

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 110

1

январь



НАУКА

— 1727 —



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 110

№ 1

MOSCOW
2025

Founders:

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
BRANCH OF BIOLOGICAL SCIENCES RAS
RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

Journal is published the algis of the Branch of Biological Sciences RAS

Editor-in-Chief

L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

- O. M. Afonina** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. N. Safronova (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. I. Shamrov (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bitukova (Secretary, St. Petersburg, Russia),
O. G. Baranova (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
S. Volis (PhD, Kunming, China),
A. V. Herman (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),
T. E. Darbayeva (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),
L. A. Dimeyeva (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),
M. L. Kuzmina (PhD, Guelph, Canada),
M. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
Z. Palice (PhD., Průhonice, Czech Republic),
A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

Managing editor M. O. Nabatova-Azovskaya

Executive editor of the issue I. I. Shamrov

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.nabatova-azovskaya@mail.ru

Moscow

2025

СОДЕРЖАНИЕ

Том 110, Номер 1, 2025

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

- Способы развития зародыша покрытосеменных растений
И. И. Шамров, Г. М. Анисимова 5
- Возникновение и эволюция апикального роста у высших растений
М. А. Романова, В. В. Домашкина, А. И. Максимова, О. В. Войцеховская 29

СООБЩЕНИЯ

- Mycorrhizal colonization of root cortex water storage cells of epiphytic orchids
N. Bibikov, E. Voronina, A. Eskov, M. Ignatov 64
- Гинодиэция у *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae)
Г. К. Ботов, В. Н. Годин 71
- Морфология пыльцы некоторых видов *Solanum* и *Jaltomata* трибы Solaneae (Solanaceae)
А. Н. Семенов, Д. А. Брицкий, В. Ф. Тарасевич, О. А. Гаврилова, В. В. Григорьева 91

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

- Состояние ценопопуляций *Lilium callosum* (Liliaceae) в Хабаровском крае
Т. Н. Моторыкина 107

ХРОНИКА

- VII Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии и экологии, использование в мониторинге и биотехнологии”
Ш. Р. Абдуллин, В. Ю. Никулин, А. Ю. Никулин, Р. З. Сущенко, А. А. Гончаров 114
-

CONTENTS

Vol. 110, Number 1, 2025

REVIEWS

- Modes of embryo development in angiosperms
I. I. Shamrov, G. M. Anisimova 5
- Origin and evolution of apical growth in higher plants
M. A. Romanova, V. V. Domashkina, A. I. Maksimova, O. V. Voitsekhovskaja 29
-

COMMUNICATIONS

- Mycorrhizal colonization of root cortex water storage cells of epiphytic orchids
N. Bibikov, E. Voronina, A. Eskov, M. Ignatov 64
- Gynodioecy in *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae)
G. K. Botov, V. N. Godin 71
- Pollen morphology of some species of *Solanum* and *Jaltomata* (tribe Solaneae, Solanaceae)
A. N. Semenov, D. A. Britskiy, V. F. Tarasevich, O. A. Gavrilova, V. V. Grigorieva 91
-

PROTECTION OF PLANT WORLD

- State of cenopopulations of *Lilium callosum* (Liliaceae) in the Khabarovsk Territory
T. N. Motorykina 107
-

CHRONICLES

- VII All-Russian Scientific Conference with international participation "Algae: Issues on taxonomy and ecology, monitoring and biotechnology approaches"
Sh. R. Abdullin, V. Yu. Nikulin, A. Yu. Nikulin, R. Z. Sushchenko, A. A. Gontcharov 114
-
-

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

СПОСОБЫ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

© 2025 г. И. И. Шамров^{1, 2, *}, Г. М. Анисимова^{2, **}

¹Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена

Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: shamrov52@mail.ru

**e-mail: galina0353@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2024 г.

Получена после доработки 07.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Обсуждаются общие представления, определяющие структуру зародыша. Сравнительный анализ классификаций типов эндоспермогенеза и эмбриогенеза показал, что их принципы создания сходны. Однако при развитии эндосперма процесс обособления типов (целлюлярный и гелобияльный, в последний включается нуклеарный эндосперм) начинается уже после второго деления, а при формировании зародыша — только после третьего деления при образовании проэмбрио. Используя эти принципы, нами была предложена оригинальная классификация способов формирования зародыша. В ней используется понятие “мегатипы эмбриогенеза”, анализируются существующие способы и системы типов развития зародыша. Проведена ревизия данных по Piperad-типу, для орхидных предложен новый Orchidad-тип, включающий три вариации.

После деления зиготы намечаются паттерны кластеров будущих типов эмбриогенеза: поперечный, наклонный, иррегулярный (особенности заложения первой и последующих перегородок при образовании раннего зародыша), ценоцитный (нуклеарная стадия в развитии раннего зародыша). Основным кластером является поперечный, который присущ большинству цветковых растений. Он сопровождается образованием апикальной и базальной клеток, дальнейшие деления которых приводят к формированию двух линий развития на основе Т-образной или линейной тетрады клеток. В каждой линии участие производных апикальной и базальной клеток оказывается разным, что приводит к обособлению автономных типов эмбриогенеза — Asterad-тип, Caryophyllad-тип, Chenopodiad-тип, Onagrad-тип, Solanad-тип. Наклонный кластер мегатипов характеризуется косыми перегородками при образовании проэмбрио (Road-тип эмбриогенеза), а иррегулярный — сочетанием продольных, наклонных и поперечных перегородок (Piperad-тип эмбриогенеза) либо разнообразием форм тетрад клеток проэмбрио и отсутствием регулярности в делении и судьбе производных базальной клетки (Orchidad-тип эмбриогенеза). Ценоцитный кластер представлен одним Raconad-типом эмбриогенеза, которому присуща стадия образования свободных ядер на ранних стадиях зародыша.

Ключевые слова: зародыш, развитие, строение, типизация

DOI: 10.31857/S0006813625010015, **EDN:** EMWKMZ

Эмбриология растений и, главным образом, ее раздел, посвященный развитию зародыша, активно изучается с применением новейших методов и подходов. На примере различных модельных объектов выявляются ультраструктурные, гистохимические, молекулярно-генетические

аспекты эмбриогенеза. Сложились представления, что базовые процессы и структуры исследованы уже достаточно подробно, поэтому на современном этапе развития очень важно выявить их функционирование и место в общей картине формирования зародыша.

Эмбриогенез рассматривается как единый процесс, включающий две фазы — морфогенез и созревание. На примере *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, *Zea mays* L., *Oryza sativa* L., других модельных объектов с привлечением мутантных растений определяются гены, играющие ключевую роль на фазе морфогенеза. Изучаются белки, которые влияют на пролиферацию клеток в ходе соматического эмбриогенеза *Daucus carota* L. и развитие зародышей, которые возникают при культивировании микроспор различных видов *Brassica* (Sankara Rao, 1996; Ammirato, 1999; Brukhin et al., 2005; Suárez, Bozhkov, 2008; Grossniklaus, 2019; Armenta-Medina et al., 2020; Chen et al., 2021). У *A. thaliana* большое внимание уделяется экспрессии генов на ранних стадиях эмбриогенеза (Johnson, 2017) или во время становления тела зародыша, причем проводится сравнение развития зародыша у растений и животных (Ji Min et al., 2020). Также исследуются генетические характеристики, определяющие становление апикально-базальной оси зародыша и формирование меристем апекса побега и корня (Srivastava, 2003; Lau et al., 2012; Krogan, 2016). У *Petrosedum rupestre* (L.) P. V. Heath (Crassulaceae) на основе ультраструктурных и гистохимических особенностей строения подвеска выявлены его отличительные черты по сравнению с другими видами семейства (Czaplewicz, Kozieradzka-Kiszkurno, 2013).

Однако, несмотря на значительные достижения, при трактовке полученных данных почти не учитываются классические представления, которые позволяют охарактеризовать не только отдельные процессы, специфику структур, но и систему зародыша в целом. Следовательно, базисные сведения помогают выявить особенности структур не только на ранних стадиях, но и в ходе всего формирования. Это становится особенно важным при моделировании способов развития зародыша (Brukhin, Morozova, 2011; Harnvanichvech et al., 2021), что сопряжено с положением клеток в соответствии с той ролью, которую они будут выполнять. Часто в ходе эксперимента приходится сталкиваться с проблемами типизации, что не позволяет в полной мере оценить значимость типов и способов формирования зародыша для решения отдельных задач биологии развития растений. В современных исследованиях почти

не разрабатываются теоретические вопросы в области эмбриогенеза.

Общие представления о строении и развитии зародыша. Зародыш и эндосперм цветковых растений возникают в результате двойного оплодотворения, открытого С. Г. Навашинным (Nawaschin, 1898a, b). Зародыш формируется из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) и представляет собой спорофит нового поколения. Развитие представлений о способах его формирования имеет длительную историю. Большинство этих воззрений основаны на характере первых делений клеток так называемого проэмбрио (нем. *Vorkeim*, англ. *proembryo* — Hofmeister, 1849) и судьбе дериватов апикальной и базальной клеток в построении формирующегося зародыша, возникающих у большинства цветковых растений в результате поперечного деления зиготы (Shamrov, 1997a).

Поскольку эмбриология растений изучает не только зародыш, но структуры пыльника и семязачатка, предшествующие оплодотворению, был выделен особый раздел этой отрасли науки о развитии зародыша, названный R. Souèges (1935, 1937) эмбриогенией (греч. *embruon* — зародыш и фр. *génie* — свойство, совокупность черт). Для нее была предложена система законов: закон происхождения (для каждого вида растений можно точно выявить происхождение всех бластомеров зародыша и установить связь между ними в пределах каждой генерации — раздел был назван эмбриогенезом), закон чисел (число бластомеров в генерациях варьирует у разных видов и зависит от скорости их делений, что свидетельствует о реализации конструктивных возможностей апикальной и базальной клеток в построении зародыша), закон расположения (в ходе нормального развития зародыша бластомеры образуются за счет делений, направления которых строго детерминированы и занимают положение в соответствии с той ролью, которую будут выполнять клетки — эмбриотектоника; если закон происхождения бластомеров позволяет выявить их взаимосвязи во времени, то закон расположения — в пространстве), закон назначения (в ходе нормального развития бластомеры одного вида растений дают начало детерминированным и всегда одним и тем же частям зародыша — раздел эмбриогении был назван

французским словом *embryogenergie*, русский эквивалент которого в литературе отсутствует). Позднее был сформулирован еще один закон — закон экономии — число клеток, образующих зародыш, не больше, чем это абсолютно необходимо (Johansen, 1950).

Из всех эмбриогенетических законов оба исследователя особое значение придавали закону происхождения, поскольку у большинства растений развитие зародыша на ранних стадиях характеризуется высокой степенью регулярности клеточных делений. Такой подход в дальнейшем был назван генеалогическим, при этом подчеркивалось, что только при нормальном развитии из компетентных клеток возникают определенные части зародыша, а ход его формирования от клетки к клетке можно проследить лишь до 4–5-го (16–32 клетки) поколения (Souèges, 1937). В дальнейшем этот подход был использован в качестве контроля развития зародыша при изучении генетических, физиологических, молекулярных и других аспектов эмбриогенеза.

Развитию зародыша свойственна периодичность. В нем имеется ряд стадий, различающихся по морфогенетической характеристике, морфофизиологическим процессам, функциональной перестройке и продолжительности. Ряд авторов выделяют зиготный период (Souèges, 1937; Yakovlev, 1981; Mansfield, Briarty, 1991). М. С. Яковлев (Yakovlev, 1981) подразделяет весь процесс формирования зародыша на три периода: зиготный, проэмбриональный (завершается образованием протодермы, или эмбриодермы, термин был предложен автором) и эмбриональный (завершается образованием зрелого зародыша). Т. Б. Батыгина (Batygina, 1974) считает целесообразным выделить в развитии зародыша два этапа: первичной дифференциации (бластомеризации) и органогенеза.

Во многих исследованиях при описании раннего развития зародыша выделяют ряд следующих стадий: 1 — зигота; 2 — двухклеточный проэмбрио; 3 — четырехклеточный проэмбрио; 4 — стадия квадрантов (обычно 8-клеточный проэмбрио); 5 — стадия октантов (обычно 16-клеточный проэмбрио). Дальнейшее развитие зародыша описывается, исходя из морфологической характеристики, главным образом его формы. К. Schnarf (1929) выделил три

стадии: нитевидная (предглобулярная — Meinke, 1986) — зародыш представлен в виде ряда клеток (по данным Padmanabhan, 1996), окончанием этой стадии являются продольные деления в терминальных клетках; глобулярная — за счет преимущественно продольных делений производных апикальной клетки происходит увеличение размеров зародыша и он принимает вид глобулы; сердечковидная — начинается органогенез, и преимущественно за счет примордиев семядолей, возникающих в апикальной части, зародыш становится сердечковидным. Некоторые авторы (Jürgens, Mayer, 1994) между глобулярной и сердечковидной выделяют треугольную (англ. triangular) стадию, которая характеризуется уплощением апикальной части зародыша, без видимых признаков органогенеза. На сердечковидной стадии развития в зародыше двудольных происходит переход от радиальной симметрии к билатеральной, который объясняют наличием в зародыше градиентов особых эндогенных факторов. Обнаружено, что переход от одного типа симметрии к другому связан с полярным транспортом ауксинов, блокировка которого может привести к образованию аберрантных зародышей (Liu et al., 1993; Schmidt et al., 1994).

Рядом авторов, критически относящихся к эмбриогенетическим законам, в качестве альтернативного был предложен динамический подход (Foster, 1949; Wardlaw, 1955; Swamy, Padmanabhan, 1962; Vallade, 1989; Lyndon, 1990; Teryokhin, 1996; Barlow, 1994; Jürgens, 1995). Согласно динамическому подходу гистогены зародыша дифференцируются не на стадии проэмбрио, а значительно позже — на глобулярной или даже сердечковидной стадиях. Специфика гистогенеза формирующегося зародыша определяется общей стратегией развития организма. В зародыше возникают морфогенетические зоны со строго определенной судьбой их клеток. Способы гистогенеза и органогенеза обеспечиваются механизмом позиционного контроля. Так, у *Arabidopsis thaliana* и *Capsella bursa-patoris* (L.) Medik. (Brassicaceae) вплоть до позднего глобулярного зародыша не наблюдаются ультраструктурные различия между его клетками, что свидетельствует о недетерминированности клеток в отношении определенных органов зародыша (Schulz, Jensen, 1968; Mansfield, Briarthy, 1991). Также на примере

A. thaliana было показано, что хорошо выраженные ярусы в проэмбрио не всегда дают строго определенные органы зрелого зародыша. Границы клонов клеток могут смещаться (Laux, Jürgens, 1994; Jürgens, 1995). У моделей с разными типами развития зародыша (лептэмбриатный, или зародыш небольших размеров, у *Petunia* и пахиэмбриатный, или массивный зародыш, у *Vitis*) различия касаются лишь относительной скорости роста зародыша в период достижения клетками минимального объема к началу отделения протодермы — у *Petunia* этот процесс начинается раньше, а у *Vitis* — позже (Vallade, 1989).

По нашему мнению (Shamrov, 1996, 1997b), для успешного изучения зародыша целесообразно сочетать оба подхода. Эта точка зрения подтверждается изучением мутантных зародышей (Meinke, 1991a), которое позволяет выявить действие различных факторов при реализации программы развития зародыша. Таким образом, при анализе становления структур необходимо принимать во внимание не только особенности раннего эмбриогенеза, но и меняющееся физиологическое состояние семени, зародыша, особенно во время критических стадий развития (Shamrov, Anisimova, 2003a, b; Shamrov, 2008). Подобный подход был предложен при изучении структурных и молекулярных основ эмбриогенеза цветковых растений. Самыми важными аспектами являются установление точной пространственной организации клеток, полученных в результате первых циклов деления зиготы, дифференциация клеток в развивающемся зародыше, а также биохимическая подготовка к его созреванию и инициации прорастания (Raghavan, 1997).

При классифицировании типов развития зародыша животных также используют генеалогический и динамический подходы (Shamrov, 2022a). Например, на основании генеалогического подхода составлены карта презумптивных областей и родословные клеточных линий у морского ежа. До стадии 60-клеточного зародыша судьба бластомеров определяется анимально-вегетативной осью яйца (Gilbert, 2003). У свободноживущей почвенной нематоды *Caenorhabditis elegans* Маурас, которая используется как модельный организм в исследованиях по генетике, нейрофизиологии, биологии

развития (Pulak, 2006; Gajdaj et al., 2018), весь процесс развития зародыша происходит очень быстро, и тело животного включает всего 389 клеток. Составлена родословная клеточных линий на основе стволовых клеток у нематоды (Gilbert, 2003). Однако у большинства животных (амфибии, рыбы, рептилии, птицы) карты презумптивных областей строятся на динамическом подходе, включают средние стадии эмбриогенеза, когда после гаструляции завершаются перемещения слоев, в результате чего становится понятным, из каких зародышевых листков формируются ткани и органы у разных групп животных (Tokin, 1987; Gilbert, 2003; Kalinka, Tomancak, 2012; Brevini, Gandolfi, 2013).

Сравнительный анализ классификаций типов развития зародыша. Анализ данных многолетних исследований по развитию зародыша у различных цветковых растений свидетельствует, что существующие классификации типов эмбриогенеза (Hanstein, 1870; Carano, 1915; Chiarugi, 1925; Schnarf, 1929; Souèges, 1939; Johansen, 1950; и др.) основаны на генеалогическом подходе. Как мы уже отмечали, согласно этому подходу развитие зародыша характеризуется строгими закономерностями, и уже в проэмбрио можно выделить компетентные клетки, дающие в дальнейшем определенные органы зрелого зародыша (Shamrov, 1996).

Hanstein (1870) первым проследил закономерности формирования зародыша, описал стадию квадрантов и рассмотрел строение зародыша, исходя из наличия в нем трех гистогенов: дерматогена, периблемы и плеромы. Он описал стадию квадрантов в проэмбрио и три типа развития зародыша двудольных: *Capsella*, *Oenothera* и *Nicotiana*. Используемая в современной литературе классификация типов развития зародыша (Johansen, 1950), представляет собой трансформированный вариант существовавших ранее классификаций. Е. Carano (1915) впервые предложил различать два типа: *Cruciferae*-тип (эмбриогенез *Capsella bursa-pastoris*) и *Asteraceae*-тип (эмбриогенез представителей сем. *Asteraceae*). Эти типы выделены, исходя из особенностей строения четырехклеточного зародыша и последовательности делений его клеток в ходе дальнейшего развития. Позже А. Chiarugi (1925) на основании специфики строения тетрады клеток

зародыша, а также степени участия апикальной и базальной клеток в построении зародыша обосновал необходимость выделения еще Solanaceae- и Chenopodiaceae-типов. В последний он включил эмбриогенез представителей сем. Caryophyllaceae. К. Schnarf (1929) дал иное толкование критерия, касающегося участия базальной клетки в построении зародыша. В типах, выделенных Chiarugi (1925), базальная клетка принимает участие в образовании органов зародыша. Поскольку у представителей сем. Caryophyllaceae базальная клетка не участвует в этом процессе, Schnarf (1929, 1931) предложил выделить его развитие в оригинальный Caryophyllaceae-тип. Всего в классификации представлено пять типов развития зародыша, при этом деление зиготы происходит в поперечном направлении. Следует подчеркнуть, что, отметив отсутствие принципиальных различий в развитии зародышей двудольных и однодольных растений, он, тем не менее, распространил приведенные типы эмбриогенеза только на двудольные. Также они не были указаны для таксонов с редуцированными зародышами в зрелом семени (паразитные растения, орхидные — Shamrov, 1997a).

D. Johansen (1950) изменил названия типов эмбриогенеза, так как считал не совсем корректным совпадение именований типов и семейств. Он предложил сохранить в названии типа только корень латинского названия семейства и добавить к нему суффикс *ad* (лат. — к, до), т. е. буквально тип эмбриогенеза, относящийся к семейству. D. Johansen (1950) дополнил классификацию Piperad-типом — зигота делится продольно. Таким образом, система Johansen (1950) включает 6 типов: Asterad, Caryophyllad, Chenopodiad, Onagrad, Piperad и Solanad. Однако деление зиготы у растений с Piperad-типом бывает не только продольным, но и наклонным, а тетрада может быть крестообразной (Kamelina, 1997, 2006), что необходимо учитывать при анализе этого типа.

В типах выделены вариации на основании характера первых делений в проэмбрио, числа этажей в нем, строения органов формирующегося зародыша. Однако эти признаки не являются универсальными и в каждом случае указывают лишь на некоторые особенности эмбриогенеза. Приведем характеристику

некоторых вариаций на примере Onagrad-типа. Типовая вариация: гипофизарной клеткой, из которой образуются инициали корня, становится клетка *m*; производные клетки *ci* образуют короткий подвесок. Myosurus-вариация отличается от типовой одно-, дурядным длинным подвеском. Capsella-вариация: гипофизарной клеткой становится верхняя производная клетки *m*; клетка *ci* не делится и вместе с дериватами клетки *m* формирует длинный подвесок. Juncus-вариация: в отличие от Capsella-вариации подвесок короткий. Lythrum-вариация, по сравнению с Juncus- и Capsella-вариациями клетка *ci* делится, а подвесок вариабельный по числу клеток и их строению (Anisimova, 1997, 2006). При изучении представителей сем. Orobanchaceae дополнительно были выделены 8 вариаций преимущественно на основании ориентации перегородок при образовании проэмбрио (Teryokhin, Nikiticheva, 1981).

Выход в свет системы Johansen (1950) инициировал исследования по эмбриогенезу, в результате чего число вариаций возросло. Суммируя их результаты, можно выделить следующие вариации: в Asterad-типе — Commelina, Senecio, Geum, Erodium, Polygonum, Urtica, Lamium, Oxalis, Muscari, Poa, Penaea; в Caryophyllad-типе — Sagina, Vaccaria, Hypecoum, Corydalis, Sedum, Medicago, Phytolacca, Myriophyllum, Drosera, Fumaria, Ruppia, Sagittaria, Zannichelia, Aglaonema; в Chenopodiad-типе — типовая, Polemonium, Myosotis; в Onagrad-типе — типовая, Alyssum, Capsella, Catalpa, Euphorbia, Heloniopsis, Juncus, Lilium, Lotus, Lythrum, Mentha, Myriophyllum, Myosurus, Philydrum, Ruta, Sonerila, Trifolium, Veronica; в Piperad-типе — типовая, Balanophora, Scabiosa, Dendrophthoe и Solanad-типе — Hyoscyamus, Nicotiana, Physalis I, II, III, Datura, Papaver, Sherardia, Linum, Hydnora (см. список работ в многотомной сводке “Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции — Anisimova, 1997, 2006; Kamelina, 1997, 2006; Titova, 1997, 2006; Zhinkina, 1997a—c, 2006a—c). Из приведенного списка вариаций хорошо видно, что типы эмбриогенеза включают роды не только двудольных, но и однодольных растений.

Существует иная система типов развития зародыша, разработанная R. Souèges (1939), которую автор назвал эмбриогенетической

классификацией эмбриономических типов, поскольку она была построена с учетом основных законов эмбриогенеза. Им были предложены четыре категории эмбриономических типов: основные, или архетипы, вторичные, или производные, налагающиеся, иррегулярные. Наибольшее внимание уделено архетипам (выделенным преимущественно на законах происхождения и назначения) и налагающимся типам, при этом особое значение придается клеткам первой генерации (апикальная и базальная клетка). В дальнейшем идет, с одной стороны, увеличение числа клеток, а с другой — дробная гистогенная дифференциация. Доля производных апикальной клетки в построении зародыша возрастала в ходе эволюции, а базальной — падала. Система типов представлена в виде таблицы и состоит из периодов и групп. В первом периоде законы эмбриогенеза относятся к зиготе, а во втором — только к апикальной клетке (базальная клетка не принимает участия в построении зародыша). Однако классификация оказалась незаконченной. Она сложна для восприятия и почти не используется в настоящее время.

Были предложены и другие классификации (Yamazaki, 1982; Periasamy, 1977). В первой классификации выделены 6 типов, некоторые названия из которых совпадают с названиями в системе D. Johansen (1950), но различаются по характеристике: Asterad, Geraniad, Onagrad, Polygonad, Solanad, иррегулярный. Они основаны на закономерностях дифференциации инициалей корня и гипокоты и относятся только к двудольным. Вторая классификация (Periasamy, 1977) основана на морфогенетическом (близком к динамическому) подходе. По мнению автора, структура зрелого зародыша, исходя из инициалей на 8- или 16-клеточной стадии, основана больше на топографическом соответствии, чем на доказательстве происхождения частей зародыша из определенных инициалей. Классификация включает группы, серии и вариации, при этом каждая ступень иерархии имеет свой критерий. Строение зародыша характеризуется с помощью трех цифр — эмбрионального индекса. Однако выделение групп, серий и вариаций носит субъективный характер, так как число клеточных ярусов в проэмбрио, когда начинается дифференциация внутренних клеток (группы),

расположение ярусов (серии), в которых формируются первые внутренние клетки (вариации) может меняться в ходе эмбриогенеза.

В ходе проведения широких эмбриологических исследований получили самостоятельность ряд особых типов эмбриогенеза. Среди них выделяется прежде всего Paeoniad-тип (Yakovlev, 1958), характеризующийся ценоцитным состоянием зародыша на ранних стадиях, образованием ценоцитно-клеточной структуры, на которой формируются несколько зародышеподобных структур. Одна из них развивается в зародыш. Возможно, что подобное развитие зародыша происходит партеногенетически, поскольку у *Paeonia lactiflora* Pall. при развитии множественного археспория мегаспороциты в халазальной части нуцеллуса проходят нормальный мегаспорогенез, а мегаспороциты в микропилярной части вступают на путь апомейоза и становятся инициалами диплоспорических зародышевых мешков. В ходе развития большинство зародышевых мешков дегенерирует. Остается один зародышевый мешок неизвестной природы (с участием или без участия мейоза), в котором яйцеклетка без оплодотворения, возможно, развивается по пути партеногенеза (Shamrov, 1997c). Пыльцевые трубки отмечались в микропиле и верхней части зародышевого мешка, что позволяет предположить у *Paeonia* наличие псевдогамии.

Graminad-тип, или Poad-тип, был предложен на основании наклонного положения перегородок в раннем периоде формирования зародыша и специфике его органогенеза на последующих этапах развития (Batygina, 1974). По мнению автора, развитие зародыша однодольных (в частности злаков) и двудольных растений различается с самых первых стадий. Это связано со становлением характерного дорсивентрального строения проэмбрио и зрелого зародыша у злаков и ряда других однодольных. Как мы уже отмечали, вариации типов эмбриогенеза включают таксоны не только двудольных, но и однодольных растений. В связи с этим отметим, что в Asterad-типе была описана Ренаеа-вариация, которая отличается от других вариаций этого типа отсутствием четко выраженного подвеска и примерно равным участием производных апикальной и базальной клеток в построении тела зародыша. Также были

выявлены такие специфические признаки этой вариации, как наклонное положение перегородки при делении зиготы, крестообразный или изобилатеральный тип тетрады клеток, характерное положение клеток *m* и *ci* в четырехклеточном проэмбрио (не друг под другом, а бок о бок) (Titova, 1997, 2006). Последнее напоминает, с одной стороны, Graminad-тип (наклонное положение первой перегородки), а с другой — Piperad-тип (деление в зиготе может быть наклонным, а тетрада — крестообразной). Следует отметить, что у представителей

сем. Ceratophyllaceae с Asterad-типом эмбриогенеза подвесок отсутствует (рис. 1, 2), однако первое деление поперечное и затем формируется Т-образная тетрада клеток проэмбрио и двусемядольный зародыш (рис. 1, 1–23; рис. 2, 1–4). Зародышевый корень не формируется, присутствует лишь зачаточная гипокотиль-корневая ось (Shamrov, Batygina, 1984). У *Luzula pedemontana* Boiss. & Reut. (Juncaceae) из однодольных (Shamrov, Anisimova, 1993) развитие зародыша до начала органогенеза (треугольная стадия) происходит как у двудольных

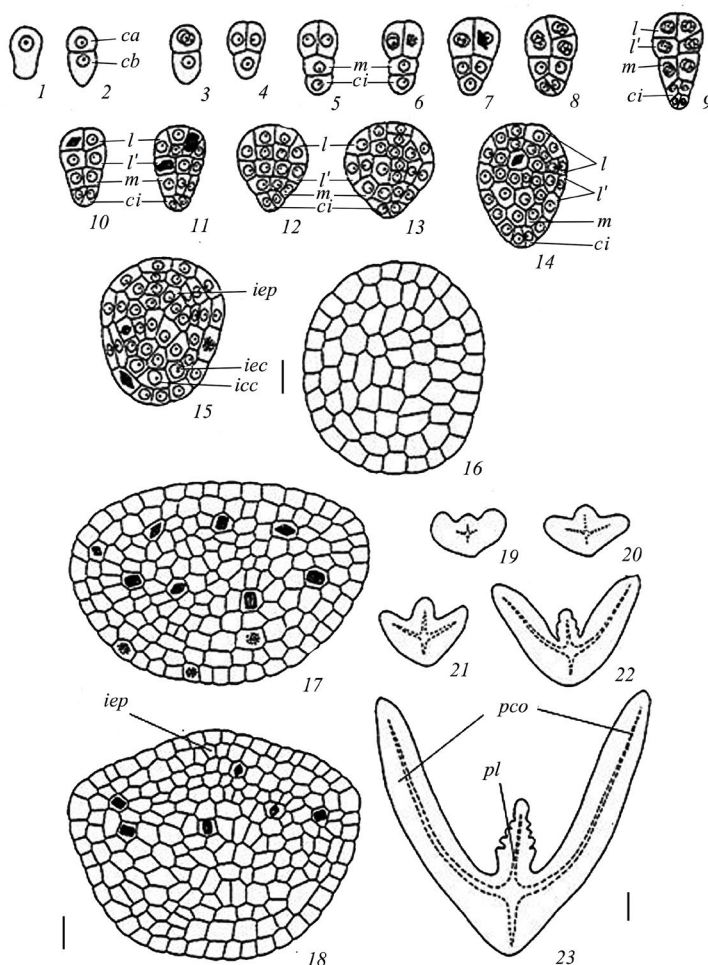


Рис. 1. Стадии эмбриогенеза у *Ceratophyllum demersum*:

1–17 — начальные стадии эмбриогенеза и строение зародыша перед органогенезом; 18–23 — органогенез: образование семядолей и преобразование эпикотиля в почечку зародыша. *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *ics* — инициалы центрального цилиндра, *iec* — инициалы коры корня, *iep* — инициалы эпикотиля, *l, l'* — верхние и нижние квадранты, *m* — средняя клетка, *pco* — семядоля, *pl* — почечка зародыша. Масштабная линейка, мкм: 1–18 — 20; 19–23 — 100.

Fig. 1. Embryogenesis stages in *Ceratophyllum demersum*:

1–17 — early embryogenesis stages and embryo structure before organogenesis; 18–23 — organogenesis: cotyledon formation and epicotyle reorganization into embryo plumule. *ca* — apical cell, *cb* — basal cell, *ci* — lower cell, *ics* — central cylinder initials, *iec* — root bark initials, *iep* — epicotyle initials, *l, l'* — upper and lower quadrants, *m* — middle cell, *pco* — cotyledon, *pl* — embryo plumule. Scale bar, μm : 1–18 — 20; 19–23 — 100.

растений, однако в зрелом семени формируется одна терминальная семядоля, а апикальная меристема побега располагается в ее основании сбоку (рис. 3, 1–14).

Как уже было отмечено ранее, Schnarf (1929, 1931) в своей системе типов эмбриогенеза не указывал среди исследованных таксонов растения с редуцированными зародышами в зрелом семени (паразитные растения, орхидные). Редуцированные зародыши полностью лишены всех органов, претерпевают метаморфоз, в результате которого эндогенно возникают апикальные меристемы побега и корня,

а семядоли не возникают вовсе (Teryokhin, 1996). Зародыши, как правило, достигают глобулярного состояния и не проходят стадию органогенеза. При изучении голопаразитных представителей сем. Orobanchaceae было показано, что ранние этапы эмбриогенеза у них происходят в соответствии с Onagrad-типом. Изученные таксоны различаются ориентацией перегородок в апикальной клетке двуклеточного проэмбрио и клетках этажа 1, а также степенью дифференциации инициалей гипокотили и зародышевого корня. Были выделены вариации, свойственные только заразиховым:

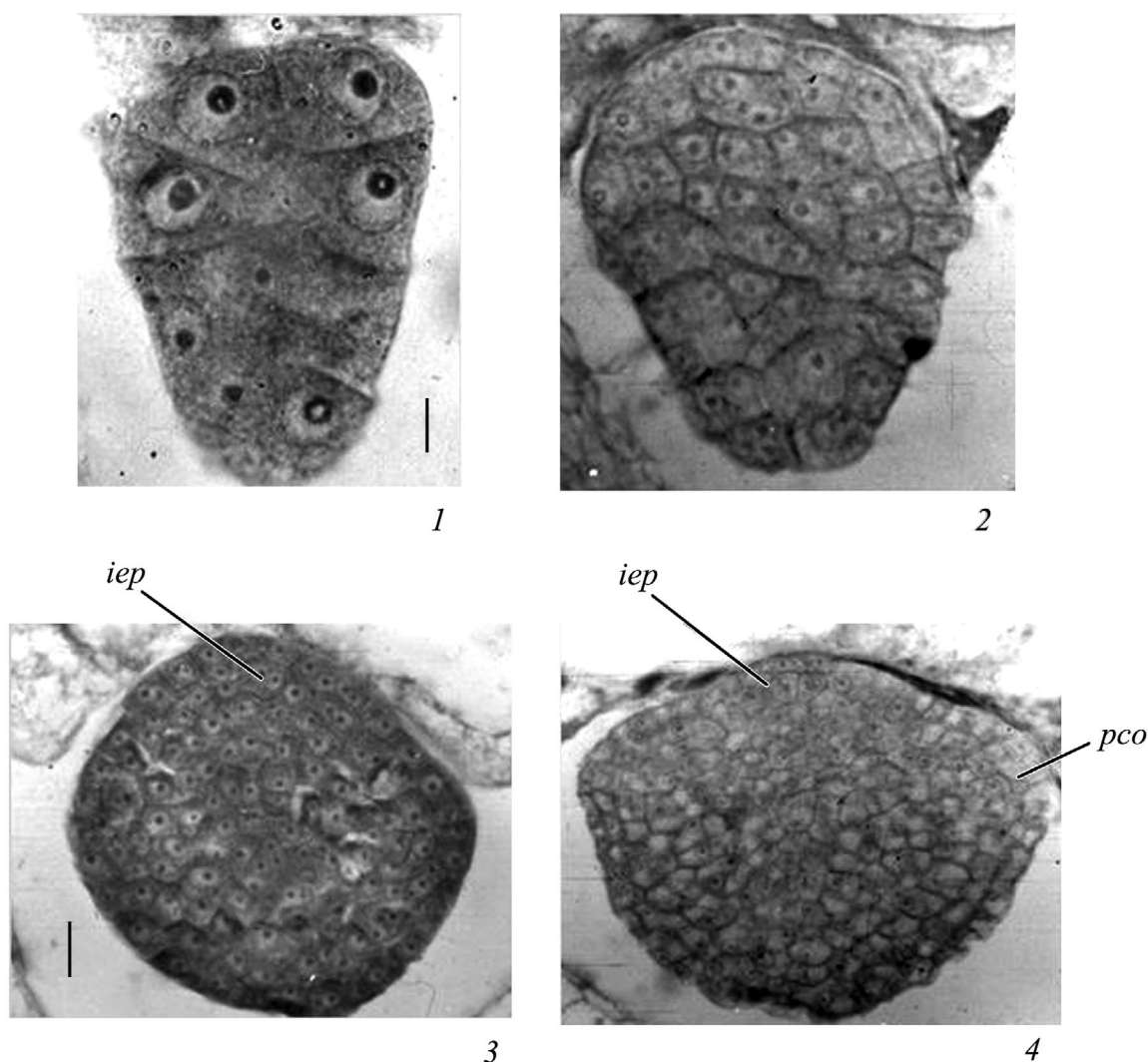


Рис. 2. Отдельные стадии эмбриогенеза у *Ceratophyllum demersum*:

1 — стадия октантов; 2 — глобулярный зародыш; 3 — зародыш перед началом органогенеза; 4 — инициация зачатков семядолей и эпикотили. *iep* — инициали эпикотили, *pco* — семядоля. Масштабная линейка, мкм: 30.

Fig. 2. Some stages of embryogenesis in *Ceratophyllum demersum*:

1 — stage of octants; 2 — globular embryo; 3 — embryo before organogenesis; 4 — initiation of cotyledon and epicotyle primordia. *iep* — epicotyle initials, *pco* — cotyledon. Scale bar, μm : 30.

Aegenetia, Boschniakia, Christisonia, Cistanche, Diphelypaea, Epifagus, Mannagettaea, Orobanche вариации (Teryokhin, Nikiticheva, 1981).

Именно изучение зародыша паразитных растений позволило Э. С. Терехину (Teryokhin, 1996) описать разнообразие форм и строения зародыша в зрелом семени на основании числа семядолей, степени тканевой и органной дифференциации: дифференцированные зародыши (имеются все органы), зародыши

с редуцированными органами (полностью или частично отсутствуют отдельные органы), редуцированные зародыши (полностью лишены всех органов), недифференцированные, или недоразвитые, зародыши (основные органы и ткани зародыша развиваются в период “покоя” семян, т. е. после их опадения с материнского растения).

Что касается орхидных, то существующие сведения по развитию зародыша крайне про-

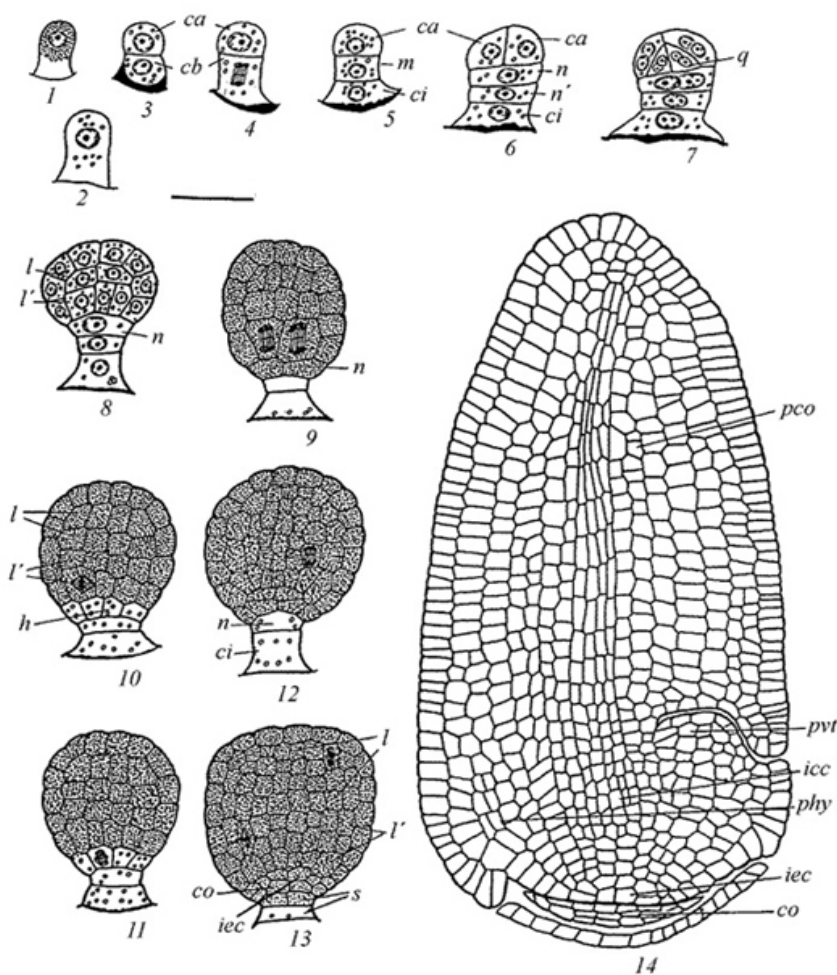


Рис. 3. Стадии эмбриогенеза у *Luzula pedemontana*:

1–13 — начальные стадии эмбриогенеза и строение зародыша перед органогенезом, крахмал в клетках показан гранулами, декстрины — точками; 14 — зрелый зародыш. *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *co* — чехлик, *h* — гипофизарная клетка, *ica* — инициали центрального цилиндра, *iec* — инициали коры корня, *l*, *l'* — верхние и нижние клетки-квадранты, *m* — средняя клетка, *n*, *n'* — производные средней клетки, *pco* — семядоля, *phy* — гипокотиль, *pvt* — апикальная меристема побега, *q* — клетки-квадранты, *s* — подвесок. Масштабная линейка, мкм: 50.

Fig. 3. Embryogenesis stages in *Luzula pedemontana*:

1–13 — early embryogenesis stages and embryo structure before organogenesis, starch in cells is shown as granules, dextrans as dots; 14 — mature embryo. *ca* — apical cell, *cb* — basal cell, *ci* — lower cell, *co* — root cap, *h* — hypophyseal cell, *ica* — central cylinder initials, *iec* — root bark initials, *l*, *l'* — upper and lower quadrant-cells, *m* — middle cell, *n*, *n'* — derivatives of middle cell, *pco* — cotyledon, *phy* — hypocotyl, *pvt* — shoot apical meristem, *q* — quadrant-cells, *s* — suspensor. Scale bar, μm : 50.

тиворечивы. Среди них есть виды, которые имеют редуцированные зародыши (большинство), и те, у которых органогенез происходит, и в зрелом зародыше формируется семядоля. Исследования, проведенные рядом ученых (Swamy, 1949; Veyret, 1965, 1974), показали, что начальные стадии эмбриогенеза могут происходить как на базе Т-образной, так и линейной тетрад клеток в результате поперечного деления зиготы. В дальнейшем гистогенная дифференциация осуществляется на базе дериватов апикальной и базальной клеток либо базальная клетка не делится (как в *Caurophyllad*-типе), а ее функцию начинают выполнять базальные производные апикальной клетки (вторичные изобилатеральные и обратно Т-образные тетрады, как в системе Souèges, 1939 — первый и второй периоды соответственно). В дальнейшем у многих растений одного и того же вида были обнаружены разные типы тетрад, при этом тетрады с наклонной перегородкой не были отмечены (Andronova, 1997, 2006). В. Swamy (1949) описывал развитие зародыша в рамках *Asterad*- и *Onagrad*-типов, а также разных форм. Y. Veyret (1965, 1974) выделила 3 типа развития зародышей: основной тип (развитие происходит по определенным правилам), иррегулярный (развитие происходит по разным моделям), вторичный тип (отличается от основного типа скоростью образования гомологичных blastomeres, направлением заложения клеточных стенок, различиями в дифференциации клеток). В ряде исследований выделяют особые типы эмбриогенеза орхидных. Один из них — *Orchideae*-тип, который характеризуется многоклеточным длинным подвеском (Clements, 1999). Как свидетельствует анализ литературы (Shamrov, Nikiticheva, 1992; Yeung, Meinke, 1993; Lee et al., 2008; Lee, Yeung, 2010; Yang, Lee, 2014), подвесок подобного строения присущ зародышу многих орхидных. В другом, *Coelogyne*-типе, в нитевидном суспензоре выявлены специфические клетки-крючки (Koval, 2023).

Вопросы отсутствия органов в редуцированном зародыше орхидных обсуждаются в литературе. Согласно одной точке зрения (Poddubnaya-Arnoldi, 1976) слабая дифференциация зародыша связана с отсутствием или недоразвитием эндосперма, согласно другой (Teryokhin, 1996) это обусловлено экологией и физиологией прорастания семян, а также

микопаразитическим способом жизни. Вызывает особый интерес суждение Veyret (1965, 1974) о типах развития зародыша (основной, вторичный, иррегулярный). С существующими представлениями можно согласиться, но они требуют корректировки. По нашему мнению, решение этой научной проблемы включает два аспекта. Первый аспект касается особенностей оплодотворения и образования эндосперма. У видов сем. *Orchidaceae* наблюдаются нарушения при объединении ядра спермия с ядрами центральной клетки (*Calanthe aristulifera* Rchb.f., *Listera nipponica* Makino). Образование эндосперма подавлено, при этом его первичное ядро чаще всего, не делясь, быстро дегенерирует (Savina, Poddubnaya-Arnoldi, 1990). Второй аспект обусловлен остановкой в развитии зародыша на глобулярной стадии (известно, что это одна из критических стадий эмбриогенеза — Meinke, 1991b), при этом разные виды приходят к ее завершению разными путями, поскольку органы проростка появляются эндогенно *de novo*. По-видимому, эндосперм, как питательная ткань, начинает использоваться только на поздних стадиях эмбриогенеза. До этого он сам формируется, участвуя далее в обеспечении и распределении сигналов, регулирующих процессы дифференциации и органогенеза зародыша. К числу таких сигналов относятся дипептиды, фитогормоны, центральную роль среди которых играет ауксин (Costa et al., 2014; Locascio et al., 2014; Doll et al., 2017). Эта особенность наблюдается и при апомиксисе. Партеногенетический глобулярный зародыш не приступает самостоятельно к дифференциации и ожидает момента, когда в результате псевдогамии (после оплодотворения центральной клетки) сформируется эндосперм и запустит этот процесс (Yudakova et al., 2018). Клетки эндосперма очень рано специализируются, и даже в условиях культуры *in vitro* невозможно получить зародыши эндоспермального происхождения (Johri, Ambegaokar, 1992). У *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó в большинстве формирующихся семян на ранних стадиях присутствуют глобулярные зародыши. Однако в дальнейшем, вероятно, из-за нарушений во время оплодотворения при образовании эндосперма происходят отклонения в строении зародышей (выявлено 12 типов аномалий), что приводит к низкой семенной продуктивности (Andronova,

2011). Сходные результаты получены для *Orchis purpurea* Huds., как при само-, так и перекрестном опылении (Adronova et al., 2020). Подтверждением подобных фактов может служить исследование по эмбриологии *Cyrtosia javanica* Blume (Yang, Lee, 2014). У этого вида была выявлена гибель эндосперма на стадии зиготы, а оставшиеся ядра постепенно лизируют вблизи зародыша на ранних стадиях. С другой стороны, есть виды орхидных, у которых эндосперм возникает в результате оплодотворения,

но первичная клетка эндосперма остается одной ядерной и сохраняется до заключительных стадий развития зародыша (Shamrov, 2008). У *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. и *Listera ovata* (L.) R. Br. крупное ядро эндосперма находится вблизи клеток постамента (специализированной ткани нуцеллуса, располагающейся под зародышевым мешком), в которых обнаруживаются полисахариды декстрины (рис. 4, 1–11; рис. 5, 1–5). Можно предположить, что именно отсутствие эндосперма половой природы

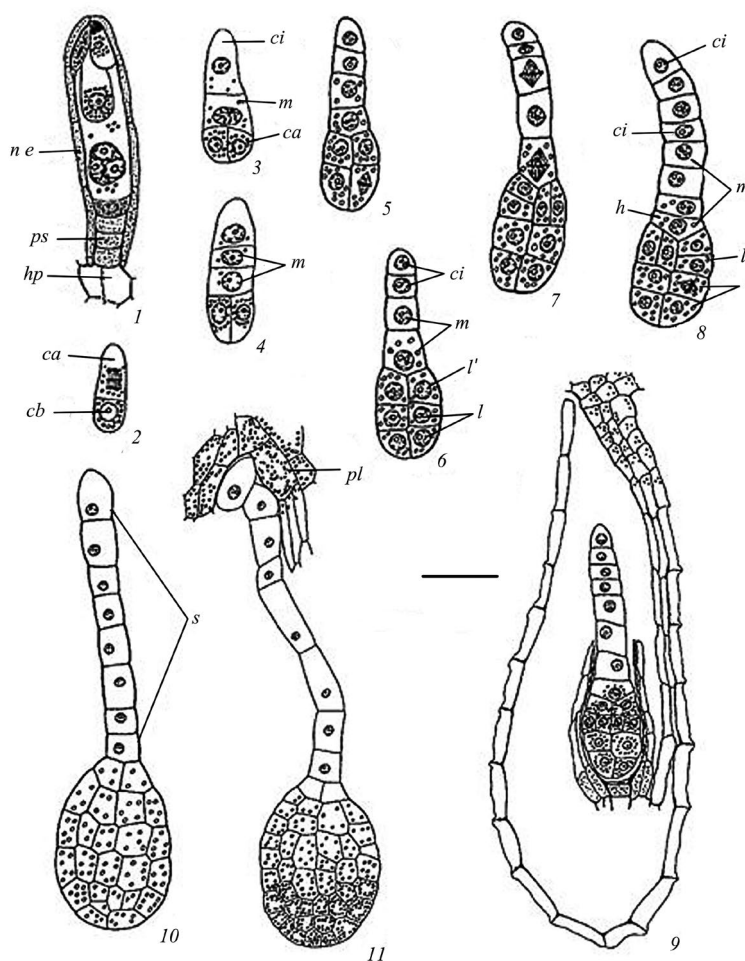


Рис. 4. Стадии эмбриогенеза у *Gymnadenia conopsea*:

1–11 — последовательные стадии развития зародыша; 1 — зигота, 2 — двухклеточный проэмбрио, 3 — Т-образная тетрада клеток, 4 — стадия квадрантов, 5 — стадия октантов, 6–11 — дифференциация эмбриодермы и формирование длинного однорядного подвеска; крахмал в клетках показан гранулами, декстрины — точками. *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *h* — гипофизарная клетка, *hp* — гипостаза, *l* и *l'* — верхние и нижние квадранты, *m* — средняя клетка, *ne* — эпидерма нуцеллуса, *pl* — плацента, *ps* — постамент, *s* — подвесок. Масштабная линейка, мкм: 30 мкм.

Fig. 4. Embryogenesis stages in *Gymnadenia conopsea*:

1–11 — successive stages of embryo development: 1 — zygote, 2 — two-celled proembryo, 3 — T-shaped cell tetrad, 4 — quadrant stage, 5 — octant stage, 6–11 — embryoderm differentiation and formation of a long single-row suspensor; starch in cells is shown as granules, dextrines as dots. *ca* — apical cell, *cb* — basal cell, *ci* — lower cell, *h* — hypophysial cell, *hp* — hypostase, *l*, *l'* — upper and lower quadrants, *m* — middle cell, *ne* — nucellus epiderm, *pl* — placenta, *ps* — postament, *s* — suspensor. Scale bar, μm : 30.

в семени или наличие нарушений при его образовании морфологически выражается девиантными моделями в раннем развитии зародышей (иррегулярный тип, по Veyret, 1965, 1974), что и описывается в рамках разных типов, поскольку гибель зародышей происходит на последних этапах формирования глобулярного зародыша, и эта особенность не всегда принимается в расчет исследователями. Исходя из приведенных фактов, для орхидных можно предложить новый Orchidaceae-тип по аналогии с другими упомянутыми особыми типами эмбриогенеза (деление зиготы поперечное, разные формы тетрад клеток проэмбрио, иррегулярность в делении и судьбе производных базальной клетки).

Необходимо отметить, что в редуцированных зародышах некоторых паразитных растений (Orobanchaceae, Pyrolaceae) была отмечена вариабельность ранних и средних стадий эмбриогенеза или даже полная утрата упорядоченности делений клеток проэмбрио (Teryokhin, 1996). Следует подчеркнуть, что ранее выделялся особый тип эмбриогенеза орхидных, названный Orchideae-тип, однако в его обосновании не учитывались особенности раннего эмбриогенеза, а только принималось во внимание наличие многоклеточного длинного подвеса (Clements, 1999).

Из всех классификаций типов эмбриогенеза наиболее востребованной до сих пор является

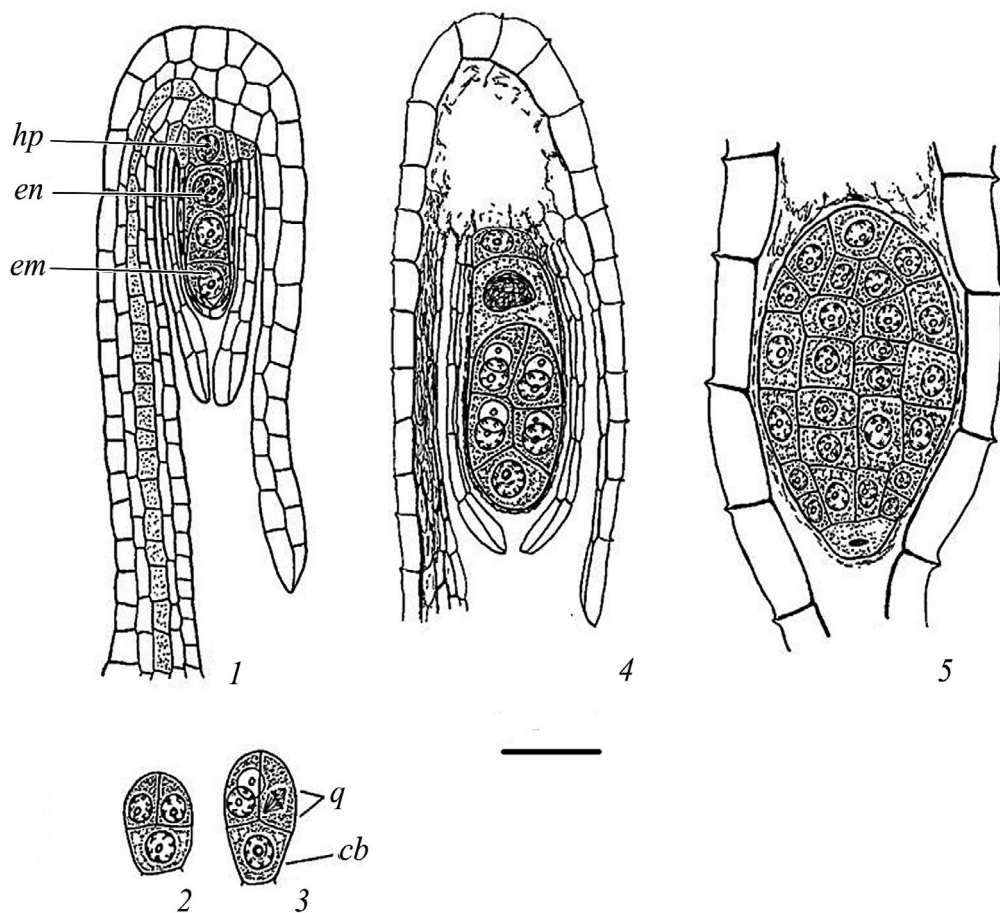


Рис. 5. Стадии эмбриогенеза у *Listera ovata*:

1–5 — развитие зародыша в окружении тканей семени: 1 — двухклеточный проэмбрио, 2 — Т-образная тетрада клеток, 3 — стадия квадрантов, 4 — стадия октантов, 5 — зрелое семя, базальная клетка зародыша не делится и образует одноклеточный подвесок. *cb*, *q* — этажи проэмбрио, *em* — зародыш, *en* — эндосперм, *hp* — гипостаз. Масштабная линейка, мкм: 20.

Fig. 5. Embryogenesis stages in *Listera ovata*:

1–5 — development of the embryo surrounded by seed tissue: 1 — two-celled proembryo, 2 — T-shaped cell triad, 3 — quadrant stage, 4 — octant stage, 5 — mature seed, the basal cell of the embryo does not divide and forms a unicellular suspensor. *cb*, *q* — tiers of proembryo, *em* — embryo, *en* — endosperm, *hp* — hypostase. Scale bar, μm : 20.

система D. Johansen (1950), о чем свидетельствует большое число исследований (Schulz, Jensen, 1968; Natesh, Rau, 1984; Mansfield, Briarthy, 1991; Sankara Rao, 1996; Rudall, 2007; Simpson, 2010; Suárez, Bozhkov, 2008; Lau et al., 2012; Johnson, 2017; Shamrov, 1997a, 2022b, c).

Оригинальная классификация способов развития зародыша. Ранее при анализе эндоспермогенеза и эмбриогенеза было показано, что принципы классификаций типов развития зародыша и эндосперма сходны (Shamrov, 2022b, c). В обеих системах деления первичной клетки эндосперма и зиготы происходят, как правило, поперечно. Следует подчеркнуть, что в анализ нами включены не только типы классификации Johansen (1950), но и некоторые особые типы, о которых выше шла речь. Таким образом, в результате первого поперечного деления у многих покрытосеменных растений возникают две клетки (микропилярная и халазальная применительно к эндосперму и апикальная и базальная применительно к зародышу). Типы эмбриогенеза, как и типы эндоспермогенеза, еще не определяются. Способы развития зародыша образуют группы, которые различаются комплексом признаков. В Onagrad- и Asterad-типах в результате деления апикальной (продольно) и базальной (поперечно) клеток формируется Т-образная тетрада клеток. В Solanad-, Chenopodiad- и Caryophyllad-типах четыре клетки, возникающие в ходе второй генерации, располагаются линейно. При анализе вклада производных апикальной и базальной клеток в построение органов зрелого зародыша состав групп меняется. При Onagrad- и Solanad-типах основная часть зародыша образуется из дериватов апикальной клетки, тогда как из производных базальной клетки возникают гипофизис и подвесок; при Asterad- и Chenopodiad-типах обе клетки принимают более или менее равное участие в организации зародыша, при этом из апикальной клетки возникают семядоли и апекс побега, а из базальной — гипокотиль, зародышевый корень и подвесок; при Caryophyllad-типе основные структуры зародыша формируются на базе апикальной клетки, а базальная клетка дает лишь часть подвеска. Следовательно, типы эмбриогенеза начинают проявляться только после третьего деления, при этом одни типы образуются на базе Т-образной (Onagrad- и Asterad-типы),

а другие — линейной (Solanad-, Chenopodiad- и Caryophyllad-типы) тетрады. В обеих группах типы различаются участием производных апикальной и базальной клеток в построении зародыша. Несмотря на это, мы считаем целесообразным сохранить традиционные названия типов эмбриогенеза (их характеристика дается в первоначальной версии), которые были предложены почти 100 лет назад.

Однако между системами типов эмбриогенеза и эндоспермогенеза существуют значительные различия. При развитии эндосперма процесс диверсификации начинается уже после второго деления — целлюлярный и гелобиаальный (в последний включается нуклеарный эндосперм) типы. При этом по степени участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма типы подразделяются на ряд подтипов: в целлюлярном типе — микропилярный с халазальным гаусторием, микропилярный с терминальными гаусториями, микропилярно-халазальный без гаусториев, микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями, халазальный с микропилярным гаусторием, халазальный без гаусториев подтип (вариации не выделяются); в гелобиаальном типе — микропилярный с халазальным гаусторием (собственно гелобиаальный эндосперм), микропилярный без гаусториев (собственно нуклеарный эндосперм). Дальнейшая дифференциация способов сопровождается формированием четко отграниченных вариаций (по положению перегородок во время второго деления в эндосперме и форме образования тетрад в целлюлярном эндосперме: Nymphaea-вариация — в микропилярной клетке деления в различных направлениях; Prunella-вариация — продольное деление происходит только в микропилярной клетке, Т-образная триада клеток; Callitriche-вариация — поперечное деление в микропилярной клетке, линейная триада клеток; Annona-вариация — деления в обеих клетках поперечные, линейная тетрада клеток; Phyteuma-вариация — микропилярная клетка делится продольно, а халазальная — поперечно, обратно Т-образная тетрада клеток; Scutellaria-вариация — деления в обеих клетках продольные с образованием изобилатеральной тетрады клеток; Pedicularis-вариация — делится поперечно только халазальная клетка, линейная триада

клеток; *Pentaphragma*-вариация — продольное деление в халазальной клетке, триада клеток является обратно Т-образной; по числу ядер в халазальной клетке двуклеточного эндосперма: *Limnocharis*-вариация — одно ядро в халазальной клетке; *Dianella*-вариация — несколько ядер в халазальной клетке).

Таким образом, типам развития зародыша (вклад производных апикальной и базальной клеток в построение зародыша; характер делений этих клеток и форма тетрады) соответствуют не “типы” эндоспермогенеза, а лишь вариации, выделенные на основе следующих признаков: степени участия микропилярной и халазальной клеток первичной клетки эндосперма в построении эндосперма, положении перегородок во время второго деления при образовании тетрады или триады клеток эндосперма. Вторая особенность развития зародыша характеризуется иным онтогенетическим временем выделения типов эмбриогенеза, которые начинают обособляться только после третьего деления, тогда как при образовании эндосперма — после второго деления. Можно предположить, что более раннее обособление типов эндоспермогенеза обусловлено особенностями специализации эндосперма, в результате которых создается сигнальная система для формирующегося зародыша. Эндосперм цветковых растений, имея половую природу, позволяет выполнять не только трофическую функцию для развития зародыша, как часто сообщают в литературе. Он принимает участие в создании сигналов, которые регулируют дифференциацию и органогенез зародыша (Chen et al., 2014; об этом также шла речь при обсуждении развития зародыша орхидных). Действие сигналов происходит во время критических стадий развития зародыша, одной из первых и важных является глобулярная стадия (Meinke, 1991b).

В своей классификации мы вводим понятие “мегатипы эмбриогенеза”, которое объединяет все типы эмбриогенеза и позволяет ранжировать все известные способы развития зародыша. Следует отметить, что статус мегатипа ранее предлагали для анализа особенностей формирования эндосперма (Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Cossucci, 1986). В классификации используется понятие “мегатипы эмбриогенеза”,

анализируются существующие способы и системы типов развития зародыша. В нее также включены некоторые особые типы, проведена ревизия данных по *Piperad*-типу, предложен для орхидных специфический *Orchidad*-тип.

Мы уже отмечали, что у большинства цветковых растений деление зиготы является поперечным. В литературе есть данные, свидетельствующие о том, что первое деление может быть продольным или наклонным (Souèges, 1937; Johansen, 1950; Veyret, 1965, 1974; Batygina, 1974), или даже не сопровождаться образованием перегородки (Yakovlev, 1958). Стадия двуклеточного зародыша является одной из критических стадий в развитии. Размеры клеток и положение перегородки в 2-клеточном зародыше детерминированы. Так, *gnom* мутация у *Arabidopsis thaliana* связана с изменением асимметричного деления зиготы на равное (Mayer et al., 1991, 1993). Подобное нередко наблюдается при развитии соматических зародышей *Triticum aestivum* в культуре *in vitro* (Batygina et al., 1993). На основании гистохимических исследований структур развивающегося семени такая критическая стадия была выявлена у *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae) и *Luzula pedemontana* (Juncaceae) (Shamrov, 2008).

Таким образом, после деления зиготы намечаются паттерны кластеров будущих типов эмбриогенеза: поперечный, наклонный, иррегулярный (особенности заложения первой и последующих перегородок при образовании раннего зародыша), ценоцитный (нуклеарная стадия в развитии раннего зародыша) (рис. 6). Основным кластером является поперечный, который присущ большинству цветковых растений. Он сопровождается образованием апикальной и базальной клеток, дальнейшие деления которых приводят к формированию двух линий развития на основе Т-образной или линейной тетрады клеток. В каждой линии участие производных апикальной и базальной клеток оказывается разным, что приводит к обособлению автономных типов эмбриогенеза — *Onagrad*-тип (зародыш образуется преимущественно из дериватов апикальной клетки), *Asterad*-тип (обе клетки принимают почти равное участие в построении зародыша) на базе Т-образной тетрады и *Solanad*-тип (зародыш образуется преимущественно из дериватов

апикальной клетки), Chenopodiad-тип (обе клетки принимают почти равное участие в построении зародыша), Caryophyllad-тип (зародыш образуется преимущественно из дериватов апикальной клетки, базальная не делится и входит в состав подвеска) на основании линейной тетрады.

Все остальные кластеры содержат особые типы эмбриогенеза. Наклонный кластер мегатипов отличается преимущественно наклонными перегородками при образовании проэмбрио. В этот мегатип пока может быть помещен только Poad-тип эмбриогенеза. Иррегулярный мегатип включает два типа эмбриогенеза с меняющимся способом заложения перегородок

при делении зиготы или образовании тетрады клеток, а также с нестабильным участием базальной клетки в построении тела зародыша. Первый тип (Piperad-тип эмбриогенеза) характеризуется сочетанием продольных, наклонных и даже поперечных перегородок во время деления зиготы и образования тетрады клеток, отсутствием деления базальной клетки. Во втором новом типе (Orchidad-типе эмбриогенеза), предложенном нами, при поперечном делении зиготы обнаружены разные формы тетрад и триад клеток проэмбрио, иррегулярность в делении и судьбе производных базальной клетки. Исходя из этого, к списку вариаций в типах эмбриогенеза (список приводился выше) можно

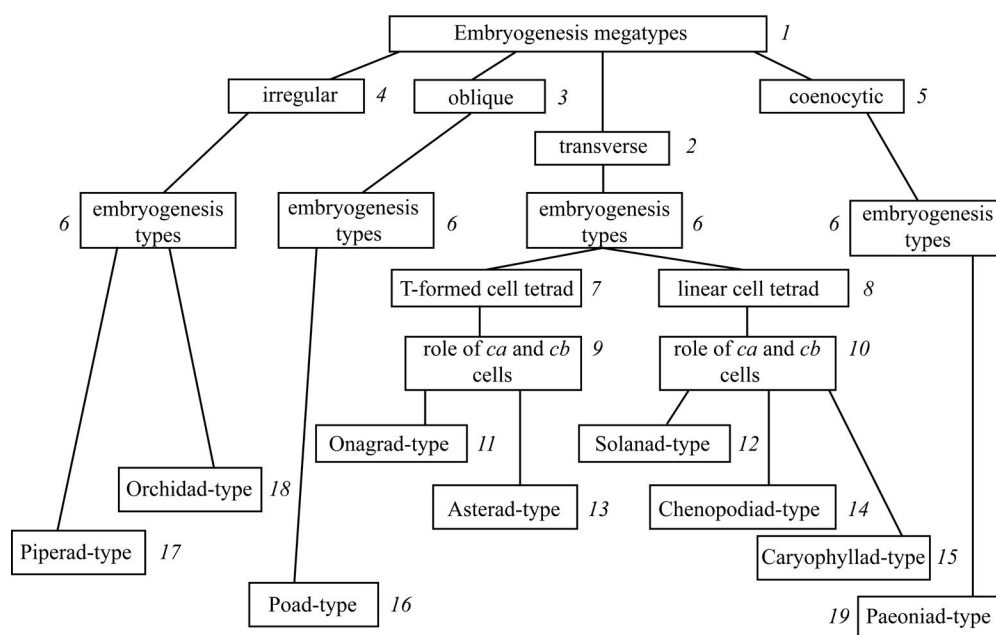


Рис. 6. Система возможных способов развития зародыша у покрытосеменных растений:

1 — мегатипы эмбриогенеза: 2 — поперечный, 3 — наклонный, 4 — иррегулярный, 5 — ценоцитный, 6 — типы эмбриогенеза, 7 — Т-образная тетрада клеток, 8 — линейная тетрада клеток, 9, 10 — вклад клеток *ca* и *cb* в построении зародыша, 11, 12 — преимущественно клетка *ca* — Onagrad-тип (11), Solanad-тип (12), 13, 14 — обе клетки — Asterad-тип (13), Chenopodiad-тип (14), 15 — клетка *cb* не делится, Caryophyllad-тип, 16 — преимущественно наклонные деления клеток — Poad-тип, 17, 18 — иррегулярный тип: сочетание продольных, наклонных и поперечных перегородок (Piperad-тип — 17), разнообразие форм тетрад клеток проэмбрио и отсутствие регулярности в делении и судьбе производных базальной клетки (Orchidad-тип — 18), 19 — нуклеарные деления в проэмбрио — Paconiad-тип. *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка.

Fig. 6. Possible modes of embryo development in angiosperms:

1 — embryogenesis megatypes: 2 — transverse, 3 — oblique, 4 — irregular, 5 — coenocytic, 6 — embryogenesis types, 7 — T-shaped cell tetrad, 8 — linear cell tetrad, 9, 10 — contribution of *ca* and *cb* cells in the construction of the embryo, 11, 12 — predominantly *ca* cell — Onagrad-type (11), Solanad-type (12), 13, 14 — both cells — Asterad-type (13), Chenopodiad-type (14), 15 — *cb* cell does not divide, Caryophyllad-type, 16 — predominantly oblique cell divisions — Poad-type, 17, 18 — irregular type: combination of longitudinal, oblique and transverse divisions (Piperad-type — 17), variety of tetrad forms of proembryo cells and lack of regularity in the division and fate of basal cell derivatives (Orchidad-type — 18), 19 — nuclear divisions in proembryo — Paconiad-type. *ca* — apical cell, *cb* — basal cell.

добавить несколько вариаций в Orchidaceae-типе: Orchidaceae-вариация (зародыши с многоклеточным длинным подвеском, Clements, 1999; например, *Gymnadenia conopsea* — Shamrov, Nikiticheva, 1992; рис. 4, 1–11), Coelogyne-вариация (зародыш с нитевидным подвеском, характеризующимся специфическими клетками-крючками, Koval, 2023), Listera-вариация (зародыш без подвеска у *Listera ovata*, Shamrov, 2001; рис. 5, 1–5). Следует отметить, что на наличие иррегулярных типов (отсутствие четких закономерностей заложения перегородок при формировании раннего проэмбрио) было указано во многих системах типов эмбриогенеза (Schnarf, 1929, 1931, Souèges, 1939; Johansen, 1950; Veyret, 1965, 1974; Yamazaki, 1982). Ценоцитный кластер представлен одним Раеопад-типом эмбриогенеза (см. рис. 6). Первые стадии развития зародыша характеризуются только митотическими делениями и отсутствием цитокинеза, как при нуклеарном эндосперме. Стадия свободной ядерных делений в раннем развитии зародыша присуща также голосеменным (Sigh, 1978; Trenin, 1988).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные исследователи в области эмбриологии растений почти не предлагают новые типы эмбриогенеза. Из имеющихся систем способов развития зародыша востребована до сих пор классификация типов эмбриогенеза, предложенная Johansen (1950). Необходимость использования базисных данных по строению зародыша при анализе разных аспектов его развития (молекулярно-генетических, гистохимических, функциональных) сохранила актуальность до сих пор. В подобных работах, выполненных на высоком уровне, морфологическая и структурная характеристика зародыша часто оказывается неполной. Именно поэтому нами был проведен анализ сведений по строению и развитию зародыша. Для более корректной оценки было осуществлено сравнительное исследование по развитию и строению эндосперма и зародыша как половых продуктов, возникающих одновременно во время двойного оплодотворения у цветковых растений. Это исследование показало, что типы эндоспермогенеза и эмбриогенеза начинают выделяться на разных этапах развития: типы эндоспермогенеза после второго деления первичной

клетки эндосперма, а типы эмбриогенеза — после третьего деления при образовании проэмбрио. Типы эмбриогенеза можно сравнить с вариациями эндосперма, тогда как выделенные вариации типов эмбриогенеза не являются универсальными и характеризуются разными особенностями развития зародыша. Несмотря на это, мы считаем целесообразным сохранить первоначальные названия типов эмбриогенеза. Введено понятие “мегатипы эмбриогенеза”, что позволяет дополнить классификацию новыми типами, уже исходя из особенностей деления зиготы, когда намечается диверсификация и выявляются кластеры типов эмбриогенеза (поперечный, наклонный, иррегулярный, ценоцитный).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам № 1021071912890-3-1.6.11 “Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912896-7-1.6.11. “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопрцессов *in vivo* и *in vitro*”, 2024–2028 гг. (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и “Адаптивные реакции биологических систем на специфические и неспецифические воздействия факторов внешней среды” (РГПУ им. А.И. Герцена — описание результатов исследования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ammirato P.V. 1999. Towards an integrated view of plant embryogenesis. — The Quarterly Rev. Biol. 75(4): 515–543.
- [Andronova] Андропова Е.В. 2011. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). — Бот. журн. 96(7): 858–863.
- [Andronova] Андропова Е.В. 1997. Эмбриогенез у орхидных. — Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 544–556.
- Andronova E.V. 2006. Embryogenesis in Orchidaceae. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 355–363.
- Andronova E.V., Kovaleva A.A., Evdokimova E.E., Nazarov V.V., Semeonov A.V. 2020. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the

- northeast limit of distribution. — *Int. J. Pl. Rep. Biol.* 12(1): 56–66.
<https://doi.org/10.14787/ijprb.2020.12.1>
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 1997. Онград-тип эмбриогенеза. — *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции*. СПб. Т. 2. С. 510–512.
- Anisimova G.M. 2006. Onograd-type of embryogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 333–335.
- Armenta-Medina A., Gillmor C.S., Gao P. et al. 2020. Developmental and genomic architecture of plant embryogenesis: from model plant to crops. — *Plant Commun.* 2(1). Article 100136.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100136>
- Barlow R.W. 1994. Rhythm, periodicity and polarity as bases for morphogenesis in plants. — *Biol. Rev.* 69: 475–525.
- [Batygina] Батыгина Т.Б. 1974. Эмбриология пшеницы. Л. 206 с.
- Batygina T.B., Shamrov I.I., Titova G.E. 1993. Somatic embryogenesis in cereals (comparative embryological approach). — *Abstr. XVth Int. Bot. Congr.*, August, 28 – September, 3. Yokohama, Japan. P. 564.
- Brevini T.A.L., Gandolfi F. 2013. Early embryo development in large animals. — In: *Pluripotency in domestic animal cells*. P. 1–19.
- Brukhin V., Gheyeselink J., Gagliardini V., Genschik P., Grossniklaus U. 2005. The RPN1 subunit of the 26S proteasome in *Arabidopsis* is essential for embryogenesis. — *Plant Cell*. 17(10): 2723–2737.
<https://doi.org/10.1105/tpc.105.034975>
- Brukhin V., Morozova N. 2011. Plant growth and development — basic knowledge and current views. — *Math. Model. Nat. Phenom.* 6(2): 1–53.
<https://doi.org/10.1051/mmnp/20116201>
- Carano E. 1915. Recherche sull’embriogenesi delle Asteraceae. — *Ann. Bot. (Rome)*. 13(2): 251–301.
- Chen J., Lausser A., Dresselhaus T. 2014. Hormonal responses during early embryogenesis in maize. — *Biochem. Soc. Trans.* 42: 325–331.
- Chen H., Miao Y., Wang K., Bayer M. 2021. Zygotic embryogenesis in flowering plants. — *Meth. Mol. Biol.* 2288: 73–88.
https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1335-1_4
- Chiarugi A. 1925. Embryologia della Cistaceae. *N.G. Bot. Ital.* N.S. 32(1): 223–314.
- Clements M.A. 1999. Embryology. — In: *Genera Orchidacearum*. General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. Oxford. 1: 38–58.
- Costa L.M., Marshall E., Tesfaye M. et al. 2014. Flowering plants central cell-derived peptides regulate early embryo patterning in flowering plants. — *Science*. 344: 168–172.
- Czaplewicz D., Kozieradzka-Kiszkurno M. 2013. Ultrastructural and cytochemical studies of the embryo suspensor of *Sedum reflexum* L. (Crassulaceae). — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 55(2): 76–89.
<https://doi.org/10.2478/abcsb-2013-0028>
- Di Fulvio T.E. 1983. Los “tipos” de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificación. — *Kurtziana*. 16(1–4): 7–31.
- Di Fulvio T.E. 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae y en la endospermogenesis nuclear. — *Anal. Acad. Nac. Cj. Exact.*, Buenos Aires. 37(1–4): 111–119.
- Di Fulvio T.E., Cocucci A.E. 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP. — *Kurtziana*. 18(1): 13–21.
- Doll N.M., Depege-Fargeix N., Rogowsky P.M., Widiez T. 2017. Signaling in early maize kernel development. — *Mol. Plant*. 10: 375–388.
- Foster A.S. 1949. *Practical plant anatomy*. New York. P. 1–155.
- [Gajdaj E., Matichin, Gajdaj D., Makarova] Гайдай Е.А., Матичин А.А., Гайдай Д.С., Макарова М.Н. 2018. *Caenorhabditis elegans* как модельный объект для биомедицинских исследований. — *Лабораторные животные для научных исследований*. 4: 1–24.
<https://doi.org/10.29926/2618723X-2018-04-02>
- [Gilbert] Гилберт С.Ф. 2003. *Биология развития*. СПб. 850 с.
- Grossniklaus U. 2019. *Plant development and evolution*. Zurich. 642 p.
- Hanstein A. 1870. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dykotylen. — *Bot. Abhandl. an Gebiet der Morph. und Physiol.* 1(1): 1–112.
- Harnvanichvech Y., Gorelova V., Sprakel J., Weijers D. 2021. The *Arabidopsis* embryo as a quantifiable model for studying pattern formation. — *Quant. Plant Biol.* 2, e3: 1–13.
<https://doi.org/10.1017/qpb.2021.3>
- Hofmeister W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Eine Reihe microscopischer Untersuchungen. Leipzig. 89 S.
- Ji Min S., Ling Y., Masaru O.-T., Tomokazu K. 2020. Cellular dynamics of double fertilization and early embryogenesis in flowering plants. — *Plant and Soil Sci. Faculty Publications*. 155. 32 p.
https://uknowledge.uky.edu/pss_facpub/155
- Johansen D.A. 1950. *Plant embryology*. Waltham MA. 305 p.
- Johnson R.R. 2017. Embryogenesis. — In: *Encyclopedia of applied plant sciences (second edition)*. 1: 490–496.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin etc. Vol. 1, 2. 1221 p.
- Jürgens G. 1995. Axis formation in plant embryogenesis: cues and clues. — *Cell (Cambridge)*. 81: 467–470.
- Jürgens G., Mayer U. 1994. *Arabidopsis*. — In: *Embryos. Colour atlas of development*. London. P. 7–21.

- Kalinka A.T., Tomancak P. 2012. The evolution of early animal embryos: conservation or divergence? — *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 1–9.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.007>
- [Kamelina] Камелина О.П. 1997. Piperad-тип эмбриогенеза. — *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции*. СПб. Т. 2. С. 508–510.
- Kamelina O.P. 2006. Piperad-type of embryogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 332–333.
- [Koval] Коваль В.А. 2023. Репродуктивная биология *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в оранжерейной культуре. — Автореф. канд. дисс. М. 21 с.
- Krogan N.T., Marcos D., Weiner A.I., Berleth T. 2016. The auxin response factor MONOPTEROS controls meristem function and organogenesis in both the shoot and root through the direct regulation of PIN genes. — *New Phytol.* 212(1): 42–50.
<https://doi.org/10.1111/nph.14107>
- Lau S., Slane D., Herud O., Kong J., Jürgens G. 2012. Early embryogenesis in flowering plants: setting up the basic body pattern. — *Annu. Rev. Plant Biol.* 63: 483–506.
- Laux T., Jürgens G. 1994. Establishing the body plan of the *Arabidopsis* embryo. — *Acta Bot. Neerl.* 43(3): 247–260.
- Lee Y.I., Yeung E.C. 2010. The osmotic property and fluorescent tracer movement of developing orchid embryos of *Phaius tankervilleae* (Aiton) Bl. — *Sex. Plant Reprod.* 23: 337–341.
<https://doi.org/10.1007/s00497-010-0143-y>
- Lee Y.-I., Yeung E.C., Lee N., Chung M.C. 2008. Embryology of *Phalaenopsis amabilis* var. *formosa*: embryo development. — *Bot Stud.* 49: 139–146.
- Liu C.M., Xu Z.H., Chua N.H. 1993. Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis. — *Plant Cell.* 5: 621–630.
- Locascio A., Roig-Villanova I., Bernardi J., Varotto S. 2014. Current perspectives on the hormonal control of seed development in *Arabidopsis* and maize: a focus on auxin. — In: *Frontiers in Plant Science*. 5(412): 1–22.
- Lyndon R.F. 1990. *Plant development*. London. 310 p.
- Mansfield S.G., Briarthy L.G. 1991. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo. — *Canad. J. Bot.* 69: 461–476.
- Mayer U., Torres Ruiz R.A., Berleth T. et al. 1991. Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo. — *Nature*. 353: 402–407.
- Mayer U., Buttner G., Jürgens G. 1993. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene. — *Development*. 117: 149–162.
- Meinke D.W. 1986. Embryo-lethal mutants and the study of plant embryo development. — *Oxford Surv. Plant Mol. Biol.* 3: 122–163.
- Meinke D.W. 1991a. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana*. — *Dev. Gen.* 12: 382–392.
- Meinke D.W. 1991b. Perspectives of genetic analysis of plant embryogenesis. — *Plant Cell.* 3(9): 857–866.
- Natesh S., Rau M.A. 1984. The embryo. — In: *Embryology of angiosperms*. Berlin. P. 377–443.
- [Nawaschin] Навашин С.Г. 1898a. Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*. — В кн.: *Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей*. Киев. Т. 6: 16–21.
- Nawaschin S. 1898b. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. — *Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg*. 9(4): 377–382.
- Padmanabhan D. 1996. Tracing the shoot apex in angiosperm embryos. — In: *Advances in botany*. New Delhi. P. 39–51.
- Periasamy K. 1977. A new approach to the classification of angiosperm embryos. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 86(1): P. 1–12.
- [Poddubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. 507 с.
- Pulak R. 2006. Techniques for analysis, sorting, and dispensing of *C. elegans* on the COPAS flow-sorting system. — *Methods Mol. Biol.* 351: 275–286.
- Raghavan V. 1997. *Molecular embryology of flowering plants*. Cambridge. 690 p.
<https://doi.org/10.1017/CBO978051157452>
- Rudall P.J. 2007. *Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development*. Cambridge. 145 p.
- Sankara Rao K. 1996. Embryogenesis in flowering plants: recent approaches and prospects. — *J. Biosci.* 21(6): 827–841.
- [Savina, Poddubnaya-Arnoldi] Савина Г.И., Поддубная-Арнольди В.А. 1990. Семейство Orchidaceae. — В кн.: *Сравнительная эмбриология цветковых растений. Butomaceae — Lemnaceae*. Л. С. 172–179.
- Schmidt E.D.L., Jong A.J. de, Vries S.C. de. 1994. Signal molecules involved in plant embryogenesis. — *Plant Molec. Biol.* 26: 1305–1313.
- Schnarf K. 1929. *Embryologie der Angiospermen*. Berlin. 689 S.
- Schnarf K. 1931. *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 354 S.
- Schulz R., Jensen W.A. 1968. *Capsella* embryogenesis: the early embryo. — *J. Ultrastr. Res.* 22(5–6): 376–392.
- Shamrov I.I. 1996. Genealogical and dynamic approaches to embryo study. — *Abstr. September, 12–14, Hamburg, Germaniy, Plant Embryogenesis Workshop*. P. 26.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1997a. Принципы классификации типов эмбриогенеза. — *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции*. СПб. Т. 2. С. 477–491.

- [Shamrov] Шамров И.И. 1997b. Эмбриогения. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 297–307.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1997c. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Рaeoniaceae). — Бот. журн. 82(6): 24–46.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2001. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (Orchidaceae). — Бот. журн. 86(1): 3–13.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2022a. Сравнительная эмбриология растений и животных. СПб. 144 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2022b. Значение признаков развития эндосперма для сравнительного анализа эндоспермогенеза и эмбриогенеза покрытосеменных растений. — Бот. журн. 107(2): 3–27. <https://doi.org/10.31857/S0006813622020107>
- Shamrov I.I. 2022c. Endosperm development traits in a comparative analysis of endospermogenesis and embryogenesis in angiosperms. — *Doklady Biological Sciences*. 506(6): 239–255. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050143/>
- [Shamrov, Anisimova] Шамров И.И., Анисимова Г.М. 1993. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Бот. журн. 78(12): 24–44.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003a. Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development. — Бот. журн. 88(12): 37–61.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003b. Critical stages of ovule and seed development. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 45(1): 167–172.
- [Shamrov, Batygina] Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 1984. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства Ceratophyllaceae. — Бот. журн. 69(10): 1328–1335.
- [Shamrov, Nikiticheva] Шамров И.И., Никитичева З.И. 1992. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae): структурное и гистохимическое исследование. — Бот. журн. 77(4): 45–60.
- Simpson M.G. 2010. Plant embryology. — In: *Plant systematics*. Amsterdam etc. P. 450–465.
- Singh H. 1978. *Embryology of gymnosperms*. Berlin — Stuttgart. 302 p.
- Souèges R. 1935. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. IV. La segmentation. Premier fascicule: I — Les fondaments. II — Les phenomenes internes. — *Act. Sci. Industr.* 266: 1–88.
- Souèges R. 1937. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. VII. Le lois du developpment. — *Act. Sci. Industr.* 521: 1–94.
- Souèges R. 1939. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. X. Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (Partie générale). Paris. 95 p.
- Srivastava L.M. 2003. Plant growth and development. Hormones and the environment. — *Ann. Bot.* 92(6): 846–846. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg209>
- Suárez M.F., Bozhkov P.V. (ed.). 2008. *Plant embryogenesis*. Totowa, NJ 07512, USA. 184 p.
- Swamy B.G.L. 1949. Embryological studies in the Orchidaceae. II. Embryology. — *Amer. Midl. Nat.* 41: 202–232. <https://doi.org/10.2307/2422026>
- Swamy B.G.L., Padmanabhan D. 1962. A reconnaissance of angiosperm embryogenesis. — *J. Indian Bot. Soc.* 41: 422–437.
- [Teryokhin] Терехин Э.С. 1996. Семя и семенное размножение. СПб. 376 с.
- [Teryokhin, Nikiticheva] Терехин Э.С., Никитичева З.И. 1981. Семейство Orobanchaceae. Онтогенез и филогенез. Л. 228 с.
- [Titova] Титова Г.Е. 1997. Asterad-тип эмбриогенеза. — Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 512–516.
- Titova G.E. 2006. Asterad-type of embryogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 335–337.
- [Tokin] Токин Б.П. 1987. *Общая эмбриология*. М. 480 с.
- [Trenin] Тренин В.В. 1988. Введение в цитоэмбриологию хвойных. Петрозаводск. 152 с.
- Vallade J. 1989. Embryogenesis and research of fundamental morphogenetic processes. — In: *Some aspects and actual orientations in plant embryology*. Amies. P. 171–187.
- Veyret Y. 1965. Embryogénie comparée et blastogénie chez les Orchidaceae-Monandreae. — *O.R.S.T.O.M.* Paris. 106 p.
- Veyret Y. 1974. Development of the embryo and the young seedling stages of orchids. — *The Orchids Scientific Studies*. New York etc. P. 223–265.
- Wardlaw C.W. 1955. *Embryogenesis in plants*. London. 391 p.
- [Yakovlev] Яковлев М.С. 1958. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. — *Проблемы ботаники*. 3: 168–195.
- [Yakovlev] Яковлев М.С. 1981. Словарь основных терминов. — В кн.: *Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae — Juglandaceae*. Л. С. 7–25.
- Yamazaki T. 1982. Recognized types in early development of the embryo and the phylogenetic significance in the dicotyledons. — *Acta Phytotax. Geobot.* 33: 400–409.

- Yang C.-K., Lee Y.-I. 2014. The seed development of a mycoheterotrophic orchid, *Cyrtosia javanica* Blume.— Bot. Stud. 55, Article 44.
https://doi.org/10.1186/s40529-014-0044-8
- Yeung E.C., Meinke D.W. 1993. Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor.— Plant Cell. 5: 1371–1381.
https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1371
- [Yudakova, Shakina, Kaybeleva] Юдакова О.И., Шакина Т.Н., Кайбелева Э.И. 2018. Цитоэмбриологические особенности развития эндосперма при апомиксисе у некоторых видов рода *Poa* (Poaceae).— Бот. журн. 103(7): 908–918.
https://doi.org/10.7868/S0006813618070049
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1997а. Solanad-тип эмбриогенеза.— Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 516–517.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1997б. Chenopodiad-тип эмбриогенеза.— Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 517–518.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1997с. Caryophyllad-тип эмбриогенеза.— Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 518–520.
- Zhinkina N.A. 2006a. Solanad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 337–338.
- Zhinkina N.A. 2006b. Chenopodiad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 337–338.
- Zhinkina N.A. 2006с. Caryophyllad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 339–341.

MODES OF EMBRYO DEVELOPMENT IN ANGIOSPERMS

I. I. Shamrov^{a, b, #}, G. M. Anisimova^{a, ##}

^aHerzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

^bKomarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: shamrov52@mail.ru

^{##}e-mail: galina0353@mail.ru

The general ideas that determine the structure of the embryo are discussed. A comparative analysis of the classifications of the endospermogenesis and embryogenesis types has shown that the principles of their creation are similar. However, during the endosperm development, the process of separation of the types (cellular and helobial, the latter includes the nuclear endosperm) begins as early as after the second division, and during the formation of the embryo, only after the third division during the formation of the proembryo, i.e. the ontogenetic time of typing differs in both systems. Using these principles, we proposed an original classification of the embryo formation modes. It uses the concept of “megatypes of embryogenesis” and analyzes existing modes and systems of types of embryo development. The data on the Piperad-type have been revised, and a new Orchidad-type has been proposed for orchids, including 3 variations.

After the division of the zygote, patterns of clusters of future types of embryogenesis are outlined: transverse, inclined, irregular (features of the formation of the first and subsequent partitions during the formation of the early embryo), coenocytic (nuclear stage in the development of the early embryo). The main cluster is transverse, which is inherent in most flowering plants. It is accompanied by the formation of apical and basal cells, further divisions of which lead to the formation of two ways of development based on the T-shaped or linear tetrad of cells. In each way, the participation of derivatives of apical and basal cells is different, which leads to the emergence of autonomous types of embryogenesis — Asterad-type, Caryophyllad-type, Chenopodiad-type, Onagrad-type, Solanad-type. The oblique cluster of megatypes is characterized by inclined partitions during the formation of proembryo (Poad-type of embryogenesis), while the irregular cluster is characterized by a combination of longitudinal, oblique, and transverse partitions (Piperad-type of embryogenesis) or a variety of tetrad forms of proembryo and the lack of regularity in the division and fate of basal cell derivatives (Orchidad-type of embryogenesis). The coenocyte cluster is represented by Paeonad-type only.

Keywords: embryo, development, structure, typing

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional and molecular-genetic bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, regulation of morphoprocesses *in vivo* and *in vitro*” (2024–2028) (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. 1021071912890-3-1.6.11., 1021071912896-7-1.6.11.— collecting material, its treatment and result discussion), and “Adaptive responses of biological systems to specific and non-specific effects of environmental factors” (Herzen State Pedagogical University of Russia — description of the study results).

REFERENCES

- Ammirato P.V. 1999. Towards an integrated view of plant embryogenesis. — *The Quarterly Rev. Biol.* 75(4): 515–543.
- Andronova E.V. 2011. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). — *Bot. Zhurn.* 96(7): 858–863 (In Russ.).
- Andronova E.V. 1997. Embryogenesis in Orchidaceae. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 544–556 (In Russ.).
- Andronova E.V. 2006. Embryogenesis in Orchidaceae. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 355–363.
- Andronova E.V., Kovaleva A.A., Evdokimova E.E., Nazarov V.V., Semeonov A.V. 2020. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution. — *Int. J. Pl. Rep. Biol.* 12(1): 56–66.
<https://doi.org/10.14787/ijprb.2020.12.1>
- Anisimova G.M. 1997. Onagrad-type of embryogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 510–512 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2006. Onagrad-type of embryogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 333–335.
- Armenta-Medina A., Gillmor C.S., Gao P. et al. 2020. Developmental and genomic architecture of plant embryogenesis: from model plant to crops. — *Plant Commun.* 2(1), Article 100136.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100136>
- Barlow R.W. 1994. Rhythm, periodicity and polarity as bases for morphogenesis in plants. — *Biol. Rev.* 69: 475–525.
- Batygina T.B. 1974. Wheat embryology. Leningrad. 206 p. (In Russ.).
- Batygina T.B., Shamrov I.I., Titova G.E. 1993. Somatic embryogenesis in cereals (comparative embryological approach). — *Abstr. XVth Int. Bot. Congr.*, August, 28 — September, 3. Yokohama, Japan. P. 564.
- Brukhin V., Gheyeselink J., Gagliardini V., Genschik P., Grossniklaus U. 2005. The RPN1 subunit of the 26S proteasome in *Arabidopsis* is essential for embryogenesis. — *Plant Cell.* 17(10): 2723–2737.
<https://doi.org/10.1105/tpc.105.034975>
- Brukhin V., Morozova N. 2011. Plant growth and development — basic knowledge and current views. — *Math. Model. Nat. Phenom.* 6(2): 1–53.
<https://doi.org/10.1051/mmnp/20116201>
- Carano E. 1915. Recherche sull’embriogenesi delle Asteraceae. — *Ann. Bot. (Rome)*. 13 (2): 251–301.
- Chen J., Lausser A., Dresselhaus T. 2014. Hormonal responses during early embryogenesis in maize. — *Biochem. Soc. Trans.* 42: 325–331.
- Chen H., Miao Y., Wang K., Bayer M. 2021. Zygotic embryogenesis in flowering plants. — *Meth. Mol. Biol.* 2288: P. 73–88.
https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1335-1_4
- Chiarugi A. 1925. Embryologia della Cistaceae. *N.G. Bot. Ital. N.S.* 32 (1): 223–314.
- Clements M.A. 1999. Embryology. — In: *Genera Orchidacearum*. General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. Oxford. 1: 38–58.
- Costa L.M., Marshall E., Tesfaye M. et al. 2014. Flowering plants central cell-derived peptides regulate early embryo patterning in flowering plants. — *Science*. 344: 168–172.
- Czaplewicz D., Kozieradzka-Kiszkurno M. 2013. Ultrastructural and cytochemical studies of the embryo suspensor of *Sedum reflexum* L. (Crassulaceae). — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 55(2): 76–89.
<https://doi.org/10.2478/abcsb-2013-0028>
- Di Fulvio T.E. 1983. Los “tipos” de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificación. — *Kurtziana*. 16(1–4): 7–31.
- Di Fulvio T.E. 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae y en la endospermogenesis nuclear. — *Anal. Acad. Nac. Cj. Exact.*, Buenos Aires. 37(1–4): 111–119.
- Di Fulvio T.E., Cocucci A.E. 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP. — *Kurtziana*. 18(1): 13–21.
- Doll N.M., Depege-Fargeix N., Rogowsky P.M., Widiez T. 2017. Signaling in early maize kernel development. — *Mol. Plant*. 10: 375–388.
- Foster A.S. 1949. Practical plant anatomy. New York. P. 1–155.
- Gajdaj E., Matichin A., Gajdaj D., Makarova M. 2018. *Caenorhabditis elegans* as a model object for biomedical studies. — *Laboratory Animals for Science*. 4: 1–24.
<https://doi.org/10.29296/2618723X-2018-04-02>

- Gilbert S.F. 2003. Developmental biology. Sunderland, Massachusetts. 850 p.
- Grossniklaus U. 2019. Plant development and evolution. Zurich. 642 p.
- Hanstein A. 1870. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dykotylen.— Bot. Abhandl. an Gebiet der Morph. und Physiol. 1(1): 1–112.
- Harnvanichvech Y., Gorelova V., Sprakel J., Weijers D. 2021. The *Arabidopsis* embryo as a quantifiable model for studying pattern formation.— Quant. Plant Biol. 2, e3: 1–13.
<https://doi.org/10.1017/qpb.2021.3>
- Hofmeister W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Eine Reihe microscopischer Untersuchungen. Leipzig. 89 S.
- Ji Min S., Ling Y., Masaru O.-T., Tomokazu K. 2020. Cellular dynamics of double fertilization and early embryogenesis in flowering plants.— Plant and Soil Sci. Faculty Publications. 155. 32 p.
https://uknowledge.uky.edu/pss_facpub/155
- Johansen D.A. 1950. Plant embryology. Waltham MA. 305 p.
- Johnson R.R. 2017. Embryogenesis.— In: Encyclopedia of applied plant sciences (second edition). 1: 490–496.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin etc. Vol. 1, 2. 1221 p.
- Jürgens G. 1995. Axis formation in plant embryogenesis: cues and clues.— Cell (Cambridge). 81: 467–470.
- Jürgens G., Mayer U. 1994. *Arabidopsis*.— In: Embryos. Colour atlas of development. London. P. 7–21.
- Kalinka A.T., Tomancak P. 2012. The evolution of early animal embryos: conservation or divergence? — Trends in Ecology and Evolution 20: 1–9.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.007>
- Kamelina O.P. 1997. Piperad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 508–510 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2006. Piperad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 332–333.
- Koval V.A. 2023. Reproductive biology of *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) in culture in greenhouses.— Avtoref. kand. diss. Moscow. 21 p. (In Russ.).
- Krogan N.T., Marcos D., Weiner A.I., Berleth T. 2016. The auxin response factor MONOPTEROS controls meristem function and organogenesis in both the shoot and root through the direct regulation of PIN genes.— New Phytol. 212(1): 42–50.
<https://doi.org/10.1111/nph.14107>
- Lau S., Slane D., Herud O., Kong J., Jürgens G. 2012. Early embryogenesis in flowering plants: setting up the basic body pattern.— Annu. Rev. Plant Biol. 63: 483–506.
- Laux T., Jürgens G. 1994. Establishing the body plan of the *Arabidopsis* embryo.— Acta Bot. Neerl. 43(3): 247–260.
- Lee Y.I., Yeung E.C. 2010. The osmotic property and fluorescent tracer movement of developing orchid embryos of *Phaius tankervilleae* (Aiton) Bl.— Sex. Plant Reprod. 23: 337–341.
<https://doi.org/10.1007/s00497-010-0143-y>
- Lee Y.-I., Yeung E.C., Lee N., Chung M.C. 2008. Embryology of *Phalaenopsis amabilis* var. *formosa*: embryo development.— Bot Stud. 49: 139–146.
- Liu C.M., Xu Z.H., Chua N.H. 1993. Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis.— Plant Cell. 5: 621–630.
- Locascio A., Roig-Villanova I., Bernardi J., Varotto S. 2014. Current perspectives on the hormonal control of seed development in *Arabidopsis* and maize: a focus on auxin.— In: Frontiers in Plant Science. 5(412): 1–22.
- Lyndon R.F. 1990. Plant development. London. 310 p.
- Mansfield S.G., Briarthy L.G. 1991. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo.— Canad. J. Bot. 69: 461–476.
- Mayer U., Torres Ruiz R.A., Berleth T. et al. 1991. Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo.— Nature. 353: 402–407.
- Mayer U., Buttner G., Jürgens G. 1993. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene.— Development. 117: 149–162.
- Meinke D.W. 1986. Embryo-lethal mutants and the study of plant embryo development.— Oxford Surv. Plant Mol. Biol. 3: 122–163.
- Meinke D.W. 1991a. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana*.— Dev. Gen. 12: 382–392.
- Meinke D.W. 1991b. Perspectives of genetic analysis of plant embryogenesis.— Plant Cell. 3(9): 857–866.
- Natesh S., Rau M.A. 1984. The embryo.— In: Embryology of angiosperms. Berlin. P. 377–443.
- Nawaschin S.G. 1898a. New observations of fertilization in *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*.— In: Dnevnik X s'ezda russkich estestvoispytatelei I vrachei [Diary of X congress of russian naturalists and doctors]. Kiev. 6: 16–21 (In Russ.).
- Nawaschin S. 1898b. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*.— Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. 9(4): 377–382.
- Padmanabhan D. 1996. Tracing the shoot apex in angiosperm embryos.— In: Advances in botany. New Delhi. P. 39–51.
- Periasamy K. 1977. A new approach to the classification of angiosperm embryos.— Proc. Indian Acad. Sci. 86(1): P. 1–12.

- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1976. Cytoembryology of the Angiosperms: principles and perspectives. Moscow. 507 p. (In Russ.).
- Pulak R. 2006. Techniques for analysis, sorting, and dispensing of *C. elegans* on the COPAS flow-sorting system.— *Methods Mol. Biol.* 351: 275–286.
- Raghavan V. 1997. Molecular embryology of flowering plants. Cambridge. 690 p.
<https://doi.org/10.1017/CBO978051157452>
- Rudall P.J. 2007. Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development. Cambridge. 145 p.
- Sankara Rao K. 1996. Embryogenesis in flowering plants: recent approaches and prospects.— *J. Biosci.* 21(6): 827–841.
- Savina G.I., Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1990. Orchidaceae family.— In: Comparative embryology of flowering plants. Butomaceae — Lemnaceae. Leningrad. P. 172–179 (In Russ.).
- Schmidt E.D.L., Jong A.J. de, Vries S.C. de. 1994. Signal molecules involved in plant embryogenesis.— *Plant Molec. Biol.* 26: 1305–1313.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 689 S.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 354 S.
- Schulz R., Jensen W.A. 1968. *Capsella* embryogenesis: the early embryo.— *J. Ultrastr. Res.* 22(5–6): 376–392.
- Shamrov I.I. 1996. Genealogical and dynamic approaches to embryo study.— Abstr. September, 12–14, Hamburg, Germaniy, Plant Embryogenesis Workshop. P. 26.
- Shamrov I.I. 1997a. Principles of classification of embryogenesis types.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 493–508 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997b. Embryogeny.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 297–307 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997c. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae).— *Bot. Zhurn.* 82 (6): 24–46 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2001. Ovule and seed morphogenesis in *Listera ovata* (Orchidaceae).— *Bot. Zhurn.* 86(1): 3–13 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2022a. Comparative embryology in plants and animals. St. Petersburg. 144 p.
- Shamrov I.I. 2022b. Endosperm development traits under a comparative analysis of endospermogenesis and embryogenesis in angiosperms.— *Bot. Zhurn.* 107(2): 3–27 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622020107>
- Shamrov I.I. 2022c. Endosperm development traits in a comparative analysis of endospermogenesis and embryogenesis in angiosperms.— *Doklady Biological Sciences.* 506(6): 239–255.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622050143/>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 1993. Peculiarities of reorganization of ovule into seed in *Luzula pedemontana* (Juncaceae).— *Bot. Zhurn.* 78(12): 24–44.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003a. Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development.— *Bot. Zhurn.* 88(12): 37–61 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003b. Critical stages of ovule and seed development.— *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 45(1): 167–172.
- Shamrov I.I., Batygina T.B. 1984. Embryo and endosperm development in representatives of Ceratophyllaceae family.— *Bot. Zhurn.* 69(10): 1328–1335 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Nikiticheva Z.I. 1992. Morphogenesis of ovule and seed in *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae): structural and histochemical investigation.— *Bot. Zhurn.* 77(4): 45–60 (In Russ.).
- Simpson M.G. 2010. Plant embryology.— In: Plant systematics. Amsterdam etc. P. 450–465.
- Singh H. 1978. Embryology of gymnosperms. Berlin — Stuttgart. 302 p.
- Souèges R. 1935. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. IV. La segmentation. Premier fascicule: I — Les fondaments. II — Les phenomenes internes.— *Act. Sci. Industr.* 266: 1–88.
- Souèges R. 1937. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. VII. Le lois du developpment.— *Act. Sci. Industr.* 521: 1–94.
- Souèges R. 1939. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. X. Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (Partie générale). Paris. 95 p.
- Srivastava L.M. 2003. Plant growth and development. Hormones and the environment.— *Ann. Bot.* 92(6): 846–846.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcg209>
- Suárez M.F., Bozhkov P.V. (ed.). 2008. Plant embryogenesis. Totowa, NJ 07512, USA. 184 p.
- Swamy B.G.L. 1949. Embryological studies in the Orchidaceae. II. Embryology.— *Amer. Midl. Nat.* 41: 202–232.
<https://doi.org/10.2307/2422026>
- Swamy B.G.L., Padmanabhan D. 1962. A reconnaissance of angiosperm embryogenesis.— *J. Indian Bot. Soc.* 41: 422–437.
- Teryokhin E.S. 1996. Seed and seed reproduction. St. Petersburg. 376 p. (In Russ.).
- Teryokhin E.S., Nikiticheva Z.I. 1981. Orobanchaceae family. Ontogenesis and phylogenesis. Leningrad. 228 p. (In Russ.).
- Titova G.E. 1997. Asterad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology

- and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 512–516 (In Russ.).
- Titova G.E. 2006. Asterad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 335–337.
- Tokin B.P. 1987. General embryology. Moscow. 480 p. (In Russ.).
- Trenin V.V. 1988. Introduction into cytoembryology of conifers. Petrozhavodsk. 152 p. (In Russ.).
- Vallade J. 1989. Embryogenesis and research of fundamental morphogenetic processes.— In: Some aspects and actual orientations in plant embryology. Amies. P. 171–187.
- Veyret Y. 1965. Embryogénie comparée et blastogénie chez les Orchidaceae-Monandreae.— O.R.S.T.O.M. Paris. 106 p.
- Veyret Y. 1974. Development of the embryo and the young seedling stages of orchids.— The Orchids Scientific Studies. New York etc. P. 223–265.
- Wardlaw C.W. 1955. Embryogenesis in plants. London. 391 p.
- Yakovlev M.S. 1958. Principles of distinguishing of main embryonal types and their significance for the phylogeny of angiosperms.— Problems of Botany. 3: 168–195 (In Russ.).
- Yakovlev M.S. 1981. The glossary of main terms.— In: Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae — Juglandaceae. Leningrad. P. 7–25 (In Russ.).
- Yamazaki T. 1982. Recognized types in early development of the embryo and the phylogenetic significance in the dicotyledons.— Acta Phytotax. Geobot. 33: 400–409.
- Yang C.-K., Lee Y.-I. 2014. The seed development of a mycoheterotrophic orchid, *Cyrtosia javanica* Blume.— Bot. Stud. 55, Article 44.
<https://doi.org/10.1186/s40529-014-0044-8>
- Yeung E.C., Meinke D.W. 1993. Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor.— Plant Cell. 5: 1371–1381.
<https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1371>
- Yudakova O.I., Shakina T.N., Kaybeleva E.I. 2018. Cytoembryological peculiarities of endosperm development in some apomictic *Poa* species (Poaceae).— Botanicheskii Zhurnal. 103(7): 908–918 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0006813618070049>
- Zhinkina N.A. 1997a. Solanad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 516–517 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1997b. Chenopodiad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 517–518 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1997c. Caryophyllad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 518–520 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 2006a. Solanad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 337–338.
- Zhinkina N.A. 2006b. Chenopodiad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 337–338.
- Zhinkina N.A. 2006c. Caryophyllad-type of embryogenesis.— In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield, NH, USA. Vol. 2. P. 339–341.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ АПИКАЛЬНОГО РОСТА У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

© 2025 г. М. А. Романова^{1, *}, В. В. Домашкина^{1, 2},
А. И. Максимова², О. В. Войцеховская²

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: m.romanova@spbu.ru

Поступила в редакцию 11.11.2024 г.

Получена после доработки 17.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

В контексте вопроса об эволюции апикального роста растений структура апикальных меристем гаметофитов и спорофитов сопоставлена с данными об их молекулярно-генетической регуляции. Наличие нескольких апикальных инициалей и вторичных плазмодесм в апикальных меристемах гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta и спорофитов Lycopodiales и Isoetales (Lycopodiopsida) позволяет предположить, что постцитокинетическое формирование плазмодесм и симплексная меристема возникли у общего предка всех высших растений. У гаметофитов Bryophyta и спорофитов Selaginellales и Polypodiopsida, вероятно, произошла реверсия к моноплексному водорослевому типу, связанная с утратой механизма формирования вторичных плазмодесм. Факторы транскрипции C1KNOX специфичны для спорофитов; предположительно, исходно они регулировали диффузную пролиферацию клеток, затем интеркалярную меристему, а смещение их экспрессии на апикальный полюс зародыша сыграло ключевую роль в возникновении апикальной меристемы. Исходной функцией белков WOX была регуляция органогенеза, а роль организующего центра апикальной меристемы возникла только в WUS/WOX5-кладе суперклады T3WOX. CLE/CLAVATA-модуль появился у общего предка высших растений и, регулируя плоскость делений апикальных инициалей, сыграл ключевую роль в преобразовании пластинчатых слоевищ в трехмерные побеги. Гомологи регуляторов органогенеза (ARP, C3HDZ, YABBY и KANADI) у несемennых растений не антагонистичны регуляторам апикальной меристемы, указывая, что программа возникновения листьев могла появиться в результате модификации программы дихотомии побегов. Предположительно, функциональная специфика рассмотренных регуляторов в разных таксонах растений обусловлена различиями в распределении и регуляторной роли ауксина.

Ключевые слова: апикальная меристема, гаметофит, спорофит, плазмодесмы, транскрипционные факторы

DOI: 10.31857/S0006813625010022, **EDN:** EMSVVB

Ключевая особенность развития растений — способность не просто увеличиваться в размерах, но и образовывать новые органы в течение всей жизни. Эта особенность называется открытым ростом и обеспечивается апикальными меристемами — популяциями делящихся клеток, расположенных на верхушках растущих частей растений. Вероятно, открытый рост был унаследован высшими растениями от их водорослевых предков, Charophyta

(рис. 1), поскольку на верхушках нитчатых талломов у представителей родов *Chara* или *Zygnema* или по всей окружности дисковидных талломов *Coleochaete* имеются апикальные инициали (АИ), деления которых обеспечивают рост их гаметофитов (Harrison, 2017a; Fouracre, Harrison, 2022; Nemec-Venza et al., 2022). В соответствии с современной точкой зрения (Harris et al., 2022) первыми наземными растениями являются мохообразные (Anthocerotophyta,

Marchantiophyta и Bryophyta), у которых, так же как и у Charophyta, в жизненном цикле доминирует гаметофит. На основании монофилии мохообразных (рис. 1; Wickett et al., 2014; Morris et al., 2018; Puttick et al., 2018; de Sousa et al., 2019), была выдвинута гипотеза о том, что открытый рост их гаметофитов возник на основе уже существовавших у водорослевых предков механизмов регуляции делений апикальных инициалей. Однако о том, как возник открытый рост спорофитов: в результате модификации меристем гаметофитов (Albert, 1999) или в результате *de novo* возникновения у них апикальных меристем (Kato, Akiyama, 2005; Tomescu et al., 2014), нет общепринятой точки зрения. Преимущественно гипотезы о гомологии/анalogии открытого роста спорофитов и гаметофитов высших растений основаны на сравнении регуляции у гаметофитов мохообразных и спорофитов цветковых, поскольку только для этих двух групп возможно применение методов “обратной генетики” и, соответственно, сравнительный анализ функций регуляторов меристем в этих группах. Однако сравнения функционирования апикальных меристем разных стадий жизненного цикла у двух столь филогенетически отдаленных групп недостаточно для аргументированного решения данного вопроса. Более того, существующие сравнительные обобщения и гипотезы касаются лишь отдельных аспектов гормональной или молекулярно-генетической регуляции (Yip et al., 2016; Harrison, 2017a; Szövényi et al., 2019; Fouracre, Harrison, 2022; Nemec-Venza et al., 2022).

В то же время накоплены обширные анатомические и физиологические данные о строении и функционировании апикальных меристем плауновидных (Lycopodiopsida), папоротниковидных (Polypodiopsida) и голосеменных растений (см. рис. 1; Wardlaw, 1963; Bierhorst, 1971; Gifford, Foster, 1989). Появляются также косвенные сведения об их функционировании, которые основаны на наличии/отсутствии у этих растений гомологов регуляторов апикальных меристем цветковых, реконструкции их филогении (Floyd et al., 2006, 2014; Finet et al., 2016; Vasco, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023), а также визуализации их экспрессии методом *in situ* РНК–РНК-гибридизации (Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005; Floyd, Bowman, 2006; Vasco et al.,

2016; Evkaikina et al., 2017; Zumajo-Cardona et al., 2019). Перспективность комплексного анализа анатомических, физиологических и молекулярно-генетических данных была продемонстрирована на примере цветковых, у которых он позволил уточнить организацию апикальной меристемы побега и объяснить, почему именно такая структура необходима для ее функционирования.

Поэтому мы поставили перед собой цель сопоставить имеющиеся анатомические данные о строении апикальных меристем гаметофитов и спорофитов представителей всех таксонов (кроме неимеющих меристем гаметофитов разнospоровых растений; см. рис. 1) с данными об их молекулярно-генетической регуляции в контексте вопроса о возникновении и эволюции открытого роста. Для того чтобы проследить вероятные эволюционные изменения в строении и функции меристем, начнем с анализа наиболее сложно устроенной и детально изученной апикальной меристемы побега цветковых. Будут упомянуты только те регуляторы, которые будут обсуждаться в эволюционном контексте. Подробно регуляция в апикальной меристеме побега цветковых рассмотрена в недавних обзорах (Shi, Vernoux 2019; Manuela, Xu, 2020; Kuznetsova et al., 2023).

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА ПОБЕГА ЦВЕТКОВЫХ: СТРУКТУРА И РЕГУЛЯЦИЯ

Апикальная меристема побега цветковых состоит из нескольких десятков клеток, которые различаются размерами, формой, ультраструктурными характеристиками, характером делений и подразделяется на несколько зон, каждая из которых имеет специфичную роль в морфогенезе. Взгляды на то, какие из характеристик клеток имеют первостепенное значение для функционирования меристемы, различаются.

Некоторые авторы придают ключевую роль цитологическим различиям и подразделяют апикальную меристему на центральную зону (ЦЗ), состоящую из более крупных, вакуолизированных и реже делящихся клеток, и периферическую зону (ПЗ), сложенную более мелкими, менее вакуолизированными и чаще делящимися клетками (рис. 2А; Gifford, Foster, 1989;

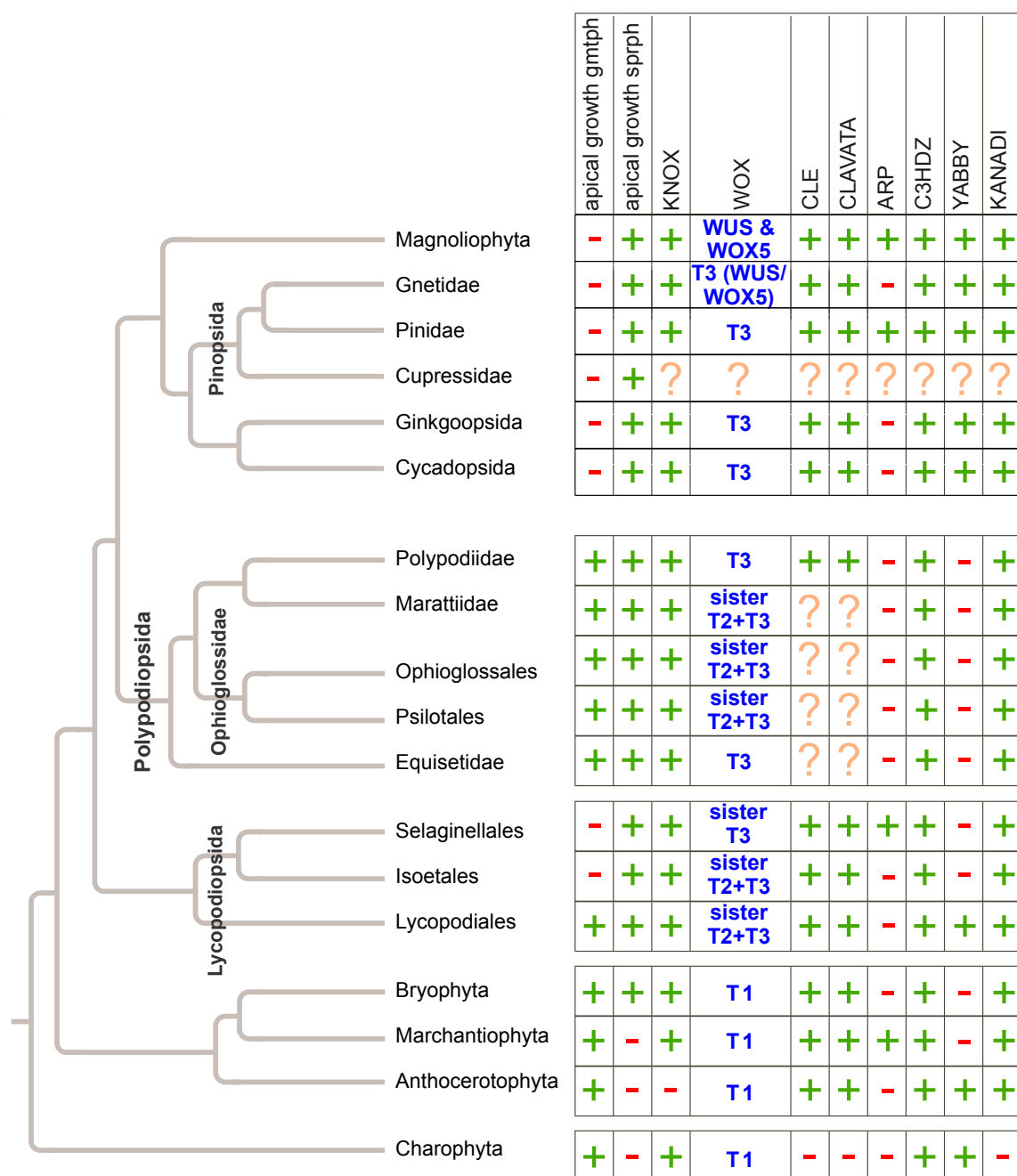


Рис. 1. Филогения высших растений и их структурные и регуляторные особенности.

Положение таксонов на филогении основано: на Charophyta — Harrison and Morris (2018); мохообразные — Harris et al. (2022); папоротниковидные — PPG I (2016); голосеменные — Yang et al. (2022). Условные обозначения: “+” — наличие, “-” — отсутствие, “?” — отсутствие данных, gamtph — гаметофит, sprph — спорофит. Для генов, кодирующих ТФ WOX, указана принадлежность к суперкладам или кладам, которые наиболее близки к “организатору” апикальной меристемы цветковых WUS. В каждом таксоне кроме мохообразных есть и представители более отдаленных от WUS суперклад.

Fig. 1. Phylogenetic tree for higher plants and their structural and regulatory innovations. Placement of taxa is based on: Charophyta — Harrison, Morris (2018); bryophytes — Harris et al. (2022); pteridophytes — PPG I (2016); gymnosperms — Yang et al. (2022). Legend: “+” — presence, “-” — absence, “?” — no data, gamtph — gametophyte, sprph — sporophyte. For genes encoding WOX TFs, the affiliation to superclades or clades that are closest to the “organizer” of the apical meristem of flowering plants WUS is indicated. In each taxon, except for bryophytes, there are also representatives of the superclades more distant from WUS.

Steeves, Sussex, 1989). Картирование экспрессии ключевых регуляторов подтвердило ее подразделение на эти зоны, а также выявило неоднородность в пределах ЦЗ. Клетки двух—трех наружных слоев ЦЗ маркируются экспрессией гена *CLAVATA3*, кодирующего малый сигнальный белок, а подлежащие им клетки ЦЗ — экспрессией гена *WUSCHEL* (*WUS*), кодирующего гомеодомен-содержащий транскрипционный фактор (ТФ). Оба эти регулятора перемещаются между клетками ЦЗ: *CLAVATA3* базипетально по апопласту (Miwa et al., 2009), а *WUS* — акропетально по симпласту (Yadav et al., 2011; Daum et al., 2014) и регулируют экспрессию друг друга. *CLAVATA3* совместно с рецепторами *CLAVATA1/CLAVATA2* ограничивает экспрессию *WUS* небольшой группой подповерхностных клеток, которые называются “организующим центром” (см. рис. 2А). *WUS*, напротив, поддерживает транскрипцию *CLAVATA3* в клетках, которые считаются апикальными инициалами (АИ). Взаимодействие *CLAVATA* и *WUS* обеспечивает постоянство объема ЦЗ, которое является необходимым условием функционирования апикальной меристемы (Brand et al., 2000; Schoof et al., 2000; Nimchuk et al., 2011). Выявлено, что более активные деления клеток ПЗ регулируются близким *CLAVATA3* сигнальным белком *CLE40* и его рецептором *BAM* (близким гомологом *CLAVATA1*) (Hirakawa, 2022). Ключевыми регуляторами поддержания клеток как ЦЗ, так и ПЗ в недифференцированном состоянии являются гомеодомен-содержащие ТФ *KNOX I* класса (*CIKNOX*) (Jackson et al., 1994; Maksimova et al., 2021).

Другие авторы считают, что важной особенностью апикальной меристемы побега цветковых является присутствие туники — одного или нескольких слоев клеток, которые делятся исключительно антиклинально (Schmidt, 1924, цит. по: Esau, 1969¹) и обеспечивают рост поверхности апекса побега при увеличении его объема в результате разнонаправленных делений подлежащих клеток, называемых корпусом. Поскольку каждый из слоев туники и корпус имеют свои инициалы, меристема цветковых часто называется дуплексной (Newman, 1965).

Оказалось, что туника — не только структурная, но и регуляторная особенность апикальной меристемы цветковых: на антиклинальных стенках клеток ее наружного слоя локализованы белки-переносчики ауксина *PIN1*, т. е. через этот слой осуществляется его полярный транспорт (см. рис. 2; Reinhardt et al., 2003). К этому же слою туники приурочена экспрессия одного из генов биосинтеза цитокинина *LOG4* (Chickarmane et al., 2012). Таким образом, наружный слой туники играет важную роль в регуляции концентрации этих фитогормонов в апикальной меристеме. В свою очередь, от их концентрации зависит экспрессия ключевых регуляторов апикальной меристемы *CIKNOX* и *WUS*: она стимулируется цитокинином и подавляется ауксином (Kuznetsova et al., 2023). ТФ *CIKNOX* и *WUS* регулируют уровень этих фитогормонов по механизму петли с положительной обратной связью (Jasinski et al., 2005; Zhang et al., 2017; Snipes et al., 2018; Swentowsky, 2024).

В рамках еще одного подхода выделение зон в апикальной меристеме основано на их функции в морфогенезе побега. Редко делящиеся клетки ЦЗ называют меристемой ожидания, поскольку они “ожидают” сигнала для перехода к активным делениям при наступлении генеративного периода онтогенеза, а окружающие их активно делящиеся клетки — инициальным кольцом, поскольку они способны “переключить” программу меристематичности на программу органогенеза (Buvat, 1952, цит. по: Tooke, Battey, 2003). Установлено, что ключевой регулятор переключения этих программ — повышение концентрации ауксина в группе клеток инициального кольца. В клетках ПЗ, в которых возрастает концентрация ауксина, подавляется экспрессия *CIKNOX* (см. рис. 2А; Jackson et al., 1994; Long et al., 1996; Reinhardt et al., 2003; Tsuda et al., 2011) и запускается экспрессия антагонистичных ему генов, регулирующих развитие листьев (см. рис. 2): *ARP* (Waites et al., 1998; Timmermans et al., 1999; Tsiantis et al., 1999; Byrne et al., 2000; Guo et al., 2008), *YABBY* (Bowman, Smyth, 1999; Sawa et al., 1999; Siegfried et al., 1999) и *KANADI* (Eshed et al., 2004). Экспрессия этих генов в других клетках апикальной меристемы заблокирована ТФ *WUS*, но при повышении концентрации ауксина экспрессия последнего прекращается, снимая блокировку (Yadav et al., 2011). ТФ *HD-ZIP III* класса (*C3HDZ*) также

¹ [Esau] Эсау К. 1969. Анатомия растений / пер. с англ. А. Е. Васильева и др.; под ред. и с предисл. Л. В. Кудряшова. М. 564 с.

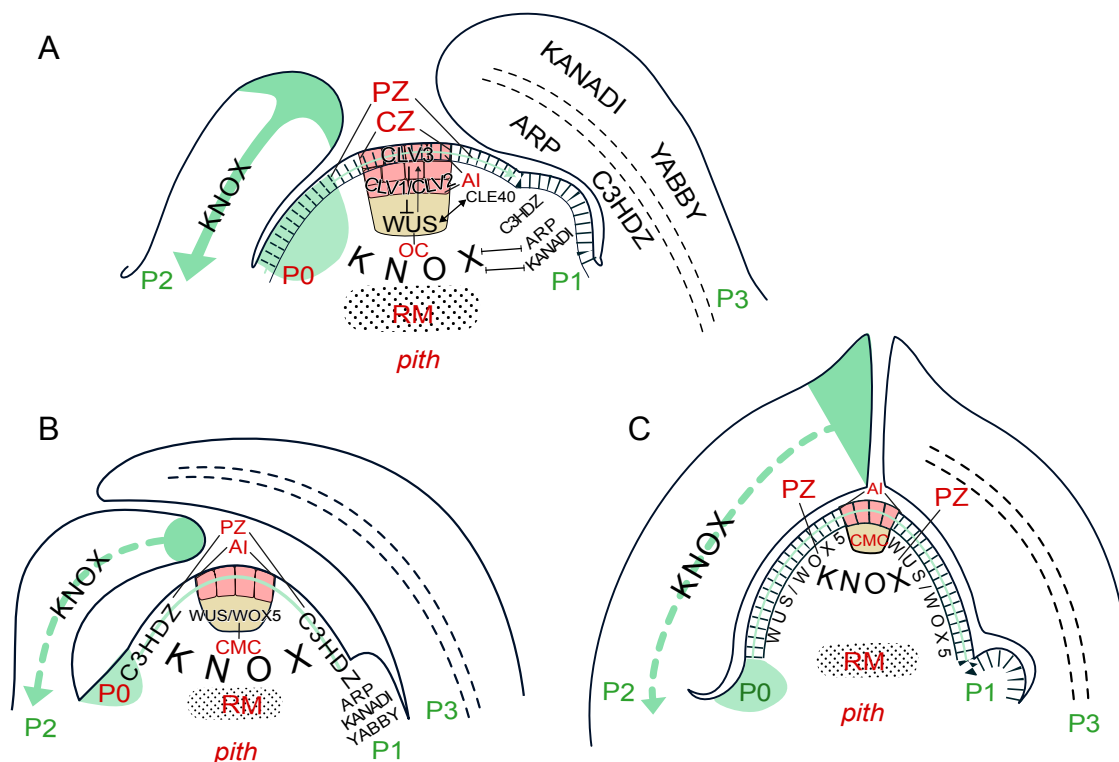


Рис. 2. Структура и регуляция в апикальной меристеме семенных растений.

Схемы продольных срезов апикальной меристемы спорофитов Magnoliidae (A); Gnetidae (B), Pinidae (C). Выделение зон основано на следующих публикациях: Эсау (1969), Steeves, Sussex (1989), Gifford, Foster (1989), Tsukaya (2021). Картирование экспрессии генов и распределения ауксина основано на следующих публикациях: цветковые — Nakata et al. (2012), Nardmann, Werr (2013), Shi, Vernoux (2019); голосеменные — Nardmann et al. (2009), Nardmann and Werr (2013), Finet et al. (2016), Wan et al. (2018), Bueno et al. (2021).

AI / AIs — апикальная инициаль или инициали; OC — организующий центр; CMC — зона центральных материнских клеток; CZ — центральная зона; PZ — периферическая зона; P0—P3, последовательные стадии развития листовых примордиев и листьев; RM — стержневая меристема; *pith* — сердцевина. Предполагаемые взаимодействия между регуляторами апикальной меристемы: стрелки указывают на положительную регуляцию, а отрезки — на отрицательную. Апикальная инициаль или инициали апикальной меристемы и листьев обозначены разными оттенками розового, организующий центр и зона центральных материнских клеток — светло-коричневым, наружный слой туники — прямоугольниками, клетки стержневой меристемы — точками, обозначены места синтеза и базипетального транспорта ауксина — зеленым. Сплошные стрелки означают, что сведения о месте синтеза и транспортных путях ауксина основаны на их визуализации, а пунктирные линии — то, что они основаны на косвенных данных. Остальные обозначения как на рис. 1.

Fig. 2. Structure and regulation in the apical meristem of seed plants.

Schematics of longitudinal sections of the apical meristem of sporophytes of Magnoliidae (A); Gnetidae (B), Pinidae (C). The allocation of zones is based on: Esau (1969), Steeves, Sussex (1989), Gifford, Foster (1989), Tsukaya (2021). Mapping of gene expression and auxin distribution is based on: angiosperms — Nakata et al. (2012), Nardmann, Werr (2013), Shi, Vernoux (2019); gymnosperms — Nardmann et al. (2009), Nardmann, Werr (2013), Finet et al. (2016), Wan et al. (2018), Bueno et al. (2021).

AI / AIs — apical initial or initials; OC — organizing center; CMC — central mother cell zone; CZ — central zone; PZ — peripheral zone; P0—P3 — successive stages of development of leaf primordia and leaves; RM — rib meristem. Putative interactions between apical meristem regulators: arrows indicate positive regulation, bars indicate negative regulation. The apical initial or initials of the apical meristem and leaves are shown in different shades of pink, the organizing center and the central mother cell zone are in light brown, the outer tunica layer is shown as rectangles, the cells of the rib meristem are shown as dots, and the sites of auxin synthesis and basipetal transport are shown in green. Solid arrows indicate that information about the synthesis site and transport pathways of auxin is based on their visualization, and dotted lines indicate that they are based on indirect data. For the other captions and symbols see Fig. 1.

экспрессируются в клетках с высокой концентрацией ауксина, но сочетают регуляцию органогенеза с регуляцией апикальной меристемы, поэтому маркируют как образующиеся листья, так и поверхностный слой туники (McConnell et al., 2001; Emery et al., 2003; Hay et al., 2004).

Еще одна особенность апикальной меристемы побега цветковых — обособленность каждого из слоев туники от соседнего, а также от корпуса (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014). Контакты между этими слоями происходят благодаря формированию между ними пост-цитокинетических (или вторичных) плазмодесм (Ding et al., 1992; Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007). Тот факт, что ключевые регуляторы апикальной меристемы побега — ТФ *CLINOX* и *WUS* — перемещаются между ее слоями, т. е. именно через вторичные плазмодесмы (Kim et al., 2003; Heinlein, Epel, 2004; Evkaikina et al., 2014), позволяет предположить, что такие плазмодесмы являются не только структурной, но и функциональной особенностью апикальной меристемы цветковых.

Хотя зональность апикальной меристемы корня отличается от таковой у побега и представлена “гистогенами” — инициалами разных гистологических зон (Hanstein, 1869, цит по: Эсау, 1969), регуляция обеих меристем имеет ряд сходных черт. Так, выявлено, что покоящийся центр аналогичен организующему центру апикальной меристемы побега, поскольку необходим для функционирования инициалей (Sarkar et al., 2007). Его клетки экспрессируют *WOX5* — гомолог “организатора” апикальной меристемы побега *WUS*, а ограничение домена его экспрессии клетками покоящегося центра регулируется малым сигнальным белком *CLE40* опосредованно рецептором *CLAVATA1* (Pi et al., 2015; Schlegel et al., 2021). Однако сходный для меристем побега и корня регуляторный модуль *WOX/CLE/CLAVATA* характеризуется разной зависимостью от концентрации ауксина. Апикальная меристема побега нормально функционирует при низкой концентрации ауксина, а для меристемы корня, в частности для экспрессии *WOX5*, необходима его высокая концентрация (Ding, Friml, 2010; Richards et al., 2015).

Таким образом, молекулярно-генетические данные подтвердили подразделение апикальной меристемы побега цветковых растений на ЦЗ и ПЗ и установили молекулярно-генетические различия, определяющие разный пролиферативный потенциал их клеток; выявили подразделение структурно однородной ЦЗ на АИ и организующий центр; продемонстрировали, что туника является путем полярного транспорта ауксина и играет важную роль в регуляции меристемы и органогенеза; указали на возможную специфику транспорта регуляторных белков через вторичные плазмодесмы. Охарактеризованы взаимное влияние фитогормонов и ТФ в регуляции переключения между программами недифференцированного состояния клеток и органогенеза. Выявлены сходство в регуляции апикальных меристем побега и корня модулем *WOX/CLE/CLAVATA*, а также различия в распределении и роли ауксина в этих меристемах (Ding, Friml, 2010; Coudert et al., 2019).

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА ПОБЕГА ГОЛОСЕМЕННЫХ

Структура

Апикальная меристема побега голосеменных также многоклеточна. В зависимости от особенностей деления клеток поверхностного слоя ее можно подразделить на два типа: с наличием однослойной туники из антиклинально делящихся клеток (дуплексный) у гнетовых (Gnetidae) и без нее (симплексный тип) у остальных голосеменных (Cycadopsida, Ginkgoopsida, Pinidae, Cupressidae) (см. рис. 1; рис. 2В, С; Newman, 1965; Gifford, Foster, 1989). Как в меристемах с туникой, так и в меристемах без нее несколько клеток в центре поверхностного слоя, которые считаются АИ, отличаются от остальных большим размером, более длинными антиклинальными стенками и наибольшей вакуолизацией (Foster, 1938; Gifford, Foster, 1989). Как симплексную, так и дуплексную меристему можно подразделить на ЦЗ и ПЗ, различающиеся, как и у цветковых, по размеру клеток и вакуолизации (Foster, 1938, 1939, 1943; Gifford, Foster, 1989). В отличие от ЦЗ последних, которая неоднородна транскрипционно, но однородна структурно, ЦЗ голосеменных структурно гетерогенна (см. рис. 2В, С). В симплексной

апикальной меристеме ЦЗ подразделяются на АИ и их внутренние изодиаметрические производные, которые составляют зону центральных материнских клеток (Gifford, Foster, 1989). Эти зоны выделяются и в дуплексной меристеме Gnetidae, хотя у них клетки последней зоны не являются производными АИ (Gifford, Foster, 1989). Местоположение зоны центральных материнских клеток совпадает с таковым организующего центра в апикальной меристеме цветковых. Анти- и периклинальные деления АИ и центральных материнских клеток сопровождаются постепенным уменьшением размеров и вакуолизации их производных, поэтому вокруг и снизу от ЦЗ располагаются более мелкие и активно делящиеся клетки ПЗ и три последовательных мерофита стержневой зоны соответственно (Foster, 1938, 1939). Клетки последней постепенно дифференцируются в сердцевину, а их деления участвуют в удлинении побега (см. рис. 2В, С). Между клетками как симплексных (у видов родов *Ginkgo*, *Cycas* и *Pinus*), так и дуплексных (у *Gnetum gnemon* и видов *Ephedra*) апикальных меристем присутствуют и первичные, и вторичные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007). Таким образом, вторичные плазмодесмы формируются в обоих типах апикальных меристем голосеменных.

Регуляция

Поскольку для голосеменных пока не разработаны методы “обратной генетики”, все гипотезы о предполагаемой регуляции их апикальных меристем основаны на наличии или отсутствии у них гомологов ее регуляторов с известной для цветковых функцией и визуализации их экспрессии. По этой причине филогения выявленных гомологов будет рассмотрена подробнее, чем у цветковых.

У многих голосеменных выявлены гомологи генов *CIKNOX* (см. рис. 1; Bueno et al., 2020; Romanova et al., 2023²). Сходно с цветковыми, экспрессия *CIKNOX* маркирует как ЦЗ, так и ПЗ в симплексной (см. рис. 2В; Sundås-Larsson et al., 1998; Bharathan et al., 2002; Hjortswang et al., 2002;

Larsson et al., 2012; Bueno et al., 2020) и дуплексной (см. рис. 2С; Pham, Sinha, 2003) апикальных меристемах. Эти факты свидетельствуют о том, что роль ТФ *CIKNOX* в поддержании недифференцированного состояния клеток меристемы вероятно сходна у голосеменных и цветковых. Отличительная особенность голосеменных в том, что гомологи *CIKNOX* экспрессируются в апикальной меристеме не только побега, но и корня, тогда как у цветковых их экспрессия не характерна для последней из-за высокой концентрации в ней ауксина (Hjortswang et al., 2002; Larsson et al., 2012). Противоречивы сведения об экспрессии *CIKNOX* во время инициации листьев хвойных: она, как и у цветковых, прекращается в клетках будущих листовых примордиев у *Picea abies* (Larsson et al., 2012), но продолжается у *Pinus pinaster* и *Picea glauca* (Bueno et al., 2020).

Филогения белков *WOX* (WUSHEL-like homeobox) указывает, что у общего предка голосеменных и цветковых произошла дупликация одного из белков *WUS/WOX* суперклады (также называемой ТЗ суперкладой), которая привела к появлению клады *WUS/WOX5*, куда относятся регуляторы апикальных меристем побега и корня цветковых (Wu et al., 2019). У саговниковых (Romanova et al., 2023), гинкговых (Nardmann, Werr, 2013) гнетовых (Nardmann et al., 2009; Nardmann, Werr, 2013; Bueno et al., 2021) и ряда хвойных (Alvarez et al., 2018; Bueno et al., 2021) имеется по одному или два гомолога из клады *WUS/WOX5*. У *Gnetum gnemon*, *Ginkgo biloba* и ряда хвойных в кладе *WUS/WOX5* есть дополнительные гены (*WOXX* и *WOXY*), которые впоследствии были утрачены у цветковых (Nardmann, Werr, 2013; Wan et al., 2018). Все гомологи из клады *WUS/WOX5* экспрессируются у голосеменных в апикальных меристемах как побега, так и корня, т. е., несмотря на появление белков *WUS* и *WOX5* у голосеменных, их функциональная специализация на регуляторы меристем побега и корня, вероятно, возникла только у цветковых (Hedman et al., 2013). Гомолог *WUS/WOX5* экспрессируется в ПЗ дуплексной апикальной меристемы *Gnetum gnemon* (см. рис. 2В), а не в зоне центральных материнских клеток, которая позиционно соответствует организующему центру цветковых, экспрессирующему *WUS* (Nardmann et al., 2009). Таким образом, несмотря на подразделение ЦЗ апикальной

² [Romanova et al.] Романова М. А., Домашкина В. В., Бортникова Н. А. 2023. Структурные и регуляторные аспекты морфогенеза *Equisetum sylvaticum* и *Equisetum fluviatile* в связи с гомологией листьев хвощовых и других папоротниковидных. — Бот. журн. 108(9): 785–820. <https://doi.org/10.31857/S0006813623090065>

меристемы Gnetidae на АИ и зону центральных материнских клеток, последняя, вероятно, не приобрела функцию организующего центра (Hirakawa, 2022), т. е. отличается от таковой у цветковых (Nardmann et al., 2009). В то же время экспрессия гомологов *WUS/WOX5* в зоне центральных материнских клеток симплексно-апикальной меристемы хвойных (рис. 3А) (Hedman et al., 2013; Nardmann, Werr, 2013; Alvarez et al., 2018) позволяет предположить ее функциональное сходство с организующим центром цветковых (Bueno et al., 2021).

У видов рода *Picea* и у *Ginkgo biloba* обнаружены гомологи малых сигнальных белков CLAVATA3 и их рецепторов CLAVATA1, которые у цветковых совместно с WUS регулируют размер апикальной меристемы (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024); однако данные об их экспрессии и/или функции пока отсутствуют.

Гомологи трех из четырех ключевых регуляторов развития листьев (C3HDZ, KANADI и YABBY) имеются как у Gnetidae с дуплексной апикальной меристемой, так и у Ginkgoopsida, Cycadopsida и Pinidae с симплексной апикальной меристемой (см. рис. 1; Floyd et al., 2006; Prigge, Clark, 2006; Finet et al., 2016; Du et al., 2020; Romanova et al., 2023). Единственный гомолог четвертого “листового регулятора”, ARP (см. рис. 1) обнаружен только у двух видов хвойных (*Abies holophylla* и *Picea smithiana*; Du et al., 2020). Экспрессия гомологов C3HDZ у хвойных, в отличие от цветковых, маркирует не только зачатки листьев, но все клетки ПЗ (см. рис. 2В) (Floyd et al., 2006; Du et al., 2020). Однако экспрессия гомологов остальных “листовых регуляторов”: YABBY (см. рис. 2В; Finet et al., 2016), KANADI (см. рис. 2В; Zumajo-Cardona et al., 2021) и ARP (см. рис. 2В; Du et al., 2020) сходна с таковой у цветковых: исключена из апикальной меристемы и маркирует клетки будущих листовых зачатков и развивающихся листьев. Это позволяет предположить, что эти регуляторы выполняют схожие функции у всех семенных растений.

Из-за методологических ограничений роль ауксина в функционировании апикальной меристемы голосеменных можно оценить лишь косвенно. Экспрессия генов, кодирующих его белки-переносчики PIN в наружном

слое апикальной меристемы побега и прокамбии (см. рис. 2В) *Picea abies* сходна с таковой у цветковых (Palovaara et al., 2010), а нарушение полярного транспорта этого фитогормона приводит к сходным нарушениям полярности зародыша у модельных представителей обеих групп (Larsson et al., 2007). Эти факты указывают на сходную роль ауксина в регуляции всех семенных растений. С другой стороны, экспрессия у голосеменных гомологов *CLINOX* (Hjortswang et al., 2002; Larsson et al., 2012) и *WUS/WOX5* (Alvarez et al., 2018; Bueno et al., 2021) в апикальных меристемах как побега, так и корня может свидетельствовать о сходном гормональном фоне в обеих меристемах, в отличие от такового у цветковых.

Таким образом, в апикальной меристеме побега голосеменных как симплексного, так и дуплексного типов можно выделить ПЗ и ЦЗ; последняя подразделяется на АИ и подлежащие им центральные материнские клетки. Для обоих структурных типов характерно наличие вторичных плазмодесм. Полярный транспорт ауксина приурочен к наружному слою клеток Pinidae, несмотря на отсутствие у них туники. Эти факты указывают, что два структурных типа апикальной меристемы голосеменных близки функционально; вероятнее всего туника у Gnetidae, одного из подклассов голосеменных, возникла независимо от туники цветковых, а ее наличие/отсутствие является у голосеменных таксономическим признаком. Единственным различием двух структурных типов апикальных меристем голосеменных является экспрессия гомологов *WUS/WOX5*: в ПЗ дуплексной меристемы и зоне центральных материнских клеток симплексной меристемы. Специфическая особенность голосеменных — вероятное регуляторное сходство апикальных меристем их побега и корня.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ

Апикальная меристема спорофитов

Структура

Структурная особенность апикальной меристемы Polypodiopsida (см. рис. 1), называемой моноплексной (Newman, 1965) — наличие одной тетраэдрической АИ в поверхностном слое.

Несмотря на существенные морфологические различия Equisetidae, Ophioglossidae (Psilotales и Ophioglossales) и Polypodiidae, их апикальные меристемы устроены сходно. АИ делится косоантимально и образует призматические производные, называемые мерофитами (Bierhorst, 1971). В каждом из них происходят неравные периклиальные деления с образованием призматических внешних производных (совокупность которых называется зоной поверхностных инициалей, ПИ) и изодиаметрических внутренних (называющихся подповерхностными инициалами, ППИ) (см. рис. 3А, В) (Stevenson, 1976; Romanova, Borisovskaya, 2004³; Romanova et al., 2022⁴, 2023). АИ и ближайшие к ней ПИ и ППИ у Psilotales и Polypodiidae отличаются от клеток ЦЗ семенных растений более высокой вакуолизацией, которая заметно снижается по мере смещения этих клеток к периферии апекса (Naumenko, Romanova, 2008⁵; Romanova et al., 2022, 2023). Особенностью Polypodiidae является “укорочение” ПИ с каждым периклиальным делением (Romanova et al., 2010⁶, 2022). В результате вокруг ПИ и под ППИ располагаются относительно мелкие слабо вакуолизованные клетки, сходные с периферической зоной и стержневой зоной (соответственно) семенных растений, называемые чашевидной зоной за ее форму (см. рис. 3А; Stevenson, 1976). У Equisetidae ПИ не претерпевают “укорачивающих” периклиальных делений, поскольку каждые три последовательных мерофита образуют мутовку листьев вблизи АИ (Golub, Wetmore, 1948a, b; Tomescu et al., 2017; Romanova et al., 2023), а у Psilotales отсутствие таких делений связано

с вакуолизацией производных АИ и потерей ими меристематических свойств (Naumenko, Romanova, 2008). Поскольку каждый образующийся мерофит смещает предыдущие к периферии апекса, клетки в составе каждой из зон постоянно сменяют друг друга.

В стенках АИ и ее ближайших производных у всех папоротниковидных присутствуют многочисленные неразветвленные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Naumenko, Romanova, 2008; Evkaikina et al., 2014; Romanova et al., 2022, 2023). По мере смещения клеток к периферии плотность плазмодесм снижается, что вероятно отражает растяжение стенок бывших мерофитов и указывает на то, что постцитокинетически плазмодесмы не формируются (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Naumenko, Romanova, 2008; Evkaikina et al., 2014; Romanova et al., 2022, 2023).

Таким образом, апикальная меристема Polypodiopsida многоклеточна и имеет зональное строение. АИ и ее ближайшие производные напоминают ЦЗ в меристеме семенных растений. Как и у голосеменных, ЦЗ папоротниковидных неоднородна: подразделена на ПИ и ППИ. Несмотря на сходство клеток чашевидной зоны Polypodiidae с таковыми ПЗ семенных растений, в ней образуются листья (Romanova, Borisovskaya, 2004; Romanova et al., 2010). Исключительную роль в их образовании у всех папоротниковидных играют ПИ, в результате косоантимальных делений которых в поверхностном слое возникают линзовидные АИ листьев (см. рис. 3А, В; Bierhorst, 1971; Hou, Hill, 2002; Romanova, Jernstedt, 2005; Vasco et al., 2013). Для ряда Polypodiidae (Romanova, Borisovskaya, 2004; Harrison et al., 2005; Romanova et al., 2010; Gola, 2014) и *Psilotum nudum* (Naumenko, Romanova, 2008) характерно дихотомическое ветвление, при котором из ПИ возникают новые тетраэдрические АИ. В апикальной меристеме Polypodiidae, кроме листьев и ветвей, образуются корни. Апикальные инициалы корней возникают из клеток чашевидной зоны, которая, таким образом, тоже органогенна (Hou, Hill, 2002; Romanova, Borisovskaya, 2004).

Регуляция

Гипотезы о регуляции апикальной меристемы папоротниковидных, как и для голосеменных, основаны на биоинформатических данных и результатах визуализации экспрессии

³ [Romanova, Borisovskaya] Романова М.А., Борисовская Г.М. 2004. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход. — Бот. журн. 89(5): 705–717.

⁴ [Romanova et al.] Романова М.А., Яковлева О.В., Максимова (Евкайкина) А.И., Иванова А.Н., Домашкина В.В. 2022. Строение апикальных меристем побегов и особенности ультраструктуры их клеток у плауновидных и папоротниковидных. — Бот. журн. 107(9): 885–905. <https://doi.org/10.31857/S0006813622090095>

⁵ [Naumenko, Romanova] Науменко А.Н., Романова М.А. 2008. Апикальный морфогенез *Psilotum nudum* (Psilotaceae) и *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). — Вестник СПбГУ. 3(2): 15–27.

⁶ [Romanova et al.] Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. 2010. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеманных растений. — Вестник СПбГУ. 3(3): 29–41.

гомологов меристемспецифичных и “листовых” генов, а также пионерного применения методов “обратной генетики” для *Ceratopteris richardii* (Youngstrom et al., 2019).

Гомологи генов *ClKNOX* — маркеров недифференцированных клеток, выявлены у всех Polypodiopsida (см. рис. 1; Bharathan et al., 2002; Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005; Ambrose, Vasco, 2016; Vasco, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023); их экспрессия изучена только у Polypodiidae. У *C. richardii* и *Elaphoglossum lloense* гомологи *ClKNOX* экспрессируются только в чашевидной зоне (Sano et al., 2005; Ambrose, Vasco, 2016), а у *E. peltatum* (Vasco, Ambrose, 2020), *Osmunda regalis* и *Anogramma chaeophylla* — во всех клетках апикальной меристемы (Bharathan et al., 2002; Harrison et al., 2005). Эти данные (см. рис. 3А) подтверждают многоклеточность моноплексной меристемы папоротниковидных, а также указывают на вероятное сходство функции ТФ *ClKNOX* с таковой у цветковых.

У всех Polypodiopsida есть гомологи ТФ *WOX* из клады T2 + T3*WOX*, сестринской по отношению к суперкладам T3 (или *WUS/WOX*) и T2 (которая есть только у семенных растений) (Nardmann, Werr, 2013; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). У Polypodiidae и Equisetidae дополнительно есть гомологи из суперклады *WUS/WOX* (включающей кладу *WUS/WOX5* регуляторов апикальных меристем семенных растений) (см. рис. 1; Nardmann, Werr, 2013; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). Однако, несмотря на филогенетическую близость к регуляторам апикальных меристем, гомолог *WUS/WOX* у *C. richardii* экспрессируется не в апикальной меристеме побега, а в апикальных инициалах корней, где он ко-экспрессируется с *ClKNOX* (см. рис. 3А; Nardmann, Werr, 2012; Youngstrom et al., 2019). В то же время гомолог *WOX* из сестринской по отношению к *WUS/WOX* клады экспрессируется в апикальной меристеме *C. richardii* (Wu et al., 2019), а снижение уровня его экспрессии приводит к образованию спорофитов с меньшим количеством листьев, т. е. подавляет органогенез в апикальной меристеме (Youngstrom et al., 2019; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). На основании этих данных можно предположить, что гены *WUS/WOX* (или T3) суперклады у Polypodiidae приобрели функцию регуляции (совместно с *ClKNOX*) некоторых

типов меристематических клеток, но не апикальной меристемы побега (Nardmann, Werr, 2012), тогда как контроль последней осуществлялся ТФ из сестринской клады.

Гомологи малых сигнальных белков CLE, которые совместно с ТФ *WUS* поддерживают постоянный объем апикальной меристемы побега цветковых и их рецепторов *CLAVATA*, обнаружены у *Diplazium wichurae* (Whitewoods et al., 2018) и *Salvinia cucullata* (Hirakawa, 2022) (см. рис. 1), но в отсутствие сведений об их экспрессии судить об их функции невозможно.

У папоротниковидных имеются, по мнению разных авторов, два или три из четырех известных для цветковых регуляторов развития листьев (см. рис. 1). Гомологи “фактора адаксиальности” *C3HDZ* и “фактора абаксиальности” *KANADI* присутствуют у всех Polypodiopsida (Aso et al., 1999; Floyd et al., 2006; Frank et al., 2015; Plackett et al., 2015; Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019; Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023). Данные о наличии “фактора адаксиальности” *ARP* противоречивы. Белок *ARP* был обнаружен у папоротника *Osmunda regalis* с использованием антител, полученных против этого белка кукурузы (Harrison et al., 2005), однако его гомологи отсутствуют в геномах *Azolla filiculoides*, *Salvinia cucullata*, *Ceratopteris richardii* и *Equisetum diffusum* (Hernández-Hernández et al., 2021; Romanova et al., 2023). Гомологи другого “фактора абаксиальности” — *YABBY* отсутствуют у всех Polypodiopsida (см. рис. 1; Floyd, Bowman, 2007; Romanova et al., 2021, 2023). Гомологи *C3HDZ* транскрибируются и в апикальной меристеме, и в зачатках листьев ряда Polypodiidae (см. рис. 3А; Vasco et al., 2016) и Equisetidae (см. рис. 3В; Frank et al., 2015), что сходно с их экспрессией у семенных растений. Исключениями являются *O. regalis* с экспрессией *C3HDZ* только в листьях и *P. nudum* с экспрессией только в спорангиях (Vasco et al., 2016). Однако локализация белка *ARP* не только в зачатках листьев, но и в апикальной меристеме *O. regalis* (Harrison et al., 2005) отлична от таковой цветковых, у которых данные ТФ антагонистичны *ClKNOX*, и поэтому никогда не ко-экспрессируются с последним в апикальной меристеме. Экспрессия гомологов *KANADI* у Equisetidae (Zumajo-Cardona et al., 2019) также маркирует и листья, и апикальную меристему,

т. е. отличается от цветковых, у которых они экспрессируются только в листовых зачатках. Обобщение фрагментарных данных об экспрессии “листовых регуляторов” указывает, что их функция у Polypodiopsida по крайней мере частично отличается от таковой у цветковых — ни один из “листовых регуляторов” папоротниковидных не антагонистичен меристемспецифичным генам. Возможно, как и у голосеменных растений, специфика экспрессии связана с различиями в гормональном фоне.

Действительно, анатомические и экспериментальные данные указывают на вероятную специфику распределения ауксина в верхушке побега и его влияния на дифференцировку клеток у Polypodiidae по сравнению с цветковыми. У последних прокамбий дифференцируется в листьях в результате “канализации” базипетального ауксинового потока (Mazur et al., 2020), а при удалении листовых зачатков стеблевая часть состоит только из паренхимы. На примере *Matteuccia struthiopteris* показано, что при удалении зачатков листьев из апикальной меристемы дифференцируется цилиндр прокамбия, окружающий сердцевину (Wardlaw, 1956; Steeves, Sussex, 1989; Ma, Steeves, 1992; Vasco et al., 2013). Изучение гистогенеза многих видов Polypodiidae подтвердило, что сердцевина и прокамбий формируются из апикальной меристемы автономно, тогда как заложение листа вызывает паренхиматизацию клеток в основании листа — образование листовой лакуны (см. рис. 3А; Wardlaw, 1956, 1963; Steeves, Sussex, 1989). На основании этих данных можно предположить, что ауксин у них синтезируется как в листьях, так и в апикальной меристеме; затем транспортируется базипетально, вызывая дифференцировку прокамбия в листьях и стеблевой части соответственно. Предполагается, что в зоне объединения этих транспортных путей концентрация ауксина превышает необходимую для дифференцировки прокамбия и вызывает паренхиматизацию листовой лакуны (Ma, Steeves, 1992). Папоротниковидные отличаются от цветковых также различным влиянием ауксина на апикальную меристему корня. У последних его высокая концентрация является необходимым условием ее возникновения в эмбриогенезе и последующего функционирования (Friml et al., 2003), в то время как

повышение концентрации этого фитогормона у *Azolla filiculoides*, напротив, подавляет образование и рост корней (de Vries et al., 2016). Стоит упомянуть, что образование и рост корней папоротников усиливаются при повышении концентрации цитокинина, тогда как у цветковых этот фитогормон подавляет экспрессию регуляторов апикальной меристемы корня (Кугера, Smalle, 2022). Возможно, это отличие в гормональной регуляции связано с тем, что корни папоротников формируются из апикальной меристемы побега (Нон, Hill, 2002; Romanova, Jernstedt, 2005), а их возникновение регулируется ТФ WUS/WOX, которые у цветковых функционируют при высокой концентрации цитокинина.

Апикальный рост гаметофитов

Структура

Линзовидная АИ присутствует только на ранних этапах развития гаметофитов Equisetidae; последующее развитие лопастей характеризуется диффузным, а не апикальным ростом; радиальносимметричный гаметофит *Psilotum nudum* характеризуется апикальным ростом в результате делений группы сходных изодиаметрических клеток и отсутствием морфологически обособленных АИ (Bower, 1935). Данные о молекулярно-генетической регуляции развития гаметофитов у представителей обеих групп отсутствуют.

Развитие гаметофитов большинства Polypodiidae начинается с нитевидной стадии, сходной с протонемой мхов, с полусферической терминальной АИ (Bower, 1935). Изменение направления делений с поперечного на косо-антиклинальное приводит к изменению формы АИ на клиновидную, а формы гаметофита на пластинчатую (Tilney et al., 1990; Wada, 2008; Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018). У некоторых видов (например, *Ceratopteris richardii*) эта АИ, называемая “первичной”, вскоре перестает делиться, а из одной из краевых клеток возникает “вторичная” АИ (Banks, 1999; см. рис. 3С). АИ гаметофита Polypodiidae отличается от АИ спорофита своей формой и способом делений: клиновидная, делящаяся параллельно двум граням у первого и тетраэдрическая, делящаяся параллельно трем граням у второго (Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018; Wu et al., 2023). Активные деления производных АИ формируют вокруг

нее паренхимные валики; в результате она оказывается на дне выемки, апикальной у видов с “первичной” и боковой у видов с “вторичной” АИ (см. рис. 3С; Banks, 1999; Bartz, Gola, 2018).

На примере *Onoclea sensibilis* выявлено, что между АИ и ее производными у гаметофитов, как и у спорофитов, формируются только первичные плазмодесмы, а их плотность уменьшается по мере удаления от нее клеток (Tilney et al., 1990). Вероятно, отсутствие механизма формирования вторичных плазмодесм у обеих стадий жизненного цикла обусловило поддержание моноплексного структурного типа апикальных меристем и спорофитов, и гаметофитов.

Регуляция

В гаметофите *Ceratopteris richardii* удалось оценить градиентное распределение ауксина, визуализировав экспрессию одного из генов, кодирующих синтез данного фитогормона (*CrTAA2*). Было выявлено, что наиболее высоким уровнем ауксина характеризуются клетки, расположенные в базальной части гаметофита, а также — в области боковой выемки с “вторичной” АИ (см. рис. 3С); было экспериментально продемонстрировано, что формирование последней ауксинзависимо (Withers et al., 2023). Продemonстрировано, что ауксин транспортируется из АИ в окружающие клетки, обеспечивая в них более высокую концентрацию (Withers et al., 2023). Экспрессия гомолога *WOX* из клады сестринской *WUS/WOX* (*T2 + T3WOX*) маркирует не только апикальную меристему спорофита (Youngstrom et al., 2019), но и клетки гаметофита, среди которых возникнет “вторичная” АИ (Withers et al., 2023). В образовавшейся АИ снижается уровень экспрессии генов биосинтеза ауксина и *WOX*, но остается высоким в окружающих ее клетках, активная пролиферация которых приводит к формированию валиков и выемки (Yip et al., 2016). При экспериментальном подавлении экспрессии *WOX* размеры гаметофитов уменьшаются, указывая на его роль в регуляции апикальных меристем как спорофитов, так и гаметофитов. К генам, экспрессия которых у *C. richardii* приурочена не только к спорофиту, но и к гаметофиту, также относятся “лиственный регулятор” *C3HDZ* (Floyd et al., 2006) и гомолог *WOX* из *WUS/WOX* суперклады (Youngstrom et al., 2019), однако локализация их экспрессии в гаметофите пока неизвестна.

Сравнение меристем спорофитов и гаметофитов папоротниковидных показывает, что тип апикальной меристемы у гаплоидного и диплоидного поколений может различаться (например, у Equisetidae и Psilotales); способ делений АИ определяет морфологию: трехмерная у спорофитов с тетраэдрической и пластинчатая однослойная у гаметофитов с клиновидной АИ. Моноплексный тип апикальных меристем и наличие только первичных плазмодесм у гаметофитов и спорофитов Polypodiidae свидетельствуют в пользу корреляции между этими признаками, однако наличие двух различных типов апикальных меристем у спорофитов и гаметофитов Equisetidae и Psilotales ставит корреляцию под сомнение. По крайней мере у Polypodiidae ауксин регулирует возникновение и поддержание апикальной меристемы и гаметофита, и спорофита.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ПЛАУНОВИДНЫХ

Апикальная меристема спорофитов

Структура

Апикальные меристемы спорофитов Lycopodiopsida различаются по числу, форме и способу делений АИ. У видов рода *Selaginella* (Selaginellales, см. рис. 1; рис. 3D), как у Polypodiopsida, она относится к моноплексному типу с тетраэдрической АИ в поверхностном слое (Dengler, 1983; Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010; Romanova et al., 2010, 2022). У остальных плауновидных (Lycopodiales и Isoetales; см. рис. 1; рис. 3Е) в поверхностном слое апикальной меристемы имеется несколько призматических АИ, и она относится к симплексному типу, как у большинства голосеменных (Paolillo, 1963; Jones, Drinnan, 2009; Gola, Jernstedt, 2011). По ультраструктурным характеристикам АИ в моноплексной и симплексной меристемах плауновидных сходны между собой, но отличаются от АИ в моноплексной меристеме папоротниковидных меньшей вакуолизацией (Romanova et al., 2022).

Косоантиклинальный тип делений АИ и неравные периклинальные деления в мерофитах моноплексной меристемы Selaginellales сходны с таковыми у папоротниковидных (Romanova et al., 2010, 2022), а анти- и периклинальные деления АИ в симплексной меристеме

Lycopodiales и Isoetales — с таковыми в симплексной меристеме голосеменных (Stevenson, 1976; Sterling, 1984; Gola, Jernstedt, 2011). Общая черта апикальных меристем всех плауновидных и папоротниковидных — наличие призматических клеток с удлинёнными антиклинальными стенками в поверхностном слое — ПИ (Dengler, 1983; Gola, Jernstedt, 2011; Romanova et al., 2022). В обоих структурных типах меристем Lycopodiopsida выделяется также зона ППИ, состоящая из подповерхностных изодиметрических клеток, характеризующихся разнонаправленными делениями (см. рис. 3D, E). Производные ППИ плауновидных отличаются от таковых у папоротниковидных функционально: они активно делятся периклинально, напоминая стержневую зону семенных растений, затем удлиняются и дифференцируются в центральный тяж прокамбия (см. рис. 3D, E; Stevenson, 1976; Romanova et al., 2022). Чашевидная зона, характерная для Polypodiidae, у плауновидных отсутствует (Romanova et al., 2022). Симпластическая структура коррелирует со структурным типом апикальной меристемы: только первичные плазмодесмы в моноплексной, первичные и вторичные плазмодесмы — в симплексной (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2022). На этих фактах основана гипотеза о том, что у плауновидных с симплексной меристемой независимо от голосеменных и покрытосеменных возник механизм постцитокинетического формирования плазмодесм (Imaichi, Hiratsuka, 2007).

ПИ играют исключительную роль в органогенезе плауновидных, как и у папоротниковидных, но способ образования листьев в моноплексной и симплексной меристемах различается (Romanova et al., 2010). В моноплексной меристеме Selaginellales косоантуклиальные деления ПИ формируют линзовидные АИ листьев, а в симплексной меристеме у Lycopodiales и Isoetales листья образуются путем скоординированных анти- и периклинальных делений нескольких ПИ; число АИ образующегося листа коррелирует с числом АИ в меристеме (рис. 3D, E; Romanova et al., 2010, 2022). В меристемах обоих типов АИ регулярно сменяются во время дихотомии. Как у Polypodiidae, новые АИ возникают из ПИ, число которых увеличивается перед ветвлением (Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010;

Romanova et al., 2010; Gola, Jernstedt, 2011; Gola, 2014).

Регуляция

Гомологи маркеров недифференцированных клеток *CLKNOX* обнаружены у нескольких видов *Selaginella* (Harrison et al., 2005), *Huperzia selago* (Evkaikina et al., 2017) и *Isoetes lacustris* (Maksimova et al., 2021) (см. рис. 1). Они экспрессируются в апикальных меристемах Selaginellales с более слабым уровнем экспрессии в АИ и ее ближайших производных и более сильным — в периферических ПИ и в клетках, сходных со стержневой зоной (см. рис. 3D; Harrison et al., 2005; Kawai et al., 2010; Frank et al., 2015). Это указывает на сходную роль *CLKNOX* у спорофитов плауновидных, папоротниковидных и семенных, а также подтверждает многоклеточность моноплексной апикальной меристемы спорофитов несеменных растений.

Гомологи *WOX* из клады, сестринской суперкладе WUS/WOX (или T3WOX) семенных растений, найдены у *Selaginella moellendorffii* и *Isoetes tegetiformans* (Wu et al., 2019; Youngstrom et al., 2022), тогда как у *Diphasiastrum complanatum* присутствуют только более древние гомологи, сестринские суперкладам T2 + T3WOX (Romanova et al., 2023; см. рис. 1). Сопоставление этих данных с филогенией высших растений (см. рис. 1) указывает, что белки, сестринские суперкладе WUS/WOX, возникли у общего предка плауновидных, но впоследствии были утрачены у Lycopodiales (Romanova et al., 2023). На основании этого можно предположить, что моноплексная апикальная меристема Selaginellales и симплексная Isoetales потенциально могут регулироваться гомологами WOX более близкими к таковым у семенных растений, чем у Lycopodiales. В то же время для Selaginellales выявлено, что экспрессия гомологов WOX из обеих клад (сестринской WUS/WOX и сестринской T2 + T3WOX) сходна. Она маркирует АИ листовых зачатков и молодые листья, указывая на сходство их функции (см. рис. 3D; Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2022). Эти данные, а также экспрессия гомологов WUS/WOX в АИ корней Polypodiidae подтверждают, что изначальной функцией ТФ WOX у спорофитов высших растений, вероятно, была регуляция органогенеза (Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2022; Romanova et al., 2023).

Гомологи сигнальных белков CLE и их рецепторов CLAVATA найдены у *Selaginella moellendorffii* (Whitewoods et al., 2018; см. рис. 1), однако сведения об их экспрессии отсутствуют.

Плауновидные с моноплексными и симплексными меристемами, при общем сходстве, частично различаются по набору регуляторов органогенеза (см. рис. 1). Все Lycopodiopsida обладают гомологами одного из “факторов адаксиальности” листьев цветковых — *C3HDZ* (Floyd et al., 2014; Vasco et al., 2016; Romanova et al., 2023) и одного из “факторов абаксиальности” — *KANADI* (Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023). Selaginellales дополнительно имеют гомолог “фактора адаксиальности” *ARP* (Harrison et al., 2005; Hernandez-Hernandez et al., 2021), а Lycopodiales (*H. selago*) — “фактора абаксиальности” *YABBY* (Evkaikina et al., 2017). Показано, что у *S. moellendorffii* и *S. kraussiana* гомологи *C3HDZ* маркируют не только листовые примордии, но и апикальную меристему, как у семенных растений и папоротниковидных (см. рис. 3D; Floyd, Bowman, 2006; Prigge, Clark, 2006; Vasco et al., 2016). Таким же паттерном экспрессии характеризуются гомологи *ARP* у *S. kraussiana* (см. рис. 3D; Harrison et al., 2005), гомологи *KANADI* у *S. moellendorffii* (см. рис. 3D; Zumajo-Cardona et al., 2019) и гомологи *YABBY* у *H. selago* (см. рис. 3E; Evkaikina et al., 2017). Экспрессия всех “листовых регуляторов” как в зачатках листьев, так и в апикальной меристеме и их ко-экспрессия в последней с *CIKNOX* сходна с таковой у папоротниковидных и позволяет предположить, что в обеих группах программы регуляции недифференцированного состояния клеток и органогенеза не были антагонистичными в отличие от цветковых.

Оценить распределение ауксина в верхушке побега плауновидных можно только по косвенным признакам, которые указывают на ряд особенностей по сравнению с цветковыми (см. рис. 3D, E). Если у цветковых высокая концентрация ауксина необходима для образования листьев, но подавляет экспрессию всех регуляторов апикальной меристемы, ингибирование базипетального транспорта ауксина у *S. kraussiana*, приводящее к его накоплению в апексе побега, не влияет на органогенез, но приводит к остановке роста побега (Sanders, Langdale, 2013). Гомологи *ARP*, *C3HDZ*

и *KANADI*, которые у цветковых экспрессируются только при высокой концентрации ауксина, маркируют у *S. moellendorffii* и *S. kraussiana* не только листья, но и апикальную меристему (Harrison et al., 2005; Floyd, Bowman, 2006; Prigge, Clark, 2006; Zumajo-Cardona et al., 2019). Эти факты указывают на то, что апикальная меристема плауновидных характеризуется высоким уровнем данного фитогормона и, вероятно, регулируется им.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ГАМЕТОФИТОВ

Гаметофиты равноспоровых плаунов в начале своего онтогенеза характеризуются непродолжительным верхушечным ростом, но не имеют специализированных апикальных меристем, поскольку на верхушке гаметофита образуются гаметангии. Развитие гаметофита происходит преимущественно благодаря деятельности интеркалярной меристемы (Bower, 1935; Bruce, 1979).

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ МОХООБРАЗНЫХ

Меристемы гаметофитов

Структура

Гаметофиты доминируют в жизненном цикле мохообразных; они развиваются из апикальных меристем, но имеют таксоноспецифичные особенности.

Дорсовентральные гаметофиты антоцеротовых (Anthocerotophyta) и печеночников (Marchantiophyta) напоминают гаметофиты Polypodiidae (рис. 4А, В), но отличаются от последних толщиной в несколько клеток (Bower, 1935; Bierhorst, 1971). Разная толщина гаметофитов определяется различием в способе деления АИ, которые в обеих группах имеют клиновидную форму: у антоцеротовых и печеночников они делятся параллельно четырём граням (Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023), а у Polypodiidae — двум (Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018). Обычно в апикальной меристеме Anthocerotophyta и Marchantiophyta функционирует две—четыре расположенные рядом АИ (Kohchi et al., 2021); их деления параллельно каждой из граней образуют мерофиты призматической формы. Производные “дорсальных мерофитов” формируют верхнюю

часть гаметофита, а производные “вентральных мерофитов” — его нижнюю часть. Производные “латеральных мерофитов” активно делятся, образуя выступы фотосинтетической ткани по бокам от АИ, которые интерпретируют как прототип боковых органов (Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). В результате АИ и их непосредственные производные располагаются в выемке, как у гаметофитов Polypodiidae (Wu et al., 2023). Подразделение апикальной меристемы гаметофитов *Anthoceros agrestis* и *Marchantia polymorpha* на более крупные АИ и окружающие их более мелкие производные напоминает зональность апикальных меристем спорофитов плауновидных, папоротниковидных и семенных. Однако в отличие от спорофитов, зональность гаметофитов формируется только в одной, медиолатеральной плоскости. Гаметофиты антоцеротовых (Frangedakis et al., 2023) и печеночников (Kohchi et al., 2021), в отличие от гаметофитов Polypodiidae, ветвятся дихотомически. Перед дихотомией увеличивается число АИ, после чего две новые АИ формируют новые “апикальные выемки” (см. рис. 4А, В; Bower, 1935). Гаметангии (у антоцеротовых; Frangedakis et al., 2023) и гаметангиофоры (у печеночников; Kohchi et al., 2021) образуются вблизи АИ и располагаются вблизи мест разветвления гаметофита (см. рис. 4А, В), указывая, что их образование предшествует ветвлению. Особенность антоцеротовых состоит в том, что их АИ возникают из краевых клеток по всей поверхности гаметофита; каждая из них формирует свою выемку и способна к повторной дихотомии. В результате их гаметофиты характеризуются разнонаправленным ростом (см. рис. 4А). У печеночников новые АИ возникают только на одном полюсе гаметофита, поэтому его рост однонаправлен (см. рис. 4В).

Гаметофиты мхов (Bryophyta) проходят несколько онтогенетических стадий, закономерно сменяя способ делений АИ и, как следствие, морфологию. Онтогенез *Physcomitrium patens* начинается со стадии нитевидной ветвящейся протонемы, дифференцированной на хлоронему с поперечно делящейся АИ (рис. 4С; Kofuji, Hasebe, 2014; Harrison et al., 2009), и каулонему с АИ, делящейся косоантуклинально (Harrison et al., 2009; Fouracre, Harrison 2022; Nemec-Venza et al., 2022). На каулонеме образуются тетраэдрические АИ, формирующие

радиальносимметричные гаметофоры, которые морфологически схожи с побегами спорофитов высших растений (Kofuji, Hasebe, 2014; Nemec-Venza et al., 2022). АИ гаметофора делится параллельно трем граням и образует призматические мерофиты, как в моноплексных меристемах спорофитов плауновидных и папоротниковидных. Однако, в отличие от многоклеточных меристем последних, а также от меристем гаметофитов антоцеротовых и печеночников, апикальная меристема гаметофора мхов состоит из единственной АИ, поскольку в каждом из мерофитов сразу же образуется линзовидная АИ листа (см. рис. 4Д; Kofuji, Hasebe 2014; Yip et al., 2016; Hata, Kyozuka 2021). Рост гаметофоров происходит не в результате делений АИ, а благодаря пролиферации клеток интеркалярной меристемы, и для них не свойственна дихотомия (Kofuji, Hasebe 2014; Hata, Kyozuka, 2021).

Хотя мохообразные обладают меристемой с тераэдрическими или клиновидными АИ, которую у спорофитов растений связывают с отсутствием механизма формирования постцитокинетических плазмодесм, последние были обнаружены в апексах гаметофитов ряда представителей Marchantiophyta и Anthocerotophyta, а также в базальной меристеме спорофита *Anthoceros agrestis* (Wegner, Ehlers, 2024). Наличие вторичных плазмодесм в меристеме гаметофитов антоцеротовых, печеночников, а также *Chara corallina* (Cook et al., 1997; Franceschi et al., 1994), при отсутствии у спорофитов Selaginellales, указывает, что они могли возникнуть у гаметофитов раньше, чем у спорофитов (Donoghue et al., 2021). Некоторые авторы (Fouracre, Harrison, 2022; Frangedakis et al., 2023) считают, что эти факты аргументируют точку зрения о независимом возникновении апикального роста у гаметофитов и спорофитов высших растений.

Таким образом, многие аспекты функционирования апикальной меристемы: дихотомия со сменой АИ у Anthocerotophyta и Marchantiophyta, образование листьев путем возникновения АИ у Bryophyta напоминает функционирование моноплексной апикальной меристемы спорофитов Selaginellales и Polypodiopsida. Однако имеющиеся данные свидетельствуют о том, что регуляция

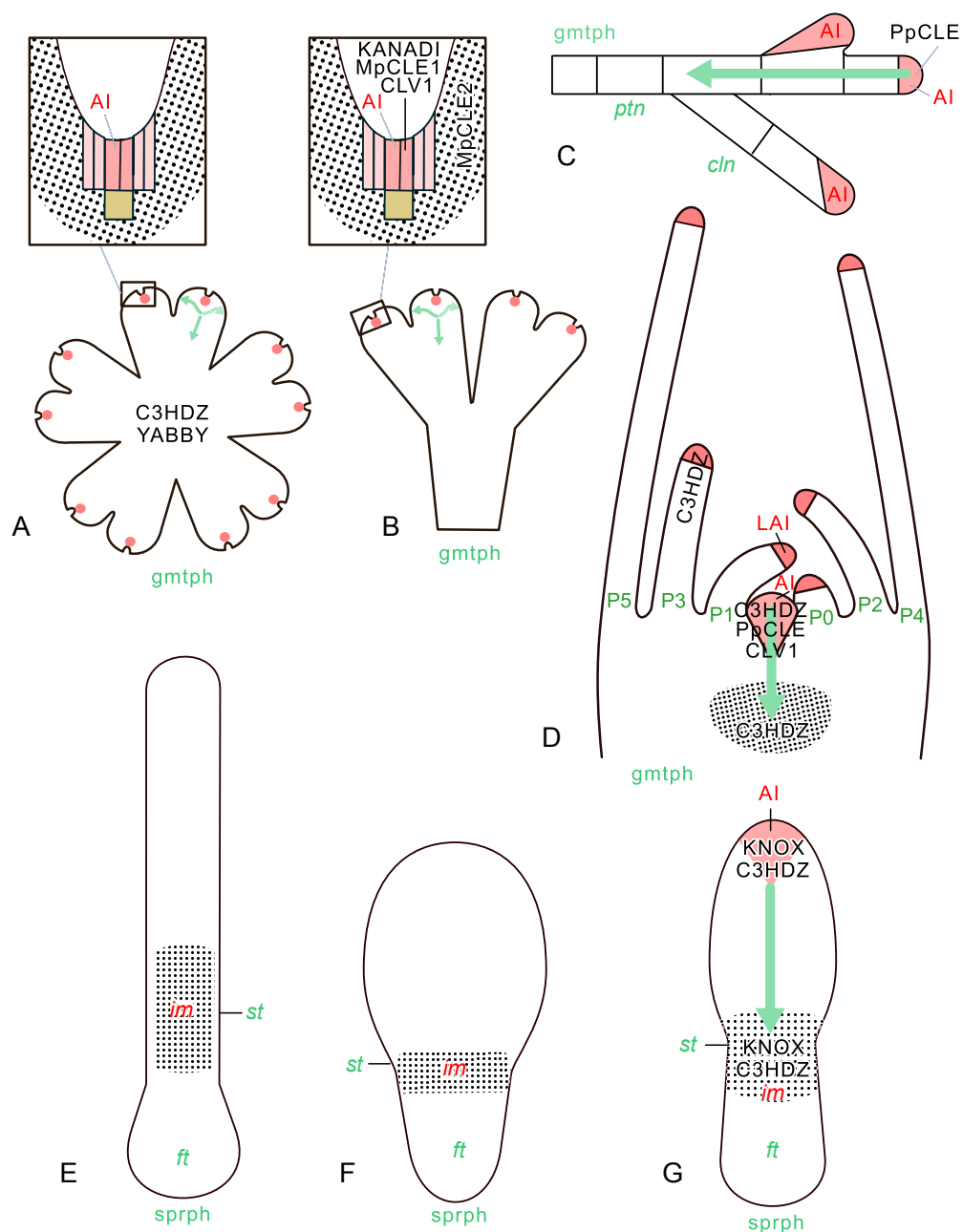


Рис. 4. Структура и регуляция меристем мохообразных.

Схемы гаметофитов и продольных срезов апикальных меристем Anthocerotophyta (A), Marchantiophyta (B); Bryophyta: протонема (C); гаметофор (D) и схемы спорофитов Anthocerotophyta (E), Marchantiophyta (F); Bryophyta (G). Картирование экспрессии генов и распределения ауксина основано на следующих публикациях: Sakakibara et al. (2014); Yip et al. (2016); Youngstrom et al. (2019); Dierschke et al. (2021), Kohchi et al. (2021), Fouracre, Harrison (2022); Nemec-Venza et al. (2022); Frangedakis et al. (2023). *ptn* — протонема, *cln* — каулонема, *st* — ножка, *ft* — стопа, *im* — интеркалярная меристема. Остальные обозначения как на рис. 1–3.

Fig. 4. Structure and regulation of bryophyte meristems.

Schematics of gametophytes and longitudinal sections of the apical meristems in Anthocerotophyta (A), Marchantiophyta (B); Bryophyta: protonema (C); gametophores (D) and schematics of sporophytes of Anthocerotophyta (E), Marchantiophyta (F), Bryophyta (G). Mapping of gene expression and auxin distribution is based on: Sakakibara et al. (2014), Yip et al. (2016), Youngstrom et al. (2019), Dierschke et al. (2021), Kochi et al. (2021), Fouracre, Harrison (2022), Nemec-Venza et al. (2022), Frangedakis et al. (2023). *ptn* — protonema, *cln* — caulonema, *st* — seta, *ft* — foot, *im* — intercalary meristem. For the other captions and symbols see Figs. 1–3.

апикальной меристемы гаметофитов мохообразных существенно отличается от таковой у спорофитов.

Регуляция

Важная регуляторная особенность мохообразных состоит в том, что гомологи *CIKNOX* — генов, кодирующих регуляторы недифференцированного состояния меристематических клеток спорофитов, вероятно, не участвуют в регуляции меристем гаметофитов. Так, гомологов *CIKNOX* нет в геноме *Anthoceros agrestis* (см. рис. 1; Li et al., 2020), потеря их функции не влияет на развитие гаметофита у *Physcomitrium patens* (Sakakibara et al., 2008), они не экспрессируются в гаметофите *Marchantia polymorpha* (Bowman et al., 2017; Dierschke et al., 2021).

Гомологи другого ключевого регулятора апикальных меристем — ТФ *WOX*, выявленные у *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и *Bryophyta* (см. рис. 1) относятся к суперкладе *TIWOX*, наименее родственной *WUS/WOX* (Nardmann, Werr, 2012; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). Гены, кодирующие ТФ *TIWOX*, экспрессируются в гаметофитах всех мохообразных и детально изучены у печеночников и мхов (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Гаметофиты *M. polymorpha* с потерей функции *TIWOX* характеризуются уменьшенными размерами, предположительно, вследствие нарушений функционирования АИ (Hirakawa et al., 2020; Hirakawa, 2022) и пролиферацией клеток за пределами апикальной меристемы (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Хотя у *P. patens* наиболее сильная экспрессия *TIWOX* приурочена к АИ (см. рис. 4D; Sakakibara et al., 2014), потеря его функции не вызывает нарушений в развитии гаметофоров, что ставит под сомнение роль данных ТФ в регуляции их развития (Nardmann, Werr, 2012; Sakakibara et al., 2014; Youngstrom et al., 2019; Fouracre, Harrison, 2022).

Наличие у всех мохообразных гомологов сигнальных белков *CLE*, их рецепторов и корепрецепторов (*CLAVATA1* и др.) при их отсутствии у *Charophyta* (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022) свидетельствует о том, что регуляторный модуль, состоящий по крайней мере из одного белка *CLE* и одного рецептора *CLAVATA*, возник у общего предка высших растений. Функциональный анализ данного модуля показал его специфику у печеночников

и мхов. Так, у *M. polymorpha* гомолог гена, кодирующего сигнальный белок *CLAVATA3* (*MpCLE2*), маркирует активно делящиеся клетки, окружающие АИ (см. рис. 4B), а ген, кодирующий его рецептор, гомолог *CLAVATA1* — сами АИ. Обработка гаметофитов белками *MpCLE2* увеличивает число АИ и приводит к многократной дихотомии, а потеря его функции — к сокращению числа АИ и подавляет ветвление, т. е. играет роль, противоположную *CLAVATA3* цветковых, который экспрессируется в АИ и ограничивает размер организующего центра (Hirakawa, 2022). Другой сигнальный белок (*MpCLE1*) — близкий гомолог *CLE40* (который у цветковых стимулирует пролиферацию клеток ПЗ), напротив, подавляет деления АИ и дихотомию *M. polymorpha* (Hirakawa et al., 2019; Coudert et al., 2019). Эти факты указывают на то, что данные сигнальные белки совместно со своими рецепторами регулируют число АИ *Marchantiophyta*, но гомологи одних и тех же белков *CLE* играют противоположные роли в регуляции меристем спорофитов цветковых и гаметофитов печеночников. Другая особенность последних состоит в том, что сигнальный белок *CLE2* у них не взаимодействует с ТФ *TIWOX*, что отличает его от единого регуляторного модуля *CLAVATA3/WUS* цветковых (Hirakawa, 2022). У *P. patens* гены, кодирующие сигнальные белки *CLE*, экспрессируются в протонеме и в гаметофорах (см. рис. 4C, D), а гены, кодирующие их рецепторы *CLAVATA1*, ко-экспрессируются с ними только в последних (Whitewoods, 2021; Nemec-Venza et al., 2022). Выявлено, что потеря функции *CLAVATA1* приводит у *P. patens* к образованию многочисленных дополнительных АИ в основании гаметофора, указывая на то, что данный ТФ вероятно ограничивает число АИ сходно со своим гомологом у цветковых (Cammarata et al., 2023). Поскольку сходный фенотип наблюдается при обработке цитокинином (Cammarata et al., 2023), предполагают, что модуль *CLE/CLAVATA1* у мхов регулирует уровень данного фитогормона (Fouracre, Harrison, 2022). Обработка *P. patens* белками *CLE* приводит к уменьшению размеров гаметофора и числа листьев, указывая на их роль в ограничении делений не только АИ, но и интеркалярной меристемы (Whitewoods et al., 2018). Функциональное сходство белков *CLE* мхов и цветковых подтверждается экспериментами,

в которых гомологи из *P. patens* восстанавливали потерю функции *CLAVATA3 Arabidopsis thaliana* (Whitewoods et al., 2018; Whitewoods, 2021; Nemec-Venza et al., 2022). Все эти данные указывают, что, несмотря на таксоноспецифичные особенности, регуляция апикальных меристем модулем CLE/CLAVATA консервативна у спорофитов и гаметофитов высших растений.

Гомологи одного “фактора адаксиальности” *C3HDZ* и одного “фактора абаксиальности” *KANADI* выявлены во всех группах мохообразных (Yip et al., 2016; Romani et al., 2018; Li et al., 2020; Romanova et al., 2023). Гомологи другого “фактора адаксиальности” *ARP* есть только у *M. polymorpha* (Briginshaw et al., 2022), а гомологи “фактора адаксиальности” *YABBY* только у *A. agrestis* (Li et al., 2020) (см. рис. 1). Наличие у всех мохообразных гомологов регуляторов развития адаксиального и абаксиального доменов листа позволяет предположить, что предпосылки для возникновения органогенеза в апикальной меристеме возникли уже у гаметофитов. Тот факт, что *M. polymorpha* дополнительно имеет гомолог *ARP*, а *A. agrestis* — гомолог *YABBY*, указывает на то, что регуляция апикального роста дорсовентральных гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta с многоклеточной апикальной меристемой могла быть сложнее, чем радиальносимметричных гаметофитов Bryophyta с одноклеточной апикальной меристемой. На основании того, что гомологи *C3HDZ* обнаружены в гаметофите *Chara* и экспрессируются как в гаметофите, так и в спорофите антоцеротовых и мхов, предполагают, что в отличие от *CKNOX*, эти ТФ изначально функционировали в гаплоидной фазе жизненного цикла (Yip et al., 2016). У *P. patens* гомологи *C3HDZ* экспрессируются в АИ гаметофитов и листьев, а также в интеркалярной меристеме (см. рис. 4D), а потеря их функции ведет к снижению активности последней и уменьшению размеров гаметофитов, но не оказывает влияния на образование и развитие листьев (Yip et al., 2016). На этих данных основана гипотеза, что у гаметофитов ТФ *C3HDZ*, вероятно, регулируют деления клеток интеркалярной, но не апикальной меристемы (Yip et al., 2016). Гомологи *KANADI* (*MrKAN*) изучены только у *M. polymorpha*, у которой экспрессируется в АИ и их производных (см. рис. 4B). Их конститутивная экспрессия приводит к редукции размеров

гаметофитов и их разветвленности, а потеря их функции — к большей разветвленности (Briginshaw et al., 2022). Выявлено, что гомолог *KANADI M. polymorpha* способен компенсировать дефекты у мутантов *A. thaliana* по этому гену. Эти данные указывают на функциональное сходство ТФ *KANADI* в обеих группах: подавление меристематичности и недифференцированного состояния клеток (Briginshaw et al., 2022).

Экспериментально установлено, что ауксин влияет на развитие гаметофитов мохообразных. Добавление синтетического ауксина (2,4-Дихлорфеноксиуксусной кислоты) к культурам клеток гаметофитов антоцеротовых стимулирует их деление и рост (Gunadi et al., 2022). Обработка гаметофитов *M. polymorpha* синтетическим ауксином и ингибитором его транспорта (нафтилфаламиновой кислотой) показала, что у печеночников ауксин синтезируется в апикальной меристеме (Suzuki et al., 2021). Его накопление в АИ при обработке блокаторами базипетального транспорта ингибирует их деление и приводит к уменьшению размеров и разветвленности гаметофитов (Suzuki et al., 2021, 2023). Кроме того, выявлено, что синтез ауксина у Marchantiophyta регулируется ТФ *KANADI*: у мутантов с потерей его функции повышается экспрессия одного из генов синтеза этого фитогормона, *MrTAA* (Eklund et al., 2015). На этих данных основано предположение, что ТФ *KANADI* блокирует деления АИ, подавляя синтез ауксина и активируя экспрессию *CLE1* (Hirakawa et al., 2019). У *P. patens*, как и у *M. polymorpha*, ауксин синтезируется в АИ (см. рис. 4C, D) и осуществляет апикальное доминирование. Нарушение базипетального транспорта ауксина у мхов также приводит к его накоплению в АИ, что, в свою очередь, подавляет ее деления, как и у печеночников. При этом ослабевает апикальное доминирование и развиваются многочисленные почки в основании гаметофора, как при потере функции *CLAVATA1*, что косвенно указывает на ауксин-зависимость последнего у Bryophyta (Harrison, 2017b; Coudert et al., 2019; Suzuki et al., 2021).

Меристемы спорофитов

Структура

Развитие спорофитов Anthocerotophyta, Marchantiophyta и Bryophyta различается. Спорофит антоцеротовых не имеет апикальной

меристемы, а развивается из относительно длительно функционирующей базальной меристемы. Однако некоторые исследователи полагают, что своими местоположением и характером делений клеток она напоминает апикальную меристему корня, а другие считают ее интеркалярной меристемой, поскольку базально по отношению к ней располагается многоклеточная стопа (гаустория) (см. рис. 4Е; Frangedakis et al., 2023). Спорофит печеночников также не имеет апикальной меристемы; на ранних стадиях эмбриогенеза печеночников пролиферативная зона, образующая ножку, локализована над стопой (см. рис. 4F), т. е. сходна по положению с меристемой антоцеротовых (Kohchi et al., 2021; Dierschke et al., 2021). На ранних стадиях онтогенеза спорофита мхов на его апикальном полюсе обособляется тетраэдрическая АИ, которая функционирует кратковременно, и основную роль в развитии спорофита играет интеркалярная меристема (см. рис. 4G; Fouracre, Harrison, 2022). Таким образом, интеркалярная или сходная с ней по положению меристема свойственна всем мохообразным, тогда как апикальная меристема уникальна для Bryophyta.

Регуляция

Считают, что исходной функцией ТФ, кодируемых генами *CIKNOX* (совместно с ТФ *BELL*) являлось возникновение диплоидной фазы жизненного цикла у водорослевых предков высших растений (Bowman et al., 2016). Экспрессия генов *CIKNOX* необходима также для начала делений зиготы *M. polymorpha* (Dierschke et al., 2021; Hisanaga et al., 2021; Coudert et al., 2019). Гомологи *CIKNOX* экспрессируются в АИ спорофита и ее ближайших производных у *P. patens* (см. рис. 4G); экспериментально показано, что они необходимы и достаточны для возникновения и функционирования ее интеркалярной меристемы (Sakakibara et al., 2008). Хотя гомологи *CIKNOX* отсутствуют в геноме *A. agrestis*, антоцеротовые имеют ген из класса *C2KNOX*, который преимущественно экспрессируется в спорофите и, вероятно, компенсирует функцию отсутствующего *CIKNOX* (Frangedakis et al., 2023).

Установлено, что гомологи ТФ *WOX* из суперклады Т1 (наименее родственной регулятору меристем цветковых *WUS*) у *P. patens*

необходимы для регуляции деления клеток зародыша и возникновения АИ спорофита (Sakakibara et al., 2014). Сравнение их функции с таковой у гаметофитов показывает, что данные ТФ могли регулировать пролиферацию клеток на обеих стадиях жизненного цикла Bryophyta, но приобрели способность осуществлять регуляцию АИ только у спорофитов (Sakakibara et al., 2014). Экспрессия генов, кодирующих ТФ *T1WOX*, обнаружена также в спорофите *A. agrestis*, но их функция пока неизвестна (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024).

Некоторые гомологи “листовых регуляторов” также экспрессируются в спорофитах мохообразных. Так, транскрипция гомологов *C3HDZ* сначала маркирует АИ, а после прекращения ее функционирования — интеркалярную меристему спорофита *P. patens* (см. рис. 4G; Yip et al., 2016). Полагают, что способность ТФ *C3HDZ* регулировать функционирование этих меристем у спорофитов Bryophyta появилась в результате модификации программы регуляции интеркалярной меристемы их гаметофитов (Yip et al., 2016). Единственный известный для мохообразных гомолог *YABBY*, который выявлен у антоцеротовых, экспрессируется в спорофите, однако его функция пока неизвестна (Li et al., 2020).

Установлено, что ауксин играет важную роль в регуляции меристем не только гаметофитов, но и спорофитов мохообразных. Так, обработка синтетическим ауксином ингибирует рост спорофитов *Anthoceros laevis* (Suzuki et al., 2021), вероятно, подавляя деление клеток его базальной (интеркалярной по другой интерпретации) меристемы. У спорофита Bryophyta ауксин, напротив, стимулирует деления АИ, поскольку потеря функции его белков-переносчиков PIN, приводящая к накоплению данного фитогормона в АИ, индуцирует ее более длительное функционирование (Harrison, 2017b; Harrison, Morris, 2018).

В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что спорофиты мохообразных обладают набором известных для цветковых регуляторов апикального роста. Тот факт, что при нарушении базипетального транспорта ауксина спорофиты *P. patens* характеризуются более длительным апикальным ростом и даже дихотомией, предполагает, что у них уже имелись

регуляторные предпосылки для возникновения открытого роста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: структурные аспекты

В соответствии с современной филогенией Anthocerotophyta — древнейшая группа, сестринская по отношению к остальным высшим растениям (см. рис. 1; Harris et al., 2022). Тот факт, что каждая из многочисленных меристем их гаметофитов состоит из нескольких АИ и их производных, между которыми формируются вторичные плазмодесмы, позволяет предположить, что многоклеточная меристема и механизм формирования пост-цитокинетических плазмодесм возникли у общего предка всех высших растений (Frangedakis et al., 2023; Wegner, Ehlers, 2024). Гаметофиты Marchantiophyta и Bryophyta — сестринских между собой групп (см. рис. 1) обладают разными по строению и функции апикальными меристемами. У первых она сходна с таковой Anthocerotophyta по зональности, симпластической организации и отсутствию органогенеза (Kohchi et al., 2021), а у вторых состоит из единственной АИ, не имеет вторичных плазмодесм, но способна образовывать органы (Ligrone, Duckett, 1998; Fouracre, Harrison, 2022). Эти различия указывают на то, что у гаметофитов число АИ определяется способностью формировать пост-цитокинетические плазмодесмы: многоклеточные апикальные меристемы антоцеротовых и печеночников не способны к органогенезу, а одноклеточные у мхов — способны.

Меристему спорофитов Anthocerotophyta, которая не имеет зонального строения и располагается над стопой, некоторые считают интеркалярной (Wegner, Ehlers, 2024). Спорофиты Marchantiophyta также характеризуются кратковременно функционирующей интеркалярной меристемой и отсутствием апикальной меристемы (Kohchi et al., 2021). Кратковременно функционирующую АИ, не способную к органогенезу, имеют только спорофиты Bryophyta, основную роль в их развитии играет интеркалярная меристема (Nemes-Venza et al., 2022). Эти факты позволяют предположить, что исходной для спорофитов наземных растений

была многоклеточная интеркалярная меристема, а АИ мхов могла возникнуть в результате модификации программ, регулирующих апикальную меристему гаметофитов.

У спорофитов Rhyniophyta s.l. (Kidston, Lang, 1920), плауновидных из порядков Lycopodiales и Isoetales так же, как у гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta в апикальной меристеме одновременно функционирует несколько АИ (Gifford, Foster, 1989); у плауновидных из этих порядков формируются вторичные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2022). Эти факты позволяют предположить, что апикальная меристема с несколькими АИ могла быть исходной как для гаметофитов, так и для спорофитов высших растений. Наличие единственной АИ и отсутствие вторичных плазмодесм у видов рода *Selaginella* и большинства Polypodiopsida свидетельствует о том, что реверсия к моноплексному водорослевому типу в связи с вероятной утратой механизма формирования вторичных плазмодесм у гаметофитов и спорофитов могла происходить независимо и неоднократно (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014, 2017). Дополнительным аргументом в пользу этой точки зрения служит то, что транскриптомные моноплексных апикальных меристем спорофитов Selaginellales и Equisetidae менее сходны между собой, чем каждая из них с транскриптомом меристем цветковых (на примере *Zea mays*) (Frank et al., 2015).

Независимо от числа АИ меристемы спорофитов и гаметофитов всех высших растений (за исключением Bryophyta) многоклеточны и обладают сходной зональностью (Friedman et al., 2004). Их можно подразделить на более крупные клетки в центре и более мелкие, окружающие и подстилающие их клетки (которые по местоположению можно назвать ЦЗ и ПЗ соответственно) (Gifford, Foster, 1989; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). У спорофитов плауновидных, папоротниковидных и голосеменных ЦЗ можно подразделить на одну или несколько АИ, ближайшие к ним призматические ПИ в поверхностном слое и их относительно крупные подповерхностные производные (называемые у первых ППИ, а у последних центральными материнскими клетками). Апикальная меристема цветковых

имеет две отличительные особенности. Первая — отсутствие морфологических различий между АИ и подлежащими им клетками (организующего центра), которые вместе составляют ЦЗ. Вторая — наличие одного или нескольких наружных слоев антиклинально делящихся клеток, которые устанавливают симпластические контакты с подлежащими слоями, формируя пост-цитокинетические плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007). Установлено, что наружный слой туники является не просто таксономической, а функциональной особенностью апикальной меристемы побега цветковых, поскольку является путем полярного транспорта ауксина, и, в отличие от остальных клеток апикальной меристемы побега, характеризуется высокой концентрацией этого фитогормона (Reinhardt et al., 2003). Хотя клетки, подстилающие ЦЗ (или ППИ у несемennых растений), дифференцируются в разные ткани: центральный тяж прокамбия у *Lycopodiopsida* и *Psilotales* и в сердцевину у *Equisetidae*, *Polypodiidae*, голосеменных и цветковых (Gifford, Foster, 1989), на начальном этапе дифференцировки у всех этих растений они активно делятся, поэтому могут считаться стержневой зоной. Активная пролиферация клеток на некотором удалении от АИ сходна с таковой в интеркалярной меристеме спорофитов всех мохообразных и гаметофитов *Bryophyta* и *Lycopodiales* (Bower, 1935; Winther, Friedman, 2008). Можно предположить, что не только апикальная, но интеркалярная меристема гаметофитов были унаследованы и модифицированы спорофитами; последняя — в стержневую зону.

В то же время ни фаза жизненного цикла, ни структурный тип апикальной меристемы не определяют специфику органогенеза. Так, дихотомия со сменой АИ характерна для спорофитов *Selaginellales*, *Psilotales* и некоторых *Polypodiidae* с единственной АИ, а также гаметофитов *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и спорофитов *Lycopodiales* с несколькими АИ (Naumenko, Romanova, 2008; Gola, Jernstedt, 2011; Romanova et al., 2010; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). Это позволяет предположить, что программа дихотомии спорофитов могла быть унаследована от таковой гаметофитов. Клетки поверхностного слоя (ПИ) играют исключительную роль в образовании листьев у гаметофитов *Bryophyta* с моноплексной

меристемой и спорофитов *Lycopodiopsida* с моноплексной и симплексной меристемами (Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010; Romanova et al., 2022). Отличие семенных растений состоит в том, что их листья образуются в ПЗ, а их инициация начинается не в поверхностном, а в подповерхностных слоях (Esau, 1969; Skupchenko, Ladanova, 1984⁷). Несмотря на то что апикальная меристема *Polypodiopsida* имеет зону, сходную с ПЗ семенных растений, их листья так же, как у других несемennых растений образуются из клеток поверхностного слоя. Из зоны, сходной с ПЗ у гаметофитов *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta*, *Bryophyta* и *Polypodiidae* образуются дорсовентральные валики (Bartz, Gola, 2018; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023), а у спорофитов *Polypodiidae* — корни (Romanova, Borisovskaya, 2004). Таким образом, эта зона участвует в морфогенезе, как гаметофитов, так и спорофитов, но не так, как у семенных растений.

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: молекулярно-генетические аспекты

На основании того, что гомологи KNOX регулируют экспрессию “зиготических генов” зеленой водоросли *Chlamydomonas* sp. (Bowman et al., 2016; Szövényi et al., 2019), не экспрессируются в гаметофите печеночника *Marchantia polymorpha* (Bowman et al., 2017; Dierschke et al., 2021) и не влияют на развитие гаметофита мха *Physcomitrium patens*, но регулируют развитие его спорофита (Sakakibara et al., 2014) предполагается, что они сыграли ключевую роль в возникновении и последующем усложнении многоклеточного спорофита, поддерживая его клетки в недифференцированном состоянии. Возможно, исходно C1KNOX регулировали диффузную пролиферацию клеток и кратковременно функционирующую интеркалярную меристему, имеющуюся у спорофитов всех мохообразных (Fouracre, Harrison, 2022). Предполагают, что перемещение домена их экспрессии на апикальный полюс зародыша у *Bryophyta* сыграло ключевую роль в возникновении апикальных меристем спорофитов (Fouracre, Harrison, 2022; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Ключевая роль C1KNOX в регуляции апикального роста

⁷ [Skupchenko, Ladanova] Скупченко В.Б., Ладанова Н.В. 1984. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 69(7): 899–904.

спорофитов высших растений подтверждается их экспрессией в меристемах плауновидных, папоротниковидных и семенных растений, а также отсутствие апикальной меристемы у мутантов цветковых (*Arabidopsis thaliana*) с потерей их функции (Long et al., 1996). Возможно, утрата гомологов C1KNOX у Anthocerotophyta (Coudert et al., 2019; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024) обуславливает специфику развития их спорофита не из апикальной, а из базальной (или интеркалярной) меристемы.

Несмотря на то что выявленные у мохообразных гомологи ТФ WOX относятся к суперкладе T1, наиболее отдаленной от WUS/WOX5 клады суперклады T3, к которой относится ключевой “организатор” апикальной меристемы цветковых (Wu et al., 2019), потеря функции T1WOX нарушает функционирование АИ гаметофитов печеночников. Это позволяет предположить, что T1WOX мохообразных контролировали апикальную меристему гаметофитов, что сходно с ролью WUS у спорофитов цветковых. С другой стороны, экспрессия гомологов WOX, относящихся к сестринской по отношению WUS/WOX кладе в зачатках листьев плауна *Selaginella moellendorffii* и экспрессия гомологов, входящих в суперкладу T3 (или WUS/WOX) в АИ корней папоротника *Ceratopteris richardii* указывает на то, что исходной функцией ТФ WOX у спорофитов могла быть регуляция возникновения новых АИ при органогенезе (Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2019). Экспрессия ТФ из клады WUS/WOX5 в ПЗ гнетовых, а не в центральных материнских клетках, которые по положению соответствуют организующему центру цветковых, может свидетельствовать об их функциональной специфике по сравнению с WUS (Hirakawa, 2022).

Тот факт, что гомологи малых сигнальных белков CLE и их рецепторов CLAVATA отсутствуют у Charophyta, но имеются у мохообразных, плауновидных, папоротниковидных и семенных растений позволяет предположить, что данный регуляторный модуль возник у общего предка высших растений (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022). Наличие двух гомологов CLE с противоположными функциями и комплементарными доменами экспрессии у гаметофитов *M. polymorpha* и спорофитов *A. thaliana* указывает на то, что подразделение

апикальных меристем на ЦЗ и ПЗ в обеих группах отражает не только структурное, но и регуляторное сходство (Hirakawa, 2022). Возникновение многочисленных дополнительных АИ у гаметофитов *P. patens* при потере функции единственного имеющегося у мхов гомолога CLE указывает на его функциональное сходство с CLAVATA3 в меристеме цветковых (Whitewoods et al., 2018). Можно предположить, что апикальная меристема *P. patens* состоит из единственной АИ вследствие того, что у нее, в отличие от печеночников и цветковых, отсутствуют гомологи CLE40, стимулирующие деление клеток. Различия в экспрессии CLE и CLAVATA в АИ протонемы и гаметофора *P. patens* и разные последствия потери их функции для этих онтогенетических стадий позволили предположить, что CLE/CLAVATA модуль играет ключевую роль в изменении направления делений АИ при переходе от нитевидной протонемы к радиальносимметричному гаметофору (Whitewoods et al., 2018; Hirakawa et al., 2019; Nemec-Venza et al., 2022). Компоненты CLE/CLAVATA модуля выявлены также у спорофитов мохообразных, плауновидных и папоротниковидных, и, хотя сведения о том, был ли он задействован в регуляции их меристем, пока отсутствуют, предполагается, что возникновение этого регуляторного модуля у общего предка высших растений сыграло ключевую роль в преобразовании пластинчатых слоевищ водорослевых предков растений в трехмерные спорофиты (Whitewoods et al., 2018). В то же время на примере *M. polymorpha* и *P. patens* экспериментально продемонстрировано, что взаимодействие CLE/CLAVATA модуля с ТФ WOX, которое у цветковых играет ключевую роль в регуляции числа АИ в апикальной меристеме, у мохообразных еще не возникло. Предполагают, что способность взаимодействовать с модулем CLE/CLAVATA приобрели только ТФ из WUS/WOX суперклады (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024), однако в какой группе это произошло: у цветковых, голосеменных или папоротниковидных, неизвестно в отсутствие сведений о функции этого модуля у последних двух групп.

Два из четырех ключевых ТФ, регулирующих органогенез цветковых, имеются у всех высших растений; каждый из двух других присутствует хотя бы в одном из таксонов мохообразных,

плауновидных, папоротниковидных и голо-семенных (см. рис. 1). Эти факты позволяют предположить, что все четыре регулятора органогенеза возникли у общего предка всех высших растений. Экспрессия гомологов *C3HDZ* в АИ и интеркалярной меристеме гаметофора *P. patens*, а также редукция размеров гаметофоров при отсутствии дефектов в развитии листьев у мутантов с потерей их функции указывают на его роль в регуляции обеих меристем, но не органогенеза (Yip et al., 2016). *C3HDZ* экспрессируются также в АИ и интеркалярной меристеме спорофита *P. patens*. На этих данных основано предположение, что *C3HDZ* функционировали в обеих фазах жизненного цикла у общего предка всех высших растений (Floyd et al., 2006). Экспрессия гомологов *C3HDZ* как в апикальных меристемах побегов, так и в листьях у плауновидных (Floyd et al., 2006), папоротниковидных (Vasco et al., 2016) и семенных растений (Floyd et al., 2006) позволяет предположить, что они приобрели функции регуляции апикальной меристемы и органогенеза у общего предка сосудистых растений. Гены, кодирующие “фактор адаксиальности” *ARP*, а также “факторы абаксиальности” *YABBY* и *KANADI* у цветковых антагонистичны меристемспецифичным генам и никогда не экспрессируются в апикальной меристеме (Guo et al., 2008; Bowman, Smyth, 1999; Eshed et al., 2004). Сходный паттерн их экспрессии у голосеменных позволяет предположить их функциональное сходство у спорофитов всех семенных растений (Finet et al., 2016; Du et al., 2020; Zumajo-Cardona et al., 2021), а способность *KANADI M. polymorpha* восстанавливать дефекты у мутанта *A. thaliana* с потерей функции гомологичного гена указывает на их функциональное сходство у разных стадий жизненного цикла в этих группах (Briginshaw et al., 2022). Однако у плауновидных (Harrison et al., 2005; Evkaikina et al., 2017) и папоротниковидных (Harrison et al., 2005; Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019; Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020) экспрессия этих “листных регуляторов” маркирует не только зачатки листьев, но и апикальную меристему, указывая на то, что они не подавляют меристематичность клеток. Поскольку гаметофиты Marchantiophyta, спорофиты Lycopodiopsida и ряда Polypodiidae ветвятся дихотомически, предполагают, что “листные

регуляторы” изначально регулировали дихотомию, а позже эта программа была модифицирована для регуляции органогенеза (Harrison et al., 2005; Romanova et al., 2023).

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: гормональная регуляция

Фитогормон ауксин является одним из ключевых регуляторов морфогенеза, как гаметофитов, так и спорофитов, однако локализация его синтеза, градиентное распределение и действие на разные аспекты морфогенеза различаются у представителей разных групп высших растений.

Так, у гаметофитов печеночников и мхов ауксин синтезируется в АИ и стимулирует их деления, но нарушение его оттока и избыточное накопление, напротив, ингибирует апикальную меристему (Suzuki et al., 2021; 2023). Высокая концентрация ауксина также необходима для возникновения и дальнейшего функционирования АИ гаметофита Polypodiidae, а после ее возникновения происходит отток этого фитогормона в ее активно делящиеся производные (Withers et al., 2023). Таким образом, синтез и последующий базипетальный транспорт устанавливает оптимальную для функционирования АИ гаметофитов концентрацию этого фитогормона.

Ауксин синтезируется также в апикальной части спорофита мхов, но нарушение оттока, ведущее к его накоплению в АИ, в отличие от гаметофита, вызывает увеличение размеров первого и даже его ветвление (Harrison, Morris, 2018; Tomescu et al., 2014). Сходство мутантных спорофитов *Physcomitrium patens* с первыми наземными растениями спорофитной линии эволюции (например, *Cooksonia*) привело к предположению, что накопление ауксина в апикальной части зародыша стало одним из стимулов пролонгированного функционирования его АИ, возникновения новых АИ при дихотомии и привело к постепенному усложнению спорофита у общего предка высших растений (Harrison, Morris, 2018; Tomescu et al., 2014). В то же время подавление ауксином пролиферации клеток базальной меристемы спорофита антоцеротовых указывает на ее регуляторное отличие от апикальных меристем. У плауновидных блокировка полярного транспорта ауксина и его накопление в апикальной меристеме

ингибирует рост побегов, но не влияет на развитие листьев (Sanders, Langdale, 2013). Эти данные косвенно указывают на то, что ауксин у плауновидных, вероятно, синтезируется не в листьях, а в апикальной меристеме, а его последующий базипетальный транспорт обеспечивает оптимальную для ее функционирования концентрацию. Тот факт, что гомологи *ARP*, *C3H2*, *YABBY* и *KANADI*, которые у цветковых экспрессируются только при высокой концентрации ауксина, маркируют у спорофитов разных видов плауновидных и папоротниковидных не только листья, но и апикальную меристему побегов, также свидетельствует в пользу локализации синтеза ауксина в последней. Таким образом, роль ауксина в регуляции апикальной меристемы спорофитов *Lycopodiopsida* сходна с таковой в меристеме гаметофитов *Marchantiophyta* и *Bryophyta*, но отлична от регуляции меристемы спорофитов последних. Хотя экспериментально выявлено, что у спорофитов папоротниковидных ауксин, вероятно, синтезируется как в листьях, так и в апикальной меристеме, его роль в регуляции последней неизвестна (Wardlaw, 1956, 1963; Steeves, Sussex, 1989; Ma, Steeves, 1992). Необходимым условием функционирования апикальной меристемы цветковых, в отличие от мохообразных, плауновидных и папоротниковидных, является поддержание в ней низкой концентрации ауксина, которое достигается подавлением в апикальной меристеме генов, кодирующих все ключевые ферменты его биосинтеза и белки PIN, осуществляющие его полярный транспорт (Vernoux et al., 2010). Исключением является наружный слой туники, через который происходит транспорт этого фитогормона. Стоит заметить, что хотя в большинстве клеток апикальной меристемы побега цветковых *CLINOX* и ауксин антагонистичны, в наружном слое туники, а также в клетках прокамбия, через которые происходит базипетальный транспорт этого фитогормона, экспрессия *CLINOX* не подавляется (Reinhardt et al., 2003; Kuznetsova et al., 2023). Это сходно с экспрессией *CLINOX* в апикальных меристемах плауновидных и папоротниковидных, в которых, предположительно, происходит синтез ауксина. Эти данные позволяют предположить, что данный ТФ может играть роль в регуляции некоторых типов меристематических клеток и при

высокой концентрации ауксина. Потеря функции PIN, приводящая к нарушению полярного транспорта ауксина у цветковых, полностью подавляет органогенез, но не влияет на функционирование апикальной меристемы, указывая, что у них данный фитогормон утратил функцию ее регуляции (Reinhardt et al., 2003). Экспрессия гомологов PIN в наружном слое симплексной апикальной меристемы *Picea abies* (Palovaara et al., 2010) указывает на функциональное сходство этих клеток у голосеменных и цветковых, несмотря на различный способ деления, а общие с цветковыми закономерности органо- и гистогенеза — на сходную роль ауксина в регуляции этих процессов в обеих группах (Larsson et al., 2007). С другой стороны, экспрессия генов, маркирующих клетки с высокой концентрацией ауксина — *WOX5* (Nardmann et al., 2009) и *C3H2* (Floyd et al., 2006; Du et al., 2020) во всех клетках ПЗ апикальной меристемы у ряда голосеменных, может свидетельствовать о том, что высокий уровень данного фитогормона характерен для всей этой зоны, а не только для зачатков листьев. Обобщая эти факты можно предположить, что специфика экспрессии меристемспецифичных и “листных” регуляторов в апикальных меристемах у представителей разных таксонов растений обусловлена различием в распределении и роли ауксина в их апексах.

Известно, что у цветковых ТФ *CLINOX* поддерживают клетки апикальной меристемы в недифференцированном состоянии, стимулируя синтез цитокинина. Хотя спорофит *Bryophyta* представляет собой детерминированную структуру, его гомолог *CLINOX* также стимулирует синтез этого фитогормона, который, в свою очередь, стимулирует пролиферацию клеток интеркалярной (но не апикальной) меристемы (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Эти данные указывают на то, что *CLINOX*-цитокининовый модуль контролирует меристемы спорофитов как мхов, так и цветковых, на сходство в регуляции апикальных и интеркалярных меристем, а также служит основанием для гипотезы о том, что перемещение данного модуля в апикальное положение у спорофитов привело к возникновению у них открытого роста (Fouracre, Harrison, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, стали ли программы регуляции меристем гаметофитов основой при возникновении открытого роста спорофитов или апикальные меристемы последних возникли *de novo*? Приведенные в настоящей статье данные аргументируют две гипотезы. В соответствии с одной из них апикальная меристема спорофитов возникла в результате смещения интеркалярной меристемы в апикальное положение (Mishler, Churchill, 1984). Согласно другой гипотезы она появилась благодаря добавлению регуляторного модуля недетерминированности уже возникшей у спорофитов мхов, но еще кратковременно функционирующей АИ (Albert, 1999). Фрагментарность данных не позволяет сделать однозначный выбор между этими гипотезами. В то же время наличие всех основных регуляторов меристем у гаметофитов мохообразных не подтверждает *de novo* возникновение апикальной меристемы у спорофитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны старшему преподавателю кафедры ботаники СПбГУ Юрию Алексеевичу Иваненко за помощь с реконструкцией филогении растений, представленной на рис. 1, инженеру кафедры ботаники СПбГУ Петру Александровичу Романову за помощь в подготовке иллюстраций. Работа А. И. Максимовой и О. В. Войцеховской выполнялась при поддержке госзадания № 123022200048-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Albert V.A. 1999. Shoot apical meristems and floral patterning: an evolutionary perspective.— *Trends Plant Sci.* 4(3): 84–86.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac313>
- Alvarez J.M., Bueno N., Cañas R.A., Avila C., Cánovas F.M., Ordás R.J. 2018. Analysis of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX gene family in *Pinus pinaster*: new insights into the gene family evolution.— *Plant Physiol Biochem.* 123: 304–318.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.12.031>
- Ambrose B.A., Vasco A. 2016. Bringing the multicellular fern meristem into focus.— *New Phytol.* 210(3): 790–793.
<https://doi.org/10.1111/nph.13825>
- Arnoux-Courseaux M., Coudert Y. 2024. Re-examining meristems through the lens of evo-devo.— *Trends Plant Sci.* 29(4): 413–427.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants>
- Aso K., Kato M., Banks J.A., Hasebe M. 1999. Characterization of homeodomain-leucine zipper genes in the fern *Ceratopteris richardii* and the evolution of the homeodomain-leucine zipper gene family in vascular plants.— *Mol. Biol. Evol.* 16(4): 544–552.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026135>
- Banks J.A. 1999. Gametophyte development in ferns.— *Annu. Rev. Plant Biol.* 50: 163–186.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.163>
- Bartz M., Gola E.M. 2018. Meristem development and activity in gametophytes of the model fern, *Ceratopteris richardii*.— *Developmental biology.* 444(2): 107–115.
<https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2018.10.005>
- Bharathan G., Goliber T.E., Moore C., Kessler S., Pham T., Sinha N.R. 2002. Homologies in leaf form inferred from *KNOX* gene expression during development. *Science.*— 296(5574): 1858–1860.
<https://doi.org/10.1126/science.1070343>
- Bierhorst D.W. 1971. *Morphology of Vascular Plants.* New York. 560 p.
- Bower F.O. 1935. *Primitive land plants—also known as the Archegoniatae.* London. 658 p.
- Bowman J.L., Kohchi T., Yamato K.T., Jenkins J., Shu S., Ishizaki K. et al. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell.* 171(2): 287–304.e15.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Bowman J.L., Sakakibara K., Furumizu C., Dierschke T. 2016. Evolution in the cycles of life.— *Annu Rev Genet.* 50: 133–154.
<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120215-035227>
- Bowman J.L., Smyth D.R. 1999. *CRABS CLAW*, a gene that regulates carpel and nectary development in *Arabidopsis*, encodes a novel protein with zinc finger and helix-loop-helix domains.— *Development.* 126(11): 2387–2396.
<https://doi.org/10.1242/dev.126.11.2387>
- Brand U., Fletcher J.C., Hobe M., Meyerowitz E.M., Simon R. 2000. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by *CLV3* activity.— *Science.* 289(5479): 617–619.
<https://doi.org/10.1126/science.289.5479.617>
- Briginshaw L.N., Flores-Sandoval E., Dierschke T., Alvarez J.P., Bowman J.L. 2022. *KANADI* promotes thallus differentiation and FR-induced gametangioophore formation in the liverwort *Marchantia*.— *New Phytol.* 234(4): 1377–1393.
<https://doi.org/10.1111/nph.18046>
- Bruce J.G. 1979. Gametophyte of *Lycopodium digitatum*.— *Amer. J. Bot.* 66(10): 1138–1150.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06333.x>
- Bueno N., Alvarez J.M., Ordás R.J. 2020. Characterization of the KNOTTED1-LIKE HOMEBOX (KNOX) gene family in *Pinus pinaster* Ait.— *Plant Sci.* 301: 110691.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110691>

- Bueno N., Cuesta C., Centeno M.L., Ordás R.J., Alvarez J.M. 2021. *In vitro* plant regeneration in conifers: the role of WOX and KNOX gene families.— *Genes*. 12(3): 438.
<https://doi.org/10.3390/genes12030438>
- Byrne M.E., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A., Martienssen R.A. 2000. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*.— *Nature*. 408(6815): 967–971.
<https://doi.org/10.1038/35050091>
- Cammarata J., Roeder A., Scanlon M.J. 2023. The ratio of auxin to cytokinin controls leaf development and meristem initiation in *Physcomitrium patens*.— *J. of Exp B.* 74(21): 6541–6550.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erad299>
- Chickarmane V.S., Gordon S.P., Tarr P.T., Heisler M.G., Meyerowitz E.M. 2012. Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical-basal axis of the growing *Arabidopsis* shoot meristem.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 109(10): 4002–4007.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1200636109>
- Cook M.E., Graham L.E., Botha C., Lavin C.A. 1997. Comparative ultrastructure of plasmodesmata of *Chara* and selected bryophytes: toward an elucidation of the evolutionary origin of plant plasmodesmata.— *Amer. J. Bot.* 84(9): 1169–1178.
<https://doi.org/10.2307/2446040>
- Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata.— In: *Membranes: specialized functions in plants*. Cambridge. P. 471–488.
- Coudert Y., Novák O., Harrison C.J. 2019. A KNOX–Cytokinin regulatory module predates the origin of indeterminate vascular plants.— *Curr. Biol.* 29(16): 2743–2750.e5.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.083>
- Daum G., Medzihradsky A., Suzaki T., Lohmann J.U. 2014. A mechanistic framework for non cell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 111(40): 14619–14624.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1406446111>
- De Vries J., Fischer A.M., Roettger M., Rommel S., Schluepmann H., Bräutigam A., Carlsbecker A., Gould S.B. 2016. Cytokinin-induced promotion of root meristem size in the fern *Azolla* supports a shoot-like origin of euphyllophyte roots.— *New Phytol.* 209(2): 705–720.
<https://doi.org/10.1111/nph.13630>
- De Sousa e Melo F., de Sauvage F.J. 2019. Cellular plasticity in intestinal homeostasis and disease.— *Cell Stem Cell*. 24(1): 54–64.
<https://doi.org/10.1016/j.stem.2018.11.019>
- Dengler N.G. 1983. The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. I. Initiation and morphology of growth. *Amer. J. Bot.* 70(2): 181–192.
<https://doi.org/10.2307/2443262>
- Dierschke T., Flores-Sandoval E., Rast-Somssich M.I., Althoff F., Zachgo S., Bowman J.L. 2021. Gamete expression of TALE class HD genes activates the diploid sporophyte program in *Marchantia polymorpha*.— *eLife*. 10: e57088.
<https://doi.org/10.7554/eLife.57088>
- Ding B., Haudenschild J.S., Hull R.J., Wolf S., Beachy R.N., Lucas W.J. 1992. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement protein in transgenic tobacco plants.— *The Plant cell*. 4(8): 915–928.
<https://doi.org/10.1105/tpc.4.8.915>
- Ding Z., Friml J. 2010. Auxin regulates distal stem cell differentiation in *Arabidopsis* roots.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 107(26): 12046–12051.
<https://doi.org/10.1073/pnas.100067210>
- Donoghue P.C.J., Harrison C.J., Paps J., Schneider H. 2021. The evolutionary emergence of land plants.— *Curr Biol*. 31: R1281–R1298.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.038>
- Du H., Ran J., Feng Y., Wang X. 2020. The flattened and needlelike leaves of the pine family (Pinaceae) share a conserved genetic network for adaxial-abaxial polarity but have diverged for photosynthetic adaptation.— *BMC Evol Biol*. 20(1): 131.
<https://doi.org/10.1186/s12862-020-01694-5>
- Eklund D.M., Ishizaki K., Flores-Sandoval E., Kikuchi S., Takebayashi Y., ..., Bowman J.L. 2015. Auxin produced by the Indole-3-Pyruvic acid pathway regulates development and gemmae dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha*.— *The Plant cell*. 27(6): 1650–1669.
<https://doi.org/10.1105/tpc.15.00065>
- Emery J.F., Floyd S.K., Alvarez J., Eshed Y., Hawker N.P., Izhaki A., Baum S.F., Bowman J.L. 2003. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III *HD-ZIP* and *KANADI* genes.— *Curr. Biol*. 13(20): 1768–1774.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.035>
- Esau K. 1969. *Plant anatomy*. Moscow. 564 p. (In Russ.).
- Eshed Y., Izhaki A., Baum S.F., Floyd S.K., Bowman J.L. 2004. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are mediated by *KANADI* and *YABBY* activities.— *Development*. 131(12): 2997–3006.
<https://doi.org/10.1242/dev.01186>
- Evkaikina A.I., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2014. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study.— *Front Plant Sci*. 5: 31.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00031>
- Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux-Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves.— *Genome Biol. Evol.* 9(9): 2444–2460.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evx169>

- Finet C., Floyd S.K., Conway S.J., Zhong B., Scutt C.P., Bowman J.L. 2016. Evolution of the YABBY gene family in seed plants.— *Evol. Dev.* 18(2): 116–126.
<https://doi.org/10.1111/ede.12173>
- Floyd S.K., Bowman J.L. 2006. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants.— *Curr. Biol.* 16: 1911–1917.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.067>
- Floyd S.K., Bowman J.L. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants.— *Int. J. Plant Sci.* 168(1): 1–35.
<https://doi.org/10.1086/509079>
- Floyd S.K., Zalewski C.S., Bowman J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in streptophytes.— *Genetics*. 173: 373–388.
<https://doi.org/10.1534/genetics.105.054239>
- Floyd S.K., Ryan J.G., Conway S.J., Brenner E., Burris K.P., Burris J.N., ... Stevenson D.W., Neal Stewart C.Jr., Wong G.K., Bowman J.L. 2014. Origin of a novel regulatory module by duplication and degeneration of an ancient plant transcription factor.— *Mol. Phylogenet. Evol.* 81: 159–173.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.017>
- Foster A.S. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*.— *Bull. Torr. Club.* 65(8): 531–556.
<https://doi.org/10.2307/2480793>
- Foster A.S. 1939. Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*.— *Am. J. Bot.* 26(6): 372–385.
<https://doi.org/10.2307/2436837>
- Foster A.S. 1943. Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC.— *Amer. J. Bot.* 30(1): 56–73.
- Fouracre J.P., Harrison C.J. 2022. How was apical growth regulated in the ancestral land plant? Insights from the development of non-seed plants.— *Plant Physiol.* 190(1): 100–112.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac313>
- Franceschi V.R., Ding B., Lucas W.J. 1994. Mechanism of plasmodesmata formation in characean algae in relation to evolution of intercellular communication in higher plants.— *Planta*. 192: 347–358.
<https://doi.org/10.1007/BF00198570>
- Frangedakis E., Marron A.O., Waller M., Neubauer A., Tse S.W., Yue Y., Ruaud S., Waser L., Sakakibara K., Szövényi P. 2023. What can hornworts teach us? — *Front. Plant Sci.* 14: 1108027.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1108027>
- Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., Rose J.K., Scanlon M.J. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell-type shoot meristems from two ancient land plant lineages.— *New Phytol.* 207(3): 893–904.
<https://doi.org/10.1111/nph.13407>
- Friedman W.E., Moore R.C., Purugganan M.D. 2004. The evolution of plant development.— *Amer. J. Bot.* 91: 1726–1741.
<https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1726>
- Friml J., Vieten A., Sauer M., Weijers D., Schwarz H., Hamann T., Offringa R., Jürgens G. 2003. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*. 426(6963): 147–53.
<https://doi.org/10.1038/nature02085>
PMID: 14614497.
- Gifford E.M., Foster A.S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. New York. 626 p.
- Gola E. 2014. Dichotomous branching: the plant form and integrity upon the apical meristem bifurcation. *Front. Plant Sci.* 5.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00263>
- Gola E.M., Jernstedt J.A. 2011. Impermanency of initial cells in *Huperzia lucidula* (Huperziaceae) shoot apices.— *Int. J. Plant. Sci.* 172: 847–855.
<https://doi.org/10.1086/660878>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948a. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. the shoot apex.— *Am. J. Bot.* 35: 755–767.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1948.tb08146.x>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948b. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. the mature shoot.— *Am. J. Bot.* 35: 767–781.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1948.tb08147.x>
- Gunadi A., Li F.W., Van Eck J. 2022. Accelerating gametophytic growth in the model hornwort *Anthoceros agrestis*.— *Appl. Plant Sci.* 10(2): e11460.
<https://doi.org/10.1002/aps3.11460>
- Guo M., Thomas J., Collins G., Timmermans M.C.P. 2008. Direct repression of *KNOX* loci by the *ASYMMETRIC LEAVES1* complex of *Arabidopsis*.— *The Plant Cell*. 20: 48–58.
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.056127>
- Harris B.J., Clark J.W., Schrepf D., Szöllösi G.J., Donoghue P., Hetherington A.M., Williams T.A. 2022. Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants.— *Nat. Ecol. Evol.* 6: 1634–1643.
<https://doi.org/10.1038/s41559-022-01885-x>
- Harrison C.J. 2017a. Development and genetics in the evolution of land plant body plans.— *Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 372: 20150490.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0490>
- Harrison C.J. 2017b. Auxin transport in the evolution of branching forms.— *New Phytol.* 215: 545–551.
<https://doi.org/10.1111/nph.14333>
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution.— *Nature*. 434(7032): 509–514.
<https://doi.org/10.1038/nature03410>
- Harrison C.J., Langdale J.A. 2010. The developmental pattern of shoot apices in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun.— *Int. J. Plant Sci.* 171(6): 690–692.
<https://doi.org/10.1086/653134>

- Harrison C.J., Morris J.L. 2018. The origin and early evolution of vascular plant shoots and leaves.— *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 373(1739): 20160496. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0496>
- Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. *Development* 134, 881–889. <https://doi.org/10.1242/dev.001008>
- Harrison C.J., Roeder A., Meyerowitz E.M., Langdale J.A. 2009. Local cues and asymmetric cell divisions underpin body plan transitions in the moss *Physcomitrella patens*. *Curr. Biol.* 19: 461–471. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.02.050>
- Hata Y., Kyoizuka J. 2021. Fundamental mechanisms of the stem cell regulation in land plants: lesson from shoot apical cells in bryophytes.— *Plant Mol. Biol.* 107(4–5): 213–225. <https://doi.org/10.1007/s11103-021-01126-y>
- Hay A., Barkoulas M., Tsiantis M. 2004. PINning down the connections: transcription factors and hormones in leaf morphogenesis.— *Curr Opin Plant Biol.* 7(5): 575–581. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.07.007>
- Hedman H., Zhu T., von Arnold S., Sohlberg J. 2013. Analysis of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX gene family in the conifer *Picea abies* reveals extensive conservation as well as dynamic patterns.— *BMC Plant Biol.* 13: 89. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-89>
- Heinlein M., Epel B.L. 2004. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata.— *Int. Rev. Cytol.* 235: 93–164. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(04\)35003-5](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(04)35003-5)
- Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. *R2R3-MYB* gene evolution in plants, incorporating ferns into the story.— *Int. J. Plant Sci.* 182: 1–8. <https://doi.org/10.1086/710579>
- Hirakawa Y. 2022. Evolution of meristem zonation by *CLE* gene duplication in land plants.— *Nature Plants.* 8(7): 735–740. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01199-7>
- Hirakawa Y., Uchida N., Yamaguchi Y.L., Tabata R., Ishida S., Ishizaki K., Nishihama R., Kohchi T., Sawa S., Bowman J.L. 2019. Control of proliferation in the haploid meristem by CLE peptide signaling in *Marchantia polymorpha*.— *PLoS Genet.* 15: e1007997. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007997>
- Hirakawa Y., Fujimoto T., Ishida S., Uchida N., Sawa S., Kiyosue T., Ishizaki K., Nishihama R., Kohchi T., Bowman J.L. 2020. Induction of multichotomous branching by CLAVATA peptide in *Marchantia polymorpha*. *Current biology: CB.* 30(19): 3833–3840. e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.016>
- Hisanaga T., Fujimoto S., Cui Y., Sato K., Sano R., Yamaoka S., Kohchi T., Berger F., Nakajima K. 2021. Deep evolutionary origin of gamete-directed zygote activation by KNOX/BELL transcription factors in green plants.— *Elife.* 10: e57090. <https://doi.org/10.7554/eLife.57090>
- Hjortswang H.I., Sundås-Larsson A., Bharathan G., Bozhkov P.V., Arnold S., Vahala T. 2002. *KNOTTED1*-like homeobox genes of a gymnosperm, Norway spruce, expressed during somatic embryogenesis.— *Plant Physiol. Biochem.* 40: 837–843. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(02\)01445-6](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(02)01445-6)
- Hou G., Hill J.P. 2002. Heteroblastic root development in *Ceratopteris richardii* (Parkeriaceae).— *Int. J. Plant Sci.* 163: 341–351. <https://doi.org/10.1086/339156>
- Imaichi R. 2013. A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns, focusing on meristem behaviour.— *Fern Gaz.* 19 (5): 141–156.
- Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network.— *Am.J. Bot.* 94: 1911–1921. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911>
- Jackson D., Veit B., Hake S. 1994. Expression of maize *KNOTTED1* related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot.— *Development.* 120(2): 405–413. <https://doi.org/10.1242/dev.120.2.405>
- Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. 2005. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities.— *Current biology: CB.* 15(17): 1560–1565. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.07.023>
- Jones C.S., Drinnan A.N. 2009. The developmental pattern of shoot apices in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun.— *Int. J. Plant Sci.* 170: 1009–1018.
- Kato M., Akiyama H. 2005. Interpolation hypothesis for origin of the vegetative sporophyte of land plants.— *TAXON.* 54(2): 443–450. <https://doi.org/10.2307/25065371>
- Kawai J., Tanabe Y., Soma S., Ito M. 2010. Class 1 *KNOX* gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept.— *J. Plant Biol.* 53: 268–274. <https://doi.org/10.1007/s12374-010-9113-z>
- Kidston R., Lang W.H. 1920. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon mackiei*, Kidston and Lang.— *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh.* 52(03): 643–680.
- Kim J.-Y., Yuan Z., Jackson D. 2003. Developmental regulation and significance of KNOX protein trafficking in *Arabidopsis*.— *Development.* 130: 4351–4362. <https://doi.org/10.1242/dev.00618>
- Kofuji R., Hasebe M. 2014. Eight types of stem cells in the life cycle of the moss *Physcomitrella patens*.— *Curr. Opin. Plant Biol.* 17: 13–21. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.10.007>

- Kohchi T., Yamato K.T., Ishizaki K., Yamaoka S., Nishihama R. 2021. Development and molecular genetics of *Marchantia polymorpha*.— *Annu. Rev. Plant Biol.* 72: 677–702.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-082520-094256>
- Kurepa J., Smalle J.A. 2022. Auxin/Cytokinin antagonistic control of the shoot/root growth ratio and its relevance for adaptation to drought and nutrient deficiency stresses.— *Int. J. Mol. Sci.* 23(4): 1933.
<https://doi.org/10.3390/ijms23041933>
- Kuznetsova K., Efremova E., Dodueva I., Lebedeva M., Lutova L. 2023. Functional modules in the meristems: “tinkering” in action.— *Plants (Basel, Switzerland)*. 12(20): 3661.
<https://doi.org/10.3390/plants12203661>
- Larsson E., Sitbon F., Ljung K., von Arnold S. 2007. Inhibited polar auxin transport results in aberrant embryo development in Norway spruce.— *New Phytol.* 177(2): 356–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02289.x>
- Larsson E., Sitbon F., von Arnold S. 2012. Differential regulation of *Knotted1*-like genes during establishment of the shoot apical meristem in Norway spruce (*Picea abies*).— *Plant Cell. Rep.* 31(6): 1053–1060.
<https://doi.org/10.1007/s00299-011-1224-6>
- Li F.W., Nishiyama T., Waller M., Frangedakis E., Keller J., Li Z., ..., Szövényi P. 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts.— *Nat. Plants*. 6: 259–272.
<https://doi.org/10.1038/s41477-020-0618-2>
- Ligrone R., Duckett J.G. 1998. Development of the leafy shoot in *Sphagnum* (Bryophyta) involves the activity of both apical and subapical meristems.— *New Phytol.* 140(3): 581–595.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00297.x>
- Long J.A., Moan E.I., Medford J.I., Barton, M.K. 1996. A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the *STM* gene of *Arabidopsis*.— *Nature*. 379: 66–69.
<https://doi.org/10.1038/379066a0>
- Ma Y., Steeves T.A. 1992. Auxin effects on vascular differentiation in ostrich fern.— *Annals of Botany*. 70(3): 277–282.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088470>
- Maksimova (Evkaikina) A.I., Berke L., Salgado M.G., Klimova E.A., Pawlowski K., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2021. What can the phylogeny of class I KNOX genes and their expression patterns in land plants tell us about the evolution of shoot development? — *Bot. J. Linn. Soc.* 195: 254–280.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa088>
- Manuela D., Xu M. 2020. Juvenile leaves or adult leaves: determinants for vegetative phase change in flowering plants.— *Int. J. Mol. Sci.* 21(24): 9753.
<https://doi.org/10.3390/ijms21249753>
- Mazur E., Kulik I., Hajný J., Friml J. 2020. Auxin canalization and vascular tissue formation by *TIR1*/*AFB*-mediated auxin signaling in *Arabidopsis*.— *New Phytol.* 226(5): 1375–1383.
<https://doi.org/10.1111/nph.16446>
- McConnell J.R., Emery J., Eshed Y., Bao N., Bowman J., Barton M.K. 2001. Role of *PHABULOSA* and *PHAVOLUTA* in determining radial patterning in shoots.— *Nature*. 411: 709–713.
<https://doi.org/10.1038/35079635>
- Mishler B.D., Churchill S.P. 1984. A cladistic approach to the phylogeny of the “Bryophytes”.— *Brittonia*. 36: 406–424.
<https://doi.org/10.2307/2806602>
- Miwa H., Kinoshita A., Fukuda H., Sawa S. 2009. Plant meristems: *CLAVATA3/ESR*-related signaling in the shoot apical meristem and the root apical meristem.— *J. Plant Res.* 122(1): 31–39.
<https://doi.org/10.1007/s10265-008-0207-3>
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S. et al. 2018. The timescale of early land plant evolution.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 115: 2274–2283.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Nakata M., Matsumoto N., Tsugeki R., Rikirsch E., Laux T., Okada K. 2012. Roles of the middle domain-specific WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN genes in early development of leaves in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 24: 519–535.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.092858>
- Nardmann J., Reisewitz P., Werr W. 2009. Discrete shoot and root stem cell-promoting WUS/WOX5 functions are an evolutionary innovation of angiosperms.— *Mol. Biol. Evol.* 26(8): 1745–1755.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp084>
- Nardmann J., Werr W. 2012. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns.— *Plant Mol. Biol.* 78: 123–134.
<https://doi.org/10.1007/s11103-011-9851-4>
- Nardmann J., Werr W. 2013. Sympleiomorphies in the WUSCHEL clade suggest that the last common ancestor of seed plants contained at least four independent stem cell niches.— *New Phytol.* 199(4): 1081–1092.
<https://doi.org/10.1111/nph.12343>
- Naumenko A.N., Romanova M.A. 2008. Apical morphogenesis of *Psilotum nudum* (Psilotaceae) and *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae).— *Vestn. SPb Univ.* 3(2): 15–27 (In Russ.).
- Nemec-Venza Z., Madden C., Stewart A., Liu W., Novák O., Pěnčík A., Cuming A.C., Kamisugi Y., Harrison C.J. 2022. *CLAVATA* modulates auxin homeostasis and transport to regulate stem cell identity and plant shape in a moss.— *New Phytol.* 234(1): 149–163.
<https://doi.org/10.1111/nph.17969>
- Newman I.V. 1965. Pattern in the meristems of vascular plants: III. Pursuing the patterns in the apical

- meristem where no cell is a permanent cell. — J. Linn. Soc. Lond. Bot. 59: 185–214.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1965.tb00057.x>
- Nimchuk Z.L., Tarr P.T., Ohno C., Qu X., Meyero-witz E.M. 2011. Plant stem cell signaling involves ligand-dependent trafficking of the CLAVATA1 receptor kinase. — Curr. Biol. 21: 345–352.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.039>
- Palovaara J., Hallberg H., Stasolla C., Luit B., Hakman I. 2010. Expression of a gymnosperm *PIN* homologous gene correlates with auxin immunolocalization pattern at cotyledon formation and in demarcation of the procambium during *Picea abies* somatic embryo development and in seedling tissues. — Tree physiology. 30(4): 479–489.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp126>
- Paolillo D.J. 1963. The developmental anatomy of *Isoetes*. Urbana. 130 p.
- Pham T., Sinha N. 2003. Role of *KNOX* genes in shoot development of *Welwitschia mirabilis*. — Int. J. Plant Sci. 164(3): 333–343.
<https://doi.org/10.1086/374189>
- Pi L., Aichinger E., van der Graaff E., Llavata-Peris C.I., Weijers D., Hennig L., Groot E., Laux T. 2015. Organizer-derived WOX5 signal maintains root columella stem cells through chromatin-mediated repression of *CDF4* expression. — Dev. Cell. 33(5): 576–588.
<https://doi.org/10.1016/j.devcel.2015.04.024>
- Plackett A., Di Stilio V.S., Langdale J.A. 2015. Ferns: the missing link in shoot evolution and development. — Front. Plant Sci. 6: 972.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00972>
- Prigge M., Clark S. 2006. Evolution of the class III HD-Zip gene family in land plants. — Evol. Dev. 8(4): 350–361.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00107.x>
- Puttick M.N., Morris J.L., Williams T.A., Cox C.J., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman C.H., Schneider H., Pisani D., Donoghue P.C.J. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. — Curr. Biol. 28(5): 733–745.e2.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.063>
- Reinhardt D., Pesce E.R., Stieger P., Mandel T., Baltensperger K., Bennett M., Traas J., Friml J., Kuhlemeier C. 2003. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. — Nature. 426: 255–260.
<https://doi.org/10.1038/nature02081>
- Richards S., Wink R.H., Simon R. 2015. Mathematical modelling of WOX5- and CLE40-mediated columella stem cell homeostasis in *Arabidopsis*. — J. of Exp. B. 66: 5375–5384.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv257>
- Romani F., Reinheimer R., Florent S.N., Bowman J.L., Moreno J.E. 2018. Evolutionary history of HOMEODOMAIN LEUCINE ZIPPER transcription factors during plant transition to land. — New Phytol. 219(1): 408–421.
<https://doi.org/10.1111/nph.15133>
- Romanova M.A., Borisovskaya G.M. 2004. Principles of structural organization of the vegetative body in ferns: ontogenetic approach. — Bot. Zhurn. 89 (5): 705–717 (In Russ.).
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Bortnikova N.A. 2023. Structural and regulatory aspects of morphogenesis in *Equisetum sylvaticum* and *Equisetum fluviatile* and the issue of homology of leaves of horsetails and other ferns. — Bot. Zhurn. 108(8): 785–820.
- Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. — Fern Gaz. 17: 204.
- Romanova M.A., Naumenko A.N., Evkaikina A.I. 2010. Peculiarities of apical morphogenesis in different taxa of non-seed plants. — Vestn. of SPb Univ. 3(3): 29–41 (In Russ.).
- Romanova M.A., Yakovleva O.V., Maximova A.I., Ivanova A.N., Domashkina V.V. 2022. Structure of shoot apical meristems and peculiarities of ultrastructure of their cells in lycophytes and ferns. — Bot. Zhurn. 107(9): 65–85 (In Russ.).
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2023. All together now: cellular and molecular aspects of leaf development in lycophytes, ferns, and seed plants. — Front. Ecol. Evol. 11: 1097115.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1097115>
- Romanova M.A., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2021. *YABBY* genes in the development and evolution of land plants. — Int. J. Mol. Sci. 22(8): 4139.
<https://doi.org/10.3390/ijms22084139>
- Sakakibara K., Nishiyama T., Deguchi H., Hasebe M. 2008. Class 1 *KNOX* genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development. 10(5): 555–566. — Evol. Dev. 10(5): 555–566.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00271.x>
- Sakakibara K., Reisewitz P., Aoyama T., Friedrich T., Ando S., Sato Y. 2014. *WOX13*-like genes are required for reprogramming of leaf and protoplast cells into stem cells in the moss *Physcomitrella patens*. — Development. 141(8): 1660–1670.
<https://doi.org/10.1242/dev.097444>
- Sanders H.L., Langdale J.A. 2013. Conserved transport mechanisms but distinct auxin responses govern shoot patterning in *Selaginella kraussiana*. — New Phytol. 198(2): 419–428.
<https://doi.org/10.1111/nph.12183>
- Sano R., Juárez C.M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J.A., Hasebe M. 2005. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems. — Evol. Dev. 7: 69–78.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2005.05008.x>

- Sarkar A.K., Luijten M., Miyashima S., Lenhard M., Hashimoto T., Nakajima K., Scheres B., Heidstra R., Laux T. 2007. Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers. — *Nature*. 446: 811–814.
<https://doi.org/10.1038/nature05703>
- Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. 1999. *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. — *Genes Dev*. 13(3): 1079–1088.
<https://doi.org/10.1101/gad.13.9.1079>
- Schlegel J., Denay G., Wink R., Pinto K.G., Stahl Y., Schmid J., Blümke P., Simon R.G. 2021. Control of *Arabidopsis* shoot stem cell homeostasis by two antagonistic CLE peptide signalling pathways. — *eLife* 10. e70934.
<https://doi.org/10.7554/eLife>
- Schoof H., Lenhard M., Haecker A., Mayer K.F., Jürgens G., Laux T. 2000. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes. — *Cell*. 100(6): 635–644.
[https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)80700-x](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)80700-x)
- Shi B., Vernoux T. 2019. Patterning at the shoot apical meristem and phyllotaxis. — *Curr. Top. Dev. Biol.* 131: 81–107.
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.003>
- Siegfried K.R., Eshed Y., Baum S.F., Otsuga D., Drews G.N., Bowman J.L. 1999. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development* 126(18): 4117–4128.
<https://doi.org/10.1242/dev.126.18.4117>
- Skupchenko V.B., Ladanova N.V. 1984. The development of *Picea obovata* (Pinaceae) needles. — *Bot. Zhurn.* 69(7): 203–206 (In Russ.).
- Snipes S.A., Rodriguez K., DeVries A.E., Miyawaki K.N., Perales M., Xie M., Reddy G.V. 2018. Cytokinin stabilizes WUSCHEL by acting on the protein domains required for nuclear enrichment and transcription. — *PLoS genet.* 14(4): e1007351.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007351>
- Spencer V., Venza Z.N., Harrison C.J. 2021. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. *Evol. Dev.* 23: 174–196.
<https://doi.org/10.1111/ede.12350>
- Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. Patterns in plant development. Cambridge University Press. 15: 388 p.
- Sterling J.S. 1984. The structure of the apical meristem of *Isoetes engelmannii*, *I. riparia* and *I. macrospora* (Isoetales). — *Bot. J. Linn. Soc.* 89(1): 77–84.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1984.tb01001.x>
- Stevenson D.W. 1976. The cytohistological and cytohistochemical zonation of the shoot apex of *Botrychium multifidum*. — *Am. J. Bot.* 63(6): 852–856.
<https://doi.org/10.2307/2442045>
- Sundås-Larsson A., Svenson M., Liao H., Engström P. 1998. A homeobox gene with potential developmental control function in the meristem of the conifer *Picea abies*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95(25): 15118–15122.
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.25.15118>
- Suzuki H., Kato H., Iwano M., Nishihama R. 2023. Auxin signaling is essential for organogenesis but not for cell survival in the liverwort *Marchantia polymorpha*. — *The Plant Cell*. 35(3): 1058–1075.
<https://doi.org/10.1093/plcell/koac367>
- Suzuki H., Kohchi T., Nishihama R. 2021. Auxin biology in bryophyta: a simple platform with versatile functions. — *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 13(3): a040055.
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a040055>
- Swentowsky K.W. 2024. A bushel of *WUSCHEL* is too much: uncovering the role of cytokinin cis-regulatory elements in the maize *WUSCHEL* promoter. — *Plant Physiol.* 194(4): 2183–2184.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac016>
- Szövényi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. — *Curr Top Dev Biol.* 131: 1–34.
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.005>
- Tilney L.G., Cooke T.J., Connelly P.S., Tilney M.S. 1990. The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes. — *Development*. 110(4): 1209–1221.
<https://doi.org/10.1242/dev.110.4.1209>
- Timmermans M.C., Hudson A., Becraft P.W., Nelson T. 1999. ROUGH SHEATH2: a Myb protein that represses knox homeobox genes in maize lateral organ primordia. — *Science*. 284: 151–153.
<https://doi.org/10.1126/science.284.5411.151>
- Tomescu A.M.F., Escapa I.H., Rothwell G.W., Elgorriaga A., Cúneo N.R. 2017. Developmental programmes in the evolution of *Equisetum* reproductive morphology: a hierarchical modularity hypothesis. — *Ann. Bot.* 119: 489–505.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw273>
- Tomescu A.M.F., Wyatt S.E., Hasebe M., Rothwell G.R. 2014. Early evolution of the vascular plant body plan — the missing mechanisms. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 17(1): 126–136.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.016>
- Tooke F., Battey N. 2003. Models of shoot apical meristem function. — *New Phytol.* 159(1): 37–52.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00803.x>
- Tsiantis M., Schneeberger R., Golz J.F., Freeling M., Langdale J.A. 1999. The maize *rough sheath2* gene and leaf development programs in monocot and dicot plants. — *Science*. 284: 154–156.
<https://doi.org/10.1126/science.284.5411.154>
- Tsuda K., Ito Y., Sato Y., Kurata N. 2011. Positive auto-regulation of a *KNOX* gene is essential for shoot apical meristem maintenance in rice. — *The Plant cell*. 23(12): 4368–4381.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.090050>

- Tsukaya H. 2021. The leaf meristem enigma: the relationship between the plate meristem and the marginal meristem. *Plant Cell* 33: 3194–3206. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab190>
- Vasco A., Ambrose B.A. 2020. Simple and divided leaves in ferns: exploring the genetic basis for leaf morphology differences in the genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae).— *Int. J. Mol. Sci.* 21(15): 5180. <https://doi.org/10.3390/ijms21155180>
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. 2013. The evolution, morphology and development of fern leaves.— *Front Plant Sci.* 4: 345. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1941.tb01096.x>
- Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: class III HD-Zips in ferns and lycophytes.— *New Phytol.* 212(3): 745–758. <https://doi.org/10.1111/nph.14075>
- Vernoux T., Besnard F., Traas J. 2010. Auxin at the shoot apical meristem.— *Cold Spring Harb. Perspect Biol.* 2(4): a001487. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001487>
- Wada M. 2008. Photoresponses in fern gametophytes.— *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes* (1st edn.). Cambridge. P. 3–48.
- Waites R., Selvadurai H.R., Oliver I.R., Hudson A. 1998. The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorso-ventrality of lateral organs in *Antirrhinum*.— *Cell* 93(5): 779–789. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)81439-7](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)81439-7)
- Wan T., Liu Z.-M., Li L.-F., Leitch A.R., Leitch I.J., Lohaus R., ..., Wang X.-M. 2018. A genome for gnetophytes and early evolution of seed plants.— *Nature Plants* 4: 82–89. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0097-2>
- Wardlaw C.W. 1956. Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXIV. On the shoot apex of the bird's nest fern, *Asplenium nidus* L.— *Ann. Bot. N.S.* 20: 363–374.
- Wardlaw C.W. 1963. Experimental studies of the sporophytes of ferns.— *J. Linn. Soc., Bot.* 8: 385–400.
- Wegner L., Ehlers K. 2024. Plasmodesmata dynamics in bryophyte model organisms: secondary formation and developmental modifications of structure and function.— *Planta* 260(2): 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-024-04476-1>
- Whitewoods C.D. 2021. Evolution of CLE peptide signalling.— *Semin. Cell Dev. Biol.* 109: 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.04.022>
- Whitewoods C.D., Cammarata J., Venza Z.N., Sang S., Crook A.D., Harrison C.J. 2018. *CLAVATA* was a genetic novelty for the morphological innovation of 3D growth in land plants.— *Curr Biol.: CB*, 30(13): 2645–2648. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.015>
- Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N. et al. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111(45): E4859–E4868. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>
- Winther J.L., Friedman W.E. 2008. Arbuscular mycorrhizal associations in Lycopodiaceae.— *New Phytol.* 177(3): 790–801. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02276.x>
- Withers K.A., Kvamme A., Youngstrom C.E., Yarvis R.M., Orpano R., Simons G.P., Irish E.E., Cheng C.L. 2023. Auxin involvement in *Ceratopteris* gametophyte meristem regeneration.— *Int. J. Mol. Sci.* 24(21): 15832. <https://doi.org/10.3390/ijms242115832>
- Wu C.C., Li F.W., Kramer E.M. 2019. Large-scale phylogenomic analysis suggests three ancient superclades of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX transcription factor family in plants.— *PLoS One* 14(10): e0223521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223521>
- Wu X., Liu X., Zhang S., Zhou Y. 2023. Cell division and meristem dynamics in fern gametophytes.— *Plants* 12(1): 209. <https://doi.org/10.3390/plants12010209>
- Yadav R.K., Perales M., Gruel J., Girke T., Jönsson H., Reddy G.V. 2011. WUSCHEL protein movement mediates stem cell homeostasis in the *Arabidopsis* shoot apex.— *Genes. Dev.* 25: 2025–2030. <https://doi.org/10.1101/gad.17258511>
- Yip H.K., Floyd S.K., Sakakibara K., Bowman J.L. 2016. Class III HD-Zip activity coordinates leaf development in *Physcomitrella patens*.— *Dev. Biol.* 419(1): 184–197. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.01.012>
- Youngstrom C.E., Geadelmann L.F., Irish E.E., Cheng C.L. 2019. A fern *WUSCHEL-RELATED HOMEBOX* gene functions in both gametophyte and sporophyte generations.— *BMC Plant Biol.* 19(1): 416. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1991-8>
- Youngstrom C.E., Withers K.A., Irish E.E., Cheng C.L. 2022. Vascular function of the T3/modern clade WUSCHEL-Related HOMEBOX transcription factor genes predate apical meristem-maintenance function.— *BMC plant biology* 22(1): 210. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03590-0>
- Zhang T.Q., Lian H., Zhou C.M., Xu L., Jiao Y., Wang J.W. 2017. A two-step model for *de novo* activation of *WUSCHEL* during plant shoot regeneration.— *Plant Cell* 29(5): 1073–1087. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00863>
- Zumajo-Cardona C., Ambrose B.A. 2020. Phylogenetic analyses of key developmental genes provide insight into the complex evolution of seeds. *Mol Phylogenet Evol.*— 147: 106778. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106778>

- Zumajo-Cardona C., Little D.P., Stevenson D., Ambrose B.A. 2021. Expression analyses in *Ginkgo biloba* provide new insights into the evolution and development of the seed.— Sci. Rep. 11(1): 21995. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01483-0>
- Zumajo-Cardona C., Vasco A., Ambrose B.A. 2019. The evolution of the KANADI gene family and leaf development in lycophytes and ferns.— Plants. 8(9): 313. <https://doi.org/10.3390/plants8090313>

ORIGIN AND EVOLUTION OF APICAL GROWTH IN HIGHER PLANTS

M. A. Romanova^{a, #}, V. V. Domashkina^{a, b}, A. I. Maksimova^b, O. V. Voitsekhovskaja^b

^aSt. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bKomarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: m.romanova@spbu.ru

The article is devoted to the analysis of the structure, putative function and molecular genetic regulation of the apical meristems in gametophytes and sporophytes of higher plants within the framework of the question about the origin and evolution of their apical growth. The presence of several AIs and secondary plasmodesmata in the apical meristems of gametophytes of Anthocerotophyta and Marchantiophyta and in the sporophytes of Lycopodiales and Isoetales (Lycopodiopsida) indicates that the mechanism of post-cytokinetic plasmodesmata formation that enabled the evolutionary emergence of the simplex apical meristem might have arisen in the last common ancestor of higher plants. The reversion to the monoplex “algal” type of the apical meristem most likely occurred independently in the gametophytes of Bryophyta and the sporophytes of Selaginellales and Polypodiopsida as a consequence of the putative loss of this mechanism. Presence of intercalary zone of proliferating cells in the sporophytes of all bryophytes suggests that a multicellular intercalary meristem was ancestral for the diploid generation of higher plants while the transient apical meristem of the embryo of mosses could have arisen as a result of co-option and modification of the programs regulating the apical meristem of gametophytes. Among the key regulators of apical meristems, only C1KNOX transcription factors (TFs) seem to be sporophyte-specific. Presumably, they have initially regulated the delay of meiosis and diffuse cell proliferation of the ancestral multicellular sporophyte. Whereat they could control the newly evolved intercalary meristem, and the subsequent shift of their expression to the apical pole of the embryo played a key role in the emergence of the apical meristem in sporophytes. Although homologs of WOX transcription factors in bryophytes belong to the T1 superclade that is most distantly related to the T3 (or WUS) superclade of key regulators of the shoot apical meristem of angiosperms, they regulated the apical meristem in gametophytes of liverworts as their counterparts from T3 clade. Expression of WOX homologues, that are phylogenetically more close to WUS, in leaf primordia of lycophytes and root primordia of ferns suggests that the ancestral role of these TFs in sporophytes was the control of organ initiation. Presumably the role of the organizer of the apical meristem arose only in the WUS/WOX5 clade of the T3WOX superclade. Contradictory data on expression of WOX homologs in different gymnosperms do not allow to judge whether members of WUS/WOX5 clade already gained the function of the “organizer” of the shoot apical meristem in the common ancestor of seed plants or only in angiosperms. As the components of the CLE/CLAVATA module are present in the genomes and transcriptomes of the gametophytes of bryophytes and sporophytes of lycophytes, ferns and seed plants, most likely this regulatory module has evolved in the common ancestor of higher plants. Components of this module are shown to have similar functions in the regulation of apical meristems in bryophytes and angiosperms. However they have significant difference between two groups: in the latter CLE/CLAVATA module maintains the apical meristem through a feedback loop with WUS TF, while in the former this module does not interact with WOX homologs. Presence of at least two out of four of regulators of leaf development (ARP, C3HDZ, YABBY and KANADI) in hornworts, liverworts and mosses and presence of all four regulators in all bryophytes together suggests that they all were already present in the last common ancestor of land plants. These data also indicate that the apical meristems of bryophyte gametophytes have already evolved the regulatory prerequisites for organogenesis.

In sporophytes of lycophytes and ferns all the above mentioned regulators are expressed not only in primordia of lateral organs, but also in the shoot apical meristem. Together with the fact that lycophytes and some ferns have dichotomous branching, these data suggest that the program of lateral organs formation in the apical meristem could have evolved as a result of modification of the shoot dichotomy program. Presumably, the functional specificity of the same regulators in different taxa reflects the differences in the distribution and putative action of phytohormone auxin.

Keywords: apical meristem, gametophyte, sporophyte, plasmodesmata, transcription factors

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Yuri Ivanenko, Senior Lecturer at the Department of Botany at St. Petersburg State University, for his help with the reconstruction of plant phylogeny presented in Fig. 1, and to Petr Aleksandrovich Romanov, engineer at

the Department of Botany at St. Petersburg State University, for his help in preparing the illustrations. The work of Anastasija Igorevna Maksimova and Olga Vladimirovna Voitsekhovskaja was carried out within the framework of the state assignment No. 123022200048-0.

MYCORRHIZAL COLONIZATION OF ROOT CORTEX WATER STORAGE CELLS OF EPIPHYTIC ORCHIDS

© 2025 N. Bibikov^{a, #}, E. Voronina^a, A. Eskov^a, M. Ignatov^{a, b}

^a*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234, Russia*

^b*Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia*

[#]*e-mail: bibik0808@mail.ru*

Received 17.10.2024

Revised 08.11.2024

Accepted 17.12.2024

In contrast to terrestrial species, epiphytic orchids possess water storage elements as an adaptation to dry habitats. Tracheoidal elements are present in roots and are involved in the interaction with mycorrhizal fungi, which colonize orchid roots obligately. Lignified water storage cells are located in the cortex and perform the functional role of water storage. Among the lignified exodermis cells, thin-walled passage cells are present. These elements are essential for the exchange of water between the root and the environment. This study supports existing data indicating that passage cells are the only exodermis cells through which fungal hyphae can pass. It also presents evidence of water storage cells being colonized by mycorrhizal fungi and shows that lignified elements of cortex are less conducive to peloton formation than thin-walled cortex cells.

Keywords: orchid mycorrhiza, water storage cells, root, epiphytic orchids

DOI: 10.31857/S0006813625010037, **EDN:** EMPHRF

Two major ecological groups of orchids, namely epiphytic and terrestrial, exhibit distinct ecological strategies and adaptations to the conditions they inhabit. Epiphytic orchids inhabit water-depleted conditions and possess certain anatomical elements that control water uptake. Epiphytic orchids possess a specific anatomical structure, the water storage cells (WSCs), which are found in the cortex of pseudobulbs, leaves, stems and roots. These lignified tracheoidal elements with secondary wall thickenings serve a function of water storage (Olatunji, Nengim, 1980; Balachandar et al., 2019, Li, Zhang, 2019; Ramesh et al., 2020). Another water-controlling structure located in the root is the exodermis, which is composed of cells with lignified walls. Among these cells, non-lignified passage cells (PCs) can be distinguished from exodermal cells by their size and shape (Porembski, Barthlott, 1988). Lignification is a defining feature of water-controlling elements in the cortex and exodermis, which can be clearly identified using fluorescence and confocal microscopy. A variety of commercially

available stains are employed to differentiate between weakly and strongly lignified cells. Among these, alkaloid berberine has been demonstrated to yield optimal results (Brundrett et al., 1988; Joca et al., 2020).

The roots of epiphytic orchids are flattened from the abaxial side that provides plant's attachment to the substrate (Tay et al., 2021) and remains the point of fungal hyphae penetration into the root. All orchids are fully or partly dependent on fungal nutrition which is a supplementary or alternative to photosynthesis energy source for these plants (Cameron et al., 2008), and fungal communities associated with species of different strategies may differ drastically (Xing et al., 2019; Petrolli et al., 2021).

Fungal colonization of epiphytic orchid roots initiates by penetration of root hairs and velamen, which contains hyphae of both mycorrhizal and endophytic fungi. Exodermis appears to act as a control point for hyphal penetration. It has been

demonstrated that endophytes remain in the velamen, while mycorrhizal fungi pass through the exodermis (Pujasatria et al., 2022). Exodermal cells possess \cap -shaped cell wall thickenings and are unable to be colonized by mycorrhizal fungi. Exodermal cells are interspersed with thin-walled passage cells through which fungal hyphae reach the cortex (Porembski, Barthlott, 1988; Chomicki et al., 2014). PCs possess a function of water exchange between the root and the external environment, occur in exodermis and endodermis of various vascular plant taxa, including legumes and arbuscular mycorrhizal species and hence control hyphal growth in different types of plant-microbial endosymbiosis (Holbein et al., 2021). Nevertheless, PCs represent a vulnerability in plant mechanical defense, rendering plants susceptible to fungal pathogens that penetrate the exodermis in a manner analogous to mycorrhizal fungi (Koyyappurath et al., 2015).

Fungal colonization of root cortex is followed by formation of hyphal coils — pelotons inside cortex cells and massive colonization area occurs from the abaxial side. The cortex is composed of thin-walled cells and WSCs that possess secondary cell wall thickenings. Functional and structural heterogeneity of the epiphytic orchid root cortex prompts the question of whether the growth of fungal hyphae within the cortex is somehow controlled. The possibility of interaction between fungal hyphae and WSCs remains unclear. Presence of piths in WSCs secondary cell wall thickenings and ability of OM fungi to degrade lignin (Kohler et al., 2015; Miyauchi et al., 2020) suggest that WSCs may be colonized. The objective of this study was to investigate the rate of WSCs mycorrhizal colonization in order to shed light on the functions of these elements in mycorrhizal symbiosis.

MATERIALS AND METHODS

Samples of epiphytic orchids belonging to subfamily Epidendroideae were collected from Cát Tiên National Park, Vietnam in October 2015 and stored in 70% ethanol. Roots attached to phorophyte branches (substrate roots) were separated from plants and studied.

Hand-made sections of substrate roots were observed under Axioscop 40 FL fluorescence microscope with AxioCam (Carl Zeiss, Germany)

using a 365 nm laser and Olympus FV-1000 laser confocal scanning microscope using a combination of 405 and 473 nm lasers with 0,01% berberine staining (berberine hemisulfate, Sigma-Aldrich) (Brundrett et al., 1988). A series of images was captured and subsequently merged into a single, three-dimensional image, or Z-stack, in order to obtain a comprehensive representation of the details within the image. The proportion of colonized WSCs and thin-walled cortex cells in the area of extensive fungal colonization was quantified.

RESULTS

Eight samples of epiphytic orchids were collected from phorophyte branches in Cát Tiên National Park. The samples included three plants belonging to the genera *Gastrochilus*, *Dendrobium*, and *Thrixspermum* and 5 plants belonging to unidentified genera of subfamily Epidendroideae.

Root and mycorrhiza anatomy of studied species

Substrate roots of all studied species exhibit a clearly distinguishable flattened abaxial side which is attached to the substrate (Fig. 1A). The velamen comprises two or more cell layers with root hairs. Exodermis consists of lignified cells elongated along longitudinal axis with \cap -shaped thickenings, among which non-lignified PCs of different size are present (Fig. 1B). The cortex is composed of two cell types: thin-walled cortex cells and lignified WSCs (Fig. 1A). Central part of the root is represented by the stele, which is separated from the cortex by the endodermis (Fig. 1A).

Fungal hyphae are present in root hairs and velamen on the abaxial side and exhibit irregular growth along the root axis (Fig. 1B, D). Cortex cells and WSCs contain functioning pelotons with hyphal structure or degraded pelotons lacking observable hyphae (Fig. 1A—C). Neither endodermis nor stele are colonized.

Structure and colonization of water storage cells

WSCs can be distinguished from non-lignified cortex cells on sections under berberine staining (Brundrett et al., 1988) and can be found in roots of all studied plants. The fluorescence of pelotons in WSCs is brighter than that of pelotons in thin-walled cells (Fig. 2).

At least six sections of each plant were examined for calculation. The proportion of colonized

thin-walled cortex cells and colonized WSCs was calculated in the area of massive colonization in order to demonstrate the difference in colonization rate between lignified and non-lignified cortex cells. For each sample either longitudinal or transverse sections were analyzed (Table 1, Fig. 3).

The mean share of colonized WSCs ranges from 1.6% (*Gastrochilus* sp.) to 11.9% (*Thrixspermum* sp.). Significant difference between shares of colonized WSCs and thin-walled cells (Student's t-test p -value < 0.01 for all samples) indicates that WSCs are colonized less frequently than cortex cells.

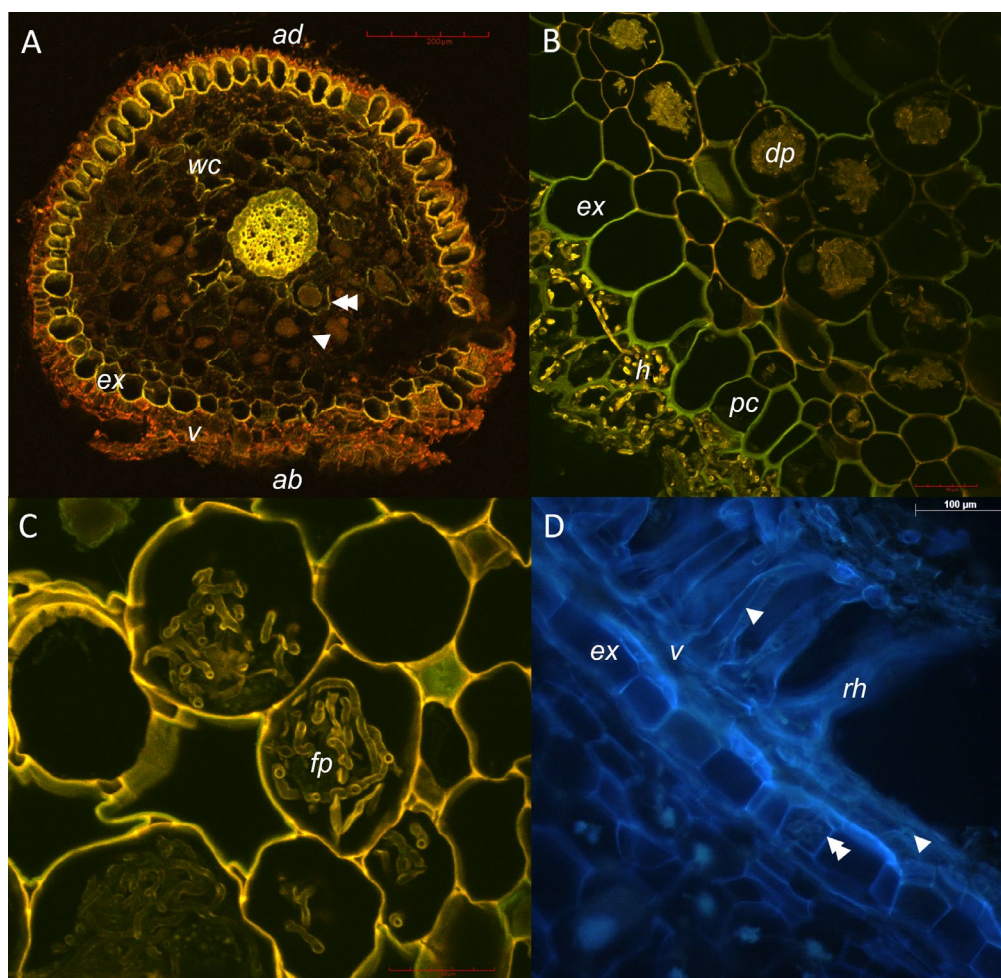


Fig. 1. Anatomy of fungal colonization in substrate roots of epiphytic orchids.

A — *Thrixspermum* sp. root on transverse section (*ab* — abaxial side, *ad* — adaxial side, *v* — velamen, *ex* — exodermis, *wc* — water storage cell, arrowheads point at colonized cortex cell, double arrowheads point at colonized WSC); B — root of *Epidendroideae* gen. sp. 4 on transverse section (*h* — fungal hyphae in velamen, *ex* — exodermis, *pc* — passage cell, *dp* — degraded peloton); C — root of *Epidendroideae* gen. sp. 4 on transverse section (*fp* — intact peloton); D — root of *Epidendroideae* gen. sp. 4 from abaxial side on longitudinal section (*rh* — root hair, *v* — velamen, *ex* — exodermis, arrowheads point at fungal hyphae in root hair and velamen, double arrowheads point at colonized PCs). Scale bars: A — 200 µm, B — 50 µm, C — 40 µm, D — 100 µm.

Рис. 1. Анатомия грибной колонизации субстратных корней эпифитных орхидных. А — поперечный срез корня *Thrixspermum* sp. (*ab* — абаксиальная сторона, *ad* — адаксиальная сторона, *v* — веламен, *ex* — экзодерма, *wc* — водозапасающая клетка, стрелки указывают на колонизированные клетки кортекса, двойные стрелки указывают на колонизированные водозапасающие клетки); В — поперечный срез корня *Epidendroideae* gen. sp. 4 (*h* — грибные гифы в веламене, *ex* — экзодерма, *pc* — пропускная клетка, *dp* — лизированный пелотон); С — поперечный срез корня *Epidendroideae* gen. sp. 4 (*fp* — интактный пелотон); D — продольный срез корня *Epidendroideae* gen. sp. 4, абаксиальная сторона (*rh* — корневой волосок, *v* — веламен, *ex* — экзодерма, стрелки указывают на грибные гифы в корневом волоске и веламене, двойные стрелки указывают на колонизированные пропускные клетки. Масштабные линейки: А — 200 мкм, В — 50 мкм, С — 40 мкм, D — 100 мкм.

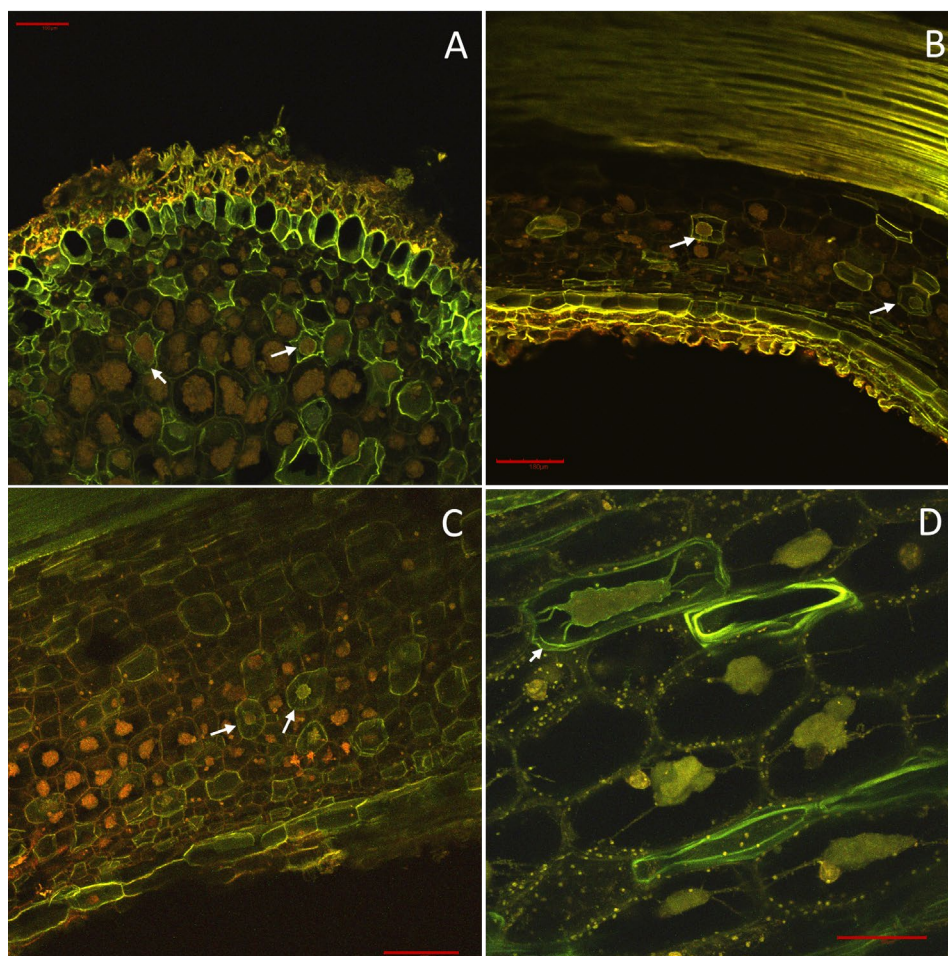


Fig. 2. Confocal images of colonized water storage cells in roots of studied plants.

A — Epidendroideae gen. sp. 3; B — Epidendroideae gen. sp. 4; C — Epidendroideae gen. sp. 5; D — *Thrixspermum* sp. Arrows point at WSCs with fungal pelotons. Scale bars: A — 100 μm ; B — 180 μm , C — 200 μm , D — 60 μm .

Рис. 2. Конфокальные изображения колонизированных водозапасающих клеток в корнях изучаемых растений. А — Epidendroideae gen. sp. 3; В — Epidendroideae gen. sp. 4; С — Epidendroideae gen. sp. 5; D — *Thrixspermum* sp. Стрелки указывают на водозапасающие клетки с грибными пелотонами. Масштабные линейки: А — 100 μm ; В — 180 μm , С — 200 μm , D — 60 μm .

Table 1. Analyzed sections and shares of colonized cortex cells

Таблица 1. Исследуемые срезы и доля колонизированных клеток кортекса

Name	Sample	Section	Colonized WSCs,%	Colonized thin-walled cells,%
Ep1	Epidendroideae 1	L	7.2 ± 0.75	60.2 ± 0.7
Ep2	Epidendroideae 2	T	7.8 ± 1.3	53.9 ± 5.9
Ep3	Epidendroideae 3	T	9.7 ± 1.4	55.5 ± 5.1
Ep4	Epidendroideae 4	L	10.9 ± 1.6	60.9 ± 6.0
Ep5	Epidendroideae 5	T	8.9 ± 0.7	59.3 ± 4.4
Dendr	<i>Dendrobium</i> sp.	T	6.9 ± 0.34	64.3 ± 0.9
Thrix	<i>Thrixspermum</i> sp.	T	11.9 ± 3.4	57.0 ± 3.8
Gastr	<i>Gastrochilus</i> sp.	T	1.6 ± 1.3	88.1 ± 2.9

Note. L — longitudinal, T — transverse.

Примечание. L — продольный, T — поперечный.

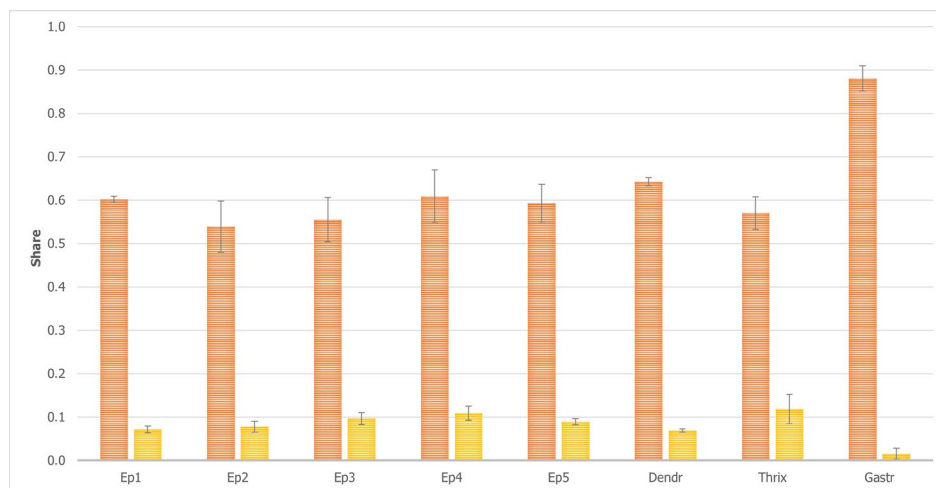


Fig. 3. Shares of colonized thin-walled cortex cells from total amount of thin-walled cortex cells (orange columns) and colonized WSCs from total amount of WSCs (yellow columns).

Рис. 3. Доля колонизированных тонкостенных клеток кортекса от общего числа тонкостенных клеток кортекса (оранжевые столбцы) и доля колонизированных водозапасающих клеток кортекса от общего числа водозапасающих клеток кортекса (желтые столбцы).

Structure and colonization of passage cells

Exodermal PCs are distinguished from exodermis cells by smaller size and the absence of \cap -shaped cell wall thickenings. In all studied samples, 100% of colonized exodermis cells were represented by PCs, therefore calculating the total PCs share was unnecessary to demonstrate a strong correlation between cell type and the presence of hyphae (Fig. 4).

DISCUSSION

In response to water depletion conditions, epiphytic orchid roots have evolved a unique loss prevention system comprising lignified exodermis and lignified WSCs in the cortex. The role of exodermal PCs in the control of fungal invasion is well documented for mycorrhizal and pathogenic fungi in a range of plant taxa (Porembski, Barthlott, 1988; Chomicki et al., 2014; Koyyappurath et al.,

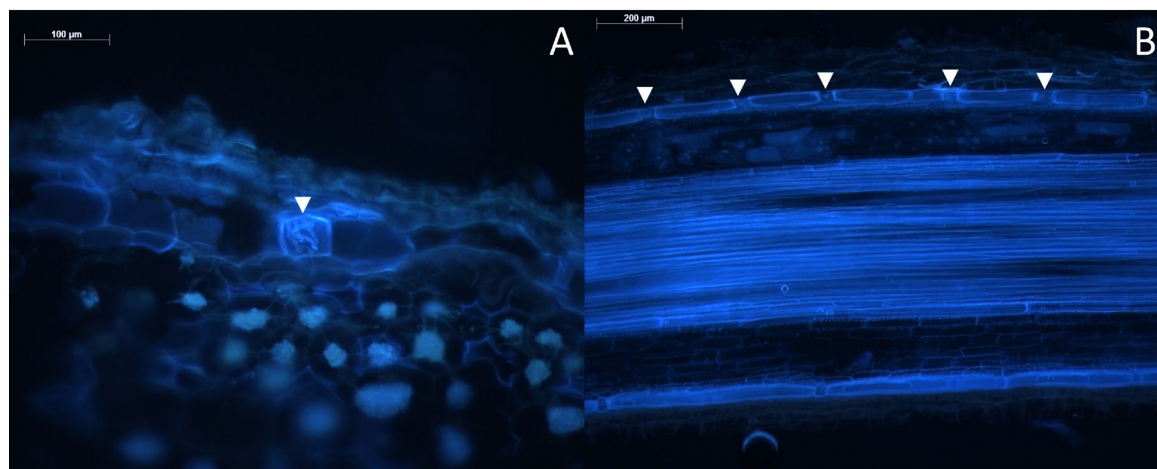


Fig. 4. Fluorescence images showing colonized PCs (arrowheads) on longitudinal sections.

Рис. 4. Флуоресцентные изображения колонизированных пропускных клеток (отмечены стрелками). A — *Epidendroideae* gen. sp. 4; B — *Dendrobium* sp.

2015). However, structural heterogeneity of root cortex has not yet been elucidated in the context of fungal infection control. In this study we present the first data on fungal colonization of these elements.

The capacity of fungi to colonize WSCs may be conditioned by either presence of piths in secondary wall thickenings, which facilitate the entry of hyphae into cells, or by their ability to degrade lignin. WSCs can be distinguished under confocal microscope by lignin autofluorescence enhanced with berberine. Furthermore, pelotons in WSCs exhibit brighter fluorescence than those in thin-walled cells. This may be attributed to local lignin degradation by fungi, although this hypothesis requires further investigation to be validated.

It seems probable that fungal colonization of WSCs is stochastic, given that the rate of colonization of WSCs is considerably lower than that of thin-walled cells. It is evident that lignified cell walls act as a barrier for hyphae, and therefore WSCs are less likely to be colonized than thin-walled cortex cells. The presence of additional factors that may deter fungi from colonizing WSCs remains to be investigated.

CONCLUSION

Studies on mycorrhiza anatomy shed light on mechanisms of plant-fungal interactions, elucidating the control of hyphal growth by plant. Although orchids do not possess specific cellular structures dedicated to fungal accommodation (not concerning the root itself), they do control hyphal growth within the root via mechanical barriers such as exodermis and endodermis. This study demonstrates that cortex WSCs are less conducive to fungal colonization than non-lignified cortex cells and support data that PCs are the only way to pass through exodermis. Further investigations in this area may be devoted to the possibility of WSCs lignin degradation by mycorrhizal or pathogenic fungi. Additionally, the presence of PCs in the endodermis of some orchid species suggests the possibility of stele colonization, for which the data is still very scarce.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for support of CCU "Herbarium MBG RAS" facilities (project No. 075-15-2021-678).

The work was financially supported by the Russian Science Foundation (project No. 23-24-00037).

REFERENCES

- Balachandar M., Koshila Ravi R., Ranjithamani A., Muthukumar T. 2019. Comparative vegetative anatomy and mycorrhizal morphology of three South Indian *Luisia* species (Orchidaceae) with the note on their epiphytic adaptations. — *Flora*. 251: 39–61. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.12.001>
- Brundrett M.C., Enstone D.E., Peterson C.A. 1988. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. — *Protoplasma*. 146: 133–142. <https://doi.org/10.1007/BF01405922>
- Cameron D.D., Johnson I., Read D.J., Leake J.R. 2008. Giving and receiving: Measuring the carbon cost of mycorrhizas in the green orchid, *Goodyera repens*. — *New Phytol.* 180: 176–184. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02533.x>
- Chomicki G., Bidel L.P.R., Jay-Allemand C. 2014. Exodermis structure controls fungal invasion in the leafless epiphytic orchid *Dendrophylax lindenii* (Lindl.) Benth. ex Rolfe. — *Flora*. 209: 88–94. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.01.001>
- Holbein J., Shen D., Andersen T.G. 2021. The endodermal passage cell — just another brick in the wall? — *New Phytol.* 230: 1321–1328. <https://doi.org/10.1111/nph.17182>
- Joca T.A., de Oliveira D.C., Zotz G., Cardoso J.C., Moreira A.S. 2020. Chemical composition of cell walls in velamentous roots of epiphytic Orchidaceae. — *Protoplasma*. 257: 103–118. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01421-y>
- Kohler A., Kuo A., Nagy L.G., Morin E., Barry K.W., Buscot F., Canbäck B., Choi C., Cichocki N., Clum A. 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. — *Nat. Genet.* 47: 410–415. <https://doi.org/10.1038/ng.3223>
- Koyyappurath S., Conéjéro G., Dijoux J.B., Lapeyre-Montes F., Jade K., Chiroleu F., Gatineau F., Verdeil J.L., Besse P., Grisoni M. 2015. Differential responses of vanilla accessions to root rot and colonization by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae*. — *Front. Plant. Sci.* 18: 1125. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01125>
- Li J.W., Zhang S.B. 2019. Physiological responses of orchid pseudobulbs to drought stress are related to their age and plant life form. — *Plant. Ecol.* 220: 83–96. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-00904-x>
- Miyauchi S., Kiss E., Kuo A., Drula E., Kohler A., Sánchez-García M., Morin E., Andreopoulos B., Barry K.W., Bonito G. 2020. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. — *Nat. Commun.* 11: 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18795-w>

- Olatunji O.A., Nengim R.O. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae.— Bot. J. Linn. Soc. 80: 357–370.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01669.x>
- Petrolli R., Augusto Vieira C., Jakalski M., Bocayuva M.F., Vallé C., Cruz E.D.S., Selosse M.A., Martos F., Kasuya M.C.M. 2021. A fine-scale spatial analysis of fungal communities on tropical tree bark unveils the epiphytic rhizosphere in orchids.— New Phytol. 231: 2002–2014.
<https://doi.org/10.1111/nph.17459>
- Porembski S., Barthlott W. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae.— Nord. J. Bot. 8: 117–137.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1988.tb00491.x>
- Pujasatria G.C., Nishiguchi I., Miura C., Yamato M., Kaminaka H. 2022. Orchid mycorrhizal fungi and ascomycetous fungi in epiphytic *Vanda falcata* roots occupy different niches during growth and development.— Mycorrhiza. 32: 481–495.
<https://doi.org/10.1007/s00572-022-01089-y>
- Ramesh G., Ramudu J., Khasim S.M., Thammasiri K. 2020. Structural adaptations of *Bulbophyllum* and *Dendrobium* (Orchidaceae) to the epiphytic habitat and their phylogenetic implications.— In: Orchid Biology: Recent Trends & Challenges. Springer, Singapore. P. 303–342.
<https://doi.org/10.1007/978-981-32-9456-1>
- Tay J.Y., Zotz G., Gorb S.N., Einzmann H.J. 2021. Getting a grip on the adhesion mechanism of epiphytic orchids-evidence from histology and cryo-scanning electron microscopy.— Front. For Glob. Change. 4: 764357.
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.764357>
- Xing X., Jacquemyn H., Gai X., Gao Y., Liu Q., Zhao Z., Guo S. 2019. The impact of life form on the architecture of orchid mycorrhizal networks in tropical forest.— Oikos. 128: 1254.
<https://doi.org/10.1111/oik.06363>

МИКОРИЗНАЯ КОЛОНИЗАЦИЯ ВОДОЗАПАСАЮЩИХ КЛЕТОК КОРЫ КОРНЕЙ ЭПИФИТНЫХ ОРХИДНЫХ

Н. М. Бибиков^{1, *}, Е. Ю. Воронина¹, А. К. Еськов¹, М. С. Игнатов^{1, 2}

¹Биологический факультет, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
ул. Ленинские горы, 1, Москва, 119234, Россия

²Главный ботанический сад РАН им. Н. В. Цицина
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: bibik0808@mail.ru

В отличие от наземных орхидных, эпифитные виды обладают водозапасающими элементами, необходимыми для заселения сухих местообитаний. Трахеоидные элементы присутствуют в корнях и участвуют во взаимодействии с микоризными грибами, которые облигатно колонизируют корни орхидных. Лигнифицированные клетки расположены в коре и выполняют роль контроля водообмена. Среди лигнифицированных клеток экзодермы присутствуют тонкостенные пропускные клетки, необходимые для водообмена между корнем и окружающей средой. Данное исследование подтверждает существующие сведения о том, что пропускные клетки являются единственными клетками экзодермы, через которые могут проходить грибные гифы. Также представлены доказательства колонизации водозапасающих клеток микоризными грибами и показано, что лигнифицированные элементы коры менее благоприятны для формирования пелотонов, чем тонкостенные клетки коры.

Ключевые слова: микориза орхидных, водозапасающие клетки, корень, эпифитные орхидные

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ У *KNAUTIA ARVENSIS* (CAPRIFOLIACEAE)

© 2025 г. Г. К. Ботов¹, *, В. Н. Годин², **

¹Московский педагогический государственный университет

ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: grishenka.botov@mail.ru

**e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 04.10.2024 г.

Получена после доработки 09.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Изучена гинодиэция у поликарпического травянистого растения *Knautia arvensis* в Московской области. Исследования проведены с 2020 по 2024 г. в восьми ценопопуляциях. Установлено, что *Knautia arvensis* образует две формы цветков — обоеполые и пестичные, встречающиеся на трех типах особей: гермафродитные (только обоеполые цветки), женские (только пестичные цветки) и гиномоноэичные (обоеполые и пестичные цветки). Обоеполые цветки полные, тетрациклические, тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинеце. Краевые цветки флоральных единиц неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные). В пестичных цветках сохраняются рудименты андроея, представленные стаминодиями, которые не образуют пыльцы. Выявлены три критерия, позволяющие различать цветки разных половых форм: размерные различия (обоеполые цветки крупнее пестичных), соотношение длины трубки венчика и тычиночных нитей и степень сохранности андроея после отцветания цветка. В половом спектре восьми изученных ценопопуляций преобладали гермафродитные особи — от 61.5 до 68.8%. Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи: от 2.0 до 6.3%. Не выявлено изменений полового спектра ценопопуляций в течение пяти лет наблюдений. Обсуждаются причины размерного диморфизма обоеполых и пестичных цветков и наличия гиномоноэичных особей у гинодиэичных видов.

Ключевые слова: гинодиэция, гиномоноэия, *Knautia arvensis*, половой спектр

DOI: 10.31857/S0006813625010049, **EDN:** EMIWDX

Гинодиэция — половая форма покрытосеменных растений, когда на одних особях образуются обоеполые цветки, а на других — пестичные (Darwin, 1877). Семейство Caprifoliaceae Juss. занимает первое место по относительной и четвертое место по абсолютной численности гинодиэичных видов у цветковых растений (Godin, 2020). К настоящему времени выявлен 101 гинодиэичный вид в этом семействе, что составляет 11.4% от всего его видового состава (Godin, 2019, 2020). Гинодиэция распределена крайне неравномерно внутри семейства: выявлена только в двух подсемействах — Dipsacoideae и Valerianoideae — из семи признаваемых (Wang et al., 2020). *Knautia* L. — один из крупных родов подсемейства Dipsacoideae, у ряда

представителей которого выявлена гинодиэция (Godin, 2019). В качестве объекта наших исследований выбран *Knautia arvensis* (L.) Coult. (короставник полевой).

K. arvensis — евразийский вид, ареал которого охватывает почти все районы европейской части России (за исключением крайне северных широт и Арктики), Предкавказье, запад Западной Сибири и Средней Азии, Среднюю и Атлантическую Европу, Иран (как заносное) (Bobrov, 1978). Как декоративное растение вид интродуцирован в Канаде, США, Аргентине, Новой Зеландии, Чили, Исландии и Пакистане (Varga et al., 2022). Это многолетнее каудексовое поликарпическое травянистое растение. Произрастает преимущественно

на суходольных лугах и по опушкам светлых лесов. В основной европейской части своего ареала *K. arvensis* связан с четырьмя классами сообществ: **Festuco-Brometea** (степная растительность), **Molinio-Arrhenatheretea** (луговая растительность), **Artemisietea vulgaris** и **Stellarietea mediae** (синантропная растительность) (Mucina et al., 2016).

Впервые наличие гинодиэзии у *K. arvensis* выявил Н. Лесоq (1857) во Франции. Он сообщил, что встречаются три типа особей у этого вида: с обоеполами, пестичными и тычиночными цветками. Позднее Ч. Дарвин (Darwin, 1877) высказал предположение, что Н. Лесоq принял за мужские те растения, все цветки которых находились в тычиночной стадии своего развития. Впоследствии наличие гинодиэзии у *K. arvensis* было подтверждено и в других частях ареала: в Германии (Müller, 1873), Англии (Darwin, 1877). По данным разных авторов (Knuth, 1898; Larsson, 2005; Franzén, Larsson, 2009) в пестичных цветках тычинки более или менее редуцированы. Половая структура популяций *K. arvensis* известна для разных частей ареала. Ч. Дарвин (Darwin, 1877) сообщает, что в окрестностях Кента (Англия) преобладают гермафродитные особи. Р. Knuth (1898) отмечает, что в Кембриджшире (Англия) чаще встречались женские особи, чем гермафродитные. А. Schulz (1890) в Германии выявил наличие гиномоноэцичных особей, а частота встречаемости женских особей обычно не превышает 20%. А. Н. Пономарев и Е. И. Демьянова (Ponomarev, Demyanova, 1975a) на Урале выявили высокую степень варьирования полового спектра популяций: от преобладания гермафродитных особей до доминирования женских особей в разных эколого-фитоценотических условиях. В популяциях на территории Швеции (Franzén, Larsson, 2009) частота женских особей варьировала от 2 до 68% (в среднем 24%). Однако последние авторы изучали выборки небольшого объема (не более 30 особей в популяции), что может сильно исказить результаты. Детальные исследования соотношения половых форм в трех популяциях на территории Германии (Naghiloo, Claßen-Bockhoff, 2016) показали, что встречаются единичные гиномоноэцичные особи, а частота женских особей варьирует от 20 до 60%. Тем не менее число особей, проанализированных последними авторами

в популяциях, было невелико — от 20 до 30 шт. Отсутствие сведений о размерных различиях обоеполых и пестичных цветков и соотношении половых форм у данного вида на территории европейской части России предопределили цель настоящей работы — изучение гинодиэзии у *K. arvensis* на организменном и популяционном уровнях в Московской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в фазу массового цветения *Knautia arvensis* в течение вегетационного периода 2020–2024 гг. Изучена половая структура восьми ценопопуляций в разных эколого-фитоценотических условиях Московской области.

Ценопопуляция 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода (координаты 55°48'09.2" с. ш. 37°04'12.2" в. д.). Злаково-разнотравный закустаренный настоящий луг. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) — 95%, проективное покрытие вида (ППВ) — 2%. Доминанты: *Fragaria vesca* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., *Prunella vulgaris* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Rumex acetosella* L.

Ценопопуляция 2. МО, Ленинский р-н, окр. д. Лопатино (координаты 55°31'13.5" с. ш. 37°37'44.2" в. д.). Разреженный березняк лешиновый лугово-разнотравный. ОПП — 95%, ППВ — 1%. Доминанты: *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Corylus avellana* L., *Carex pilosa* Scop., *Ajuga reptans* L., *Angelica sylvestris* L., *Lolium giganteum* (L.) Darbysh., *Deschampsia caespitosa* P. Beauv., *Prunella vulgaris*, *Geranium sylvaticum* L.

Ценопопуляция 3. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода (координаты 55°47'17.4" с. ш. 37°04'10.4" в. д.). Кострецовый злаково-разнотравный настоящий луг. ОПП — 100%, ППВ — 3%. Доминанты: *Bromus inermis* Leyss., *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca rubra* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Galium mollugo* L.

Ценопопуляция 4. МО, Ленинский р-н, окр. д. Боброво (координаты 55°31'02.7"N 37°36'04.2"E). Редкостойный дубняк снытево-волосисто-осоково-разнотравный. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Deschampsia caespitosa*, *Geranium sylvaticum*,

Filipendula ulmaria (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

Ценопопуляция 5. МО, городской округ Балашиха, окр. г. Балашиха (координаты 55°48'26.7" с. ш. 37°53'54.8" в. д.). Сосняк разнотравно-брусничный. ОПП — 80%, ППВ — 2%. Доминанты: *Pinus sylvestris* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Achillea millefolium* L., *Fragaria vesca*, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Melampyrum pratense* L.

Ценопопуляция 6. МО, городской округ Красногорск, окр. д. Захарково (координаты 55°45'51.7" с. ш. 37°20'30.4" в. д.). Сосняк редкостойный разнотравно-брусничный. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Carex pediformis* C. A. Mey.

Ценопопуляция 7. МО, городской округ Красногорск, окр. г. Красногорск (координаты 55°49'29.4" с. ш. 37°19'26.9" в. д.). Ельник волохатоосоково-кисличный. ОПП — 60%, ППВ — 1%. Доминанты: *Picea abies* (L.) H. Karst., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa*, *C. digitata* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.

Ценопопуляция 8. МО, Истринский р-н, окр. д. Тимошкино (координаты 55°46'26.5" с. ш. 37°04'47.1" в. д.). Разнотравно-злаковый остепненный луг. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Poa angustifolia* L., *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh., *Fragaria viridis*, *Origanum vulgare* L., *Centaurea scabiosa* L., *Aggrimonia eupatoria* L.

Для выявления полового спектра в ценопопуляциях закладывали площадки 1 × 1 м, расположенные в виде трансекты. На каждой площадке подсчитывали число особей с разными типами цветков. Число площадок зависело от численности особей и варьировало от 20 до 50. В каждой ценопопуляции учитывали не менее 10 генеративных особей. На основе этих данных определяли частоту встречаемости разных половых форм особей в ценопопуляции (ЦП).

Для выявления изменений половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет (с 2020 по 2024 г.). Кроме того, поставлен опыт по выяснению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2020 г.

этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Материал для изучения половой дифференциации цветков *K. arvensis* собран в 2020 г. в естественных условиях Московской области. Всего изучено по 100 цветков каждой половой формы особей из ЦП 1. Цветки агрегированы в плотные цимоиды, представляющие собой два зеркально сросшихся многоярусных дихазия (Szabo, 1923; Glazunova, Dlusskiy, 2007). Синфлоресценция — закрытый тирс, параклади которого образованы дихазиями из цимоидов. Поскольку обоеполые цветки этого вида характеризуются строго выраженной протандрией (более ранним созреванием андроеца в сравнении с гинецеом), сбор цветков осуществляли следующим образом. В одной части цимоида во время тычиночной стадии цветения фиксировали 5 обоеполых краевых и срединных цветков. Во время рыльцевой стадии цветения в другой части этого же цимоида собирали по 5 обоеполых цветков, занимающих разное положение. Пестичные цветки фиксировали в фазу максимального развития гинецея. Всего в ЦП 1 таким образом изучено 10 обоеполых и 10 женских особей. Обоеполые и пестичные цветки для анализа собраны только в цимоидах, занимающих терминальное положение на главной оси синфлоресценции. Морфология цветков описана согласно "Атласу... (Fedorov, Artyushenko, 1975). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении ×20 и ×40 в зависимости от величины элемента цветка. Произведены измерения частей цветка, характеризующие чашечку, венчик, андроцей и гинецей.

Для определения качества пыльцы использован метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из обоеполого цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполых цветков 20 гермафродитных особей и 100 обоеполых цветков 20 гиномоноэичных особей. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено

на тех же препаратах, измерение проведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (Min—Max), среднее значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1 и 2.

Ординация обоеполых и пестичных цветков по изученным параметрам проведена с использованием метода главных компонент в пакете программы Statistica 10.0. Перед определением главных компонент проводили нормировку морфологических признаков путем центрирования их значений к средним арифметическим. В анализ включены все признаки цветков за исключением параметров пыльцы, которая не образуется у пестичных цветков. Использованы значения признаков цветков, усредненные для каждой из 10 изученных особей обеих половых форм.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков, занимающих краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*

Table 1. Values of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in marginal position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	P
Длина остей чашечки, мм	b	2.8–3.0	2.9 ± 0.05	0.004
Length of calyx spines, mm	f	2.5–2.9	2.7 ± 0.07	
Ширина остей чашечки, мм	b	0.4–0.5	0.43 ± 0.02	0.088
Width of calyx spines, mm	f	0.3–0.5	0.38 ± 0.02	
Длина трубки венчика, мм	b	8.4–9.8	9.1 ± 0.20	0.000
Length of corolla tube, mm	f	6.3–7.0	6.5 ± 0.12	
Диаметр зева венчика, мм	b	3.8–4.3	4.0 ± 0.06	0.009
Diameter of corolla fauces, mm	f	3.1–4.0	3.6 ± 0.14	
Длина адаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	7.0–9.7	8.4 ± 0.46	0.092
Length of adaxial lobe of corolla limb, mm	f	7.2–8.0	7.6 ± 0.14	
Ширина адаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	2.7–4.5	3.5 ± 0.30	0.000
Width of adaxial lobe of corolla limb, mm	f	4.8–6.4	5.5 ± 0.23	
Длина боковой доли отгиба венчика, мм	b	6.6–9.8	8.1 ± 0.47	0.036
Length of lateral lobe of corolla limb, mm	f	6.3–7.5	7.0 ± 0.19	
Ширина боковой доли отгиба венчика, мм	b	2.3–3.3	2.9 ± 0.16	0.001
Width of lateral lobe of corolla limb, mm	f	3.3–4.9	3.8 ± 0.24	
Длина абаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	3.9–6.0	4.9 ± 0.41	0.205
Length of abaxial lobe of corolla limb, mm	f	4.3–4.5	4.4 ± 0.03	
Ширина абаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	2.0–2.7	2.2 ± 0.10	0.216
Width of abaxial lobe of corolla limb, mm	f	2.2–2.8	2.4 ± 0.10	
Длина тычиночных нитей, мм	b	12.4–14.8	13.4 ± 0.37	0.000
Filament length, mm	f	6.0–6.8	6.3 ± 0.12	
Длина пыльника, мм	b	2.9–3.0	2.95 ± 0.02	0.000
Anther length, mm	f	1.4–1.5	1.38 ± 0.02	
Ширина пыльника, мм	b	0.9–1.0	0.98 ± 0.02	0.000
Anther width, mm	f	0.5–0.6	0.54 ± 0.02	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм	b	106.8–125.0	118.4 ± 2.1	—
Equatorial diameter of pollen grains, μm	b	91.2–115.3	104.6 ± 2.7	—
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм	b	90.4–95.3	92.8 ± 3.1	—
Фертильность пыльцы, %	b	15.9–17.7	16.8 ± 0.27	0.000
Pollen fertility, %	f	13.3–14.2	13.7 ± 0.16	
Длина столбика, мм	b			
Style length, mm	f			

Таблица 1. Окончание

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	<i>P</i>
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b f	1.0—1.3 0.8—0.9	1.1 ± 0.04 0.8 ± 0.02	0.000
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b f	2.9—3.2 1.8—1.9	3.0 ± 0.05 1.8 ± 0.01	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b f	2.0—2.3 1.6—1.7	2.1 ± 0.05 1.6 ± 0.02	0.000

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, *M* — среднее арифметическое значение признака, *m* — его ошибка, *P* — достоверность различий, полужирным шрифтом выделены достоверные отличия, b — обоеполые и f — пестичные цветки.

Note. Min — Max — minimum and maximum values of a trait, *M* — mean value; *m* — standard error, *P* — significance of differences, bold font indicates the values of the Student's t-test showing significant differences, b — bisexual, f — pistillate flowers.

Таблица 2. Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков, занимающих центральное положение в цимоидах *Knautia arvensis*Table 2. Values of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in central position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	<i>P</i>
Длина щетинок чашечки, мм Length of calyx spines, mm	b f	3.0—3.3 2.8—3.0	3.2 ± 0.05 2.8 ± 0.04	0.000
Ширина щетинок чашечки, мм Width of calyx spines, mm	b f	0.5—0.7 0.3—0.4	0.6 ± 0.02 0.4 ± 0.02	0.000
Длина трубки венчика, мм Length of corolla tube, mm	b f	5.0—6.0 4.0—5.0	5.6 ± 0.15 4.4 ± 0.17	0.000
Диаметр зева венчика, мм Diameter of corolla fauces, mm	b f	2.9—3.5 2.7—3.1	3.1 ± 0.10 2.9 ± 0.06	0.056
Длина доли отгиба венчика, мм Length of lobe of corolla limb, mm	b f	2.9—3.6 2.7—2.9	3.2 ± 0.12 2.8 ± 0.03	0.001
Ширина доли отгиба венчика, мм Width of lobe of corolla limb, mm	b f	1.8—2.1 1.8—2.1	2.0 ± 0.05 1.9 ± 0.04	0.772
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b f	9.1—10.5 3.8—4.8	9.6 ± 0.22 4.1 ± 0.17	0.000
Длина пыльника, мм Anther length, mm	b f	2.9—3.0 1.1—1.5	3.0 ± 0.02 1.3 ± 0.06	0.000
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	b f	0.9—1.0 0.5—0.7	1.0 ± 0.02 0.6 ± 0.03	0.000
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b	107.1—124.6	117.9 ± 2.2	—
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм Length of polar axis of pollen grains, μm	b	91.8—116.1	105.1 ± 2.8	—
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	90.9—94.7	92.1 ± 3.0	—
Длина столбика, мм Style length, mm	b f	12.0—14.3 9.3—10.5	13.2 ± 0.39 9.8 ± 0.19	0.000
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b f	0.9—1.2 0.6—0.8	1.0 ± 0.04 0.7 ± 0.03	0.000
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b f	2.8—3.3 1.7—1.8	3.1 ± 0.09 1.7 ± 0.02	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b f	2.1—2.4 1.5—1.8	2.2 ± 0.05 1.6 ± 0.05	0.000

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 1.

Note. For the legend, see Tab. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что *Knaulia arvensis* образует два типа цветков — обоеполые и пестичные, расположенные на разных особях. Рассмотрим особенности их строения.

Обоеполые цветки. Обоеполые цветки полные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинецее. Краевые цветки в цимоидах неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные).

В покрывах цветков выделяются две структуры: оберточка и собственно чашечка. Оберточка (эпикаликс, подчашие, покрывальце, внешняя или наружная чашечка) образована в результате срастания четырех накрест расположенных прицветников (Szabo, 1923), сидячая, трубчато-воронковидная, продольно четырехребристая, опушенная длинными, белыми, мягкими, равномерно расположенными волосками. На верхушке оберточка заканчивается мелкими многочисленными зубчиками. Оберточка не опадает и принимает участие в образовании плода.

Чашечка (собственно чашечка) имеет короткую ножку и расположена на верхушке завязи, блюдцевидная, опушенная, по краю с 8 щетинистыми остями, резко расширяющимися к основанию, опадающая при плодах.

Венчик спайнолепестный, розовый, сиреневый, синевато-лиловый, лиловый, редко красноватый или желтоватый. Почкосложение венчика — черепитчатое, когда наружные члены покровов прикрывают оба края внутренних. Венчик четырехгранный, в отгибе четырехлопастный, опадающий. Трубка венчика прямая, длинная, узкая, кувшинчатая, у краевых цветков длиннее, чем у срединных, снаружи немного опушенная. Отгиб венчика свободный, отклоненный. Зев расширенный, голый, доли неравные. Самая крупная доля — адаксиальная, две боковые доли немного меньших размеров, самая мелкая — абаксиальная доля. Доли цельные, плоские, продолговато-яйцевидные, на верхушке с неравными краями, слегка отклоненные от вертикальной оси цветка, голые и гладкие, у наружных цветков более крупные, чем у срединных (см. табл. 1, 2).

Андроцей свободный, тетрамерный, гаплостемонный. Тычиночные нити тонкие, сросшиеся с трубкой венчика почти до зева, отогнутые, равные, короче столбика, но длиннее венчика, голые и гладкие. Тычинки чередуются с лопастями отгиба венчика. Пыльники 4-гнездные, гнезда объединены попарно в две теки, вскрывающиеся продольно щелью. Пыльники удлинённой формы, симметричные, голые и гладкие, тычиночная нить прикреплена к спинке пыльника по середине, теки сближенные, разделены очень узким связником. В раскрывшемся цветке пыльники находятся вначале внутри трубки венчика, а тычиночная нить изогнута в виде петли, затем она распрямляется, выносит пыльники далеко за пределы отгиба венчика, где они вскрываются. В бутоне все четыре микроспорангия адаксиальные, которые вскрываются интрорзно. После выноса пыльников из венчика вскрывшиеся микроспорангии могут оставаться адаксиальными или они поворачиваются на 90° или 180°, при этом меняется пространственная ориентация места вскрывания на латрорзное или экстрорзное соответственно. Следовательно, в одном цветке могут встречаться все три варианта расположения мест вскрывания микроспорангиев. После высыпания пыльцы пыльники облетают, отрываясь от тычиночных нитей, которые подсыхают и долго сохраняются в обоеполых цветках.

Зрелые пыльцевые зерна одиночные, 3-клеточные, 3-бороздные, в очертании с полюсов округло-треугольные, с экватора — округлые, эллиптические. Длина полярной оси варьирует от 91 до 115 мкм, экваториальный диаметр — от 107 до 125 мкм. Фертильность варьирует от 90.4 до 95.3%.

Гинецей синкарпный, димерный, псевдомономерный, с 2—3 семязачатками (Kamelina, Plisko, 2000). Завязь нижняя, состоит из двух плодолистиков, только один из которых фертильный (передний). Столбик нитевидный, при созревании далеко выступающий из отгиба венчика. Плод — специализированный орех в эпикаликсе.

Нектарники внутрицветковые, представлены одноклеточными железистыми волосками, расположенными внутри трубки венчика от ее основания примерно до половины длины.

Пестичные цветки. По строению околоцветника и гинецея пестичные цветки не отличаются от обоеполых цветков. В них сохраняются рудименты андроеца, представленные стаминодиями, которые не образуют пыльники. Тем не менее оба типа цветков различаются по размерам своих частей.

Размерные различия обоеполых и пестичных цветков. Сравнение размеров обоеполых и пестичных цветков, занимающих разное положение в цимоидах *K. arvensis* (см. табл. 1, 2) показало, что выделяются три группы признаков. В первую группу входят признаки, значения которых у обоеполых цветков статистически значимо больше, чем в пестичных. Например, у краевых цветков к таким признакам относятся: длина щетинок чашечки, длина трубки венчика и диаметр зева венчика, длина боковой доли отгиба венчика, все параметры андроеца и гинецея. У цветков, занимающих центральное положение в цимоидах, это все изученные признаки, за исключением двух — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Во вторую группу объединены признаки, по значениям которых не выявлено статистически значимых различий между двумя типами цветков. У краевых цветков к таким относятся следующие: ширина щетинок чашечки, длина адаксиальной и абаксиальной доли отгиба венчика, ширина абаксиальной доли отгиба венчика. У центральных цветков только

два — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Третью группу составляют признаки, значения которых у пестичных цветков статистически значимо больше, чем у обоеполых. У краевых цветков выявлено два таких признака — ширина адаксиальной и боковой доли отгиба венчика.

В полевых условиях обоеполые и пестичные цветки легко различить по следующим критериям. 1. Обоеполые цветки крупнее пестичных. 2. В обоеполых цветках во время тычиночной стадии развития хорошо заметны пыльники, выступающие за пределы отгиба венчика. В пестичных цветках редуцированные пыльники расположены чуть ниже зева венчика и не заметны при осмотре цветка сбоку. 3. В обоеполых цветках до опадения венчиков сохраняются в подсохшем состоянии скрученные тычиночные нити, хорошо заметные при визуальном осмотре. В пестичных цветках после подсыхания редуцированного андроеца он едва заметен в трубке венчика.

Ординация обоеполых и пестичных цветков. По результатам факторного анализа выделены две главные компоненты, имеющие наибольшие значения собственных чисел и объясняющие наибольший процент дисперсии, как по отдельности (относительно других компонент), так и по общей сумме объясненной дисперсии (табл. 3, 4).

Таблица 3. Факторный анализ морфологических показателей обоеполых и пестичных цветков, занимающих краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*

Table 3. Factor analysis of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in marginal position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина щетинок чашечки / Length of calyx spines	0.65	0.41
Ширина щетинок чашечки / Width of calyx spines	0.65	0.21
Длина трубки венчика / Length of corolla tube	0.96	0.20
Диаметр зева венчика / Diameter of corolla fauces	0.78	0.22
Длина адаксиальной доли отгиба / Length of adaxial lobe of corolla limb	0.32	0.89
Ширина адаксиальной доли отгиба / Width of adaxial lobe of corolla limb	−0.95	0.04
Длина боковой доли отгиба / Length of lateral lobe of corolla limb	0.37	0.81
Ширина боковой доли отгиба / Width of lateral lobe of corolla limb	−0.82	0.01
Длина абаксиальной доли отгиба / Length of abaxial lobe of corolla limb	0.15	0.92

Таблица 3. Окончание

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина тычиночных нитей / Filament length	0.97	0.22
Длина пыльника / Anther length	0.92	0.35
Ширина пыльника / Anther width	0.95	0.26
Длина столбика / Style length	0.85	0.49
Диаметр рыльца / Stigma diameter	0.80	0.45
Длина завязи / Ovary length	0.89	0.44
Ширина завязи / Ovary width	0.95	0.14
Свойства компонент / Component properties		
Собственное значение / Eigenvalue	10.24	3.76
Дисперсия, % / Total variance, %	60.3	22.1

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения факторных нагрузок ≥ 0.70 и соответствующих признаков. ГК1 и ГК2 — первая и вторая главные компоненты соответственно.

Note. The values of factor loadings ≥ 0.70 and of corresponding traits are highlighted in bold. PC1 and PC2 — 1st and 2nd principal components, respectively.

Таблица 4. Факторный анализ морфологических показателей обоеполых и пестичных цветков, занимающих центральное положение в цимоидах *Knautia arvensis*

Table 4. Factor analysis of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in central position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина щетинок чашечки / Length of calyx spines	0.84	0.25
Ширина щетинок чашечки / Width of calyx spines	0.95	0.02
Длина трубки венчика / Length of corolla tube	0.90	0.09
Диаметр зева венчика / Diameter of corolla fauces	0.58	0.34
Длина доли отгиба / Length of corolla limb lobe	0.70	0.55
Ширина доли отгиба / Width of corolla limb lobe	−0.01	0.96
Длина тычиночных нитей / Filament length	0.96	0.20
Длина пыльника / Anther length	0.97	0.15
Ширина пыльника / Anther width	0.96	0.09
Длина столбика / Style length	0.95	0.09
Диаметр рыльца / Stigma diameter	0.94	−0.01
Длина завязи / Ovary length	0.95	0.14
Ширина завязи / Ovary width	0.94	0.12
Свойства компонент / Component properties		
Собственное значение / Eigenvalue	9.62	1.53
Дисперсия, % / Total variance, %	74.0	11.8

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 3.

Note. For the legend, see Tab. 3.

У цветков, занимающих краевое положение в цимоидах, первая главная компонента объясняет 60.3% дисперсии. С ней тесно связаны следующие параметры цветков: положительно — длина трубки венчика и диаметр зева венчика, все изученные параметры андроеца и гинецея, отрицательно — ширина адаксиальной и боковой доли отгиба венчика (см. табл. 3). Отмечается большое сходство в перечисленном составе признаков (с положительной связью с первой главной компонентой) с первой группой параметров цветков, по которым наблюдаются статистически значимые различия обоеполых и пестичных цветков (см. табл. 1). Первая главная компонента представляет собой результат эффектов, сопряженных с интеркалярным удлинением венчика, приводящим в свою очередь к росту тычинок и плодолистиков. Вторая главная компонента объясняет 22.1% дисперсии. С ней наиболее тесно связаны следующие параметры цветков — длина адаксиальной, боковой и абаксиальной доли отгиба венчика. Как было показано ранее, по значениям данных признаков не выявлено статистически значимых различий между обоеполыми и пестичными цветками. Вторая главная компонента отражает рост примордиев

лепестков, независимый от их интеркалярного роста (главная компонента 1). При ординации в пространстве первых двух главных компонент (рис. 1) хорошо заметно разделение обоеполых и пестичных цветков по горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. Наоборот, обособление точек и облаков рассеивания не выражено по вертикальной оси, характеризующей вторую главную компоненту.

У срединных цветков цимоида первая главная компонента объясняет 74.0% дисперсии (см. табл. 4). С ней положительно связаны все изученные параметры цветков, за исключением двух — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Именно по этим двум признакам не выявлено статистически значимое различие между обоеполыми и пестичными цветками. Следовательно, первая главная компонента и у срединных цветков отражает интеркалярное удлинение венчика, тычинок и плодолистиков. Вторая главная компонента включает 11.8% дисперсии и тесно связана только с одним признаком — ширина доли отгиба венчика. Таким образом, вторая главная компонента связана с ростом примордиев лепестков. Поскольку именно рост отдельных примордиев, дающих начало долям венчика, определяет

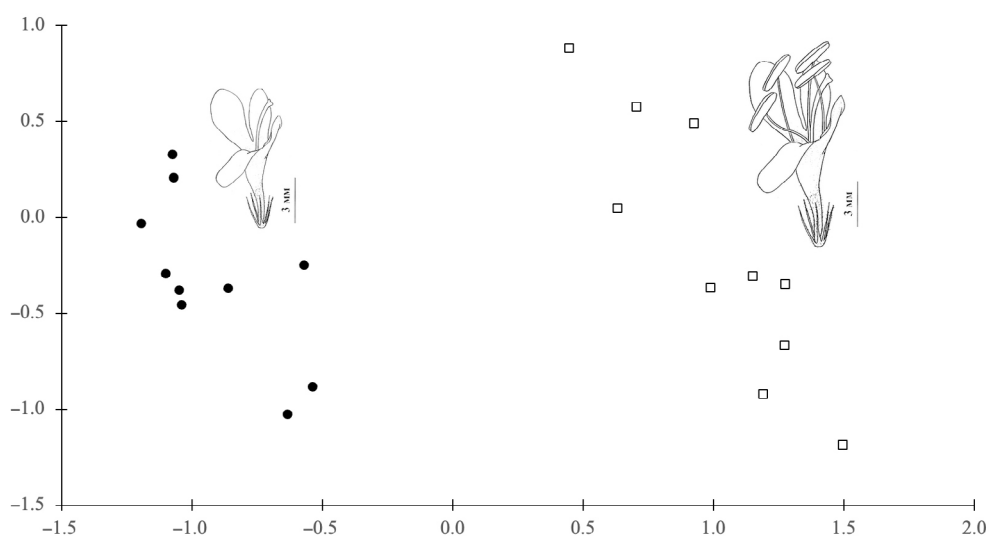


Рис. 1. Обоеполые и пестичные цветки, занимающие краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*, в плоскости первых двух главных компонент.

По оси X — первая главная компонента, по оси Y — вторая главная компонента. Белые квадратики — обоеполые цветки, черные кружки — пестичные цветки.

Fig. 1. Bisexual and pistillate flowers taking the marginal position in the cymoids of *Knautia arvensis*, in the plane of the first two principal components.

X -axis — the first principal component, Y -axis — the second principal component. White squares — bisexual flowers, black circles — pistillate flowers.

зигоморфность цветка *K. arvensis*, процент дисперсии, объясняемый второй главной компонентой, для краевых цветков выше (22.1%), чем для срединных (11.8%). При ординации в пространстве первых двух главных компонент (рис. 2) хорошо заметно разделение обоеполых и пестичных цветков по горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. Наоборот, обособление точек и облаков рассеивания не выражено по вертикальной оси, характеризующей вторую главную компоненту.

Половая структура ценопопуляций. В результате проведенных исследований выявлено, что ценопопуляции *K. arvensis* в Московской области включают три типа особей: гермафродитные (образуют только обоеполые цветки), женские (формируют только пестичные цветки) и гиномоноэичные (в цимоидах присутствуют краевые пестичные и срединные обоеполые цветки).

В половом спектре всех исследованных ценопопуляций преобладали гермафродитные особи, частота которых варьировала от 61.5

до 68.8% (табл. 5). Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи — их встречаемость варьировала от 2.0 до 6.3%. Следовательно, в условиях Московской области у *K. arvensis* гинодиэция сопровождается гиномоноэией с преобладанием обоеполых особей в половом спектре ценопопуляций.

Наблюдения за флуктуацией полового спектра в двух ценопопуляциях в течение пяти лет выявили постоянство в соотношении особей с разными типами цветков (табл. 6). Следовательно, половой спектр ценопопуляций *K. arvensis* достаточно стабилен и может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

У маркированных гермафродитных, женских и гиномоноэичных особей *K. arvensis* за весь период наблюдений (5 лет) не выявлено смены пола цветков особей разных половых форм. Иными словами, для этого вида не характерно изменение полового статуса цветков и, соответственно, особей в целом.

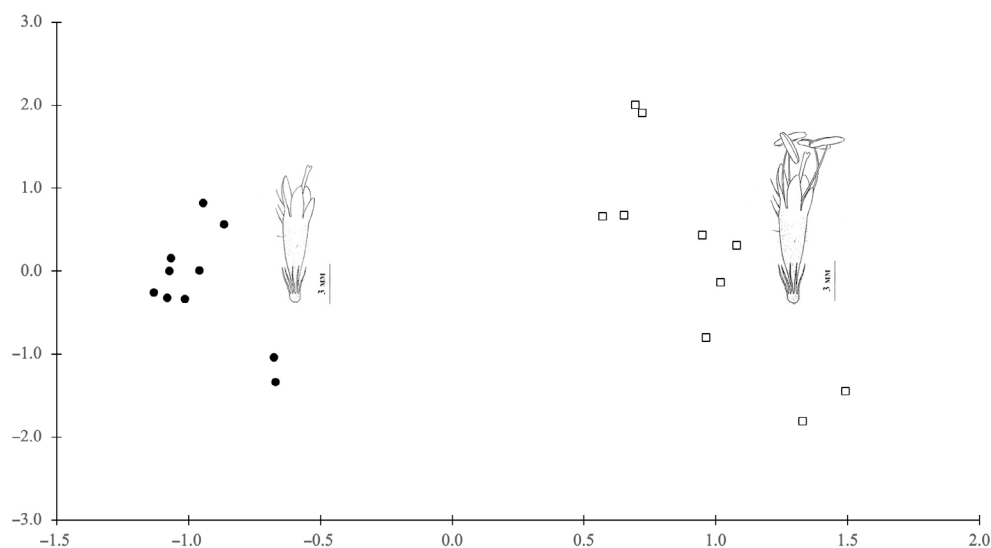


Рис. 2. Обоеполые и пестичные цветки, занимающие срединное положение в цимоидах *Knautia arvensis*, в плоскости первых двух главных компонент.

По оси *X* — первая главная компонента, по оси *Y* — вторая главная компонента. Белые квадратики — обоеполые цветки, черные кружки — пестичные цветки.

Fig. 2. Bisexual and pistillate flowers taking the middle position in the cymoids of *Knautia arvensis*, in the plane of the first two principal components.

X-axis — the first principal component, *Y*-axis — the second principal component. White squares — bisexual flowers, black circles — pistillate flowers.

Таблица 5. Половой спектр ценопопуляций (ЦП) *Knautia arvensis* в Московской области**Table 5.** Sex ratio in populations (P) of *Knautia arvensis* in Moscow Region

№ ЦП No. of P	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) / Sex ratio (%)		
		гермафродитных hermaphrodite	гиномоноэцичных gynomonoeocious	женских female
1	112	66.0 ± 4.5	6.3 ± 2.3	27.7 ± 4.2
2	101	64.3 ± 4.8	2.0 ± 1.4	33.7 ± 4.7
3	103	68.0 ± 4.6	2.9 ± 1.7	29.1 ± 4.5
4	125	63.2 ± 4.3	4.8 ± 1.9	32.0 ± 4.2
5	116	67.2 ± 4.4	5.2 ± 2.1	27.6 ± 4.1
6	108	63.0 ± 4.6	2.8 ± 1.6	34.2 ± 4.6
7	109	68.8 ± 4.4	3.7 ± 1.8	27.5 ± 4.3
8	122	61.5 ± 4.4	5.7 ± 2.1	32.8 ± 4.3

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M — среднее арифметическое значение признака; m — ошибка.

Note. The sex ratio is presented as $M \pm m$: M — mean value; m — mean error.

Таблица 6. Половая структура ценопопуляций *Knautia arvensis* в разные годы исследования**Table 6.** Sex ratio in populations of *Knautia arvensis* in different years

Год / Year	Число особей, шт. / No individuals, pcs.	Соотношение особей (%) / Sex ratio (%)			G	P
		гермафродитных / hermaphrodites	гиномоноэцичных / gynomonoeicious	женских / female		
ЦП 1 / Population 1						
2020	114	66.7 ± 4.4	5.3 ± 2.1	28.0 ± 4.2	0.397	0.999
2021	120	65.8 ± 4.3	6.7 ± 2.3	27.5 ± 4.1		
2022	115	67.0 ± 4.4	5.2 ± 2.1	27.8 ± 4.2		
2023	112	65.2 ± 4.5	6.3 ± 2.3	28.5 ± 4.3		
2024	118	66.8 ± 4.4	5.0 ± 2.1	28.2 ± 4.2		
ЦП 3 / Population 3						
2020	107	68.2 ± 4.5	2.8 ± 1.6	29.0 ± 4.4	11.276	0.187
2021	107	64.5 ± 4.6	2.8 ± 1.6	32.7 ± 4.5		
2022	116	67.2 ± 4.4	3.4 ± 1.7	29.3 ± 4.2		
2023	104	66.3 ± 4.6	2.9 ± 1.6	30.8 ± 4.5		
2024	108	64.1 ± 4.6	2.7 ± 1.6	33.2 ± 4.5		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M — среднее арифметическое значение признака; m — ошибка; G — коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; P — достоверность различий.

Note. M — mean value, m — mean error, G — G -test, P — significance of differences.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование выявило наличие размерной дифференциации обоеполых и пестичных цветков у *Knautia arvensis*. В литературе для объяснения различий по размерам околоцветника и его частей у однополых цветков растений с половым ди- или полиморфизмом существуют разные гипотезы: “коррелятивного развития”, “защитной функции” и др. (Barrett, Nough, 2013).

Гипотеза “коррелятивного развития” исходит из предположения, что между лепестками и тычинками наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Stanton, Young, 1994; Niu et al., 2015). Ряд исследователей показали (Baker, 1948; Plack, 1957), что на рост венчика влияют гормоны, выделяемые тычинками. Многочисленные последующие исследования (Demyanova, 1985; Etten, Chang, 2014; Oak et al., 2018) установили, что на размеры венчика пестичных цветков у гинодиэичных видов более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии развития цветка, в сравнении с дегенерацией их на более поздних стадиях. Окончательное подтверждение взаимного влияния формирующихся венчика и тычинок в цветке убедительно продемонстрировала ABC, а в дальнейшем ABCDE молекулярно-биологическая модель развития цветка (Haughn, Somerville, 1988; Theißen, 2001). Согласно ABCDE-модели развитие чашечки, венчика, андроея и гинецея в цветках определяется генами, относящимися к пяти классам (A, B, C, D и E). При этом показано, что продукты генов A + B + E необходимы для образования лепестков, а B + C + E — тычинок (Liu et al., 2018). Другими словами, существуют как минимум две группы генов (B и E), которые обуславливают развитие лепестков и тычинок. С другой стороны, в пестичных цветках *K. arvensis* не наблюдается какой-либо согласованной с уменьшением размеров венчика редукции женских генеративных органов. Это, по-видимому, связано с тем, что формирование плодolistиков и семязачатков контролируется иным комплексом генов — C, D и E.

Гипотеза “защитной функции” предполагает, что более крупные околоцветники пестичных цветков у диэичных видов появились

в процессе эволюции не в результате полового отбора, а только для защиты генеративных органов цветка и развивающихся плодов. Подтверждение этой гипотезы — наличие видов, опыляемых как биотически, так и абиотически, пестичные цветки которых крупнее тычиночных (Delph et al., 1996).

Все гипотезы, касающиеся объяснения полового диморфизма по размеру околоцветника и его частей, сходятся в одном: обоеполые цветки у гинодиэичных растений должны быть более крупными, чем пестичные. Так, обоеполые цветки образуют жизнеспособную пыльцу, тогда как пестичные ее полностью лишены; околоцветник обоеполых цветков должен защищать и андроей и гинецей, в то время как у пестичных цветков он защищает только гинецей; успех пыльцеобразующих растений (в случае гинодиэичных видов — обоеполые особи) напрямую связан с их способностью образовывать и воспринимать пыльцу, тогда как успех женских особей зависит только от их способности воспринимать пыльцу. Следовательно, лепестки обоеполых цветков должны быть более крупными, чем у женских цветков. Это необходимо, чтобы защищать больший объем генеративных органов (андроей и гинецей) или быть привлекательней для опылителей по сравнению с пестичными цветками (Delph et al., 1996).

Хотя непосредственной причиной размерного диморфизма цветков может быть гормональный сигнал, производимый тычинками и пыльцой, конечной причиной может быть естественный отбор, способствующий созданию большей привлекательности обоеполых растений у гинодиэичных видов. Анализ влияния размерного диморфизма цветков на частоту посещения опылителями и семенную продуктивность у гинодиэичных видов показал следующее. Во многих исследованиях убедительно продемонстрировано, что опылители чаще посещают крупные обоеполые цветки, чем мелкие пестичные (Ashman, Stanton, 1991; Lobo et al., 2016; Sletvold, Agren, 2016; Kamath et al., 2017; Tsuji, Ohgushi, 2018). Однако формирование крупных цветков ограничивается имеющимися ресурсами. Следовательно, у гинодиэичных растений существует потенциальный конфликт: образовывать более крупные

цветки, но в меньшем числе, или более мелкие цветки, но в большем числе. Экспериментально было показано (Etten, Chang, 2014; Oskay, 2017), что образование меньшего числа более крупных цветков — наиболее выгодная стратегия для обоеполых особей гинодиэцичных растений, поскольку процесс формирования дополнительных цветков требует затраты довольно многочисленных энергетических ресурсов. Что касается женских особей гинодиэцичных растений, установлено, что особи с более мелкими цветками могут производить больше семян, чем особи с более крупными цветками. Следовательно, как полагают большинство исследователей — относительные размеры цветков являются адаптивными признаками. Другими словами, размер цветков часто используется опылителями в качестве подсказки, насколько полезным может быть цветок. Этот сигнал, вероятно, будет довольно надежным у гинодиэцичных растений, поскольку обоеполые цветки обычно содержат больше нектара, чем пестичные того же вида (Ponomarev, Demyanova, 1975b; Etten, Chang, 2014; Cervantes et al., 2018).

Мужская стерильность в пестичных цветках — результат подавления развития андрогенеза. Фенотипическое проявление мужской стерильности варьирует от нераскрывающихся пыльников с фертильной пылью до отсутствия мужских генеративных органов в цветках. У большинства гинодиэцичных видов мужская стерильность возникает в результате недоразвития пыльца, которое обычно происходит во время или после стадии тетрады и часто связано с преждевременной дегенерацией тапетума. Например, изменение в степени редукции тычинок было выявлено в цветках *Thymus vulgaris* (Dommée et al., 1978): от полного отсутствия пыльников или тычиночных нитей к наличию небольшого рудиментарного пыльника, прикрепленного к трубке венчика или образованию очень короткой тычиночной нити, до наличия хорошо развитых пыльников, формирующихся на длинных тычиночных нитях. Dommée et al. (1978) обнаружили, что растения с определенным типом мужской стерильности в большинстве производят потомство с точно такой же степенью мужской стерильности, что позволяет предположить, что у этого явления есть генетическая основа. У *K. arvensis* мужская стерильность связана с торможением развития

пыльников и тычиночных нитей (Naghiloo, Claßen-Bockhoff, 2016). Данные авторы показали, что пыльники первыми подвергаются недоразвитию, позже это происходит с тычиночными нитями.

Количественные исследования мужской стерильности у гинодиэцичных видов выявили различия в соотношении половых форм в популяциях у разных видов, что объясняется как генетическими, так и экологическими факторами. По данным разных авторов частота женских особей у гинодиэцичных видов варьирует в широком диапазоне: от единичных особей до преобладания над обоеполыми (Ponomarev, Demyanova, 1975a; McCauley, Taylor, 1997; Wolf, Shmida 1997; Taylor et al., 2001; Landergott et al., 2009; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Godin, 2023; Godin et al., 2023, 2024; Jeon et al., 2024). С одной стороны, ведущий фактор, определяющий половую структуру популяций, — генетический контроль мужской стерильности. Однако к большому сожалению для гинодиэцичных растений имеются немногочисленные сведения по характеру наследования мужской стерильности: *Austroderia richardii* (Endl.) N.P. Barker & H.P. Linder (Connor, 1965), *Origanum vulgare* L. (Lewis, Crowe, 1956), *Plantago lanceolata* L. (Ross, 1969), *Salvia nemorosa* L. (Linnert, 1958) и некоторые другие. Согласно этим исследованиям женских особей в популяциях должно быть всегда меньше, чем обоеполых. В половой структуре популяций многих гинодиэцичных видов наблюдается именно такое генетически предопределенное соотношение половых форм, когда частота женских особей варьирует от 20 до 40% (Dufay, Billard, 2012). С другой стороны, выявлены разные причины, способные заметно изменять частоты половых форм: среднегодовая температура воздуха, степень увлажненности почвы, уровень жизненности особей, дифференциальная степень повреждения гермафродитных и женских особей травоядными животными, размер популяции, высокая семенная продуктивность женских особей и др. (Ponomarev, Demyanova, 1975a; Dommée et al., 1978; Ashman, Stanton, 1991; Charlesworth, Laporte, 1998; Oak et al., 2018; Gordeeva, Komarevtseva, 2020; Godin et al., 2024).

Помимо гермафродитных и женских особей, у *K. arvensis* в ценопопуляциях встречаются

гиномоноэичные растения. Наличие таких особей отмечено и у других гинодиэичных видов: *Silene littorea* (Casimiro-Soriguer et al., 2013), *Plantago coronopus* (Koelewijn, Van Damme, 1996), *Stellaria nemorum*, *Nepeta pannonica*, *Silene noctiflora* (Demyanova, 1985). Benevides et al. (2013) интерпретировали это как проявление постепенного перехода от гермафродитных особей к женским в ходе эволюции гинодиэии.

Учитывая редкую встречаемость гиномоноэичных особей в популяциях, они часто упускаются из виду при анализе половой дифференциации растений. Тем не менее они дают некоторые интересные сведения, потому что их частота, по-видимому, тесно связана с наличием в популяции различных цитоплазматических факторов мужской стерильности и варьирующими условиями окружающей среды.

У многих гинодиэичных видов пол определяется взаимодействием митохондриальных генов мужской стерильности (которые препятствуют успешному производству пыльцы) с ядерными генами (которые могут восстановить мужскую функцию у особей, имеющих в цитоплазме аллели мужской стерильности; Charlesworth, Laporte, 1998; Dudle et al., 2001; Bailey, Delph, 2007). Генетический механизм развития гиномоноэичных особей у *Plantago coronopus* изучался Koelewijn и Van Damme (1996). Они утверждают, что гиномоноэичный фенотип вызван неполным восстановлением в ядерных локусах мужской фертильности. Соответственно, вероятность обнаружения таких фенотипов увеличивается, когда многие ядерные гены участвуют в восстановлении мужской фертильности. Можно предположить, что генетическая сложность определения мужской стерильности может объяснить редкое появление, а иногда и полное отсутствие гиномоноэичных особей в разных популяциях.

Гиномоноэичные фенотипы также могут подвергаться влиянию факторов окружающей среды, таких как температура. Ряд исследований выявил явное влияние температуры на экспрессию пола, продемонстрировав, что при более высоких температурах у гиномоноэичных особей увеличивается степень мужской стерильности (Van Marrewijk, 1969; Koelewijn, Van Damme, 1996). Напротив, половая экспрессия женских и обоеполюх особей оказалась более стабильной. Следовательно, лабильная

экспрессия гиномоноэичных особей может указывать на приспособление к условиям окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Knautia arvensis образует два типа цветков — обоеполюе и пестичные, встречающиеся на трех вариантах особей — гермафродитные (только обоеполюе цветки), женские (только пестичные цветки) и гиномоноэичные (обоеполюе и пестичные цветки). Обоеполюе цветки полные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинеце. Краевые цветки флоральных единиц неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные). В пестичных цветках сохраняются рудименты андроеа, представленного стаминодиями, которые не образуют пыльцы. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: обоеполюе цветки крупнее пестичных; в обоеполюх цветках во время тычиночной стадии развития хорошо заметны пыльники, выступающие за пределы отгиба венчика, в пестичных цветках редуцированные пыльники расположены чуть ниже зева венчика; в обоеполюх цветках до опадания венчиков сохраняются в подсохшем состоянии скрученные тычиночные нити, в пестичных цветках после подсыхания редуцированного андроеа он едва заметен в трубке венчика. В половом спектре восьми изученных ценополюций преобладали обоеполюе особи — от 61.5 до 68.8%. Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи: от 2.0 до 6.3%. Не выявлено изменений полового спектра ценополюций в течение пяти лет наблюдений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-1210112900269.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ashman T.-L., Stanton M.L. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). — Ecology. 72(3): 993–1003.
<https://doi.org/10.2307/1940599>

- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. Sex-ratio evolution in nuclear-cytoplasmic gynodioecy when restoration is a threshold trait. — *Genetics*. 176(4): 2465–2476. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.076554>
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. — *Proc. Leeds Philos. Literary Soc.* 5(1): 136–139.
- Barrett S.C.H., Hough J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. — *J. Exp. Bot.* 64(1): 67–82. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers308>
- Benevides C.R., Haddad I.V.N., Barreira N.P., de Rodarte A.A.T., Galetto L., de Santiago-Fernandes L.D.R., de Lima H.A. 2013. *Maytenus obtusifolia* Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy-dioecy pathway. — *Plant Syst. Evol.* 299(9): 1693–1707. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0826-6>
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1978. Сем. 130. Dipsacaceae Lindl. — Ворсянковые. — В кн.: Флора Европейской части СССР. Т. 3. Л. С. 37–46.
- Casimiro-Soriguer I., Buide M.L., Narbona E. 2013. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious — gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. — *Plant Biol. J.* 15(6): 941–947. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x>
- Cervantes C., Alvarez A., Cuevas E. 2018. Small but attractive: female-biased nectar production and floral visitors in a dimorphic shrub. — *Plant Biol.* 20(1): 160–164. <https://doi.org/10.1111/plb.12653>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. — *Genetics*. 150(3): 1267–1282. <https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Connor H.E. 1965. Breeding systems in New Zealand grasses. VI. Control of Gynodioecism in *Cortaderia richardii* (Endl.) Zotov. — *N. Z. J. Bot.* 3(4): 233–242. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10429017>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Amer. Nat.* 148(2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70(10): 1289–1301.
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — *Bot. J. Linn. Soc.* 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Dudle D.A., Mutikainen P., Delph L.F. 2001. Genetics of sex determination in the gynodioecious species *Lobelia siphilitica*: evidence from two populations. — *Heredity*. 86(3): 265–276. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00833.x>
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — *Ann. Bot.* 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*. — *Ann. Bot.* 114(8): 1769–1778. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Franzén M., Larsson M. 2009. Seed set differs in relation to pollen and nectar foraging flower visitors in an insect-pollinated herb. — *Nord. J. Bot.* 27(4): 274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00348.x>
- [Glazunova, Dlusskiy] Глазунова К.П., Длусский Г.М. 2007. Связь между строением цветков и составом опылителей у некоторых ворсянковых (Dipsacaceae) и сложноцветных (Asteraceae) с внешне сходными соцветиями-антодиями. — *Журн. общ. биол.* 68(5): 361–378.
- [Godin] Годаин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104(5): 669–683. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годаин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105(3): 236–252. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- [Godin] Годаин В.Н. 2023. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 108(1): 13–22. <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Godin, Akhmetgarieva] Годаин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэция *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 104(8): 1211–1227. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- [Godin et al.] Годаин В.Н., Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2023. Гинодиэция у *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae). — *Бот. журн.* 108(2): 155–162. <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2024. Gynodioecy of *Origanum vulgare* ssp. *gracile* (Lamiaceae) in Tajikistan. — *Nord. J. Bot.* 2024(1): e04148. <https://doi.org/10.1111/njb.04148>
- Gordeeva N.I., Komarevtseva E.K. 2020. Variability of the gender spectrum in *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida). — *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 47: 1277–1280. <https://doi.org/10.1134/S1062359020100076>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Genet.* 9(2): 73–89. <https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>

- Jeon Y.-Ch., Moon H.-K., Kong M.-J., Hong S.-P. 2024. Floral dimorphism of *Elsholtzia angustifolia* (Loes.) Kitag. (Lamiaceae).— *Flora*. 319: 152583. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152583>
- Kamath A., Levin R.A., Miller J.S. 2017. Floral size and shape evolution following the transition to gender dimorphism.— *Amer. J. Bot.* 104(3): 451–460. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600442>
- [Kamelina, Plisko] Камелина О.П., Плиско М.А. 2000. Сем. Dipsacaceae.— В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб. С. 400–407.
- Koelewijn H.P., Van Damme J.M.M. 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*.— *New Phytol.* 132(1): 67–76. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x>
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Landergott U., Schneller J.J., Holdregger R., Thompson J.D. 2009. Sex ratio variation and spatial distribution of nuclear and cytoplasmic sex determining genes in gynodioecious *Thymus praecox* across altitudinal gradients.— *Evol. Ecol. Res.* 11(1): 23–42.
- Larsson M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae).— *Oecologia*. 146(3): 394–403. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Lecoq H. 1857. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. T. 6. Paris. 480 p.
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy.— *Evolution*. 10(2): 115–125. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1956.tb02838.x>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiözie bei *Salvia nemorosa*.— *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungs.* 89: 36–51. <https://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation.— *BMC Plant Biol.* 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lobo J.A., Ramos D.D.L., Braga A.C. 2016. Visitation rate of pollinators and nectar robbers to the flowers and inflorescences of *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae): effects of floral display size and habitat fragmentation.— *Bot. J. Linn. Soc.* 181(4): 667–681. <https://doi.org/10.1111/boj.12435>
- McCauley D.E., Taylor D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants.— *Amer. Nat.* 150(3): 406–420. <https://doi.org/10.1086/286072>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities.— *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Müller H. 1873. Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig. 478 S.
- Naghiloo S., Claßen-Bockhoff R. 2016. Gradual inhibition of staminate structures results in various degrees of male sterility in *Knautia arvensis*.— *Int. J. Plant Sci.* 177(7): 608–617. <https://doi.org/10.1086/687511>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae).— *PLoS ONE*. 10(1): e0117149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae).— *Plant Syst. Evol.* 304(4): 473–484. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Oskay D. 2017. Reproductive biology of the critically endangered endemic plant *Erodium somanum* in Turkey.— *Turk. J. Bot.* 41(2): 171–179. <https://doi.org/10.3906/bot-1603-9>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae.— *Nature*. 180(4596): 1218–1219. <https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- [Ponomarev, Demyanova] Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. 1975а. К изучению гинодиэзии у растений.— *Бот. журн.* 60(1): 3–15.
- [Ponomarev, Demyanova] Пономарев А.П., Демьянова Е.И. 1975b. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодиэцичных растений.— *Биол. науки*. 9: 67–72.
- Ross M.D. 1969. Digenic inheritance of male sterility in *Plantago lanceolata*.— *Can. J. Genet. Cytol.* 11(3): 739–744. <https://doi.org/10.1139/g69-086>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II.— *Bibl. Bot.* 17: 1–224.
- Sletvold N., Agren J. 2016. Experimental reduction in interaction intensity strongly affects biotic selection.— *Ecology*. 97(11): 3091–3098. <https://doi.org/10.1002/ecy.1554>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L.— *J. Evol. Biol.* 7(3): 271–285. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>
- Szabo Z. 1923. The development of the flower of the Dipsacaceae.— *Ann. Bot.* 37(146): 325–334. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089848>

- Taylor D.R., Olson M.S., McCauley D.E. 2001. A quantitative genetic analysis of nuclear-cytoplasmic male sterility in structured populations of *Silene vulgaris*.— *Genetics*. 158(2): 833–841.
https://doi.org/10.1093/genetics/158.2.833
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house.— *Curr. Opin. Plant Biol.* 4(1): 75–85.
https://doi.org/10.1016/s1369-5266(00)00139-4
- Tsuji K., Ohgushi T. 2018. Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction.— *Ecol. Evol.* 8(5): 2993–3001.
https://doi.org/10.1002/ece3.3921
- Van Marrewijk G.A.M. 1969. Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. I. Restoration of fertility with special reference to the influence of environment.— *Euphytica*. 18(1): 1–20.
https://doi.org/10.1007/BF00021977
- Varga S., Soulsbury C.D., John E.A. 2022. Biological Flora of Britain and Ireland: *Knautia arvensis*.— *J. Ecol.* 110(8): 1970–1992.
https://doi.org/10.1111/1365-2745.13938
- Wang H.-X., Liu H., Moore M.J., Landrein S., Liu B., Zhu Z.-H., Wang, H.-F. 2020. Plastid phylogenomic insights into the evolution of the Caprifoliaceae s.l. (Dipsacales).— *Molec. Phyl. Evol.* 142: 106641.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106641

GYNODIOECY IN *KNAUTIA ARVENSIS* (CAPRIFOLIACEAE)

G. K. Botov^{a, #}, V. N. Godin^{b, ##}

^aMoscow Pedagogical State University

Kibalchicha Str., 6, Bldg. 3, Moscow, 129164, Russia

^bCentral Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia,

[#]e-mail: grishenka.botov@mail.ru

^{##}e-mail: vn.godin@mpgu.su

The gynodioecy of the herbaceous polycarpic *Knautia arvensis* was studied in the Moscow Region. Eight populations were examined from 2020 to 2024. The plants form two types of flowers, bisexual and pistillate, on three types of individuals: hermaphrodite (only bisexual flowers), female (only pistillate flowers), and gynomonoecious (bisexual and pistillate flowers). The bisexual flowers are complete, tetracyclic, with tetramerous perianth and androecium, and dimerous gynoecium. The marginal flowers of the floral units are irregular (transversely zygomorphic), the median ones are nearly regular (actinomorphic). In the pistillate flowers, rudiments of the androecium are preserved, represented by staminodes that do not produce pollen. Three criteria were revealed to distinguish the flowers of different sexual types: size differences (bisexual flowers are larger than pistillate ones); the ratio of the length of corolla tube to stamen filaments, and the degree of the androecium preservation after the flower fading. In the sex ratio of the eight populations, the hermaphrodite plants prevailed, from 61.5 to 68.8%. The gynomonoecious variant was the rarest, from 2.0 to 6.3%. No changes in the sex ratio in the populations were found over the five years of observation. The size dimorphism of bisexual and pistillate flowers and the presence of gynomonoecious individuals in gynodioecious species are discussed.

Keywords: gynodioecy, gynomonoecy, *Knautia arvensis*, sex ratio

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Ashman T.-L., Stanton M.L. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae).— *Ecology*. 72(3): 993–1003.
https://doi.org/10.2307/1940599
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. Sex-ratio evolution in nuclear-cytoplasmic gynodioecy when restoration is a threshold trait.— *Genetics*. 176(4): 2465–2476.
https://doi.org/10.1534/genetics.107.076554
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants.— *Proc. Leeds Philos. Literary Soc.* 5(1): 136–139.
- Barrett S.C.H., Hough J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants.— *J. Exp. Bot.* 64(1): 67–82.
https://doi.org/10.1093/jxb/ers308
- Benevides C.R., Haddad I.V.N., Barreira N.P., de Roldarte A.A.T., Galetto L., de Santiago-Fernandes L.D.R., de Lima H.A. 2013. *Maytenus obtusifolia*

- Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy-dioecy pathway. — *Plant Syst. Evol.* 299(9): 1693–1707. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0826-6>
- Bobrov E.G. 1978. Fam. 130. Dipsacaceae Lindl. — In: *Flora of the European part of the USSR*. Vol. 3. Leningrad. P. 37–46 (In Russ.).
- Casimiro-Soriguer I., Buide M.L., Narbona E. 2013. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious — gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. — *Plant Biol. J.* 15(6): 941–947. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x>
- Cervantes C., Alvarez A., Cuevas E. 2018. Small but attractive: female-biased nectar production and floral visitors in a dimorphic shrub. — *Plant Biol.* 20(1): 160–164. <https://doi.org/10.1111/plb.12653>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. — *Genetics*. 150(3): 1267–1282. <https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Connor H.E. 1965. Breeding systems in New Zealand grasses. VI. Control of Gynodioecism in *Cortaderia richardii* (Endl.) Zotov. — *N. Z.J. Bot.* 3(4): 233–242. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10429017>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Amer. Nat.* 148(2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 70(10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — *Bot. J. Linn. Soc.* 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Dudle D.A., Mutikainen P., Delph L.F. 2001. Genetics of sex determination in the gynodioecious species *Lobelia siphilitica*: evidence from two populations. — *Heredity*. 86(3): 265–276. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00833.x>
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — *Ann. Bot.* 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*. — *Ann. Bot.* 114(8): 1769–1778. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. *Organographia illustrata plantarum vascularum*. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Franzén M., Larsson M. 2009. Seed set differs in relation to pollen and nectar foraging flower visitors in an insect-pollinated herb. — *Nord. J. Bot.* 27(4): 274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00348.x>
- Glazunova K.P., Dlusskiy G.M. 2007. Interrelation between flower structure and pollen vector composition in some Dipsacaceae and Asteraceae with externally similar anthodia. — *Zhurn. Obsh. Biol.* 68(5): 361–378 (In Russ.).
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — *Bot. Zhurn.* 104(5): 669–683 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105(3): 236–252 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region. — *Bot. Zhurn.* 104(8): 1211–1227 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A. 2023. Gynodioecy in *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae). — *Bot. Zhurn.* 108(2): 155–162 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2024. Gynodioecy of *Origanum vulgare* ssp. *gracile* (Lamiaceae) in Tajikistan. — *Nord. J. Bot.* 2024(1): e04148. <https://doi.org/10.1111/njb.04148>
- Godin V.N. 2023. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow region. — *Bot. Zhurn.* 108(1): 13–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- Gordeeva N.I., Komarevtseva E.K. 2020. Variability of the gender spectrum in *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida). — *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 47: 1277–1280. <https://doi.org/10.1134/S1062359020100076>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Genet.* 9(2): 73–89. <https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Jeon Y.-Ch., Moon H.-K., Kong M.-J., Hong S.-P. 2024. Floral dimorphism of *Elsholtzia angustifolia* (Loes.) Kitag. (Lamiaceae). — *Flora*. 319: 152583. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152583>
- Kamath A., Levin R.A., Miller J.S. 2017. Floral size and shape evolution following the transition to gender dimorphism. — *Am. J. Bot.* 104(3): 451–460. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600442>
- Kamelina O.P., Plisko M.A. 2000. Fam. Dipsacaceae. — In: *Comparative anatomy of seeds*. Vol. 6. Saint-Petersburg. P. 400–407.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.

- Koelewijn H.P., Van Damme J.M.M. 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*.— *New Phytol.* 132(1): 67–76.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x>
- Larsson M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae).— *Oecologia.* 146(3): 394–403.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Landergott U., Schneller J.J., Holdregger R., Thompson J.D. 2009. Sex ratio variation and spatial distribution of nuclear and cytoplasmic sex determining genes in gynodioecious *Thymus praecox* across altitudinal gradients. — *Evol. Ecol. Res.* 11(1): 23–42.
- Lecoq H. 1857. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. T. 6. Paris. 480 p.
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy. — *Evolution.* 10(2): 115–125.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1956.tb02838.x>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiözie bei *Salvia nemorosa*. — *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungs.* 89: 36–51.
<https://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — *BMC Plant Biol.* 18(1): 341.
<https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lobo J.A., Ramos D.D.L., Braga A.C. 2016. Visitation rate of pollinators and nectar robbers to the flowers and inflorescences of *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae): effects of floral display size and habitat fragmentation. — *Bot. J. Linn. Soc.* 181(4): 667–681.
<https://doi.org/10.1111/boj.12435>
- McCauley D.E., Taylor D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants. — *Amer. Nat.* 150(3): 406–420.
<https://doi.org/10.1086/286072>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Müller H. 1873. Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig. 478 S.
- Naghiloo S., Claßen-Bockhoff R. 2016. Gradual inhibition of staminate structures results in various degrees of male sterility in *Knautia arvensis*. — *Int. J. Plant Sci.* 177(7): 608–617.
<https://doi.org/10.1086/687511>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae). — *PLoS ONE.* 10(1): e0117149.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 304(4): 473–484.
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Oskay D. 2017. Reproductive biology of the critically endangered endemic plant *Erodium somanum* in Turkey. — *Turk. J. Bot.* 41(2): 171–179.
<https://doi.org/10.3906/bot-1603-9>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae. — *Nature.* 180(4596): 1218–1219.
<https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. 1975a. To the study of gynodioecy in plants. — *Bot. Zhurn.* 60(1): 3–15 (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. 1975b. Nectar secretion in perfect and female flowers of gynodioecious plants. — *Biol. nauki.* 9: 67–72 (In Russ.).
- Ross M.D. 1969. Digenic inheritance of male sterility in *Plantago lanceolata*. — *Can. J. Genet. Cytol.* 11(3): 739–744.
<https://doi.org/10.1139/g69-086>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — *Bibl. Bot.* 17: 1–224.
- Sletvold N., Agren J. 2016. Experimental reduction in interaction intensity strongly affects biotic selection. — *Ecology.* 97(11): 3091–3098.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1554>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. — *J. Evol. Biol.* 7(3): 271–285.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>
- Szabo Z. 1923. The development of the flower of the Dipsacaceae. — *Ann. Bot.* 37(146): 325–334.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089848>
- Taylor D.R., Olson M.S., McCauley D.E. 2001. A quantitative genetic analysis of nuclear-cytoplasmic male sterility in structured populations of *Silene vulgaris*. — *Genetics.* 158(2): 833–841.
<https://doi.org/10.1093/genetics/158.2.833>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 4(1): 75–85.
[https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(00)00139-4)
- Tsuji K., Ohgushi T. 2018. Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction. — *Ecol. Evol.* 8(5): 2993–3001.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3921>

- Van Marrewijk G.A.M. 1969. Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. I. Restoration of fertility with special reference to the influence of environment. — *Euphytica*. 18(1): 1–20.
<https://doi.org/10.1007/BF00021977>
- Varga S., Soulsbury C.D., John E.A. 2022. Biological Flora of Britain and Ireland: *Knautia arvensis*. — *J. Ecol.* 110(8): 1970–1992.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13938>
- Wang H.-X., Liu H., Moore M.J., Landrein S., Liu B., Zhu Z.-H., Wang H.-F. 2020. Plastid phylogenomic insights into the evolution of the Caprifoliaceae s.l. (Dipsacales). — *Molec. Phyl. Evol.* 142: 106641.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106641>

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SOLANUM* И *JALTOMATA* ТРИБЫ SOLANEAE (SOLANACEAE)

© 2025 г. А. Н. Семенов¹, *, Д. А. Брицкий¹, **, В. Ф. Тарасевич¹, ***,
О. А. Гаврилова¹, ****, В. В. Григорьева¹, *****

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: undreru@yandex.ru

**e-mail: dmibri@mail.ru

***e-mail: tarasevichvf@mail.ru

****e-mail: gavriloa@binran.ru

*****e-mail: mikhailov_val@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2024 г.

Получена после доработки 28.10.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Методами световой и сканирующей электронной микроскопии исследована морфология пыльцы 14 видов из двух родов (*Solanum* — 12 и *Jaltomata* — 2 вида), из них пыльца 10 видов описана впервые. Типичные пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров, длина экваториального диаметра не превышает 35 мкм. Борозды длинные, неширокие, строение эндоапертур различное. Скульптура поверхности — микрошиповатая. Морфологические особенности пыльцы (строение апертур и скульптура поверхности экзины) являются важными диагностическими признаками, которые позволяют различать пыльцу *Solanum* и *Jaltomata*. Палиноморфологические особенности не противоречат филогенетическим данным. Характеристики пыльцевых зерен могут быть полезны в качестве дополнительных диагностических признаков для некоторых изученных видов *Solanum*.

Ключевые слова: морфология пыльцы, *Solanum*, *Jaltomata*, Solaneae, Solanaceae, сканирующая электронная микроскопия, светооптическая микроскопия

DOI: 10.31857/S0006813625010056, EDN: EMHMF

Роды *Solanum* L. и *Jaltomata* Schldl традиционно включают в трибу Solaneae (Solanoideae, Solanaceae) (Davis, 1980; D'Arcy, 1991; Hunziker, 2000 и др.). Типовой род *Solanum* (около 1500 видов) является самым крупным не только в подсемействе Solanoideae, но и в семействе Solanaceae. К роду *Jaltomata* относится около 66 видов. Растения этих родов — однолетние или многолетние травы, кустарники и деревья. Родиной большинства видов является Южная и Центральная Америка. Произрастают они преимущественно в условиях жаркого климата от побережий до высот 2000 м над уровнем моря. *Solanum bonariense* L. натурализован в Южной Европе, *S. lycopersicum* L. и *S. tuberosum* L. — важные сельскохозяйственные культуры, сорта которых возделывают во многих странах северного и южного полушария Земли. При

изучении пыльцы этих видов нужно обращать особое внимание на происхождение изученных образцов, поскольку современные сорта и формы могут значительно отличаться по плоидности и особенностям прохождения мейоза, что может повлиять на морфологию пыльцы и ее изменчивость (Schishova et al., 2019). Широкое применение методов молекулярно-филогенетического анализа приводит к пересмотру объемов всего семейства Solanaceae в целом, его подсемейств, триб и отдельных родов. Уточняются филогенетические связи между отдельными родами (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022). Результаты молекулярно-генетических исследований подтвердили правомерность включения ранее самостоятельных родов *Cyphomandra* Sendtn. (Bohs, 2007) и *Lycopersicon* Mill. (Komarova et al., 2008) в род *Solanum*, а род

Hebecladus Miers. в род *Jaltomata* (Mione et al., 1994). Согласно данным молекулярно-филогенетического анализа роды *Solanum* и *Jaltomata* составляют одну кладу Solaneae (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022).

В настоящее время методами оптической и сканирующей электронной микроскопии подробно изучена морфология пыльцевых зерен незначительной части видов, традиционно относимых к роду *Solanum* (Edmonds, 1984; Batista-Franklin, Gonçalves-Esteves, 2008; Vitorino da Cruz-Barros et al., 2011; Tarasevich et al., 2011; Adedeji, Akinniyi, 2015; Du et al., 2018; Ashfaq et al., 2020). В общей сложности имеется информация о морфологии пыльцы порядка 200 видов этого рода. Пыльца видов *Solanum* характеризуется одинаковым бороздно-оревым типом апертур и несколькими вариациями скульптуры поверхности экзины. Считается, что особенности скульптуры поверхности пыльцы могут быть использованы для таксономии рода (Batista-Franklin, Gonçalves-Esteves, 2008). Также отмечается сходство формы пыльцевых зерен, строения апертур и структуры экзины пыльцевых зерен видов, относимых ранее к роду *Cyphomandra* (*C. pinetorum* L. B. Sm. & Downs, *C. betacea* (Cav.) Sendtn) и ряда видов рода *Solanum* (Du et al., 2018). Палиноморфология растений, ранее относившихся к самостоятельным родам и перемещенных в настоящее время в род *Solanum*, изучена значительно хуже. Имеются разрозненные данные по палиноморфологии отдельных видов *Cyphomandra* (Rao, Raoof, 1970; Ayrapetyan, 2002, Paria et al., 2010; Du et al., 2018), *Lycopersicum* (Kupriyanova, Aleshina, 1978; Paria et al., 2010, Ayrapetyan, 2002). Подробное исследование морфологии пыльцы рода *Jaltomata* до сих пор не проводилось. В литературе имеются сведения о палиноморфологии двух видов *Jaltomata* и одного вида *Hebecladus*, включенного в род *Jaltomata* (Rao et al., 1970; Ayrapetyan, 2002).

Цель работы — оценить значение палиноморфологических признаков *Solanum* и *Jaltomata* для установления родства этих родов и идентификации дисперсной пыльцы в палиномах разного происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован палинологический материал из Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Морфологию пыльцы исследовали методами световой (СМ) и сканирующей электронной (СЭМ) микроскопии. Для исследования в проходящем свете пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетолитному методу (Erdtman, 1952). Световые фотографии пыльцы получали с помощью микроскопа Axioplan 2 фирмы “Carl Zeiss” (Германия) при увеличении 1000 крат. Особенности микроморфологического строения поверхности пыльцевых зерен исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6390 фирмы “JEOL” (Япония) при ускоряющем напряжении 17 кВ (реже при 15 или 18 кВ), в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования предварительно обработанную ацетолитной смесью пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке. Изучение пыльцы проводили по общепринятой схеме, учитывали: форму и очертания пыльцевых зерен, тип и число апертур, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и особенности скульптуры (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Для измерения основных палиноморфологических параметров отбирали 30 пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено исследование морфологии пыльцевых зерен 12 видов рода *Solanum* и 2 видов рода *Jaltomata*. Краткое описание пыльцевых зерен изученных видов представлено в табл. 1, 2.

АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Форма, очертания, размеры. Пыльцевые зерна изученных видов эллипсоидальной, близкой к сфероидальной, формы (соотношение длины полярной оси (P) к длине экваториального диаметра (E) незначительно больше 1).

Таблица 1. Основные неколичественные характеристики пылцы исследованных видов родов *Solanum* и *Jaltomata*
Table 1. The main non-quantitative characteristics of pollen of the studied species of the genera *Solanum* and *Jaltomata*

№	Название вида в соответствии с современной номенклатурой Species name in accordance with modern nomenclature	Очертание пыльцевого зерна с полюса Polar view of pollen grain	Очертание пыльцевого зерна с экватора Equatorial view of pollen grain	Ора / Ora	Скульптура Exine ornamentation
Род <i>Solanum</i> / Genus <i>Solanum</i>					
Группа видов <i>Cyphomandra</i> / <i>Cyphomandra</i> species group					
1	<i>S. lasiopodium</i> Dunal.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Почти округлое Almost rounded	Экваториально вытянутые, с неясными концами и нечеткими краями Equatorially elongated, with unclear ends and unclear edges	Шипиковатая Echinata
2	<i>S. diploconos</i> (Mart.) Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Треугольное Triangular	Экваториально вытянутые, линзовидные, с четкими слегка неровными краями и четкими суженными концами Equatorially elongated, lenticular, with clear slightly uneven edges and clear narrowed ends	Шипиковатая Echinata
3	<i>S. sciadostylis</i> (Sendtn.) Bohs	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Бугорчато-шипиковатая Tuberculate-echinate
4	<i>S. obliquum</i> Ruiz et Pav.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Шипиковатая Echinata
5	<i>S. sycocarpa</i> (Mart. & Sendtn.) Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и неясными концами Equatorially elongated, with clear edges and unclear ends	Шипиковатая Echinata
6	<i>S. viarum</i> Dunal.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Шипиковатая Echinata
Группа <i>Lycopersicon</i> / <i>Lycopersicon</i> species group					
7	<i>S. lycopersicum</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata
8	<i>S. habrochaites</i> S. Knapp & D. M. Spooner	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

9	<i>S. peruvianum</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata
Группа <i>Solanum</i> <i>Solanum</i> species group					
10	<i>S. bonariense</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и зауженными четкими концами Equatorially elongated, with clear edges and narrowed clear ends	Шипиковатая Echinata
11	<i>S. decorum</i> Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и широкими слегка раздваивающимися концами Equatorially elongated, with clear edges and wide slightly forked ends	Шипиковатая Echinata
12	<i>S. fendleri</i> Van Heurk	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и широкими слегка раздваивающимися концами Equatorially elongated, with clear edges and wide slightly forked ends	Шипиковатая Echinata
Род <i>Jaltomata</i> / Genus <i>Jaltomata</i>					
13	<i>J. procumbens</i> (Cav.) J. L. Gentry	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округлое Rounded	Нечеткая, слегка заходит за края борозды Indistinct, slightly beyond the edges of the colpus	Шипиковатая с перфорациями и разнонаправленными Echinata with perforations and multidirectional striae
14	<i>J. umbellata</i> (Ruiz & Pav.) Mione & M. Nee	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Почти округлое almost rounded	Экваториально вытянутая, нечеткая в очертании Equatorially elongated, indistinct in outline	Шипиковатая с перфорациями Echinata with perforations

Таблица 2. Основные количественные характеристики пыльцевых зерен исследованных видов родов *Solanum* и *Jaltomata*
Table 2. The main quantitative characteristics of pollen grains of the studied species of the genera *Solanum* and *Jaltomata*

№	Название вида в соответствии с современной номенклатурой Species name in ac- cordance with mod- ern nomenclature	Этикетка гербарного образца Herbarium specimen label	Длина полярной оси (мкм), <i>P</i> Length of polar axis (µm), <i>P</i>	Длина экваториального диаметра (мкм), <i>E</i> Equatorial diameter (µm), <i>E</i>	<i>P/E</i>	Ора / Ora		Ширина борозды (µm) Colpus width (µm)	Толщина экзины (µm) Exine thickness (µm)	Высота шипов (µm) Height of spines (µm)	Число шипов на 1 мкм ² Number of spines per 1 µm ²
						Ширина (µm) Width (µm)	Длина (µm) Length (µm)				
Род <i>Solanum</i> / Genus <i>Solanum</i>											
Группа видов <i>Cyphomandra</i> / <i>Cyphomandra</i> species group											
1	<i>Solanum lasiopodium</i> Dunal.	<i>Cyphomandra bassovioioides</i> Rusby: Plants of Santa Marta, United States of Colombia, Herbert H. Smith 1898–1901, n. 1181	18.2–20.0	19.0–1.5	1.1	1.7	9.1–10.4	1.6	1.0	0.1	16–20
2	<i>S. diploconos</i> (Mart.) Sendtn.	<i>C. diploconos</i> (Martius) Sendtn.: Rio Janeiro, 1885–1886, Glasiou; 16293	24.5–30.0	29.0–31.5	1.3	3.5–5.7	Концы сливаются The ends merge	2.4–2.7	1.2	0.1	17–20
3	<i>S. sciadostylis</i> (Sendtn.) Bohs	<i>C. sciadostylis</i> Sendtn.: Prov. Minas Geraes Caldas, 14.12.1859	24.5–28.0	29.0–31.5	1.2	2.5–3.3	Концы сливаются The ends merge	2.7	1.2	0.1	11–13
4	<i>S. obliquum</i> Ruiz et Pav.	<i>C. obliqua</i> (Ruiz et Pav.) Sendtn.: Plants of Peru, Cucharas to Tinga, Marie, 500 m, Felix Woytkowski, June 21958, n. 5017	24.0–26.5	24.0–26.5	1.1	1.5–2.4	14.5–17.1	2.0–2.5	1.2	0.1	19–20
5	<i>S. sycocarpum</i> Mart. & Sendtn.	<i>C. sycocarpa</i> (Mart. & Sendtn.) Sendtn.: Herb. Fischer, Mai 1849	24.0–27.1	28.5–30.0	1.3	2.1–4.3	11.3–13.8	2.5–3.1	1.8	0.1	18–23
6	<i>S. viarium</i> Dunal.	<i>C. viridiflora</i> (Ruiz & Pav.) Sendtn.: Santa Maria, United States of Colombia, Herbert H. Smith, 1898–1901	30.0–32.5	32.5–35.0	1.1	2.1–4.3	11.3–13.8	2.4	2.0	0.1	18–20

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Группа <i>Lycopersicon</i> / <i>Lycopersicon</i> species group											
7	<i>S. lycopersicum</i> L.	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.: Мексика [Mexico], 23.01.1968	26.4–33.3	25.5–29.7	1.2	2.5–3.3	4.5–7.4	2.0–2.2	1.1	<0.1	10–11
8	<i>S. habrochaites</i> S. Knapp & D. M. Spooner	<i>L. hirsutum</i> Dunal: Peru, province of Hualgayoc, Departament of Cajamarca, 29 August 1964, Paul C. Hutchinson, Klaus von Bismark, № 6326a	28.2–31.3	26.5–28.9	1.1	2.5–3.2	5.5–7.7	2.0–2.2	1.0	<0.1	12–13
9	<i>S. peruvianum</i> L.	<i>L. peruvianum</i> (L.) Mill.: Peru, 1843, № 7316	19.7–23.1	18.5–23.0	1.1	2.2–2.6	7.3–7.5	1.6–1.8	0.8–1.2	<0.1	12–13
Группа <i>Solanum</i> / <i>Solanum</i> species group											
10	<i>S. bonariense</i> L.	<i>S. bonariense</i> L.: Argentina, Tigre, insulae in ost. fl. Parona, 10.01.1928, S. Juzepczuk	27.5–30.0	25.0–28.2	1.2	1.8–2.3	12.1–15.0	3.0	1.5	0.1	6–7
11	<i>S. decorum</i> Sendtn.	<i>S. decorum</i> Sendtn.: Herb. Reg. Berolinense, Brasilia, Sellow legit	24.5–31.0	25.0–30.5	1.3	2.7–3.6	12.8–16.5	2.0–2.5	1.5	0.1	6–7
12	<i>S. fendleri</i> Van Heurk	<i>S. fendleri</i> Van Heurk: Charges, Isthmus of Panama, Fondler A., Febr.—March 1850, № 254	26.0–28.5	26.0–28.5	1.2	2.7–3.2	14.1–14.6	1.9	1.3	0.1	10–12
Род <i>Jaltomata</i> / Genus <i>Jaltomata</i>											
13	<i>J. procumbens</i> (Cav.) J. L. Gentry	<i>Atropa procumbens</i> Cav.: M. Balbis, 1808	28.0–35.1(56.0)	20.1–33.0 (56.0)	1.1	1.1–1.5	1.1–1.5	1.0	0.9–1.2	0.2–0.3	2
14	<i>J. umbellata</i> (Ruiz & Pav.) Mione & M. Nee	<i>Hebecladus umbellatus</i> (Ruiz & Pav.) Miers.: 3.10.1801, Herb. Mertens	21.3–25.1	24.7–30.3	1.1	4.2–4.8	8.0–9.4	2.0–2.2	1.2–1.4	0.2	2–3

У пыльцевых зерен большинства изученных видов рода *Solanum* очертания с полюса округло-3-угольные, у пыльцы *S. diploconus* почти треугольные, а у пыльцевых зерен *Jaltomata procumbens* и *J. umbellata* почти округлые. У всех исследованных видов очертания зерен с экватора — эллиптические (см. табл. 1).

Согласно общепринятой классификации (Erdtman, 1952) пыльцевые зерна всех изученных видов имеют средние размеры. Самые мелкие зерна выявлены у *S. lasiopodium* (18.0–20.0 × 19.0–21.5 мкм). Разница в размерах самых мелких и самых крупных пыльцевых зерен у одного растения незначительная, редко достигает 5 мкм (см. табл. 2). Исключение составляет *J. procumbens*. Около 10% зерен этого вида в 1.5–2 раза крупнее (см. табл. 2).

Апертуры. Типичные пыльцевые зерна всех изученных видов 3-бороздно-оровые. Только у *J. procumbens*, кроме типичных, встречаются атипичные зерна с другим числом и (или) расположением апертур. Выявлено около 49% 6-апертурных зерен, а также единичные пыльцевые зерна с одной опоясывающей апертурой в форме шва теннисного мяча (по терминологии Pozhidaev, 1993, 1995). Апертуры сложные, каждая состоит из внешней меридионально ориентированной борозды (кольпы) и внутренней эндоапертуры (оры). Борозды у пыльцевых зерен всех изученных видов сходны по своей морфологии. Они длинные, узкие или средней ширины. У пыльцевых зерен *J. procumbens* концы борозд иногда сливаются на полюсах (рис. 1, 23). Края борозд более или менее четкие, параллельные, концы оттянутые, в большинстве случаев заостренные, только у пыльцевых зерен *S. viarum* слегка закругленные. У всех изученных видов, за исключением *S. bonariense* и *S. fendleri* (группа *Solanum*), борозды характеризуются мембраной с бугорками. У *S. bonariense* и *S. fendleri* мембрана борозд почти гладкая.

Оры у пыльцы изученных видов различаются размерами и четкостью очертаний. По морфологическим признакам можно выделить две основные группы ор.

Группа 1. Оры четко очерченные, длинные, вытянутые по экватору, с хорошо различимыми или неразличимыми концами. Ширина ор в большинстве случаев превышает ширину

борозд, реже почти равна ширине борозды. По длине ор можно выделить две подгруппы.

1.1. Оры длинные, их концы почти сливаются, образуя почти замкнутый экваториальный поясок (*S. diploconus*, *S. sciadostylis*, *S. viarum*) (см. табл. 1; рис. 1, 9–12, 13–16).

1.2. Оры более короткие, не образуют экваториальный поясок, их концы раздваиваются (*S. sycocarpum*) (рис. 1, 1), заостряются или плохо различимы при светооптическом исследовании (см. табл. 1).

Группа 2. Оры нечетких очертаний. Почти округлые, слегка выступающие за края борозд у пыльцевых зерен *Jaltomata procumbens* (рис. 1, 21, 22).

Скульптура поверхности пыльцевых зерен (рис. 2, 3, 6, 9, 12; рис. 3, 3, 6, 9, 12). У пыльцевых зерен всех изученных видов скульптура шипиковатая. Скульптурные элементы микроскопические, хорошо различимы только при высоких увеличениях СЭМ. Шипики конические (в боковой проекции треугольные) в проекции сверху часто выглядят как микроскопические гранулы или бородавки, более или менее одинаковые по величине.

Пыльцевые зерна некоторых изученных видов различаются между собой по высоте шипиков, плотности их взаимного расположения и наличию дополнительных скульптурных элементов между ними.

У пыльцы большей части исследованных видов шипики очень мелкие, не более 0.1 мкм, более или менее одинаковые по высоте, равномерно распределенные по поверхности пыльцевого зерна.

Шипики более крупных размеров (0.2–0.3 мкм высотой) свойственны пыльце представителей рода *Jaltomata* (рис. 3, 9, 12).

Плотность расположения шипиков варьирует от 2–3 на 1 мкм² у пыльцы видов *Jaltomata* и от 6 до 23 — у зерен видов *Solanum*. В разных группах видов этого рода число шипиков на поверхности экзины неодинаково. У пыльцы видов из группы *Cyphomandra* оно варьирует от 11–13 (*S. sciadostylis*) до 23 (*S. sycocarpum*), в группе *Lycopersicon* — 10–13, в группе *Solanum* от 6–7 (*S. bonariense*) до 10–12 (*S. fendleri*) (см. табл. 2).

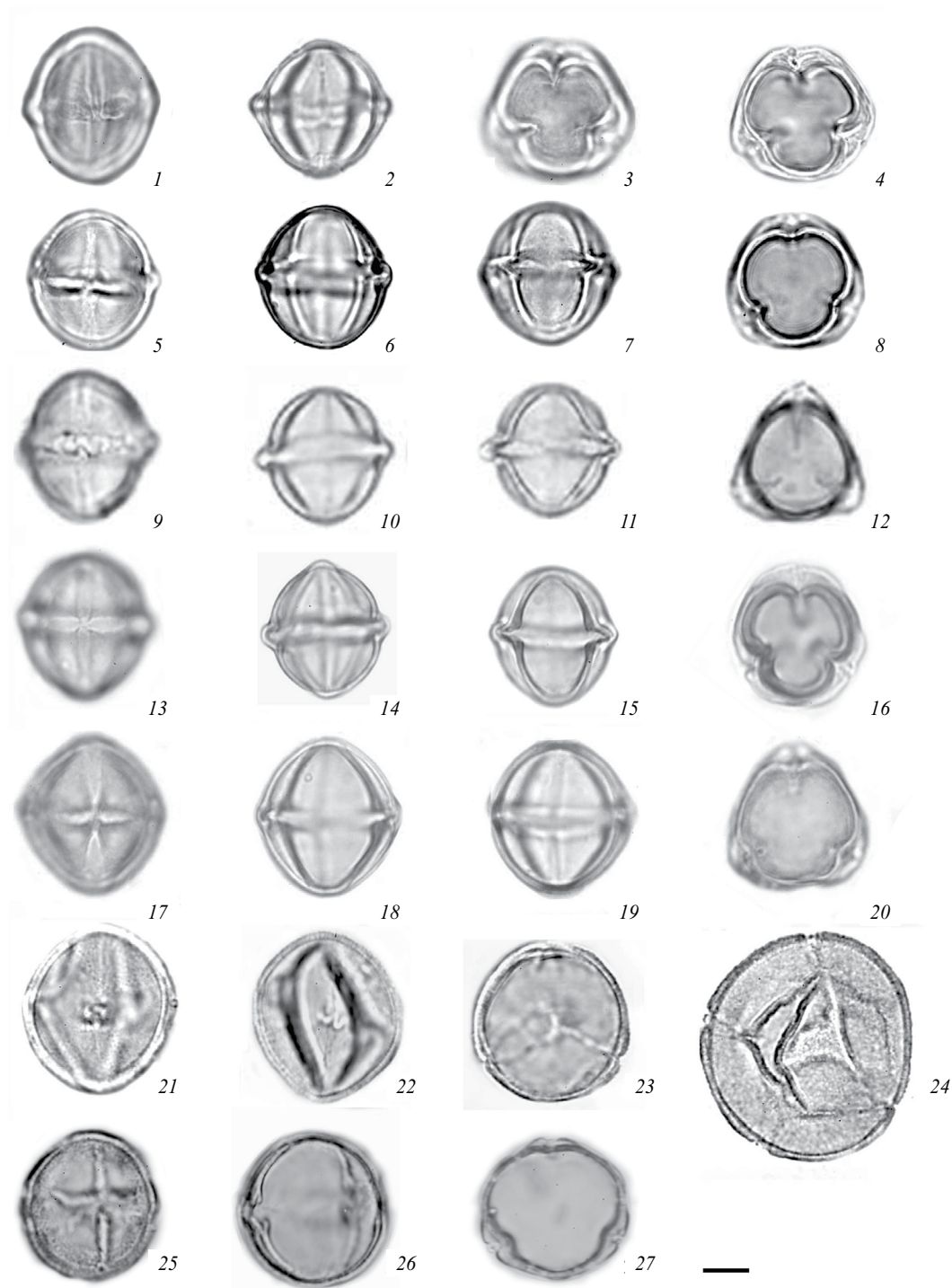


Рис. 1. Морфология пыльцы *Solanum* и *Jaltomata* (СМ).

1–4 — *Solanum sycocarpum*; 5–8 — *S. obliquum*; 9–12 — *S. diploconos*; 13–16 — *S. sciadostylis*; 17–20 — *S. bonariense*; 21–24 — *Jaltomata procumbens*; 25–27 — *J. umbellata*. 1, 2, 5–7, 9–11, 13–15, 17–19, 21, 22, 25, 26 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 4, 8, 12, 16, 18, 20, 23, 27 — вид пыльцевого зерна с полюса. 24 — атипичное пыльцевое зерно, вид с полюса. Масштабная линейка, мкм: 1–27 — 10.

Fig. 1. Pollen morphology of *Solanum* and *Jaltomata* (LM).

1–4 — *Solanum sycocarpum*; 5–8 — *S. obliquum*; 9–12 — *S. diploconos*; 13–16 — *S. sciadostylis*; 17–20 — *S. bonariense*; 21–24 — *Jaltomata procumbens*; 25–27 — *J. umbellata*. 1, 2, 5–7, 9–11, 13–15, 17–19, 21, 22, 25, 26 — equatorial view of pollen grains. 3, 4, 8, 12, 16, 18, 20, 23, 27 — polar view of pollen grains. 24 — atypical pollen grain, polar view. Scale bars, μm : 1–27 — 10.

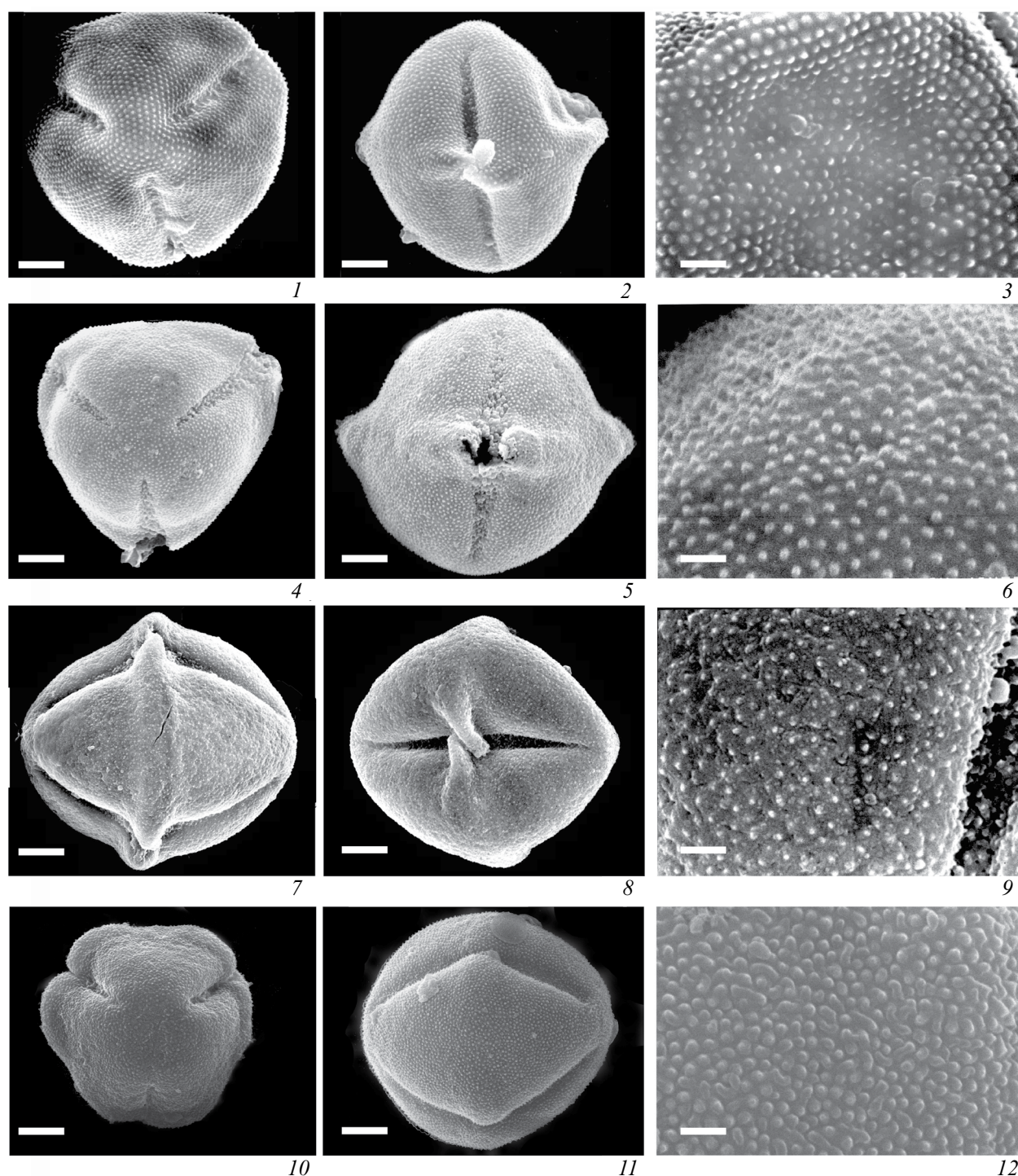


Рис. 2. Морфология пыльцы *Solanum* (СЭМ).

1–3 — *Solanum lasiopodium*; 4–6 — *S. diploconos*; 7–9 — *S. sciadostylis*; 10–12 — *S. bonariense*. 1, 4, 10 — вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 7, 8, 11 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 — скульптура экзины.

Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

Fig. 2. Pollen morphology of *Solanum* (SEM).

1–3 — *Solanum lasiopodium*; 4–6 — *S. diploconos*; 7–9 — *S. sciadostylis*; 10–12 — *S. bonariense*. 1, 4, 10 — polar view of pollen grains. 2, 5, 7, 8, 11 — equatorial view of pollen grains. 3, 6, 9, 12 — exine sculpture.

Scale bars, μm : 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

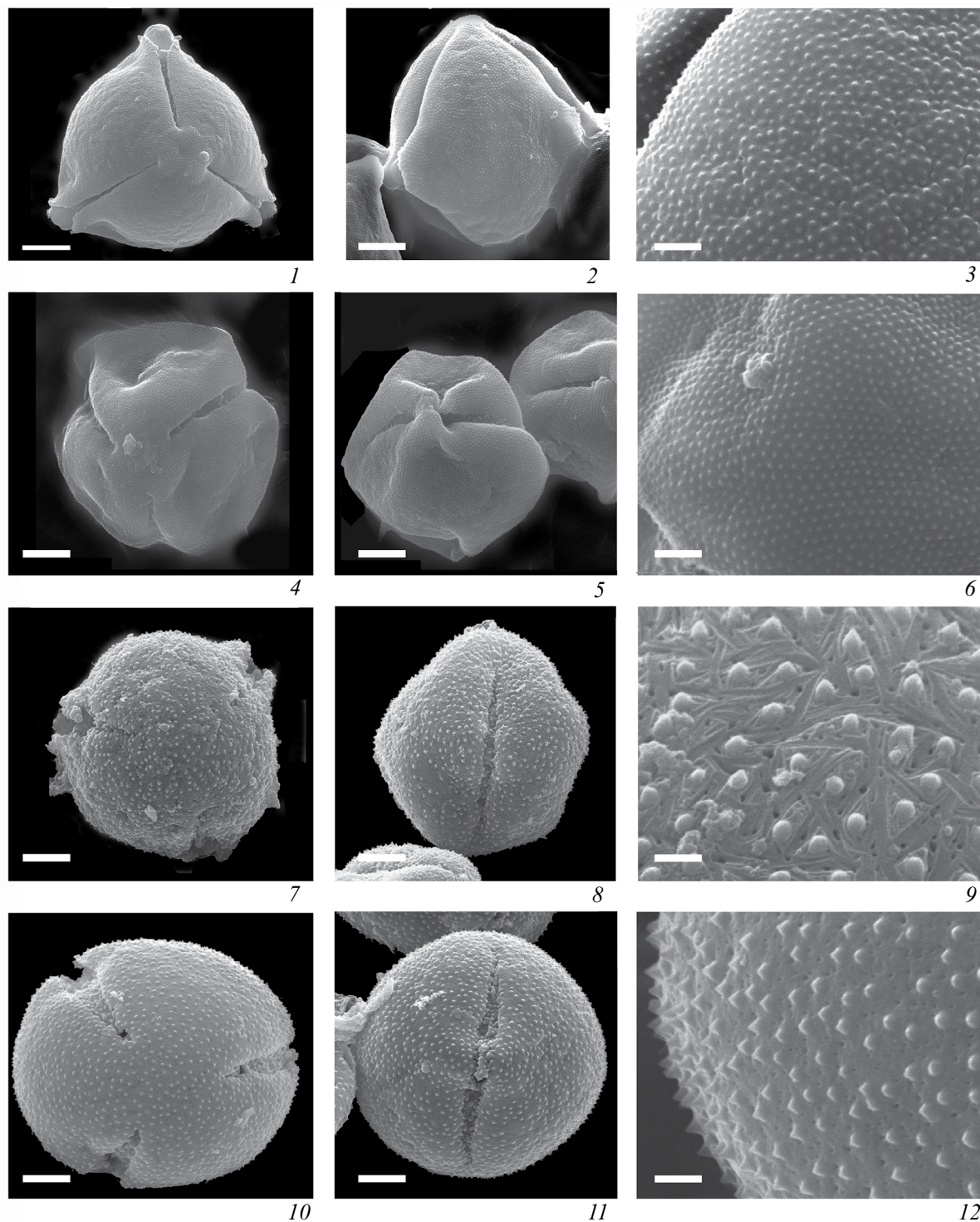


Рис. 3. Морфология пыльцы *Solanum* и *Jaltomata* (СЭМ).

1–3 — *Solanum lycopersicum*; 4–6 — *S. habrochaites*; 7–9 — *Jaltomata procumbens*; 10–12 — *Jaltomata umbellata*. 1, 4, 7, 10 — вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 8, 11 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 — скульптура экзины. Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

Fig. 3. Pollen morphology of *Solanum* and *Jaltomata* (SEM).

1–3 — *Solanum lycopersicum*; 4–6 — *S. habrochaites*; 7–9 — *Jaltomata procumbens*; 10–12 — *Jaltomata umbellata*. 1, 4, 7, 10 — polar view of pollen grains. 2, 5, 8, 11 — equatorial view of pollen grains. 3, 6, 9, 12 — exine sculpture.

Scale bars, μm : 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

У пыльцы большинства изученных видов шипики плотно прилегают друг к другу и являются единственными скульптурными элементами экзины. У пыльцевых зерен некоторых исследованных видов между шипиками выявлены дополнительные скульптурные элементы. Так, на поверхности экзины *S. sciadostylis* видны микроскопические гранулы, у *S. obliquum* редкие перфорации. Перфорации диаметром не более 0.1 мкм также характерны для экзины видов рода *Jaltomata*. Сложная скульптура описана для пыльцевых зерен *J. procumbens* (рис. 3, 9), на поверхности которых, кроме шипов и перфораций, выявлены многочисленные тонкие, короткие, разнонаправленные струи. По этому признаку пыльца *J. procumbens* хорошо отличается не только от пыльцы всех исследованных видов *Solanum*, но и от *Jaltomata umbellata* (рис. 3, 12).

Таким образом, исследование с помощью СЭМ показало, что хотя скульптура пыльцы изученных видов достаточно однообразна, выявленные признаки могут быть таксономически значимыми, позволяющими различать по пыльце роды *Solanum* и *Jaltomata*. Пыльцевые зерна некоторых изученных видов *Solanum* различаются плотностью распределения шипиков по поверхности экзины (см. табл. 2).

Экзина. У пыльцы большинства видов экзина тонкая, 0.8–1.5 мкм толщиной. У *S. sycocarpum* до 1.8 мкм, у *S. viarum* до 2.0 мкм. Над орами экзина заметно утолщается, приподнимается, разрастается и образует замок над орой. Экзина тектатно-коллумелятная (Tarasevich et al., 2011). Светооптическое исследование не позволяет выявить структуру экзины у пыльцы видов *Solanum*, столбики не просматриваются. В отличие от пыльцевых зерен *Solanum* у оболочки пыльцы *J. umbellata* и *J. procumbens* колумеллы удается рассмотреть при использовании светового микроскопа.

СРАВНЕНИЕ И АНАЛИЗ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных и литературных палиноморфологических данных показал, что пыльца представителей рода *Solanum* в целом не отличается большим разнообразием. По комплексу палиноморфологических признаков, главным

из которых можно считать характерное утолщение экзины в области апертур, дисперсные зерна представителей этого рода могут достоверно определяться до семейства. Однако большое сходство пыльцы *Solanum* с пылью *Physalis* и некоторых других небольших родов семейства Solanaceae (Airapetyan, 1991, 2002; Zhang, Lu, 1995; Perveen, Qaiser, 2007 и др.) делают практически невозможным определение дисперсной пыльцы до рода.

Из 12 изученных видов *Solanum* 6 видов (*S. lasiopodium*, *S. diploconus*, *S. sciadostylis*, *S. obliquum*, *S. sycocarpum*, *S. viarum*) ранее входили в самостоятельный род *Cyphomandra*, объединявший около 35 видов. Для удобства в данной работе эти виды рассматриваются как отдельная группа *Cyphomandra* (см. табл. 1, 2). Палиноморфологически бывший род *Cyphomandra* изучен недостаточно хорошо. В литературе имеются сведения о морфологии пыльцы только двух видов *Cyphomandra* (Vitorino da Cruz-Barros et al., 2011). Проведенное палиноморфологическое исследование показало, что пыльца изученных видов в целом не отличается большим разнообразием. В основном различия касаются плотности расположения шипиков на поверхности экзины (см. табл. 2). Однако у отдельных видов удалось выявить таксономические признаки видового уровня. Так, пыльцевые зерна *S. diploconus* отличаются треугольными очертаниями зерен с полюса (см. рис. 1, 12). На поверхности экзины *S. sciadostylis* выявлены мелкие, невысокие, уплощенные, плотно прилегающие друг к другу бугорки с одним шипиком в центре, реже с 2–4 (см. рис. 2, 9). Детали скульптуры видны только при больших увеличениях.

По молекулярно-генетическим данным, представители группы *Cyphomandra* составляют самостоятельную кладу в составе рода *Solanum* (Bohs, 2007). При этом *S. diploconus* и *S. sciadostylis* входят в одну, а *S. obliquum* — в другую ветви. Палиноморфологические данные не могут подтвердить такого разделения на две ветви. С одной стороны, пыльца этих трех видов имеет много общих признаков. С другой — пыльцевые зерна *S. diploconus* и *S. sciadostylis* имеют ряд существенных различий. Так, пыльцевые зерна *S. diploconus* отличаются треугольным очертанием зерна с полюса. Пыльца *S. sciadostylis* имеет

характерную бугорчато-шипиловатую скульптуру поверхности экзины. По полученным данным, все эти три вида имеют некоторые палиноморфологические различия. *S. diploconus* и *S. sciadostylis* по палиноморфологическим признакам не объединяются в одну группу, отличающую от *S. obliquum*.

Полученные палиноморфологические данные не позволяют различать пыльцу *Cyphomandra* и *Solanum* групп и не противоречат переносу этой группы видов в состав рода *Solanum*.

Виды *S. lycopersicum*, *S. habrochaites* и *S. peruvianum* ранее входили в самостоятельный род *Lycopersicon*. Из этой группы хорошо изучена морфология пыльцы *S. lycopersicum* (Kupriyanova, Aleshina, 1978; Al-Quran, 2004; Paria et al., 2010; Kayani et al., 2019 и др.). Однако литературные данные о морфологии пыльцы данного вида противоречивы. Так, в частности, S. Al-Quran (2004) описал пыльцу этого вида как 4-косо-сложнобороздную. Заносный этот вид во флоре Иордании или культурный сорт, в работе не указано. Другие авторы описывают пыльцу этого вида как 3-бороздно-оровую. Размер пыльцевых зерен культивируемого в западных Гималаях *S. lycopersicum* варьирует от 11.4 до 42.75 мкм (Kayani et al., 2019), при среднем значении 24 мкм. У исследованного нами образца *S. lycopersicum* из Мексики не обнаружено такого большого размаха изменчивости размеров пыльцевых зерен (полярная ось — 26.4–33.4, экваториальный диаметр 25.5–29.7). Пыльцевые зерна этого вида из Ростовской области (Kupriyanova, Aleshina, 1978) несколько меньше, чем у мексиканского образца и также с небольшим размахом изменчивости ((22.8–24.0) × (20.4–21.6) мкм). Вероятно, разноречивые данные о палиноморфологии этого вида связаны с широким распространением вида и большим количеством сортов.

По молекулярно-генетическим данным *S. lycopersicum* и *S. peruvianum* более сходны между собой, чем с *S. habrochaites* (Nesbitt, Tanksley, 2002). По полученным палинологическим данным пыльцевые зерна *S. peruvianum* имеют сравнительно меньшие размеры, чем пыльца других двух видов группы *Lycopersicon* (см. табл. 2). Других значимых морфологических различий между пыльцой этих видов не обнаружено.

В целом пыльца группы *Lycopersicon* по своим морфологическим признакам сходна с пыльцой группы *Solanum*, что подтверждает правильность объединения этих групп в один род.

Морфология пыльцы рода *Jaltomata* (Mione, 1997), изучена недостаточно. В литературе имеются описания и изображения пыльцы лишь двух видов (Paria et al., 2010). В своей работе N. D. Paria и соавторы (2010) отмечают диморфизм пыльцы у *J. procumbens*, выражающийся в наличии крупных (п.о. 40 мкм, э.д. 35 мкм) и мелких (п.о. 27 мкм, э.д. 23 мкм) пыльцевых зерен с крупными, около 9 мкм в диаметре, орами. Полученные нами данные свидетельствуют о более широком полиморфизме пыльцы у этого вида. Было установлено, что только 50% пыльцевых зерен 3-бороздно-оровые, но и среди них часто встречаются синкольпатные зерна со сливающимися на полюсах бороздами. Остальные зерна отличаются другим числом и расположением апертур. Среди таких нетипичных пыльцевых зерен преобладают 6-апертурные (около 49%), кроме того, встречаются единичные 1-бороздно-оровые с одной кольцевой апертурой. Кроме того, наблюдается разброс размеров зерен: 10% зерен имеют размеры в 1.5–2 раза большие, чем у большинства. Крупные пыльцевые зерна могут быть как типичными 3-бороздно-оровыми, так и 6-апертурными.

Род *Jaltomata* в современном составе, по результатам молекулярно-генетических исследований, является монофилетическим, *J. umbellata* и *J. procumbens* относятся к разным, достаточно далеко отстоящим друг от друга,кладам внутри рода (Miller et al., 2011). Полученные нами палинологические данные по этим видам согласуются с результатами молекулярно-генетических исследований. Пыльцевые зерна *J. umbellata* при сравнительно меньших размерах имеют значительно более широкие борозды и оры (см. табл. 2). Оры пыльцы *J. umbellata* неправильной формы, существенно вытянуты по экватору, тогда как оры *J. procumbens* округлые. Обнаружены различия в скульптуре поверхности экзины. У пыльцевых зерен *J. procumbens* выявлена отчетливая дополнительная орнаментация между шипами в виде перфораций и разнонаправленных коротких струй, у пыльцевых зерен *J. umbellata* между шипами имеются только перфорации.

Такие различия в морфологии пыльцы *J. umbellata* и *J. procumbens* дают дополнительные основания считать представителей этих групп относящимися к разнымкладам этого рода.

Относительно крупные шипы на поверхности экзины (0.2–0.3 мкм высотой), округлые очертания зерен с полюса, нечеткие очертания ор позволяют достоверно отличать пыльцу *Jaltomata* от пыльцы *Solanum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное сравнительное палиноморфологическое исследование свидетельствует о большом морфологическом сходстве родов *Solanum* и *Jaltomata*, что соответствует современным молекулярно-генетическим данным, согласно которым эти роды размещены в одной клade Solaneae (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022). Округлые очертания пыльцевых зерен с полюса, оры с нечеткими очертаниями, более или менее четкие коллумелы экзины, более крупные по сравнению с пылью *Solanum* шипики на поверхности зерен, а также низкая плотность шипиков на единицу площади (2–3 на 1 мкм²) у пыльцевых зерен видов рода *Jaltomata* и более 6–8 (а в большинстве случаев более 10) у пыльцы представителей *Solanum*, позволяют достоверно различать пыльцу представителей *Jaltomata* и *Solanum*.

Пыльцевые зерна изученных видов *Solanum* обладают большим сходством. Пыльцу видов, ранее относившихся к самостоятельным родам *Cyphomandra* и *Lycopersicon*, достоверно различить не удастся. Не выявлено значимых палиноморфологических различий этих групп видов и видов *Solanum*, что подтверждает правомерность их включения в род *Solanum*. Однако такие признаки, как очертания и размеры эндоапертур, размеры скульптурных элементов и дополнительная орнаментация экзины между шипиками, могут быть использованы для уточнения систематики отдельных видов рода *Solanum*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме:

“Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912890-3-1.6.11.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adedeji O.O., Akinniyi T.A. 2015. Pollen morphology of some species in the family Solanaceae. — *Advances in BioScience*. 6(4): 124–128.
<https://journals.sospublication.co.in/ab/article/view/191>
- [Airapetyan] Айрапетян А.М. 1991. Апертурный полиморфизм пыльцы у вида *Physalis maxima* L. (Solanaceae). — *Фл. раст. рес. Армении*. 13: 107–115.
- [Airapetyan] Айрапетян А.М. 2002. Палинологические данные к подсемейству Solanoideae (Solanaceae Juss.): триба Solaneae. — *Фл. раст. рес. Армении*. 14: 118–130.
- Al-Quran S. 2004. Pollen Morphology of Solanaceae in Jordan. — *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 7(6): 1586–1593.
- Ashfaq S., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Bahadur S., Ahmed S.N., Gul S., Nazish M. 2020. Pollen morphology of family Solanaceae and its taxonomic significance. — *An. Acad. Bras. Ciênc.* 92(3): e20181221.
<https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181221>
 PMID: 33331396.
- Batista-Franklin C.P.R., Gonçalves-Esteves V. 2008. Palinologia de espécies de *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss.) ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. — *Acta Bot. Bras.* 22(3): 782–793.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000300015>
- Bohs L. 2007. Phylogeny of the *Cyphomandra* clade of the genus *Solanum* (Solanaceae) based on ITS sequence data. — *Taxon*. 56(4): 1012–1026.
- [Cole, Godin] Коул Т.К.Г., Годин В.Н. 2022. Филогения семейства Solanaceae (SolPP, Ru).
<https://doi.org/10.13140/RG/2.2.13094.68168/2>
- Davis T. 1980. The generic relationship of *Saracha* and *Jaltomata* (Solanaceae; Solaneae). — *Rhodora*. 82: 345–352.
- D’Arcy W.G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. — In: J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee, N. Estrada R. Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution. Richmond. P. 75–137.
- Du T., Zhao C., Liu J. 2018. The pollen of *Solanum* L. and its systematic significance. — *Palynology*. 42(3): 291–310.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1346527>
- Edmonds J.M. 1984. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum*. — *Bot. J. Linn. Soc.* 88: 237–251.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Hunziker A.T. 2000. The tribe Solaneae (Solanaceae): key for its genera and description of *Darcya* gen. Nov. — *Bol. Soc. Argent. Bot.* 35(1–2): 163–169.

- Kayani S., Hussain M., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Butt M.A., Ali S., Shah G.M., Mir S. 2019. Scanning Electron Microscopy (SEM) and Light Microscopy (LM)-based Palyno-morphological views of Solanaceae in Western Himalaya. — *Microsc. Res. Tech.* 82 (2): 63–74.
<https://doi.org/10.1002/jemt.23097>
- Komarova N.Y., Grimm G.W., Hemleden V., Volkov R.A. 2008. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota*. — *Plant Syst. Evol.* 276: 59–71.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. Т. 1. Л. 172 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Л. 184 с.
- Miller R.J., Mione T., Phan H-L., Olmstead R.G. 2011. Color by numbers: nuclear gene phylogeny of *Jaltomata* (Solanaceae), sister genus to *Solanum*, Supports three clades differing in fruit color. — *Systematic Botany* 36(1): 153–162.
- Mione T. 1997. A new Peruvian species of *Jaltomata* (Solanaceae) with blood-red floral nectar. — *Rhodora* 99(900): 283–286.
- Mione T., Olmstead R.C., Jansen R.K., Anderson G.J. 1994. Systematic Implications of chloroplast DNA variation in *Jaltomata* and selected physaloid genera (Solanaceae). — *Am.J. Bot.* 81 (7): 912–918.
- Nesbitt T.C., Tanksley S.D. 2002. Comparative Sequencing in the Genus *Lycopersicon*: Implications for the Evolution of Fruit Size in the Domestication of Cultivated Tomatoes. — *Genetics* 162(1): 365–379.
<https://doi.org/10.1093/genetics/162.1.365>
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. — *Taxon* 57(4): 1159–1181.
- Paria N.D., Kundu P., Roy B., Mundhra A. 2010. Pollen morphology of the tribe Solaneae (Solanaceae) in relation to taxonomy. — *J. Botan. Soc. Bengal.* 64(1): 17–28.
- Perveen A., Qaiser M. 2007. Pollen morphology of family Solanaceae from Pakistan. — *Pak. J. Bot.* 2243–2256.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana* 32(2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana* 34(1): 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Rao V.N.M., Rauoof A.A. 1970. Pollen and pollination studies in tree tomato (*Cyphomandra betacea* Sendt.). — *J. Palynology* 6: 70–72.
- Schishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. — *Metabolites* 9(2).
<https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- [Tarasevich et al.] Тарасевич В.Ф., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Гаврилова О.А., Брицкий Д.А., Свенторжецкая О.Ю., Леунова В.М. 2011. Особенности морфологии пыльцы семейства Solanaceae. — В сб.: Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 59–67.
- Vitorino da Cruz-Barros M.A., Silva E.L., Gasparino E.C., Souza L.N., de Oliveira A.C. 2011. Flora Polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). — *Hoehnea* 38(4): 661–685.
- Zhang Z., Lu A.M. 1995. Pollen morphology of *Physalis* (Solanaceae) in China and its systematic significance. — *Cathaya* 7: 63–74.

POLLEN MORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF *SOLANUM* AND *JALTOMATA* (TRIBE SOLANEAE, SOLANACEAE)

A. N. Semenov^{a, #}, D. A. Britskiy^{a, ##}, V. F. Tarasevich^{a, ###},
O. A. Gavrilova^{a, ####}, V. V. Grigorieva^{a, #####}

^aV. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197092, Russia

[#]e-mail: undreru@yandex.ru

^{##}e-mail: dmibri@mail.ru

^{###}e-mail: tarasevichvf@mail.ru

^{####}e-mail: gavrilova@binran.ru

^{#####}e-mail: mikhailov_val@mail.ru

The pollen morphology of 14 species of the tribe Solaneae (Solanaceae) was studied by light and scanning electron microscopy, of which the pollen of 10 species was described for the first time. The

pollen morphology of previously described species is compared with our data. The validity of the inclusion of the previously isolated genera *Lycopersicon* and *Cyphomandra* in the genus *Solanum*, as well as the genus *Hebecladus* in the genus *Jaltomata*, is confirmed on the basis of the morphological structure of their pollen grains. Typical pollen grains of the studied species are 3-colporate, spheroidal, medium-sized, the equatorial diameter does not exceed 35 μm . Colpi are long, narrow, and the structure of endoapertures is different. The sculpture of the pollen grain surface is echinate. Pollen grains of genus *Solanum* are characterized by a 3-lobate outline in polar view, strongly elongated endoapertures with clear equatorial edges, and high density of spinules on pollen grain surface. Pollen grains of the genus *Jaltomata* are always characterized by a strictly rounded shape in polar view, endoapertures are rounded and weakly pronounced, pollen sizes, structure of apertures and sculpture of pollen grain surface are individualizing features for some of the studied species.

Keywords: pollen morphology, *Solanum*, *Jaltomata*, Solaneae, Solanaceae, scanning electron microscopy, light-optical microscopy

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Centers “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) and “Molecular and cell technologies” of Saint Petersburg State University in the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Structural-functional and molecular-genetic foundations of the development and adaptation of higher plants”, No. 1021071912890-3-1.6.11.

REFERENCES

- Airapetyan A.M. 1991. Aperture polymorphism of pollen in the species *Physalis maxima* L. (Solanaceae).— *Flora i rastitelnost Respubliki Armenii*. 13: 107–115 (In Russ.).
- Airapetyan A.M. 2002. Palynological data for the subfamily Solanoideae (Solanaceae Juss.): tribe Solaneae.— *Flora i rastitelnost Respubliki Armenii*. 14: 118–130 (In Russ.).
- Adedeji O.O., Akinniyi T.A. 2015. Pollen morphology of some species in the family Solanaceae.— *J. Adv. Lab. Res. Biol.* VI(IV): 125–129.
- Al-Quran S. 2004. Pollen Morphology of Solanaceae in Jordan.— *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 7(6): 1586–1593.
- Ashfaq S., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Bahadur S., Ahmed S.N., Gul S., Nazish M. 2020. Pollen morphology of family Solanaceae and its taxonomic significance.— *An Acad Bras Cienc*. Dec 11; 92(3): e20181221. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181221> PMID: 33331396
- Batista-Franklin C.P.R., Gonçalves-Esteves V. 2008. Palinologia de espécies de *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss.) ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.— *Acta Bot. Bras.* 22(3): 782–793.
- Bohs L. 2007. Phylogeny of the *Cyphomandra* clade of the genus *Solanum* (Solanaceae) based on ITS sequence data.— *Taxon*. 56(4): 1012–1026.
- Cole T.C.H., Godin V.N. 2022. Solanaceae Phylogeny Poster. <https://doi.org/10.13140/RG/2.2.13094.68168/2>
- Davis T. 1980. The generic relationship of *Saracha* and *Jaltomata* (Solanaceae; Solaneae).— *Rhodora*. 82(830): 345–352. <https://www.jstor.org/stable/23311914>
- D’Arcy W.G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography.— In: *Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution*. Richmond. P. 75–137.
- Du T., Zhao C., Liu J. 2018. The pollen of *Solanum* L. and its systematic significance.— *Palynology*. 42(3): 291–310. <https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1346527>
- Edmonds J.M. 1984. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum*.— *Bot. J. Linn. Soc.* 88: 237–251.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Hunziker A.T. 2000. The tribe Solaneae (Solanaceae): key for its genera and description of *Darcya* gen. Nov.— *Bol. Soc. Argent. Bot.* 35(1–2): 163–169.
- Kayani S., Hussain M., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Butt M.A., Ali S., Shah G.M., Mir S. 2019. Scanning Electron Microscopy (SEM) and Light Microscopy (LM)-based Palynomorphological views of Solanaceae in Western Himalaya.— *Microsc. Res. Tech.* 82(2): 63–74. <https://doi.org/10.1002/jemt.23097>
- Komarova N.Y., Grimm G.W., Hemleden V., Volkov R.A. 2008. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota*.— *Plant Syst. Evol.* 276: 59–71.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1967. A. Palynological terminology of angiosperms. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pollen and spores of plants from European part of URSS. Vol. 1. Leningrad. P. 48–51 (In Russ.).

- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae — Zygophyllaceae). Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Miller R.J., Mione T., Phan H-L., Olmstead R.G. 2011. Color by numbers: nuclear gene phylogeny of *Jaltomata* (Solanaceae), sister genus to *Solanum*, supports three clades differing in fruit color. — *Systematic Botany*. 36(1): 153–162.
- Mione T. 1997. A new Peruvian species of *Jaltomata* (Solanaceae) with blood-red floral nectar. — *Rhodora*. 99(900): 283–286.
- Mione T., Olmstead R.C., Jansen R.K., Anderson G.J. 1994. Systematic Implications of chloroplast DNA variation in *Jaltomata* and selected physaloid genera (Solanaceae). — *Am.J. Bot.* 81(7): 912–918.
- Nesbitt T.C., Tanksley S.D. 2002. Comparative Sequencing in the Genus *Lycopersicon*: Implications for the Evolution of Fruit Size in the Domestication of Cultivated Tomatoes. — *Genetics*. 162(1): 365–379. <https://doi.org/10.1093/genetics/162.1.365>
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. — *Taxon*. 57(4): 1159–1181.
- Paria N.D., Kundu P., Roy B., Mundhra A. 2010. Pollen morphology of the tribe Solaneae (Solanaceae) in relation to taxonomy. — *J. Botan. Soc. Bengal*. 64(1): 17–28.
- Perveen A., Qaiser M. 2007. Pollen morphology of family Solanaceae from Pakistan. — *Pak. J. Bot.* P. 2243–2256.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32(2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34(1): 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Rao V.N.M., Rauoof A.A. 1970. Pollen and pollination studies in tree tomato (*Cyphomandra betacea* Sendt.). — *Journal of Palynology*. 6: 70–72.
- Schishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. — *Metabolites*. 9(2). <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Tarasevich V.F., Grigoryeva V.V., Pozhidaev A.E., Gavrilova O.A., Britskiy D.A., Sventorzhetskaya O.Y., Leunova V.M. 2011. Osobennosti morfologii pyltsy semeistva Solanaceae [Morphological features of Solanaceae pollen]. — In: Problems of modern palynology Materials of 13th Russian Palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 59–67 (In Russ.).
- Vitorino da Cruz-Barros M.A., Silva E.L., Gasparino E.C., Souza L.N., de Oliveira A.C. 2011. Flora Polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). — *Hoehnea*. 38(4): 661–685.
- Zhang Z., Lu A.M. 1995. Pollen morphology of *Physalis* (Solanaceae) in China and its systematic significance. — *Cathaya*. 7: 63–74.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LILIUM CALLOSUM* (LILIACEAE) В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ

© 2025 г. Т. Н. Моторыкина¹, *

¹Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

ул. Дикопольцева, 56, Хабаровск, 680021, Россия

*e-mail: tanya-motorykina@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.05.2024 г.

Получена после доработки 29.10.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Изучены две ценопопуляции редкого вида *Lilium callosum* в Хабаровском крае. Приводятся данные о составе ценопопуляций, численности особей, экологической плотности (экз/м²), онтогенетической структуре, жизненности, а также морфометрические параметры особей для оценки их состояния. Предложены меры охраны *Lilium callosum*.

Ключевые слова: *Lilium callosum*, редкий вид, ценопопуляция, жизненность, вегетативное воспроизведение, фитоценоз, меры охраны

DOI: 10.31857/S0006813625010061, EDN: EMDYEV

Утрата редких видов растений — часть проблемы снижения биоразнообразия биосферы нашей планеты (Nesvetayev, 2000). Изучение состояния ценопопуляций редких видов с учетом особенностей биологии и численности и возрастных состояний особей (Zaugolnova et al., 1993, Zaugolnova, 1994) является актуальной задачей.

Lilium callosum Siebold et Zucc. — лилия мозолистая, восточноазиатский вид. В России он встречается в южных районах Хабаровского и Приморского краев, в Еврейской автономной области (Barkalov, 1987; Vrishch, 1972). В пределах Хабаровского края вид отмечен в пойме р. Амур в окрестностях г. Хабаровска, на правом берегу р. Уссури, на хр. Большой Хехцир (Хабаровский район), в окрестностях сел Аргунское, Невельское (район им. Лазо) (Krasnaya..., 2019), Шереметьево (Вяземский район) (Melnikova, 2000, 2015), Покровка (Бикинский район) (Motorykina, 2019).

L. callosum произрастает на разнотравных, осоково-разнотравных и веяниково-разнотравных лугах в долине нижнего течения р. Уссури. Этот редкий вид, находящийся на северо-восточной границе ареала, включен в Красные книги различных районов: Хабаровского края (Krasnaya..., 2019), Приморского края (Krasnaya..., 2008)

и Еврейской автономной области (Krasnaya..., 2006), он включен также в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008).

Изучение структуры ценопопуляций *L. callosum* проводилось в долине р. Уссури, в окрестностях сел Невельское и Аргунское Хабаровского края.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В местах произрастания *L. callosum* заложены пробные площадки размером 10 × 10 м, на которых описывался состав фитоценозов. Выявление флористического состава сосудистых растений каждого яруса, определение проективного покрытия видов в сообществе выполнялись по общепринятым методикам (Polevaya..., 1960; Skarlygina-Ufimtseva, 1968). Возрастные состояния выделены согласно общепринятой методике (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975). Генеративные особи *L. callosum*, согласно литературным данным (Leonova, Cheltygmasheva, 2016; Afanasieva et al., 2019), не подразделялись на возрастные состояния (молодое, зрелое и старое генеративное онтогенетическое состояние). Онтогенетическая структура ценопопуляции изучена в соответствии с методикой Л.Б. Заугольной

(Zaugolnova, 1994) и рекомендациями по изучению редких видов (Denisova et al., 1986).

Для оценки жизненности видов использовалась модифицированная четырехбальная шкала Браун-Бланке и Павийара, предложенная В. В. Алёхиным с соавторами (Alekhin et al., 1925) и В. Н. Сукачёвым (Sukachev, 1964).

Названия видов растений приведены по The International Plant Name Index (IPNI. URL: <http://www.ipni.org>). Гербарные сборы, подтверждающие местонахождения *L. callosum*, хранятся в Гербарии Института водных и экологических проблем ДВО РАН (КНА, г. Хабаровск), дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Lilium callosum обнаружена в двух местообитаниях: 1) Хабаровский край, р-н им. Лазо, окрестности села Невельское, осоково-разнотравный луг, 18 VII 2016, Моторыкина, Крюкова; 2) Хабаровский край, р-н им. Лазо, окрестности села Аргунское, вейниково-разнотравный луг, 18 VII 2016, Моторыкина, Крюкова.

Осоково-разнотравный луг в окрестностях села Невельское расположен на выровненной поверхности с заметно выраженным микрорельефом биогенного происхождения, образованной *Carex cespitosa* subsp. *minuta* (Franch.) Vorosch. В фитоценозе выделяются два яруса: кустарниковый и травяной. Общее проективное покрытие кустарникового яруса составляет 5%. Он представлен *Salix abscondita* Laksch и *Spiraea salicifolia* var. *oligodonta* T.T. Yu, распределенных по площадке рассеянно, реже — группами (*Spiraea salicifolia*). В травяном ярусе можно различить три подъяруса. В первом подъярусе отмечены *Filipendula palmata* var. *nuda* Popov, с проективным покрытием 10%, *Thalictrum simplex* subsp. *amurense* (Maxim.) Hand (5%), *Patrinia scabiosifolia* f. *crassa* (Masam. et Satomi) Kitam. ex T. Yamaz. (3%). Во втором подъярусе сосредоточена основная масса травостоя, где доминирует *Carex cespitosa* (30%), а обычными видами являются: *Sanquisorba parviflora* (Maxim.) Takeda (10%), *Eupatorium lindleyanum* DC. (5%), *Calamagrostis langsdorffii* var. *flexuosa* (Rupr.) Tzvelev (5%), *Anemone dichotoma* subsp. *pennsilvanica* Ulbr. (3%), *Artemisia subulata* Nakai (3%), *Hypericum ascyron*

subsp. *gebleri* (Ledeb.) N. Robson (2%), *Vicia amurensis* Oett. (2%), *Stachys aspera* subsp. *japonica* (Miq.) Krestovsk. (2%), *Pedicularis resupinata* f. *albiflora* Y.N. Lee (2%), *Lycopus lucidus* f. *hirtus* (Regel) Kitag. (2%) и др. В третьем подъярусе отмечены: *Amauropelta noveboracensis* (L.) S. E. Faws. et A. R. Sm. (*Thelypteris thelypteroides* (Michx.) Holub) (3%), *Fimbripetalum radicans* var. *brevipetalum* N. S. Pavlova (3%), *Scutellaria regeliana* var. *ikonnikovii* (Juz.) C. Y. Wu et H. W. Li (2%), *Viola patrinii* f. *toyokoroensis* Koji Ito (2%), *Potentilla freyniana* (2%) и др. Травяной ярус полидоминантный, с общим проективным покрытием 100%.

В данном фитоценозе *L. callosum* отмечена во втором подъярусе в количестве семи особей, при общем проективном покрытии 1%. Экологическая плотность (экз/м²) составила одну особь на 1 м². Растения находились в фазе бутонизации и цветения. Число цветков и бутонов на одной особи варьировало: у двух особей отмечено по одному цветку, у двух — по одному бутону и одному цветку, у одной — два цветка, у одной — три цветка и один бутон и у одной особи — три бутона и один цветок. Диаметр цветков достигал от 2.0 до 2.8 см. Растения находились в хорошем состоянии, повреждений листьев, бутонов и цветков не отмечено. Морфометрические показатели особей *L. callosum*: высота побегов — от 78 до 116 см, длина листьев — от 3.2 до 8.6 см, ширина — 0.4 до 0.8 см (табл. 1).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляции *L. callosum* показало, что она нормальная, неполноценная (отсутствуют особи ювенильного, виргинильного и сенильного периодов), “зрелая” (Tsenopopulatsii..., 1976; Borisova, Marakaev, 2015).

Жизненность для *L. callosum* оценивается как хорошая (Barkalov, 1987; Schlotgauer, Melnikova, 1990), взрослые особи достигают нормальных для данного вида размеров (высота — до 80 (100) см; длина листьев — от 3.0 до 12.0 см; ширина — от 0.3 до 0.6 см), растения находились в стадии бутонизации или цветения, впоследствии плодоношения.

Вейниково-разнотравный луг в окрестностях села Аргунское расположен на выровненной поверхности. В структуре фитоценоза выделено два яруса: кустарниковый и травяной.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций *Lilium callosum*Table 1. Characteristics of the *Lilium callosum* cenopopulations

Параметр Parameter	Село Невельское Village of Nevelskoye	Село Аргунское Village of Argunskeye
Количество особей в ценопопуляции The number of individuals in the cenopopulation	7	12
Экологическая плотность, экз/м ² Ecological density, plants/m ²	1	1
Число бутонов и цветков на одной особи The number of buds and flowers per plant	Бутонов: 1 Buds: 1 Цветков: 1–3 Flowers: 1–3	Бутонов: 1 Buds: 1 Цветков: 1–3 Flowers: 1–3
Диаметр цветков, см Flower diameter, cm	2.0–2.8	1.0–2.8
Высота побегов, см Shoot height, cm	78–116	68–106
Длина листьев, см Leaf length, cm	3.2–8.6	3.0–9.0
Ширина листьев, см Leaf width, cm	0.4–0.8	0.3–0.7

Общее проективное покрытие кустарникового яруса составляет 2%. Он образован тремя видами (*Corylus mandshurica* f. *glandulosa* S.L. Tung, *Salix abscondita* и *Spiraea salicifolia*), рассеянно распределенных на площадке. Травяной ярус сложен из трех подъярусов. В первом подъярусе отмечены *Calamagrostis langsdorffii* с проективным покрытием 30%, *Angelica dahurica* (Hoffm.) Maxim. (3%), *Patrinia scabiosifolia* (2%). Во втором подъярусе сосредоточена основная масса травостоя, где доминирующие позиции занимает *Filipendula palmata* с проективным покрытием 10%, а также встречаются *Hemerocallis lilioasphodelus* var. *minor* (Mill.) M. N. Tamura (5%), *Potentilla fragarioides* L. (5%), *Saussurea amurensis* Turcz. ex DC. (3%), *Lysimachia vulgaris* L. (3%), *Geranium vlassovianum* DC. (2%), *Vicia cracca* var. *pulchra* (Druce) P. D. Sell (2%), *Polemonium chinense* var. *hirticaulum* G. H. Liu et Ma (2%), *Clematis fusca* Turcz. (2%), *Allium maximowiczii* Regel (1%), *Dianthus chinensis* var. *serpens* Y. N. Lee (1%). Третий подъярус представлен: *Viola patrinii* (2%), *Angelica maximowiczii* Benth. ex Maxim. (2%), *Fimbripetalum radians* (2%), *Potentilla freyniana* (1%). Единично здесь встречались: *Ligularia fischeri* с проективным покрытием <1%. Травяной ярус полидоминантный, с общим проективным покрытием 100%.

В данном фитоценозе *L. callosum* отмечена во втором подъярусе в количестве 12 особей, при общем проективном покрытии 1%. Экологическая плотность (экз/м²) составила одну особь на 1 м². Растения находились в фазе бутонизации и цветения. Число цветущих особей выше, чем в окрестностях села Невельское. Так, на одной особи отмечено три цветка, у двух особей — по два, у трех особей — по одному бутону и цветку, у двух особей — по одному бутону, и у четырех особей — по одному цветку. Диаметр цветков — от 1.0 до 2.8 см. Растения находились в хорошем состоянии, поврежденный листьев, бутонов и цветков не отмечено. Морфометрические показатели *L. callosum*: высота — от 68 до 106 см, длина листьев — от 3.0 до 9.0 см, ширина — от 0.3 до 0.7 см (см. табл. 1).

Анализ табл. 1 показал, что в окрестностях с. Аргунское ценопопуляция *L. callosum* представлена 12 особями, т. е. ее численность почти в два раза превышает популяцию в с. Невельское (7 особей) при одинаковой экологической плотности — одна особь/м². Особи лилии мозолистой в обеих ценопопуляциях находились в стадии бутонизации и цветения. Число бутонов и цветков на одной особи *Lilium callosum* в селах Невельское и Аргунское было одинаковым и представлено одним бутонem и от одного

до трех цветков, при диаметре цветка от 1.0 до 2.8 см. Высота побегов в с. Невельское была немного больше (78–116 см) по сравнению с высотой растений в с. Аргунское (68–106 см) и даже превышало размеры, приводимые в литературе, где взрослые особи достигают до 100 см высотой (Barkalov, 1987; Schlotgauer, Melnikova, 1990). Длина и ширина листьев лилии мозолистой в изученных ценопопуляциях были примерно одинаковые, составляли соответственно от 3.0 до 9.0 см и от 0.3 до 0.8 см, что соответствует литературным данным (Barkalov, 1987; Schlotgauer, Melnikova, 1990).

Изучение онтогенетической структуры показало, что в ценопопуляции абсолютно преобладают генеративные особи, что свидетельствует о ее возрастной зрелости. Данная ценопопуляция *L. callosum* может быть охарактеризована как нормальная, неполночленная.

Жизненность для *L. callosum* оценивается как удовлетворительная, взрослые особи достигают нормальных для данного вида размеров, наблюдаемые растения находились в стадии бутонизации или цветения, впоследствии плодоношения.

По классификации Л.Б. Заугольной (Zaigolnova, 1994) для луковичных растений характерен левосторонний и центрированный типы онтогенетического спектра. Выявленный онтогенетический спектр *L. callosum* центрированный, максимум приходится на особи генеративного возрастного состояния, наиболее продолжительного в онтогенезе.

По данным О.А. Мухиной (Mukhina, 2012), у *L. callosum* в природе преобладает семенное размножение, а плодоношение и семенная продуктивность зависит от условий в период цветения и формирования семян. После пожара на острове Тайвань (Chen et al., 2017) было выяснено, что одним из ограничений репродуктивной потенции этого вида является неспособность произвести достаточное количество семян в естественной среде обитания. В культуре же всходы наблюдались в год посева семян (Artamonov, 1989). В обеих исследованных нами ценопопуляциях *L. callosum* проростки и ювенильные особи не были обнаружены, что вызывает сомнение в регулярности и эффективности семенного размножения в данных условиях. Возможными причинами

отсутствия семенного возобновления являлись неблагоприятные погодные условия в период цветения, наличие высокого проективного покрытия травяного яруса в фитоценозах, которое не позволило развиваться проросткам и ювенильным растениям.

Лимитирующими факторами для состояния особей в ценопопуляциях являются: нарушение естественных мест произрастания в результате хозяйственного освоения территории — распашки земель, выпаса скота, палов, сенокосения, сборов букетов и выкапывания луковиц вблизи населенных пунктов (Sapozhnikova, 1997). В связи с этим единственной эффективной мерой сейчас является культивирование *Lilium callosum* в ботанических садах Владивостока, Санкт-Петербурга, Барнаула, а также на Горнотаежной станции в Приморье (Redkie..., 1983; Schlotgauer, Melnikova, 1990).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные ценопопуляции *Lilium callosum* приурочены к долине р. Уссури в окрестностях сел Невельское и Аргунское Хабаровского края, где обитают на осоково-разнотравном и вейниково-разнотравном лугах с участием кустарникового яруса.

Возобновление популяций лилии мозолистой в окрестностях сел Невельское и Аргунское, вероятно, происходит вегетативным путем — посредством луковиц, так как семенное воспроизведение нами не отмечено.

Меры охраны предусматривают контролирование состояния известных популяций; организации заказников в местах выявления *Lilium callosum* и культивированию в ботанических садах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность М.В. Крюковой за участие и помощь в полевых работах.

Работа выполнена в рамках реализации государственного задания согласно тематическому плану Института водных и экологических проблем ДВО РАН (№ гос. регистрации 121021500060-4), тема “Динамика природных и природно-хозяйственных систем в условиях освоения Приамурья и Приохотья” (2021–2025).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afanasieva et al.] Афанасьева Е.А., Данилова Н.С., Егорова А.А. 2019. Состояние ценопопуляций *Lilium pilosiusculum* (Liliaceae) в Якутии. — Бот. журн. 104(3): 432–441.
- [Alekhin et al.] Алёхин В.В., Доктуровский В.С., Жадовский А., Ильинский А.П. 1925. Фитосоциология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на Западе. — В кн.: Методы геоботанических исследований. М.; Л. С. 7–75.
- [Artamonov] Артамонов В.И. 1989. Редкие и исчезающие растения. М. 383 с.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 1987. *Lilium callosum* Siebold et Zucc. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 365.
- [Borisova, Marakaev] Борисова М.А., Маракаев О.А. 2015. Редкие виды растений: практика исследований в природе: учебно-методическое пособие. Ярославль. 64 с.
- Chen Y.Ch., Huang Y.J., Wang Ch.M., Chiu Ch.An. 2017. Re-emergence of *Lilium callosum* Sieb. et Zucc. in Taiwan after a fire allows propagation and renews the possibility of conservation. — Botanical Studies. 58(1): 47.
<https://doi.org/10.1186/s40529-017-0202-x>
- [Denisova et al.] Денисова Л.В., Заугольнова Л.Б., Никитина С.В. 1986. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М. 34 с.
- IPNI: The International Plant Name Index. 2024 (Accessed 23.05.2024).
- [Krasnaya...] Красная книга Еврейской автономной области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2006. Новосибирск. 248 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растения и грибов. 2008. Владивосток. 688 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Хабаровского края: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных. 2019. Хабаровск. 604 с.
- [Leonova, Cheltygmasheva] Леонова Т.В., Челтыгмашева Л.Р. 2016. Оценка устойчивости ценопопуляций лилии карликовой (*Lilium pumilum* Delile). — Вестник КрасГАУ. 4: 15–21.
- [Melnikova] Мельникова А.Б. 2000. *Lilium callosum* Siebold et Zucc. — В кн.: Красная книга Хабаровского края: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск. С. 84–85.
- [Melnikova] Мельникова А.Б. 2015. Флора Хехцира. Хабаровск. 258 с.
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2019. Новое местонахождение *Lilium callosum* (Liliaceae) и *Iris ensata* (Iridaceae) в Хабаровском крае. — Бот. журн. 104(11): 1769–1776.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619110139>
- [Mukhina] Мухина О.А. 2012. Интродукция редких дальневосточных видов лилий в Алтайском крае. — Растительный мир Азиатской России. 1(9): 114–118.
- [Necvetayev] Нецветев А.Г. 2000. О сохранении биологического разнообразия России. — Проблемы охраны среды и природных ресурсов. 11: 25–38.
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. 1960. М.; Л. Т. 2. 500 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — В кн.: Геоботаника. Т. 6. М.; Л. С. 7–204.
- [Redkie...] Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. 1983. М. 303 с.
- [Sapozhnikova] Сапожникова Т.Г. 1997. Редкие сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток. 201 с.
- [Schlotgauer, Melnikova] Шлотгауэр С.Д., Мельникова А.Б. 1990. Они нуждаются в защите: редкие растения Хабаровского края. Хабаровск. 288 с.
- [Skarlygina-Ufimtseva] Скарлыгина-Уфимцева М.Д. 1968. Методическое руководство по проведению летней практики по ботанической географии. Л. 71 с.
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1964. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий “биогеоценоз”, “экосистема”, “географический ландшафт” и “фация”. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М. С. 5–49.
- [Tsenoropulatsii...] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vrishch] Врищ Д.Л. 1972. Лилии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток. 110 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. 1993. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 98(5): 100–108.

STATE OF CENOPOPULATIONS OF *LILIUM CALLOSUM* (LILIACEAE) IN THE Khabarovsk Territory

T. N. Motorykina^{a, #}

^a*Institute of Water and Ecology Problems of the Far Eastern Branch of RAS*

Dikopoltseva Str., 56, Khabarovsk, 680021, Russia

[#]*e-mail: tanya-motorykina@yandex.ru*

The article provides information on the state of cenopopulations of a rare species *Lilium callosum* in the vicinity of the villages of Nevelskoye and Argunskoye (Khabarovsk Territory). The characteristics of the phytocenoses in which the cenopopulations occur are given. Data are provided on the number of individuals in the cenopopulations, ecological density (individuals/m²), ontogenetic structure, vitality, as well as morphometric parameters of individuals to assess their condition. The measures for the protection of *Lilium callosum* are proposed, its cultivation in botanical gardens being considered the most effective one.

Keywords: *Lilium callosum*, rare species, cenopopulation, vitality, vegetative propagation, phytocenosis, protection measures

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her gratitude to M. V. Kryukova for participation and help in field works.

The work was carried out as part of the implementation of a state assignment in accordance with the thematic plan of the Institute of Water and Ecology Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (state registration number 121021500060-4), project “Dynamics of natural and natural-economic systems in the conditions of development of the Priamur’ye and Priokhot’ye” (2021–2025).

REFERENCES

- Afanaseva E.A., Danilova N.S., Egorova A.A. 2019. The state of the *Lilium pilosiusculum* (Lilaceae) cenopopulations in Yakutia. — Bot. Zhurn. 104(3): 432–441 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619330019>
- Alekhin V.V., Dokturovskii V.S., Zhadovskii A.E., Ilinskii A.P. 1925. Fitosotsiologiya (uchenie o rastitelnykh soobshchestvakh) i eyo posednie uspekhi u nas i na zapade [Phytosociology (the training of plant communities) and its recent successes here and in the west]. — In: Metody geobotanicheskikh issledovaniy. Moscow; Leningrad. P. 7–75 (In Russ.).
- Artamonov V.I. 1989. Redkiye i ischezayushchiye rasteniya [Rare and endangered plants]. Moscow. 383 p. (In Russ.).
- Barkalov V.Yu. 1987. *Lilium callosum* Siebold et Zucc. — In: Plantae vasculares Orienti Extremi Sovietici. Vol. 2. Leningrad. 365 p. (In Russ.).
- Borisova M.A., Marakaev O.A. 2015. Redkie vidy rastenii: praktika issledovaniy v prirode: uchebno-metodicheskoe posobie [Rare species of plants: the practice of research in nature: training manual]. Yaroslavl. 64 p. (In Russ.).
- Chen Y.Ch., Huang Y.J., Wang Ch.M., Chiu Ch.An. 2017. Re-emergence of *Lilium callosum* Sieb. et Zucc. in Taiwan after a fire allows propagation and renews the possibility of conservation. — Botanical Studies. 58(1): 47.
<https://doi.org/10.1186/s40529-017-0202-x>
- Denisova L.V., Zaugolnova L.B., Nikitina S.V. 1986. Programma i metodika nablyudenii za tsenopopulyatsiyami vidov rastenii Krasnoi knigi SSSR [Program and method of observations of coenopopulations of plant species of the Red book of the USSR]. Moscow. 34 p. (In Russ.).
- IPNI: The International Plant Name Index. 2024.
<http://www.ipni.org> (Accessed 23.05.2024)
- Krasnaya kniga Khabarovskogo kraia: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy rasteniy, gribov i zhivotnykh [Red Book of the Khabarovsk Krai: Rare and endangered plant, fungi and animal species]. 2019. Khabarovsk. 604 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Primorskogo kraia: Rasteniya. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy rasteniya i gribov [Red Book of Primorsky Territory: Plants. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2008. Vladivostok. 688 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Yevreyskoy avtonomnoy oblasti: redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy rasteniy i gribov [Red Book of the Jewish Autonomous Region: rare and endangered species of plants and fungi]. 2006. Novosibirsk. 248 p. (In Russ.).

- Leonova T.V., Cheltygmasheva L.P. 2016. Otsenka ustoychivosti tsenopopulyatsiy lilii karlikovoy (*Lilium pumilum* Delile).— Vestnik KrasGAU. 4: 15–21 (In Russ.).
- Melnikova A.B. 2000. *Lilium callosum* Siebold et Zucc.— In: Red book of Khabarovsk krai: Rare and endangered species of plants and animals. Khabarovsk. P. 84–85.
- Melnikova A.B. 2015. Flora Khekhtsir [The flora of Khekhtsir]. Khabarovsk. 258 p. (In Russ.).
- Motorykina T.N. 2019. New locality of *Lilium callosum* (Liliaceae) and *Iris ensata* (Iridaceae) in Khabarovsk territory.— Bot. Zhurn. 104(11): 1769–1776 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619110139>
- Mukhina O.A. 2012. Introduction of the rare Far-east species of Lilies in the Altai Territory.— Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]. 1(9): 114–118 (In Russ.).
- Necvetaev A.G. 2000. O sokhranении biologicheskogo raznoobraziya Rossii [On the conservation of biological diversity in Russia].— In: Problemy okhrany okruzhayushchey sredy i prirodnikh resursov. 11: 25–38 (In Russ.).
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. 1960. Moscow; Leningrad. Vol. 2. 500 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznenniy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenosis].— In: Geobotanika. Vol. 6. Moscow; Leningrad. P. 7–204 (In Russ.).
- Redkiye i ischezayushchiye vidy prirodnoy flory SSSR, kul'tiviruyemyye v botanicheskikh sadakh i drugih introduktsionnykh tsentrakh strany [Rare and endangered species of the natural flora of the USSR, cultivated in botanical gardens and other introduction centers of the country]. 1983. Moscow. 303 p. (In Russ.).
- Sapozhnikova T.G. 1997. Redkiye sosudistyye rasteniya Khabarovskogo kraya i ikh okhrana [Rare vascular plants of the Khabarovsk Territory and their protection]. Vladivostok. 201 p. (In Russ.).
- Schlotgauer S.D., Melnikova A.B. 1990. Oni nuzhdayutsya v zashchite: redkiye rasteniya Khabarovskogo kraya [They need protection: rare plants of the Khabarovsk Territory]. Khabarovsk. 288 p. (In Russ.).
- Skarlygina-Ufimtseva M.D. 1968. Metodicheskoe rukovodstvo po provedeniyu letnei praktike po botanicheskoi geografii [Methodological guidance for summer practice in Botanical geography]. Leningrad. 71 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1964. Biogeotsenoz kak vyrazhenie vzaumodeistviya zhivoi i nezivoi prirody na poverkhnosti Zemli: sootnoshenie ponyatii “biogeotsenoz”, “ekosistema”, “geograficheskii landshaft” i “fatsiya”.— In: Osnovy lesnoi biogeotsenologii. Moscow: P. 5–49 (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rasteniy (Osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant Coenopopulations (Basic Concepts and Structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoenopopulations as a function of time and energy wave processes].— Biol. Nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Vrishch D.L. 1972. Lilii Dal'nego Vostoka i Sibiri [Lilies of the Far East and Siberia]. Vladivostok. 110 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1994. Struktura populyatsiy semennykh rastenii i problem ikh monitoring [The structure of seed populations and problems of their monitoring]: Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. Sankt-Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Denisova L.B., Nikitina S.V. 1993. Approaches to estimating state of plant coenopopulations.— Byull. MOIP. Otd.biol. 98(5): 100–108 (In Russ.).

VII ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ “ВОДОРОСЛИ: ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ И ЭКОЛОГИИ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОНИТОРИНГЕ И БИОТЕХНОЛОГИИ”

© 2025 г. Ш. Р. Абдуллин¹ *, В. Ю. Никулин¹, А. Ю. Никулин¹,
Р. З. Сущенко¹, А. А. Гончаров¹

¹ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

пр. 100-летия Владивостока, 159/1, Владивосток, 690022, Россия

*e-mail: crplant@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2024 г.

Получена после доработки 08.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

VII Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии и экологии, использование в мониторинге и биотехнологии” проходила в г. Владивосток (Приморский край) с 16 по 20 сентября 2024 г. Организаторами конференции выступили Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН и Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН. Научная программа конференции была представлена следующими секциями: 1) таксономия и систематика цианобактерий и водорослей, генетическая структура популяций и видов, жизненный цикл и особенности воспроизведения; 2) биохимия, физиология и биотехнология; 3) разнообразие и география; 4) экология, структура и функционирование сообществ, использование в оценке качества среды; 5) палеоальгология и биостратиграфия.

Ключевые слова: водоросли и цианобактерии, Всероссийская научная конференция с международным участием, Владивосток

DOI: 10.31857/S0006813625010078, EDN: EMBOLL

С 16 по 20 сентября 2024 г. в Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток) и на базе Морской биологической станции “Восток” Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН (Приморский край) состоялась VII Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии и экологии, использование в мониторинге и биотехнологии”, которая была организована коллективами сотрудников ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток) и ННЦМБ ДВО РАН (Владивосток). Конференция проведена на основании решения VI Всероссийской научной конференции с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”, состоявшейся в Москве в 2022 г. Организационный комитет

конференции возглавили директор ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, чл.- корр. РАН, д.б.н. А. А. Гончаров и заместитель директора по научной работе ННЦМБ ДВО РАН, заведующий лабораторией морской микробиоты, ведущий научный сотрудник, к.б.н., Т. Ю. Орлова.

Конференция проводится один раз в два года с 2006 г. и позволяет собрать специалистов по цианобактериям и водорослям как из России, так и зарубежных стран. Главная ее цель — обсуждение современного состояния исследований в области таксономии и систематики, генетической структуры популяций и видов, репродуктивной биологии, биохимии и физиологии, разнообразия, географии и экологии, палеонтологии различных групп цианобактерий и водорослей, а также возможности их использования в прикладных исследованиях: биомониторинге, биотехнологии,

биостратиграфии и т. д. Важным моментом конференции является личное общение, обмен опытом и укрепление сообщества специалистов в разных областях альгологии. Кроме того, мероприятие стимулирует научную активность студентов, аспирантов и молодых ученых.

В работе конференции принял участие 81 человек из 51 научного учреждения трех стран: Россия (76), Беларусь (один), Иран (четыре). В числе участников были 15 докторов, 59 кандидатов наук и 4 PhD, 27 молодых ученых (из них пять аспирантов и четыре студента). Результаты фундаментальных и прикладных исследований в области альгологии были отражены в пяти пленарных (из них — один онлайн-доклад), 83 секционных (из них — 21 онлайн-доклад) и 24 стендовых сообщениях. Научная программа конференции была представлена следующими секциями: 1) таксономия и систематика цианобактерий и водорослей, генетическая структура популяций и видов, жизненный цикл и особенности воспроизведения (14 докладов); 2) биохимия, физиология и биотехнология (24 доклада); 3) разнообразие и география (17 докладов); 4) экология, структура и функционирование сообществ, использование в оценке качества среды (21 доклад); 5) палеоальгология и биостратиграфия (два доклада).

В рамках конференции были проведены два тематических круглых стола, первый из которых — “Место альгологии в системе биологического образования: Преподавание генетики с использованием результатов исследования водорослей” (А.С. Чунаев, ГБОУ СОШ № 91 Санкт-Петербурга). На нем присутствующие обсудили проблемы преподавания альгологии в школах и вузах. С сожалением было отмечено, что на этот предмет, как и на ботанику в целом, в учебных программах отводится небольшое количество часов. В качестве частичного решения этой проблемы можно рекомендовать увеличение часов самостоятельной работы обучающихся по указанным предметам, а также издание современных определителей цианобактерий и водорослей и новых учебников, включающих в себя разделы таксономии и систематики этих организмов.

Второй круглый стол “Международная инициатива по микробиологической грамотности (IMiLI) — путь к устойчивому благополучию

человечества” (А.Д. Темралеева, ВКМ, ИБФМ РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН), был посвящен способам повышения микробиологической грамотности, в первую очередь, у детей. Докладчиком были представлены подробные данные о способах обучения, а также было озвучено предложение присоединиться к данной международной инициативе.

Согласно рекомендациям коллег, зафиксированным в резолюции предыдущей конференции, была обсуждена проблема вида у цианобактерий и водорослей. В частности, были заслушаны пленарный доклад Н.А. Давидовича (КНС — ПЗ РАН — филиал ФИЦ ИнБЮМ РАН) “Концепция вида у диатомовых водорослей” и секционный доклад А.Д. Темралеевой (ВКМ, ИБФМ РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН) “Подходы к делимитации видов водорослей: выбор ДНК-маркеров, установление молекулярных порогов и оценка эффективности математических алгоритмов”. Оба доклада вызвали интерес и вопросы у слушателей.

Анализируя представленные доклады, хотелось бы отметить их высокий уровень и направленность. В частности, были представлены доклады, посвященные описанию новых или потенциально новых таксонов с использованием интегративного подхода: новый вид *Coelastrella* Chodat, Chlorophyta (В.Ю. Никулин с соавторами, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), *Heterochlamydomonas uralensis* Novakovskaya, Boldina, Shadrin & Patova, Chlorophyta (И.В. Новаковская с соавторами, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), *Stauroneis edaphica* Bagmet, Abdullin, A. Nikulin, V. Nikulin & Gontcharov и *S. urbani* Bagmet, Abdullin, A. Nikulin, V. Nikulin & Gontcharov, Bacillariophyceae (Ш.Р. Абдуллин с соавторами, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН). Интерес вызвали доклады по таксономии и систематике диатомовых водорослей, посвященные филогенетическому положению *Actinella punctata* Lewis (А.М. Глушенко с соавторами, ИФР РАН), строению порового аппарата у некоторых диатомей порядка Cymbellales (А.В. Миронов с соавторами, ИФР РАН), систематике рода *Planothidium* Round & Bukhtiyarova (Н.Д. Цеплик с соавторами, ИФР РАН, МГУ), систематике, распространению и криптическому разнообразию *Gandhia* Kulikovskiy & al. (А.А. Юрманов с соавторами, ИФР РАН),

а также половому воспроизведению *Nitzschia cf. navis-varingica* Lundholm & Moestrup (О.И. Давидович с соавторами, КНС — ПЗ РАН — филиал ФИЦ ИнБЮМ РАН) и определению видовых границ представителей рода *Entomoneis* Ehrenberg на основе репродуктивной биологии и молекулярных маркеров (Ю.А. Подунай с соавторами, КНС — ПЗ РАН — филиал ФИЦ ИнБЮМ РАН). Также были представлены работы по систематике и разнообразию золотистых водорослей, в частности, родам *Chrysastrella* Chodat (Д.А. Капустин с соавторами, ИФР РАН) и *Synura* Ehrenberg (И.Н. Стерлягова с соавторами, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН). М.А. Синетова с соавторами (ИФР РАН) проанализировали скрытое разнообразие цианобактерий с морфотипом '*Leptolyngbya Anagnostidis & Komárek*', изолированных из соленых и содовых озер. Е.М. Кезля с соавторами (ИФР РАН) представили данные по изучению генетического разнообразия микроводорослей с использованием метабаркодинга как основы применения для экологического мониторинга поверхностных вод Москвы.

Значительное число докладов было посвящено биохимии, физиологии и биотехнологии цианобактерий и водорослей, что отражает развитие отечественной альгологии не только в теоретическом, но и в практическом плане. Интерес вызвали пленарный доклад Р.Г. Геворгиза с соавторами (ФИЦ ИнБЮМ РАН) "Культивирование микроводорослей в промышленных масштабах. Современный опыт, проблемы и перспективы", секционные доклады Д.А. Габриеляна с соавторами (ИФР РАН) "Биотехнология микроводорослей: отработка режимов массового культивирования", М.С. Куликовского и И.В. Кузнецовой (ИФР РАН) "Разнообразие и перспективы использования микроводорослей и цианобактерий", Е.И. Мальцева с соавторами (ИФР РАН) "Использование дефицита азота и фосфора для стимуляции накопления липидов у микроводорослей". Отдельные доклады этой секции были посвящены некоторым аспектам биохимии, физиологии и биотехнологии цианобактерий и водорослей. Часть этих исследований может иметь прикладное значение в сельском хозяйстве. Так, Н.В. Суханова с соавторами (БГПУ) проанализировали ростостимулирующие свойства микроскопических зеленых водорослей;

Ю.М. Бачура и А.А. Новикова (Гомельский государственный университет им. Франциска Скорины) оценили фитостимулирующие свойства *Vischeria*-содержащих альгоцианобактериальных комплексов. Также необходимо отметить прикладные исследования, связанные с медициной. На эту тему прозвучали доклады А.П. Лыкова с соавторами (НИИКЭЛ-филиал ИЦиГ СО РАН) "Микроводоросли и цианобактерии: биологические эффекты на соматические клетки животных, антимикробный потенциал" и S. Banazadeh с соавторами (Университет Тарбиат Модарес) "Влияние культуры *Spirulina platensis*, обогащенной сульфатом железа, на ткани печени крыс линии Wistar". Перспективным разделом биотехнологии являются экотехнологии, по которым были представлены доклады "Аллелопатические взаимодействия цианобактерий и мицелиальных грибов как основа экоориентированных решений проблемы цианобактериальных "цветений" водоемов" (И.Л. Кузикова с соавторами, СПб., ФИЦ РАН) и "Биоремедиация карьерных сточных вод с использованием автохтонных и аллохтонных штаммов микроводорослей" (А.Е. Соловченко, МГУ). Кроме того, в данной секции интерес вызвали доклады "Метаболомный поиск потенциальных медиаторов альго-бактериальных взаимодействий в лабораторных культурах каротиногенной микроводоросли *Halo-chlorella rubescens* P.J.L. Dangeard" (А.А. Зайцева с соавторами, МГУ), "Промышленная культура диатомовой водоросли *Nanofrustulum shiloi* (J.J. Lee, Reimer & McEnery) Round, Hallsteinsen & Paasche в двухступенчатом хемостате" (С.Н. Железнова, Р.Г. Геворгиз, ФИЦ ИнБЮМ РАН), "Молекулярные и клеточные механизмы адаптации *Ulnaria acus* к условиям среды обитания" (Э.М. Судакова, Е.Д. Бедошвили, ЛИН СО РАН), "Биохимическая и антиоксидантная характеристика *Chlorococcum oleofaciens* в условиях питательного стресса" (И.А. Мальцева с соавторами, МелГУ).

Докладчиками представлены данные по анализу разнообразия цианобактерий и водорослей различных местообитаний и разного распространения. А.А. Гончаров с соавторами (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) изучили биоразнообразие и биотехнологический потенциал этих организмов в почвах зоны умеренного муссонного климата Дальнего Востока

России. Ю.П. Галачянц с соавторами (ЛИН СО РАН) проанализировали динамику сообществ фито- и бактериопланктона Южного Байкала и Иркутского водохранилища в период открытой воды в 2023 г. по данным метабаркодирования. Е.С. Гусев с соавторами (ИПЭЭ РАН) исследовали разнообразие наземных водорослей и цианобактерий тропических лесов. М.В. Башенхаева с соавторами (ЛИН СО РАН) представили данные по подледным сообществам фитопланктона озера Байкал по данным микроскопии и метабаркодирования. Е.М. Шарагина с соавторами (ННГУ) провели анализ таксономического состава уникальных карстовых озер Нижегородской области с применением различных подходов. Также были представлены доклады по разнообразию отдельных групп цианобактерий и водорослей: “Харовые водоросли (Charophyceae, Characaceae) юго-востока Восточно-Европейской равнины” (Р.Е. Романов с соавторами, БИН РАН), “Биоразнообразие и экология чешуйчатых хризифитовых (Chrysophyceae) северных водоемов” (А.Ю. Бесудова, ЛИН СО РАН), “Разнообразие цианопрокариот прибрежной зоны острова Гогланд (Финский залив, Балтийское море)” (К.К. Горин с соавторами, РГПУ), “Coccolithophyceae в альгофлоре водоемов степной зоны Южного Урала” (М.Е. Игнатенко, Т.Н. Яценко-Степанова, ИКВС УрО РАН), “Разнообразие, биогеография и экология пресноводных криптомонад” (Н.А. Мартыненко с соавторами, ИПЭЭ РАН), “К списку новых находок почвенных и аэрофитных цианобактерий и водорослей на территории России и Дальнего Востока” (А.Ю. Никулин с соавторами, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), “Генетическое разнообразие галофильных микроводорослей рода *Dunaliella*, выделенных из различных географических источников” (Е.А. Селиванова с соавторами, ИКВС УрО РАН, ЦКП “Персистенция микроорганизмов”), “Новые находки видов рода *Micractinium* из пирокластических отложений полуострова Камчатка” (Р.З. Сущенко с соавторами, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), “Молекулярное разнообразие диатомовых водорослей водоемов Кабардино-Балкарской республики” (М.Ю. Кухарук с соавторами, СКФУ) и “Трентеполиевые водоросли тропических лесов Вьетнама” (Ю.А. Подунай с соавторами, Карадагская научная станция

им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН, ФИЦ ИнБЮМ РАН).

Часть докладов была посвящена использованию цианобактерий и водорослей в оценке качества среды. Это, например, “Пресноводные альгоценозы Евро-Арктического Баренцева региона в оценке качества среды” (Д.Б. Денисов с соавторами, ИППЭС КНЦ РАН), “Диатомовые водоросли в оценке состояния почв районов нефтепромыслов: вклад кировской школы альгологов” (М.Ф. Дорохова, МГУ), “Оценка металлического загрязнения прибрежных морских экосистем Камчатки с помощью вида-монитора *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae)” (Л.А. Позолотина, А.В. Климова, ИВиС ДВО РАН, Аналитический центр, КамчатГТУ, НОЦ ЭП) и др. Были представлены работы по экологии экосистем: “Структура весеннего фитопланктона озера Байкал по данным микроскопии и метабаркодинга” (И.С. Михайлов с соавторами, ЛИН СО РАН), “Структурно-функциональные характеристики фитопланктона озер Валаамского архипелага” (Е.Ю. Воякина, СПбГУ, НИЦЭБ — СПбФИЦ РАН), “Сравнительный метагеномный и культуромный анализ антарктических цианобактерий в водных и почвенных микробиомах оазиса Холмы Ларсеманн” (Н.В. Величко с соавторами, СПбГУ).

Участники обратили внимание, что направления альгологии, касающиеся изучения морских водорослей-макрофитов, палеоальгологические и биостратиграфические исследования были представлены незначительным числом сообщений. В связи с этим было предложено специалистам в данных областях активнее участвовать в работе конференции в будущем.

Подводя итоги мероприятия, участники отметили, что его цель достигнута, а программа выполнена. Основные вопросы, обсужденные на конференции, традиционно отражают состояние тех направлений альгологии, которые, главным образом, разрабатываются научным сообществом альгологов России и соответствуют современным тенденциям мировой науки: это достижения в области систематики, таксономии, флористики, молекулярно-генетических исследований, биохимии, репродуктивной биологии, экологии, биостратиграфии, биоиндикации и биотехнологии цианобактерий

и водорослей. Продолжается работа в области инвентаризации альгофлор отдельных регионов России и некоторых стран мира.

По завершению работы была принята резолюция о продолжении традиции проведения конференций каждые два года. Следующую, VIII Всероссийскую научную конференцию, запланировано провести в сентябре 2026 г. на базе Лимнологического института Сибирского отделения Российской академии наук в г. Иркутске.

Участники конференции отметили высокий уровень организации VII Всероссийской научной конференции и выразили благодарность

оргкомитету, администрациям ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, ННЦМБ ДВО РАН и МБС “Восток” ННЦМБ ДВО РАН за создание благоприятных условий для работы и общения с коллегами.

Записи докладов доступны на канале ответственного секретаря конференции “NikulinVYu” онлайн-хостинга Rutube (<https://rutube.ru/channel/45136922>). По итогам конференции подготовлен сборник материалов докладов, опубликованных в авторской редакции. Файл сборника размещен на сайте конференции (<https://pages.biosoil.ru/algae2024/>).

VII ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION “ALGAE: ISSUES ON TAXONOMY AND ECOLOGY, MONITORING AND BIOTECHNOLOGY APPROACHES”

**Sh. R. Abdullin^{a, #}, V. Yu. Nikulin^a, A. Yu. Nikulin^a,
R. Z. Sushchenko^a, A. A. Gontcharov^a**

*^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of RAS
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia*

[#]e-mail: crplant@mail.ru

The VII All-Russian Scientific Conference with international participation “Algae: Issues on taxonomy and ecology, monitoring and biotechnology approaches” was held in Vladivostok and Primorye Territory from 16 to 20 September 2024. It was organized by the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS and the A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS. The conference was attended by 81 participants from 51 scientific institutions in three countries: Russia (76 participants), Belarus (one), and Iran (four). There were 15 Drs Sci., 63 PhDs, and 27 young scientists (including five postgraduates and four students) among the participants. The results of fundamental and applied research in the field of phycology were reflected in five reports, including one online, during the plenary session, 83 reports, including 21 online ones, during section sessions, and 24 poster presentations. The scientific program of the conference was represented by the following sections: 1) taxonomy and systematics of cyanobacteria and algae, the genetic structure of populations and species, life cycle, and reproduction features (14 reports); 2) biochemistry, physiology, and biotechnology (24 reports); 3) diversity and geography (17 reports); 4) ecology, community structure and functioning, use in environmental quality assessment (21 reports); 5) palaeoalgology and biostratigraphy (two reports).

Keywords: algae and cyanobacteria, All-Russian Scientific Conference with international participation, Vladivostok