



ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЙ МОДЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА CELASTRACEAE R.BR. В КОНТЕКСТЕ ДАННЫХ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНЕТИКИ

Иван А. Савинов¹ и Андрей С. Рябченко²

Аннотация. Изучены особенности заложения и формирование соцветий модельных представителей семейства Celastraceae. Выявлены специфические черты в ритмике развития генеративных элементов у разных таксонов. Установлены морфологические маркеры, полностью совпадающие с молекулярными признаками и говорящие об их близком родстве: *Celastrus* и *Tripterygium*, *Salacia* и *Sarawakodendron*, *Salacia* и *Brexia*.

Ключевые слова: : Celastraceae, *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, морфогенез, почки, соцветие

¹ ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет пищевых производств», ул. Талалихина, 33, Москва, 109316, Россия; savinovia@mail.ru

² ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН», ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия; marchellos@yandex.ru

Введение

В связи с успешным использованием данных молекулярной филогенетики для решения вопросов систематики растений поиск новых морфологических маркеров представляется на сегодняшний день актуальной задачей. Особенности развития соцветий и цветков (морфогенез) – вот та область современных исследований, где нашли точки соприкосновения классическая ботаника в лице морфологии и биология/генетика развития. Есть возможность интерпретировать имеющийся материал в контексте созданных генетических моделей развития соцветий и цветков. При этом особое внимание уделяется признакам, успешно поддающимся формализации: 1) наличие/отсутствие терминального цветка, 2) порядок распускания цветков (акропетальный/базипетальный), 3) форма брактеей/брактеолей, 4) степень ветвления осей соцветия, 5) положение цветоносных осей на побеге текущего года (интеркалярное/терминальное). Существующие генетические модели предполагают гомологию между двумя типами профиллов

– брактееями (прицветниками) и обычными зелеными листьями – с одной стороны, и между брактеолями (прицветничками) и прилистниками – с другой. Также постулируется переход от брактеозных соцветий к эбрактеозным (PRUSINKIEWICZ *et al.* 2007). В области изучения цветков успешной формализации поддаются признаки мерности (в кругах) и полноты цветка, а также направление закладки отдельных элементов – базипетальное либо акропетальное (СОЕН & МЕУЕРОВИЦ 1991; АЛЕКСЕЕВ *и др.* 2005).

Следует заметить, что детальных исследований морфогенеза почек и формирования соцветий и цветков у представителей семейства Celastraceae R.Br. не проводилось. Единственное известное авторам исключение – довольно краткая статья В.М. Кузнецовой (1985), посвященная органогенезу вегетативных и генеративных почек в роде *Euonymus* L. Недавно была опубликована обстоятельная статья про сравнительную организацию цветка в порядке Celastrales (MATTHEWS & ENDRESS 2005). Также некоторые данные о поздних стадиях развития цветка у ряда

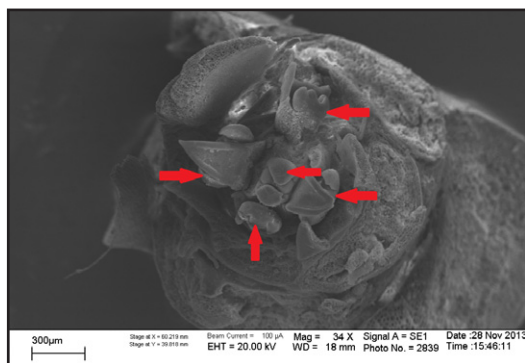


Рис. 1. Начало заложение цветков у *Euonymus atropurpureus* (19.07.2013): стрелками показаны апексы отдельных цветков.

Fig. 1. Beginning of flowers laying of *Euonymus atropurpureus* (19.07.2013): apexes of separated flowers are shown by arrows.

представителей семейства Celastraceae в связи с формированием ариллуса у семян представлены в статье ZHANG *et al.* (2011).

Материалы и методы исследований

Исследование основано на изучении живого и фиксированного материала (образцов почек, соцветий и цветков) у модельных представителей семейства Celastraceae с помощью оптического стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi 2000C и сканирующего электронного микроскопа LEO 1430 VP (Carl Zeiss, Германия). Исследования при помощи СЭМ проводились в режиме высокого вакуума двумя методами. В первом случае растительный материал фиксировали и обезвоживали в серии этиловых спиртов с возрастающей концентрацией и ацетоне, затем проводили сушку при критической точке, наклеивали готовые препараты на медные пластины и покрывали золотом методом катодного напыления в среде аргона (приведенные здесь микрофотографии получены данным методом). При использовании второго метода фиксация препаратов не проводилась, вместо этого растительный материал помещали на столик замораживающей приставки Deben CoolStage, закрепляли его термопастой (патент РФ № 2445660) и



Рис. 2. Формирование соцветия – многочленного дихазия у *Euonymus maximowiczianus* (19.07.2013).

Fig. 2. Forming of inflorescence – multi-cycled dichasium of *Euonymus maximowiczianus* (19.07.2013).

просматривали охлажденным до -30°C . В работе использовались два детектора – SE1 (детектор вторичных электронов) и 4QBSD (детектор обратнорассеянных электронов), для обоих использовалось ускоряющее напряжение в 20 kV и рабочее расстояние 12-20 мм. Выбор модельных таксонов был обусловлен их принадлежностью к разным жизненным формам, разнообразием структурной организации их цветков и соцветий, разным систематическим положением. Всего были изучены почки 14 видов *Euonymus*, *Celastrus* и *Tripterygium* из коллекции Дендрария ГБС РАН (все образцы собраны в 2013 году), 4 вида *Salacia* из коллекций Богорского ботанического сада в Индонезии (собраны в конце августа 2013 года). Соцветия *Sarawakodendron filamentosum* были изучены по гербарному образцу в Кью (К). Предварительные результаты исследования, проведенного авторами, опубликованы в материалах конференции (Савинов 2013б).

Список изученных видов приведен ниже:

1. *Euonymus macropterus* Rupr. 28.06, 19.07
2. *E. hamiltonianus* Wall. 28.06, 19.07
3. *E. sacrosanctus* Koidz. 28.06, 19.07
4. *E. europaeus* L. 28.06, 19.07
5. *E. verrucosus* Scop. 21.04, 28.06, 19.07
6. *E. sachalinensis* (Schmidt) Maxim.

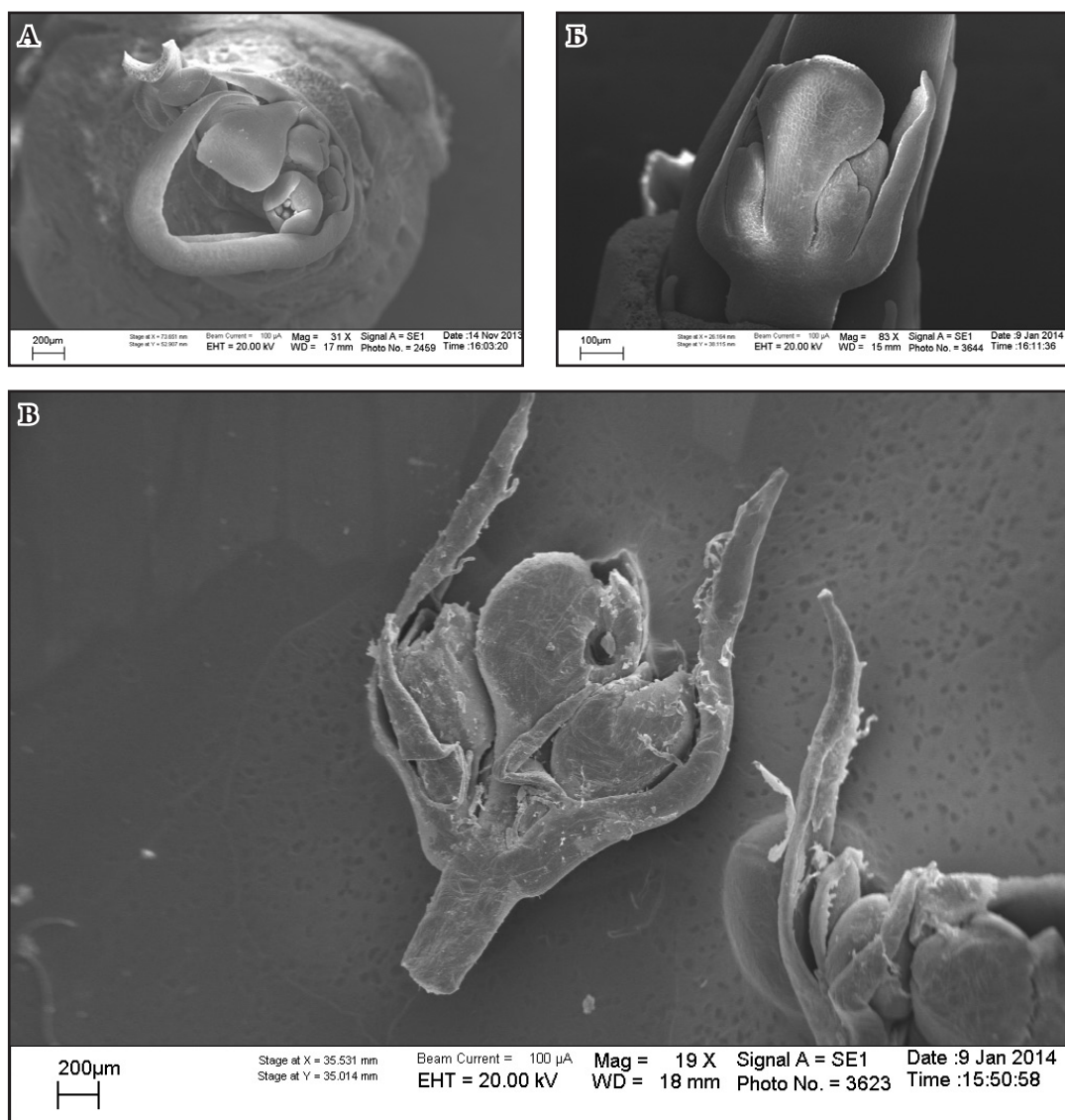


Рис. 3. Сформированное соцветие у *Euonymus macropterus* (19.07.2013) (А) и *E. verrucosus* (21.04.2013) (Б); формирующееся соцветие *E. maximowiczianus* (28.06.2013) (Б).

Fig. 3. Formed inflorescence of *Euonymus macropterus* (19.07.2013) (А) and *E. verrucosus* (21.04.2013) (Б); forming inflorescence of *E. maximowiczianus* (28.06.2013) (Б).

28.06, 19.07

7. *E. maximowiczianus* Prokh. 28.06, 19.07

8. *E. pauciflorus* Maxim. 28.06, 19.07

9. *E. latifolius* (L.) Mill. 19.07

10. *E. atropurpureus* Roxb. 19.07

11. *E. phellomanus* Loes. 28.06

12. *Celastrus orbiculatus* Thunb. 10.10

13. *C. scandens* L. 26.09

14. *Tripterygium regelii* Sprague et Takeda
26.09, 10.10

15. *Salacia macrophylla* Blume

16. *S. oblonga* Wall.

17. *S. roxburghii* Wall.

18. *S. sp.*

19. *Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou

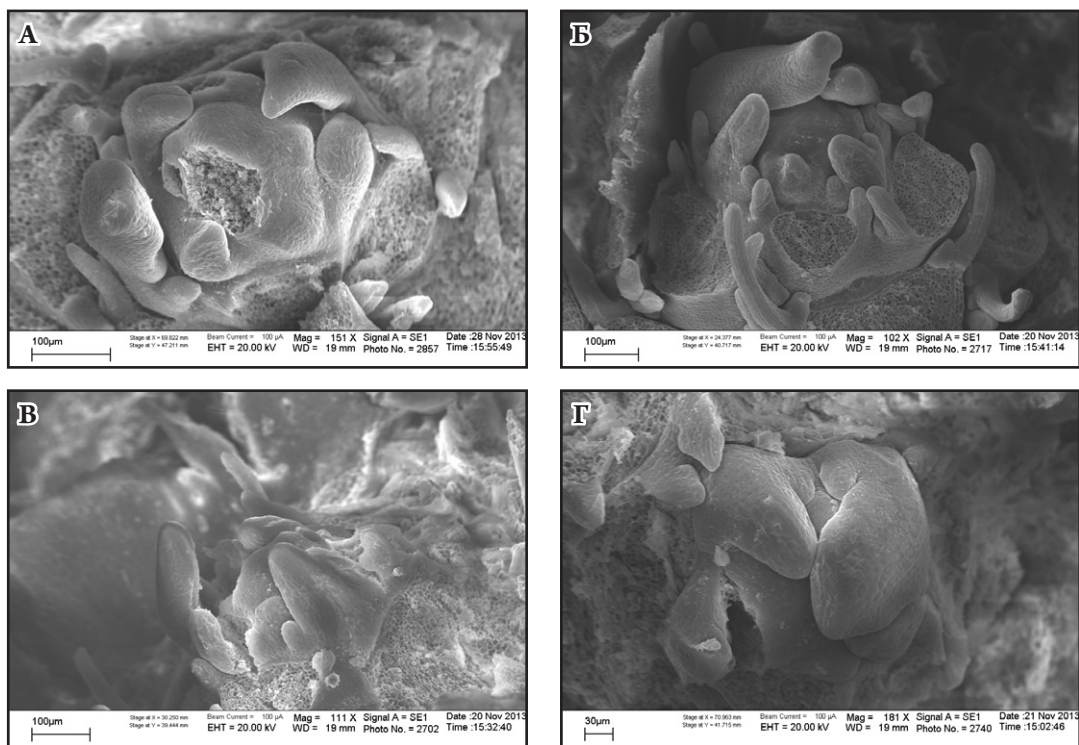


Рис. 4. Общий вид апекса зимующей почки: **А** – *Tripterygium regelii* (10.10.2013); **Б, В** – *Celastrus scandens* (26.09.2013); **Г** – *C. orbiculatus* (10.10.2013).

Fig. 4. General view of apex of winter bud: **A** – *Tripterygium regelii* (10.10.2013); **Б, В** – *Celastrus scandens* (26.09.2013); **Г** – *C. orbiculatus* (10.10.2013).

Результаты и их обсуждение

Соцветия у видов *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium* закладываются в терминальных и/или верхних пазушных почках. Почки закрытого типа. Почечные чешуи многочисленные, черепитчато расположенные, треугольно-заостренные по форме, часто с реснитчатым краем, верхние чешуи в почке иногда шиповидные (*Celastrus*, *Tripterygium*). Зимующие почки у видов *Euonymus* (Рис. 1-3) несут зачаточные генеративные побеги с пазушными, уже сформированными дихазиями, и с заложившимися частями отдельных цветков (цветки осей первого порядка соцветия формируются в конце июня). Формирование элементов соцветий в почках *Celastrus*, *Tripterygium* происходит существенно позже, чем у видов *Euonymus*. Это связано с более поздним периодом цветения на будущий

год (конец июня-июль для видов *Celastrus* и июль-август – для *Tripterygium*). Собственно говоря, зимующие почки у видов этих родов без дифференцированных частей соцветий и отдельных цветков; апексы несут только заложившиеся листовые примордии (Рис. 4). Период роста и дифференциации соцветий завершается для изученных видов бересклета в конце августа – октябре (самое позднее – ноябре), а для видов *Celastrus* и *Tripterygium* – только весной следующего года (хотя многочисленные меристематические зоны на апексе почки наблюдаются осенью предыдущего года). Период между раскрытием почек и появлением бутонов составляет около 1 месяца для видов *Celastrus* и около 2 месяцев – для видов *Tripterygium*. За этот сравнительно небольшой срок для данных видов-лиан происходит дифференциация генеративных элементов, что еще раз подчеркивает интенсивность

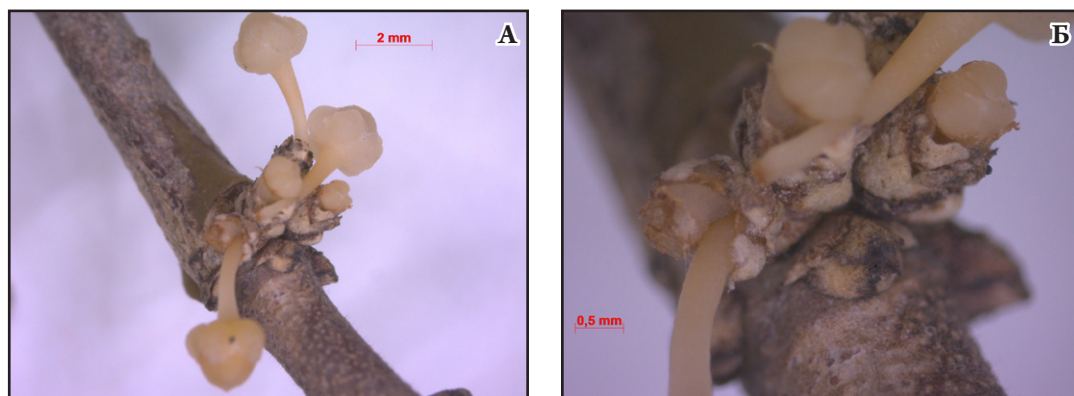


Рис. 5. Общий вид соцветия (А) и основание соцветия (видны многочисленные брактей на брахибластах и многочисленные коллатеральные почки) (Б) *Salacia macrophylla*.

Fig. 5. General view of inflorescence (A), and inflorescence basis (you can see numerous bracts on the brachyblasts, and numerous collateral buds) (Б) of *Salacia macrophylla*.

процессов роста и развития растений этой жизненной формы. Дифференциация соцветия начинается с выпячивания по бокам генеративной меристемы двух прицветников (профиллов) и вычленения центральной оси с терминальным цветком. Затем в пазухах этих брактей закладываются бугорки осей второго порядка, как было показано В.М. Кузнецовой (1985). Степень дифференциации соцветий и цветков (число осей и самих бутонов, наличие членов цветка) в зимующих почках существенно отличается у разных видов. Раньше этот этап наступает у *Euonymus macroptera*, *E. europaeus* (главная ось с терминальным цветком и 2 брактями – в почке 28.06), *E. hamiltonianus*, *E. sacrosanctus*, позже – у *E. atropurpureus*, *E. latifolius*, *E. maximowiczianus*, *E. verrucosus*. Оси соцветий дифференцируются позже отдельных элементов цветков. У *Tripterygium* соцветия-тирсы формируются на концах побегов из 5-7 междоузлий и заканчиваются терминальным цветком. При этом отдельные соцветия-дихазии образуются и в пазухах верхних листьев. Характер распускания цветков у всех изученных видов – базипетальный.

Важное отличие генеративных почек у *Euonymus* от *Celastrus* и *Tripterygium* – их формирование на концах побегов текущего года. Наиболее крупные терминальные почки содержат лучше сформированные

соцветия, чем расположенные под ними. Почки *Celastrus* и *Tripterygium* всегда пазушные, однако под более крупной центральной почкой всегда формируются две более молодые почки, что наблюдается и у видов бересклета.

У видов *Salacia* наблюдается формирование компактных зонтиковидных или (часто) одноцветковых соцветий (Рис. 5), развивающихся из коллатеральных почек в пазухах обычных зеленых листьев на сильно укороченных побегах-брахибластах, несущих многочисленные брактей. Визуально вся такая структура напоминает «пучки». На каждом брахибласте в текущий момент развивается только один цветок, реже два или три. Однако в каждой коллатеральной почке заложены целые группы цветков, цветение которых происходит последовательно (порционно). Судя по ритмике их развития (порционное синхронное появление и цветение по одному цветку, либо группами по три), здесь следует говорить о крайне специализированных одно- или малоцветковых соцветиях, образующихся вследствие редукции многочисленных дихазиев (системы дихазиев). Каждое такое соцветие развивается из почки, расположенной в коллатеральном ряду в пазухе обычного листа. Следует сказать, что случаи редукции типичных соцветий Celastraceae известны и в

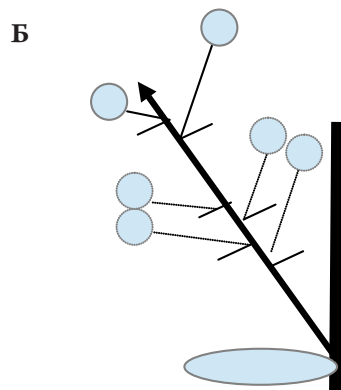


Рис. 6. Общий вид соцветия *Sarawakodendron filamentosum* (видны многочисленные брактей на брахибласте и только 2 цветка) (А) и схема, иллюстрирующая образование такого специализированного типа соцветий (Б).

Fig. 6. General view of inflorescence of *Sarawakodendron filamentosum* (you can see numerous bracts on brachyblast and only 2 flowers) (А), and scheme illustrated the formation of such specialized inflorescence type (Б).

других родах (*Sarawakodendron*, Рис. 6), при этом наблюдается изменение ритма формирования таких вариантов.

Следует обратить внимание на некоторые особенности ряда таксонов, родство которых постулируется в свете последних данных молекулярной филогенетики.

1) Родство родов *Celastrus* и *Tripterygium* (MU *et al.* 2012; SIMMONS *et al.* 2012). Приведенный здесь материал по закладке и ритму развития тирсоидных соцветий этих родов (у *Tripterygium* – всегда с терминальным цветком, у *Celastrus* – открытые либо закрытые варианты) можно рассматривать в качестве морфологических маркеров, полностью совпадающих с молекулярными признаками и говорящих об их близком родстве. Такой вывод может показаться странным в свете сравнительно-карпологических данных, ранее полученных нами (САВИНОВ 2012). Плод *Celastrus* – трехгнездная локулицидная многосеменная коробочка с характерной дифференциацией перикарпия и спермодермы, тогда как плод *Tripterygium* – односеменной ореховидный 3-крылатый с сильно специализированной системой «перикарпий-спермодерма».

2) Рассмотренный выше род *Salacia* вместе с рядом близких таксонов образует

подсемейство Salacioideae, являющееся сестринской группой к подсемейству Sarawakodendroideae I. Savinov et Melikian (COUGHENOUR *et al.* 2011). Выявленная нами динамика формирования малоцветковых соцветий *Salacia* и *Sarawakodendron* демонстрирует их родство.

3) Ритмика развития сильно специализированных соцветий *Salacia*, их формирование из коллатеральных почек и порционное (покластерное) цветение напоминает подобную ритмику в роде *Brexia* (САВИНОВ 2013а).

Заключение

Таким образом, сравнительное изучение закладки и формирования элементов соцветия модельных таксонов семейства Celastraceae позволило выявить признаки, которые можно интерпретировать в рамках существующей «молекулярной» гипотезы родства отдельных родов. Среди наиболее важных признаков нужно упомянуть: сроки заложения и ритмика формирования генеративных элементов, характер и динамика распускания цветков, расположение брактей и брактеолей, мерность цветков (3-, либо 4-5-членные).

Благодарности

Представленные здесь результаты исследования получены благодаря финансовой поддержке РФФИ по проекту № 12-04-31407-мол_а.

Цитируемые источники

- АЛЕКСЕЕВ Д.В., ЕЖОВА Т.А., КОЗЛОВ В.Н., КУДРЯВЦЕВ В.Б., НОСОВ М.В., ПЕНИН А.А., СКРЯБИН К.Г., ЧУБ В.В., ШУБГА О.А., ШЕСТАКОВ С.В. 2005. Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование. Докл. Акад. наук. **401** (4): 570–573.
- КУЗНЕЦОВА В.М. 1985. Органогенез вегетативных и генеративных почек в роде *Euonymus* L. Бюлл. Гос. Никитск. ботан. сада. **57**: 31–35.
- САВИНОВ И.А. 2012. Уровни организации плода в семействе Celastraceae R.Br. и структурное разнообразие пиренариев в подсемействе Cassinoideae Loes. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 161–165.
- САВИНОВ И.А. 2013а. Некоторые особенности морфогенеза соцветий в роде *Brexia* Noronha ex Thouars (Celastraceae). *Mod. Phytomorphol.* **3**: 161–165.
- САВИНОВ И.А. 2013б. Морфогенез соцветий и цветков модельных представителей семейства Celastraceae R.Br. в контексте данных молекулярной филогенетики. *Систематические и флористические исследования Северной Евразии (мат-лы междунаrod. конф., 12-14 декабря 2013, г. Москва)*: 191–193.
- COEN E.S., MEYEROWITZ E.M. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31–37.
- COUGHENOUR J.M., SIMMONS M.P., LOMBARDI J.A., YAKOBSON K., ARCHER R.H. 2011. Phylogeny of Celastraceae subfamily Hippocrateoideae inferred from morphological characters and nuclear and plastid loci. *Molec. Phylogen. Evol.* **59**: 320–330.
- MATTHEWS M.L., ENDRESS P.K. 2005. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **149**: 129–194.
- MU X.-Y., ZHAO L.-C., ZHANG Z.-X. 2012. Phylogeny of *Celastrus* L. (Celastraceae) inferred from two nuclear and tree plastid markers. *J. Plant Res.* **125**: 619–630.
- PRUSINKIEWICZ P., ERASMUS Y., LANE B., HARDER L.D., COEN E. 2007. Evolution and development of inflorescence architectures. *Science* **316** (5830): 1452–1456.
- SIMMONS M.P., MCKENNA M.J., BACON C.D., YAKOBSON K., CAPP A.J., ARCHER R.H., FORD A.J. 2012. Phylogeny of Celastraceae tribe Euonymieae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Molec. Phylogen. Evol.* **61** (1): 9–20.
- ZHANG X., ZHANG Z.-X., STUTZEL T. 2011. Aril development in Celastraceae. *Fedd. Repert.* **122** (7-8): 445–455.

PECULIARITIES OF INFLORESCENCES MORPHOGENESIS IN MODEL REPRESENTATIVES OF THE CELASTRACEAE R.BR. IN CONTEXT OF MOLECULAR PHYLOGENETIC DATA

IVAN A. SAVINOV¹ & ANDREI S. RYABCHENKO²

Abstract. Peculiarities of laying and forming of inflorescences for model representatives of the Celastraceae are studied. Specific characters in rhythm development of generative elements for different taxa are determined. Morphological markers, which are coincided completely with molecular characters, are determined. They are evidenced on closely relation between next taxa: *Celastrus* and *Tripterygium*, *Salacia* and *Sarawakodendron*, *Salacia* and *Brexia*.

Key words: Celastraceae, *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, morphogenesis, buds, inflorescence

¹ Moscow State University of Food Productuion, Talalichina str. 33, 109316 Moscow, Russia; savinovia@mail.ru

² Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS, Botanicheskaya str. 4, 127276 Moscow, Russia; marchellos@yandex.ru