

ГЕНЕТИКА

УДК 575.16:581.2:581.462

ФАСЦИАЦИЯ ЦВЕТКА.

I. ПРОИСХОЖДЕНИЕ УВЕЛИЧЕННОЙ МЕРИСТЕМЫ

А.А. Синюшин

(кафедра генетики; e-mail: sinjushin@pisumsativum.org)

Проанализированы различные пути формирования фасцированной флоральной меристемы. Показано, что разграничение явлений увеличения единственной точки роста или объединения нескольких в одну невозможно. В качестве критерия для подобной классификации предлагается использовать частоту встречаемости аномалий.

Ключевые слова: цветок, фасциация, флоральная меристема.

Изучение аномалий развития, тератология, в последнее время приобрело принципиально иное значение, нежели в период своего возникновения. Помимо функции прямого описания тех или иных тератологических феноменов эта область морфологии перешла в плоскость моделирования процессов развития, мутационного анализа и даже эволюционных построений в свете концепции Evo-Devo. Собственно тератология тесно сомкнулась с современной молекулярной генетикой развития, и последняя существенно вытеснила структурный подход в понимании морфологических аномалий.

Одной из наиболее широко распространенных аномалий развития растений является фасциация. Создается впечатление, что основная проблема при обсуждении этого явления — отсутствие удовлетворительного определения. Различные авторы дают схожие и в то же время различные определения [1, 2].

Изучение модельных объектов — в первую очередь *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) — дает определенный ключ к пониманию этой проблемы. Генетический контроль формирования и специализации апикальной меристемы побега (ПАМ) изучен достаточно полно. Показано, что основным механизмом регуляции активности ПАМ является отрицательная обратная связь между геном *WUSCHEL* (*WUS*) и несколькими семействами негативных регуляторов его экспрессии (*CLAVATA* (*CLV*), *FASCIATA* (*FAS*) и др.) [3]. Мутации в этих регуляторах приводят к сверхэкспрессии *WUS* в ПАМ и флоральной меристеме (ФМ); в результате происходит аномальное увеличение этих меристем — фасциация. В то же время изучение разнообразия форм фасциации в различных таксонах показывает, насколько различным может быть преобразование базовой схемы, построенной для модельного объекта с простым соцветием и актиноморфным цветком. У многих растений существуют

наследственные формы фасциации, затрагивающие только ПАМ, но не ФМ. Ощущается существенный недостаток работ, в которых структура аномальных органов была бы рассмотрена с позиций достижений молекулярной генетики развития. Последним масштабным обзором, посвященным фасциации, до настоящего времени остается работа О.Е. White [1]. Структурный подход представляется весьма важным не только в сочетании с современной молекулярной систематикой [4], но и с современной генетикой развития.

Цветок как орган с дискретной структурой, состоящий из частей с более или менее постоянным числом и расположением, представляет собой удобную модель для выяснения механизмов фасциации. Цель настоящей работы — обобщение доступного материала, связанного с фасциацией цветка, определение механизмов, лежащих в ее основе и формулировка по возможности исчерпывающего определения феномена.

Материалы и методы

Для исследования морфологии цветков использовали живой и фиксированный в 70%-м спирте материал. Цветки и соцветия линии гороха “Люпиноид” были собраны в 2005—2007 гг. с растений, выращенных на территории Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н, Московская обл.). Цветки *Allium nutans* L., *A. sepa* L. и *Lupinus polyphyllus* Lindl. были собраны в 2006—2007 гг. в Рузском р-не Московской обл. как компоненты культурной флоры. Плоды *Alisma plantago-aquatica* L. собраны в 2005 г. на территории заказника Журавлиная родина (Талдомский р-н, Московская обл.). Цветки *Syringa vulgaris* L. (дикая сирень и сорт Paul Harriot) собраны в 2007 г. в Ботаническом саду МГУ. Для выполнения сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) зафиксированный в этаноле

материал был подготовлен по методике, описанной в работе [5] и микрофотографирован с использованием сканирующего электронного микроскопа CamScan-62 (Cambridge Instruments, Великобритания). Анатомическая структура изучена на срезах, выполненных от руки и окрашенных кислым флороглюцином.

Результаты и обсуждение

Распространение фасциации цветка. Обзор доступной литературы показывает, что зачастую аномалии развития цветка, интерпретируемые авторами как фасциация, сопровождаются выраженной наследственно обусловленной фасциацией побега. Так, фасциированные цветки развиваются на фасциированных побегах *A. thaliana* [6, 7], *Nicotiana tabacum* L. [1], *Zea mays* L. [8], *Fagopyrum esculentum* Moench [9]. Одно из исключений представляют бобовые — *Pisum sativum* L. [10], *Lupinus angustifolius* L. [11], *Glycine max* Merr. [12]. Цветки известных фасциированных мутантов бобовых нормальны. Обобщение литературных данных сталкивается с определенными затруднениями. Описания различных случаев фасциации (например, в рамках сводок, подобных [13]), как правило, не делают различия между генетически обусловленными вариантами и морфозами, ненаследуемыми уродствами. Если в случае первых (при условии консервативности регуляции размеров меристемы у различных групп растений) нарушения в структуре гена приводят к увеличению как ПАМ, так и ФМ, то в случае морфозов имеют место фенокопии мутаций. Вызванное инфекцией или механическими факторами увеличение размеров ПАМ (фасциация) не приводит к нарушениям в формировании ФМ. Именно поэтому имеет смысл сопоставлять только наследственно обусловленные формы. В то же время Л.А. Шавров [2] приводит описание фасциированных цветков у *Codonopsis rotundifolia* Royle, для которого в изученном случае наследственная природа аномалии сомнительна.

По всей видимости, более общим является сопряжение процессов контроля размеров ПАМ и ФМ. Однако известны случаи, когда мутации вызывают фасциацию только побега (горох), только цветка (земляника, сирень) или только осей пазушных соцветий (декоративные формы *Peperomia Ruiz&Pav.*). Это может быть объяснено существованием таксонспецифичных генов, модифицирующих проявление основных генов. Подверженность фасциации цветка модифицирующему действию генотипа и значительное варьирование проявления аномалии в различном генном окружении были продемонстрированы в работе Ю.Е. Николаевой [14]. Значительная изменчивость цветка была описана в работе Q.B. Zielinski [15] при сравнении ряда культурных форм томата. У некоторых сортов изменено только число тычинок и плодolistиков, в то вре-

мя как околоцветник остается нормальным; у других число всех элементов цветка резко увеличено. В то же время показана зависимость степени выраженности фасциации всех органов от внешних условий. Таким образом, в отношении наследственных форм можно заключить, что на проявление мутаций в фенотипе оказывают влияние как генетические (*цис-*), так и внешние (*транс-*) факторы.

Фасциация и “connations”. Одной из наиболее обсуждаемых проблем при описании фасциации в целом является взгляд на происхождение фасциированной меристемы [1]. Одни авторы считают ее производным одного апекса, подвергшегося разрастанию. Другие объясняют появление фасциированных органов слиянием нескольких нормальных на ранних стадиях [13]. Возможно, наиболее точно отражена эта неоднозначность в работе W.C. Worsdell [16], автор которой характеризует фасциацию, как “resultant of the more less equal conflict between two opposed tendencies or forces, viz.: that which... induces *integrity*, and that which... induces *plurality of parts*”.

Вероятно, это противоречие не может быть снято единственным образом; известны примеры, которые не могут быть истолкованы однозначно. При достоверном срастании часто формируются структуры, которые неотличимы от истинно фасциированных органов. Например, у тыквы (*Cucurbita pepo* L.) при декапитации из пазух семядолей развиваются сильно уплощенные побеги, возникающие путем объединения нескольких коллатеральных почек [17]. В этих случаях в фасциированном побеге невозможно выделить составляющие его элементы.

Вне зависимости от пути формирования увеличенная (фасциированная) меристема может формировать (или сохранять) несколько более или менее самостоятельных центров, которые могут быть разделены в результате дефасциации (рис. 1). Иногда распадение увеличенной меристемы может даже имитировать ветвление, например у кактусов [18].

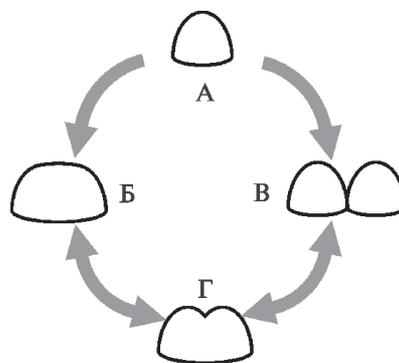


Рис. 1. Пути преобразования ФМ. Нормальная меристема (А) способна увеличиваться, давая начало фасциированной меристеме (Б), которая в результате дефасциации может частично разделяться (Г). Состояние Г может быть также результатом неполного слияния нескольких нормальных примордиев (В)

Уменьшение размеров фасцированной меристемы за счет процесса, обратного разрастанию (постепенного “угасания”), едва ли возможно, и подобные явления не описаны в доступной литературе.

Чисто лингвистическое следование термину также не дает возможности однозначного разграничения. Если “фасциация” — это “образование пучка” (*fascia*), то слияние нескольких независимых осей более соответствует этому пониманию, нежели увеличение единственной точки роста.

С учетом в целом двойного характера фасциации явления типа срастания целесообразно включать в понятие фасциации. Для отграничения явления слияния органов от их истинной фасциации рядом авторов был введен термин “*connations*” (см. обзор С. Gorter [19]). Сама идея такого разграничения, впрочем, подвергалась критике как искусственная [6].

Срастания цветков представляют собой достаточно распространенное явление и характерны для многоцветковых соцветий с плотным расположением цветков. К ним должны быть отнесены некоторые типы псевдантиев — например, описанные в работе Д. Соколова с сотр. [5] у различных видов *Potamogeton* L. (у которых они возникают не только в терминальном, но и в латеральном положениях). Обычны такие псевдантии в корзинках (так, у *Helianthus annuus* L. одновременно могут объединяться до 5–6 трубчатых цветков, дающих начало “плоду”, состоящему из нескольких семян; неопубл. данные), кистевидных соцветиях *Alisma plantago-aquatica* L. (рис. 2), головках *Allium* (рис. 3) и т.д. Выделяют два рода псевдантиев [5]: относящиеся к первому типу сохраняют черты идентичности каждого из цветков, в псевдантиях второго типа граница между цветками утрачивается, и отнести органы к тому или иному цветку невозможно. При этом возможны все переходы между обоими типами, как это видно на материале рода *Allium*. Наблюдаются слияния в различной степени: от частичного объединения цветоножек до формирования общего цветоложа у 2–3 цветков (рис. 3). Динамика подобного перехода подробно рассмотрена в работе R. Nozeran [20] на примере *Cornus mas* L. Вероятно, к образованию таких структур способны все цветковые растения в той или иной степени. Не исключена зависимость частоты встречаемости “*connations*” от стрессовых факторов среды [21].

В ряде случаев “*connations*” могут быть отличены от истин-

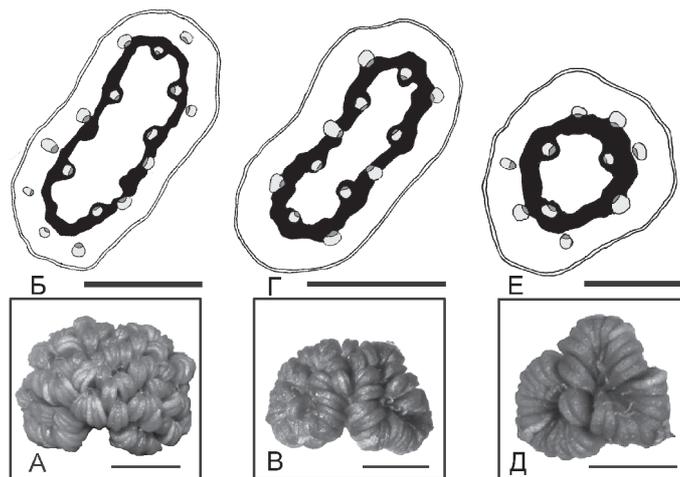


Рис. 2. Изменения цветков *Alisma plantago-aquatica* (стадия формирования плодов). Сильно увеличенный в одном измерении цветок (А), двоянные цветки (В), нормальный цветок (Д); Б, Г, Е — схематическое изображение поперечных срезов цветоножек структур А, В, Д соответственно. Паренхима обозначена белым, флоэма светло-серым, ксилема темно-серым, механическая ткань черным, эпидермис двойной линией. Масштабные линейки: 0,5 мм (Б, Г, Е), 1 мм (А, В, Д)

ной фасциации цветка при изучении анатомии цветоножки, которая может оказаться уплощенной или отчетливо составленной из нескольких. В то же время часто формируются цветки с увеличенным числом органов, цветоножка которых практически не изменена по сравнению с нормой (рис. 5, В). Классификация таких структур представляет затруднение, и в случае отсутствия постепенных переходов они легко могут быть истолкованы как результат истинной фасциации. У сильно фасциро-

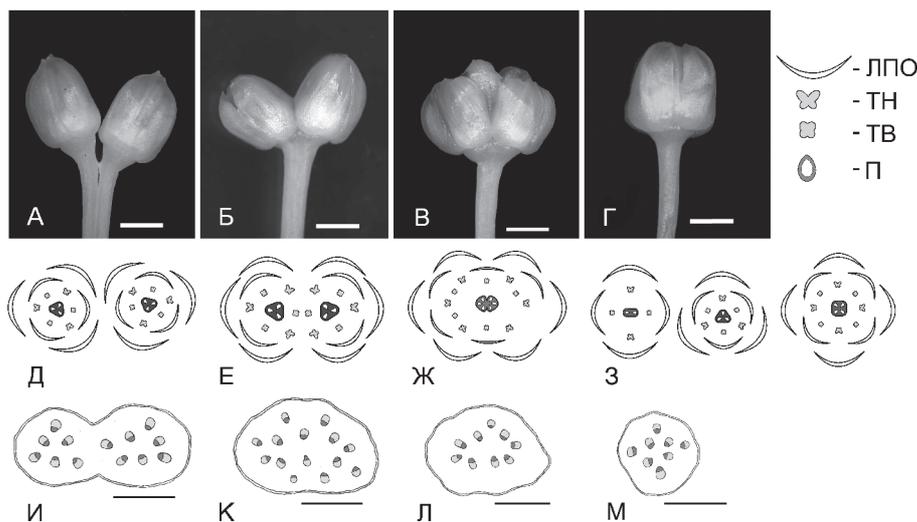


Рис. 3. “*Connations*” в соцветиях *Allium nutans*. А — цветоножки частично объединены; Б — цветоложа объединены, круги цветков практически независимы; В — все круги органов объединены полностью; Г — “нормальный” цветок. Д, Е, Ж — диаграммы структур А, Б, В соответственно, З — полиморфизм структур “нормальных” цветков. И, К, Л, М — схемы поперечных срезов цветоножек структур А, Б, В, Г соответственно. ЛПО — листочек простого околоцветника; ТН — тычинка внешнего круга; ТВ — тычинка внутреннего круга; П — плодolistик. Масштабные линейки: 2 мм (А, Б, В, Г), 0,5 мм (И, К, Л, М)



Рис. 4. Изменчивость цветков *Syringa vulgaris* (сорт Paul Hariot, стадия перед зацветанием): нормальный тетрамерный цветок (А), слабо (Б) и сильно (В) фасциированные цветки, двойной цветок (Г); Д — цветок, изображенный на рис. Г, вид сбоку (видно, что два цветка заключены в общую чашечку). Лепестки наружного круга отмечены точками. Масштабные линейки: 1 мм (А, Б, В, Г), 2 мм (Д)

ванных цветков томата цветоножка также изменена, содержит большее число проводящих пучков по сравнению с нормой [15].

Значительную сложность вызывает интерпретация так называемых “дубликаций” плода у вишни, сливы и других растений; обзор этих аномалий выполнен в работе В.Х. Тутаюк [22]. Эти видоизменения носят спонтанный характер, и из-за их редкости проследить за их развитием сложно. Их также можно интерпретировать двояко: как результат слияния нескольких ФМ или закладки избыточных плодолистиков в фасциированном цветке.

“Усложненные” цветки у *Lupinus* были описаны в работе А.И. Атабековой [23]. Из них форми-

руются плоды из нескольких плодолистиков, развитых в различной степени. Изменения зигоморфных цветков представляют определенный интерес, и изучение их структуры показывает, что степень срастания цветков может быть различной (рис. 5). При изучении полиморфизма структуры цветка у *Stachys sylvatica* L. в работе Е.М. Cutting [24] в качестве отдельных типов преобразований выделены фасциация и срастание (“synanthy”), хотя граница между ними неясна. Сходные с описанными у люпинов структуры иногда образуются в соцветиях фасциированных мутантов гороха (рис. 5), например, они часто встречаются у двойных мутантов *det fas*, у которых фасциация побега со-

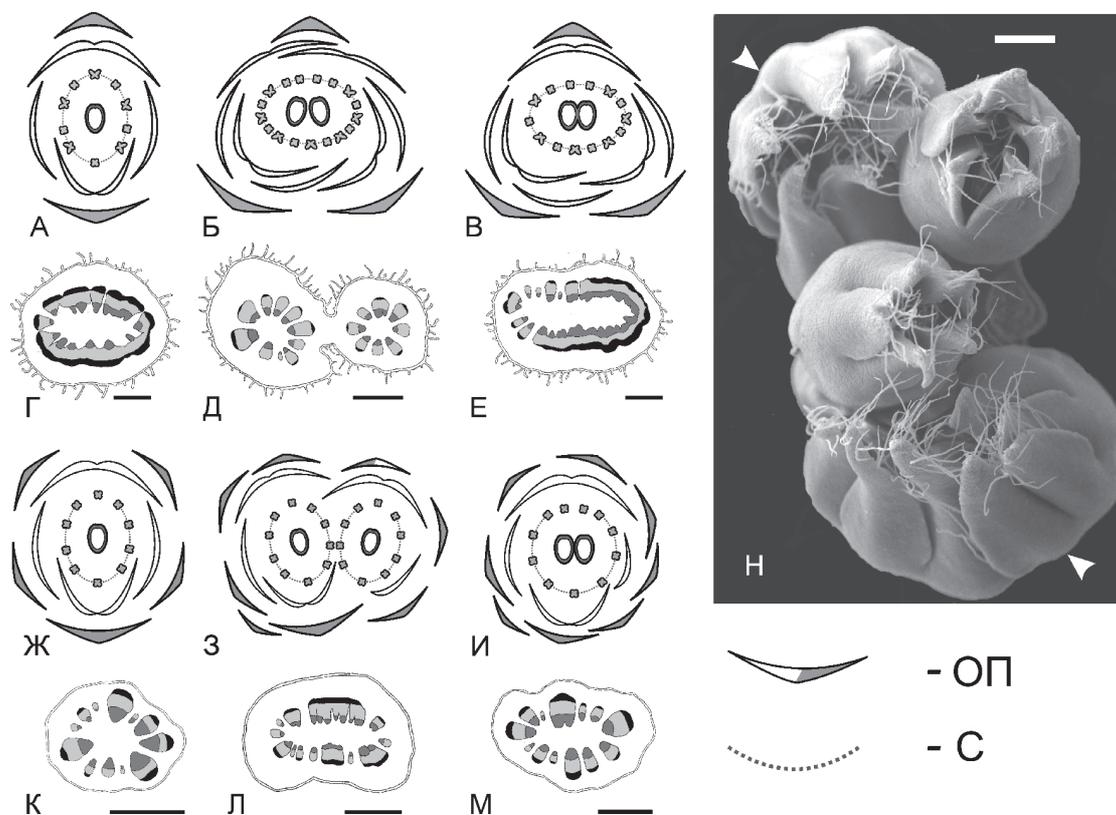


Рис. 5. “Connations” в цветках бобовых. *Lupinus polyphyllus*: диаграммы нормального (А) и аномальных (Б, В) цветков; Г, Д, Е — анатомическое строение цветоножек цветков А, Б, В соответственно. *Pisum sativum*: диаграммы нормального (Ж) и аномальных (З, И) цветков; К, Л, М — анатомическое строение цветоножек цветков Ж, З, И соответственно. Н — СЭМ-микрофотография верхней части соцветия линии “Люпиноид”, стрелками указаны аномальные цветки. Обозначения см. на рис. 4. ОП — орган околоцветника переходной структуры; С — срастание. Масштабные линейки: 0,5 мм (Г, Д, Е, К, Л, М), 0,3 мм (Н)

четається з терміналізацією соцветія (більше детально морфологія таких форм описана в роботі [10]). Іноді їх інтерпретація також неочевидна із-за практично нормального строення цветоножки (рис. 5). По всій видимості, іменно о "connations" ідець в случає сдвоєних бобів у фасцієваного мутанта сої [12].

При розвитку фасцієваного цвітка формуються плод з збільшеним числом плодолистків, і во багатьох случаях наслідковані форми фасцієвані закріплені при створенні високопродуктивних сортів (у клубники, киви [25], томатів [15]). Нерідко із фасцієваного цвітка розвиваються декілька наборів плодолистків, кожен із яких схожий з характерним для нормального цвітка. В таких случаях, можливо, більше правильно вважати такого роду утворення сопліддями. Існування такого типу фасцієвані цвітка як у форм з очевидними "connations" так і у наслідкованих варіантів (табак [1]) також ускладнює розмежування різних типів фасцієвані.

Інтерес викликають нерідкі случаи, когдa суммарне число органів в колі цвітка виявляється більшим, ніж в случає з простим суммуванням діаграм двох цвіток, т.е. з'являються елементи, які не можуть бути приписані ні к одному із цвіток в складі псевдантія. Вероятно, це відбувається із-за того, що частина меристематическої тканини втрачає ідентичність і може диференціюватися незалежно від інших органів, потрапляючи в область експресії цих або інших генів.

Рішальним аргументом при розмежуванні типичної фасцієвані і срастанія може стати частота зустрічальності. В соцветіях рослин з наслід-

кованно обумовленої фасцієвані зміненними виявляються всі або майже всі цвіткі, в той час як в соцветіях нефасцієваних форм продукти "connations", якщо і зустрічаються, то становлять дуже невеликий відсоток. Однак результати оригінальних спостережень показують, що у сирені (сорт Paul Harriot) фасцієвані цвіткі (рис. 4) становлять менше половини всіх цвіток і тягнуться до основаній частин соцветій. Відомі, впрочем, сорти сирені (наприклад, Rochester), у яких всі цвіткі мають збільшене число органів. Розпізнавання різних типів аномалій стає можливим тільки в контексті виникнення порушення, при вивченні репрезентативної вибірки; ідентифікація окремо взятого нетипичного цвітка (наприклад, рис. 5, В) во багатьох случаях виявляється неможливою.

Заключення

Приведені на основі оригінальних спостережень і огляду літератури дані переконують в тому, що різноманітність порушень, трактованих як фасцієвані цвітка, дуже велика. Інтерпретація цих або інших явищ в морфогенезі можлива тільки при вивченні "контекста" їх виникнення: так, немаловажно знати, являються ли вони наслідкованно обумовленими, з якою частотою вони виникають і т.д.

В поняття фасцієвані пропонується включати аномальні (нехарактерні для нормального для даного таксона морфогенеза) змієння структури цвітка, викликані збільшенням розмірів ФМ в результаті розрастанія єдиєної або злиєння декількох незалежних точок росту.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. White O.E. Fasciation // Bot. Rev. 1948. Vol. 14. № 6. P. 319—358.
2. Шаєров Л.А. О природе фасциаций // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 4. С. 500—505.
3. Schoof H., Lenhard M., Haecker A., Mayer K.F.X., Jurgens G., Laux T. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes // Cell. 2000. Vol. 100. P. 635—644.
4. Endress P.K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. 2003. Vol. 68. № 4. P. 545—570.
5. Sokoloff D., Rudall P.J., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. № 13. P. 3517—3530.
6. Clark S.E., Running M.P., Meyerowitz E.M. *CLAVATA1*, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis* // Development. 1993. Vol. 119. P. 397—418.
7. Kayes J.M., Clark S.E. *CLAVATA2*, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis* // Development. 1998. Vol. 125. P. 3843—3851.
8. Taguchi-Shiobara F., Yuan Z., Hake S., Jackson D. The *fasciated ear2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize // Genes and Development. 2001. Vol. 15. P. 2755—2766.
9. Сахаров В.В. Многогранные семена и фасциация у тетраплоидной гречихи // Генетические механизмы селекции и эволюции / Под ред. В.А. Шевченко. М., 1986. С. 17—33.
10. Синюшин А.А., Гостимский С.А. Фасциация у гороха посевного (*Pisum sativum* L.): основные закономерности морфогенеза // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 6. С. 449—456.
11. Коновалов Ю.Б., Клочко Н.А., Анисеева Н.Ф. Индуцированный мутант люпина узколистного // Изв. ТСХА. 1989. Т. 5. С. 185—188.
12. Albertsen M.C., Curry T.M., Palmer R.G., Lamotte C.E. Genetics and comparative growth morphology of fasciation in soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.) // Bot. Gaz. 1983. Vol. 144. N 2. P. 263—275.
13. Masters M.T. Vegetable teratology. London, 1869.

14. Николаева Ю.Е. Физиолого-генетические аспекты фасциации на примере модельного объекта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 2006.
15. Zielinski Q.B. Fasciation in *Lycopersicon*. I. Genetic analysis of dominance modification // *Genetics*. 1948. Vol. 33. P. 405—428.
16. Wordell W.C. Fasciation — its meaning and origin // *New Phytol.* 1905. Vol. 4. P. 55—74.
17. Зубов А.А. Фасциация у тыквы при декапитации стеблей // *Бот. журн.* 1965. Т. 50. № 2. С. 46—51.
18. Boke N.H., Ross R.G. Fasciation and dichotomous branching in *Echinocereus* (Cactaceae) // *Am. J. Bot.* 1978. Vol. 65. N 5. P. 522—530.
19. Gorter C. Origin of fasciation // *Encyclopedia of plant physiology* / Ed. W. Ruhland. New York, 1965.
20. Nozeran R. Contribution a l'etude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparee) // *Ann. Sci. Nat. Botanique*. 1955. Vol. 15. Ser. 11. P. 1—224.
21. Луханов А.Ф. Морфологические изменения в строении генеративных органов некоторых видов семейства *Rosaceae* Juss. в Донбассе // *Промышленная ботаника*. 2002. Т. 2. С. 37—43.
22. Тутаяк В.Х. Тератология цветка. Баку, 1969.
23. Атабекова А.И. Структурные изменения плода люпина // *Бюл. ГБС*. 1959. Т. 35. С. 58—61.
24. Cutting E.M. Observations on variations in the flowers of *Stachys sylvatica* L. // *Ann. Bot.* 1921. Vol. 35. P. 409—426.
25. Brundell D.J. Flower development of the Chinese gooseberry (*Actinidia chinensis* Planch.) II. Development of the flower bud // *New Zeal. J. Bot.* 1975. Vol. 13. P. 485—496.

Поступила в редакцию
05.05.09

FLOWER FASCIATION. I. ORIGIN OF ENLARGED MERISTEM

A.A. Sinjushin

The results of analysis of data concerning different ways of fasciated floral meristem formation are presented. It had been demonstrated that clear distinguishing between cases of enlargement of single growing point and unification of few into one is impossible. The frequency of floral developmental abnormalities may serve as criterion for such classification.

Key words: *flower, fasciation, floral meristem.*

Сведения об авторе

Синюшин Андрей Андреевич — ассистент кафедры генетики биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-54-90; e-mail: asinjushin@mail.ru, sinjushin@pisumsativum.org