

- Siricul W., Kanninen M.* Shoot growth and its variation in *Pinus kesiya* // *Silva Fennica*. 1990. Vol. 24. N 3. P. 303—313.
- Sucoff E.* Timing and rate of bud formation in *Pinus resinosa* // *Canad. J. Bot.* 1971. Vol. 49. N 10. P. 1821—1832.
- Tosh K. J., Powell G. R.* Production and distribution of seed and pollen cones on *Larix laricina* trees in young plantations // *Can. J. Forest Res.* 1991. Vol. 21. N 4. P. 446—454.
- Wardlaw C. W.* Morphogenesis in plants. A contemporary study. London, 1968. 451 p.
- Young J. P.* Pea leaf morphogenesis: a simple model // *Ann. Bot.* 1983. Vol. 52. N 3. P. 311—316.

#### SUMMARY

The morphogenesis of 1-year auxiblasts (long shoots) was studied in young generative trees of Siberian larch (Tomsk). It was found that the longitudinal structure of auxiblasts is determined by a pattern of arrangement of leaves with and without an axillar bud on genetic spirak, which correlatively depends on pith diameter. Auxiblasts with wide pith have similar metamers gathered in longitudinal series. The series of leaves with buds reach the largest size in the medial part of the shoot and decline gradually towards the proximal and distal parts of the shoot. Changes in the series of leaves without buds are the reverse of those in the series of leaves with buds. The number of similar metamers in the series declines in direct proportion to declining of the diameter. Auxiblasts with a thin have no apparent series. The size of brachyblast buds and pattern of its longitudinal variation also shows a positive correlation with the shoot diameter. The thicker a shoot, the more apparent is the tendency to enlargement of brachyblast buds towards the distal part of the shoot. The transition from a series of leaves without buds to a series of leaves with buds results in shortening internodes, though the average internodes length reaches its maximum in the medial part of the shoot and declines gradually towards the proximal and distal parts of the shoot. On the base of generalization of the obtained results and literature information, we hypothesized the scheme of morphogenesis of a larch elementary shoot.

УДК 581.466

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 4

© Н. А. Вислобоков,<sup>1</sup> Д. Д. Соколов,<sup>1</sup> А. С. Корякин<sup>2</sup>

#### МОРФОГЕНЕЗ ЦВЕТКА *EMPETRUM HERMAPHRODITUM* (ERICACEAE)

N. A. VISLOBOKOV, D. D. SOKOLOFF, A. S. KORYAKIN. FLOWER DEVELOPMENT OF *EMPETRUM HERMAPHRODITUM* (ERICACEAE)

<sup>1</sup> Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, кафедра высших растений  
119991 Москва, Ленинские горы д. 1, стр. 12  
Факс (495)-939-18-27  
E-mail: n.vislobokov@gmail.com

<sup>2</sup> Государственный Кандалакшский Заповедник  
184040, Мурманская обл., Кандалакша, ул. Линейная д. 35  
Поступила 22.11.2011

Для сем. *Ericaceae* характерно наличие пентамерных цветков со спайнолепестным венчиком. *Empetrum* L. — один из родов с нетипичным для вересковых планом строения цветка, в связи с чем ранее его нередко относили к особому сем. *Empetraceae*. Околоцветник *Empetrum* имеет два тримерных круга свободных элементов и интерпретируется разными авторами как простой либо двойной. Согласно данным по морфогенезу цветка, околоцветник *Empetrum hermaphroditum* следует характеризовать как двойной с раздельнолепестным венчиком. Рудименты трубки венчика, известные у других раздельнолепестных вересковых, отсутствуют. Следы скрытой пентамерии, выявленные ранее у одного из родов вересковых с трехлепестным венчиком, также не обнаруживаются. Полученные данные свидетельствуют о вторичности полимерного гинецея *Empetrum*, исходно имевшего ту же мерность, что и околоцветник.

Ключевые слова: раздельнолепестность, спайнолепестность, тримерный околоцветник, *Empetrum*, *Ericaceae*.

Систематическое положение рода *Empetrum* L. долгое время оставалось неясным. Традиционно его рассматривали в сем. *Empetraceae*, относя это семейство к различным порядкам. Однако уже давно было замечено, что *Empetrum* по габитусу очень близок к вересковым — А. L. de Jussieu (1789) включал этот род в сем. *Ericaceae*. G. Samuelsson (1913) решительно заявил о родстве *Empetraceae* с *Ericaceae*, что в дальнейшем нашло отражение в работах многих исследователей XX в. (Wettstein 1924; Hagerup, 1928; Васильев, 1961; Тахтаджян, 1966, Кожевников, 1981, Cronquist, 1981, 1988; Тахтаджян, 1987). На основании результатов молекулярно-филогенетических исследований (Kron, 1996) и изучения морфологических признаков (Anderberg, 1993) *Empetraceae* было объединено с сем. *Ericaceae*, что и принято в современных системах цветковых растений (Takhtajan, 1997, 2009; APG, 2009). Согласно последней детально проработанной систематической сводке по вересковым, род *Empetrum* следует рассматривать в трибе *Emperteae* в составе подсем. *Ericoideae* сем. *Ericaceae* (Kron et al., 2002). Обладая тетрациклическими цветками, обычно имеющими тримерный двухкруговой околоцветник со свободными элементами, *Empetrum* является весьма своеобразным представителем этого семейства. Для вересковых в целом характерны пентациклические, обычно пентамерные цветки с двойным околоцветником и спайнолепестым венчиком.

Согласно одной из точек зрения (Engler, 1904; Васильев, 1961), внутренний круг околоцветника *Empetrum* представляет собой венчик, и растение, таким образом, имеет раздельнолепестные цветки. Раздельнолепестность выявлена и у других представителей сем. *Ericaceae*. Изучение морфогенеза цветка некоторых представителей *Ericaceae* позволило выявить вторичный характер раздельнолепестности у таких растений с несомненно двойным околоцветником, как *Rhododendron tomentosum* (Stokes) Норманн (*Ledum palustre* L.), так как на ранних стадиях развития были обнаружены рудименты трубки венчика (Leins, 1964). Поскольку морфогенез цветка изучен к настоящему времени далеко не у всех раздельнолепестных вересковых, мы решили восполнить этот пробел и изучить развитие цветка у *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, массово произрастающего в тундровой зоне, а также по лесам и торфяным болотам северной части лесной зоны Евразии.

Интерпретация околоцветника *Empetrum* как двойного не является единственной возможной. По мнению некоторых исследователей, околоцветник очень слабо дифференцирован на чашечку и венчик (Тахтаджян, 1987; Cronquist, 1988) или даже вовсе не содержит лепестков, а только 4—6 чашелистиков (Hutchinson, 1959). Изучение морфогенеза цветка *E. hermaphroditum* может позволить уточнить природу элементов околоцветника и правомерность деления их на лепестки и чашелистики.

*Empetrum* — не единственный пример растения с тримерным околоцветником в семействе. Так, например, цветки растений *Tripetaleia* Sieb. et Zucc. имеют трехчленный венчик. Изучение морфогенеза цветка представителей этого рода позволило выявить в нем «скрытую пентамерию», так как два из трех лепестков являются результатом попарного срастания элементов исходно пентамерного венчика (Nishino, 1988). Изучение морфогенеза позволит проверить гипотезу о возможности существования скрытой пентамерии в цветке *Empetrum*.

*Empetrum* также интересен и в других отношениях. Его цветок по общему плану строения резко отличается от пентамерных цветков большинства вересковых. Вероятно, именно поэтому различные авторы сближали *Empetrum* с семействами *Euphorbiaceae* (Bentham, Hooker, 1880; Варминг, 1898; Веттштейн, 1912; Hutchinson, 1959) и *Buxaceae* (Pax, 1896; Engler, 1904), помещая его в порядки *Tricoccae*, *Celastrales*, *Sapindales*, неродственные *Ericales*. Цветок *Empetrum hermaphroditum* помимо тримерного околоцветника содержит один круг из трех тычинок и полимерный

гинецей из 6—9 плодолистиков (Васильев, 1961). Изучение развития и структуры цветка *E. hermaphroditum* представляет интерес, так как позволит проанализировать возможные пути возникновения нетипичного плана строения цветка в сем. *Ericaceae*. *E. hermaphroditum* отличается от близкородственных видов наличием обоеполюх, а не однополых цветков (Hageup, 1927). Это позволяет одновременно исследовать развитие как женской, так и мужской сфер цветка.

### Материал и методика

Исследование развития цветка *Empetrum hermaphroditum* проводили на материале серийных сборов. Верхние части побегов *E. hermaphroditum* были собраны А. С. Корякиным и Е. В. Шутовой в окрестностях Кандалакши и Лувеньги (Мурманская обл.) в период с апреля по август 2007 г. с интервалами в две недели. Также были исследованы несколько дополнительных образцов, собранных в 2008 г. Д. Д. Соколовым и М. В. Ремизовой вблизи Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова МГУ (Карелия, Лоухский р-н) а также А. А. Вильнет и И. В. Исаевым на территории Полярно-Альпийского ботанического сада-института (г. Кировск, Мурманская обл.). Весь собранный материал был зафиксирован в 70%-ном этаноле и хранился в нем же. Для морфологического описания использовали материал в этаноле. Изменчивость строения генеративных побегов изучали в 30 повторностях с помощью стереомикроскопа МБС-10. Развитие цветка изучали при помощи сканирующих электронных микроскопов CamScan S-2 и JSM-638 OLA в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ. Отпрепарированный материал переводили в 100%-й ацетон, выдерживая в 80%-м этаноле, затем в 96%-м этаноле, в смеси этанол (96 %)—ацетон (100 %) в пропорции 1 : 1 и 2 раза в чистом ацетоне (все стадии по 30—60 мин). Затем объекты высушивали в критической точке при помощи прибора НИТАСНИ НСР-2 с использованием углекислого газа в качестве рабочей жидкости. Высушенные образцы монтировали на металлические столики с помощью двусторонней клейкой пленки или лака, затем покрывали смесью золота и палладия (или только золотом) методом ионного распыления в атмосфере аргона при токе 5 мА в течение 6 мин с помощью прибора Eiko IB-3 Ion Coater. Полученные изображения сохраняли и обрабатывали в электронном виде.

### Результаты исследования

*Empetrum hermaphroditum* — кустарничек с вегетативными и генеративными побегами. Вегетативные побеги многолетние. В течение сезона на них формируются терминальная и пазушные почки. Терминальная почка всегда вегетативная, пазушные могут быть как вегетативными, так и генеративными. Последние располагаются преимущественно в дистальной части годичного побега. На годичном побеге выделяются: катафиллы продолговатой формы с очень слабо выраженной криптой или вовсе без нее; листья срединной формации, среди которых наблюдается переход от уплощенных к почти цилиндрическим с выраженной криптой на абаксиальной стороне.

Генеративные побеги закладываются в пазухах листьев срединной формации в дистальной части годичного прироста вегетативного побега. Генеративный побег укороченный, имеет у половины изученных образцов лишь два филлома — профиллы, расположенные в трансверзальной плоскости. Профиллы — широкояйцевидные в очертании, чешуевидные листья. У остальных изученных образцов на генеративном побеге формируется третий филлом, расположенный почти всегда в

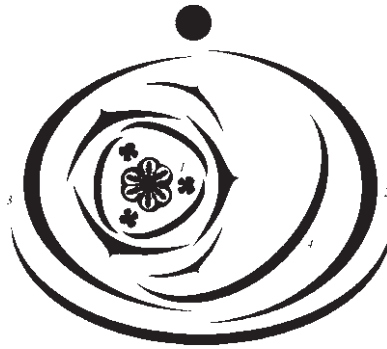


Рис. 1. Диаграмма цветка *Empetrum hermaphroditum* на генеративном побеге.  
 1 — кроющий лист генеративного побега, 2—4 — три филлома генеративного побега. Прицветнички и чашелистики изображены фигурными скобками, лепестки — круглыми скобками.

промежуточном трансверзально-адаксиальном положении (рис. 1). Заложение профиллов генеративного побега происходит одновременно, из-за чего в сформированном побеге профиллы располагаются на разных уровнях. Профилл, закладывающийся первым, соответственно располагается ниже второго. Положение первого листа на генеративном побеге варьирует. При взгляде на побег со стороны кроющего листа первый лист может лежать справа или слева. На изученных побегах *E. hermaphroditum* в 2/3 случаев он располагается слева, а в 1/3 случаев справа. Единственный цветок находится в пазухе второго профилла. Характер расположения цветков позволяет считать *Empetrum hermaphroditum* трехосным растением.

Весь генеративный побег, включая пазушный цветок с зачатками элементов околоцветника, андроцея и гинецея, формируется за один, вероятно, непрерывный период морфогенеза в вегетационный сезон, предшествующий цветению. Растения зацветают в конце апреля и цветут в течение мая.

Околоцветник в принимаемой нами интерпретации состоит из трех чашелистиков, срастающихся при основании в трубку, и трех свободных лепестков, чередующихся с чашелистиками. Чашелистики овальные. Непарный (медианный) чашелистик адаксиальный. Почкосложение чашелистиков черепитчатое. Наружное положение занимает адаксиальный чашелистик. Лепестки обратнойцевидные, свободные. Непарный лепесток адаксиальный. Почкосложение лепестков черепитчатое. Наружное положение занимает один из трансверзально-адаксиально расположенных лепестков, три тычинки в одном круге, чередующиеся с лепестками.

Гинецей состоит из 6—9 плодолистиков, более или менее чередующихся с тычинками. В случае шестичленного гинецея плодолистики располагаются по два между радиусами двух смежных тычинок. В случае девятичленного гинецея — по три между радиусами двух смежных тычинок. При числе плодолистиков не кратном трем их расположение может быть различно. Наблюдаются варианты цветков, в которых плодолистик располагается на радиусе тычинки, однако в этом случае плодолистик двойной, т. е. на данной позиции произошло совмещение реализации программ развития двух плодолистиков (рис. 2).

Столбик короткий, не превышающий по длине завязь. Рыльце широкое, лопастное. Края рыльца отогнуты в горизонтальной плоскости и волнисто изогнуты. Края изгибаются, образуя лопасти, направленные вверх в комиссуральном положении и направленные вниз на радиусах плодолистиков. Завязь вогнутая на вершине и при

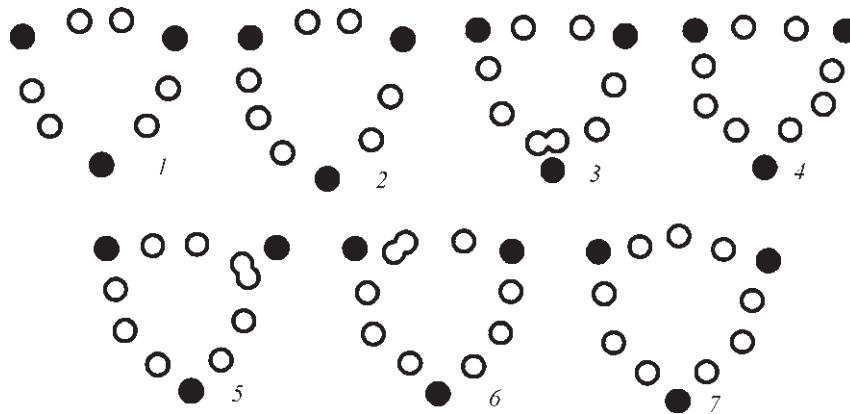


Рис. 2. Ориентация *Empetrum hermaphroditum*.

Черным цветом обозначены тычинки, белым — плодолистики. Плодолистики располагаются в трех позициях, чередующихся с тычинками. В каждой позиции может располагаться от двух до трех плодолистиков. Двойные в очертании плодолистики возникают на радиусах тычинок (3, 5, 6). Варианты гинецея расположены в порядке обогащения от шести плодолистиков (1) к девяти (7).

основании. Синасцидиатная зона в 2 раза длиннее симпликатной, без учета столбика. В каждом плодолистике по одному семязачатку. Семязачатки крупные, локализованы в поперечной зоне (на границе симпликатной и синасцидиатной зон), занимают почти всю полость плодолистика. Плод — ягода с 6—9 семенами.

После заложения профиллов апикальная меристема оси второго порядка имеет полусферическую форму, а ее диаметр составляет 0.04 мм (рис. 3, А). Эту стадию наблюдали на образцах *E. hermaphroditum*, собранных 28 мая. На более поздних стадиях морфогенеза (сбор 15 июля) в пазухе второго профилла выявляются примордии прицветничков, между которыми заметна флоральная меристема диаметром около 0.1 мм (рис. 3, Б). Апикальная меристема генеративного побега на этой стадии остается заметной в виде бугорка диаметром около 0.07 мм. Она останавливается в развитии, и дальнейшее заложение филломов на ней мы не наблюдали. Однако при изучении взрослых цветков выяснилось, что на генеративном побеге *E. hermaphroditum* может образовываться третий лист (см. выше). Прицветнички располагаются не строго в трансверзальной плоскости. Их положение промежуточное между трансверзальным и адаксиальным.

Далее на флоральной меристеме закладывается чашечка в виде трех примордиев, расположенных по кругу на одном уровне. Чашелистики закладываются одновременно, что наблюдали на материале, собранном 15 июля (рис. 3, В). К центру от чашечки закладывается круг лепестков в виде бугорков, чередующихся с зачатками чашелистиков (рис. 3, Г). К этому моменту диаметр зачатка цветка (по внешнему контуру чашелистиков) составляет 0.14—0.2 мм (рис. 3, Д). С развитием лепестков между чашелистиками становится заметна небольшая перемычка (рис. 3, Д). Образование зачатка трубки чашечки мы наблюдали на образцах, собранных 14 июня и 5 июля. В дальнейшем закладывается андроцей в виде трех примордиев тычинок диаметром 0.05—0.07 мм, чередующихся с лепестками (рис. 3, Е). Внутри круга тычинок развивается гинецей. В случае, когда гинецей состоит из шести плодолистиков, верхняя часть флоральной меристемы дифференцируется на три чередующиеся с тычинками лопасти, в каждой из которых образуется по два углубления, соответствующих гнездам завязи синасцидиатной зоны гинецея (рис. 4, А). Обнаружены зачатки цветков, у которых гинецей состоит из семи (рис. 4, Б), вось-



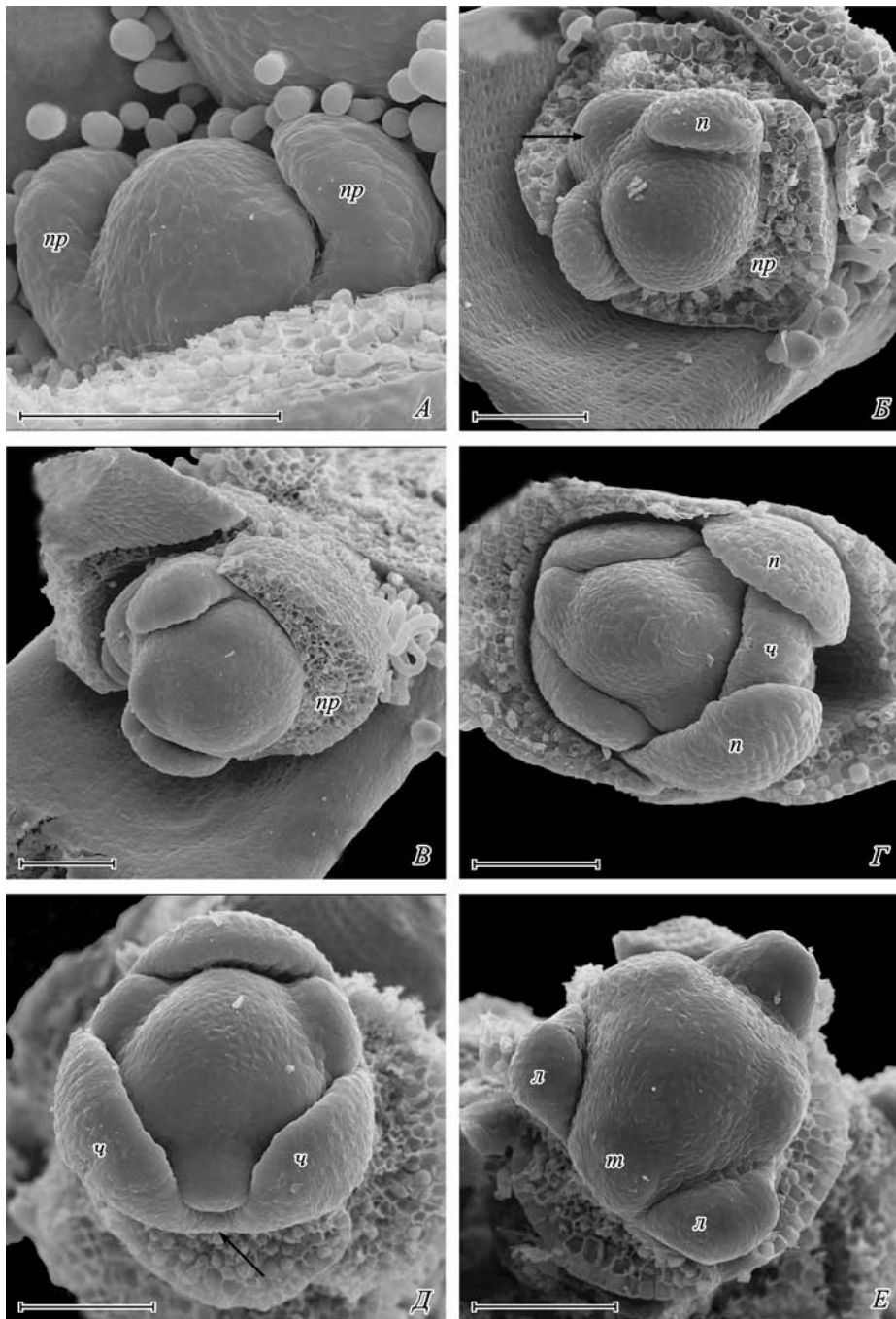


Рис. 3. Развитие цветка и генеративного побега *Empetrum hermaphroditum*.

*A* — меристема генеративного побега с зачатками двух профилиров, *B* — флоральная меристема в пазухе одного из профилиров, на оси цветка видны два прицветничка, вершина генеративного побега отмечена стрелкой; *B* — зачаточные чашелистики на флоральной меристеме; *Г* — общий вид развивающегося цветка на генеративном побеге; *Д* — стрелкой отмечена перемычка, возникающая между основаниями чашелистиков; *Е* — чашелистики удалены на меристеме цветка видны зачатки лепестков и тычинок. Масштабная линейка — 0.1 мм. *np* — профилиры оси генеративного побега, *n* — прицветничек, *ч* — чашелистик, *л* — лепесток, *т* — тычинка.

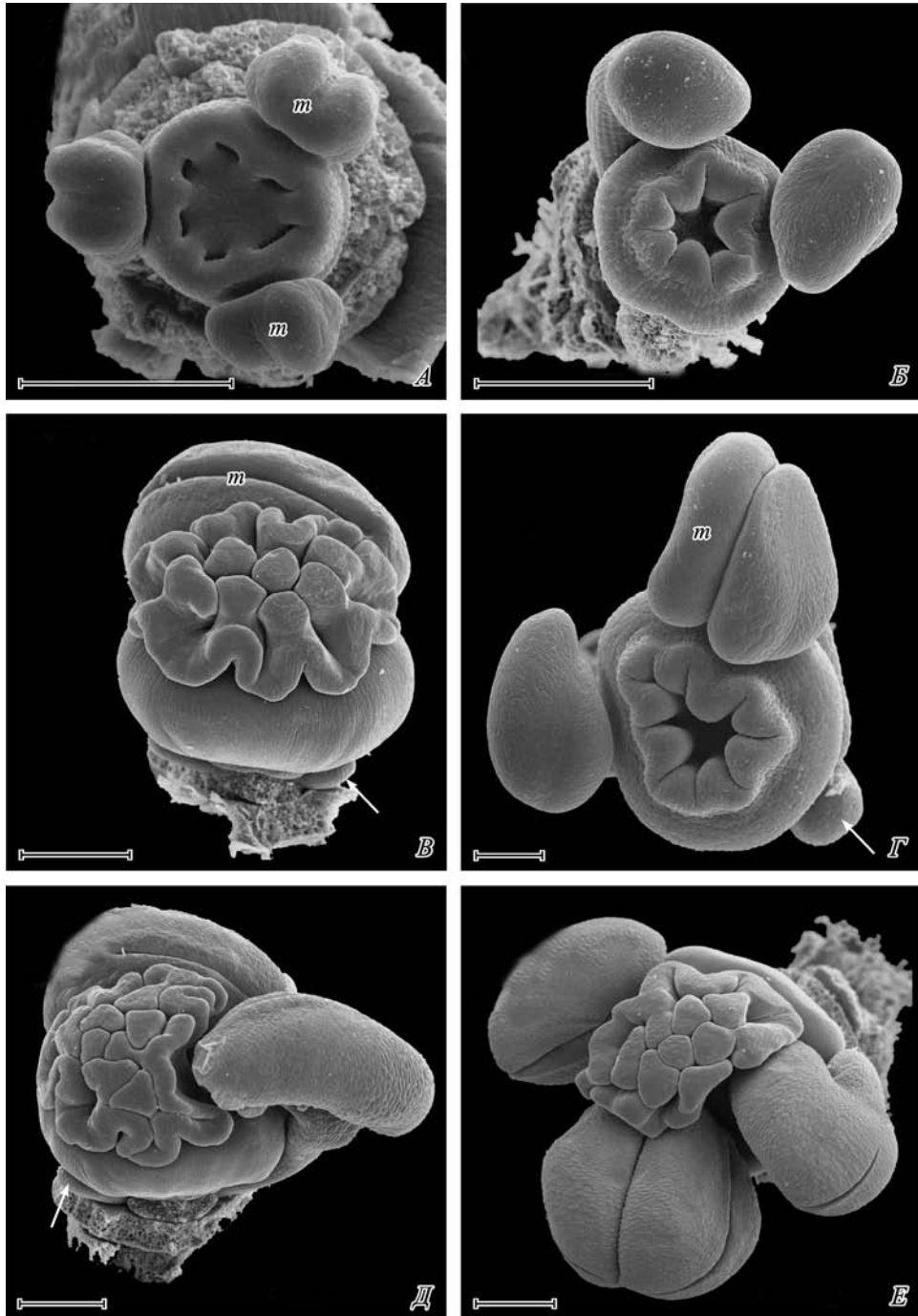


Рис. 4. Развитие гинецея и варианты строения фертильной части цветка *Empetrum hermaphroditum*. Гинецей состоит из шести (А), семи (Б), восьми (В) и девяти (Г) плодолистиков. Андроцей из трех полноценных тычинок (А, Е); одной тычинки и двух стаминодиев (Б); одной полноценной тычинки, одной тычинки с одной текой и одного стаминодия (Г, Д). Масштабная линейка — 0,3 мм. Стрелками обозначены зачатки стаминодиев. Обозначения те же, что на рис. 3.

ми (рис. 4, В) и девяти (рис. 4, Г) плодолистиков, взаиморасположение которых показано на рис. 2. На данном этапе, наблюдаемом на сборах 10 июля—3 августа, цветок уже содержит все элементы в зачаточном состоянии и имеет диаметр примерно 0.5 мм.

На последующих стадиях развития цветка *E. hermaphroditum* (10 июля—31 августа) происходит рост тычиночных нитей, развитие тек и увеличение объема завязи. Увеличиваются в размерах дорзальные и вентральные края плодолистиков, образуя лопастное рыльце. Число лопастей соответствует числу плодолистиков, которое, как описано выше, варьирует. Столбик вытягивается на самых поздних стадиях.

У некоторых цветков *E. hermaphroditum* отмечена редукция андроцея. Тычинки развиваются в разной степени. При этом реализуются различные варианты. Либо одна тычинка имеет две теки, вторая — одну теку, третья представлена стаминодием (рис. 4, Д), либо при одной полноценной тычинке две другие представлены стаминодиями (рис. 4, В), либо одна тычинка имеет две теки, а две оставшиеся по одной (рис. 4, Е).

### Обсуждение результатов

Наши данные по *Empetrum hermaphroditum* и литературные данные по другим видам (Васильев, 1961; Schultze-Motel, 1964; Антонова, 1988) показывают, что помимо необычного плана строения цветка *Empetrum* отличается от большинства вересковых характерным строением побеговой системы. По нашим данным, в основании цветка *E. hermaphroditum* находятся 2 чешуевидных прицветничка и несколько чешуевидных филломов, относящихся к укороченному генеративному побегу. В литературе есть указания на то, что на оси генеративного побега число чешуевидных листьев колеблется от 2 до 3 (редко 1 или 4) (Васильев, 1961; Schultze-Motel, 1964). Согласно нашим данным, у *E. hermaphroditum* с равной частотой обнаруживается как 2, так и 3 филлома. Генеративных побегов с одним филломом мы не наблюдали. Тем более сомнительно существование такого варианта, поскольку, согласно нашим результатам, цветок никогда не закладывается в пазухе первого филлома генеративного побега. В. Н. Васильев (1961) указывает, что цветки у видов *Empetrum* одиночные или располагаются по 2—3 в пазухах листьев на укороченных побегах. Таким образом, становится ясно, что мы имеем дело с крайне редуцированным кистевидным соцветием. Согласно нашим данным, соцветие *E. hermaphroditum* формируется за один непрерывный вегетационный сезон, однако в литературе есть сведения о вторичной вегетации растений в течение августа (Москвичева, 2004). Одной из важнейших особенностей *Empetrum* является моноподиальный рост. Моноподиальное нарастание отдельных осей может продолжаться до нескольких десятков лет (Антонова, 1988). По структуре побегов *Empetrum* демонстрирует некоторое сходство с представителями рода *Cassiope* D. Don, для которых моноподиальный рост и отсутствие терминальных соцветий является очень характерной чертой (Мазуренко, 1982). Другой важнейшей особенностью *Empetrum* является трехосность, которая не характерна для других представителей *Ericaceae*. В работах, посвященных морфологии *Empetrum*, не придавалось особенного значения трехосности, однако ее наличие следует из морфологических описаний (Васильев, 1961; Schultze-Motel, 1964; Антонова, 1988).

В целом для вересковых характерен не только спайнолепестный венчик, но и чашечка со сросшимися чашелистиками. У изученного нами *E. hermaphroditum* между элементами внешнего круга околоцветника в процессе морфогенеза возни-



кают перемычки, которые в дальнейшем формируют короткую трубку. Именно эта особенность строения внешнего круга околоцветника, по нашему мнению, позволяет говорить о наличии в цветке *E. hermaphroditum* двойного околоцветника, четко дифференцированного на лепестки и чашелистики, сросшиеся при основании в трубку чашечки. Наличие двойного околоцветника также подтверждается тем, что лепестки и чашелистики резко различаются по форме: лепестки обратнойцевидные, вытянутые, в то время как чашелистики овальные, гораздо короче и шире лепестков. Вслед за Васильевым (1961) мы считаем, что строение чашечки *E. hermaphroditum* является косвенным доказательством родства *Empetrum* с *Ericaceae*, хотя сросстнолистная чашечка характерна для очень большого числа не родственных друг другу двудольных растений.

Венчик представлен тремя свободными лепестками. По нашим данным, признаки спайнолепестности, характерной для вересковых, не обнаруживаются ни на одной из стадий развития цветка *E. hermaphroditum*. Таким образом, не исключено, что раздельнолепестность здесь носит первичный характер. Однако более вероятно, что у предков *Empetrum* имела место утрата всех следов спайнолепестности в связи с глубокой перестройкой общего плана строения цветка. При этом раздельнолепестность можно объяснить тем, что в тримерном цветке углы между органами больше, чем в пентамерном, что затрудняет образование трубки венчика. Вторичный характер раздельнолепестности *Empetrum* согласуется с положением этого рода на молекулярно-филогенетических деревьях среди таксонов со спайнолепестным венчиком (Kron et al., 2002). Наличие спайнолепестного венчика у большинства вересковых имеет большое значение как одна из адаптаций, обеспечивающих специализированные типы опыления насекомыми. Так как виды *Empetrum*, возможно, опыляются ветром (Moore, 1979), утрата трубки венчика может рассматриваться в контексте перехода от биотического к абиотическому опылению.

Поскольку в процессе морфогенеза цветка *E. hermaphroditum* каждый элемент околоцветника развивается из отдельного одновершинного примордия, мы не обнаруживаем признаков скрытой пентамерии. Пример скрытой пентамерии был ранее изучен на вересковых из рода *Tripetaleia* с трехчленным венчиком (Nishino, 1988). В случае с *Tripetaleia* некоторые лепестки закладывались в виде двух бугорков, в дальнейшем трансформировавшихся в двuverшинный примордий лепестка.

Андроцей *E. hermaphroditum*, согласно нашим данным, состоит из 3 тычинок. Однако в первоописании *E. hermaphroditum* приводятся рисунок и диаграмма цветка с 6 тычинками, а также диаграмма полностью димерного цветка. На растениях *E. hermaphroditum* были обнаружены однополые цветки, в которых противоположный пол был подавлен (Hagerup, 1927). Мы наблюдали редукцию тек тычинок или целых пыльников, вследствие чего в цветке было зафиксировано до 2 стаминодиев при одной полноценной тычинке. Редукция андроцея в обоеполых цветках *E. hermaphroditum* может приводить к функциональной (а также морфологической) однополости цветка, что также наблюдается у других представителей сем. *Ericaceae* (Cambi, Hermann, 1989; Anderson et al., 2000). Тенденция к однополости у *E. hermaphroditum* является проявлением признаков, характерных для близких видов с раздельнополыми цветками (например, *Empetrum nigrum* L.). По некоторым молекулярно-филогенетическим исследованиям (Li et al., 2002), *E. hermaphroditum* является сестринским по отношению к кладе, включающей в себя двудомные виды, такие как *E. nigrum* и *E. rubrum* Vahl. Таким образом, можно наметить возможный путь эволюции андроцея. Наиболее вероятно андроцей преобразовывался от 5-членного к 3-членному с последующим уменьшением числа кругов и дальнейшей тенденцией к редукции, приводящей к раздельнополному цветку.

Репродуктивные структуры *Empetrum* демонстрирует некоторые признаки упрощения. Примером тому служат олигомерный околоцветник и тенденция к редукции андроцея. Однако при этом наблюдается полимеризация гинецея. Мы не имеем однозначных доказательств увеличения или уменьшения мерности цветка в процессе эволюции. Однако, вероятнее всего, эволюция всего цветка шла по пути упрощения, о чем свидетельствует тенденция к редукции тычинок, тогда как гинецей, наоборот, по пути увеличения элементов. Увеличение числа плодолистиков, в каждом из которых находится по одному семязачатку, приводит к увеличению семенной продуктивности растения. Возможно, это дает преимущество при семенном размножении. Однако, учитывая иерархичный характер модульной организации растений, не следует переоценивать значение подобного рода адаптивных интерпретаций явлений полимеризации и олигомеризации структур растений (например, Кузнецова, 1998). Существует определенная корреляция между размером плодолистика и числом семязачатков в нем, так что варьирование числа плодолистиков в конкретных группах растений в значительной мере компенсируется варьированием числа семязачатков в них (Хохряков, 1974). У большинства вересковых в каждом из 5 плодолистиков развивается несколько или множество семязачатков, а у *Empetrum* в каждом из более многочисленных плодолистиков — только один семязачаток.

Учитывая филогенетическое положение *Empetrum*, нет оснований сомневаться во вторичном характере полимерности гинецея в данной группе. В целом для большинства представителей группы астерид, к которой относится порядок *Ericales*, характерно небольшое и стабильное в пределах вида число плодолистиков. Полимерный гинецей известен лишь у немногих астерид (Endress, 2006, 2010; Sokoloff et al., 2007; Nuraliev et al., 2010). Вероятно, у всех астерид со вторично-полимерным гинецеем плодолистки расположены в один круг, что говорит о существовании морфогенетического запрета на формирование полициклических или спиральных гинецеев в этой эволюционно продвинутой группе (Sokoloff et al., 2007). Расположение плодолистиков в одном круге показано нами и для *Empetrum hermaphroditum*. У подавляющего большинства астерид с полимерным гинецеем наблюдается полимерный андроцей или, во всяком случае, число тычинок в цветке не меньше, чем у родственных форм с олигомерным андроцеем. В этом отношении *Empetrum* составляет интересное исключение, так как при общем уменьшении числа элементов в круге и выпадении одного из кругов происходит увеличение мерности гинецея. Подобные примеры есть среди немногих неродственных групп покрытосеменных растений, наиболее ярким из них является род *Centrolepis* Labill. из сем. *Centrolepidaceae* (порядок *Poales*, однодольные), где при наличии одной тычинки число плодолистиков может достигать 45 (Sokoloff et al., 2009).

Сравнение меристических отношений в цветке *Empetrum* и в цветках большинства других вересковых наводит на мысль об определенной компенсативности увеличения числа плодолистиков и уменьшения числа других элементов цветка, что может иметь место без изменения объема флоральной меристемы. В этом отношении интересен пример с исследованием на массовом материале цветков *Circaeaster argestis* Maxim. (*Circaeasteraceae*, *Ranunculales*), где общее число органов цветка оставалось весьма стабильным при значительном варьировании относительного числа органов разного типа (Tian et al., 2007).

Одним из направлений дальнейших исследований в данной области может быть сравнительный анализ количественных данных по варьированию размеров флоральной меристемы и примордиев органов разного типа у вересковых, характеризующихся разным планом строения цветка.

## Заключение

Околоцветник *Empetrum* следует интерпретировать как двойной с раздельнолепестным венчиком. Рудименты трубки венчика отсутствуют. В морфогенезе тримерных цветков *Empetrum hermaphroditum* нет свидетельств «скрытой пентамерии», как в изученных ранее цветках *Tripetaleia*. Данные по морфогенезу, а также сравнение с другими вересковыми говорят о вторичном увеличении числа плодolistиков у *Empetrum* от исходного типа с гинецеем той же мерности, что и околоцветник.

## Благодарности

Мы благодарны А. А. Вильнет, И. В. Исаеву, М. В. Ремизовой, Е. В. Шутовой за помощь в сборе материала и сотрудникам Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ за внимательное отношение к нашей работе, а также М. Г. Пименову за замечания по тексту рукописи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Федеральной Целевой Программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (НК541П/П314 от 07.05.2010).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова В. И. Онтогенез и структура популяций вороники черной (*Empetrum nigrum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 16 с.
- Варминг Е. Систематика растений: в 2 частях. М., 1898. Ч. II. XVI, 397—828 с.
- Васильев В. Н. Род *Empetrum*. Л., 1961. 131 с.
- Ветшттейн Р. Руководство по систематике растений. М., 1912. Т. 2. Ч. 2. 501 с.
- Кожевников Ю. П. Порядок вересковые (*Ericales*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. С. 86—98.
- Кузнецова Т. В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 74—103.
- Мазуренко М. Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М., 1982. 182 с.
- Москвичева Л. А. Растительность и ее изменения // Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2003 год (ежегодный отчет). Кандалакша, 2004. Кн. 49. Т. 1. С. 95—124.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 610 с.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.
- Хохряков А. П. О некоторых закономерностях эволюции цветка // Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С. 163—172.
- Anderberg A. A. Cladistic interrelationships and major clades of the *Ericales* // Plant Syst. Evol. 1993. Vol. 184. P. 207—231.
- Anderson G. J., Bernerdello G., Lopez P. et al. Dioecy and wind pollination in *Pernettya* (*Ericaceae*) of the Juan Fernandez Islands // Bot. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 132. P. 121—141.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 161. P. 105—121.
- Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. Londini, 1880. Vol. 3. P. I. vii, 459 p.
- Cambi V. N., Hermann P. M. Critical studies on the sexuality of southern Argentinian *Ericaceae* // Sex. Pl. Reprod. 1989. Vol. 2. P. 142—149.
- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1988. viii, 555 p.
- Endress P. K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 1—61.
- Endress P. K. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades // Ann. Miss. Bot. Gard. 2010. Vol. 97. N 4. P. 541—583.
- Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1904. 237 S.

- Hagerup O. *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hagerup. A new tetraploid, bisexual species // Dansk Botanisk Arkiv. København, 1927. Bd 5. N 2. P. 1—17.
- Hagerup O. Morphological and cytological studies of *Bicornes* // Dansk Botanisk Arkiv. København, 1928. Bd 6. N 1. P. 1—27.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. 2nd ed. London, 1959. Vol. 1. xi, 510 p.
- Jussieu A.-L. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Parisiis, 1789. 24, lxxii, 498 p.
- Kron K. A. Phylogenetic relationships of *Empetraceae*, *Epacridaceae*, *Ericaceae*, *Monotropaceae* and *Pyrolaceae*: evidence from nuclear ribosomal 18S sequence data // Ann. Bot. 1996. Vol. 77. P. 293—303.
- Kron K. A., Judd W. S., Stevens P. F. et al. Phylogenetic classification of *Ericaceae*: molecular and morphological evidence // Bot. Rev. 2002. Vol. 68. N 3. P. 335—423.
- Leins P. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Ericales*-Blüten // Bot. Jahrb. Syst. 1964. Bd 83. S. 57—88.
- Li J., John A. III, Ward T. et al. Phylogenetic relationships of *Empetraceae* inferred from sequences of chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS region // Mol. Phyl. Evol. 2002. Vol. 25. P. 306—315.
- Moore D. M. *Empetraceae* // Flowering plants of the world. Oxford, 1979. P. 128—129.
- Nishino E. Early floral organogenesis in *Tripetaleia* (*Ericaceae*) // P. Leins, S. C. Tucker, P. K. Endress. Aspects of floral development. Berlin; Stuttgart, 1988. P. 181—190.
- Nuraliev M. S., Oskolski A. A., Sokoloff D. D., Remizowa M. V. Flowers of *Araliaceae*: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128, N 1—2. P. 247—268.
- Pax F. *Empetraceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896. Bd III, Hf 5. P. 123—127.
- Samuelsson G. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen // Svensk Bot. Tidskr. 1913. Bd 7. Hf 2. S. 97—188.
- Schultze-Motel W. Reihe *Ericales* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd 2. S. 381—389.
- Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Linder H. P., Rudall P. J. Morphology and development of the gynoecium in *Centrolepidaceae*: the most remarkable range of variation in *Poales* // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96. N 11. P. 1925—1940.
- Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Remizowa M. V., Nuraliev M. S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (*Araliaceae*): an extreme case of polymery among asterids // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 268. P. 209—234.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 471 p.
- Takhtajan A. Flowering plants. Ed. 2. New York, 2009. 871 p.
- Tian X.-H., Zhao L., Ren Y., Zhang X.-H. Number of floral organs in *Circaeaster agrestis* (*Circaeasteraceae*) and possible homeosis among floral organs // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 265. N 3—4. P. 259—265.
- Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. 3 Aufl. Leipzig; Wien, 1924. 994 S.

## SUMMARY

Flowers of most *Ericaceae* are characterized by pentamery and sympetaly. *Empetrum* in one of the members of *Ericaceae* that deviate from this flower groundplan. Due to differences in floral morphology, earlier classifications places *Empetrum* in a distinct family, *Empetraceae* belonging to various orders. Perianth of *Empetrum* is composed by two trimerous whorls of free phyllomes. Different authors interpret it as either simple (with tepals) or double (with sepals and petals). The paper presents scanning electron microscopic data on flower development in *Empetrum hermaphroditum*. Development data suggest that the perianth should be interpreted as double one. Petals are free in anthetic flower, and rudiments of corolla tube are not found in early stages of flower development. In this respect, *Empetrum* differs from some other *Ericaceae* with free petals in anthetic flowers (such as *Rhodonendron tomentosum* — Leins, 1964) where rudiments of corolla tube can be traced early in development. In both cases, secondary loss of sympetaly should be assumed. In contrast to another, unrelated genus of *Ericaceae* bearing flowers with three petals (*Tripetaleia* — Nishino, 1988) no signs of 'cryptic pentamery' can be traced in flowers of *Empetrum*. Different patterns of carpels arrangement are documented in *Empetrum*. Polymerous gynoecium of *Empetrum* is interpreted as an apomorphic character state derived from a gynoecium isomerous to perianth whorls.