

Эволюционная морфология цветка и проблема больших данных

Интервью с Д.Д.Соколовым

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова (Москва, Россия)

Начало 2018 г. ознаменовалось оживленной дискуссией об эволюции репродуктивных органов покрытосеменных (цветковых) растений. После того как участники международного проекта eFLOWER представили на суд коллег объемную модель древнейшего цветка, нарисованную с учетом результатов анализа большого массива данных о современных растениях, российские и английские ученые проанализировали опубликованные исходные данные, и вышел в свет их критический комментарий. А в марте 2018 г. авторы реконструкции «первоцветка» выступили с ответной статьей. О значении развернувшегося обсуждения для научного поиска редактору нашего журнала рассказал член-корреспондент РАН, доктор биологических наук Дмитрий Дмитриевич Соколов, заведующий кафедрой высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Ключевые слова: эволюция, Международный проект eFLOWER, покрытосеменные растения, цветок, молекулярно-филогенетическое дерево, морфология, гомология.

Дмитрий Дмитриевич, ответ исследователей проекта eFLOWER на статью, опубликованную в American Journal of Botany сотрудниками Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова и Королевских ботанических садов Кью (Великобритания), не заставил себя ждать: оппоненты частично признали погрешности в данных, на которых основана реконструкция древнейшего цветка, но согласились с Вами и Вашими коллегами не во всем [1–3]*. Расскажите, пожалуйста, подробнее о предмете расхождений.

В действительности все мы работаем над близкими задачами, и я уверен, что коллеги согласятся — главный смысл нашей научной дискуссии заключается в том, чтобы донести до широкого круга биологов следующую мысль: вопросы эволюционной морфологии очень интересны, важны, до сегодняшнего дня не решены, и решить их очень трудно. Ясно, что для реализации проектов такого масштаба, как eFLOWER, нужны совместные усилия очень многих квалифицированных специалистов и большие капиталовложения. Я думаю, что конструктивная полемика в связи с представленной моделью древнейшего цветка продолжится [4]. Но прежде чем ответить на вопрос



Д.Д.Соколов

* Список литературных источников составлен совместно с Д.Д.Соколовым и приведен в конце интервью для более полного освещения обсуждаемой темы. — *Примеч. ред.*

о предмете настоящего обсуждения, остановлюсь на коренной проблеме, обусловившей возникновение проекта eFLOWER.

Около 25 лет назад специалисты научились в широком масштабе привлекать молекулярные данные для изучения эволюции цветковых растений. Очень быстро удалось проанализировать эту информацию и получить внутренне непротиворечивое представление о том, как выглядит эволюционное (филогенетическое) дерево покрытосеменных. На макроуровне эта практическая задача была решена молекулярными методами всего лишь за несколько лет. На рубеже XX—XXI вв. многие важные представления филогенетической систематики покрытосеменных, изначально выстроенные на основе широкого привлечения морфологических данных, пришлось серьезно пересмотреть. (Когда я говорю о классическом сравнительно-морфологическом подходе, то имею в виду не только данные о внешней морфологии, но и об анатомии растений и т.д. — все, что принималось учеными во внимание до привлечения ДНК к построению эволюционных деревьев.) Минуло еще 18 лет, и никаких новых революций в понимании структуры филогенетического дерева цветковых растений не случилось. Теперь было бы интересно понять: означает ли это, что, используя морфологические либо молекулярные данные, мы даем разные ответы на вопрос о том, как эволюционировали цветковые растения? Существует ли такой конфликт между разными типами данных [5], и если да, то в чем его причины? Кому-то это может показаться странным, но я считаю, что в действительности мы не знаем, есть ли конфликт между морфологическими и молекулярными данными, и очень трудно придумать, как это выяснить: сами методы работы с морфологическими и молекулярными данными, способы их анализа настолько различаются, что непонятно, как сравнивать полученные результаты. Попытаюсь проиллюстрировать это на примере.

Как по молекулярным данным мы узнаем о ходе эволюции? Этот анализ можно сравнить с сопоставлением рукописных текстов, представляющих собой последовательные копии некоего оригинала («общего предка»), сделанные в разные годы разными переписчиками. Только в данном случае роль букв выполняют четыре азотистых основания — аденин, гуанин, цитозин, тимин. А роль рукописей — виды организмов. Пусть их выборка составляет 200 единиц. По горизонтали мы выстраиваем «текст» анализируемого участка ДНК этих организмов, включающий, например, 500 нуклеотидов (т.е. многократное чередование тех же четырех «букв»), а по вертикали — виды, причем «текст» каждой последующей копии должен быть расположен строго над предыдущей копией, чтобы их можно было легко сравнить. И при изучении получившейся картины оказывается, что «переписчики» делали случайные ошибки — один из

них переставил местами «буквы», другой поменял «слово», и при последующем копировании «текста» другим «переписчиком» эти ошибки были повторены, а затем перешли в более поздние «рукописи». Так мы обнаруживаем мутации, их наследование. Условно говоря, из 200 «рукописей» в 50 может быть написано «корова», а затем в 150 — «бык». И можно предположить, что ошибка пошла от одного «переписчика» — создателя общего предка всех остальных «рукописей» с этим измененным «словом».

Подобная система анализа работает, если признаков много. Интуиция подсказывает, что если есть 100 видов, то нужно не менее 100 (а на самом деле — больше!) описанных признаков. На этой основе мы строим эволюционное дерево по молекулярным данным (по «тексту» ДНК). Методы его построения сложные и разные, но не об этих деталях сейчас речь. Можем ли мы затем построить эволюционное дерево по морфологическим признакам и сравнить эти деревья между собой? К сожалению, в большинстве случаев не можем. Если мы захотим выстроить эволюционное дерево по морфологическим данным для выборки из 100 видов растений по 100 впервые описываемым признакам, то для описания последних потребуются работа целого института, ведь для характеристики иного морфологического признака нужно ехать в экспедицию, искать растения в природе на нужной стадии развития, потом кропотливо изучать материал в лаборатории с использованием разных типов микроскопов и т.д. И вот мы возвращаемся к исходной проблеме: если поставить задачу выявить противоречие между молекулярными и морфологическими данными, то нужно провести практически нереальную работу.

Характеризуя морфологические признаки растений, мы получаем суждения иного типа, нежели при описании молекулярных данных. Сравнить их зачастую невозможно. Между тем в домолекулярную эпоху были построены эволюционные деревья, высказывались очень важные идеи, от многих положений мы не отказались и сегодня. Некоторым ученым кажется, что молекулярные данные перевернули все с ног на голову, но это впечатление пока не удастся проверить в полной мере.

Участники проекта eFLOWER поставили перед собой задачу приблизиться к разгадке?

Не совсем так. Тут требуются дополнительные пояснения. Дело в том, что молекулярные данные представляют интерес только постольку, поскольку мы знаем о морфологии организма. Тогда мы можем интерпретировать полученную информацию. В нашей голове за этими «буквами» есть образ, и он — морфологический. Но исследования морфологии растений предполагают интерполяцию данных: мы традиционно делаем обобщения по небольшому материалу на основе экспертной оценки. До сих пор этот подход давал довольно

надежные результаты, хотя интерполяция колоссальная. Как проводить ее в дальнейшем: должен ли остаться экспертный метод оценки или появятся некие количественные методы?

Сейчас, разумеется, никто не строит филогенетические деревья для богатых видами групп организмов только на основе морфологии, все понимают, что эта задача — из числа неразрешимых. Но построение такого дерева на основании молекулярных данных во многих случаях — уже практически решенная задача; возможно, в этом направлении ничего нового уже не произойдет [6], и потому развитие исследований в ближайшее время будет связано с интерпретацией молекулярных данных в рамках морфологии. Например, ученые хотели бы узнать, как эволюционировали отдельные морфологические признаки.

А теперь обратимся к задаче проекта eFLOWER. Авторы исследования о древнейшем цветке проанализировали, как эволюционировали конкретные морфологические признаки растений. Например, как изменялось число тычинок цветка. Они взяли репрезентативную выборку (792 вида), подобранную очень аккуратно, чтобы отобразить в исследовании почти все выделяемые сейчас порядки и большинство семейств покрытосеменных, и проанализировали более 20 признаков. Информация была получена из доступных и вызывающих доверие литературных источников за большой период систематических исследований — начиная с XIX в. Очень важно и, пожалуй, принципиально ново, что в собранном авторами огромном массиве данных для каждого состояния признака у каждого вида есть отсылка к конкретной публикации, где эти сведения были документированы. Но всего науке известно почти 300 тыс. видов цветковых растений (точно их число установить трудно, одна из последних оценок — 295 383 [7]), т.е. коллеги включили в исследование чуть более 1/4 процента этого разнообразия. По такой матрице данных разработать гипотезу о родственных связях между группами цветковых растений нереально, но авторы ставят другую задачу — с помощью разных (одного довольно простого и нескольких сложных) методов «наложить» показатели по каждому морфологическому признаку на молекулярно-филогенетические деревья и предложить вероятные сценарии эволюционных преобразований *отдельных признаков*.

Итак, на основе молекулярных данных построено эволюционное дерево почти для 800 видов. Мы видим родственные связи и можем попробовать проследить, как эволюционировало, к примеру, число тычинок у каждого вида. Пройдем по каждому признаку от последних «рукописей» к «первоисточнику», проверим, что получится в самых ранних «текстах» (хочу еще раз подчеркнуть, что это совсем не просто, так как есть разные способы такого анализа, зачастую дающие разные результаты!). По логике авторов проекта,

если соединить признаки известных древнейших растений, можно приблизиться к разгадке морфологии первого цветка. Точнее, цветка ближайшего общего предка всех ныне живущих покрытосеменных растений.

Казалось бы, этот алгоритм разумен. Но если мы посмотрим на матрицу исходных данных, то увидим, что там колоссальное число пропусков. Если не существует публикации, в которой достоверно описан конкретный признак у конкретного вида, то авторы оставляли пустую ячейку, принципиально не пытались интерполировать данные. На самом деле даже у банальных растений есть большое число не описанных с достаточной четкостью признаков. Если мы хотим заполнить ВСЕ пустые ячейки, нужно потратить огромные усилия. А еще важно проверить, нет ли ошибок в уже заполненных ячейках...

Не изучены многие вещи. Например, вид описан для науки, но число лепестков никто никогда не считал, потому что растение нашли и описали в плодах в каких-нибудь высокогорьях Новой Гвинеи, а больше его никто не собирал (и дай бог, чтобы леса, где оно росло, еще не вырубили). Таких примеров множество. Описывая морфологию цветков в подобной ситуации, мы либо исходим из косвенных свидетельств, либо должны получить прямые данные (фотографии, описания), а это — дело, требующее затрат.

Нельзя ли привлечь к работе волонтеров?

У орнитологов есть День всемирного учета птиц, в котором принимают участие все желающие. Я слышал (возможно, это шутка, но правдоподобная), что чаще всего в отчетах волонтеров встречается название «маленькая серенькая птичка». Иными словами, для того чтобы создать полную матрицу, нужны не только деньги и силы, но и очень квалифицированные исполнители. Даже при наличии финансирования не всегда можно решить сложную задачу. Вот почему необходимо сохранить фундаментальное образование.

Мы подошли вплотную к вопросу о слабых сторонах модели древнейшего цветка, предложенной участниками проекта eFLOWER?

В таблице, опубликованной авторами модели, помимо уже названных проблем мы с коллегами из МГУ и Королевских ботанических садов Кью увидели (и отразили в своем комментарии) множество чисто научных вопросов, связанных с гомологией (сопоставимостью) морфологических признаков. Вот простейший придуманный пример (в статье наших коллег есть похожие варианты, но их немного сложнее объяснить). Рассмотрим эволюцию признака «цвет лепестков в цветке». Что может быть проще? А между тем существуют растения, у которых лепестков вообще нет. В таком случае в матрице возникает объективный пропуск.

Очевидно, и удельный вес подобных пробелов будет не таким, как при отсутствии знаний о реально существующих лепестках?

Как анализировать эти пробелы, как их будет воспринимать ведущая подсчет компьютерная программа — вопрос отдельный. Как правило, для компьютера нет разницы в обчете неизвестных и отсутствующих признаков. Однако это еще полбеды. Существуют растения, строение которых сложно интерпретировать, решения не лежат на поверхности. Например, как ответить на вопрос: сколько лепестков у тюльпана? Специалисты с этим справятся, а для многих читателей ответ не очевиден. На первый взгляд, лепестков шесть. Но ботаники не считают их лепестками, а обозначают как листочки простого околоцветника, и все потому, что в цветке с лепестками должны быть еще и чашелистики, а у тюльпана шесть ярко окрашенных листочков не окружены чашелистиком-

ми. Таким образом, правильное заполнение матрицы данных для тюльпана: число лепестков = 0. Интересно, однако, что среди относительно близких родственников тюльпана есть растения с тремя достаточно несомненными чашелистиками и тремя лепестками, причем соответствие этих 3+3 органов шести листочкам тюльпана не вызывает сомнений. (Поэтому запись 0 в графе числа лепестков у тюльпана не так уж однозначна).

Есть и ситуации, когда ботаники на более глубоком уровне расходятся в вопросах морфологии. Суть спора — выявление гомологии. Эта проблема по большому счету не решается с помощью компьютера. И она первична: без ее решения нельзя начинать количественную оценку.

Приведу более сложный пример, связанный с растениями из преимущественно австралийского семейства гидателловых, которое нам довелось изучать [8, 9]. Эти крошечные растения



Цветки трех видов тюльпана и вида рода триллиум (относительно близкого к тюльпану, из того же порядка Liliales): а — *Trillium camschatcense*, б — *Tulipa bifloriformis*, в — *Tulipa biebersteiniana*, з — *Tulipa tarda* (коллекция Ботанического сада МГУ). У тюльпанов околоцветник простой, 6 его листочков образуют 2 круга. У триллиума околоцветник состоит из 3 чашелистиков и 3 лепестков, причем лепестки триллиума соответствуют (гомологичны) трем внутренним листочкам околоцветника тюльпана. Если присмотреться, листочки двух кругов у тюльпана различаются между собой. Внутренние листочки (как и лепестки триллиума!) имеют узкое основание, но в нижней половине заметно расширены.

Фото С.Р.Майорова

по молекулярным данным неожиданно оказались очень близкими к кувшинковым (т.е. занимают положение в самом основании филогенетического дерева покрытосеменных). Семена тех и других растений удивительно схожи между собой в важнейших деталях тонкого строения, при том что целые растения гидателловых меньше одного лепестка кувшинки. А что с цветками? Тычинки и пестики гидателловых собраны в компактные группы, подобные цветкам. Сходство усиливается тем, что вокруг собраний тычинок и пестиков есть чешуйки, которые очень напоминают околоцветник кувшинковых, если исследовать детали их расположения и характер развития. Однако есть серьезнейший аргумент против интерпретации репродуктивных структур гидателловых как цветков: если в них одновременно развиты и тычинки, и пестики, то последние находятся с внешней стороны по отношению к расположенным в центре тычинкам, а это «не положено» настоящему цветку. Поэтому широко принято другое прочтение: каждый пестик гидателловых — это сильно редуцированный женский цветок без околоцветника, а каждая их тычинка — сильно редуцированный мужской цветок без околоцветника. Тогда чешуйки обертки можно сравнить с оберткой корзинок (собраний мелких цветков) в семействе сложноцветных — например, у ромашки или подсолнечника.

Таким образом, есть два разных суждения относительно гомологии репродуктивных структур гидателловых. Выбор одного из них влияет на кодирование сразу нескольких важнейших признаков: наличия и числа листочков околоцветника (или лепестков), тычинок и пестиков в цветке и т.д. Важно также, что в этом и в некоторых других случаях ни одна из конкурирующих точек зрения, вероятно, не является «абсолютно верной», — напротив, обе интерпретации отражают какие-то аспекты реальной ситуации. Все это необходимо принимать во внимание, составляя матрицу исходных данных



Цветок кувшинки (*Nymphaea violacea*) и целое растение представителя семейства гидателловых (*Trithuria lanterna*), воспроизведенные в одном масштабе. Северная Австралия.

Фото М.В.Ремизовой



Изображение обоеполой репродуктивной структуры *Trithuria submersa* из семейства гидателловых получено с помощью сканирующего электронного микроскопа и раскрашено на компьютере: обертка из чешуй, напоминающей околоцветник, показана зеленым цветом, многочисленные пестики — красным, расположенная в центре тычинка — желтым.

для количественного анализа эволюции морфологических признаков. Иными словами, перед работой компьютера существует никак не формализуемая стадия качественной оценки, и здесь возможны споры. Собственно, авторы проекта eFLOWER на десятках страниц электронного приложения подробно объяснили все этапы своей работы,

и этот в том числе. Есть признак, и исследователь для себя принимает решение, как его определить. Затем по 792 видам надо это решение реализовать. Требуется очень большая работа, проведенная на основании литературы. И в матрице возникли отдельные неточности, которые мы увидели.

Проблема гомологии восходит к идеям биологов XVIII—XIX вв. и методологически крайне трудна для того, чтобы передать ее решение машине. Это — алгоритм распознавания образа, формализованная неформализованность. В данный момент ситуация усложняется отсутствием достаточного числа квалифицированных специалистов.

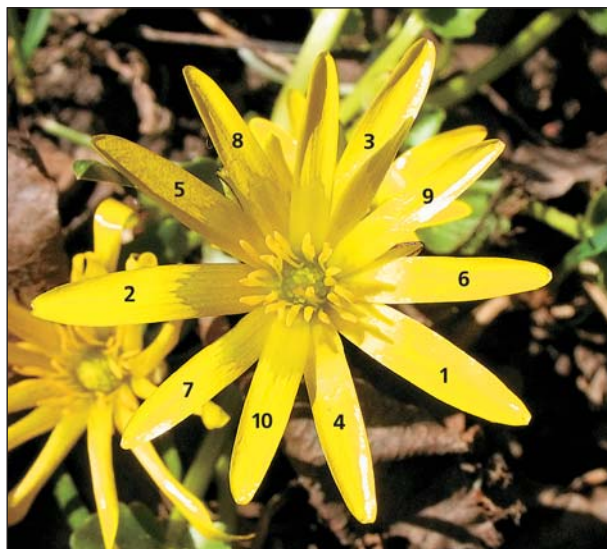
Но названные сложности — только первый пласт главной проблемы, которую мы хотели заострить, открыв дискуссию. Мы подчеркнули: нельзя относиться к отдельным признакам как к дискретным единицам, сложенным вместе. Существуют определенные представления о том, какие морфологические особенности могут совмещаться и какие — нет.

Ваши оппоненты пожертвовали этими представлениями?

Они действовали согласно оговоренному алгоритму: анализировали эволюцию отдельных признаков на основе данных по почти 800 видам цветковых растений. А затем собрали их воедино и получили образ «первоцветка» (используем это слово по аналогии с «прарастением» — *Urpflanze*, —

которое мечтал найти великий Гёте). Мы в свою очередь проанализировали представленные данные, основанную на них модель и чисто интуитивно выделили то, что в этой модели нам показалось несовместимым.

Речь идет о реконструкции расположения органов «первоцветка», и для того чтобы объяснить суть проблемы, необходимо обратиться к базовым понятиям. Существуют два типа размещения органов на оси цветка и листьев на стебле — круговое (оно же циклическое) и спиральное (очередное). Принципиальное различие между ними легче всего уяснить при изучении вегетативных побегов, как это делают в школьном курсе ботаники. При очередном расположении все листья отходят от стебля на разных уровнях (место прикрепления каждого из них называется узел, участки стебля между узлами — междоузлия), а линия, соединяющая последовательно возникающие листья, — это спираль с более или менее постоянным углом между соседними листьями, близким у многих растений к так называемому углу золотого сечения. При круговом, или циклическом, типе к одному узлу прикреплено два листа (супротивное листорасположение) или более двух (мутовчатое листорасположение). Те же закономерности существуют и в расположении органов цветка — чашелистиков и лепестков или листочков простого околоцветника, тычинок, плодолистиков. Только, в отличие от вегетативного побега



Цветки двух растений из семейства лютиковых, иллюстрирующие различие между круговым (циклическим) и спиральным расположением органов. Слева — спиральный цветок чистяка весеннего (*Ficaria vernalis*); справа — циклический цветок водосбора обыкновенного (*Aquilegia vulgaris*). В каждом случае на цветке пронумерованы органы околоцветника. У чистяка их можно выстроить в непрерывный последовательный ряд с углами между соседними органами, в целом близкими к углу золотого сечения (около 137°). Первые три органа цветка чистяка (чашелистики) на фотографии не видны. У водосбора органы явно сгруппированы в круги по пять в каждом. Если бы мы изучали ранние стадии развития цветка с помощью сканирующего электронного микроскопа, то имели бы возможность ясно увидеть: все органы цветка чистяка (включая тычинки и пестики) расположены по единой спирали, а все органы цветка водосбора расположены в кругах, по пять.

Фото С.Р.Майорова

растения, междуузлия в цветке предельно укорочены, а узлы сближены между собой.

Начиная со второй половины XX в. среди ботаников была особенно популярна теория происхождения покрытосеменных растений, сторонники которой считали очень важным подчеркнуть спиральный характер расположения всех органов в древнейших цветках. Это положение вошло в множество учебников и сводок. Однако авторы проекта eFLOWER пришли к выводу, что «первоцветок» был скорее циклическим, чем спиральным [1]. Они сделали столь интересное заключение, применив сложный математический метод анализа данных о цветках современных растений (один из вариантов байесовского анализа). Ранее ученые пытались использовать более простой (и, честно говоря, гораздо более понятный) метод максимальной экономии, но он давал неоднозначный результат.

Неопределенность в ответе на вопрос, был ли «первоцветок» спиральным или циклическим, возникает из-за того, что часть наиболее близких к «корню» филогенетического дерева современных покрытосеменных растений имеет циклические цветки, а часть — спиральные, причем семейства с этими двумя типами цветков «перемешаны» на филогенетическом дереве. И вот более сложный подход позволил преодолеть старую проблему и склониться к выбору циклического цветка как исходного варианта в эволюции покрытосеменных. Однако авторы обсуждаемой статьи [1] показали первичность циклического расположения только для листочков околоцветника* и тычинок. Расположение женских органов (плодолистиков) примитивного цветка было реконструировано ими как спиральное, а не циклическое.

Журнал «Природа» [10], многие научно-популярные издания написали об этой особенности модели древнейшего цветка, ставшей одним из ключевых моментов возникшей дискуссии, но детально о причинах научного спора сказано не было.

Если вдаваться в подробности, то использование байесовского анализа позволяет ранжировать степень обоснованности сделанных заключений, и уверенность участников проекта eFLOWER в полученных ими выводах о расположении тычинок и плодолистиков была как раз не очень большая. Тем не менее, именно комбинация циклического расположения листочков околоцветника и спирального плодолистиков была выбрана авторами для создания трехмерной художественной модели «первоцветка», которая уже широко репродуцируется и станет весьма популярна в дальнейшем. При образном восприятии этой модели далеко не все люди будут учитывать информацию

* Разделения на чашечку и венчик у «первоцветка» не было. — Примеч. Д.Д.Соколова.



Объемная модель «протоцветка». Реконструкция создана в рамках проекта eFLOWER [1].

о степени уверенности авторов в том или ином конкретном признаке.

Наша критика состоит вот в чем: мы не знаем примеров перехода от циклического расположения тычинок к спиральному расположению плодолистиков у какого-либо современного растения и поэтому предполагаем, что такого перехода не должно было формироваться и у ископаемых предков покрытосеменных. При этом лично мне самым интересным представляется даже не критика опубликованной реконструкции «первоцветка», а осознание того факта, что изменение типа расположения органов при переходе от мужской области цветка к женской, по-видимому, представляет собой «запрещенный» вариант. Найти эволюционный запрет, не описанный ранее в науке, — это очень увлекательно, тем более что нет никакого внятного объяснения, почему в природе предложенного сочетания признаков у цветка не бывает. Теперь мы будем искать причины. Мы полагаем, что они кроются в неких закономерностях регуляции морфогенеза цветка, которые еще предстоит описать.

Получается, что данные проекта eFLOWER стимулировали новый научный поиск?

Конечно, это очень ценные, очень объемные данные. Мы из общих соображений (можно сказать, из личного опыта) предположили, что не должно быть цветков с изменением типа расположения органов при переходе от тычинок к плодолистикам. После этого прицельно просмотрели сведения по всем видам, охарактеризованным в опубликованной фундаментальной статье [1]. И обнаружили в матрице данных буквально единичные виды, для которых по литературным источникам описан такой переход. Мы обратились к первоисточникам, с которыми работали авторы проекта eFLOWER, и оказалось, что либо в публи-

кации вкралась опечатка, либо данные не так интерпретированы и т.д. В целом после внимательного рассмотрения каждого необычного случая мы пришли к выводу: в наборе анализируемых современных видов отсутствуют документированные случаи изменения типа расположения органов при переходе от тычинок к плодолистикам.

Есть ли возможность вступить в полемику с авторами первого описания этих видов?

Если первоисточник датируется XIX или серединой XX в., с автором, увы, спорить поздно, хотя в нашей работе мы порой полемизируем с учеными прошлого. Получилось, что, когда провели анализ большого объема данных, подобные проблемы — опечатки, ошибки описания морфологии — вышли на свет. Если с авторами первоисточников спорить нельзя, то с авторами статьи [1] вполне возможно конструктивное обсуждение. Нам было очень приятно, что в своей ответной статье [3] они согласились с нашей критикой по кодированию указанных нами видов и, главное, с выводом об отсутствии случаев с изменением типа расположения органов при переходе к женской части цветка. Более того, изменив после этого значения в очень небольшом числе ячеек таблицы исходных данных, авторы получили и предсказанный нами результат о первичности цветка с циклическим расположением всех органов, включая плодолистика [3]. Впрочем, они справедливо отмечают, что было бы легкомысленно принимать полученный результат как истину в последней инстанции.

И все же главные проблемы анализа данных возникают не из-за технических вопросов, а в силу глобальных причин. Например, мы обсуждаем вопрос о том, как в цветке расположены пестики: по кругу или по спирали. Но ведь есть множество растений с одним пестиком, и их намного больше, чем растений с одной тычинкой. И в данном случае, даже если мы избавимся от пропусков в матрице, связанных с банальным отсутствием сведений об иных признаках такого растения, с трудностями выявления гомологии, с другими проблемами больших данных, у нас все равно неизбежно и объективно останется пропуск, связанный с расположением пестиков в его цветке. И на стадии компьютерной обработки данных точность построений по тычинкам (условно говоря) будет выше, чем по пестикам. (В какой мере эти построения отражают объективную реальность — хороший вопрос.) То место в модели «первоцветка», которое нам хотелось бы исправить, как раз связано с этим признаком, и почти половина ячеек матрицы по нему по разным причинам не была заполнена. В своем ответе [3] участники проекта eFLOWER указали, что они провели специальный тест на значимость данного эффекта и считают, что она невелика, но это — в данном конкретном случае, а в общей форме вопрос, на мой взгляд, остается открытым.

По существу, речь идет о кризисе в изучении эволюции?

Да, нужны новые задачи, и реализация проекта eFLOWER — пример продвижения к их решению. Четверть века люди с огромным энтузиазмом и успехом занимались построением молекулярно-филогенетических деревьев и решили многие проблемы. Теперь на очереди иные вопросы — по-видимому, связанные с морфологией. Морфология важна еще и потому, что есть два рода свидетельств эволюции: не прямые, или молекулярные, отраженные в генетическом разнообразии современных организмов, и прямые свидетельства — ископаемые остатки организмов. Мы должны их объединить, синтезировать. А это можно сделать только через морфологию. Для самых древних ископаемых остатков (например, для свидетельств мелового периода) мы никогда не получим молекулярных данных. Между тем мы очень плохо умеем на основании морфологических признаков реконструировать эволюцию. Этих признаков нам не хватает.

Очень часто ученым нужно «откалибровать» так называемые молекулярные часы, или оценить скорость, с которой проявляются мутации (чем больше их накопилось, тем дальше эволюционно разошлись виды, имеющие общего предка). Что делать, если на пути от общего предка до одного из современных нам видов накопилось меньше мутаций, чем до другого ныне живущего вида? Это означает, что молекулярные часы шли в первом и во втором случаях с разной скоростью (и такое случается сплошь и рядом). Как мы будем определять время, когда родственные виды разошлись? Мы не можем раз и навсегда откалибровать часы, поскольку в каждой веточке эволюционного дерева скорость не постоянна. Зная возраст какого-либо ископаемого и имея возможность четко отнести его к некоей группе (например, семейству), мы получаем основание утверждать, что соответствующая группа не может быть моложе возраста ископаемого. Подобные данные можно использовать для оценки возраста тех веточек эволюционного дерева, где ископаемые остатки не найдены. Делаем мы все это исключительно на основе морфологии, поскольку у нас есть представление об облике организмов из данного семейства, образы других семейств. Немного лукавлю и скажу, что обойтись без экспертных оценок тут невозможно.

Соотносить морфологические и молекулярные данные — это вызов нашего времени.

Если научное сообщество осознает этот вызов, вероятно, созревают новые, прорывные решения, которые позволят выйти из тупика?

Такие события всегда происходят внезапно. Например, более 30 лет назад произошел прорыв в поиске ископаемых цветков. Группа известной шведской исследовательницы Э.М.Фриис научилась находить маленькие ископаемые цветочки с хорошо выраженной внутренней структурой [11],

очень разные. Сейчас их найдено уже очень много, и это принципиально новая страница в изучении эволюционной истории покрытосеменных.

Отвечая на ваш вопрос о вещах, меняющих ход научных исследований, замечу: многое зависит от технической оснащённости лабораторий. Еще 20 лет назад никто не помещал цветки в синхротрон, и мы знали бесконечно меньше об ископаемых объектах. В последние годы биологи широко используют это оборудование, позволяющее проводить томографию очень высокого разрешения. Важные зарубежные работы по ботанике и зоологии содержат данные, полученные с помощью синхротрона. Хотя отечественная физика внесла важный вклад в области создания ускорителей элементарных частиц, мы в МГУ не имеем возможности использовать синхротрон для нужд ботаники.

И тем не менее именно вам с коллегами удалось скорректировать модель, разработанную в рамках международного научного проекта eFLOWER. Вы упомянули о том, что планируете проанализировать причины предполагаемого эволюционного запрета на определенные черты морфологии цветка. Уже есть предположения относительно этих причин?

Я сомневаюсь, что запрет носит функциональный характер и связан со снижением приспособленности растения, которая могла бы наблюдаться в случае его нарушения. Скорее всего, это побочный результат процесса морфогенеза цветка. Но тема функциональной нагрузки морфологических признаков требует отдельного разговора. ■

Интервью подготовила кандидат биологических наук **Е.В. Сидорова**

Литература / References

1. *Sauquet H., von Balthazar M., Magallon S. et al.* The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*. 2017; 8:16047. Doi:10.1038/ncomms16047.
2. *Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Bateman R.M., Rudall P.J.* Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? *American Journal of Botany*. 2018; 105(1): 5–15. Doi:10.1002/ajb2.1003.
3. *Sauquet H., von Balthazar M., Doyle J.A. et al.* Challenges and questions in reconstructing the ancestral flower of angiosperms: A reply to Sokoloff et al. *American Journal of Botany* 2018; 105(2): 1–9. Doi:10.1002/ajb2.1023.
4. *Sauquet H., Magallon S.* Key questions and challenges in angiosperm macroevolution. *New Phytologist*. 2018; in press. Doi:10.1111/nph.15104.
5. Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. М., 2000. [*Antonov A. S. Fundamentals of genosystematics of higher plants. M., 2000. (In Russ.)*]
6. Алешиин В.В. Филогения беспозвоночных в свете молекулярных данных: перспективы завершения филогенетики как науки. Труды Зоологического института РАН. 2013; 2: 9–38. [*Aleoshin V.V. Phylogeny of invertebrates in the light of molecular data: prospects for the completion of phylogenetics as a science. Proceedings of the Zoological Institute of RAS. 2013; 2: 9–38. (In Russ.)*]
7. *Christenbusz M.J.M., Byng J.W.* The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 2016; 261(3): 201–217. Doi:10.11646/phytotaxa.261.3.1.
8. *Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. et al.* Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage. *American Journal of Botany*. 2007; 94(7): 1073–1092.
9. *Rudall P.J., Remizowa M.V., Prenner G. et al.* Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower. *American Journal of Botany*. 2009; 96(1): 67–82.
10. Новый виток в дискуссии о строении древнейшего цветка. Природа. 2018; 3: 84–85 [A new round in the debate about the structure of the ancestral flower. *Priroda*. 2018; 3: 84–85 (In Russ.)]
11. *Friis E.M., Skarby A.* Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of Sweden. *Nature*. 1981; 291(5851): 485–486.

Developmental Morphology of Flower and the Problem of Big Data

Interview with D.D.Sokoloff

Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

The beginning of 2018 was marked by a lively discussion about the evolution of reproductive organs of angiosperms (flowering plants). After the participants of the international project eFLOWER presented a three-dimensional model of the ancestral flower, drawn taking into account the results of the analysis of a large array of data on modern plants, Russian and British scientists analyzed the original data set and published their critical commentary. The authors of the reconstruction of the «ancestral flower» published their reply in March 2018. Dmitry Sokoloff, head of the Higher Plants Department of the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, answered our questions on significance of the discussion for scientific researches.

Keywords: evolution, eFLOWER, angiosperms, flower, molecular phylogenetic tree, morphology, homology.