УДК 581.824

© М. С. Нуралиев, Д. Д. Соколов

ВАСКУЛЯРНАЯ АНАТОМИЯ ЦВЕТКА КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

M. S. NURALIEV, D. D. SOKOLOFF. FLORAL VASCULAR ANATOMY AS A SOURCE OF INFORMATION ON EVOLUTION OF ANGIOSPERMS: HISTORY OF STUDY AND CURRENT VIEWS

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра высших растений
119234 Москва, Воробьевы горы, 1, стр. 12
Факс (495) 939-18-27
E-mail: max.nuraliev@gmail.com
Поступила 16.12.2013

Проведен обзор работ в области анатомии растений, раскрывающих взгляды специалистов на использование васкулатуры цветка как источника информации для установления гомологий и проведения филогенетических реконструкций. Рассмотрен принцип васкулярного консерватизма и доводы против возможности его применения. Даны примеры изучения и интерпретации проводящей системы цветка разных таксонов покрытосеменных растений. Различные гипотезы о характере морфогенеза и эволюции проводящей системы, выдвинутые в XX в. на основе анатомических данных, сопоставлены с полученными в конце XX—начале XXI в. сведениями о закономерностях регуляции развития прокамбиальных тяжей и примордиев филломов цветка. Результаты таких физиологических исследований подтверждают и дополняют аргументы противников существования васкулярного консерватизма. С другой стороны, эти результаты не противоречат возможности существования рудиментарных структур в проводящей системе, наличие которых было продемонстрировано многочисленными примерами. Для объяснения всего разнообразия васкулатуры цветков необходимо детальное изучение механизмов формирования и наследования признаков проводящей системы.

Ключевые слова: анатомия, васкулатура, проводящая система, проводящие пучки, ксилема, прокамбий, консерватизм, срастание, редукция, рудимент.

Взаимное расположение проводящих пучков в теле растения является объектом многочисленных исследований на протяжении более двух столетий. На основании строения проводящей, или васкулярной, системы были построены многие эволюционные гипотезы. Между тем особенности формирования васкулярной системы в ходе морфогенеза, от которых напрямую зависят границы применимости ее использования в эволюционных реконструкциях, стали предметом длительных дискуссий. Для того чтобы убедиться в серьезности разногласий между взглядами разных авторов, достаточно сравнить вышедшие примерно в одно время «васкулярно-оптимистическую» работу R. Melville (1962) и резко противоположную ей работу S. Carlquist (1969). Полученные в последние десятилетия данные о молекулярной регуляции развития проводящих тканей и морфогенетической роли потоков аукси-

нов и формирующихся вдоль них тяжей прокамбия (например, Dettmer et al., 2009; Scarpella, Helariutta, 2010; Aloni, 2013a,b; Lucas et al., 2013; Sawchuk, Scarpella, 2013) не могут не внести коррективы в представления о характере эволюции признаков, связанных с васкулярной системой. В настоящий момент отсутствует единая непротиворечивая картина, учитывающая все накопленные факты и позволяющая однозначно выбрать наиболее верный из предложенных подходов к эволюционной интерпретации васкулатуры. В данном обзоре рассматривается история взглядов на васкулярную анатомию цветка, примеры ее интерпретации и эмпирические факты, необходимые для понимания механизмов развития системы проводящих пучков.

Принцип васкулярного консерватизма и его критика

Структуру проводящей системы традиционно считали консервативным признаком в анатомии растений по сравнению признаками, связанными с внешней формой частей растения, их функциями и взаиморасположением других (помимо ксилемы и флоэмы) тканей (Eames, 1931; Wilson, Just, 1939; Puri, 1951; Тахтаджян, 1964; Schmid, 1972b). Это фактически означает допущение, что эволюционная перестройка васкулатуры происходит медленнее, чем такие преобразования, как изменение внешней формы, слияние частей растения друг с другом и др. В таком аспекте проводящие пучки представляли как архитектурную основу растения, на которую «нарощены» остальные его части, по аналогии со скелетом позвоночных животных (Eyde, 1971; Schmid, 1972b). Поскольку эта основа меняется медленнее, чем внешние зоны, считается возможным установление предкового облика тех или иных частей растения по особенностям их проводящей системы (Тимонин, 2005). Рассмотрим несколько важнейших работ, связанных с вопросом существования васкулярного консерватизма и ролью васкулярной анатомии цветка в эволюционной морфологии.

A. J. Eames (1931, 1951) полагал, что в процессе эволюции базовые формы, из которых состоит тело растения, и в частности цветок, изменяются и усложняются настолько, что их морфологическая природа становится полностью скрыта. Установление истинной морфологической природы возможно при изучении васкулярной анатомии цветка и сопоставлении ее с общим разнообразием анатомического строения цветков, а также с анатомией генеративных побегов, поскольку цветок морфологически также является видоизмененным побегом. Продуктивность такого подхода объясняется тем, что внутреннее строение цветка, включая васкулатуру, является его «медленно изменяющимся скелетом». Анатомические исследования подтверждают многие гипотезы, основанные на изучении внешней морфологии, таксономии и морфогенеза. Все эти подходы следует использовать в комплексе друг с другом (Eames, 1931).

A. J. Eames (1931, 1964) суммирует сведения касательно иннервации различных типов элементов цветка. Он заключает, что ч а ш е л и с т и к и чаще всего напоминают по иннервации листья, так как сходны с ними в числе и происхождении пучков (например, имеют трехпучковый след). Следовательно, чашелистики практически в каждом случае морфологически представляют собой брактеи, т. е. видоизмененные трофофиллы, а не стерилизованные спорофиллы. Л е п е с т к и, напротив, обычно напоминают тычинки, хотя в некоторых случаях имеют листоподобную иннервацию. Лепестки могут иметь по одному, три или несколько пучков, но чаще всего иннервируются единственным пучком, вне зависимости от своих размеров, формы

и долговечности. Поэтому, по мнению автора, в большинстве семейств лепестки являются видоизмененными тычинками, и лишь в некоторых случаях лепестки подобно чашелистикам происходят от листьев. Однако не всегда удается на основании одних только анатомических признаков сделать вывод о таком происхождении лепестков, поскольку тычинки, по мнению автора, также гомологичны листьям. Тычинки обычно имеют по одному пучку вне зависимости от их морфологии. Тычинки с тремя следами (и пучками) встречаются в довольно примитивных группах (например, в семействах *Magnoliaceae*, *Lauraceae*), но отмечены и у эволюционно продвинутых форм (например, у однодольных из семейств *Musaceae*, *Strelitziaceae* и *Poaceae—Bambusoideae* — Puri, 1951). По мнению A. J. Eames, наиболее вероятно, что однопучковые тычинки появились из трехпучковых путем редукции вследствие сокращения ширины тычиночной нити. Дополнительным аргументом в пользу этой точки зрения стало открытие *Degeneria*, растения, обладающего, как долгое время считалось, особенно архаично устроенными цветками с плоскими трехпучковыми тычинками, не подразделенными на тычиночную нить и пыльник (например, Canright, 1952; Тахтаджян, 1964, 1966). Впрочем, идея об исключительной примитивности цветка *Degeneria* позднее была подвергнута критике (Endress, 1994; Takhtajan, 2009). Плодолистик рассматривается как сложенный или завернутый на вентральную сторону листоподобный орган (так называемая кондупликатная модель плодолистика, см.: Тимонин и др., 2009; Takhtajan, 2009; Шамров, 2012), и его иннервация в точности повторяет таковую листа (Eames, 1931). Как и лист, плодолистик может иметь один, три, пять или несколько пучков, каждый из которых возникает с образованием собственной лакуны. Самым распространенным и наиболее примитивным является трехпучковый плодолистик. Автор отмечает, что однопучковый плодолистик произошел вследствие редукции трехпучкового, обычно в связи с формированием плодика — орешка (Eames, 1931). Пятипучковые плодолистики также широко распространены. Встречаемость плодолистиков с большим числом пучков постепенно падает с увеличением этого числа. Медианный пучок плодолистика называют дорсальным соответственно его расположению на дорсальной стороне плодолистика при его рассмотрении как сложенного вдоль филлома. По мнению A. J. Eames, он возникает из стелы цветоложа ниже остальных и независимо от них. Однако известны многочисленные примеры возникновения дорсального пучка, объединенного с другими пучками плодолистиков (Melville, 1962), в том числе среди однодольных со свободным заложением плодолистиков (Utech, 1978, 1984; Remizowa et al., 2008, 2010; Ремизова, 2011). Крайние латеральные пучки плодолистика по сходным причинам называют вентральными или маргинальными. Из-за завернутого положения краев плодолистика вентральные пучки инвертированы, т. е. ориентированы флоэмой к центру цветка, в отличие от дорсального пучка, флоэма которого обращена к периферии цветка. От вентральных пучков берут начало пучки семязачатков. У специализированных форм могут появляться дополнительные пучки, ответвляющиеся от дорсальных или входящие в цветок самостоятельно. Также пучки могут сливаться друг с другом или редуцироваться. При редукции вентральных пучков семязачатки иннервируются от других пучков гинецея, например дорсальных (Puri, 1952b).

В качестве основных эволюционных событий, связанных со специализацией строения цветка, A. J. Eames (1931) рассматривает редукцию и срастание органов. По его мнению, при срастании (в эволюционном понимании) вначале происходит внешнее объединение органов, без изменения их внутреннего строения. Затем срастание становится более глубоким и затрагивает в том числе проводящую систему, т. е. проводящие пучки начинают располагаться достаточно близко друг к другу.

Варианты срастания органов цветка A. J. Eames подразделяет на **когезию** (тангентальное срастание) и **аднацию** (радиальное срастание) (Verbeke, 1992). При когезии объединяются соседние органы одного круга цветка (также этот термин употребляется для срастания проводящих пучков одного круга в пределах какой-либо части цветка). Результатами когезии, имеющей место в целом круге, являются, например, трубки чашечки и венчика, а также синкарпный гинецей; при этом часто происходит объединение соседних пучков срастающихся элементов (если эти органы не иннервируются одним пучком). В гинецее попарно объединяются вентральные пучки (одного или, чаще, соседних плодолистиков) и дополнительные пучки, расположенные в септах. Также к когезии относится срастание краев плодолистика на вентральной стороне в апокарпном гинецее; при этом вентральные пучки сближаются либо формируют единый пучок. При аднации происходит слияние органов, принадлежащих к разным кругам. По стадиям срастания и частоте встречаемости аднация не отличается от когезии. Наиболее распространенные примеры аднации — прирастание тычинок к венчику и слияние пучков лепестка и тычинки (последнее возможно даже при отсутствии очевидного срастания самих органов, например, в стенке нижней завязи) (Eames, 1931). Выводы A. J. Eames (1931) о распространенности когезии и аднации согласуются с множеством исследований растений различного таксономического положения, на основании которых также можно уточнить, что аднация происходит только между элементами/пучками, расположенными на одном радиусе (Henslow, 1890; Козо-Полянский, 1926; Jackson, 1933; Dawson, 1936; Dickson, 1936; Douglas, 1936; Tillson, 1940; Thomson, 1942; Puri, 1951; Subramanyam, 1955; Theobald, 1967a, b, c; Philipson, 1967, 1970; Dickison, 1975; Magin, 1977; Philipson, Stone, 1980; Narayana, Radhakrishnaiah, 1982; Gustafsson, 1995; Zhou et al., 2005; Нуралиев и др., 2009; Nuraliev et al., 2011; Remizowa et al., 2012). Разделение органов на относящиеся к одному или разным кругам, принятое при разделении понятий когезии и аднации, предполагает, что цветок является циклическим. Срастания органов в спиральных цветках затруднены в силу отсутствия кругов и ортостих (Endress, 1990). В тех случаях, когда такие срастания, возможно, имеют место в спиральных цветках, их трудно отличить от объединения органов с участием цветоложа.

Следует отметить, что, согласно современным взглядам, подразделяющим плодолистик на асцидиатную и пликатную зоны (например, Leins, Erbar, 2010; Endress, 2011), наличие в ценокарпном гинецее вентральных пучков, число которых совпадает с числом плодолистиков, а не превышает его дважды, не связано с когезией, поскольку в асцидиатной зоне не наблюдается эволюционного (конгенитального) срастания краев плодолистиков.

R. Schmid (1972b) обсуждает три положения так называемого васкулярного консерватизма, который, по его мнению, является краеугольным камнем морфологических и анатомических работ: 1) степень объединения пучков различных структур говорит о степени эволюционной продвинутости таксона, поскольку пучки могут оставаться полностью или частично свободными при объединении иннервируемых ими структур; 2) «рудиментарные» следы свидетельствуют об исчезнувших предковых органах; 3) взаиморасположение и ориентация пучков позволяют проводить гомологии между органами. Автор критически пересматривает эти положения, основываясь на более ранних примерах и собственных исследованиях. В частности, автор подверг серьезной критике применение васкулярного анализа в целях прояснения морфологической природы плаценты. По его мнению, строение и взаиморасположение проводящих пучков как функционирующих частей органов растения более зависят от действующих физиологических факторов, чем от предысто-

рии их появления. Число пучков и их расположение не могут не зависеть от размера и формы иннервируемого ими органа. В определенных условиях (например, при большом размере органа или в ходе формирования васкулатуры будущего плода) могут возникать обильно ветвящиеся и анастомозирующие пучки, которые затруднительно трактовать с точки зрения указанных положений. Многие примеры (обзор их дан в работе Schmid, 1972b) говорят о том, что далеко не всегда существует связь между наличием/отсутствием органа и соответствующего проводящего пучка. Ориентация пучков может меняться в ходе морфогенеза. Наконец, использование васкулярной анатомии подчас осложнено трудностями нахождения и интерпретации самих проводящих пучков. В цветках пучки нередко имеют слабо развитую флоэму и могут не иметь ксилемы, что делает невозможным их выявление путем реакции на лигнификацию.

Использование васкулярной анатомии осложняется изменчивостью признаков, в том числе в пределах одного цветка. Поскольку репродуктивные структуры считают более консервативными, чем вегетативные, васкулатура цветка оказывается как бы «вдвойне» консервативным признаком. Из-за этого наличие изменчивости часто не учитывается (Schmid, 1972b). Автор заключает, что консерватизм васкулатуры цветка нередко использовался как не требующий доказательства постулат, и что на основе одних только васкулярных признаков могут быть сделаны ошибочные выводы о филогении группы (см. также: Arber, 1933b).

Чтобы проверить положение об эволюционной продвинутости объединения проводящих пучков (которое было высказано в работах Sterling, 1964; Eyde, 1968, 1971; Eyde, Tseng, 1969, 1971), R. Schmid (1972b) изучил васкулярную анатомию цветка четырех видов *Syzygium* s. l. (*Myrtaceae*). Целью исследования было измерение степени слияния дорсальных пучков плодолистиков с периферическими пучками в бокале нижней завязи. Выборка составила 38 цветков на стадиях от бутона до молодого плода. Автор выявил сильную изменчивость уровня расхождения дорсальных и периферических пучков, как внутривидовую, так и в пределах одного цветка. Уровень расхождения пучков колебался от основания цветка до верхней части гнезд завязи. Чаще всего объединенный пучок просто разделялся на дорсальный и периферический пучки, однако в некоторых цветках дорсальный пучок образовывался в результате слияния двух или нескольких ветвей, отходящих от одного и того же или от разных объединенных пучков. Спектры изменчивости изученного признака у разных видов значительно перекрывалась. Выводы, сделанные R. Schmid, заставляют усомниться в ценности этого признака для определения относительного уровня эволюционной продвинутости таксонов (по крайней мере в сем. *Myrtaceae*) и говорят о том, что данные васкулатуры должны обязательно быть получены на основе репрезентативной выборки и сопоставляться с другими типами данных. Вместе с тем автор далек от мысли об отказе от использования признаков васкулатуры в систематике. Он считал тип прохождения проводящих пучков к семязачаткам важнейшим для предложенного им решения вопроса о разграничении родов *Syzygium* и *Eugenia* (Schmid, 1972c).

R. H. Eyde (1971, 1975) отмечает, что для некоторых таксонов характерна сильная вариабельность васкулярной системы цветка, однако в ряде групп «васкулярные особенности цветка имеют филогенетическое значение». Автор полагал, что прокамбиальные тяжи могут играть роль «организаторов» взаимного расположения элементов цветка (см. также обоснование этого положения в более ранних работах — Tucker, 1961; Dengler, 1972). Поскольку эта роль крайне важна для морфогенеза, расположение самих пучков могло «законсервироваться» в эволюции. На консервативность систем морфогенеза у растений также указывал T. Sachs (1982).

Тем не менее использовать васкулярный консерватизм как основу для филогенетических построений, согласно R. H. Eyde (1975), следует только при наличии дополнительных свидетельств, так как взаимодействие пучков в цветке нередко связано с их близостью при развитии цветка, а не с филогенетическим положением таксона. Eyde (1971) полагал, что объединение проводящих пучков в эволюции преобладает над их обособлением. Однако он считал возможными редкие случаи реверсии, поскольку реверсия свойственна практически любому морфологическому признаку. Традиционно инвертированность части проводящих пучков рассматривалась как источник важной информации для проведения гомологий и решения спорных морфологических вопросов, например, при установлении природы бокала нижней завязи или цветочной трубки, где инвертированность пучков внутреннего круга стенки завязи интерпретировалось как индикатор инвагинации цветоложа (Jackson, 1934; Smith, Smith, 1942). Кроме того, предполагалось, что если проходящие в центре ценокарпного гинецея пучки имеют нормальную ориентацию, они могут принадлежать инкорпорированной в состав пестика оси цветка, а если эти пучки инвертированы, то это брюшные пучки плодолистиков (Eames, 1931). Eyde (1975) показал, что инвертированность может быть связана с поздним развитием пучка, протекающим на начальных стадиях без связи с остальными пучками цветка. Таким образом, автором признается роль морфогенетических факторов в формировании васкулатуры. Автор указывает на сложности, препятствующие интерпретации васкулатуры всех цветков в рамках единого плана.

S. Carlquist (1969) — наиболее убежденный противник как концепции васкулярного консерватизма, так и вообще использования одних только анатомических данных для решения вопросов о морфологической эволюции цветков и плодов и филогенетических связях покрытосеменных растений. По мнению автора, высокие пластичность и разнообразие покрытосеменных растений дают возможность найти среди них примеры, подтверждающие любую теорию, вследствие чего появляется все больше теорий касательно эволюции строения цветка, в то время как опровержения и прояснения таких теорий практически не происходит. Для решения означенных вопросов S. Carlquist предлагает использовать особенности внешнего строения репродуктивных структур растений в контексте их функционирования, т. е. рассматривать морфологические и анатомические признаки как адаптации к способу опыления, распространения и другим функциям. Поскольку именно внешние признаки наиболее важны для осуществления этих функций, автор считает их наиболее ценными для понимания морфологической эволюции, в то время как внутренние признаки лишь участвуют в формировании внешних и, таким образом, являются вторичными по отношению к ним. Также морфологические исследования следует соотносить с родственными связями таксона. Рассматривая цветок как функционирующую систему (а не реликтовую структуру), автор считает невозможным наличие в нем рудиментов, поскольку «ненужные» структуры быстро утрачиваются в ходе эволюции. В частности, строение васкулярной системы обусловлено только выполняемыми ею в цветке «современными» функциями. За немногими исключениями, нет никакого основания полагать ее эволюционно консервативной. Отличить рудиментарный проводящий пучок от нерудиментарного можно только интуитивно, но строго научно сделать это нельзя. Таким образом, нельзя проводить аналогию между васкулярной системой растений и скелетом позвоночных животных; в цветке васкулярная система эволюционирует с той же скоростью, что и другие анатомические и морфологические признаки. Единственно возможный случай васкулярного консерватизма, по S. Carlquist, — изменение степени срастания соседних пучков при неизменном количестве пучков и выполняемой ими

функции. При этом не наблюдается консерватизма в прямом смысле, а происходит задержка срастания, обусловленная наиболее эффективным протеканием морфогенеза. В качестве примера автор приводит пучки синкарпного гинецея (в том числе вентральные), часто имеющие разную степень срастания у близких видов. Этот вывод сходен с результатами исследований R. Schmid (1972b, см. выше).

По мнению S. Carlquist, обогащение васкулярной системы цветка происходит так же часто, как и редукция пучков. Несмотря на это, в подавляющем большинстве исследований морфологический ряд рассматривается именно как редукционный (Тимонин, 1993). Однако, согласно S. Carlquist, если допустить преобладание редукции, большинство цветков были бы мелкими и с мелкими элементами, что не соответствует действительности: размер цветков обычно зависит от размера опылителей. Современные данные подтверждают представления о вторичном характере гигантизма цветков у покрытосеменных растений, но не его связь с размерами опылителей (Davis et al., 2008). В свою очередь, число пучков зависит от размера цветка и его элементов, а также от особенностей функционирования последних. Также встречаются элементы цветка с полностью утраченными в эволюции пучками. S. Carlquist утверждает, что наличие пучков связано только с определенной физиологической активностью, а их дифференциация соответствует принципам морфогенеза. При таком подходе отрицается возможность существования нефункционирующего пучка, принадлежащего несуществующему органу. Пересмотрев многие свидетельства наличия в цветках рудиментарных пучков, S. Carlquist нашел таким случаям другие объяснения, опирающиеся на особенности функционирования цветков. Он показал, что для эволюционных преобразований цветка наличие длительно существующих промежуточных стадий не является обязательным. Кроме того, при таких преобразованиях обязательно происходят изменения в морфогенезе цветка, из-за чего он не отражает предковое состояние; таким образом, у растений онтогенез не является отражением филогенеза, а протекает наиболее эффективным способом. При этом нередко достаточными являются небольшие перестройки морфогенеза, что делает возможной быструю морфологическую эволюцию цветка, включающую реверсии. В частности, автор предполагал, что увеличение и уменьшение числа элементов цветка, как и смена симметрии цветка и типа завязи, сопряжены с очень небольшими изменениями в геноме растения. Предсказания S. Carlquist практически полностью подтвердились работами по генетической регуляции флорального морфогенеза. Наиболее ярким примером является ABC/ABCDE-модель определения типа развивающегося органа (organ identity) (Coen, 1991; Coen, Meyerowitz, 1991; Meyerowitz et al., 1991; Weigel, Meyerowitz, 1994; Davies et al., 2006; Soltis et al., 2006, 2007; Zahn et al., 2006; Causier et al., 2010; Rijpkema et al., 2010). Также известны гены, контролирующие объем меристемы, от которого зависит мерность цветка (Coen, 1991; Clark et al., 1993, 1995, 1996; Laux et al., 1996; Mayer et al., 1998; Fletcher et al., 1999; Schoof et al., 2000; Kayes, Clark, 2003; Leibfried et al., 2005), и гены, отвечающие за тип симметрии цветка (Coen, 1991, 1996; Coen et al., 1995; Luo et al., 1996, 1999; Cubas et al., 2001; Hileman et al., 2003; Rudall, Bateman, 2003; Cubas, 2004; Davies et al., 2006; Busch, Zachgo, 2009; Jabbour et al., 2009; Preston, Hileman, 2009; Citerne et al., 2010).

По мнению S. Carlquist, во многих случаях большое число тех или иных частей цветка объясняется особенностями репродуктивной биологии растений. Морфолого-анатомические особенности элементов цветка, традиционно рассматривающиеся как свидетельства их происхождения от тех или иных частей растения (см.: Eames, 1931; Puri, 1951; Hiepko, 1965; Первухина, 1979), S. Carlquist также трактует как чисто адаптивные: схожесть иннервации и общего облика чашелисти-

ков и листьев связаны с их функцией защиты, фотосинтеза и транспирации, поскольку они являются внешними элементами в бутоне, а также их долговечностью, так как они нередко остаются при плоде. Наличие единственного пучка в лепестке связано с тем, что лепесток относительно тонкий, не фотосинтезирует и быстро опадает. При этом пучок нередко ветвится соответственно ширине лепестка; у более мощных и долгоживущих лепестков обычно более одного пучка. Автор указывает на необходимость изучения иннервации лепестков в сравнении с их внешними параметрами и долговечностью. Очень похожих взглядов на морфологические особенности элементов околоцветника придерживаются и другие авторы (Endress, 1994; Endress, Matthews, 2012). Некоторые авторы также отмечали, что трех- и многопучковые лепестки чаще всего быстро растущие (и, следовательно, выполняют защитную функцию) и с широким основанием (Henslow, 1890; Ronse De Craene, 2007, 2008). Сходным образом, по S. Carlquist, число пучков в тычинках также соответствует их долговечности и толщине тычиночной нити (которые, в свою очередь, зависят от особенностей опыления). При этом известны эволюционные переходы как от широких тычинок к узким, так и от узких к широким. Поскольку строение плода эволюционно лабильно, иннервация гинецея также быстро меняется в эволюции. Таким образом, S. Carlquist (1969) единственной причиной имеющегося морфологического разнообразия цветков считает их соответствие биологическим особенностям и адаптациям тех или иных видов. Высокая изменчивость способов опыления и распространения семян автоматически ведет к столь же частым морфологическим перестройкам, затрагивающим одновременно все ткани цветка.

История изучения васкулярной анатомии цветка

Наиболее полный критический обзор истории изучения васкулатуры цветка сделан V. Puri (1951). Хотя несколько важных работ с использованием данных по проводящей системе цветка было выполнено и ранее, начало флоральной васкулярной анатомии как отдельного фундаментального научного направления было положено P. van Tieghem (1868) в его детальном обзоре о структуре пестиков. Работа была выполнена в очень короткие сроки в ответ на конкурс проведения исследования на данную тему, объявленный в 1866 г. Парижской Академией наук. P. van Tieghem блестяще справился с решением поставленной задачи и получил объявленную Академией премию. Один из основных вопросов, поставленных на обсуждение, состоял в выявлении соотношения осевых и аппендикулярных структур в составе пестика, находящегося на верхушке цветка. С учетом данных о ходе проводящих пучков была показана аппендикулярная природа плодолистиков. Как отмечает А. Л. Тахтаджян (1964), хотя P. van Tieghem указал на то, каким образом можно различить ткани бокала нижней завязи аппендикулярного и осевого происхождения на основании данных васкулярной анатомии, обоснованные примеры завязей второго типа были описаны лишь в XX в. (Smith, Smith, 1942). Разработка основ васкулярной анатомии цветка была продолжена G. Henslow (1888, 1890), который рассматривал три уровня морфологических исследований, необходимые для понимания структуры растения: морфология дефинитивных структур, их морфогенез и строение проводящей системы. G. Henslow (1890) провел сравнительное исследование проводящей системы цветка большого числа видов из различных семейств покрытосеменных и предложил ее интерпретацию и эволюционные тренды. При этом он формулировал выявленные им закономерности гораздо менее

строго и подразумевал гораздо бóльшую лабильность анатомии и морфологии цветка (основанную на известном их разнообразии), чем более поздние авторы — сторонники концепции васкулярного консерватизма (например, Eames, 1931). Также G. Henslow (1888) ввел основные принципы описания изменчивости строения цветка (как его элементов, так и пучков): число, расположение, когезия, адгезия (= аднация) и форма. При этом предковым состоянием он считал свободное расположение элементов, которое может быть также достигнуто при реверсии: разделение элементов, противоположное когезии, автор называл диализом (dialysis), а противоположное адгезии — разрывом (solution) (Henslow, 1888), при этом адгезию полагал более продвинутым состоянием, чем когезия и оба этих явления связывал с энтомофилией. Он впервые провозгласил возможность отставания васкулярной системы в ее эволюционном изменении по сравнению с внешним строением органа. Он отмечал, что даже при полном исчезновении органа в некоторых случаях наблюдается принадлежащий ему проводящий пучок, который исчезает лишь позднее. G. Henslow (1888, 1890) привел ряд причин, препятствующих использованию такого признака, как инвертированность проводящих пучков, в качестве единственного критерия вентральных пучков плодолистиков.

В отличие от G. Henslow и P. van Tieghem, которые стояли у истоков положения о васкулярном консерватизме, P. Grélot (1897), а вслед за ним и ряд других авторов предлагали рассматривать проводящие ткани с физиологической точки зрения, т. е. как изменяющиеся соответственно нуждам иннервируемых ими органов и, следовательно, одновременно с ними. Фундаментальная работа P. Grélot (1897) содержит данные о васкулатуре 88 видов из 17 семейств «спайнолепестных бикарпеллятных» двудольных, которые стали основой для критического анализа васкулярного метода. Автор указывает на продуктивность сравнения васкулатуры частей цветка и вегетативных листьев как в структурно-функциональном, так и в морфогенетическом аспектах. Он рассматривает вопрос об относительном порядке развития тяжей прокамбия и дифференциации проводящих элементов ксилемы. A. S. Horne (1914), изучивший большое число видов двудольных, заключил, что отдельные признаки проводящей системы не имеют филогенетического значения, однако особенности васкулатуры могут быть полезны в интерпретации морфологического происхождения частей цветка (Horne, 1909), при этом их использование требует предельной осторожности.

Б. М. Козо-Полянский (1936) полагал, что анатомические структуры обладают относительной консервативностью, и рассмотрение проводящей системы как «скелета» растения может давать хорошие результаты с высокой степенью достоверности. Однако следует считаться с возможностью появления в ней «перестроек» и «новообразований», являющихся причиной «физиологизма скелета» (Козо-Полянский, 1926; Kozo-Poljanski, 1936). Следует отметить, что такая позиция долгое время не получала поддержки и была возрождена значительно позднее (Carlquist, 1969). Одним из наиболее убежденных приверженцев васкулярного консерватизма был A. J. Eames (1931, 1951). Кроме того, сходных взглядов придерживалась A. Arber (1913, 1915) на ранних этапах своих исследований (см. также: Puri, 1951; Schmid, 1972b). В своих более поздних работах A. Arber (1933a, b) изменила свое мнение: на основании многочисленных примеров она сделала вывод о том, что исчезновение проводящих пучков происходит в эволюции одновременно или даже быстрее, чем редукция иннервируемых ими частей растения, и, следовательно, консерватизма проводящих пучков не существует. Отрицая концепцию васкулярного консерватизма, A. Arber, однако, признавала, что изучение «общей схемы» проводящей системы может быть полезно для выявления направлений эволюции тех или иных

групп (Arber, 1933a) и предлагала анализировать морфологию отдельно от филогении (Arber, 1937; Puri, 1951).

A. Arber (1950; см. также: Первухина, 1970) разработала представления о том, что филлом является не отдельным типом органа растения, а особым вариантом побега (partial-shoot). Вследствие этого разные филломы имеют различное происхождение. По всей видимости, в рамках этой теории гомологизация филломов цветка друг с другом и с вегетативными листьями вообще неправомерна, поскольку все они одинаково близки друг другу и побегу. A. Arber указывает на отсутствие четких отличий между побегом и листом; как следует из ее представлений, строение проводящей системы различных частей цветка не может быть свидетельством их «аксиальной» или «аппендикулярной» природы.

V. Puri (1951) обобщил фактический материал и различные интерпретации васкулатуры цветка, появившиеся ко времени написания его обзора. В качестве типичного цветка для сравнения с реальными случаями он предлагает рассматривать пентамерный пентациклический цветок (т. е. с двумя кругами андроцея), в котором каждый чашелистик иннервируется тремя отходящими от стелы цветоложа следами, лепесток и тычинка — единственным следом, а плодолистик — входящими отдельно дорсальным и двумя вентральными пучками. Выше отхождения следов может находиться остаточная ткань стелы. Описанная иннервация органов цветка, по V. Puri, является наиболее распространенной среди покрытосеменных растений. В таком «типичном» цветке отсутствуют когезия и аднация, т. е. не наблюдается объединения пучков. При специализации цветка его части претерпевают различные преобразования, которые могут отражаться на его васкулярной системе в большей или меньшей степени. Большое разнообразие эволюционных преобразований строения цветка вместе с его проводящей системой можно, согласно V. Puri (1951, 1962b), свести к следующим модусам: 1) р е д у к ц и и (уменьшение числа элементов), 2) амплификации (увеличение числа элементов), 3) когезии и 4) аднации. Уменьшение числа пучков (1, р е д у к ц и я) может происходить в результате исчезновения органа, либо исчезновения его васкулатуры или слияния с другими пучками. При полном исчезновении круга органов нередко теряются все следы их наличия, в том числе и соответствующие проводящие пучки. Однако в некоторых случаях в цветоложе обнаруживаются слепо оканчивающиеся пучки, не иннервирующие никакие органы. Чаще их трактуют как свидетельство редукции органов, хотя логически они могут оказаться и результатом амплификации пучков. Об а м п л и ф и к а ц и и пучков (2) говорят в том случае, если обнаруживают в каком-либо органе необычно большое их число (помимо случаев ветвления пучков этого органа). Слияние элементов цветка (3, к о г е з и я) чаще всего происходит в пределах одного круга; при этом число пучков в этом круге может значительно измениться. Особенно серьезные изменения происходят в васкулатуре ценокарпного гинецея. Самым частым случаем когезии является объединение маргинальных (= вентральных) пучков плодолистиков (гомо- или гетерокарпеллятные пучки, по: Eyde, Tseng, 1971). Объединение пучков может также происходить между соседними кругами органов (4, а д н а ц и я), если пучки оказываются расположенными близко друг к другу, радиально или тангентально. Когезия и аднация могут происходить как только в основании органов, так и на всем их протяжении. V. Puri (1962b) приводит несколько примеров того, как васкулярная анатомия цветка удачно применялась в целях систематики некоторых родов и семейств двудольных. Автор предлагает использовать данные этого типа для установления родства между семействами и выявления порядков. Вместе с тем отмечается, что в некоторых таксонах васкулатура цветка не имеет никакой таксономической значимости (Puri, 1962b).

В качестве доказательств существования васкулярного консерватизма рассматриваются примеры, относящиеся к следующим группам: сравнение с вегетативными органами (имеющими консервативную анатомию), когезия и аднация, особенностям прохождения пучков и наличию слепо оканчивающихся пучков утраченных органов. Хотя в целом считается, что пучок не может существовать, не иннервируя какой-либо орган, основание пучка любого органа проходит через кортекс цветоложа, не иннервируя его, что, по мнению автора, говорит о существовании рудиментарных пучков. Отмечается также, что обычно индивидуальная природа органа, участвующего в срастании с другими органами, отражена в его иннервации, однако известны случаи формирования единой сети пучков (Puri, 1951).

Несмотря на то что положение о консерватизме проводящей системы ставится под сомнение, васкулатура является важным анатомическим признаком, позволяющим во многих случаях провести соответствия и установить черты сходства между теми или иными структурами (Puri, 1951, 1962b). Как считает V. Puri (1962a), изучая признаки васкулатуры, мы имеем дело со структурами в определенный момент времени, поэтому заключения о «предковом состоянии», а также о примитивности и продвинутости тех или иных признаков мы делаем лишь умозрительно. При этом мы руководствуемся набором модусов преобразования структур, которые также нельзя наблюдать во времени и можно лишь предполагать. Невозможно установить эмпирическим путем сам факт этих преобразований, а главное, их направленность. Соответственно суждения о степени относительной древности таксонов, сделанные на основе этих признаков, есть не более чем гипотезы, основанные на общих предположениях о способах и направлениях преобразования структур (Puri, 1962a). V. Puri (1951) приходит к выводу, что хотя число и расположение пучков в цветке может в какой-то степени меняться по физиологическим причинам, общий план строения васкулярной системы остается постоянным. По V. Puri (1951), развитие пучков связано с развитием органов, но после формирования пучки приобретают значительную автономию, поскольку не связаны напрямую с внешней средой. Благодаря этому во многих случаях васкулатура цветка как единое целое помогает установить истинную природу органа, но применять этот метод следует с осторожностью. В частности, использование васкулярной анатомии не помогает в решении вопросов о природе нижней завязи (Puri, 1951, 1952a). В целом V. Puri является «умеренным» сторонником принципа васкулярного консерватизма, признающим наличие множества факторов, приводящих к отклонениям от этого правила.

В отношении изучения нижней завязи G. E. Douglas (1944, 1957) пришла к противоположному выводу. На основании обзора работ по этой теме она заключает, что васкулярная анатомия при использовании в сравнительных исследованиях является наиболее ценным инструментом для реконструкции родственных связей растений, в том числе для установления природы стенки нижней завязи (Замятнин, 1951; Тахтаджян, 1964). Свое несогласие со скептицизмом V. Puri относительно этого вопроса выражает также Г. А. Комар (1972). Васкулатура цветка используется Н. В. Первухиной (1953, 1962) для выяснения морфологической природы завязи в сем. *Apiaceae*, которая частично соглашается с выводами G. E. Douglas и частично с критикой V. Puri (Первухина, 1962).

Развитие теломной теории, основоположником которой является W. Zimmerman (1930), сыграло огромную роль в обсуждении проблемы возникновения и эволюции цветка и соответственно имеет непосредственное отношение к вопросу об эволюционном значении признаков васкулатуры. Развернутое критическое обсуждение взглядов сторонников теломной теории дано Н. В. Первухиной (1970). Согласно теломной теории, свойственная псилофитам организация тела растения

является исходной для всех высших растений, и все более сложные органы являются видоизмененными системами теломов. Цветок, по W. Zimmermann (1930), является смешанным синтеломом, т. е. результатом слияния нескольких стерильных теломов и теломов, несущих спорангии. Васкулярная система цветка рассматривается как след системы теломов, составляющих цветок. Формирование цветка в эволюции происходило параллельно формированию вегетативного побега, что делает невозможным гомологизацию частей цветка с частями вегетативного побега. В частности, в рамках теломной теории невозможно описание элементов цветка как специализированных листьев (филломов), а самого цветка — как метаморфизированного вегетативного побега (Первухина, 1970).

R. Melville (1960, 1962, 1963) на основе концепции васкулярного консерватизма создал оригинальную теорию происхождения цветка покрытосеменных — теорию гонофилла. Он полагал, что цветок возник в эволюции высших растений непосредственно из репродуктивных структур теломных форм с терминальными спорангиями наподобие псилофитов. В процессе преобразований их осевых систем появился гонофилл — лист с расположенной на нем (т. е. эпифилльной) дихотомически ветвящейся ветвью, несущей терминальные спорангии. Гонофилл, по R. Melville, является исходной структурой для формирования всех типов фертильных частей цветка. Васкулярную систему современных цветков автор интерпретирует как стелы теломов, которые сохраняют исходное расположение при различных преобразованиях (в том числе слиянии) частей растения, и потому отражают предковое строение побеговой системы растения. В этом теория гонофилла очень близка к теломной теории. В частности, R. Melville (1962) предлагает два принципиально разных пути формирования ценокарпного гинецея. В первом случае каждый гонофилл формирует один плодолистик путем заворачивания листовой части на вентральную сторону и заключения в нее ветви со спорангиями (которые становятся семязачатками). При этом фертильная ветвь редуцируется до однажды разветвленной оси, стелы разветвлений которой становятся двумя вентральными пучками плодолистика. Вследствие этого при дальнейшей редукции фертильной оси и утрате ее разветвления вентральный пучок оказывается расположенным на радиусе гнезда завязи, т. е. гомокарпеллятно. Во втором случае гонофиллы в двух соседних кругах (чередующиеся друг с другом) дифференцируются таким образом, что у внешних исчезает фертильная ветвь, а у внутренних — листовая часть. Формирование завязи происходит путем слияния обоих кругов гонофиллов, и стелы внутренних гонофиллов (лишенных листовой части) становятся вентральными пучками. В этом случае при редукции каждого внутреннего гонофилла до единственной оси вентральный пучок расположен между двумя внешними гонофиллами, образующими стенку завязи, т. е. гетерокарпеллятно (Melville, 1962; Тихомиров, 1965). Таким образом, согласно взглядам R. Melville, васкулярная система растения обладает абсолютным консерватизмом, и в ней не происходит тех преобразований, которые полагались более ранними авторами (Eames, 1931; Puri, 1951). В свете этих представлений гомо- и гетерокарпеллятное расположение вентральных пучков приобретает совершенно иной смысл. В. Н. Тихомиров (1965) справедливо отмечает, что теория R. Melville «ограничивается формальным выведением одного типа строения из другого», и по этой и другим причинам высказывает сомнения в ее приемлемости.

Заслуживает внимание рассуждение R. Melville в его более поздней работе (1969) о вариабельности некоторых признаков васкулатуры и закономерностях ее эволюции. По предположению автора, после того как в эволюции цветка предков *Magnoliaceae* произошло объединение вентральной части плодолистика с осью

цветка, латеральные пучки плодолистика стали отходить непосредственно от кортикальной системы гинофора, а не от дорсального пучка плодолистика. Это произошло, как предполагает автор, по причине того, что пучки, являясь путями передвижения метаболитов, имеют тенденцию пролегать наиболее коротким путем, вследствие чего крупный поток захватывает более мелкий.

Изучение последовательных стадий развития васкулярной системы цветка

Многие авторы указывали на необходимость совмещать анатомические исследования с морфогенетическими (Grélot, 1897; Puri, 1951). Согласно H. Bancroft (1935), «изучать васкулатуру следует на полной серии стадий развития». Ряд важных работ в этой области был выполнен во второй половине XX в. Авторы соответствующих работ преподносят свои результаты как серьезные доводы против существования васкулярного консерватизма. Развиваются представления о том, что прокамбиальные тяжи дифференцируются в результате заложения примордия, а также в ответ на увеличение размера примордия (Singh, Sattler, 1972; Singh, Jain, 1975; Sharma, Singh, 1980). Эта гипотеза допускает возможность заложения примордия без дифференциации проводящего пучка, что согласуется со многими примерами (и считается противоречащей концепции васкулярного консерватизма — Cheung, Sattler, 1967). С другой стороны, дифференциация прокамбиального тяжа может происходить не только в результате заложения примордия: дополнительные тяжи могут появляться на более поздних стадиях при разрастании частей цветка, вследствие которого расстояние между первичными тяжами увеличивается и достигает определенного порогового значения (Singh, Sattler, 1972). Полученные результаты противоречат идее наличия рудиментарных пучков и находятся в согласии с представлениями S. Carlquist (1969) о полном соответствии между внешними параметрами органа и степенью развитости его проводящего пучка. Показано, что дифференциация прокамбия может происходить как значительно после, так и до поднятия соответствующего примордия над окружающими клетками (Boke, 1948, 1949; Cheung, Sattler, 1967; Kaplan, 1968; Kaul, 1968; Singh, Jain, 1975; Sharma, Singh, 1980).

Роль васкулярной анатомии в развитии структурной ботаники

Пик использования васкулярной анатомии в целях установления филогенетической близости таксонов и гомологии структур цветка пришелся на 40—60-е годы XX в. Этот период можно считать расцветом концепции васкулярного консерватизма, которая безоговорочно принималась подавляющим большинством исследователей. Начиная с конца 1960-х годов активно формировалось понимание множественности факторов, влияющих на строение проводящей системы. Появились первые экспериментальные подтверждения этой гипотезы. В результате в представлении авторов о границах применимости васкулярной анатомии цветка произошел возврат к взглядам, которые разделяли многие ученые начала XX в., когда проводящая система считалась не менее вариабельной, чем другие структуры, и была лишь одним из параметров, принимавшихся во внимание при сравнительном анализе. В целом данные васкулярной анатомии сыграли огромную роль в становлении эволюционной морфологии цветка (Endress et al., 2000). Многие гипотезы,

обоснованные с учетом данных по васкулатуре, в настоящее время не принимаются большинством ученых, однако подвергаемые ныне критике работы (например, Saunders, 1925) имели большое значение для развития ботаники, так как их появление стимулировало дальнейшие исследования. Замечательным примером может служить диссертация N. W. Uhl (1947), в которой на основании данных по васкулатуре обосновывается идея о том, что так называемые цветки Helobiae (= Alismatidae) — на самом деле псевдантии из однополых элементарных цветков. Эта работа никогда не была опубликована (а ее автор в дальнейшем занималась пальмами и сейчас является одним из классиков в этой области). Тем не менее она была одним из отправных пунктов для серии блестящих морфологических исследований R. Sattler, U. Posluszny, V. Singh, W. A. Charlton, P. B. Tomlinson (см. обзор: Posluszny, Charlton, 1993).

Примеры изучения васкулатуры цветка и ее интерпретации

R. Eyde (1967) сообщает, что при синкарпной нижней завязи высока степень срастания элементов цветка, и имеется возможность для объединения проводящих пучков различных органов: например, слияние вентральных пучков плодолистиков (гомо-, гетерокарпеллятное, единый анастомозирующий комплекс или единый вентральный пучок) и слияние дорсальных пучков с периферическими пучками (т. е. пучками андроцея и околоцветника). Изучая васкулярную анатомию цветка видов рода *Cornus* (*Cornaceae*), R. Eyde (1967) выявил необычное положение пучков, питающих семязачатки: они появляются из стенки завязи напротив септ, при этом в центре цветка, т. е. в вентральном положении, проводящие пучки отсутствуют. Такое строение не дает возможности указать, какие пучки следует считать вентральными. R. Eyde предложил четыре гипотезы, объясняющие это положение, но ни одна из них не получила четких подтверждений. Таким образом, происхождение пучков в цветке не всегда может быть точно установлено, и проведение гомологий нередко сильно затруднено. Проблемным в отношении классификации пучков таксоном является сем. *Magnoliaceae*, у представителей которого пучок, определяемый как вентральный (однако см.: Melville, 1963), не имеет непосредственной связи с пучками плаценты (Canright, 1960). Имеются и другие сходные примеры (Eames, 1931; Eyde, 1963; Sterling, 1964).

R. Eyde и C. Tseng (1971) считали объединение пучков внешних элементов цветка с дорсальными пучками плодолистиков, а также объединение вентральных пучков друг с другом одним из основных направлений в эволюции цветка сем. *Araliaceae*. Эта закономерность согласуется с принятым *a priori* в их работе постулатом о вторичности димерного гинецея в данном семействе. На основании сравнительного анализа васкулатуры цветка авторы делают вывод о примитивности видов с умеренно полимерными цветками. Позднее взгляды на эволюцию цветка в этом семействе были пересмотрены, в связи с чем было выдвинуто предположение о равновероятном объединении и обособлении проводящих пучков цветка в эволюции сем. *Araliaceae* (Нуралиев и др., 2009; Nuraliev et al., 2011).

Изучая разнообразие организации вентральных пучков у различных представителей *Araliaceae*, R. Eyde и C. Tseng (1971) заключают, что причинами вариаций строения вентральной системы цветка являются генетические преобразования направления дифференциации проводящих тканей. При этом примитивным для семейства *Araliaceae* (как и для покрытосеменных в целом) является акропетальное заложение прокамбия, которое в разных эволюционных линиях тем или иным образом сменялось базипетальным. При акропетальном заложении образуются гете-

рокарпеллятные пучки, а при базипетальном — гомокарпеллятные, поскольку в последнем случае они начинают развиваться от семязачатков. При двунаправленном заложении в месте перехода гетерокарпеллятных пучков в гомокарпеллятные неминуемо образуется зона асимметричного расположения или анастомозов. Эта интересная гипотеза остается умозрительной в силу отсутствия прямых данных о направлении дифференциации тяжей прокамбия у представителей *Araliaceae*. Получение таких данных позволит тестировать эту гипотезу.

R. Eyde (1981) описывает высокое разнообразие васкулатуры цветка в роде *Ludwigia* и у других представителей сем. *Onagraceae*, которое частично связывает с различием в общем плане строения цветка и в его размерных характеристиках, с функциональными особенностями пучков в цветках и плодах, а также с особенностями морфогенеза, включая порядок заложения примордиев и предположительные направления и время действия градиентов ауксина, вдоль которых дифференцируются пучки. Источниками ауксина, по мнению автора, являются примордии с дистальной стороны градиента и заложившиеся, но еще дифференцирующиеся проводящие пучки с проксимальной; это может являться причиной разнонаправленного развития пучков. Остальные признаки васкулатуры R. Eyde полагает «наследием предкового состояния».

При изучении цветков представителей сем. *Nyssaceae* R. Eyde (1963) обнаружил существенную внутривидовую изменчивость в строении васкулярной системы нижней завязи у *Nyssa sylvatica*. Эта изменчивость наблюдается даже в пределах одного и того же цветка, что приводит к асимметрии в прохождении пучков в стенке завязи. Появление новых пучков в вентральной системе активно продолжается при созревании плода. У этого вида встречаются одно- и двугнездные плоды. Автор обнаружил в одногнездных плодах слепо оканчивающиеся пучки гинецея, которые он интерпретирует как рудименты васкулатуры второго (отсутствующего) плодолистика. Также им были обнаружены такие рудименты в одногнездной завязи *N. aquatica* и *N. ogeche*. Характер иннервации чашелистиков, лепестков и тычинок у видов *Nyssa* скоррелирован с их размерами (Eyde, 1963).

D. R. Kaplan (1967), изучая природу завязи *Downingia bacigalupii* (*Lobeliaceae*), пришел к выводу, что сформированная проводящая система отражает особенности процессов роста органов цветка, а именно их последовательность и интенсивность. Следовательно, васкулатура не является простым зеркалом предкового состояния флоральной морфологии. Автор предлагает наряду с васкулярной анатомией применять сравнительную морфологию, данные развития и гистогенеза цветка.

B. A. Hall (1954) сообщает о высокой вариабельности признаков васкулатуры цветка *Acer negundo* (*Aceraceae*). Кроме того, при изучении аномальных по числу и составу элементов цветков он не обнаружил рудиментарных пучков, которые, согласно принципу васкулярного консерватизма, должны были бы соответствовать утраченным элементам. Автор заключил, что васкулярная система не более и не менее консервативна, чем другие признаки растения. Также он отмечает, что степень консервативности того или иного признака, в том числе васкулярного, может варьировать от группы к группе. С другой стороны, ранее тот же автор (Hall, 1951) на основании данных васкулатуры цветка расположил несколько видов рода *Acer* в единый «филогенетический редукционный ряд», который согласуется с другими морфологическими особенностями цветков и соцветий.

Сходные с B. A. Hall (1954) результаты получила A. M. Wilkinson (1944), обнаружившая крайне высокое разнообразие васкулатуры цветка в роде *Cornus* (*Cornaceae*), сочетающееся с сильным сходством в общем плане строения цветка. Различия в васкулатуре затрагивают особенности иннервации чашечки, венчика, плодо-

листиков и семязачатков. На основании анализа этого разнообразия автор строит предположение о плане строения и анатомии предкового для всего рода *Cornus* цветка, полагая степень васкуляризованности частей цветка ныне живущих видов индикатором числа и размеров соответствующих элементов цветка у предковых форм. A. M. Wilkinson выражает свое несогласие с E. Martel (1908), который полагал чашечку *Cornus* прямым продолжением цветоложа (которое, по его мнению, покрывает завязь снаружи) на основании их гистологического сходства. Соответственно E. Martel интерпретировал разделение внешнего круга пучков завязи и пучков плодолистиков как разделение цветоложа и гинецея.

В ряде работ (Philipson, 1967, 1970; Philipson, Stone, 1980) обсуждается разнообразие признаков васкулатуры цветка в порядке *Apiales* и в сближаемых с ним таксонах в контексте морфологической и филогенетической близости их представителей. В частности (Philipson, 1967), сравнивается общий план строения проводящей системы *Griselinia* и различных представителей семейств *Cornaceae*, *Araliaceae* и *Escalloniaceae*. Сделан вывод о том, что в силу частичного сходства с каждым из этих семейств этот род невозможно включить ни в одно из них. Род *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980) на основании комплекса анатомических признаков выделяется в сем. *Aralidiaceae*.

R. B. Kaul (1967a, b), изучивший анатомию цветка у ряда представителей порядка *Alismatales*, заключил, что эволюционные изменения общего плана строения цветка, а именно уменьшение числа тычинок и плодолистиков и укорочение цветоложа, сопровождались соответствующими редукциями в проводящей системе. Другими словами, в данном примере не обнаруживается рудиментарных пучков утраченных структур.

S. C. Tucker (1961), высказавшая предположение о влиянии тяжей прокамбия на расположение примордиев элементов цветка (см. выше), также развивала идею зависимости дифференциации самих прокамбиальных тяжей от окружающих структур, что является, по ее мнению, причиной различий в иннервации семязачатков, сформировавшихся в разное время в ходе морфогенеза. Она также считала неодновременность заложения примордиев возможным механизмом образования стволовых пучков андроцея при центрифугальном заложении тычинок, расположенных в пучках (Tucker, 1975). N. G. Dengler (1972) выдвинула предположение о «контроле развития прокамбия такими факторами, как положение на флоральном апексе и близость других прокамбиальных тяжей». В свою очередь, положение новых примордиев элементов цветка находится, по ее мнению, под влиянием расположенных поблизости прокамбиальных тяжей заложившихся ранее филломов.

H. Tobe (1980) на основании изучения иннервации чашечки в родстве *Clematis* (*Ranunculaceae*) заключил, что степень объединения пучков чашелистиков связана с положением чашелистиков в бутоне.

R. Sattler с соавт. неоднократно отмечали, что особенности иннервации тех или иных частей растения далеко не всегда говорят об их морфологической природе. Например, у представителей рода *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) обнаружено сходное строение проводящей системы в месте отхождения мутовки листьев от стебля (т. е. в узле) и в месте отхождения боковых «перышек» от рахиса листа: в обоих случаях в каждую из боковых структур отходит один след без образования лакуны (Rutishauser, Sattler, 1989). Впрочем, род *Utricularia* является аберрантным в морфологическом отношении таксоном, и такой пример не следует воспринимать как довод против васкулярного метода. Скорее, наоборот, упомянутые выше данные являются одним из важных доказательств «размывания» границ между основными органами растения у *Utricularia*, которое обосновывают авторы. У растений с му-

товчатым листорасположением известны разные способы иннервации листьев: наряду с иннервацией каждого листа одним листовым следом описано отхождение как двух следов к одному листу, так и наоборот — иннервация двух листьев одним следом, который ветвится перед входом в листья. Такое разнообразие встречается в пределах одной мутовки (Rutishauser, Sattler, 1987). У *Basella rubra* (*Basellaceae*) в гинецее из трех плодолистиков имеется единственный семязачаток, занимающий центральное положение. Он иннервируется пучком, образующимся в результате слияния симметричных ветвей всех шести пучков гинецея (относящихся к трем плодолистикам) — трех главных и трех дополнительных (Sattler, Lacroix, 1988). При такой иннервации семязачатка затруднительно выделить пучок или пучки, соответствующие вентральным пучкам гинецея. По мнению R. Sattler (1978), васкулатура, так же как и наличие промежуточных форм, не обязательно является достоверным индикатором срастания частей растения.

D. W. Stevenson и S. J. Owens (1978), изучая строение цветка *Gibasis venustula* (*Commelinaceae*), предприняли попытку выявить связь между особенностями строения и развития проводящих пучков андроцея и гинецея и выполняемыми этими пучками функциями. Авторы связывают раннее развитие ситовидных элементов в тычинках (см. также: Schmid, 1976; Hardy, Stevenson, 2000) с формированием спорогенной ткани и пыльцы, поскольку этот процесс требует притока питательных веществ. Аналогично в гинецее ситовидные элементы дорсального пучка развиваются в связи с формированием рыльца и столбика, для тканей которых характерна высокая метаболическая активность. Низкое число трахеид в тычинках и гинецее бутона, по мнению авторов, отражает ослабленную транспирацию в условиях повышенной влажности в плотно закрытом бутоне. В семязачатках как ксилема, так и флоэма развиваются поздно, синхронизированно с развитием самих этих органов (Stevenson, Owens, 1978). R. Schmid (1976) отмечает, что слабое развитие ксилемы в тычиночных нитях может быть связано с их быстрым удлинением при распускании цветка, поскольку трахеиды не способны к растяжению. Наличие увеличенного количества проводящих тканей в связнике он объясняет их участием в предохранении пыльника от преждевременного вскрывания, и находит морфогенетические причины мезархного развития тканей в пучках тычинок. R. Schmid (1976) заключает, что строение пучков, как и других структур, имеет функциональную основу, но признает, что экспериментальные свидетельства этих взаимосвязей ограничены. Более поздние исследования показывают, что сильное развитие проводящих пучков или их ксилемной части в отдельных частях цветка (например, под рыльцем у *Arabidopsis*) может быть результатом влияния высоких концентраций ауксина на ранних стадиях морфогенеза (Aloni et al., 2006).

Всестороннее анатомическое исследование цветков представителей сем. *Phytolaccaceae* (Волгин, 1986) позволило выяснить, что у видов с мономерным гинецеем в ходе эволюции произошла редукция числа плодолистиков от нескольких до одного, причем исходным типом гинецея в этом семействе является полимерный синкарпный. При этом редукция происходила не постепенно, а в результате сальтации, приведшей к тому, что на месте нескольких плодолистиков стал закладываться один. В итоге от полимерного гинецея произошел истинно мономерный.

Сопоставление проводящей системы цветка представителей различных подсемейств *Cactaceae* (Volgin, 1988) позволило реконструировать эволюцию морфологии цветка в этом семействе. Показано, что рекуррентные пучки оси цветка, возникшие в результате формирования нижней завязи путем инвагинации цветоложа и выявляющиеся у примитивных представителей семейства, у более продвинутых исчезают благодаря сокращению пути «доставки» питательных веществ к семяза-

чаткам посредством анастомозов между восходящими пучками цветоложа и вентральными пучками плодолистиков. Таким образом, у *Cactaceae* наблюдается редукция петель проводящих пучков в цветоложе, что ведет к рационализации проводящей системы цветка. Этот пример показывает, что строение проводящей системы зависит как от его предкового состояния, так и от выполняемых ее составляющими функций. Проводящие пучки могут, но не обязаны свидетельствовать о каких-либо утраченных структурах. В этом и состоит ограничение применимости принципа васкулярного консерватизма.

У *Podophyllum peltatum* (*Berberidaceae*) в единственном плодолистике имеется комплекс вентральных пучков, питающих семязачатки, а также расположенные внутрь от вентральных (т. е. «вентральнее» их) парные медуллярные пучки. Предполагается, что медуллярные пучки могут являться вентральными пучками редуцированного второго плодолистика (DeMaggio, Wilson, 1986). Следует, однако, отметить, что интерпретация гинецея барбарисовых как мономерного или псевдомономерного — один из наиболее сложных вопросов морфологии цветка (Chapman, 1936; Terabayashi, 1983; Барыкина, Чубатова, 1985; Endress, 1995; Меликян, Черных, 1997, 1998). В сем. *Cunoniaceae* у некоторых представителей также имеется более двух пучков плодолистиков в вентральном положении, не все из которых участвуют в иннервации семязачатков (Dickison, 1975), но у этих видов, в отличие от *Podophyllum peltatum*, все пучки группы интерпретируется как вентральные. Кроме того, у некоторых других *Cunoniaceae* вся вентральная система гинецея из четырех плодолистиков объединена в единственный центральный пучок. Это сравнимо с ситуацией *Basella* (Sattler, Lacroix, 1988; см. выше).

L. P. Ronse De Craene и E. F. Smets (1992, см. также: 1987, 1993) установили корреляцию между комплексным характером полиандрии, т. е. заложением тычинок на общих примордиях, и наличием стволовых пучков тычинок, а также отсутствием гипантия (при наличии гипантия пучки тычинок объединяются в крупные пучки вместе с пучками околоцветника). При наличии общего кольцевого примордия андроцея стволовые пучки не выявляются. По мнению авторов, этот факт подтверждает необходимость с осторожностью использовать васкулярную анатомию, поскольку происхождение проводящих пучков эволюционирует соответственно особенностям развития частей цветка. Сходное строение васкулярной системы может являться как следствием филогенетической близости таксонов, так и результатом конвергенции. Это, однако, не приуменьшает значения васкулярной анатомии, а лишь свидетельствует о важности ее использования в комплексе с другими методами. Эти же авторы (Ronse De Craene, Smets, 1993) указывают на наличие у полимерных цветков васкулатуры особого типа, состоящей из так называемых аксиальной и кортикальной систем. Они входят в цветок независимо либо образуют в цветоложе плексус. Аксиальная система иннервирует околоцветник и хотя бы часть тычинок, кортикальная — гинецей и остальные тычинки.

По мнению M. H. G. Gustafsson (1995), характер иннервации лепестков является важным признаком, характеризующим таксоны высокого ранга в пределах группы asterids. Как считает автор, такой признак, как наличие латеральных пучков, входящих в лепесток независимо от медианного, является уникальным свойством семейств *Asteraceae*, *Calyceraceae*, *Goodeniaceae* и *Menyanthaceae* и не встречается ни в одном другом семействе этой группы. Мнению M. H. G. Gustafsson соответствует обзор J. Kårehed (2003), согласно которому число жилок в лепестке (без указания числа лепестковых следов) является важным признаком, характеризующим семейства порядка *Apiales* и разделяющим их на две группы. С другой стороны, исследования разнообразия васкулатуры цветка в различных

группах asterids (например, Nuraliev et al., 2011) ставят под сомнение эти обобщения.

В ходе изучения анатомии цветка ряда азиатских видов рода *Schefflera* s. l. (*Araliaceae*) было выявлено значительное разнообразие в строении васкулярной системы, в том числе среди видов с одинаковым планом строения цветка (Нуралиев и др., 2009; Nuraliev et al., 2011), что согласуется с результатами изучения видов *Acer* (Hall, 1954), *Cornus* (Wilkinson, 1944) и *Myrtaceae* (Schmid, 1972a, b, c). Наиболее серьезные различия между видами *Schefflera* наблюдаются в области вентральной системы пучков (т. е. в иннервации семязачатков) и в способе иннервации лепестков. Авторам не удалось обнаружить прямую связь этого разнообразия с филогенетическим положением изученных таксонов. Они объясняют особенности васкулатуры цветков исходя из их топографии и относительных размеров их частей. На основании данных васкулатуры предложена гипотеза о распределении потоков ауксинов в ходе развития цветков. Также было показано, что при полимеризации цветка в данной группе сем. *Araliaceae* происходит потеря индивидуальности иннервации как минимум некоторых типов элементов, и васкулярная система всего цветка становится неупорядоченной (Sokoloff et al., 2007; Нуралиев и др., 2009).

T. Deroin (2010) на основании анализа васкулатуры цветка выявил частичную пентамерию его кругов у *Magnolia decidua* (*Magnoliaceae*), что, по его мнению, существенно отличает этот вид от всех остальных представителей семейства. Ранее этот автор (Deroin, 1999) отмечал обусловленность некоторых признаков проводящей системы цветка особенностями процессов опыления и формирования плодов у *Annonaceae* и *Magnoliaceae*. При этом он признавал консервативность васкулярных признаков и находил в них подтверждение близкому родству этих двух семейств.

Признаки иннервации гинецея были использованы И. И. Шамровым и Н. С. Котельниковой (2011) для изучения его морфологии у *Coronaria flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*). По мнению авторов, для этого вида (обладающего верхней завязью) характерна центрально-осевая иннервация семязачатков с некоторыми изменениями, характерными для растений с нижней завязью.

М. В. Ремизова и И. Э. Локк (2012) провели сравнительный анализ васкулатуры соцветий 12 видов базальных однодольных из 9 родов и пришли к заключению, что выявленные межвидовые различия отражают размерные характеристики цветков и брактей и не связаны с филогенией таксонов. На основании особенностей васкулатуры авторы делают предположение о порядке разметки органов в изученных соцветиях. Также М. В. Ремизова с соавт. (Remizowa et al., 2010) изучили строение проводящей системы цветка нескольких видов рода *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) и обнаружили, что различия в организации проводящей системы отражают различия во внешнем строении цветка. Морфологическое своеобразие цветка *Maundia triglochinoides* (*Alismatales*), включающее ряд особенностей проводящей системы, подтвердило обоснованность отнесения этого вида к отдельному сем. *Maundiaceae* (Sokoloff et al., 2013).

Изучение анатомии цветка *Xyris grandis* (*Xyridaceae* — Remizowa et al., 2012) выявило редкую среди однодольных сложную иннервацию элементов околоцветника. Чашелистики этого вида имеют по одному пучку, а лепестки иннервированы тремя пучками, причем медианные и латеральные пучки имеют независимое происхождение. Число пучков в элементах околоцветника коррелирует с относительными размерами элементов: чашелистики не несут яркой окраски, имеют широкое основание и выполняют функцию защиты внутренних кругов цветка в бутоне; лепестки имеют узкое основание и являются наиболее крупными и заметными частя-

ми цветка. Сходный характер иннервации внутренних листочков околоцветника недавно обнаружен у *Fritillaria montana* (*Liliaceae* — Novikoff, Kazemirska, 2012).

C. R. Hardy с соавт. (Hardy et al., 2000), изучившие васкулатуру цветка *Dichorisandra thyrsiflora* (*Commelinaceae*), заключили, что особенности иннервации плодолистиков могут быть связаны как с функциональными, так и с филогенетическими причинами.

Работа L. S. Souto и D. M. T. Oliveira (2013) является сравнительно редким примером безоговорочного принятия принципа васкулярного консерватизма в современной науке. На основании данных по васкулатуре цветка авторы построили гипотезу об эволюции числа железок чашечки в сем. *Malpighiaceae*. В пентамерном цветке *Mascagnia cordifolia* в каждый чашелистик, имеющий парные железки, входит два латеральных пучка, а у единственного чашелистика без железок эти пучки отсутствуют, но соответствующие им пучки отходят в соседние с ним чашелистики (которые, таким образом, получают добавочные латеральные пучки). Авторы заключают, что такое строение свидетельствует о коннации «недостающих» железок с соседними чашелистиками. Это отличает изученный вид от других представителей семейства с тем же внешним строением чашечки, но имеющих по два латеральных пучка в каждом из пяти чашелистиков (включая чашелистик без железок), что свидетельствует, по мнению авторов, о полной редукции «недостающих» железок у последних. Авторы рассматривают данный пример как хорошую иллюстрацию того, что внешнее строение органов растения изменяется в эволюции быстрее, чем внутреннее. Они не делают попыток объяснить полученные результаты с точки зрения адаптивности структур (Carlquist, 1969) или сопоставить их с известными закономерностями развития васкулатуры (см. ниже).

Васкулярная система цветка как отражение процессов морфогенеза

Особенности процесса формирования проводящей системы в морфогенезе растения свидетельствуют о том, что ее структура тесно связана с функционированием растительных тканей. Считается, что тяжи прокамбия, из которых позже развиваются проводящие пучки, дифференцируются вблизи апекса побега (в том числе и цветка), следуя направлениям потоков ауксинов (Dengler, Kang, 2001; Aloni, 2004; Dengler, 2006; Scarpella et al., 2006, 2010; Scarpella, Helariutta, 2010; Sawchuk, Scarpella, 2013). При этом распределение и интенсивность потоков ауксинов играют ключевую роль и в определении позиций заложения примордиев (Reinhardt et al., 2000, 2003; Benková et al., 2003; Aloni et al., 2006; Cheng et al., 2006; Чуб, 2010). Согласно этим представлениям, заложение элементов цветка скоррелировано с появлением иннервирующих их проводящих пучков, поскольку регулируется одним и тем же механизмом. В процессе морфогенеза формирование направленных потоков ауксинов происходит в результате самоорганизации без генетического контроля со стороны участвующих в нем клеток и возможно даже в генетически гетерогенных тканях (Sachs, 1991; Vernoux et al., 2000; Чуб, 2010). С одной стороны, это исключает возможность прямого влияния «предкового состояния» цветка, которое гипотетически может быть отражено в генотипе растения, на строение его проводящей системы. С другой стороны, в данной модели важным для формирования проводящих пучков оказывается не дефинитивное строение цветка, а число и взаиморасположение примордиев или даже сайтов разметки (т. е. размеченных участков флоральной меристемы, на которых возникнут примордии), имеющихся в самом начале его развития. Из этого следует, что «лишние» пучки, традиционно трактую-

щиеся как «рудиментарные», могут являться индикаторами абластированных органов (т. е. не закладывающихся в онтогенезе, но работающих как источники ауксинов — Чуб, 2010) и могут не отражать степень развитости этих органов в филогенетическом прошлом того или иного таксона. Соответственно в рамках данной теории редукция органа вместе с пучком происходит лишь при полной потере органа, вместе с сайтом разметки. Наряду с этим известно множество примеров наличия в цветке или соцветии элементов, лишенных проводящих пучков, что, естественно, не означает, что примордии этих элементов не являются источниками позиционной информации — например, Remizowa et al. (2013). Следует отметить, что отличить абласт органа от его полного отсутствия традиционными морфолого-анатомическими методами невозможно ни на одной из стадий развития, поскольку процесс разметки (как и обозначение будущих прокамбиальных тяжей в цветоложе) происходит на молекулярном и физиологическом уровне до начала деления клеток примордиев. Полезным в данном случае оказывается разработанный В. В. Чубом (2010) фантомный анализ, основанный на изучении влияния органа на расположение окружающих его структур.

Сходные соображения были высказаны R. Schmid (1972b), который на основании соответствующих примеров полагал, что так называемые рудиментарные пучки чаще всего ассоциированы с примордиями, рано останавливающимися в развитии. Фактически это означает, что рудиментарные пучки являются индикаторами абортированных органов (см. также: Чуб, 2010). Понятие абласта R. Schmid не использовал в своих рассуждениях, хотя оно на тот момент уже было известно.

Прохождение пучков объединенными друг с другом на некотором протяжении (рассматривавшееся многими авторами как «когезия» и «аднация», т. е. объединение пучков в эволюционном смысле) объясняется в рамках данных представлений способностью равноценных потоков ауксинов сливаться в один в процессе морфогенеза. Такая интерпретация лишает слияние пучков филогенетического смысла. Развитие анастомозов между основными пучками происходит, как можно предположить, по аналогии с образованием жилок второго порядка в листе *Arabidopsis* (Cheng et al., 2006; Sawchuk et al., 2008; Scarpella et al., 2010), в результате локального повышения концентрации ауксинов в этих местах после заложения основных пучков.

Заключение

Таким образом, физиологические исследования показали, что строение проводящей системы цветка (как и любого другого побега) напрямую зависит от особенностей развития данного цветка и, следовательно, эволюционирует одновременно с ним. Эта взаимосвязь, определяющаяся множественной ролью ауксинов в морфогенезе побега, была хорошо сформулирована уже R. H. Eyde (1975). Современные исследования также подтвердили многие предположения авторов, высказывавшихся против васкулярного консерватизма, таких как P. Grélot (1897), S. Carlquist (1969) и R. Schmid (1972b). Согласно данным физиологии, если в эволюции проводящей системы и усматриваются какие-либо тренды, позволяющие пучкам не быть напрямую связанными в развитии с примордиями филломов, они гораздо более сложны и многообразны, чем выделяемые ранее модусы (Eames, 1931; Puri, 1962b). Такой вывод согласуется со взглядами P. K. Endress (1994), считающего, что различия в васкулатуре элементов цветка (в частности, чашечки и венчика) могут быть связаны с их принципиально разной функцией в цветке и особенностями их развития.

Результаты изучения физиологической регуляции дифференциации проводящих пучков находятся в полном соответствии с выводами V. Singh и R. Sattler (1972), основанными на сравнительном анализе развития элементов цветка и соответствующих прокамбиальных тяжей на последовательных стадиях флорального морфогенеза. Вывод о тесной связи между строением васкулярной системы и заложением примордиев в ходе флорального морфогенеза подтверждается исследованиями потоков ауксинов, которые исходят от примордиев филломов и регулируют как дифференциацию прокамбиальных тяжей, так и заложение следующих примордиев (т. е. осуществляют разметку). Предположение о наличии порогового расстояния между прокамбиальными тяжами, препятствующего дифференциации новых тяжей (Singh, Sattler, 1972), фактически является утверждением о существовании позиционной информации, регулирующей морфогенез, роль которой сейчас также приписывают ауксинам. Появление прокамбиальных тяжей до начала развития примордия (Boke, 1949) может быть объяснено при помощи явления разметки (см.: Чуб, Пенин, 2004), которое не выявляется морфологически.

Наряду с этим, во многих случаях, некоторые из которых описаны в данном обзоре, изучение васкулярной анатомии цветка позволило установить морфологическую природу тех или иных структур. Хорошим примером являются рекуррентные пучки в завязи представителей некоторых растений, подтверждающие ее осевую природу. Сложность заключается в том, что на основании одного только отсутствия таких пучков невозможно доказать альтернативную точку зрения. Кроме того, ничто не противоречит наличию рудиментов в проводящей системе, как и в любой другой структуре, поскольку скорость эволюции различных структурных признаков неодинакова (Sachs, 1982). На первый взгляд, такие примеры не укладываются в современную теорию регуляции развития растения. После того как стали известны основные принципы этой теории, разработанной на модельных объектах, необходимым кажется ее развитие в направлении изучения разнообразия путей формирования различных типов цветков и их васкулярной системы. При этом важны исследования как физиологических аспектов их развития, так и параллельное детальное изучение анатомии и морфологии самих развивающихся структур. Такое исследование поможет понять физиологические и генетические особенности развития рудиментарных структур, в частности проводящих пучков. Если характер организации васкулатуры в дефинитивном цветке несет в себе отпечаток процессов раннего морфогенеза, то можно ожидать, что не все особенности проводящей системы, выявляемые на момент цветения, имеют выраженную функциональную нагрузку. Это позволяет обдумать возможность существования своего рода «морфогенетических рудиментов» по аналогии с обычно обсуждаемыми «филогенетическими рудиментами».

Понимание васкулатуры как функционирующей системы и одновременно как отражения процессов морфогенеза в теории открывает новые аспекты изучения васкулатуры ископаемых растений. Так, детальное сравнение васкулатуры листьев различных палеозойских ископаемых в сравнении с данными по морфогенезу листа современных растений позволило выдвинуть гипотезы об эволюционных преобразованиях меристем в ходе возникновения листьев макрофилльного типа (Boyce, Knoll, 2002). Уровень фактических знаний о васкулатуре древнейших ископаемых цветков пока недостаточен для каких-либо серьезных обобщений, но можно ожидать, что в будущем данные по васкулатуре помогут лучше понять функциональные и морфогенетические особенности репродуктивных органов первых покрытосеменных.

Наконец, перспективность дальнейшего изучения васкулатуры цветка связана с тем, что она существенно расширяет число структурных признаков, которые мож-

но привлечь для сравнительного анализа таксонов (например, Remizowa et al., 2011). Дефицит числа доступных морфолого-анатомических признаков становится особенно очевидным при попытках сравнить молекулярные и морфологические данные как источники познания филогении конкретного таксона путем проведения кладистического анализа.

Благодарности

Мы благодарим В. Р. Филина за идею публикации данного материала, а М. В. Ремизову, А. А. Оскольского и А. К. Тимонина за обсуждение многих вопросов, связанных с васкулатурой цветка.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-31073 и 12-04-01070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Морфология и анатомия цветка *Nandina domestica* Thunb. (*Berberidaceae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1985. Т. 16. № 3. С. 62—68.

Волгин С. А. Морфология и васкулярная анатомия цветка *Trichostigma peruviana* (Moq.) H. Walt. (*Phytolaccaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 1. С. 96—102.

Замятнин Б. Н. О нижней завязи осевого происхождения // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 1. С. 89—92.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 500 с.

Козо-Полянский Б. М. К морфологии цветка *Umbelliferae*. I // Бюл. Воронежского о-ва естествоиспытателей. 1926. Т. 1. С. 153—168.

Козо-Полянский Б. М. О природе цветка *Angiospermae* // Тр. Воронежского гос. ун-та. 1936. Т. 9. Вып. 1. С. 28—63.

Комар Г. А. О природе нижней завязи // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 4. С. 595—604.

Меликян А. П., Черных А. А. Сравнительная карпология представителей семейства *Podophyllaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. С. 58—61.

Меликян А. П., Черных А. А. Сравнительная карпология представителей подсемейства *Epimedioideae* (*Berberidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. С. 43—48.

Нуралиев М. С., Беэр А. С., Оскольский А. А. Васкулярная анатомия цветка *Tupidanthus calyptratus* и близких видов *Schefflera* в связи с происхождением полимерных цветков *Araliaceae* // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 5. С. 1—18.

Первухина Н. В. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 2. С. 185—205.

Первухина Н. В. Природа нижней завязи зонтичных и некоторые вопросы «теории цветка» // Тр. БИН АН СССР. 1962. Вып. 5. Сер. 7. 31—45.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 167 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 110 с.

Ремизова М. В. Структура цветка у *Japonolirion* и *Petrosavia* (*Petrosaviales*) // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 2. С. 199—215.

Ремизова М. В., Локк И. Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных как отражение филогенетических и морфогенетических процессов // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 2. С. 183—202.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 610 с.

Тимонин А. К. Почему в эволюционно-морфологических построениях мы склонны замечать преимущественно редукции? // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 1. С. 104—113.

Тимонин А. К. Большой практикум по ботанике: строение цветка. Учебно-методическое пособие. М., 2005. 34 с.

Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б. Систематика высших растений // Ботаника. Т. 4. Кн. 2. 2009. 352 с.

Тихомиров В. Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Тр. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 13. С. 175—189.

Чуб В. В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М., 2010. 263 с.

Чуб В. В., *Пенин А. А.* Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: разметка положения органов // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 4. С. 280—284.

Шамров И. И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 4. С. 417—451.

Шамров И. И., *Котельникова Н. С.* Особенности формирования гинецея у *Coccyganthe flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 7. С. 826—850.

Aloni R. The induction of vascular tissues by auxin // Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action / Ed. P. J. Davies. Dordrecht, 2004. P. 471—492.

Aloni R. Role of hormones in controlling vascular differentiation and the mechanism of lateral root initiation // Planta. 2013a. Vol. 238. N 5. P. 819—830.

Aloni R. The role of hormones in controlling vascular differentiation // Cellular aspects of wood formation. Berlin; Heidelberg, 2013b. P. 99—139.

Aloni R., *Aloni E.*, *Langhans M.*, *Ullrich C. I.* Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development // Planta. 2006. Vol. 223. N 2. P. 315—328.

Arber A. On the structure of the androecium in *Parnassia* and its bearing on the affinities of the genus // Ann. Bot. 1913. Vol. 27. N 107. P. 491—509.

Arber A. The anatomy of the stamens in certain Indian species of *Parnassia* // Ann. Bot. 1915. Vol. 29. N 113. P. 159—160.

Arber A. Floral anatomy and its morphological interpretation // New Phytol. 1933a. Vol. 32. N 3. P. 231—242.

Arber A. Morphological interpretation of floral anatomy // Nature. 1933b. Vol. 132. P. 823. (Letter.)

Arber A. The interpretation of the flower: a study of some aspects of morphological thought // Biol. Rev. 1937. Vol. 12. N 2. P. 157—184.

Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge, 1950. 246 p.

Bancroft H. A review of researches concerning floral morphology // Bot. Rev. 1935. Vol. 1. N 3. P. 77—99.

Benková E., *Michniewicz M.*, *Sauer M.* et al. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation // Cell. 2003. Vol. 115. N 5. P. 591—602.

Boke N. H. Development of the perianth in *Vinca rosea* L. // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 7. P. 413—423.

Boke N. H. Development of the stamens and carpels in *Vinca rosea* L. // Amer. J. Bot. 1949. Vol. 36. N 7. P. 535—547.

Boyce C. K., *Knoll A. H.* Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Palaeozoic vascular plants // Palaeobiology. 2002. Vol. 28. N 1. P. 70—100.

Busch A., *Zachgo S.* Flower symmetry evolution: towards understanding the abominable mystery of angiosperm radiation // Bioessays. 2009.Vol. 31. N 11. P. 1181—1190.

Canright J. E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. I. Trends of specialization in the stamens // Amer. J. Bot. 1952. Vol. 39. N 7. P. 484—497.

Canright J. E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. III. Carpels // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 2. P. 145—155.

Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 4. P. 332—362.

Causier B., *Schwarz-Sommerb Z.*, *Davies B.* Floral organ identity: 20 years of ABCs // Seminars in Cell & Dev. Biol. 2010. Vol. 21. N 1. P. 73—79.

Chapman M. Carpel anatomy of the *Berberidaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. N 5. P. 340—348.

Cheng Y., *Dai X.*, *Zhao Y.* Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis* // Genes Devel. 2006. Vol. 20. N 13. P. 1790—1799.

Cheung M., *Sattler R.* Early floral development of *Lythrum salicaria* // Can. J. Bot. 1967. Vol. 45. N 9. P. 1609—1618.

Citerne H., *Jabbour F.*, *Nadot S.*, *Damerval C.* The evolution of floral symmetry // Adv. Bot. Res. 2010. Vol. 54. P. 85—137.

Clark S. E., *Jacobsen S. E.*, *Levin J. Z.*, *Meyerowitz E. M.* The *CLAVATA* and *SHOOT MERISTEMLESS* loci competitively regulate meristem activity in *Arabidopsis* // Development. 1996. Vol. 122. N 5. P. 1567—1575.

Clark S. E., *Running M. P.*, *Meyerowitz E. M. CLAVATA1*, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis* // Development. 1993. Vol. 119. N 2. P. 397—418.

Clark S. E., *Running M. P.*, *Meyerowitz E. M. CLAVATA3* is a specific regulator of shoot and floral meristem development affecting the same processes as *CLAVATA1* // Development. 1995. Vol. 121. N 7. P. 2057—2067.

Coen E. S. The role of homeotic genes in flower development and evolution // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991. Vol. 42. N 1. P. 241—279.

Coen E. S. Floral symmetry // EMBO J. 1996. Vol. 15. N 24. P. 6777—6788.

Coen E. S., *Meyerowitz E. M.* The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development // Nature. 1991. Vol. 353. P. 31—37.

Coen E. S., *Nugent J. M.*, *Luo D.* et al. Evolution of floral symmetry // Philos. Trans. Royal Soc. of London. Series B, Biological Sciences. 1995. Vol. 350. P. 35—38.

Cubas P. Floral zygomorphy, the recurring evolution of a successful trait // BioEssays. 2004. Vol. 26. N 11. P. 1175—1184.

Cubas P., *Coen E.*, *Martinez-Zapater J. F.* Ancient asymmetries in the evolution of flowers // Curr. Biol. 2001. Vol. 11. N 13. P. 1050—1052.

Davies B., *Cartolano M.*, *Schwartz-Sommer Z.* Flower development: The *Antirrhinum* perspective // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 279—321.

Davis C. D., *Endress P. K.*, *Baum D. A.* Evolution of floral gigantism // Curr. Opinion Plant Biol. 2008. Vol. 11. P. 49—57.

Dawson M. L. Floral morphology of the *Polemoniaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. N 7. P. 501—511.

DeMaggio A. E., *Wilson C. L.* Floral structure and organogenesis in *Podophyllum peltatum* (*Berberidaceae*) // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 1. P. 21—32.

Dengler N. G. Ontogeny of the vegetative and floral apex of *Calycanthus occidentalis* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 6. P. 1349—1356.

Dengler N. G. The shoot apical meristem and development of vascular architecture // Can. J. Bot. 2006. Vol. 84. N 11. P. 1660—1671.

Dengler N., *Kang J.* Vascular patterning and leaf shape // Curr. Opin. Plant Biol. 2001. Vol. 4. N 1. P. 50—56.

Deroin T. Functional impact of the vascular architecture of flowers in *Annonaceae* and *Magnoliaceae*, and its bearing on the interpretation of the magnoliaceous gynoecium // Syst. Geogr. Plants. 1999. Vol. 68. N 1—2. P. 213—224.

Deroin T. Floral anatomy of *Magnolia decidua* (Q. Y. Zheng) V. S. Kumar (*Magnoliaceae*): recognition of a partial pentamery // Adansonia. 2010. Vol. 32. N 1. P. 39—55.

Dettmer J., *Elo A.*, *Helariutta Y.* Hormone interactions during vascular development // Plant Mol. Biol. 2009. Vol. 69. N 4. P. 347—360.

Dickison W. C. Studies on the floral anatomy of the *Cunoniaceae* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 5. P. 433—447.

Dickson J. Studies in floral anatomy. III. An interpretation of the gynaeceum in the *Primulaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. N 6. P. 385—393.

Douglas G. E. Studies in the vascular anatomy of the *Primulaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. N 3. P. 199—212.

Douglas G. E. The inferior ovary // Bot. Rev. 1944. Vol. 10. N 3. P. 125—186.

Douglas G. E. The inferior ovary. II // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 1. P. 1—46.

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.

Eames A. J. Again: «The New Morphology» // New Phytol. 1951. Vol. 50. N 1. P. 17—35.

Endress P. K. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny // Biol. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 39. P. 153—175.

Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, 1994. 311 p.

Endress P. K. Floral structure and evolution in *Ranunculanae* // Pl. Syst. Evol. 1995. Suppl. 9. P. 47—61.

Endress P. K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. N 3. P. 370—396.

Endress P. K., *Baas P.*, *Gregory M.* Systematic plant morphology and anatomy — 50 years of progress // Taxon. 2000. Vol. 49. N 3. P. 401—434.

Endress P. K., *Matthews M. L.* Progress and problems in the assessment of flower morphology in higher-level systematics // Plant Syst. Evol. 2012. Vol. 298. N 2. P. 257—276.

Eyde R. H. Morphological and paleobotanical studies of the *Nyssaceae*, I. A survey of the modern species and their fruits // J. Arnold Arbor. 1963. Vol. 44. N 1. P. 1—59.

Eyde R. H. The peculiar gynoecial vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. P. 172—182.

Eyde R. H. Flowers, fruits, and phylogeny of *Alangiaceae* // J. Arnold Arbor. 1968. Vol. 49. N 2. P. 167—192.

Eyde R. H. Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants // Taxon. 1971. Vol. 20. N 1. P. 63—73.

Eyde R. H. The bases of Angiosperm phylogeny: floral anatomy // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 521—537.

Eyde R. H. Reproductive structures and evolution in *Ludwigia* (*Onagraceae*). III. Vasculature, nectaries, conclusions // Ann. Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 68. N 3. P. 379—412.

Eyde R. H., *Tseng C. C.* Flower of *Tetraplasandra gymnocarpa*. Hypogyny with epigynous ancestry // Science. 1969. Vol. 166. P. 506—508.

Eyde R. H., *Tseng C. C.* What is primitive floral structure of *Araliaceae*? // J. Arnold Arbor. 1971. Vol. 52. N 2. P. 205—239.

Fletcher J. C., *Brand U.*, *Running M. P.* et al. Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems // Science. 1999. Vol. 283. P. 1911—1914.

Grélot P. Recherches sur le système libéroligneux floral des gamopétales bicarpellées // Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 8. 1897. Vol. 5. P. 1—154.

Gustafsson M. H. G. Petal venation in the Asterales and related orders // Bot. J. Linn. Soc. 1995. Vol. 118. N 1. P. 1—18.

Hall B. A. The floral anatomy of the genus *Acer* // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 10. P. 793—799.

Hall B. A. Variability in the floral anatomy of *Acer negundo* // Amer. J. Bot. 1954. Vol. 41. N 6. P. 529—532.

Hardy C. R., *Stevenson D. W.* Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Cochliostema odoratissimum* (*Commelinaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 134. N . 1—2. P. 131—157.

Hardy C. R., *Stevenson D. W.*, *Kiss H. G.* Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Dichorisandra thyrsiflora* (*Commelinaceae*) // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 9. P. 1228—1239.

Henslow G. The origin of floral structures through insect and other agencies. Kegan Paul, Trench, Trübner & Company, Limited. London, 1888. Vol. 64. 359 p.

Henslow G. On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers // J. Linn. Soc. (Bot.). 1890. Vol. 28. P. 151—197.

Hiepko P. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae // Bot. Jahrb. Syst. 1965. Bd 84. S. 359—508.

Hileman L. C., *Kramer E. M.*, *Baum D. A.* Differential regulation of symmetry genes and the evolution of floral morphologies // Proc. Nat. Acad. Sci. 2003. Vol. 100. N 22. P. 12814—12819.

Horne A. S. The structure and affinities of *Davidia involucrata* Baill. // Trans. Linn. Soc. Lond., Bot. 1909. Vol. 7. P. 303—26.

Horne A. S. A contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae* // Trans. Linn. Soc. Lond., Bot. 1914. Vol. 8. P. 239—309.

Jabbour F., *Nadot S.*, *Damerval K.* Evolution of floral symmetry: a state of the art // C. R. Biologies. 2009. Vol. 332. N 2. P. 219—231.

Jackson G. A study of the carpophore of the *Umbelliferae* // Amer. J. Bot. 1933. Vol. 20. N 2. P. 121—144.

Jackson G. The morphology of the flowers of *Rosa* and certain closely related genera // Amer. J. Bot. 1934. Vol. 21. N 8. P. 453—466.

Kaplan D. R. Floral morphology, organogenesis and interpretation of inferior ovary in *Downingia bacigalupii* // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. N 10. P. 1274—1290.

Kaplan D. R. Histogenesis of the androecium and gynoecium in *Downingia bacigalupii* // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 8. P. 933—950.

Kårehed J. The family *Pennantiaceae* and its relationships to *Apiales* // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. N 1. P. 1—24.

Kaul R. B. Development and vasculature of the flowers of *Lophotocarpus calycinus* and *Sagittaria latifolia* (*Alismaceae*) // Amer. J. Bot. 1967a. Vol. 54. N 7. P. 914—920.

Kaul R. B. Ontogeny and anatomy of the flower of *Limnocharis flava* (*Butomaceae*) // Amer. J. Bot. 1967b. Vol. 54. N 10. P. 1223—1230.

Kaul R. B. Floral development and vasculature in *Hydroceleis nymphoides* (*Butomaceae*) // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 2. P. 236—242.

Kayes J. M., *Clark S. E. CLAVATA2*, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis* // Development. 2003. Vol. 125. N 19. P. 3843—3851.

Kozo-Poljanski B. On some «third» conceptions in floral morphology // New Phytol. 1936. Vol. 35. N 5. P. 479—492.

Laux T., *Mayer K. F. X.*, *Berger J.*, *Jürgens G.* The *WUSCHEL* gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis* // Development. 1996. Vol. 122. N 1. P. 87—96.

Leibfried A., *To J. P.*, *Busch W.* et al. *WUSCHEL* controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators // Nature. 2005. Vol. 438. N 7071. P. 1172—1175.

Leins P., *Erbar C.* Flower and fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart, 2010. 439 p.

Lucas W. J., *Groover A.*, *Lichtenberger R.* et al. The plant vascular system: evolution, development and functions // J. Integr. Plant Biol. 2013. Vol. 55. N 4. P. 294—388.

Luo D., *Carpenter R.*, *Copsey L.* et al. Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum* // Cell. 1999. Vol. 99. N 4. P. 367—376.

Luo D., *Carpenter R.*, *Vincent C.* et al. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum* // Nature. 1996. Vol. 383. P. 794—799.

Magin N. Das Gynoeceum der *Apiaceae* — Modell und Ontogenie // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. S. 53—66.

Martel E. Contribuzione all'anatomia del flore dell' «*Hedera helix*», dell' «*Aralia sieboldii*» e del «*Cornus sanguinea*» // Mem. Reale Accad. Sci. Torino II. 1908. Vol. 58. P. 561—579.

Mayer K. F. X., *Schoof H.*, *Haecker A.* et al. Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem // Cell. 1998. Vol. 95. N 6. P. 805—815.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower // Nature. 1960. Vol. 188. P. 14—18.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower: I. The gynoecium // Kew Bull. 1962. Vol. 16. N 1. P. 1—50.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower: II. The androecium // Kew Bull. 1963. Vol. 17. N 1. P. 1—63.

Melville R. Studies in floral structure and evolution. I. The *Magnoliales* // Kew Bull. 1969. Vol. 23. N 1. P. 133—180.

Meyerowitz E. M., *Bowman J. L.*, *Brockman L. L.* et al. A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana* // Development. 1991. Vol. 113. Suppl. 1. P. 157—167.

Narayana L. L., *Radhakrishnaiah M.* Floral anatomy of *Pittosporaceae*: five species of *Pittosporum* // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 10. P. 1859—1867.

Novikoff A. V., *Kazemirska M. A.* Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (*Liliaceae*) // Modern Phytomorphology. 2012. Vol. 1. P. 27—35.

Nuraliev M. S., *Sokoloff D. D.*, *Oskolski A. A.* Floral anatomy of Asian *Schefflera* (*Araliaceae*, *Apiales*): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns // Int. J. Plant Sci. 2011. Vol. 172. N 6. P. 735—762.

Philipson W. R. Griselinia Forst. fil. — anomaly or link? // New Zeal. J. Bot. 1967. Vol. 5. N 1. P. 134—165.

Philipson W. R. Constant and variable features of the *Araliaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. Suppl. 1. P. 87—100.

Philipson W. R., *Stone B. C.* The systematic position of *Aralidium* Miq. — A multidisciplinary study. 1. Introduction and floral and general anatomy // Taxon. 1980. Vol. 29. N 4. P. 391—403.

Posluszny U., *Charlton W. A.* Evolution of the helobial flower // Aquatic Bot. 1993. Vol. 44. N . 2. P. 303—324.

Preston J. C., *Hileman L. C.* Developmental genetics of floral symmetry evolution // Trends Plant Sci. 2009. Vol. 14. N 3. P. 147—154.

Puri V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems // Bot. Rev. 1951. Vol. 17. N 7. P. 471—553.

Puri V. Floral anatomy and inferior ovary // Phytomorphology. 1952a. Vol. 2. P. 122—129.

Puri V. Placentation in angiosperms // Bot. Rev. 1952b. Vol. 18. N 9. P. 603—651.

Puri V. Classification and phylogeny // Bull. Bot. Surv. India. 1962a. Vol. 4. P. 167—172.

Puri V. Floral anatomy in relation to taxonomy // Bull. Bot. Surv. India. 1962b. Vol. 4. P. 161—165.

Reinhardt D., *Mandel T.*, *Kuhlemeier C.* Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs // Plant Cell. 2000. Vol. 12. N 4. P. 507—518.

Reinhardt D., *Pesce E. R.*, *Stieger P.* et al. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport // Nature. 2003. Vol. 426. P. 255—260.

Remizowa M. V., *Kuznetsov A. N.*, *Kuznetsova S. P.* et al. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (*Xyridaceae*, *Poales*); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth // Bot. J. Linn. Soc. 2012. Vol. 170. N 1. P. 93—111.

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.

Remizowa M. V., *Sokoloff D. D.*, *Campbell L. M.* et al. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (*Tofieldiaceae*, *Alismatales*): evidence from comparative floral morphology // Taxon. 2011. Vol. 60. N 4. P. 1076—1094.

Remizowa M., *Sokoloff D.*, *Kondo K.* Floral evolution in the monocot family *Nartheciaceae* (*Dioscoreales*): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // Bot. J. Linn. Soc. 2008. Vol. 158. N 1. P. 1—18.

Remizowa M. V., *Sokoloff D. D.*, *Timonin A. C.*, *Rudall P. J.* Floral vasculature in *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) is correlated with floral morphology and development // Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons / Eds O. Seberg, G. Petersen, A. Barfod, J. I. Davis. Aarhus, 2010. P. 81—99.

Rijpkema A. S., *Vandenbussche M.*, *Koes R.* et al. Variations on a theme: changes in the floral ABCs in angiosperms // Semin. Cell. Dev. Biol. 2010. Vol. 21. N 1. P. 100—107.

Ronse De Craene L. P. Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. N 3. P. 621—630.

Ronse De Craene L. P. Homology and evolution of petals in core eudicots // Syst. Bot. 2008. Vol. 33. N 2. P. 301—325.

Ronse De Craene L. P., *Smets E. F.* The distribution and the systematic relevance of the androecial characters oligomery and polymery in the Magnoliophytina // Nordic J. Bot. 1987. Vol. 7. N 3. P. 239—253.

Ronse De Craene L. P., *Smets E. F.* Complex polyandry in the Magnoliatae: definition, distribution and systematic value // Nordic J. Bot. 1992. Vol. 12. N 6. P. 621—649.

Ronse De Craene L. P., *Smets E. F.* The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 113. N 4. P. 285—350.

Rudall P. J., *Bateman R. M.* Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata // Trends Plant Sci. 2003. Vol. 8. N 2. P. 76—82.

Rutishauser R., *Sattler R.* Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. II. Case study on leaf whorls: *Equisetum* and *Ceratophyllum* // Bot. Jahrb. 1987. Vol. 109. P. 227—255.

Rutishauser R., *Sattler R.* Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like «leaves» and leaf-like «shoots» in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (*Lentibulariaceae*). Bot. Jahrb. 1989. Vol. 111. P. 121—137.

Sachs T. A morphogenetic basis for plant morphology // Axioms and principles of plant construction. Springer Netherlands, 1982. P. 118—131.

Sachs T. Cell polarity and tissue patterning in plants // Development. 1991. Suppl. 1. P. 83—93.

Sattler R. «Fusion» and «continuity» in floral morphology // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1978. Vol. 36. N 2. P. 397—405.

Sattler R., *Lacroix C.* Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra* // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 6. P. 918—927.

Saunders E. R. On carpel polymorphism. 1 // Ann. Bot. 1925. Vol. 39. N 1. P. 123—167.

Sawchuk M. G., *Scarpella E.* Polarity, continuity, and alignment in plant vascular strands // J. Integr. Plant Biol. 2013. Vol. 55. N 9. P. 824—834.

Sawchuk M. G., *Tyler D. J.*, *Scarpella E.* Auxin transport-dependent, stage-specific dynamics of leaf vein formation // Plant Signaling Behavior 2008. Vol. 3. N 5. P. 286—289.

Scarpella E., *Barkoulas M.*, *Tsiantis M.* Control of leaf and vein development by auxin // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. 2010. Vol. 2. N 1. P. 1—17.

Scarpella E., *Helariutta Y.* Vascular pattern formation in plants // Curr. Top. Dev. Biol. 2010. Vol. 91. N 1. P. 221—265.

Scarpella E., *Marcos D.*, *Frim J.*, *Berleth T.* Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport // Genes Dev. 2006. Vol. 20. N 8. P. 1015—1027.

Schmid R. Floral anatomy of *Myrtaceae*: 2. *Eugenia* // J. Arnold Arbor. 1972a. Vol. 53. N 3. P. 336—363.

Schmid R. Floral bundle fusion and vascular conservatism // Taxon. 1972b. Vol. 21. N 4. P. 429—446.

Schmid R. A resolution of the *Eugenia-Syzygium* controversy (*Myrtaceae*) // Amer. J. Bot. 1972c. Vol. 59. N 4. P. 423—436.

Schmid R. Filament histology and anther dehiscence // Bot. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 73. N 4. P. 303—315.

Schoof H., *Lenhard M.*, *Haecker A.* et al. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes // Cell. 2000. Vol. 100. N 6. P. 635—644.

Sharma M., *Singh V.* Procambial development in some *Labiatae* in relation to vascular conservatism // Ann. Bot. 1980. Vol. 46. N 1. P. 119—123.

Singh V., *Jain D. K.* Floral development of *Justicia gendarussa* (*Acanthaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 70. N 3. P. 243—253.

Singh V., *Sattler R.* Floral development of *Alisma triviale* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 3. P. 619—627.

Smith F. H., *Smith E. C.* Anatomy of the inferior ovary of *Darbya* // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 6. P. 464—471.

Sokoloff D. D., *von Mering S.*, *Jacobs S. W.*, *Remizowa M. V.* Morphology of *Maundia* supports its isolated phylogenetic position in the early-divergent monocot order *Alismatales* // Bot. J. Linn. Soc. 2013. Vol. 173. N 1. P. 12—45.

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. 168. P. 210—234.

Soltis D. E., *Chanderbali A. S.*, *Kim S.* et al. The ABC model and its applicability to basal angiosperms // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. N 2. P. 155—163.

Soltis P. S., *Soltis D. E.*, *Kim S.* et al. Expression of floral regulators in basal angiosperms and the origin and evolution of ABC-function // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 483—506.

Souto L. S., *Oliveira D. M. T.* Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapterys* species as a tool to explain the decrease of floral organs in *Malpighiaceae* // Flora. 2013. Vol. 208. P. 351—359.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. I. *Prunoideae*: *Prunus* // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. N 1. P. 36—44.

Stevenson D. W., *Owens S. J.* Some aspects of the reproductive morphology of *Gibasis venustula* (Kunth) D. R. Hunt (*Commelinaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 77. N . 3. P. 157—175.

Subramanyam K. Morphological studies of some species of *Sedum*. I. Floral anatomy // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 9. P. 850—855.

Takhtajan A. L. Flowering plants. 2nd ed. New York, 2009. 871 p.

Terabayashi S. Studies in the morphology and systematics of *Berberidaceae* VI. Floral anatomy of *Diphylleia* Michx., *Podophyllum* L. and *Dyosma* Woodson // — Acta Phytotaxon. Geobot. 1983. Vol. 34. P. 27—47.

Theobald W. L. Anatomy and systematic position of *Uldinia* (*Umbelliferae*) // Brittonia. 1967a. Vol. 19. N 2. P. 165—173.

Theobald W. L. Comparative morphology and anatomy of *Chlaenosciadium* (*Umbelliferae*) // J. Linn. Soc. (Bot.). 1967b. Vol. 60. P. 75—84.

Theobald W. L. Venation pattern and fruit development in *Lomatium dasycarpum* (*Umbelliferae*) // Ann. Bot. 1967c. Vol. 31. N 2. P. 255—262.

Thomson B. F. The floral morphology of the *Caryophyllaceae* // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 4. P. 333—349.

Tillson A. H. The floral anatomy of the *Kalanchoideae* // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 8. P. 595—600.

Tobe H. Morphological studies on the genus *Clematis* Linn. VII. Reinvestigation of *Clematis williamsii* A. Gray and proposal of its taxonomic transfer to *Clematopsis* // Bot. Mag. 1980. Vol. 93. P. 135—148.

Tucker S. C. Phyllotaxis and vascular organization of the carpels in *Michelia fuscata* // Amer. J. Bot. 1961. Vol. 48. N 1. P. 60—71.

Tucker S. C. Carpellary vasculature and the ovular vascular supply in *Drimys* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 2. P. 191—197.

Uhl N. Studies in the floral anatomy and morphology of certain members of the Helobiae. PhD Thesis. Ithaca: Cornell University, 1947. 137 p.

Utech F. H. Comparison of the vascular floral anatomy of *Xerophyllum asphodeloides* (L.) Nutt. and *X. tenax* (Pursh) Nutt. (*Liliaceae—Melanthioideae*) // Ann. Carnegie Mus. 1978. Vol. 47. N 7. P. 147—167.

Utech F. H. Floral vascular anatomy of *Japonolirion osense* Nakai (*Liliaceae*) and its tribal relationship // Ann. Carnegie Mus. 1984. Vol. 53. P. 447—461.

Van Tieghem P. Recherches sur la structure du pistil // Ann. Sci. Nat., Bot., ser 5. 1868. Vol. 9. P. 127—226.

Verbeke J. A. Fusion events during floral morphogenesis // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. N 1. P. 583—598.

Vernoux T., *Kronenberger J.*, *Grandjean O.* et al. *PIN-FORMED1* regulates cell fate at the periphery of the shoot apical meristem // Development. 2000. Vol. 127. N 23. P. 5157—5165.

Volgin S. A. Evolution of the vascular system of the flower with inferior ovary of axial nature in *Cactaceae* // Feddes Repertorium. 1988. Vol. 7—8. P. 237—247.

Weigel D., *Meyerowitz E. M.* The ABCs of floral homeotic genes // Cell. 1994. Vol. 78. N 4. P. 203—209.

Wilkinson A. M. Floral anatomy of some species of *Cornus* // Bull. Torrey Botanical Club. 1944. Vol. 71. N . 3. P. 276—301.

Wilson C. L., *Just T.* The morphology of the flower // Bot. Rev. 1939. Vol. 5. N 2. 97—131.

Zahn L. M., *Feng B.*, *Ma H.* Beyond the ABC-model: regulation of floral homeotic genes // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 163—207.

Zhou Q., *Fu D.*, *Jin X.* Floral morphology and anatomy of *Pittosporum tobira* (*Pittosporaceae*) // Nord. J. Bot. 2005. Vol. 23. N 3. P. 345—352.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. 452 p.

SUMMARY

The arrangement of vascular bundles within the plant body was exhaustively studied during the last two centuries. A number of theories based on the comparative analysis of vascular appeared during this period. The major role of floral vascular anatomy in evolutionary and phylogenetic reconstructions was

conditioned by the development of a concept of vascular conservatism, which states lower rates of evolutionary changes of the vascular system in relation to the outer shape of a plant organ. This concept was popularized by A. J. Eames and dominated during the first half of 20th century. As soon as ample data on the diversity of floral vascular structure became available, the doubts on the universality of vascular conservatism appeared. They were mainly vocalized by R. Schmid and R. H. Eyde, who pointed out numerous examples that fail to conform with the concept. These authors suggested several speculative assumptions concerning mechanisms of regulation of morphogenesis of vascular tissues and supposed the number and arrangement of vascular bundles to be dependent on their functional role. S. Carlquist acts as the most convinced opponent of vascular conservatism as well as of any usage of anatomical features for clarifying evolutionary pathways. He believes the external morphological traits to be primary in relation to the internal structure since they are adaptively significant, i. e. responsible for interactions with environmental factors and fulfilling such important functions as pollination and dispersal. He also supposed rapid evolutionary reorganization of floral groundplan by alternation in the structure of few genes, which is immediately followed by rearrangement of the vascular system. Investigations of developmental stages of flowers and their innervation showed close interrelation between the appearance of primordium of floral elements and differentiation of corresponding procambial strands in the receptacle. Modern physiological studies revealed that procambial strands appear along the auxin flows which are emitted by the developing phyllomes and become self-organized into common streams. In addition to the determination of the procambium differentiation, the auxin controls the timing and place of development of subsequent primordia on floral apex. These findings fully contradict the idea of vascular conservatism. However, they are still unable to explain the existence of rudiments in vascular system and thus further precise investigations of patterns of vascular development are needed.