUS FLOWER* controls the formation and development of *Arabidopsis* inflorescence and flower meristem // Plant Cell. V. 11. № 1. P. 69–86.
- Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. 1999b.** *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains // Genes Dev. V. 13. P. 1079–1088.
- Schoof H., Lenhard M., Haecker A., Mayer K F. X., Jürgens G., Laux T. 2000.** The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes // Cell. V. 100. P. 635–644.
- Schoute J. C. 1913.** Beiträge zur Blattstellungslehre // Rec. Trav. Bot. Neerl. V. 10. P. 153–235.
- Schüepf O. 1938.** Über periodische Formbildung bei Pflanzen // Biol. Rev. V. 13. P. 59–92.
- Schultz E. A., Haughn G. W. 1991.** *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis* // Plant Cell. V. 3. № 8. P. 771–781.
- Schultz E. A., Pickett F. B., Haughn G. W. 1991.** The *FLO 10* gene product regulates the expression domain of homeotic genes *AP 3* and *PI* in *Arabidopsis* flowers // Plant Cell. V. 3. № 11. P. 1221–1237.
- Schumann K. 1890.** Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig. Verl. von Engelmann. 519 S.
- Schumann K. 1894.** Spross- und Blütenentwicklung in der Gattung *Crocus* nebst einigen Bemerk-

- ungen über die Gipfelblüte // Botanische Zeitung Bd. I. S. 29–54.
- Schwedender S. 1878.** Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig. Verlag von Engelmann. 187 S.
- Seberg O., Petersen G. 2009.** How many loci does it take to DNA barcode a *Crocus*? // PLoSOne. V. 4. №2. e4598. doi:10.1371/journal.pone.0004598. <http://www.plosone.org>
- Serna L., Torres-Contreras J., Fenoll C. 2002.** Specification of stomatal fate in *Arabidopsis*: evidence for cellular interactions // New Phytologist. V. 153. № 3. P. 399–404.
- Seubert M. 1842.** Commelinaceae / In: Martii Flora Brasiliensis / Paris. Publ. «Monachii». T. III. P. 242.
- Sieburth L. E., Running, M. P., Meyerowitz E. M. 1995.** Genetic separation of third and fourth whorl functions of *AGAMOUS* // Plant Cell. V. 7. P. 1249–1258.
- Sitnikov A. P. 1992.** Androeceum variability in some species of *Polygonum* L. // Proceedings of the XI International symposium «Embriology and seed reproduction». Leningrad. «Nauka» Publ. P. 517–518.
- Skinner D. J., Hill T. A., Gasser C. S. 2004.** Regulation of ovule development // Plant Cell. V. 16. № 5. P. 532–545.
- Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. 1990.** Early flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. V. 2. № 6. P. 755–767.
- Snow M., Snow R. 1935.** Experiments in phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices // Phil. Trans. Roy. Soc. (London). V. 225B. P. 63–94.
- Snow M., Snow R. 1952.** Minimum areas and leaf determination // Proc. Roy. Soc. (London) V. 144B. P. 222–229.
- Snow M., Snow R. 1962.** A theory of regulation of phyllotaxis based on *Lupinus albus* // Phil. Trans. Roy. Soc. (London). V. 244 B. P. 483–513.
- Sokoloff D. D. (V), Rudall P., Remizowa M. V. 2006.** Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // Journ. Exp. Bot. V. 57. № 13. P. 3517–3530.
- Sokoloff D. D. (V), Remizowa M. V., Rudall P. J. 2008.** Regulation of the flower development in Umbelliferae: evidence from terminal flowers of *Chaerophyllum* / In: The Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Symposium on Apiales-2008. Moscow. KMK-Publishers. P. 85–87.
- Sokoloff D. D. (V), Remizowa M. V., Linder H. P., Macfarlane T., Rudall P. J. 2010.** Arrangement of reproductive units in *Centrolepis* (Poales: Centrolepidaceae): cincinnus or spikelet? / In: Diversity, phylogeny, and evolution in the Monocotyledons / Ed. by Seberg, Petersen, Barfod, Davis. Aarhus Univ. Press. Denmark. P. 425–436.
- Soltis D. E., Chanderbali A. S., Kim S., Buzgo M., Soltis P. S. 2007.** The ABC-Model and its applicability to basal angiosperms // Ann. Bot. V. 100. № 2. P. 155–163.
- Stieger P. A., Reinhardt D., Kuhlemeier C. 2002.** The auxin influx carrier is essential for correct leaf positioning // Plant Journ. V. 32. P. 509–517.
- Sun H., Basu S., Brady S.R., Luciano R.L., Hunday G.K. 2004.** Interactions between auxin transport and the actin cytoskeleton in developmental polarity of *Fucus distichous* embryos in response to light and gravity // Plant Phys. V. 135. № 4. P. 266–278.
- Suzuki T., Inagaki S., Nakajima S., Akashi T., Ohto M., Kobayashi M., Seki M., Shinozaki K., Kato T., Tabata S., Nakamura K., Morikami A. 2004.** A novel *Arabidopsis* gene *TONSOKU* is required for proper cell arrangement in root and shoot apical meristems // Plant J. V. 38. P. 673–684.
- Szymanski D. B., Marks M. D. 1998.** *GLABROUS 1* overexpression and *TRYPTICHON* alter cell cycle and trichome cell fate in *Arabidopsis* // Plant Cell. V. 10. № 12. P. 2047–2062.
- Takahashi H. 1994.** A comparative study of floral development in *Trillium apetalon* and *T. kamchatkense* (Liliaceae) // Journ. Plant Res. V. 107. P. 237–242.
- Takhtajan A. L. 1980.** Outline of the classification of flowering plants // Bot. Rev. V. 46. P. 225–359.
- Takhtajan A. L. 1997.** Diversity and classification of flowering plants. New York. Publ. «Columbia University Press». 663 P.
- Thorne R. F. 2000.** The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae) // Bot. Rev. V. 66. № 4. P. 441–647.
- Timonin A. C. 2002.** Sattler's dynamic morphology: an acme or a reverie? // Wulfenia. V. 9. P. 9–18.
- Tomlinson P. B. 1970.** Monocotyledons – towards an understanding of their morphology and anatomy // In: Advances in botanical research. Preston R.D. (Ed.) V. III. P. 208–290.

- Trail J. W. H. 1896.** Preliminary notes on floral deviations in some species of *Polygonum* // Annals of Botany V. 10. № 55. P. 627–629.
- Tran Thanh Van M. 1973.** Direct flower neof ormation from superficial tissue of small explants of *Nicotiana tabacum* L. // Planta. V. 115. P. 87–92.
- Tran Thanh Van M. 1974.** Regulation of organogenesis in small explants of superficial tissue of *Nicotiana tabacum* L. // Planta. V. 119. P. 149–159.
- Troll W. 1954.** Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena. Verl. «VEB Gustav Fischer». Teil. I. Der vegetative Aufbau. 258 S.
- Tsukaya H. 2002.** Leaf development / In: The *Arabidopsis* Book. American Society of Plant Biologists. P. 1–27.
- Turing A. M. 1952.** The chemical basis of morphogenesis // Phil. Trans. Roy. Soc. (London). V. 237. P. 37–52.
- Turner S., Sieburth L. E. 2002.** Vascular patterning / In: The *Arabidopsis* Book. American Society of Plant Biologists. P. 1–23.
- Vautier S. 1949.** La vascularization florale chez les Polygonacées // Candollea. V. 12. P. 217–343.
- Vavilov N. I. 1922.** The law of homologous series in variation // Journ. Gen. V. 12. № 1. P. 49–83.
- Velenovsky J. 1910.** Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil. 3. Prague. 1211 S.
- Vernoux T., Kronenberger J., Greandjean O., Laufs P., Traas J. 2000.** *PIN-FORMED 1* regulates cell fate at the periphery of the shoot apical meristem // Development. V. 127. P. 5157–5165.
- Vogel S., Müller-Doblies D. 1975.** Eine nachtblütige Herbst-Narzisse. Zwiebelbau und Blütenökologie von *Narcissus viridiflorus* Shoesboe // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 96. Hf. 1–4. S. 427–447.
- Vollbrecht E., Viet B., Sinha N., Hake S. 1991.** The developmental gene *KNOTTED-1* is a member of a maize homeobox gene family // Nature. V. 350. № 6315. P. 241–243.
- Walsh J., Freeling M. 1999.** The *LIGULELESS-2* gene of maize functions during the transition from the vegetative to reproductive shoot apex // Plant Journ. V. 19. № 4. P. 489–495.
- Wardlaw C. W. 1949.** Experiments on organogenesis in ferns // Growth (suppl.). V. 13. P. 93–131.
- Wardlaw C. W. 1955.** Evidence relating to the diffusion-reaction theory of morphogenesis // New Phytol. V. 54. P. 39–48.
- Wardlaw C. W. 1957.** The floral meristem as a reaction system // Proc. Roy. Soc. Edin. Vol. 66. P. 394–408.
- Weigel D., Meyerowitz E. M. 1993.** Activation of floral homeotic genes in *Arabidopsis* // Science. V. 261. P. 1723–1726.
- Weijers D., Sauer M., Meuzette O., Friml J., Ljung K., Sandberg G., Hooykaas P., Offringa R. 2005.** Maintenance of embryonic auxin distribution for apical-basal patterning by *PIN-FORMED*-dependent auxin transport in *Arabidopsis* // Plant Cell. V. 17. № 9. P. 2517–2526.
- Whitehouse C. 2007.** Herbaceous sedums // RHS Plant Trails and Awards Bulletin. № 20. 15 P.
- Wiesner J. 1875.** Bemerkungen über rationale und irrationale Divergenzen // Flora. Bd. LVIII. S. 113–115; S. 139–143.
- Wolpert L. 1971.** Positional information and pattern formation // Curr. Topics Develop. Biol. V. 6. P. 183–224.
- Woodrick R., Martin P.R., Birman I., Pickentt F.B. 2000.** The *Arabidopsis* embryonic shoot fate map // Development. V. 127. № 4. P. 813 – 820.
- Yalovsky S., Kulukian A., Rodriguez-Concepcion M., Young C.A., Gruissem W. 2000.** Functional requirement of plant farnesyltransferase during development of plant in *Arabidopsis* // Plant Cell. V. 12. № 8. P. 1267–1278.
- Yu L. P., Simon E. J., Trotochaud A. E., Clark S. E. 2000.** *POLTERGEIST* functions to regulate meristem development downstream of the *CLAVATA* loci // Development. V. 127. P. 1661–1670.
- Yurtseva O. V., Choob V. V. 2005.** Flower structure and its morphological transformation in Polygonaceae / In: The proceedings of XVII International Botanical Congress. Austria, Vien, July. C. 324.
- Zheleznoff N. I. 1843.** La génération et le développement de la fleur du *Tradescantia virginica* L. // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. T. XVI. № 1. S. 19–50.
- Ziegelhoffer E. C., Medrano L.J., Meyerowitz E.M. 2000.** Cloning of the *Arabidopsis* *WIGGUM* gene identifies a role for farnesylation in meristem development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 97. № 13. P. 7633–7638.
- Zik M., Irish V. F. 2008.** Flower development: initiation, differentiation and diversification // Ann. Rev. Cell Dev. Biol. V. 19. P. 119–140.

# Указатель названий растений

- Aconogonon* (Meisn.) Richb. 190, 195  
*A. alpinum* Schur 193, 194, 199  
*Aegopodium podagraria* L. 86, **87\***  
*Agapanthus* L'Hér. 37  
*A. umbellatus* L'Hér. 37  
*Aglaonema* Schott 143, **143**, 164, 169  
*Alchemilla* L. 93, 94, 199  
*A. vulgaris* L. s. l. **94**  
*Allium* L. 40, **83**, 150–151  
*A. nutans* L. 151  
*A. pulchellum* G. Don f. 150  
*A. sativum* L. 40  
*Alocasia* G. Don 139  
*Aloë* L. 164, **166**, 169  
*A. microstigma* **70**  
*Alyssum* L. 208  
*Anemone* L. 37  
*Anthurium* Schott 71  
*A. salvinae* Hensley 76  
*A. upalaense* Croat et Baker 71, 76  
*Antirrhinum majus* L. 76, 170  
*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. 12–15, 17–27,  
30–31, 36–39, 73–74, 77, 84–85, 89–91,  
126, 183, 201–219, 236  
*Arabis caucasica* Schlecht. **202**  
*A. caucasica* f. *plena* 206, **207**  
*Astragalus* L. 84  
*Astrophytum* Lem. **70**  
*Atraphaxis* L. 192, 193  
*A. frutescens* (L.) K. Koch 190, 193  
*A. spinosa* L. 190, 193  
*Aubrieta* × *cultorum* Bergm. cv. 'Manon' 180, 181  
*Bistorta* (L.) Scop. 190  
*B. major* Gray 190  
*B. vivipara* (L.) Gray 190  
*Brassica juncea* L. 15  
*Brodiaea laxa* S. Watson 150–151  
*Bromus* L. 152–154  
*B. inermis* Leyss. 152–154, **152**  
*B. squarrosus* L. 154  
*B. tectorum* L. 154  
*Calligonum* L. 194, 195, 197, 232–233  
*Callisia* L. 43–49 47, 49, 57  
*C. elegans* Alexand. ex H. E. Moore 43–49, **47**, **49**  
*C. fragrans* (Lindl.) Woodson 43–49, **47**  
*C. repens* L. 43–49, **47**  
*Cardaria* Desv. 208  
*Carex siderosticta* Hance **70**  
*Cartonema spicatum* R. Br. **56**, 57–58  
*Celosia cristata* L. **157**  
*Centrolepis exserta* (R. Br.) Roem. et Schult. 57  
*Chaerophyllum* L. 85  
*Chionodoxa* Boiss. 173–176, **175**  
*Ch. luciliae* Boiss. 174–176, **175**  
*Chlidanthus* Herb. 116  
*Chorizanthe* R. Br. ex Benth. 189  
*Chrysanthemum morifolium* L. 76  
*Cissus rhombifolia* Vahl. 87  
*Clematis pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky  
**85**, 86  
*Clivia miniata* Regel 115  
*Cochlearia* L. 208  
*Commelina communis* L. **50**, 50–58, **57**  
*C. dianthifolia* Delie. 57  
*Convallaria* L. **83**  
*Cordyline* Comm. ex Juss. 164, **166**, 169  
*Corydalis* Vent. 37  
*Costus* L. 169  
*Crataegus* L. 89

\* Жирным чёрным шрифтом выделены страницы, на которых приведены фотографии или прорисовки соответствующих растений

- C. monogyna* Jasq. 89  
**Crinum** L. 150  
*C. moorei* Hook. f. 115–118, 163  
*C. × powelii* hort. ex Baker 115, 163  
**Crocsmia** Planch. 51  
**Crocus** L. 119–131  
*C. ancyrensis* Mathew 119, 120, 130  
— cv. 'Golden Bunch' 119, 120  
*C. angustifolius* Weston 120, 130  
*C. cambessedessii* Gay 119, 127, 131  
*C. chrysanthus* (Herbert) Herbert 119–120, 120, 123, 123–124, 130  
— cv. 'Cream Beauty' 120, 124  
— cv. 'White Triumphator' 120  
*C. flavus* Weston 119–122, 130  
— cv. 'Yellow Mammouth' 120–121  
*C. imperati* Ten. 119, 127  
*C. imperati* subsp. *imperati* 119  
*C. pallasii* Goldb. 126–127, 129–131  
*C. sativus* L. 131  
*C. sieberi* Gay 120, 130  
— cv. 'Tricolor' 120  
*C. tauricus* (Trautv.) Puring 120, 130  
*C. tommasinianus* Herbert 119, 121, 124–130  
*C. vernus* (L.) Hill 119–120, 124–130, 125  
— cv. 'Joann of Arc' 121  
— cv. 'Remembrance' 121  
**Cryptocoryne** Fisch. ex Wydler 142  
**Cyanotis somaliensis** C. B. Clarke 43, 44, 46, 44, 163, 165  
**Cyclamen** L. 37  
**Dichorisandra reginae** (Lind. et Rodig.) H. E. Moore 43–46, 44, 52, 57  
**Dieffenbachia maculata** (Lodd.) G. Don. 139, 143  
**Dracontium polyphyllum** L. 76  
**Dryopteris** Adans 78–79  
**Echeveria pilosa** J.A. Purpus. 64  
**Emex spinosa** (L.) Campd. 190  
**Epilobium** L. 76  
**Eriogonum** Michx. 189, 190  
*E. heracleoides* Nutt. 196, 232  
**Eriostemon** Sm. 60  
**Eucharis grandiflora** Planch. et Lindl. 115, 116, 117  
**Euphorbia** L. 70, 89  
**Fagopyrum esculentum** Moench 190, 194  
**Fallopia** Adans 190  
**Fibigia** Medik. 208  
**Ficus elastica** Roxb. ex Horn. cv. 'Tricolor' 16  
**Fraxinus excelsior** L. 168  
**Freesia** Klatt 51, 129, 131–132  
*F. refracta* (Jacq.) Klatt 131–132, 131  
**Fucus** L. 35–36  
**Galanthus** L. 97–108, 112–114, 116–117, 182  
*G. elwesii* Hook. f. 112  
*G. nivalis* L. 97–106, 98, 101, 102, 106, 182, 182  
*G. woronowii* Losinsk. 101, 105, 107  
**Gentiana** L. 84, 85–86  
**Gesneria** L. 60  
**Gladiolus** L. 127, 129–130, 132, 134  
*G. × hybridus* hort. 132–137, 133, 134  
**Haemanthus albiflos** Jacq. 114–116, 114, 150  
**Helianthus** L. 64, 76  
*H. annuus* L. 64, 76  
*H. microcephalus* Torr. et A. Gray 76  
*H. tuberosus* L. 76  
**Heliconia** L. 57  
**Hemerocallis** L. 173–176, 175, 199  
— cv. 'Mauna Loa' 174, 175  
— cv. 'Fourty Second Street' 179, 180  
— cv. 'Longsfeld Twinings' 179, 179  
**Hippeastrum × hybridum** hort. 115, 116  
**Hollisteria** S. Watson 189–190, 193  
**Hordeum** L. 82  
**Hydrangea cinerea** Small cv. 'Anna Bella' 177, 177  
**Hymenocallis** Salisb. 116  
**Hypericum** L. 187  
*H. ascyron* L. 187, 187  
*H. chinense* L. 187, 187  
*H. orientale* L. 187, 187  
*H. perforatum* L. 187, 187  
**Iberis** L. 208  
**Ipheion uniflorum** (Lindl.) Raf. 150  
**Iris** L. 92, 129, 174, 183–189, 193, 199–201, 208  
*Iris pseudacorus* L. 93  
*Iris reticulatus* M. Bieb. 130  
— cv. 'Baccarat' 184, 184  
— cv. 'Chubby Cheeks' 185, 185  
**Japonolirion ossense** Nakai 42  
**Juno** Tratt. 130, 183  
**Koenigia islandica** L. 190, 194, 199  
**Lagenandra** Dalzell 142  
**Lastarriaea** J. Rémy 190, 193, 197  
**Lepidium** L. 203–204, 208, 216  
*L. pinnatifidum* Ledeb. 204  
*L. ruderale* L. 199, 204, 207, 208, 216  
**Leptogonum** Benth. 190, 197, 234  
**Leucojum** L. 97, 113, 116, 117  
*L. aestivum* L. 144  
**Lilium** L. 173–175  
*L. × asiaticum* 174–175  
**Lonicera** L. 61  
**Lupinus albus** L. 77–79, 89



- Lycopersicon esculentum* Mill. 27
- Lysimachia* L. 166
- L. verticillata* Bieb. 166
- L. vulgaris* L. 166
- Malus domestica* Borkh. 89
- Mentha longifolia* (L.) Huds. 166, 168
- Metanartheicum luteo-viride* Maxim. 42
- Milula* Prain. 152
- Monarda* L. 83
- Monstera deliciosa* Lieb. 139
- Montbretia* DC. 51
- Muscari* L. 65
- Narcissus* L. 97, 145–150, 173–174, 198–199
- N. bulbocodium* L. 106–109, 107, 112
- N. campbellii* Ker-Gawl. 115
- cv. 'Double Campbellii' 115
- N. canaliculatus* Guss. 109, 116
- N. cyclamineus* 109–112
- cv. 'February Gold' 108, 110
- cv. 'Jack Snipe' 108, 110
- cv. 'Jetfire' 108, 110
- cv. 'Tête-à-tête' 108–109, 111
- N. incomparabilis* Mill. 113
- cv. 'Fortune' 113
- N. papyraceus* Ker-Gawl. 109
- cv. 'Paper White' 109
- N. poeticus* L. 109, 172
- N. serotinus* L. 112
- N. tazetta* L. 97, 104, 105, 109, 112, 116
- cv. 'Erlicheer' 109
- cv. 'Grand Sole d'Or' 109
- cv. 'Grande Primo' 109
- N. tazetta* f. *flore-pleno* 106, 112
- N. triandrus* L. 108–109, 112
- cv. 'Hawera' 108
- cv. 'Thalia' 108, 108
- N. viridiflorus* Shoesboe 112, 115, 116
- Narcissus*, сорта гибридного происхождения
- cv. 'Bridal Crown' 181
- cv. 'Cheerfulness' 181
- cv. 'Delnashaugh' 181
- cv. 'Flower Drift' 180, 181
- cv. 'Golden Dukat' 181–182
- cv. 'Golden Rain' 182, 182
- cv. 'Great Lip' 181, 182
- cv. 'Ice Folies' 175–176, 176, 179, 180
- cv. 'Ice King' 178, 179
- cv. 'Love Call' 179
- cv. 'Obdam' 182
- cv. 'Petit Four' 179
- cv. 'Rip Van Winkle' 182
- cv. 'Rosy Cloud' 179
- cv. 'Scarlet Gem' 151
- cv. 'Sir Winston Churchill' 181
- cv. 'Sulphur Phoenix' 181
- cv. 'Telamonius Plenus' 181
- cv. 'Van Sion' 181
- cv. 'Violetta' 179
- cv. 'White Marvel' 179
- cv. 'Wilmer's Double Daffodil' 181
- cv. 'Yellow Cheerfulness' 181
- Nartheicum* Huds. 42
- N. balansae* Briq. 42
- N. ossifragum* Huds. 42
- Nemacaulis* Nutt. 190, 234
- N. nuttallii* Benth. 197
- Nerine bowdenii* W. Wats 115
- Oxalis* L. 118–119
- O. acetosella* L. 118
- O. adenophylla* Gill. 118
- O. deppei* Lodd. 118
- O. fontana* Bunge 118
- O. regnellii* Miq. 118
- O. rosea* Jacq. 118
- O. triangularis* A. St.-Hil. 118
- Oxyria digyna* Hill 190–191, 193
- Pancratium maritimum* L. 114, 116
- Pandanus* Rumph. ex L.f. 163, 166
- P. utilis* hort. ex H. Wendl. 163
- Paris* L. 92, 172, 173
- P. incompleta* Bieb. 92, 172
- P. quadrifolia* L. 172, 173
- P. tetraphylla* A. Gray 92
- Penstemon* Schmidel 60, 83
- Persicaria* (L.) Mill. 190, 192, 194, 195, 197
- P. amphibia* (L.) Gray 190, 197
- P. hydropiper* (L.) Spach 190, 192, 194, 195, 197
- P. lapathifolia* (L.) Gray 190
- P. minor* (Huds.) Opiz. 190
- P. pennsylvanica* 191
- Petrosavia stellaris* Becc. 42
- Philodendron* Schott 71, 137–143
- Ph. erubescens* C. Koch. et Augustin 138, 139 140
- Ph. laciniatum* Engl. 140–142, 142
- Ph. melanochrysum* Linden et André 140
- Ph. panduraeforme* Kunth 140
- Ph. scandens* C. Koch. et Sello 140–142
- Ph. selloum* K. Koch. 140, 142
- Ph. tripartitum* Schott 140
- Phlox* L. 60
- Ph. paniculata* L. 166
- Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Hampe. 32, 33

- Pinguicula* L. 37  
*Pinus* L. 60–61, 73  
*P. contorta* var. *latifolia* 60–61  
*P. sibirica* Rupr. 73  
*P. sylvestris* L. 73  
*Pisum sativum* L. 236  
*Platycodon grandiflorum* (Jacq.) A. DC. 93  
*Polygonum* L. 190–197, 232  
*P. atraphaxoides* Thunb. 194  
*P. aviculare* L. 190, 191, 195–197, 232  
*P. calcatum* Lindm. 190, 192, 195–197  
*P. humifusum* C. Merck. 196, 197  
*P. ramosissimum* Michx. 194  
*P. samarense* H.Grossh. 190, 194, 197  
*Potentilla erecta* (L.) Rausch. 93, 94  
*Primula* L. 83  
*Prunus domestica* L. 89  
*Psilotum triquetrum* Sw. 33  
*Pterostegia* Fisch. et C. A. Mey. 190, 193, 196, 232, 233  
*Pyrus communis* L. 89  
*Ranunculus* L. 39–41, 59  
*R. amplexicaulis* L. 41  
*R. aquaticus* Neck. 40  
*R. auricomus* L. 40  
*R. flammula* L. 41, 41  
*R. lingua* L. 39–40  
*Rheum* L. 189, 190, 193–196, 199, 218–235  
*Rh. alexandrae* Batalin. 191  
*Rh. rhabarbarum* L. 190, 220, 228, 231  
*Rh. tanguticum* Maxim. ex Balf. 220, 220, 228  
*Rhoeo spathacea* (Swartz) Stearn 43–46, 45, 51, 52–58, 163, 169  
*Rosa canina* L. 89  
*Rubus* L. 89  
*R. idaeus* L. 89  
*R. saxatilis* L. 89  
*Rudbeckia fulgida* Ait. 76  
*Rumex* L. 59, 190, 197  
*R. confertus* Willd. 59  
*Sclerochloa dura* (L.) Beauv. 154  
*Secale* L. 82  
*Sedum* L. 157, 165, 167  
*S. ewersii* Ledeb. 165  
*S. maximum* (L.) Hoffm. s. l. 165  
*S. reflexum* f. *cristata* 157  
*S. spectabile* Bor. 165, 167  
*S. telephium* L. 167  
*Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. 33  
*Setcreasea pallida* Rose 43, 45–47, 47  
*Spreckelia formosissima* (L.) Herb. 115–116  
*Stellaria media* (L.) Vill. 187, 188  
*Sternbergia* Waldst. et Kit. 113, 115–116  
*Strelizia* Ait. 57  
*Symplocarpus foetidus* (L.) Salisb. 76  
*Syringa vulgaris* L. 168  
*Thuja occidentalis* L. var. *ericoides* 60  
*Tolmiea menziesii* Pursh. et A.Gray var. *gemmaifera* 61, 62, 63  
*Tradescantia* L. 43, 47, 48–58, 169, 174–176, 179, 180  
*T. albiflora* Kunth 43, 47, 49, 52, 52–55  
*T. × andersoniana* Ludw. et Rohw. 43–45, 47, 52, 52–55, 174–176, 175  
*T. crassula* Link et Otto 43–48, 47  
*T. fluminensis* Vell. 45–48, 47  
*T. navicularis* Ortg. 43–49, 47, 49  
*T. ohioensis* Raf. 179, 180  
*T. sillamontana* Matuda 43–48, 46, 52–55, 52, 53, 54  
*T. virginiana* L. 43–48, 51–55, 58  
*Trifolium* L. 83  
*Triglochin* L. 85, 236  
*Trillium* L. 91–92, 171–173  
*T. apetalon* Makino 91, 92, 171  
*T. grandiflorum* (Michx.) Salisb. 173  
*T. grandiflorum* f. *plena* 172, 172  
*T. ovatum* Pursch. 172  
*T. rectum* D. Dietr. 92  
*T. smallii* Maxim. 91  
*Triticum* L. 28, 82  
*T. aestivum* L. 28  
*Trollius × hybridus* cv. 'Orange Princess' 157  
*Tulipa* cv. 'Ethna' 181, 181  
*Ungernia tadschikorum* Vved. ex Artj. 115  
*Vallota* Salisb. ex Herb. 115–117  
*V. purpurea* Herb. 115  
*Verbascum* L. 83  
*Veronica* L. 83  
*Vinca major* L. 26  
*Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub 118  
*Xiphium* Mill. 183  
*Zantedechia* Spreng. 139  
*Zea mays* L. 21, 24, 28, 82  
*Zebrina* Schnizl. 43–50, 52  
*Z. pendula* Schnizl. 43–50, 47, 49, 52–53  
*Z. purpusii* Brueckn. 43–49, 52  
*Zephyranthes* Herb. 40, 115, 116  
*Z. candida* (Lindl.) Herb. 40, 115

# Указатель генов и мутаций\*

- ABC/ABCDE-модель** 177, 195, 205, 207, 217, 218, 224, 225
- aberrant phyllotaxis (abphyll)** 21, 22
- AGAMOUS (AG)** 89, 183, 217, 218
- agamous (**ag**) 205, 207, 209, 217
- altered meristem program 1 (amp 1)** 36
- apetala 1 (ap 1)** 206, 209
- APETALA 2 (AP 2)** 89, 218
- apetala 2 (**ap 2**) 206–209, 217
- APETALA 3 (AP 3)** 213, 218
- apetala 3 (**ap 3**) 183, 218
- ASYMMETRIC LEAVES 1 (AS 1)** 23, 24, 26
- Arabidopsis thaliana FASCIATA 4 (AtFAS 4)** 21
- AUX 1** 15, 24, 25
- aux 1 15, 25
- BRACTEA (BRA)** 90
- BRUSHY 1 (BRU 1)** 21
- Chromatin Assembly Factor-1 (CAF-1)** 20
- CLAVATA 1 (CLV 1)** 19, 21, 22, 30, 203, 217
- clavata 1 (**clv 1**) 19, 203–205, 209
- CLAVATA 2 (CLV 2)** 19–22, 30, 203
- clavata 2 (**clv 2**) 19, 204, 209
- CLAVATA 3 (CLV 3)** 20–23, 30, 203
- clavata 3 (**clv 3**) 19, 204, 206, 209
- CORYNE (CRN)** 20
- CUP-SHAPED COTYLEDONS 1 (CUC 1)** 23, 25, 38
- cup-shaped cotyledons 1 (**cuc 1**) 236
- CUP-SHAPED COTYLEDONS 2 (CUC 2)** 23, 25, 38
- cup-shaped cotyledons 2 (**cuc 2**) 236
- DR 5** 30
- ENHANCED RESPONSE TO ABSCISIC ACID 1 (ERA 1)** 21
- FASCIATA 1 (FAS 1)** 20
- FASCIATA 2 (FAS 2)** 20, 21
- FILAMENTOUS FLOWER 1 (FIL 1)** 23, 26
- filamentous flower 1 (**fil 1**) 26
- flower 10 (flo 10)** 183
- GLABRA 1 (GL 1)** 12
- glabra 1 (**gl 1**) 12
- GLABRA 2 (GL 2)** 12
- GLABRA 3 (GL 3)** 12
- GNOM (GN)** 36
- gnom (**gn**) 36
- $\beta$ -GLUCURONIDASE (GUS)** 30
- KAKTUS (KAK)** 12
- KANADI (KAN)** 23
- knotted 1 (kn 1)** 24
- KNOX** 19
- KNOX-GENE from ARABIDOPSIS THALIANA 1 (KNAT 1)** 23, 24, 90
- LEAFY (LFY)** 23, 24, 90
- leafy (**lfy**) 23
- Lycopersicon esculentum expansin 18 (LeExp18)** 27
- liguleless 1, 2, 3 и 4 (lg-1, lg-2, lg-3, lg-4)** 82
- Like-AUX 1 25
- MGOUN 1, 2 и 3 (MGO 1, MGO 2, MGO 3)** 21
- mgoun 1 и 2 (**mgo 1, mgo 2**) 21
- MONOPTEROS (MP)** 25
- NICOTIANA FLOWER 1 (NFL 1)** 23
- PIN-FORMED 1 (PIN 1)** 15, 23, 24, 32
- pin-formed 1 (**pin 1**) 15, 24, 25, 36
- PINHEAD (PNH)** 19, 23, 25, 26
- PINOID (PID)** 25
- PISTILLATA (PI)** 203
- PLURIPETALA (PLP)** 21
- POLTERGEIST (POL)** 20
- RASAFARI (RAS)** 12
- REBELOTE (REB)** 212
- reduced trichome number (rtm)** 13
- SCARECROW (SCR)** 20
- SHOOTMERISTEMLESS (STM)** 19–21, 23–25, 90
- shootmeristemless (**stm**) 20
- SIAMESE (SIM)** 12
- SQUINT (SQT)** 212
- STACHEL (STA)** 12
- STICHEL (STI)** 12
- SUPERNUMERARY STAMEN (SUP)** 89
- supernumerary stamen (**sup**) 183
- Tryptichon (Try)** 13, 236
- TONSOKU (TSK)** 21
- ULTRAPETALA 1 (ULT 1)** 212
- ultrapetala 1 (**ult 1**) 204
- UNUSUAL FLOWER ORGANS (UFO)** 23, 25
- unusual flower organs (**ufo**) 236
- WIGGUM/ERA 1 (WIG)** 21
- WUSHEL (WUS)** 17, 20–22, 30, 203
- YABBY (YAB)** 23
- ZWILLE (ZLL)** 19, 25
- ZWISCHEL (ZWI)** 12

\* Гены даны прописными, а мутации – строчными буквами.  
Красный курсив – стандартное сокращение

# Оглавление

Предисловие научного редактора .....	3
Введение .....	5
<b>Глава 1. Механизмы возникновения позиционной информации в процессе развития.....</b>	<b>9</b>
1.1. Понятие о позиционной информации.....	9
1.1.1. Модель трёхцветного флага. Временное окно компетентности клеток к восприятию индуцирующего сигнала .....	9
1.1.2. Применение концепции позиционной информации к процессам дифферен- цировки у растений.....	12
1.1.3. Потоки ауксинов как источник позиционной информации.....	15
1.2. Позиционная информация при развитии листьев в меристеме побега.....	17
1.2.1. Структурная и функциональная организация апикальной меристемы побега.....	17
1.2.2. Инициация развития листа.....	23
1.2.3. Роль ауксинов в формировании позиционной информации в апикальной меристеме побега.....	24
1.2.4. Формирование примордия.....	25
1.2.5. Механические факторы развития.....	26
1.2.6. Подходы к математическому моделированию клеточного роста.....	27
<b>Глава 2. Пространственная организация и состав листовых серий.....</b>	<b>35</b>
2.1. Предлистья как начальные точки при создании позиционной информации.....	35
2.1.1. Поляризация зиготы и формирование семядолей в процессе эмбриогенеза.....	35
2.1.2. Понятие о предлисте как о позиционном гомологе семядоли.....	39
2.1.3. <i>Commelinaceae</i> как модельное семейство для изучения морфологической природы предлиста.....	42
2.1.4. Ревизия структуры соцветий в сем. <i>Comme- linaceae</i> .....	51
2.1.5. Анатомо-морфологические предпосылки возникновения побегов с одним или двумя предлистьями.....	59
2.1.6. Позиционная информация при формировании адвентивных побегов.....	61
2.1.7. Роль предлиста в формировании простран- ственного паттерна листовой серии.....	62
2.2. <b>Филлотаксис. Описательный подход.....</b>	<b>64</b>
2.2.1. Описательные характеристики филлотаксиса в листовых сериях.....	64
2.2.2. Построение имитационных моделей филлотаксиса.....	66
2.2.3. Нерешённые проблемы моделирования филлотаксиса.....	76
2.2.4. Теория разметки как синтез теорий подавления и доступного пространства.....	77
2.2.5. Принципы моделирования на основе теории разметки.....	79
<b>Глава 3. Фантомный анализ.....</b>	<b>81</b>
3.1. <b>Методологические основы фантомного анализа.....</b>	<b>81</b>
3.1.1. Пространство логических возможностей.....	82
3.1.2. Экстраполяция этапов усложнения структуры	86
3.1.3. Аборт и абласт. Понятие фантомного органа.....	89

3.1.4.	Изменение состава листовых серий. Инсерция и делеция.....	91	4.1.3.	Моделирование двурядного филлотаксиса.....	162
3.1.5.	Аксиоматический подход.....	95	4.1.4.	Переход от очерёдного к супротивному филлотаксису.....	163
3.1.6.	Основные положения фантомного анализа.....	96	4.1.5.	Мутовчатый филлотаксис.....	166
3.2.	<b>Применение метода фантомных филломов к анализу строения луковок у <i>Amaryllidaceae</i>.....</b>	<b>97</b>	4.1.6.	Спиральные паттерны.....	168
3.2.1.	<i>Galanthus</i> как простая модельная система.....	97	4.1.7.	Периодический и непериодический филлотаксис.....	169
3.2.2.	Ритмологические особенности ветвления у <i>Narcissus</i> .....	105	4.2.	<b>Изучение полиморфизма строения цветков. Концепция мерности и полноты.....</b>	<b>171</b>
3.2.3.	Сравнительный метод как подтверждение результатов фантомного анализа.....	114	4.2.1.	Модусы преобразования тримерного пентациклического цветка.....	171
3.2.4.	Пространство логических возможностей для низовых чешуй у <i>Amaryllidaceae</i> .....	116	4.2.2.	Принципы пространственной организации цветка <i>Iris</i> .....	183
3.2.5.	Вопрос о существовании луковок, возобновляющихся моноподиально.....	118	4.2.3.	Полиморфизм цветков в семействе <i>Polygonaceae</i> .....	189
3.3.	<b>Критический анализ структуры соцветий у <i>Crocus</i> (сем. <i>Iridaceae</i>).....</b>	<b>119</b>	4.2.4.	Основные положения концепции мерности и полноты.....	197
3.3.1.	Применение фантомного анализа к изучению строения соцветий у <i>Crocus</i> .....	119	4.2.5.	Полиморфизм цветков в семействе <i>Brassicaceae</i> .....	201
3.3.2.	Особенности зигоморфных цветков в сем. <i>Iridaceae</i> .....	131	4.2.6.	Особенности разметки структур с терминированным ростом.....	208
3.4.	<b>Фантомный анализ строения элемента сим- подия у <i>Philodendron</i> (сем. <i>Araceae</i>).....</b>	<b>137</b>	4.3.	<b>Математическое моделирование цветка <i>Arabidopsis thaliana</i>.....</b>	<b>211</b>
3.4.1.	Строение побегов и состав листовых серий у <i>Philodendron</i> .....	137	4.3.1.	Дополнительные постулаты, введённые для моделирования цветка.....	211
3.4.2.	Растительный материал и методы.....	140	4.3.2.	Конкурирующие гипотезы о разметке цветка.....	212
3.4.3.	Результаты и обсуждение.....	140	4.3.3.	Моделирование типичного цветка.....	213
3.5.	<b>Конформация соцветий.....</b>	<b>144</b>	4.3.4.	Моделирование органотаксиса в уклоняющихся случаях.....	216
3.5.1.	Вводные замечания.....	144	4.3.5.	Применение модели для анализа строения цветка у мутантов.....	217
3.5.2.	Структура соцветия <i>Narcissus</i> как формальная задача.....	145	4.4.	<b>Математическое моделирование цветка <i>Rhium</i>.....</b>	<b>218</b>
3.5.3.	Строение соцветий в сем. <i>Alliaceae</i> .....	150	4.4.1.	Введение.....	218
3.5.4.	Конформация соцветий в роде <i>Bromus</i> .....	152	4.4.2.	Результаты вычислительного эксперимента.....	220
3.5.5.	Применение фантомного анализа в морфологических исследованиях.....	154	4.4.3.	Проверка прогноза модели эмпирическим материалом.....	228
			4.4.4.	Адекватность предложенных моделей.....	235
	<b>Глава 4. Математическое моделирование органотаксиса.....</b>	<b>155</b>	<b>Заключение.....</b>	<b>237</b>	
4.1.	<b>Моделирование филлотаксиса вегетативных побегов.....</b>	<b>155</b>	<b>Литература.....</b>	<b>239</b>	
4.1.1.	Описание базовых постулатов модели.....	155	<b>Указатель названий растений.....</b>	<b>257</b>	
4.1.2.	Пользовательские характеристики программы «Филлотаксис».....	160	<b>Указатель генов и мутаций.....</b>	<b>261</b>	