

БОТАНИКА

УДК 581.46

ЭВОЛЮЦИЯ ГИНЕЦЕЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ:
МОНОМЕРИЯ, ПСЕВДОМОНОМЕРИЯ И МИКСОМЕРИЯД.Д. Соколов^{1,*}, М.С. Нуралиев¹, А.А. Оскольский^{2,3}, М.В. Ремизова¹¹*Кафедра высших растений, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;*²*Department of Botany and Plant Biotechnology, University of Johannesburg, South Africa, Johannesburg, Auckland Park 2006, PO Box 524;*³*Ботанический музей, Ботанический институт имени В.Л. Комарова, РАН, Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, д. 2***e-mail: sokoloff-v@yandex.ru*

Наличие гинецея, состоящего из плодолистиков, – важнейшая особенность цветковых растений. Плодолистик нередко рассматривают как гомолог мегаспорофилла голосеменных (т.е. листа, на котором расположены семяпочки), но не исключено, что он имеет более сложную природу. Плодолистики покрытосеменных могут срастаться между собой, образуя синкарпный гинецей. В синкарпных гинецеях обычно развит компитум – область, где объединяются пути роста пыльцевых трубок отдельных плодолистиков, так что пыльцевые трубки могут переходить из одного плодолистика в другой. Это создает предпосылку возникновения диморфизма плодолистиков, при котором часть из них может не иметь функционального рыльца или фертильных семяпочек. Частный случай диморфизма – псевдомономерия, при которой только один из плодолистиков имеет фертильную семяпочку/семяпочки. Псевдомономерный гинецей обычно имеет одну плоскость симметрии и в отношении регуляции морфогенеза должен иметь общие черты с моносимметричными околоцветником и андроцеом. Истинно мономерный гинецей состоит из единственного плодолистика. Синкарпные гинецеи в ходе эволюции могут скачкообразно переходить к мономерным либо претерпевать стерилизацию и постепенную редукцию части плодолистиков. В особой группе гинецеев имеет место частичная или почти полная утрата индивидуальности плодолистиков, так что отнесение семяпочки/семяпочек к конкретному плодолистiku невозможно. Это явление, которое следует отличать от псевдомономерии, названо нами миксомерией.

Ключевые слова: *гинецей, мономерия, плодолистик, псевдомономерия, синкарпия, цветок, эволюция, обзор*

Наличие плодолистиков, образующих гинецей, – важнейший признак покрытосеменных растений. Внутри этих структур расположены семяпочки, из которых образуются семена, и поэтому само название “покрытосеменные растения” связано с наличием плодолистиков. Выделение плодолистика как особой структуры – одно из наиболее удачных обобщений сравнительной морфологии растений, удобных и в практической работе. Определение термина “плодолистик”, как и многих других базовых научных понятий, дать непросто. При этом происхождение и гомологии плодолистика – одна из главных загадок эволюционной ботаники [1–4]. Дать ответ на вопрос о морфологической природе плодолистика означало бы во многом решить проблему происхождения и родственных связей покрытосеменных растений.

Гинецей представляет собой совокупность всех плодолистиков цветка. При этом плодолистик обычно определяется как структурная единица гинецея [5]. Такое “кольцевое” определение не проясняет морфологической природы плодолистика и гине-

цея, но удобно в практическом отношении. Очевидно, что это определение может быть использовано, только если границы анализируемого цветка не вызывают сомнений (такие сомнения возникают относительно редко [6–9]), а цветки всех покрытосеменных рассматриваются как гомологичные друг другу структуры.

Плодолистики могут быть свободными или срастаются между собой, их число в гинецеях покрытосеменных варьирует в значительных пределах. Цветки с несколькими свободными плодолистиками, вероятно, представляют собой исходное (плезиоморфное) состояние у покрытосеменных растений [10]. Действительно, представители базальной грады покрытосеменных, за исключением *Nymphaeaceae*, – растения со свободными плодолистиками [10, 11]. Гинецей из нескольких свободных плодолистиков развит у *Amborellaceae* – вероятной сестринской группы по отношению к прочим покрытосеменным [10, 11].

В большинстве случаев гинецей из нескольких сросшихся между собой плодолистиков легко от-

личить от гинецея, образованного единственным плодолистиком, однако это не всегда так [12–17]. Наш обзор посвящён анализу проблемных ситуаций, в которых подсчёт числа плодолистиков не является тривиальной задачей. Для того чтобы обсуждать эти проблемы, необходимо сначала кратко рассмотреть представления о природе плодолистика.

Концепция кондупликатного плодолистика и проблема происхождения гинецея

Во второй половине XX века широкое признание получила концепция кондупликатного плодолистика [18–20]. Она интерпретирует плодолистик как исходно листовидный орган, у которого на морфологически верхней (адаксиальной) поверхности (в большинстве случаев, вблизи краёв) формируются семяпочки. Этот орган сложен вдоль средней жилки на верхнюю сторону. Такое сложение характерно для листьев многих растений внутри почки, однако у кондупликатного плодолистика оно сохраняется и в дефинитивном состоянии. Кроме того, правый и левый края плодолистика срастаются между собой. Срастание краёв ведет к интернализации адаксиальной поверхности и расположенных на ней семяпочек и, соответственно, образованию полости завязи. Это срастание краёв рассматривается, с одной стороны, как эволюционный тренд, а с другой — его можно наблюдать в ходе морфогенеза кондупликатного плодолистика. Срастание, которое включает контакт поверхностей органов и может непосредственно наблюдаться в ходе морфогенеза, называется постгенитальным [21]. Считается, что способность к постгенитальным срастаниям в ходе эволюции высших растений появилась у покрытосеменных в связи с возникновением плодолистиков [22]. При условии сохранения непрерывности первичной морфологической поверхности [23] и экзогенного заложения семяпочек формирование полностью замкнутой завязи без участия постгенитального срастания краёв невозможно [17]. Так как срастание краёв плодолистика всегда происходит на брюшной стороне (то есть в случае нескольких плодолистиков в гинецее — со стороны, обращённой к центру цветка), линия зарастания получила название брюшной шов.

В рамках концепции кондупликатного плодолистика предполагают, что его эволюционным предшественником был фертильный лист — мегаспорофилл [18, 19] — на верхней стороне которого развивались семяпочки (в семяпочке находится мегаспорангий — нуцеллус). Эволюционная фиксация ранней стадии морфогенеза этого спорофилла, на которой он оставался ещё вдоль сложенным, как в почке [19], а также возникновение постгенитального зарастания краёв дают возможность представить себе возникновение плодолистика. Специалисты по генетике развития поддержали точку зрения о листовой природе всех элементов цветка [24–27].

Слабым местом представлений о плодолистике как мегаспорофилле является отсутствие каких-либо современных или ископаемых голосеменных растений, у которых семяпочки были бы расположены на морфологически верхней стороне плоских филломов. Конечно, семяпочки расположены на верхней стороне семенных чешуй хвойных, но эти листовидные структуры заведомо не являются филломами, а представляют собой результат преобразования целых боковых осей и располагавшихся на них органов (так называемый аксиллярный комплекс). Адаксиальной считают поверхность структур (называемых купулами или капсулами), вмещающих в достаточной мере интернализированные семяпочки у ископаемых голосеменных из порядков *Caytoniales* и *Glossopteridales* (*Arberiales*) [1, 2]. Эти вмещающие несколько ортотропных унитегмальных семяпочек образования интерпретируют как возникшие в результате глубокой эволюционной трансформации мегаспорофиллов или их частей. В настоящее время данные структуры (купулы) рассматривают как потенциально гомологичные наружному интегументу семяпочки покрытосеменных растений, поскольку такая точка зрения позволяет одновременно объяснить происхождение как двойного интегумента, так и анатропного типа семяпочки [2, 3]. Если так, то структуры, вмещающие семяпочки у *Caytoniales* и *Glossopteridales*, нельзя считать гомологами плодолистиков. Таким образом, данные палеоботаники не дают убедительных доказательств теории о плодолистике-мегаспорофилле.

Существуют гипотезы, позволяющие видеть в плодолистике филлом, но не мегаспорофилл.

Согласно взглядам С.В. Мейена [28] и авторов преимущественной мужской теории происхождения цветка [29, 30], плодолистик скорее гомологичен микроспорофиллу предков цветковых растений, при этом в его происхождении важную роль играли резкие гомеотические преобразования, в силу которых на плодолистике появились семяпочки и исчезли микроспорангии. Слабым местом этих взглядов являются недостаточно убедительные объяснения происхождения битегмальных семяпочек покрытосеменных, принятые С.В. Мейеном и авторами преимущественно мужской теории [4, 30]. Выбранные в рамках этих представлений вероятные предковые группы цветковых (беннеттитовые и користо-спермовые), в отличие от рассмотренных выше кейтониевых и глоссоптерид, не позволяют легко представить себе возникновение наружного интегумента из стенки структуры, вмещавшей унитегмальные семяпочки. Впрочем, специалисты по генетике развития указывают, что сверхэкспрессия гена *WUSCHEL* у *Arabidopsis* вызывает заложение дополнительных интегументов и похожий механизм мог лежать в основе происхождения битегмальных семяпочек покрытосеменных [31, 32].

Ряд авторов сравнивает стенку плодолистика цветковых с листьями, на которых (всегда на верхней стороне) были расположены вмещающие семя-

почки структуры у глоссоптерид. Согласно одной из точек зрения, у глоссоптерид пазушный побег, несший сложенные мегаспорофиллы, конгенитально прирастал к своему кроющему листу, и если сами мегаспорофиллы — это гомологи внешнего интегумента цветковых, то кроющий лист мог бы быть гомологом стенки плодолистика (опять-таки, филломом, но не мегаспорофиллом) [1, 2]. Слабыми местами этой точки зрения являются: 1) большой временной разрыв между глоссоптеридами (до рубежа перми/триаса) и самыми древними из достоверно известных цветковых (мел) [2]; 2) отсутствие каких-либо структурных или морфогенетических свидетельств различного происхождения плаценты и стенки завязи у представителей базальной грады покрытосеменных [11] (за исключением, возможно, *Illicium*, где единственная семяпочка возникает, по мнению некоторых авторов, на оси цветка в пазухе плодолистика [33]). Кейтониевые, имеющие много общего с глоссоптеридами, в отличие от последних были современниками первых цветковых, но характер расположения на растении осей с капсулами у кейтониевых не установлен из-за недостаточной сохранности материала. Существует гипотеза, согласно которой их расположение напоминало такое у глоссоптерид [1, 2], но прямых доказательств этому нет.

Данные генетики развития отчасти подтверждают идею о плодолистике как филломе, но не мегаспорофилле. Регуляция морфогенеза семяпочки имеет много общего с регуляцией морфогенеза побега, а заложение и развитие интегументов и листьев во многом сходны [31, 32]. Это указывает на значительную автономность морфогенеза семяпочки по отношению к морфогенезу плодолистика. Главным регулятором развития плодолистиков (у *Arabidopsis*) является ген *AGAMOUS* (*AG*) [32, 34]. У растений, мутантных по этому гену, нормальные плодолистики отсутствуют. Однако даже в отсутствие активности *AG* цветки *Arabidopsis* в некоторых случаях способны развивать семяпочки, которые располагаются эктопически на чашелистиках. Это показывает, что развитие семяпочек контролируется отчасти независимо от развития стенки плодолистика в целом. Для нормального развития плодолистика у *Arabidopsis* необходимо участие 4 генов, принадлежащих к одному семейству, — это вышеупомянутый *AG*, а также *SEEDSTICK* (*STK*) и *SHATTERPROOF* (*SHP1* и *SHP2*) [32, 34]. *AG* определяет положение плодолистиков в центре цветка и задает места экспрессии *STK* и *SHP*, “ответственных” за развитие семяпочек. Характерно, что мутанты *stk shp1 shp2* развивают гинецей как таковой, но не имеют нормально сформированных семяпочек [34].

Изложенные в предыдущем абзаце факты не являются главными аргументами в пользу плодолистика как филлома, но не мегаспорофилла, так как сходная автономность морфогенеза семяпочки должна быть выражена и в несомненных мегаспорофиллах голосеменных. Гораздо интереснее дан-

ные о том, что вся плацента, несущая семяпочки, по характеру генетической регуляции морфогенеза у *Arabidopsis* напоминает пазушную меристему [32]. Впрочем, не очень понятно, как различить процессы морфогенеза плаценты и семяпочки в плодолистиках с единственной семяпочкой, которые преобладают у представителей базальной грады покрытосеменных.

Асцидиатный плодолистик и структура синкарпного гинецея

Концепция кондупликатного плодолистика не описывает всё разнообразие плодолистиков покрытосеменных. У многих растений брюшной шов не доходит до основания плодолистика. В таких случаях дистальную область с брюшным швом называют пликатной зоной, а проксимальную область, которая на всём протяжении своего развития является мешковидной, называют асцидиатной зоной [33, 35, 36]. Относительная длина двух зон сильно различается у плодолистиков разных покрытосеменных. Семяпочки могут быть расположены только в одной из зон либо в обеих. Если семяпочка в плодолистике одна, то во многих случаях (хотя далеко не всегда) она прикреплена к брюшной стороне на границе асцидиатной и пликатной зон — в так называемой поперечной зоне [35, 36]. У некоторых покрытосеменных асцидиатные плодолистики совсем не имеют пликатной зоны. Именно этот вариант характерен для большинства представителей базальной грады цветковых растений [11], и поэтому он выявляется как исходный (плезиоморфный) при реконструкции эволюции типов плодолистиков методом максимальной экономии [10]. Концепция асцидиатного плодолистика удобна для описания разнообразия гинецеев покрытосеменных, но не решает описанной выше проблемы происхождения и гомологий плодолистика. Действительно, в асцидиатном плодолистике, как и в кондупликатном, семяпочки находятся на морфологически адаксиальной поверхности.

В гинецеях, где плодолистики срастаются между собой, это срастание в большинстве случаев носит конгенитальный характер, то есть объединённые части плодолистиков с самого начала своего развития представляют собой единое целое. Мы будем следовать авторам, которые называют гинецеи с конгенитальным срастанием между плодолистиками синкарпными, а гинецеи без конгенитального срастания между плодолистиками — апокарпными [35, 36]. Факт наличия нескольких плодолистиков в синкарпном гинецее доказывается, прежде всего, путём сравнительного анализа, включающего гинецеи широкого круга покрытосеменных. В синкарпном гинецее из асцидиатных плодолистиков выделяют синасцидиатную и симпликатную зоны [35, 36]. Первая образована конгенитально сросшимися асцидиатными зонами плодолистиков. Соответственно, она с момента образования в поперечном сечении

многогнёздная, где каждое гнездо — это полость отдельного плодолистика. Симпликатная зона образована конгенитально сросшимися пликатными зонами плодолистиков. На момент образования она одногнёздная. Полость симпликатной зоны непосредственно соединяется с гнёздами синасцидиатной зоны. Как и в случае отдельного свободного плодолистика, брюшные края каждого плодолистика (точнее, стенки, образованные конгенитально сросшимися краями каждых двух соседних плодолистиков) в симпликатной зоне могут постгенитально соединиться друг с другом с образованием брюшных швов. Если это происходит, то симпликатная зона становится многогнёздной. Образование брюшного шва в данном случае не является фактором, определяющим интернализацию семян, и поэтому образование брюшных швов в симпликатной зоне имеет место далеко не всегда. У многих растений она так и остается одногнёздной. Выше симпликатной зоны может быть расположена асимпликатная (аналогичная апокарпному гинецею), где отсутствует конгенитальное срастание между пликатными частями отдельных плодолистиков [36].

Наличие исходно одногнёздной области гинецея (симпликатной зоны) имеет большое значение для организации роста пыльцевых трубок. У большинства цветковых растений пыльцевые трубки растут по так называемой проводниковой ткани, которая, как правило, является производным клеток внутренней поверхности плодолистика или слоёв клеток, близких к внутренней поверхности [5]. У некоторых других цветковых пыльцевые трубки растут в полости плодолистика — вдоль его внутренней поверхности или внутри занимающей полость плодолистика слизи [5]. Во всех этих случаях наличие симпликатной зоны позволяет создать область (компитум), где пути роста пыльцевых трубок разных плодолистиков пересекаются и трубки, растущие от пыльцевых зёрен, проросших на разных рыльцах, могут перераспределяться между плодолистами и конкурировать между собой. Эти процессы имеют большое биологическое значение [5, 35, 37, 38]. В процессе формирования проводниковой ткани полость плодолистика в симпликатной зоне может полностью зарастать, так что эта полость не выявляется как таковая на поперечных срезах. Компитум может возникать не только в типичных синкарпных гинецеях, но и в апокарпных гинецеях с постгенитальным объединением плодолистиков [37, 39–41]. Общим между этими вариантами является тот момент, что интернализация семян происходит с участием одновременно нескольких плодолистиков.

Диморфизм плодолистиков синкарпного гинецея и псевдомономерия

Наличие компитума определяет возможность возникновения структурно-функционального диморфизма плодолистиков синкарпного гинецея¹. Возможна и широко распространена рассматриваемая в следующем абзаце ситуация (1), при которой один плодолистик (или некоторые плодолистки) участвует лишь в улавливании пыльцы и организации начальных этапов роста пыльцевых трубок, но не имеет фертильных семян, а другой (или другие) — имеет как функциональное рыльце, так и развитую завязь. За счёт перераспределения в области компитума пыльцевые трубки с рыльца стерильного плодолистика могут оплодотворить семяпочки (семяпочку) фертильного плодолистика (плодолистиков), а наличие нескольких рылец повышает надежность улавливания пыльцы (хотя этого же эффекта можно достигнуть путём усложнения рыльца единственного плодолистика, например, у *Amphibolis* из *Cymodoceaceae* оно разделено на три ветви, каждая из которых в ряде случаев в свою очередь ветвится [44, 45]). В другом варианте диморфизма плодолистиков (2) лишь один из них (или некоторые плодолистки) имеют функционирующее рыльце, в то время как фертильные семяпочки есть у всех плодолистиков. Этот вариант известен, например, в семействе *Polygalaceae* [46]. Наконец, возможна ситуация (3) полного “разделения труда” между плодолистами, когда один из них (или некоторые плодолистки) имеет функционирующее рыльце и не несёт фертильные семяпочки, а другой плодолистик (или плодолистки) — не имеет развитого рыльца, но несёт фертильные семяпочки/семяпочку. Пример этого варианта — *Lagoecia cuminoides* (*Umbelliferae: Apiales* [47]). Теоретически можно представить себе гинецей (4), в котором объединены три типа плодолистиков: с семяпочками и рыльцем, с семяпочками без рыльца и с рыльцами без семяпочек, но мы не знаем таких примеров среди реальных растений. Существуют гинецеи, в которых функциональный смысл диморфизма плодолистиков неясен. Например, стерильные плодолистки *Triglochin* (*Juncaginaceae: Alismatales*) не улавливают пыльцу, а гинецей этих растений не имеет симпликатной зоны с компитумом [44, 48].

Число стерильных и фертильных плодолистиков может быть различным. Например, у *Emmotum* (*Isacinaeae*) три фертильных и два стерильных плодолистика [49]. Частный (но самый распространённый) случай гинецея с диморфизмом плодолистиков — псевдомономерный гинецей [5, 17, 33, 36]. К этому типу могут быть отнесены все синкарпные гинецеи с единственным плодолистом,

¹ Термин “полиморфизм плодолистиков” несколько скомпрометирован серией работ Э.Р. Саундерс (например, [42]), в которых наличие стерильных и фертильных плодолистиков неоправданно декларируется для гораздо более широкого круга покрытосеменных, чуть ли не для большинства представителей этой группы. Представления Саундерс во многом основаны на недостаточном критическом восприятии данных по васкулатуре цветка [43]. Вместе с тем, они представляют интерес в свете идей о возможной двойственной природе плодолистиков покрытосеменных как гомологов репродуктивных структур глоссоперид.

имеющим фертильную завязь. Возможно формирование псевдомономерного гинецея и при постгенитальном объединении плодололистиков (у некоторых пальм) [40, 50]. В псевдомономерных гинецеях может иметь место значительная редукция стерильных плодололистиков (плодолостика), включая утрату их роли в улавливании пыльцы [36, 51].

Доказать наличие в синкарпном гинецее сильно редуцированных стерильных плодололистиков очень трудно, так как речь идет о маленькой и возможно лишенной ярких специальных черт структуре, конгенитально сросшейся с фертильным плодолостиком. Наиболее убедительными доказательствами псевдомономерной природы таких гинецеев служат морфологические ряды с нарастающей степенью редукции стерильных плодололистиков [51]. Такие морфологические ряды можно построить не всегда, особенно если настаивать на том, чтобы они не противоречили молекулярно-филогенетическим данным о родственных связях таксонов, использованных при построении ряда. Мы считаем, что если морфологический ряд не выявляется, а структурные и морфогенетические данные не вскрывают несомненных следов стерильных плодололистиков, гинецей необходимо интерпретировать как мономерный, поскольку это более простая гипотеза. Покажем это на примере группы семейств порядка Poales, которые в последнее время предложено объединять под названием *Restionaceae s.l.* [52]. У рестиевых в узком понимании выявлены случаи несомненного полиморфизма плодололистиков (например, *Leptocarpus*), где гинецей имеет три функциональных рыльца и завязь с единственной свисающей семязпочкой, которая расположена по отношению к одному из рылец точно так же, как расположена по отношению к рыльцу своего плодолостика семязпочка в каждом из гнезд завязи у видов рестиевых с тремя фертильными плодолостиком [13, 53]. Такой гинецей можно считать псевдомономерным. В близком к *Restionaceae s.str.* семействе *Anarthriaceae* насчитывается три рода, родственные связи между которыми описываются как *Anarthria (Lyginia + Hopkinsia)* [54]. У первых двух родов типично тримерный гинецей из одинаковых плодололистиков [53, 55], а у *Hopkinsia* развит единственный плодолостик [56]. Наличие псевдомомерии у *Leptocarpus* не даёт каких-либо аргументов против интерпретации гинецея *Hopkinsia* как мономерного, так как эти два рода не являются сестринскими или хотя бы близкородственными в пределах *Restionaceae s.l.* Различные варианты редукции гинецея, описанные у других *Restionaceae* [57], по тем же причинам не могут прояснить природу гинецея *Hopkinsia*.

Мономерный гинецей

Мономерный гинецей состоит из одного-единственного плодолостика. Согласно традиционным представлениям, он, в отличие от псевдомономер-

ного, произведен от апокарпного гинецея и возникает при уменьшении числа плодололистиков в нём [19]. Эти взгляды развивались в контексте идеи о преимущественно необратимом переходе от апокарпии к синкарпии в эволюции покрытосеменных. Анализ эволюции признака “наличие конгенитального срастания между плодолостиком” на основании молекулярно-филогенетических деревьев покрытосеменных растений указывает, однако, на вторичность апокарпии во множестве групп, включая все апокарпные однодольные и все апокарпные высшие двудольные (группа *core eudicots*, или *Pentapetalae*) [58]. Мы считаем, что при отнесении гинецея к мономерному не следует принимать во внимание его вероятное происхождение от полимерно-апокарпного или полимерно-синкарпного типа. Очень часто (хотя и не всегда) отдельные плодолостики синкарпного гинецея закладываются как индивидуальные примордии, а конгенитально сросшиеся участки возникают на более поздних стадиях морфогенеза. Индивидуальность зачатков плодололистиков даёт основание полагать, что синкарпия не вводит никаких принципиальных ограничений для варьирования их числа, включая и уменьшение этого числа до единицы.

В настоящее время накоплено несколько убедительных примеров истинно мономерных гинецеев, возникших при резком уменьшении меризма синкарпного гинецея без постепенного ряда переходных форм (с одним фертильным и одним или несколькими стерильными плодолостиком). Например, синкарпия несомненно является исходным состоянием для порядка *Caruophyllales*, а мерность гинецея в этой группе сильно варьирует. Мономерный гинецей (*Trichostigma (Phytolaccaceae)*) имеет при основании незаросшее отверстие, ведущее в полость завязи [59]. Оно полностью соответствует той области, в которой плодолостики синкарпных гинецеев ряда представителей *Caruophyllales* остаются индивидуально раскрытыми в симпликатной зоне. Если бы редукция гинецея в этой группе шла по пути псевдомомерии, то подобное отверстие могло бы сохраниться лишь при условии разрыва контура стенки завязи (как он виден на поперечном срезе), то есть вторичного разделения конгенитально сросшихся частей плодололистиков. Такое объяснение представляется менее экономным, чем предположение о редукции целых плодололистиков, т.е. о мономерии гинецея *Trichostigma*.

Синкарпия и тримерность гинецея были исходными состояниями для группы семейств порядка Poales, включающей осоковые, злаки, рестиевые и *Centrolepidaceae*. В семействе *Centrolepidaceae* (сейчас иногда включаемом в *Restionaceae*) имела место утрата стабильности меризма гинецея. Здесь встречаются как мономерные, так и высокополимерные гинецеи (до 45 плодололистиков) [9].

В качестве аргументов в пользу псевдомономерной природы гинецеев нередко приводили наличие у них тех или иных таксонов необычных

особенностей, которые казалось невозможным представить себе в гинецее, образованном одним-единственным плодолистиком. Например, У.Р. Филипсон [60] описал одногнёздный гинецей с одной фертильной семяпочкой у *Polyscias* (*Arthrophyllum*) *diversifolia* (Araliaceae: Apiales) как псевдомономерный, отметив наличие лопастей в области рыльца (по его мнению — верхушек отдельных плодолистиков) и наличие большего, чем можно ожидать у одного плодолистика, числа проводящих пучков в дистальной части гинецея (часть из них, по его мнению, — рудименты проводящей системы стерильных плодолистиков). Наши данные показывают, что гинецей этого вида проходит типичную для плодолистика многих покрытосеменных стадию подковообразного зачатка, а лопасти на его верхушке появляются очень поздно и имеют варьирующие от цветка к цветку число и размеры, а поэтому не могут быть следами нескольких плодолистиков [61]. Кроме того, у близких видов с несколькими фертильными плодолистиками мы выявили наличие многочисленных мелких пучков в крыше завязи (их число многократно превышает число плодолистиков). Точно такие же многочисленные пучки, развитые в крыше завязи *P. diversifolia*, следовательно, вполне могут принадлежать единственному плодолистiku. Вся совокупность данных указывает на мономерную природу гинецея *P. diversifolia* [61].

Симметрия и ориентация мономерных и псевдомономерных гинецеев

Поскольку плодолистки покрытосеменных (по крайней мере, имеющие пликатную зону) моносимметричны, мономерный, как и псевдомономерный, гинецей имеет одну плоскость симметрии. Следовательно, можно было бы предположить, что к цветкам с псевдомономерными и мономерными гинецеями применимы обобщения, сделанные относительно моносимметричных цветков покрытосеменных растений. Моносимметричные цветки имеют достаточно большую устойчивость плана строения, т.е. числа и относительного расположения органов [62], что отчасти (но едва ли в полной мере) связано с ролью генов семейства *CYCLOIDEA* в регуляции не только симметрии цветка, но и числа органов в нем [63]. Ориентация плоскости их симметрии чаще всего стабильна в пределах таксона. В большинстве случаев плоскость симметрии у них медианная [64], так как кроющий лист и ось соцветия создают морфогенетический градиент, в рамках которого развивается цветок [65].

Действительно, большинство убедительных примеров псевдомомерии гинецея относится к группам со стабильным планом строения цветка, обычно с медианной плоскостью симметрии. Например, в большом семействе зонтичные (Araliaceae, или Umbelliferae) план строения цветка очень стабилен: цветок (кроме редких случаев, которые

можно рассматривать как тератологические) пентамерный за исключением димерного гинецея [64, 66]. В этом семействе, однако, неоднократно возникла псевдомомерия, причём положение стерильного плодолистика в одних случаях стабильно адаксиальное (*Lagoecia*), а в других — стабильно абаксиальное (*Arctopus*) [47]. Самая крупная группа покрытосеменных с преимущественно мономерным гинецеем — бобовые, цветки которых часто моносимметричны и со стабильным числом органов, а плодолистик лежит в плоскости симметрии цветка [64, 66, 67].

Существует, однако, несколько противоположных примеров, иллюстрирующих нестабильную ориентацию моносимметричных гинецеев. Иногда эти случаи можно связать с общей нестабильностью плана строения цветка в группе. Так, в родственном зонтичным семействе аралиевых (Araliaceae) план строения цветка лабилен как на уровне семейства в целом, так, в ряде случаев, и на уровне конкретных видов [68]. У аралиевых неоднократно возникала момерия гинецея (все случаи — в роде *Polyscias*), и в каждом случае характер ориентации плодолистика по отношению к медианной плоскости цветка нестабилен на уровне вида и даже одного соцветия [61]. При этом у *Polyscias* варьирование характера ориентации гинецея не ограничивается лишь случаями момерии [69]. В этой группе может варьировать и ориентация димерного гинецея, в то время как два плодолистика зонтичных всегда расположены в медианной плоскости [69].

Нестабильную ориентацию плодолистика отмечают и в псевдомономерных (мономерных?) гинецеях Anacardiaceae [14]. У Anacardiaceae встречаются также моносимметричные андроцеи, и у растений, обладающих моносимметричными андроцеем и гинецеем, совпадение плоскостей их симметрии имеет место далеко не всегда (в пределах внутривидового варьирования), а если и случается, то эта плоскость не является для цветка медианной [14]. Как и в случае Araliaceae, план строения цветка значительно варьирует в пределах Anacardiaceae, хотя он и может быть стабильным в рамках конкретного вида [14, 64].

Вероятно, стабильность ориентации мономерного и псевдомономерного гинецея в группах, где она выражена, связана с тем, что важнейшие процессы, определяющие морфогенез плодолистика, происходят на очень ранних этапах развития цветка. Показательно, что у бобовых примордий плодолистика нередко становится заметен раньше, чем примордии тычинок внутреннего круга [67]. В цветках со строго акропетальным появлением примордиев, однако, разметка положения плодолистиков также может проходить ранее разметки положения тычинок (“биполярная разметка” положения органов) [64, 70, 71].

Тот факт, что плодолистик мономерного гинецея у покрытосеменных часто ориентирован в медиан-

ной плоскости, указывает на вероятное непосредственное морфогенетическое влияние кроющего листа цветка и оси соцветия. Крайне интересно таксономически значимое разнообразие ориентации плодолистика мономерного гинецея в группе австралийских представителей семейства *Proteaceae* [72]. Авторы связывают разные варианты ориентации плодолистика этих растений с различными очертаниями меристемы цветка после заложения околоцветника и андроцея. Важно и то, что в данном случае соцветие — очень компактная на ранних стадиях развития двойная кисть (в широком понимании термина кисть) с двухцветковыми осями второго порядка. Возможно, различия в ориентации гинецея австралийских протейных могут быть связаны и с взаимодействием морфогенетических сигналов кроющего листа цветка и кроющего листа оси второго порядка.

Нестабильность ориентации гинецея, в том числе мономерного, подобная выявленной у *Araliaceae* и *Anacardiaceae*, может быть связана с отсутствием (утратой?) биполярной разметки положения органов. При этом определение положения плодолистиков в цветке, вероятно, происходит на несколько более поздней стадии морфогенеза, чем у таких растений, как бобовые. Характер симметрии околоцветника может оказывать влияние на ориентацию плодолистика. Положение фертильного плодолистика *Anacardiaceae* может быть связано с положением наружного чашелистика при черепитчатом почкосложении чашечки [64], то есть позиционная информация чашелистиков оказывается в данном случае важнее, чем морфогенетическое влияние кроющего листа и оси соцветия.

Миксомерия: явление, близкое, но не идентичное псевдомомерии

С псевдомомерией в литературе иногда частично смешивают особый тип гинецея, при котором имеет место значительная утрата индивидуальности плодолистиков и отнесение семяпочек к конкретным плодолистикам невозможно. Для описания подобных случаев мы предлагаем новый термин миксомерия (от греческих слов *mixis* — смешение и *meros* — часть). Можно предварительно выделить три варианта миксомерных гинецеев: с центральной колончатой, базальной и париетальной плацентацией.

Вариант с центральной колончатой плацентацией можно проиллюстрировать на примере семейства *Lentibulariaceae*, где стенка одногнёздного гинецея из двух плодолистиков (с 2 рыльцами) формируется независимо от центральной плаценты с многочисленными равномерно расположенными семяпочками и никак с ней не соединена [73, 74]. П.К. Эндресс отмечает наличие центральной колончатой плацентации у представителей 10 семейств высших двудольных из 5 разных порядков и обра-

щает внимание на то, что у части из них стенка гинецея закладывается как единое кольцо, на котором лишь позже становятся заметны лопасти, которые с большей или меньшей степенью надежности можно рассматривать как верхушки отдельных плодолистиков [74]. Практически полная утрата индивидуальности плодолистиков наблюдается в одногнёздных гинецеях *Primulaceae*, где плодолистки срослись по всей длине, а многочисленные семяпочки расположены на центральной колончатой плаценте, которая возникает как физическое продолжение оси цветка и в сформированном гинецее свободно закачивается, не доходя до верхушки завязи [75, 76]. По мнению П.К. Эндресса [74], лопасти, которые на относительно поздних стадиях развиваются на верхушке исходно трубчатой стенки гинецея *Primulaceae* [75, 76], возникают лишь как необходимое средство замыкания верхушечного отверстия и их правильнее сравнивать, например, с лопастями интегумента вокруг микропиле семяпочек у различных покрытосеменных. Возможно, в этом случае подсчёт числа плодолистиков можно основывать лишь на числе зубцов, которыми вскрывается коробочка, но плоды первоцветных могут и не вскрываться либо вскрываться поперечно, отделяя крышечку.

Ярко выражена миксомерия и в гинецеях, имеющих одногнёздную завязь с единственной базальной ортотропной семяпочкой и два или более одинаково развитых рыльца (по числу образующих гинецей плодолистиков). Такой гинецей на первый взгляд похож на псевдомономерные гинецеи с одной фертильной семяпочкой. Однако его принципиально важное отличие — равная степень развития всех плодолистиков, отсутствие их диморфизма. Базальная семяпочка в процессе морфогенеза возникает непосредственно на верхушке флоральной меристемы и не может быть отнесена к какому-либо из плодолистиков, что подтверждается и анализом васкулатуры цветка. Миксомерные гинецеи с одной центральной ортотропной семяпочкой описаны в нескольких не связанных близким родством группах покрытосеменных, например, в семействах *Piperaceae* (*Piperales*) [77–79], *Polygonaceae* [80, 81] и *Muricaceae* [82]. По мнению Р. Саттлера с соавторами, эти гинецеи (как и большинство рассматриваемых ниже) следует считать “акарпеллятными”, так как семяпочки у них возникают, по мнению этих авторов, не на плодолистиках, а непосредственно на оси цветка [82, 83]. Это возвращает нас к дискуссии о возможности интерпретации плодолистика как мегаспорофилла. Нам представляется убедительной точка зрения тех авторов, которые считают центральную базальную (как и колончатую) плацентацию эволюционно производным состоянием признака у покрытосеменных (например, [19, 84]). Во всяком случае, такая плацентация не отмечена у представителей базальной грады покрытосеменных [11]. Тем не менее, нет

оснований сомневаться в истинно терминальном положении семяпочки *Piperaceae*, *Polygonaceae* и *Mugicaceae*. На это указывает весь комплекс данных по структуре и морфогенезу цветка у этих растений. Существование терминальной семяпочки не следует рассматривать как морфологический нонсенс (каким был бы, например, терминальный лист). Как отмечено выше, меристема, которая даёт начало семяпочке, имеет много общего с апикальной меристемой побега.

Появление радиально-симметричной строго терминальной семяпочки можно сравнить с возникновением терминальных цветков или цветкоподобных структур в кистях, колосьях или тирсах, которое известно для разных групп покрытосеменных [85]. По аналогии с возникновением терминальных структур в соцветиях, можно предполагать, что терминальная семяпочка в ряде случаев возникала как результат резких (сальтационных) преобразований, что может объяснять отсутствие ясно выраженных непрерывных рядов переходных форм, приводящих к гинецеям с терминальной семяпочкой (например, у *Polygonaceae*). Ещё более впечатляющее сходство можно отметить между возникновением терминальных семяпочек у покрытосеменных и у хвойных из рода *Juniperus* (*Cupressaceae*) [86]. Для хвойных характерно расположение семяпочек на семенной чешуе, которая у кипарисовых срастается с кроющей чешуей. Однако в некоторых случаях у *Juniperus* главная ось женской шишки завершается терминальной семяпочкой, причём эта семяпочка может быть единственной в шишке и иметь три плоскости симметрии (следуя тримерным кругам чешуи в шишке) [86], а не две, как это бывает во всех остальных случаях у хвойных [87]. Пример с *Juniperus* говорит о том, что случаи возникновения терминальной семяпочки не уникальны для покрытосеменных. По-видимому, сами по себе они ничего не говорят о морфологической природе плодолистика.

В некоторых таксонах цветковых единственная семяпочка, возникающая терминально, представляет собой радиально-симметричную структуру лишь на ранних стадиях развития, а позже становится анатропной (*Suraceae* [88]), анатропной с закрученным на 180 градусов фуникулусом (*Plumbaginaceae* [89]), в разной степени изогнутой и часто с закрученным фуникулусом (*Chenopodiaceae* [90, 91]). У близкого к *Chenopodiaceae* рода *Polycnemum* показано изменение характера изгиба фуникулуса единственной терминальной семяпочки как до, так и после опыления [92]. Направление изгиба семяпочки можно было бы использовать как аргумент в пользу отнесения её к какому-то конкретному плодолисту, но правомочность использования этого аргумента нуждается в доказательствах, желательно в виде серий переходных форм. Кроме того, данные по васкулатуре цветка подтверждают терминальное положение таких семяпочек (например, [88]).

В некоторых группах ниже единственной терминальной семяпочки расположена многогнёздная часть гинецея (синасцидиатная зона или конгенитально приросшие к оси цветка основания пликатных плодолистиков?), например, у *Juglans* [93, 94] и *Basella* [83]. Эта многогнёздная область в морфогенезе становится заметной позже, чем семяпочка. Во всех этих случаях миксомерного гинецея положение семяпочки указывает на частичную утрату индивидуальности плодолистиков.

В кладе, объединяющей семейства *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*, большинство представителей имеют единственную семяпочку, которая закладывается терминально, но есть небольшая группа с многочисленными семяпочками на свободной центральной колончатой плаценте [80]. Выдвинута гипотеза, согласно которой наличие многочисленных семяпочек в данной группе есть эволюционно производное состояние [64, 95]; она хорошо согласуется с молекулярно-филогенетическими данными [96].

Представляют интерес морфологическая интерпретация и происхождение гинецея *Peperomia* (*Piperaceae*). Это замкнутая трубчатая структура без лопастей по краю или с двумя слабо выраженными и поздно возникающими лопастями, имеющая в центре одну базальную ортотропную семяпочку [97, 98]. Филогенетические данные чётко указывают на происхождение этого гинецея из миксомерного с одной базальной семяпочкой и несколькими рыльцами [99]. Обычно гинецей *Peperomia* считают возникшим в результате редукции числа плодолистиков до одного (мономерным), но не менее правдоподобна гипотеза о его происхождении путём полной утраты индивидуальности плодолистиков, подобной тому, что мы наблюдаем у *Primulaceae* (см. обзор гипотез в работе Ш. Такер [97]).

На примере *Suraceae* убедительно показано [88], что частичная утрата индивидуальности плодолистиков ведёт к утрате эволюционной стабильности их числа и расположения в цветке. В тримерных гинецеях однодольных, не имеющих прицветничков на цветоножке, за редчайшим исключением, один плодолистик медианно-абаксиальный, а два — трансверзально-адаксиальные [100]. Возникновение димерного гинецея логично представить себе как выпадение медианного плодолистика, что и имеет место у многих осоковых. Однако у некоторых осоковых оба плодолистика расположены в медианной плоскости и их гомологии с плодолистами исходного тримерного гинецея неясны [88].

Все рассмотренные выше миксомерные гинецеи имеют базальную или центральную колончатую плацентацию. Представляет интерес вопрос о возможности “обобществления” семяпочек, расположенных в симпликатной зоне синкарпного гинецея. Действительно, в гинецеях с фертильной симпликатной зоной иногда бывает трудно указать,

какому из соседних плодolistиков принадлежит каждая конкретная (или единственная) расположенная на париетальной плаценте семяпочка. Трудности возникают при наличии на плаценте многочисленных семяпочек, расположенных во много рядов (например, у *Rapaceae* [101]), а также при расположении на париетальной плаценте расположенных в один ряд ортотропных либо изогнутых в вертикальной плоскости семяпочек. Один из наиболее показательных примеров, ставящих под сомнение использование концепции плодolistика, — гинецей *Scaphocalyx* (*Achariaceae*, *Malpighiales*). Этот гинецей имеет трубчатую завязь и 5–7 рылец. На стенке завязи расположены ортотропные семяпочки — по одной на радиусе каждого рыльца (это нижний круг семяпочек) и по одной на радиусах между рыльцами (верхний круг семяпочек) [102]. Таким образом, степень индивидуальности плодolistиков в симпликатной зоне гинецея, вероятно, неодинакова в разных группах покрытосеменных и этот вопрос перспективен для дальнейших исследований.

Заключение

Традиционно основной акцент в дискуссии о псевдомономерных гинецеях делался на их отграничение от мономерных. Мы считаем, что помимо мономерного и псевдомономерного следует выделять ещё и миксомерный гинецей. Мономерный гинецей состоит из единственного плодolistика. Псевдомономерный гинецей — это частный случай гинецея с диморфизмом плодolistиков, где один плодolistик фертильный, а другой (или другие) — стерильный. Миксомерный гинецей характеризуется частичной или почти полной утратой индивидуальности плодolistиков и невозможностью отнесения семяпочки или семяпочек к конкретным плодolistикам. Псевдомономерный гинецей — моносимметричная структура. Морфогенез псевдомономерного гинецея, если он стабилен у конкретного вида, должен иметь специальный механизм регуляции, который может иметь общую основу с регуляцией морфогенеза цветков с моносимметричным околоцветником. Механизмы регуляции моносимметрии цветка в основном изучали на примере околоцветника и андроцея, и анализ

генетических механизмов развития псевдомономерного гинецея является перспективной задачей.

В рассматриваемой области остается много нерешённых вопросов, прежде всего — относительно определения типа гинецея у представителей конкретных таксонов. Наличие псевдомомерии можно признать не у всех таксонов, для которых она ранее указывалась. Необходимо уточнить возможность использования критерия переходных форм для установления псевдомономерной природы гинецея. Не любую промежуточную форму можно рассматривать как потенциально переходную. Одно дело, если она представляет собой фиксированное в пределах таксона состояние. Гораздо менее очевидно привлечение данных тератологии. Представим себе два родственных вида, у одного из которых в цветке в норме один плодolistик, а у другого — два. Неограниченно увеличивая объём выборки изученных цветков, мы должны получить всё более полный ряд переходных типов строения, связывающих 1- и 2-плодolistиковый варианты. Это совершенно не означает, что данный ряд будет отражать сценарий эволюционной трансформации признака.

Заслуживают дальнейшего изучения гинецеи, которые одновременно проявляют свойства псевдомономерных и миксомерных. Считается, например, что в гинецее *Viburnum* гнезда двух из трёх плодolistиков сильно редуцированы, а плацента, общая для этих двух плодolistиков, содержит семяпочку, свисающую в крупное гнездо третьего, стерильного, плодolistика [103]. Принимая во внимание такие случаи, лучше не рассматривать псевдомомерию и миксомерию как два состояния одного признака. Вероятно, для целей анализа эволюции признаков лучше говорить о нескольких отдельных признаках, в том числе “наличие диморфизма плодolistиков” и “связь семяпочек с конкретными плодolistиками”.

Анализ разнообразия псевдомономерных гинецеев выполнен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-05836), а анализ морфологической природы плодolistика — в рамках Государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова (темы АААА-А16-116021660045-2 и АААА-А16-116021660105-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Doyle J.A. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower // *Int. J. Plant Sci.* 2008. Vol. 169. N 7. P. 816–843.
2. Doyle J.A. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2012. Vol. 40. P. 301–326.
3. Frohlich M.W., Chase M.V. After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery // *Nature*. 2007. Vol. 450. N 7173. P. 1184–1189.
4. Соколов Д.Д., Тимонин А.К. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // *Журн. общ. биол.* 2007. Т. 68. № 2. С. 83–97.
5. Endress P.K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 2011. Vol. 98. N 3. P. 370–396.
6. Prenner G., Rudall P.J. Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* and its allies: Exploring the organ — flower — inflorescence boundaries // *Amer. J. Bot.* 2007. Vol. 94. N 10. P. 1612–1629.

7. Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. N 13. P. 3517–3530.
8. Rudall P.J., Remizowa M.V., Prenner G., Prychid C.J., Tuckett R.E., Sokoloff D.D. Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96. N 1. P. 67–82.
9. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Linder H.P., Rudall P.J. Morphology and development of the gynoecium in Centropetalaceae: the most remarkable range of variation in Poales // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96. N 11. P. 1925–1940.
10. Endress P.K., Doyle J.A. Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96. N 1. P. 22–66.
11. Endress P.K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 5. P. 1111–1140.
12. Кедров Г.Б. К определению типа гинецея // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. 1969. № 6. С. 44–47.
13. Philipson W.R. Is the grass gynoecium monocarpellary? // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 12. P. 1954–1961.
14. Bachelier J.B., Endress P.K. Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 159. N 4. P. 499–571.
15. Шамров И.И., Яндовка Л.Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 902–914.
16. Шамров И.И. Морфологическая природа гинецея и плода у *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 7. С. 938–961.
17. Соколов Д.Д. Корреляции между типом гинецея и положением завязи в цветках покрытосеменных растений: роль морфогенетических и терминологических запретов // Журн. общ. биол. 2015. Т. 76. № 2. С. 146–160.
18. Bailey I.W., Swamy B.G.L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 5. P. 373–379.
19. Takhtajan A. Evolutionary trends in flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1991. 241 p.
20. Swamy B.G.L., Periasamy K. The concept of the conduplicate carpel // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. N 7. P. 319–327.
21. Verbeke J.A. Fusion events during floral morphogenesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 583–598.
22. Endress P.K. Origins of flower morphology // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 2001. Vol. 291. N 2. P. 105–115.
23. Endress P.K. Angiosperm floral evolution: Morphological developmental framework // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 1–61.
24. Theißen G., Saedler H. Floral quartets // Nature. 2001. Vol. 409. N 6819. P. 469–471.
25. Becker A., Kaufmann K., Freialdenhoven A., Vincent C., Li M.-A., Saedler H., Theissen G. A novel MADS-box gene subfamily with a sister-group relationship to class B floral homeotic genes // Mol. Genet. Genomics. 2002. Vol. 266. N 6. P. 942–950.
26. de Almeida A.M.R., Yockteng R., Schnable J., Alvarez-Buylla E.R., Freeling M., Specht C.D. Co-option of the polarity gene network shapes filament morphology in angiosperms // Sci. Rep. 2014. Vol. 4. Article 6194.
27. Prunet N., Meyerowitz E.M. Genetics and plant development // Comptes Rendus Biologies. 2016. Vol. 339. N 7–8. P. 240–246.
28. Meyen S.V. Origin of the Angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 97. N 2. P. 171–178.
29. Frohlich M.W., Parker D.S. The Mostly Male Theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils // Syst. Bot. 2000. Vol. 25. N 2. P. 155–170.
30. Frohlich M.W. An evolutionary scenario for the origin of flowers // Nature Rev. Genetics. 2003. Vol. 4. N 7. P. 559–566.
31. Groß-Hardt R., Lanhard M., Laux T. WUSCHEL signalling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development // Genes Dev. 2002. Vol. 16. N 9. P. 1129–1138.
32. Mathews S., Kramer E.M. The evolution of reproductive structures in seed plants: a re-examination based on insights from developmental genetics // New Phytologist. 2012. Vol. 194. N 4. P. 910–923.
33. Leins P., Erbar C. Flower and fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart, 2010. 439 p.
34. Pinyopich A., Ditta G.S., Savidge B., Liljegren S.J., Baumann E., Wisman E., Yanofsky M.F. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development // Nature. 2003. Vol. 424. N 6944. P. 85–88.
35. Endress P.K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge Univ. Press, 1994. 511 p.
36. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge Univ. Press, 1989. 423 p.
37. Endress P.K. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms // Taxon. 1982. Vol. 31. N 1. P. 48–52.
38. Armbruster W.S., Debevec E.M., Wilson M.F. Evolution of syncarpy in angiosperms: Theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality // J. Evol. Biol. 2002. Vol. 15. N 4. P. 657–672.
39. Endress P.K., Jenny M., Fallen M.E. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 3. P. 293–300.
40. Stauffer F.W., Endress P.K. Comparative morphology of the female flowers and systematics in Geonomeae (Arecaceae) // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 242. N 1. P. 171–203.
41. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Evolution of the monocot gynoecium: Evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // Plant Syst. Evol. 2006. Vol. 258. N 3. P. 183–209.
42. Saunders E.R. On carpel polymorphism. I. // Ann. Bot. 1925. Vol. 39. N 1. P. 123–167.
43. Eames A.J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism // Amer. J. Bot. 1931. Vol. 18. N 3. P. 147–188.
44. Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. N 1. P. 1–65.
45. McConchie C.A., Ducker S.C., Knox R.B. Biology of Australian seagrasses: floral development and morphology in *Amphibolis* (Cymodoceaceae) // Austral. J. Bot. 1982. Vol. 30. N 3. P. 251–264.
46. Leinfellner W. Zur Morphologie des Gynözeums der Polygalaceen // Österr. Bot. Z. 1972. Bd. 120. N 1. S. 51–76.

47. *Magin N.* Eine blütenmorphologische Analyse der Lagocieceae (Apiaceae) // *Plant Syst. Evol.* 1980. Vol. 133. N 3. P. 239–259.
48. *Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* Evolutionary history of the monocot flower // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2010. Vol. 97. N 4. P. 617–645.
49. *Endress P.K., Rapini A.* Floral structure of *Emmotum* (Icacinales sensu stricto or Emmotaceae), a phylogenetically isolated genus of lamiids with a unique pseudotrimerous gynoeceum, bitegmic ovules and monosporangiate thecae // *Ann. Bot.* 2014. Vol. 114. N 5. P. 945–959.
50. *Uhl N.W., Moore H.E.* The palm gynoeceum // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58. N 10. P. 945–992.
51. *Eckardt T.* Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums // *Nova Acta Leopold.* 1937. Bd 5. N 26. S. 1–112.
52. *Angiosperm Phylogeny Group.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. Vol. 181. N 1. P. 1–20.
53. *Kircher P.* Untersuchungen zur Blüten- und Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien. Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1986. 219 s.
54. *Briggs B.G., Marchant A.D., Perkins A.J.* Phylogeny of the restiid clade (Poales) and implications for the classification of Anarthriaceae, Centrolepidaceae and Australian Restionaceae // *Taxon.* 2014. Vol. 63. N 1. P. 24–46.
55. *Linder H.P.* The gynoeceia of Australian Restionaceae: morphology, anatomy and systematic implications // *Austral. Syst. Bot.* 1992. Vol. 5. N 2. P. 227–245.
56. *Fomichev C.I., Briggs B.G., Macfarlane T.D., Sokoloff D.D.* Inflorescence, flower and fruit morphology of *Hopkinsia anoectocolea* (Anarthriaceae) and multiple origins of one-seeded fruits in the graminid clade of Poales // XIX International Botanical Congress. Abstracts. Shenzhen, 2017. Abstract No. T2-67-139.
57. *Ronse De Craene L.P., Linder H.P., Smets E.F.* Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoeceum // *Plant Syst. Evol.* 2002. Vol. 231. N 1. P. 225–258.
58. *Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J.* Is syncarpy an ancestral condition in monocots and core eudicots? // *Early Events in Monocot Evolution* / Eds. P. Wilkin and S.J. Mayo. Cambridge Univ. Press, 2013. P. 60–81.
59. *Волгин С.А.* Морфология и васкулярная анатомия цветка *Trichostigma peruviana* (Моq.) Н. Walt. (Phytolaccaceae) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1986. Т. 91. № 1. С. 96–102.
60. *Philipson W.R.* *Griseliinia* Forst. fil. – anomaly or link // *New Zeal. J. Bot.* 1967. Vol. 5. N 1. P. 134–165.
61. *Karpunina P.V., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Lowry P.P., Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman, C.M., Sokoloff D.D.* Gradual versus abrupt reduction of carpels in syncarpous gynoeceia: a case study from *Polyscias* subg. *Arthropphyllum* (Araliaceae: Apiales) // *Amer. J. Bot.* 2016. Vol. 103. N 12. P. 2028–2057.
62. *Jabbour F., Damerval C., Nadot S.* Evolutionary trends in the flowers of Asteridae: is polyandry an alternative to zygomorphy? // *Ann. Bot.* 2008. Vol. 102. N 2. P. 153–165.
63. *Cubas P.* Floral zygomorphy, the recurring evolution of a successful trait // *BioEssays.* 2004. Vol. 26. N 11. P. 1175–1184.
64. *Ronse De Craene L.P.* Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge Univ. Press, 2010. 441 p.
65. *Endress P.K.* Symmetry in flowers: diversity and evolution // *Int. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160. N S6. P. S3–S23.
66. *Eichler A.W.* Blüthendiagramme. Teil 2. Leipzig: W. Engelmann, 1878. 575 S.
67. *Tucker S.C.* Floral development in Legumes // *Plant Physiol.* 2003. Vol. 131. N 3. P. 911–926.
68. *Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V.* Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // *Plant Divers. Evol.* 2010. Vol. 128. N 1–2. P. 247–268.
69. *Karpunina P.V., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Sokoloff D.D.* Patterns of carpel arrangement in gynoeceia of Araliaceae: evidence from *Polyscias* // IX Apiales Symposium. Abstract book / Eds. M. Nuraliev, A. Oskolski, and P. Tilney. Guangzhou, 2017. P. 15–16.
70. *Choob V.V., Penin A.A.* Structure of flower in *Arabidopsis thaliana*: spatial pattern formation // *Russ. J. Dev. Biol.* 2004. Vol. 35. N 4. P. 224–227.
71. *Endress P.K.* Evolution of floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum* // *Int. J. Plant Sci.* 1992. Vol. 153. N 3, Part 2. P. S106–S122.
72. *Douglas A.W., Tucker S.C.* The developmental basis of diverse carpel orientations in Grevilleoideae (Proteaceae) // *Int. J. Plant Sci.* 1996. Vol. 157. N 4. P. 373–397.
73. *Degtjareva G.V., Sokoloff D.D.* Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly // *Org. Divers. Evol.* 2012. Vol. 12. N 2. P. 99–111.
74. *Endress P.K.* Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects // *Bot. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 178. N 4. P. 556–591.
75. *Caris P., Ronse De Craene L.P., Smets E., Clinckemillie D.* Floral development of three *Maesia* species, with special emphasis on the position of the genus within Primulales // *Ann. Bot.* 2000. Vol. 86. N 1. P. 87–97.
76. *Caris P.L., Smets E.F.* A floral ontogenetic study on the sister group relationship between the genus *Samolus* (Primulaceae) and the Theophrastaceae // *Amer. J. Bot.* 2004. Vol. 91. N 5. P. 627–643.
77. *Tucker S.C.* Inflorescence and flower development in the Piperaceae. III. Floral ontogeny of *Piper* // *Amer. J. Bot.* 1982. Vol. 69. N 9. P. 1389–1401.
78. *Liang H.-X., Tucker S.C.* Floral ontogeny of *Zippelia begoniaefolia* and its familial affinity: Saururaceae or Piperaceae? // *Amer. J. Bot.* 1995. Vol. 82. N 5. P. 681–689.
79. *Johnson D.S.* On the development of certain Piperaceae // *Bot. Gaz.* 1902. Vol. 34. N 5. P. 321–340.
80. *Payer J.B.* Traité d'organogénie compare de la fleur. Paris: Masson, 1857. 748 p.
81. *Galle P.* Untersuchungen zur Blütenentwicklung der Polygonaceen // *Bot. Jahrb. Syst.* 1977. Bd. 98. N 4. S. 449–489.
82. *Macdonald A.D., Sattler R.* Floral development of *Myrica gale* and the controversy over floral concepts // *Can. J. Bot.* 1973. Vol. 51. N 10. P. 1965–1975.
83. *Sattler R., Lacroix C.* Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra* // *Amer. J. Bot.* 1988. Vol. 75. N 6. P. 918–927.
84. *Cresens E.M., Smets E.F.* The carpel: a problem child of floral morphology and evolution // *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 1989. Vol. 59. N 3/4. P. 377–409.
85. *Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V.* Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in

- morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. N 13. P. 3517–3530.
86. Schulz C., Jagel A., Stützel T. Cone morphology in *Juniperus* in the light of cone evolution in Cupressaceae s.l. // Flora. 2003. Vol. 198. N 3. P. 161–177.
87. Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50. N 1. P. 1–111.
88. Reynders M., Vrijdaghs A., Larridon I., Huygh W., Leroux O., Muasya A.M., Goetghebeur P. Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure // Plant Ecol. Evol. 2012. Vol. 145. N 1. P. 96–125.
89. De Laet J., Clinckemaillie D., Jansen S., Smets E. Floral ontogeny in the Plumbaginaceae // J. Plant Res. 1995. Vol. 108. N 3. P. 289–304.
90. Коньчева В.И., Кадырова П.У. Chenopodiaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений Phytolaccaceae-Thymelaeaceae / Под ред. М.С. Яковлева. Л.: Наука, 1983. С. 49–52.
91. Olvera H.F., Smets E., Vrijdaghs A. Floral and inflorescence morphology and ontogeny in *Beta vulgaris*, with special emphasis on the ovary position // Ann. Bot. 2008. Vol. 102. N 4. Vol. 643–651.
92. Veselova T.D., Dzhililova K.K., Timonin A.C. Embryology of *Polycnemum arvense* L. (lower core Caryophyllales) // Wulfenia. 2016. Vol. 23. P. 221–240.
93. Langdon L.M. Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the Fagaceae and Juglandaceae // Bot. Gaz. 1939. Vol. 101. N 2. P. 301–327.
94. Schaffer K.L., George M.F., Peleg M., Garrett H.E., Cecich R.A. Pistillate flower development in eastern black walnut // Can. J. For. Res. 1996. Vol. 26. N 8. P. 1514–1519.
95. Ronse De Craene L.P., Volgin S.A., Smets E.F. The floral development of *Pleuropetalum darwinii*, an anomalous member of the Amaranthaceae // Flora. 1999. Vol. 194. N 2. P. 189–199.
96. Sukhorukov A.P., Mavrodiev E.V., Struwig M., Nilova M.V., Dzhililova K.K., Balandin S.A., Erst A., Krinitsyna A.A. One-seeded fruits in the core Caryophyllales: their origin and structural diversity // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. N 2. e0117974.
97. Tucker S.C. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. I. *Peperomia* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 5. P. 686–702.
98. Remizowa M.V., Rudall P.J., Sokoloff D.D. Evolutionary transitions among flowers of perianthless Piperales: inferences from inflorescence and flower development in the anomalous species *Peperomia fraseri* (Piperaceae) // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. N 6. P. 925–943.
99. Wanke S., Vanderschaeve L., Mathieu G., Neinhuis C., Goetghebeur P., Samain M.S. From forgotten taxon to a missing link? The position of the genus *Verhuellia* (Piperaceae) revealed by molecules // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. N 6. P. 1231–1238.
100. Remizowa M.V., Rudall P.J., Choob V.V., Sokoloff D.D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // Ann. Bot. 2013. Vol. 112. N 8. P. 1553–1566.
101. Endress P.K. Floral structure and evolution in Ranunculanae // Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Plant Systematics and Evolution. Supplement 9, vol 9 / Eds. U. Jensen and J.W. Kadereit. Vienna: Springer, 1995. P. 47–61.
102. van Heel W.A. Flowers and fruits in Flacourtiaceae. I. *Scaphocalyx spathacea* Ridl. // Blumea. 1973. Vol. 21. N 2. P. 259–279.
103. Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of some species of *Viburnum* of the Caprifoliaceae // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 8. P. 455–465.

Поступила в редакцию

01.06.2017

Принята в печать

15.06.2017

BOTANY

EVOLUTION OF ANGIOSPERM GYNOECIUM: MONOMERY, PSEUDOMONOMERY AND MIXOMERY

D.D. Sokoloff^{1,*}, M.S. Nuraliev¹, A.A. Oskolski^{2,3}, M.V. Remizowa¹

¹Department of Higher Plants, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

²Department of Botany and Plant Biotechnology, University of Johannesburg, South Africa, Johannesburg, Auckland Park 2006, PO Box 524;

³Botanical Museum, V.L. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Prof. Popov str. 2, St. Petersburg, 197376, Russia

*e-mail: sokoloff-v@yandex.ru

The presence of a gynoecium composed by carpels is a key feature of angiosperms. The carpel is often viewed as homologous to megasporophyll of gymnosperms (i.e., a leaf bearing ovules), but it is possible that its morphological nature is more complex. Carpels of angiosperms can unite to form a syncarpous gynoecium. Most syncarpous gynoecia possess a compitum, which is a region where pollen tube transmitting tracts of individual carpels unite in a way that pollen tubes can grow from one carpel to another. The presence of a compitum is a precondition for evolution of carpel dimorphism, where some carpels do not possess functional stigma or fertile ovules. Pseudomonometry is a kind of carpel dimorphism where only one carpel has a fertile ovule (or ovules). Pseudomonometric gynoecium usually has a single symmetry plane and it is likely that regulation of its development is similar to those of monosymmetric perianth and an-

droecium. Monomerous gynoecium consists of a single carpel. In course of evolution, syncarpous gynoecia can jump abruptly to monomerous gynoecia or undergo sterilization and gradual reduction of some carpels. There is a peculiar group of gynoecia with partial or complete loss of carpel individuality, so that it is impossible to assign an ovule (or ovules) to particular carpel. A term mixomery is proposed for this phenomenon, which is not identical to pseudomonomery.

Keywords: *gynoecium, monomery, carpel, pseudomonomery, syncarpy, flower, evolution, review*

Сведения об авторах

Соколов Дмитрий Дмитриевич – зав. кафедрой высших растений биологического факультета МГУ. Тел. 8-495-939-18-27; e-mail: sokoloff-v@yandex.ru

Нуралиев Максим Сергеевич – ст. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел. 8-495-939-18-27; e-mail: max.nuraliev@gmail.com

Оскольский Алексей Асафьевич – ст. преп. кафедры ботаники и биотехнологии растений Университета Йоханнесбурга; вед. науч. сотр. Ботанического музея Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН. Тел. 8-812-234-06-73; e-mail: aoskolski@binran.ru

Ремизова Маргарита Васильевна – ст. преп. кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел. 8-495-939-18-27; e-mail: margarita.remizowa@gmail.com