ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2007, том 68, № 2, с. 83–97

УДК 561.5

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЦВЕТКА: НА ПУТИ К СИНТЕЗУ

© 2007 г. Д. Д. Соколов, А. К. Тимонин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра высших растений
119992 Москва, Ленинские горы
e-mail: sokoloff–v@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.07.2006 г.

Молекулярно-филогенетические данные серьезно трансформировали представления о филогении высших растений. Утвердилось мнение о значительной изолированности покрытосеменных от всех остальных современных семенных растений, которые теперь рассматривают как монофилетическую группу. Следствием этого стал отказ от "антофитной теории" происхождения покрытосеменных. Поиск и анализ генов голосеменных растений, ортологичных генам, регулирующим развитие цветка у покрытосеменных, привели к выдвижению "преимущественно мужской теории" происхождения цветка, которая не противоречит данным о монофилии современных голосеменных. Принятый в этой теории сценарий возникновения покрытосеменных вследствие утраты их предком регуляторного гена из сем. Needle и вызванного ею гетеротопного смещения семязачатков на адаксиальную сторону некоторых микроспорангиофоров с последующей реорганизацией последних в плодолистики исключил требование обоеполости фруктификаций предка покрытосеменных и позволил "выводить" их от любого таксона голосеменных с листовидными микроспорангиофорами. Соответственно проблема возникновения обоеполого цветка и плодолистика в значительной мере трансформировалась в проблему возникновения исходного для покрытосеменных битегмального анатропного семязачатка. Предшествующей такому семязачатку структурой, согласно "преимущественно мужской теории", могут быть капсулы Corystospermataceae (= Umkomasiaceae) или Caytoniaceae. Однако ад- и абаксиальные стороны капсулы Corystospermataceae располагаются иначе, чем ад- и абаксиальные стороны наружного интегумента у покрытосеменных, а у Caytoniaceae не было листовидных микроспорангиофоров. Полученное несоответствие говорит о том, что следует значительно лучше знать функцию генов из сем. Needle у голосеменных чтобы адекватно оценить предполагаемые возможности и последствия их утраты при возникновении покрытосеменных растений. Противопоставление всех голосеменных как монофилетической группы покрытосеменным основано на изучении нерепрезентативной выборки голосеменных, содержащей скудные современные остатки этой в основном вымершей группы. Поэтому данные традиционных дисциплин и палеоботаники заслуживают не меньшего доверия. Идея С.В. Мейена о происхождении покрытосеменных от Bennettitales могла бы быть сохранена как рабочая гипотеза для последующих исследований (включающих ее тестирование как новыми палеоботаническими, так и молекулярно-генетическими данными), однако остается неясным, как в рамках этой гипотезы объяснить происхождение анатропных битегмальных семяпочек примитивных покрытосеменных от ортотропных унитегмальных у беннеттитовых.

Происхождение покрытосеменных, или цветковых растений – одна из наиболее популярных проблем эволюционной ботаники. Однако, знакомясь с литературой по этому вопросу, трудно отделаться от ощущения, что прояснение одних аспектов проблемы ставило и ставит перед учеными все новые и новые загадки. Сейчас, в начале XXI в., проблема происхождения покрытосеменных растений представляется, пожалуй, даже более загадочной, чем она казалась на рубеже XIX–XX вв. (при всей остроте противостояния сторонников эвантовой (Arber, Parkin, 1907) и псевдантовой (Веттштейн, 1912) гипотез).

А.Л. Тахтаджян (1987) приводит четыре основных признака, отличающих цветковые растения от голосеменных: 1) их семяпочки заключены в более или менее замкнутую полость – завязь; 2) пыльцевые зерна улавливает не микропиле семязачатка, а рыльце пестика; 3) гаметофиты развиваются в результате минимального числа митотических делений и не имеют гаметангиев; 4) двойное оплодотворение и формирование обычно триплоидного вторичного эндосперма. В данном перечне обращает на себя внимание то, что среди диагностических признаков цветковых растений не фигурирует наличие цветка. При всей своей парадоксальности это вполне закономерно, поскольку цветок в сущности невозможно определить иначе как основную структурную единицу фруктификаций цветковых растений (понимая термин "фруктификация" так же широко, как это делают при-

менительно к голосеменным растениям – см. Мейен, 1987).

Разнообразие цветков покрытосеменных растений настолько велико, что невозможно указать какие-либо структурные особенности, присущие всем цветкам и позволяющие провести их формальную идентификацию. Признаком цветка можно было бы считать наличие пестика с завязью и рыльцем – специфической особенности покрытосеменных растений (Тахтаджян, 1987). Однако мужские цветки многих растений не имеют не только пестика, но даже следов его наличия в прошлом. Поэтому их описание именно как цветков, а не как, скажем, стробилов микроспорангиофоров, зиждется исключительно на уверенности в их типологической тождественности с обоеполыми и женскими цветками, обладающими пестиком/пестиками. Хотя цветки могут не иметь пестиков (мужские), тычинок (женские) или околоцветника (голые), во всех случаях мы их называем цветками, и несмотря на серьезные дебаты по этому вопросу в прошедшие десятилетия (например, Melville, 1960; Meeuse, 1975; Тихомиров, 1987; Красилов, 1989), большинство современных ботаников полагает их гомологичными друг другу структурами (см. однако: Stuessy, 2004). Однако строго доказать гомологию цветков у всех покрытосеменных едва ли возможно (например, Bateman et al., 2006). Кроме того, нет надежных критериев, позволяющих различить цветок и сильно специализированное цветкоподобное соцветие (псевдантий): если признаки, указывающие на псевдантиевую природу репродуктивной структуры сформулировать можно, то признаки, присущие именно цветку, но не псевдантию указать не удается (Sokoloff et al., 2006).

Тем не менее, несмотря на невозможность строго определить цветок, ясно, что его возникновение было ключевым событием в происхождении покрытосеменных растений. Поэтому, рассматривая происхождение покрытосеменных растений как таксона, чаще всего обсуждают именно происхождение цветка как наиболее яркой их особенности, присущей (фактически по определению) всем их представителям. Самое существенное отличие цветка покрытосеменных от фруктификаций голосеменных – это наличие гинецея из одного или нескольких плодолистиков с полой обычно замкнутой завязью, в которой развиваются семязачатки, и рыльцем, улавливающим пыльцу (именно эти признаки включены в приведенный выше перечень диагностических признаков цветковых растений). При этом внутренняя поверхность завязи, несущая семязачатки, – это часть адаксиальной (т.е. морфологически верхней) поверхности плодолистика (рис. 1). У некоторых голосеменных растений также есть женские фруктификации из полых более или менее замкнутых структур, капсул, содержащих внутри семязачатки. Однако внутренняя поверхность таких полостей, несущая семязачатки, обычно соответствует абаксиальной поверхности капсулы (см.: Мейен, 1987), а пыльцу улавливает не рыльце, а длинные микропилярные трубки семязачатков, выставляющиеся из узкого отверстия капсулы (рис. 1). Поэтому весьма непросто, но крайне необходимо понять, какие морфологические преобразования привели к возникновению характерного для покрытосеменных растений плана строения репродуктивных структур.

Несмотря на настоящую революцию в изучении цветков древнейших покрытосеменных растений, произошедшую в последние 30 лет, морфологическая дистанция между цветком и репродуктивными структурами всех известных голосеменных все еще кажется непреодолимой пропастью. Это заставляет некоторых ботаников предлагать гипотезы происхождения цветковых растений, связанные с сальтациями, которые при возникновении данного таксона могли привести к радикальной перестройке плана строения репродуктивных органов, не оставившей следов.

КОНЦЕПЦИЯ ГАМОГЕТЕРОТОПИИ С.В. МЕЙЕНА

Одна из наиболее оригинальных сальтационных гипотез происхождения покрытосеменных была предложена С.В. Мейеном (1986; Meyen, 1988). Он собрал много фактов в пользу близкого родства между покрытосеменными и одной из групп ископаемых голосеменных – беннеттитовыми (Bennettitales): радиоспермические (радиально симметричные) семязачатки, детали строения древесины, парацитные устьица, микроспорангии в синангиях, вероятная энтомофилия ряда беннеттитовых, покров стробилов из стерильных филломов, напоминающий околоцветник, и др. Сама по себе идея сравнительно близкого родства беннеттитовых с покрытосеменными отнюдь не нова. Она была очень популярна еще в начале XX в., вскоре после того, как выяснилось, что многие беннеттитовые имели обоеполые (амфиспорангиатные) фруктификации. Эта особенность казалась особенно важной, так как фруктификации почти всех остальных голосеменных однополые, а цветки покрытосеменных – чаще всего обоеполые.

Одна из основных гипотез происхождения цветка – стробильная, или эвантовая (Arber, Parkin, 1907) – как раз и предполагает гомологию между амфиспорангиатным стробилом беннеттитовых и (обоеполым) цветком покрытосеменных растений. Главную трудность для данной гипотезы представляло "выведение" плодолистика с замкнутой завязью – ключевого эволюционного приобретения покрытосеменных – из репродуктивных структур беннеттитовых, на что обратили внимание и сами создатели эвантовой гипотезы. Как и подавляющее большинство ботаников, они мыс-

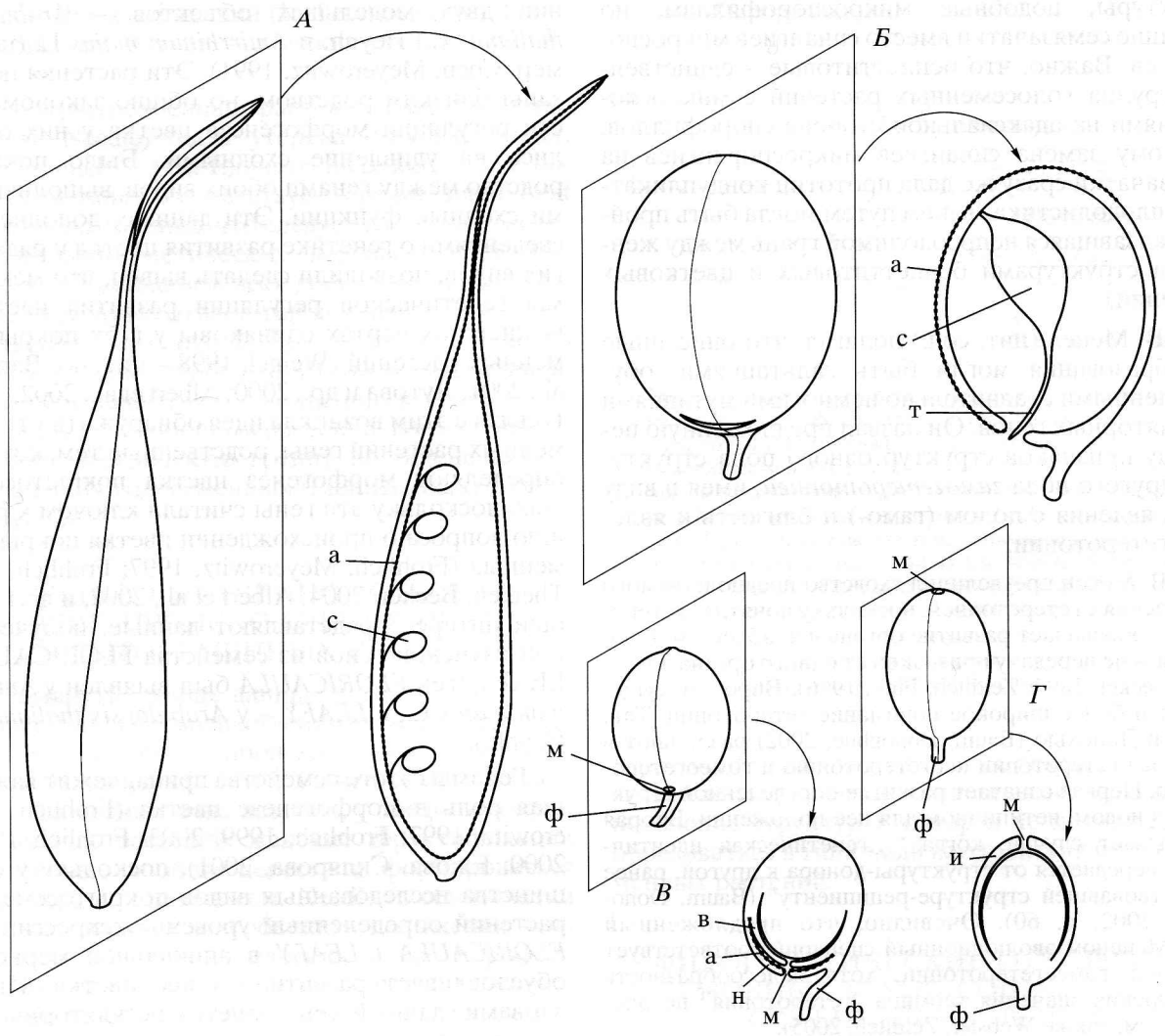

Рис. 1. Схемы строения женских репродуктивных структур семенных растений. *А* – внешний вид и сагиттальный срез плодолистика покрытосеменного растения; *Б* – внешний вид и сагиттальный срез капсулы користоспермового голосеменного растения; *В* – внешний вид и сагиттальный срез битегмального анатропного семязачатка покрытосеменного растения; *Г* – внешний вид и сагиттальный срез унитегмального атропного (ортотропного) семязачатка голосеменного растения: а – адаксиальная сторона; в – внутренний интегумент; м – микропиле; н – наружный интегумент; с – семязачаток; т – микропилярная трубка; ф – фуникулус (семяножка).

лили плодолистик как гомолог мегаспорофилла, несшего на своей адаксиальной стороне близ краев семязачатки. Смыкание краев такого мегаспорофилла друг с другом и их последующее срастание должны были привести к формированию завязи. Беннеттитовые же не имели выраженных мегаспорофиллов. Их семязачатки прикреплялись по отдельности непосредственно к оси стробила, которая наряду с семязачатками несла также так называемые межсеменные чешуи. Таким образом, фруктификации беннеттитовых не имеют структур, которые могли бы служить эволюционным материалом для возникновения плодолистика покрытосеменных растений.

Невозможность "вывести" гинецей покрытосеменных растений из женских элементов фруктификаций беннеттитовых заставила большинство ученых отказаться от гипотезы о сравнительно близком родстве этих двух таксонов. Гипотеза С.В. Мейена (1986; Meyen, 1988), поддерживавшего идею о происхождении цветковых растений от беннеттитовых, и была призвана решить проблему возникновения гинецея покрытосеменных из женских элементов фруктификаций Bennettitales. По мнению С.В. Мейена, возникновение цветка покрытосеменных было обусловлено резкой перестройкой морфогенеза фруктификации беннеттитовых, приведшей к тому, что важные элементы программы развития мужских элементов фруктификации (микроспорофиллов) стали реализовываться при развитии ее женских элементов. В результате в центральной части стробила возникали

структуры, подобные микроспорофиллам, но имевшие семязачатки вместо синангиев микроспорангиев. Важно, что беннеттитовые – единственная группа голосеменных растений с микроспорангиями на адаксиальной стороне спорофиллов. Поэтому замена синангиев микроспорангиев на семязачатки сразу же дала прототип кондупликатного плодолистика. Таким путем могла быть пройдена казавшаяся непреодолимой грань между женскими структурами беннеттитовых и цветковых растений.

С.В. Мейен (цит. соч.) полагал, что описанные преобразования могли быть сальтациями, обусловленными сравнительно немногими мутациями регуляторных генов. Он назвал предложенную передачу признаков структур одного пола структурам другого пола *гамогетеротопией,* имея в виду связь явления с полом (гамо-) и близость к явлению гетеротопии.

С.В. Мейен преувеличил сходство предполагаемого им явления с гетеротопией, поскольку понятие "гетеротопия" обозначает развитие органа в необычном положении, а не передачу признаков от одного органа другому (Haeckel, 1894; Zelditch, Fink, 1996). Впрочем, существует и более широкое понимание гетеротопии. Так, Баум и Донохью (Baum, Donoghue, 2002) различают в пределах гетеротопии неогетеротопию и гомеогетеротопию. Первая означает развитие определенной структуры в новом, нетипичном для нее положении. Вторая охватывает случаи, когда "…генетическая идентичность передается от структуры-донора к другой, ранее существовавшей структуре-реципиенту" (Baum, Donoghue, 2002, p. 60). Очевидно, что предложенный С.В. Мейеном эволюционный сценарий соответствует понятию гомеогетеротопии, хотя целесообразность расширения значения термина "гетеротопия" не очевидна (см. также Webster, Zelditch, 2005).

Отдавая должное изящному эволюционному сценарию, предложенному С.В. Мейеном, нельзя не заметить, что гамогетеротопное возникновение цветка покрытосеменных растений, как и всякое сальтационное преобразование, принципиально не может быть проверено методами палеоботаники (и классической морфологии). Это, вероятно, в немалой степени способствовало тому, что она не получила признания у ботаников. Авторы многих обобщающих работ даже не упоминают об этой гипотезе (см., однако: Bateman, DiMichele, 1994; Endress, 2006). Впрочем, в последней обобщающей статье по "преимущественно мужской" теории (Frohlich, 2006) взглядам С.В. Мейена посвящен специальный раздел.

ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ ФРУКТИФИКАЦИЙ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

На рубеже 1980–1990 гг. развернулись активные и очень плодотворные исследования генов, регулирующих морфогенез цветка. Наиболее впечатляющие результаты были получены при изучении двух модельных объектов – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Antirrhinum majus* L. (например, Coen, Meyerowitz, 1991). Эти растения не связаны близким родством, но общие закономерности регуляции морфогенеза цветка у них оказались на удивление сходными. Было показано родство между генами обоих видов, выполняющими сходные функции. Эти данные, дополненные сведениями о генетике развития цветка у ряда других видов, позволили сделать вывод, что механизмы генетической регуляции развития цветка в важнейших чертах одинаковы у всех покрытосеменных растений (Weigel, 1998 – цит. по: Barrier et al., 2001; Лутова и др., 2000; Albert et al., 2002, и др.). В связи с этим возникла идея обнаружить у голосеменных растений гены, родственные тем, которые определяют морфогенез цветка покрытосеменных, поскольку эти гены считали ключом к решению вопроса о происхождении цветка покрытосеменных (Frohlich, Meyerowitz, 1997; Frohlich, 1999; Theißen, Becker, 2004; Albert et al., 2002, и др.). Особый интерес представляют данные, полученные при изучении генов из семейства FLORICAULA / LEAFY (ген *FLORICAULA* был выявлен у *Antirrhinum majus* L., а *LEAFY* – у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.).

Генам из этого семейства принадлежит важнейшая роль в морфогенезе цветка (Frohlich, Meyerowitz, 1997; Frohlich, 1999, 2003; Frohlich, Parker, 2000; Ежова, Склярова, 2001), поскольку у большинства исследованных видов покрытосеменных растений определенный уровень экспрессии гена *FLORICAULA / LEAFY* в апикальной меристеме обусловливает развитие из нее цветка. Иными словами, данный ген является регуляторным геном высокого уровня, так как от его экспрессии зависит экспрессия большого числа других регуляторных генов, участвующих в развитии цветка. Кроме того, в диплоидных геномах покрытосеменных растений этот ген содержится в единственной копии, что существенно упрощает исследование.

У голосеменных растений (кроме *Gnetum*) были выявлены две копии (паралоги) гена *FLORICAULA/ LEAFY* (Mellerowicz et al., 1998; Mouradov et al., 1998), которые получили названия соответственно Leaf family и Needle family (Frohlich, Parker, 2000). Эти гены, по-видимому, возникли путем дупликации исходного гена на ранних стадиях эволюции семенных растений, поскольку все изученные "споровые" высшие растения имеют только одну копию данного гена (Frolich, Parker, 2000). Дупликация гена, вероятно, была связана с тем, что голосеменные (за немногими исключениями) обладали однополыми фруктификациями на протяжении всей своей истории, начиная с девона (Frohlich, Meyerowitz, 1997). Установлено, что у *Pinus radiata* D. Don одна копия гена (сем. Leaf) имеет высокий уровень экспрессии на ранних стадиях развития

мужских фруктификаций (Mellerowicz et al., 1998), а другая (сем. Needle) – женских (Mouradov et al., 1998).

У покрытосеменных растений одна из копий (из сем. Needle) была утеряна (Frohlich, Parker, 2000; Frohlich, 2003). Единственная копия *LFY* покрытосеменных соответствует (ортологична) Leaf family голосеменных, что следует из анализа молекулярно-филогенетических деревьев, построенных с использованием всех доступных последовательностей нуклеотидов генов высших растений, родственных *LFY* (рис. 2). Все последовательности генов *LFY* покрытосеменных образуют единую кладу, сестринскую по отношению к кладе генов Leaf family голосеменных растений. Вместе они составляют сестринскую группу по отношению к Needle family голосеменных (Frohlich, Parker, 2000; Frohlich, 2003).

Рис. 2. Эволюция генов, родственных *LFY*, у семенных растений (по Frohlich, 2003). У папоротников имеется одна копия такого гена (сплошная линия). При возникновении семенных растений произошла его дупликация и формирование двух паралогов, образовавших сем. Needle (пунктирная линия) и Leaf (штриховая линия). При возникновении покрытосеменных растений произошла утрата паралога из сем. Needle (обозначено крестиком), обусловившая резкую трансформацию строения репродуктивных органов и появление плодолистика и цветка. Имела место также независимая утрата этого же паралога в линии, ведущей к *Gnetum*, ее эволюционные последствия неясны.

"ПРЕИМУЩЕСТВЕННО МУЖСКАЯ ТЕОРИЯ" ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦВЕТКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Упомянутые выше данные легли в основу так называемой "преимущественно мужской теории" (the mostly male theory) происхождения цветка Фролика и Паркера (Frohlich, Parker, 2000; Frohlich, 2003). По мнению этих авторов, у предков покрытосеменных растений женские фруктификации как таковые вообще перестали формироваться после утраты гена из сем. Needle, а семязачатки стали развиваться в необычном положении – на адаксиальной стороне плоских микроспорофиллов. Развитие семязачатков в необычном положении, например, на вегетативных листьях можно наблюдать и у разных современных цветковых растений, мутантных по некоторым генам, регулирующим развитие растения. Таким образом, согласно данной теории, плодолистик покрытосеменных растений соответствует плоскому микроспорофиллу каких-то ископаемых голосеменных, на адаксиальной стороне которого развились семязачатки. Последующая редукция микроспорангиев, сворачивание микроспорофилла на адаксиальную сторону и смыкание его краев и привели к формированию знакомого нам плодолистика.

"Преимущественно мужская теория" Фролика и Паркера исключительно близка к гипотезе гамогетеротопии С.В. Мейена. Однако сами авторы усматривают существенное отличие своих взглядов в том, что С.В. Мейен предполагал перенос *признаков* мужских структур на женские, в то время как "преимущественно мужская теория" предполагает перенос *органов* (семязачатков) на микроспорофиллы (Frohlich, Parker, 2000; Frohlich, 2003). (По иронии судьбы преобразования фруктификаций в рамках именно преимущественно мужской теории с этимологической точки зрения в наибольшей мере соответствуют понятию гамогетеротопии.) Как бы то ни было, результаты, предсказываемые обеими концепциями, одинаковы: появление структуры, которая легко может преобразоваться в типичный плодолистик покрытосеменных растений.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП СОВРЕМЕННЫХ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Наиболее существенные различия между взглядами С.В. Мейена и авторов "преимущественно мужской теории" лежат в действительности не в вопросе о переносе признаков или органов (в свете модульной организации высших растений этот вопрос в значительной мере приобретает схоластический характер), а в том, какие группы голосеменных растений следует рассматривать как возможных предков покрытосеменных.

Представления С.В. Мейена в целом неплохо согласовывались с так называемой антофитной гипотезой происхождения покрытосеменных, которая была предложена под влиянием проведенных в 1980 гг. кладистических реконструкций филогении семенных растений на основе морфологических признаков с широким привлечением данных по ископаемым формам (например, Doyle, Donoghue, 1986). Эти данные указывали на близкое родство между гнетовыми (*Gnetum, Welwitschia* и *Ephedra*), покрытосеменными и беннеттитовыми, а нередко также и некоторыми другими вымершими группами голосеменных – в зависимости от топологии конкретных кладограмм (см. Doyle, 1998). Соот-

ветственно еще у предков беннеттитовых, гнетовых и покрытосеменных растений должны были возникнуть репродуктивные структуры, подобные цветку.

Следует отметить, что ботаники уже давно обратили внимание на сходство гнетовых с покрытосеменными растениями по многим морфологическим и биологическим особенностям, что нашло отражение во многих системах высших растений, предложенных еще в конце XIX – начале XX веков. На представлениях о близком родстве этих таксонов, в частности, была основана одна из основных гипотез происхождения цветка покрытосеменных – псевдантовая гипотеза (см.: Веттштейн, 1912). Данные представления получили дополнительное подкрепление в исследовании Мухаммада и Саттлера (Muhammad, Sattler, 1982), показавших возможную гомологию между сосудами гнетовых и покрытосеменных (которую ранее отрицали из-за различий в строении перфорационных пластинок), и в эмбриологическом изучении Фридманом (Friedman, 1990, 1992) ряда видов *Ephedra* и *Gnetum*, выявившим наличие у них двойного оплодотворения, подобного таковому у цветковых растений.

Мнение о достаточно близком родстве между беннеттитовыми и гнетовыми также обосновано большим числом общих морфологических признаков (например, Тахтаджян, 1956). Эти данные косвенно указывают также на довольно тесное родство беннеттитовых и с цветковыми растениями, хотя многие характерные черты покрытосеменных (например, строение гаметофитов и особенности оплодотворения) невозможно проследить у ископаемых беннеттитовых.

Таким образом, гипотеза С.В. Мейена о происхождении покрытосеменных растений непосредственно от беннеттитовых вполне соответствовала основной парадигме того времени в области филогении семенных растений.

Развитие молекулярной систематики (геносистематики) позволило выдвинуть убедительные аргументы против антофитной теории. К концу 1990 – началу 2000 годов общепризнанными стали такие филогенетические деревья, в которых все современные голосеменные, включая и гнетовые, составляют единую кладу, сестринскую по отношению к покрытосеменным растениям (Goremykin et al., 1996; Hansen et al., 1999; Samigullin et al., 1999; Winter et al., 1999; Антонов, 2000; Bowe et al., 2000; Chaw et al., 2000; Soltis et al., 2005, и др.), т.е. строго монофилетичны в кладистическом понимании. Сходные представления о сестринских отношениях между современными голо- и покрытосеменными растениями были впервые сформулированы молекулярными биологами значительно раньше (Рахимова и др., 1989), но до конца 1990 годов не получали поддержки.

Существенно, что филогенетическое дерево, построенное по нуклеотидным последовательностям генов, родственных *LFY* (Frohlich, Parker, 2000), также убедительно показывает монофилию современных голосеменных. При этом каждое семейство генов голосеменных (соответственно Leafy и Needle) формирует собственную кладу (рис. 2) с высоким уровнем поддержки[1]. Этот результат можно считать даже более надежным свидетельством монофилии современных голосеменных, чем результаты, полученные с использованием других генов. Дело в том, что из-за наличия на кладограмме длинных ветвей, ведущих к резко обособленным группам (наличие их связано с вымиранием большого числа ископаемых форм и/или резко неравными темпами эволюционных преобразований в разных группах), возникают проблемы с выявлением "истинной" топологии филогенетического дерева вследствие так называемого эффекта "притяжения длинной ветви" (long branch attraction) (например, Stefanovic et al., 2004). В результате этого эффекта резко обособленная группа оказывается на кладограмме в "неверном" положении или неверно укорененной. Использование генов типа *LFY*, в эволюции которых имели место дупликации, позволяет "разбить" длинные ветви, так как появляется дополнительное разветвление, ведущее к двум семействам паралогичных генов и уменьшающее длину ветвей (Frohlich, Meyerowitz, 1997; Mathews, Donoghue, 1999; Frohlich, Parker, 2000). Дупликация гена *LFY*, предположительно имевшая место при возникновении семенных растений, "разбивает" длинную ветвь, ведущую к семенным растениями, и, следовательно, делает более надежным вывод о монофилии всех современных голосеменных.

Из этого неизбежно следует, что гнетовые должны иметь непосредственного общего предка не с покрытосеменными растениями, как это следовало из антофитной гипотезы, а с другими голосеменными растениями. Соответственно, учитывая представления, что вымершие беннеттитовые – близкие родственники современных гнетовых, мы должны исключить их из числа возможных предков цветковых растений.

Согласно этому выводу, Фролик и Паркер (Frohlich, Parker, 2002; Frohlich, 2002) предполагают, что предками покрытосеменных растений были не беннеттитовые, а користоспермовые (Corystospermataceae, или Umkomasiaceae). Эти растения имели многочисленные микроспорофиллы, часто пельтатные, расположенные по спирали на оси фруктификации. Верхние из них, по представлени-

[1] Следует заметить, что в первой публикации (Frohlich, Parker, 2000) оба семейства генов дают топологию филогенетического дерева (гнетовые + (хвойные + (саговниковые + + гинкго))), а в более поздней (Frohlich, 2003) – (саговниковые + (гинкго + (хвойные + гнетовые))).

ям данных авторов, дали начало плодолистикам после появления на них семязачатков, а нижние преобразовались в тычинки. Правда, микроспорофиллы користоспермовых несли микроспорангии на абаксиальной (морфологически нижней) стороне, а не на адаксиальной, как у беннеттитовых. Поэтому, согласно С.В. Мейену (1986; Meyen, 1988), користоспермовые не могут быть предками покрытосеменных растений, так как по предложенному им эволюционному сценарию только микроспорофиллы с адаксиально расположенными микроспорангиями могли дать начало плодолистикам в результате гамогетеротопии.

Абаксиальное положение микроспорангиев на микроспорофиллах користоспермовых, напротив, нисколько не противоречит "преимущественно мужской теории" Фролика и Паркера, поскольку она предполагает просто возникновение семязачатков в необычной позиции на микроспорофиллах, а возникать они могли в принципе на любой их стороне.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Семязачатки покрытосеменных растений достаточно разнообразны, но у примитивных форм они обычно битегмальные (с двумя интегументами вокруг нуцеллуса) и анатропные (обращенные, так что семяножка с одной стороны прирастает к наружному интегументу, а микропиле оказывается по соседству с семяножкой) (например, Тахтаджян, 1966). Такое строение семязачатка, вероятно, было исходным для покрытосеменных (Тахтаджян, 1966; Soltis et al., 2005, и др.). В то же время семязачатки большинства голосеменных, в том числе и користоспермовых, унитегмальные (имеют один интегумент, хотя в ряде случаев наличие лишь одного интегумента может быть явлением вторичным – Мейен, 1987) и ортотропные (прямые, их микропиле противолежит семяножке, не срастающейся с интегументом) (Тахтаджян, 1956; Мейен, 1987, и др.). Поэтому наряду с проблемой возникновения цветка в целом существует и проблема возникновения семязачатка исходного для покрытосеменных типа.

Авторы "преимущественно мужской теории" разрешают этот вопрос следующим образом. Они обращают внимание на то, что у користоспермовых унитегмальные ортотропные семязачатки по нескольку заключены в капсулы (они называют их купулами, но мы следуем терминологии С.В. Мейена, 1987). Капсулы в свою очередь изогнуты так, что их ножка прикрепляется рядом с устьем (рис. 1). Достаточно лишь допустить редукцию числа семязачатков в капсуле до одной и преобразование стенки капсулы в наружный интегумент, чтобы получить образование, очень похожее на битегмальный анатропный семязачаток покрытосеменных растений (Frohlich, Parker, 2000). Таким образом, по мнению Фролика и Паркера, на микроспорофиллах возникающих покрытосеменных оказались не просто семязачатки, а односемянные капсулы с семязачатками.

Принятый Фроликом и Паркером (цит. соч.) эволюционный сценарий возникновения битегмального анатропного семязачатка позволяет снять проблемы в интерпретации происхождения цветковых растений, связанные с симметрией семязачатков. У покрытосеменных растений, а также у беннеттитовых, саговниковых и некоторых других голосеменных семязачатки радиально-симметричные (радиоспермические группы), тогда как користоспермовые принадлежат к платиспермическим голосеменным с билатерально-симметричными семязачатками (Мейен, 1987). По представлениям С.В. Мейена (1986, 1987; Meyen, 1984), разная симметрия семязачатков представляет собой фундаментальное различие основных групп семенных растений, полностью исключающее какое-либо сближение користоспермовых и близких к ним голосеменных растений с покрытосеменными. Однако симметрию семязачатков устанавливают по единственному интегументу унитегмальных семязачатков голосеменных и наружному интегументу битегмальных семязачатков покрытосеменных, а он, согласно представлениям Фролика и Паркера (Frohlich, Parker, 2000), гомологичен не интегументу користоспермовых, а их капсуле и потому не свидетельствует о радиоспермии цветковых растений.

Парадоксально, но данные генетики развития, послужившие основанием для "преимущественно мужской теории" Фролика и Паркера, стали также основанием для серьезной критики их представлений о происхождении семязачатка покрытосеменных (см. Soltis et al., 2005). Было установлено, что ген *INNER NO OUTER (INO)* регулирует формирование дорсовентральной структуры боковых органов у цветковых растений. Его экспрессия выявлена на абаксиальной стороне развивающегося листа и в наружной эпидерме наружного интегумента (Bowman, 2000; Yamada et al., 2003). По данным Ямады с соавт. (Yamada et al., 2003), у *Nymphaea alba* L., в отличие от *Arabidopsis thaliana*, этот ген экспрессируется также во всем внутреннем интегументе и на верхушке нуцеллуса. Тотальная экспрессия гена *INO* во внутреннем интегументе *N. alba* и отсутствие, таким образом, его дорсовентральной полярности данные авторы интерпретируют как свидетельство разного происхождения наружного и внутреннего интегументов в эволюции покрытосеменных.

Если вслед за авторами "преимущественно мужской теории" принять, что стенка капсулы користоспермовых (или близких к ним форм), давшая начало наружному интегументу покрытосе-

менных растений, представляла собой элемент филлома (мегаспорофилла), то у предков покрытосеменных она должна была быть завернута таким образом, что ее абаксиальная сторона находилась снаружи, а адаксиальная – внутри (рис. 1). Хотя экспрессию генов у вымерших растений выявить принципиально невозможно, по строению васкулатуры боковых органов возможно определить их адаксиальную и абаксиальную стороны, так как известно, что в типичных филломах ксилема коллатеральных проводящих пучков занимает адаксиальное положение, а флоэма – абаксиальное. (К сожалению, этот простой способ неприменим для выявления морфологической природы сторон наружного интегумента покрытосеменных растений, поскольку он чаще всего совершенно лишен проводящей системы. Поэтому для определения морфологической природы его сторон и приходится использовать достаточно изощренный прием изучения экспрессии гена *INO*.)

Изучение проводящей системы капсул користоспермовых показало (Klavins et al., 2002), что их внутренняя сторона, несущая семязачатки, является абаксиальной и, следовательно, капсула не могла преобразоваться в наружный интегумент цветковых растений. Таким образом, женские фруктификации користоспермовых, вопреки мнению Фролика и Паркера (Frohlich, Parker, 2000), не могли дать начало битегмальным семязачаткам покрытосеменных растений.

Капсулы подходящего строения, т.е. с морфологически адаксиальной внутренней поверхностью, были у ископаемой *Caytonia* (Taylor et al., 1994). Капсулы этого растения, действительно, могли бы дать начало битегмальному семязачатку цветковых растений – тем более, что они были односемянными. Собственно такой эволюционный сценарий появления семязачатка покрытосеменных был предложен уже много лет назад (см. Stebbins, 1974). Казалось бы, это позволяет сохранить "преимущественно мужскую теорию", заменив користоспермовые в качестве предков покрытосеменных на кейтониевые (Frohlich, 2003). Однако кейтониевые не имели ничего похожего на плоские листовидные микроспорофиллы, необходимые для "выведения" плодолистика цветковых растений, согласно "преимущественно мужской теории". Если же все-таки принять кейтониевые за возможных предков покрытосеменных (как это в свое время делали многие авторы), то необходима иная гипотеза возникновения цветка (см., например, Doyle, 2006), а "преимущественно мужская теория" становится попросту излишней для объяснения его возникновения.

ВЫМИРАНИЕ ТАКСОНОВ ВЫСОКОГО РАНГА И НАДЕЖНОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Итак, попытка разрешить проблему происхождения покрытосеменных растений, используя комплекс разнообразных современных молекулярно-генетических данных, заводит в тупик. Выход из него может быть найден, очевидно, не в механическом накоплении все новых фактов, а в ревизии аргументов и выявлении среди них ложных.

Соглашаясь с меньшинством современных биологов (например, Rothwell, Stockey, 2002; Bateman et al., 2006), предположим, что молекулярные данные о монофилии современных голосеменных вовсе не так надежны, как это кажется на первый взгляд. Несомненно, что использование молекулярных данных позволяет включить в кладистический анализ несравнимо больше элементарных признаков, чем применение традиционных морфологических данных. Кроме того, молекулярные данные значительно более строго формализуемы. Поэтому они дают гораздо более определенные результаты при построении филогенетических деревьев. Однако признаки ДНК подавляющего большинства вымерших организмов полностью и безвозвратно утрачены и не могут быть включены в анализ. Поэтому молекулярная систематика таксонов высокого ранга неизбежно работает с весьма ограниченными выборками. Это особенно заметно, когда речь идет о таком таксоне, как семенные растения. Значительное большинство крупных групп голосеменных растений вымерло, и непонятно, в какой степени можно доверять филогенетическим построениям, основанным только на данных по современным таксонам.

Можно предположить, что увеличение числа вовлеченных в анализ генов компенсирует недостатки, обусловленные ограниченностью выборки. Так, точечные замены в участках ДНК, не кодирующих непосредственно информацию об аминокислотных последовательностях белков, должны происходить более или менее случайным образом. Даже если какие-либо неродственные группы в силу "притяжения длинных ветвей" будут иметь тенденцию объединяться друг с другом, при использовании очень большого числа участков некодирующей ДНК этот эффект будет нивелирован в силу простой случайности накопления замен в нуклеотидных последовательностях. Однако всегда ли возможно компенсировать ограниченность выборки, даже зная полные геномы? Однозначный ответ на этот вопрос возможен, естественно, только в случае знания истинной филогении (но тогда нам уже будут не нужны не только молекулярные, но и любые другие данные). Поэтому приходится полагаться на косвенную проверку.

В последнее время появились работы, в которых макрофилогения покрытосеменных растений

реконструирована на основе данных по полным хлоропластным геномам отдельных видов (Goremykin et al., 2003, 2004, 2005; Chang et al., 2006, и др.). Такие данные значительно более информативны, чем используемые ранее отдельные гены или наборы из 3–5 генов. Однако данные по полным хлоропластным геномам доступны пока только менее чем для 20 видов, в то время как полные нуклеотидные последовательности немногих генов расшифрованы для сотен видов, репрезентативно представляющих основные таксоны цветковых растений. Использование данных по отдельным генам и комбинациям немногих генов показало парафилию двудольных и происхождение однодольных от примитивных групп двудольных (Soltis et al., 2000; Soltis et al., 2005), что хорошо согласуется с представлениями, основанными на морфологических данных (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1988, и др.). Однако первый же анализ полных геномов позволил выдвинуть гипотезу о монофилии (в кладистическом смысле) двудольных растений и их сестринских отношениях с однодольными (Goremykin et al., 2003), что создает впечатление ключевого значения использования максимального числа генов в реконструкциях филогении (см. также Rokas et al., 2003). Тем не менее в специальных исследованиях было показано, что в случае идентичности выборок таксонов деревья одинаковой топологии получаются как при использовании данных по полным геномам хлоропластов, так и всего по 3 генам (Degtjareva et al., 2004; Soltis, Soltis, 2004). Важно, что в этих работах были использованы те же гены, что и при реконструкции филогении покрытосеменных по репрезентативной выборке таксонов (Soltis et al., 2000). Это означает, что довольно неожиданный вывод о монофилии двудольных (Goremykin et al., 2003) может быть обусловлен не столько бóльшим набором филогенетически информативных признаков, которые содержатся в полных хлоропластных геномах, сколько нерепрезентативностью выборки таксонов. Показательно, что в первой работе, в которой была обоснована монофилия двудольных, однодольные были представлены только злаками (Goremykin et al., 2003). При включении в анализ *Acorus calamus* L. (Goremykin et al., 2004) или *Phalaenopsis aphrodite* Reichenb. f., одного из видов орхидей (Chang et al., 2006), по крайней мере, некоторые методы дают филогенетические деревья, показывающие парафилию двудольных.

На ключевую роль выборки таксонов для топологии получаемых филогенетических деревьев семенных растений указывали и ранее (Rydin, Källersjö, 2002; Degtjareva et al., 2004; Soltis, Soltis, 2004; Soltis et al., 2005; Bateman et al., 2006). Показателен в этой связи рассмотренный пример с двудольными и однодольными, которые вполне репрезентативно представлены в современной флоре. Стоит только проигнорировать эту репрезентативность, как кладистический анализ данных по самым полным хлоропластным геномам дает неожиданный и скорее всего неверный результат. Аналогично может обстоять дело и с отношениями между голо- и покрытосеменными растениями. Ничто не может компенсировать малую выборку таксонов, в том числе и обусловленную их вымиранием. Так как большинство групп голосеменных вымерло, то гипотеза о монофилии всех современных голосеменных и их в целом сестринских отношениях с покрытосеменными может оказаться не столь неопровержимой, как это принято считать в настоящее время. В таком случае не следует считать гипотезу С.В. Мейена о близком родстве покрытосеменных с беннеттитовыми раз и навсегда отвергнутой.

ВОЗМОЖНОСТЬ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ОТ БЕННЕТТИТОВЫХ В СВЕТЕ “ПРЕИМУЩЕСТВЕННО МУЖСКОЙ ТЕОРИИ”

Коль скоро у нас нет веских причин напрочь отвергать гипотезу происхождения покрытосеменных от беннеттитовых, то представляет интерес возможность заменить в “преимущественно мужской теории” Фролика и Паркера користоспермовые как вероятных предков цветковых растений на беннеттитовые. Парадоксально, но обоеполость стробилов многих беннеттитовых, которую традиционно считали важнейшим аргументом в пользу их сближения с покрытосеменными, как раз в рамках этой теории оказывается трудно объяснимым фактом. Согласно Фролику и Паркеру (цит. соч.), именно утрата одного из паралогов *LFY* спровоцировала формирование обоеполых фруктификаций. При этом женские элементы таких фруктификаций, по определению, должны были быть в общем подобны мужским их элементам. Иными словами, мы должны ожидать, что обоеполые фруктификации беннеттитовых должны были бы иметь более или менее листовидные элементы обоих “полов”. Однако обоеполые фруктификации беннеттитовых такими не были, их женские элементы кардинально отличались от микроспорофиллов. Для объяснения этого пришлось бы предположить, что у беннеттитовых обоеполые фруктификации появились ранее утраты одной из копий *LFY* и были обусловлены иными причинами. Несмотря на наличие обоеполых фруктификаций у таких растений обе копии *LFY* должны были первоначально функционировать совместно, а затем одна из них исчезла, что и повлекло за собой преобразование женских элементов уже обоеполой фруктификации в плодолистики.

В свете представлений о сопряженности возникновения покрытосеменных растений с утратой гена из сем. Needle очень важно изучить мутанты

по генам из обоих семейств у любого современного голосеменного растения. Однако такие мутанты пока не получены, что является, пожалуй, самым проблематичным моментом "преимущественно мужской теории" (Theißen, Becker, 2004). Поэтому приходится опираться на крайне скудные и притом косвенные данные о реальном функционировании генов из семейств Leafy и Needle у голосеменных растений. Эти данные получены в исследованиях пространственной локализации экспрессии генов и изучении фенотипа трансгенных модельных покрытосеменных (обычно *Arabidopsis thaliana*), полученных при перенесении в их геном регуляторных генов голосеменных растений.

При перенесении гена *NEEDLY* (сем. Needle) из *Pinus radiata* D. Don в *Arabidopsis thaliana* его действие оказывается сходным с действием гена *LFY* из собственного генома *A. thaliana* – участие в регуляции перехода к цветению (Mouradov et al., 1998). Это косвенно указывает на такую же роль гена *NEEDLY* и в растениях *P. radiata*.

В "преимущественно мужской теории" приняты данные о том, что высокий уровень экспрессии гена *NEEDLY* у *P. radiata* наблюдается на ранних стадиях развития женских, но не мужских фруктификаций (Mouradov et al., 1998). Однако в этой работе в действительности показан значительно более сложный пространственный паттерн экспрессии этого гена. Ген *NEEDLY* экспрессируется не только в женских фруктификациях, но и в мужских: сначала – на низком уровне – в зачатках микроспорофиллов в группах клеток-предшественниц археспория, потом – на заметно более высоком уровне – в развивающихся микроспороцитах (а также в развивающихся пазушных вегетативных брахибластах и их хвоинках, причем уровень экспрессии там, по-видимому, не ниже, чем в женских фруктификациях). С другой стороны, ген *PRFLL* (сем. Leaf) экспрессируется у сосны не только в мужских фруктификациях, но и в апексах ауксибластов (Mellerowicz et al., 1998). Высказано предположение, что ген *LEAFY* может, хотя и менее эффективно, чем *NEEDY*, регулировать развитие элементов женских фруктификаций (Albert et al., 2002). Вследствие такой плейотропии обоих генов трудно ожидать, что утрата одного из них приведет к исчезновению репродуктивных элементов какого-либо пола и переносу (в данном случае) семязачатков на элементы другого пола. Это означает, что вопрос об исходной структуре женских репродуктивных элементов предков покрытосеменных растений по-прежнему актуален.

Имеющиеся сведения об экспрессии генов из семейств Needle и Leaf наводят на мысль о том, что эти гены могут играть важную роль не только при формировании фруктификаций, но и хвоинок, и пыльцевых зерен. Не исключено, что взаимодействие генов *NEEDLY* и *PRFLL* регулирует как тип развития репродуктивных структур (мужских или женских), так и тип развития побега (ауксибласт с чешуевидными листьями или брахибласт с хвоинками). Есть сведения о том, что и у покрытосеменных растений гены сем. *LFY* могут экспрессироваться в вегетативных органах. У *Pisum sativum* L. и других бобовых ортолог *LFY* играет важную роль в регуляции морфогенеза сложного листа (обсуждение значения этого феномена см. Rutishauser, Moline, 2005). Считается, что для перехода к цветению критическое значение имеет не сам по себе факт экспрессии *LFY*, а ее уровень (например, Blazquez et al., 1997; Ежова, Склярова, 2001). Участие генов *NEEDLY*, *LFY* и их ортологов в регуляции развития вегетативных органов и микроспор может иметь особое значение в связи с тем, что происхождение покрытосеменных растений ознаменовалось не только формированием цветка, но и существенными преобразованиями в строении листьев и пыльцевых зерен. В частности, палеоботаники достаточно уверенно отличают листья и пыльцевые зерна покрытосеменных растений от соответствующих остатков голосеменных растений (см. Мейен, 1987; Красилов, 1989).

Предлагая "выводить" покрытосеменные растения от беннеттитовых, С.В. Мейен (1986) одной из основных сложностей считал резкие различия в строении их листьев. Очень заманчиво, приняв гипотезу об утрате гена из сем. Needle, одновременно объяснить этим и происхождение специфических особенностей листьев цветковых растений и их пыльцевых зерен. При всей умозрительности этих заключений они поддаются косвенному тестированию путем изучения мутантов современных голосеменных по генам сем. Needle.

Одним из наиболее серьезных препятствий на пути выведения покрытосеменных непосредственно из беннеттитовых являются современные данные по структуре семяпочки последних. С.В. Мейен (1986, 1987) исходил из того, что семязачатки у беннеттитовых, хотя и неизменно ортотропные, бывают как унитегмальными, так и битегмальными (последний случай также иногда описывают как покрытые купулой унитегмальные семяпочки). Он считал, что изменчивость по числу интегументов у беннеттитовых указывает на их близость к покрытосеменным, у которых число интегументов также варьирует от единственного у одних таксонов до двух – у других. Новые данные говорят, однако, в пользу того, что все беннеттитовые имели унитегмальные семяпочки (Rothwell, Stockey, 2002; впрочем, этот вопрос нельзя считать окончательно решенным – см.: Doyle, 2006).

Можно предложить некоторые гипотезы, объясняющие выявленные различия между семяпочками беннеттитовых и примитивных покрытосеменных (хотя нельзя не отметить, что это делает саму гипотезу о происхождении покрытосеменных

от беннеттитовых более громоздкой и менее правдоподобной). Так, в отличие от многих других групп голосеменных, ни у одного вида беннеттитовых не описано проводящих тканей в интегументе, зато описан васкуляризованный нуцеллус (Rothwell, Stockey, 2002). Васкуляризованный нуцеллус можно интерпретировать как результат полного прирастания васкуляризованного внутреннего интегумента к нуцеллусу (см.: Мейен, 1987). Один или два дополнительных покрова вокруг унитегмальной семяпочки развиты у возможных родственников беннеттитовых – гнетовых. Наконец, можно допустить, что двойной интегумент возник уже в пределах покрытосеменных, так как немногие представители примитивных цветковых (например, *Ceratophyllum*) имеют ортотропные унитегмальные семяпочки.

В последнее время получены биохимические данные, которые, вероятно, могут быть серьезным аргументом в пользу ближайшего родства между беннеттитовыми и покрытосеменными (D.W. Taylor et al., 2006). Показано, что тритерпеноид олеанин очень часто встречается у покрытосеменных, но не известен у современных голосеменных, включая гнетовые. Из ископаемых голосеменных это вещество выявлено только у представителей порядков Gigantopteridales (Gigantonomiales) и у беннеттитовых (Taylor et al., 2006). Поскольку первая группа, вероятно, не переходит границы между пермью и триасом, то беннеттитовые, согласно данному биохимическому признаку, остаются единственным возможным кандидатом в предки покрытосеменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленном обзоре мы намеренно сосредоточились на обсуждении возможной роли генов, родственных сем. *LFY*, в происхождении цветковых растений, так как эти данные дают основания для наиболее обстоятельных суждений. В то же время не следует забывать о том, что *LFY* – это только один из немалого числа генов, участвующих в регуляции морфогенеза цветка покрытосеменных растений. Поэтому не исключена ведущая роль в эволюционном становлении цветка покрытосеменных и других регуляторных генов. В частности, ряд исследователей обращает внимание на возможную роль изменений в так называемых генах класса B, участвующих совместно с генами класса A в развитии лепестков и совместно с генами класса C – в развитии тычинок. Высказано мнение о том, что у голосеменных именно ортологи генов класса B определяют формирование мужских либо женских фруктификаций (Theißen et al., 2002; Theiβen, Becker, 2004, см. также Baum, Hileman, 2006).

Конечно, мы далеки от намерения предложить очередную "единственно верную" версию происхождения покрытосеменных. Мы стремились в первую очередь подчеркнуть, что современные данные не дают абсолютных свидетельств того, что беннеттитовые (и гнетовые) должны быть исключены из круга потенциальных родственников покрытосеменных. Казавшиеся первоначально слишком экстравагантными идеи С.В. Мейена о ключевой роли, которую в происхождении покрытосеменных растений от беннеттитовых сыграли мутации генов, регулирующих морфогенез цветка, получили определенное подтверждение в результате исследования таких генов у современных растений. Ход мыслей С.В. Мейена теперь уже не кажется столь парадоксальным, но, напротив, представляется вполне логичным. Показательно, что к очень сходным мыслям независимо от С.В. Мейена (по личному свидетельству M.W. Frohlich и J.A. Doyle) пришли и создатели "преимущественно мужской теории". Соответственно мы призываем не отметать с порога концепцию гамогетеротопии С.В. Мейена как нечто фантастическое. Так или иначе, сальтационные гипотезы происхождения покрытосеменных приобретают в последнее время заметную популярность. Некоторые авторы не исключают, что сальтации вообще лежали в основе возникновения большинства таксонов высших растений высокого ранга (например, Bateman, DiMichele, 1994).

Наконец, мы хотим обратить внимание на то, что ставшие сейчас практически общепринятыми представления о монофилии современных голосеменных могут отражать не столько родственные связи этих таксонов, сколько слишком масштабное вымирание представителей этой группы, что сделало всю совокупность ее современных представителей нерепрезентативной выборкой (см. также Rothwell, Stockey, 2002; Bateman et al., 2006). В любом случае не следует игнорировать и то, что эти представления довольно плохо согласуются с накопленными сравнительно-морфологическими (и в особенности эмбриологическими: Friedman, Floyd, 2001; см., однако, Friedman, 2006) и палеоботаническими данными. Как старые, так и новейшие (Doyle, 2006; Hilton, Bateman, 2006) кладистические исследования, основанные на морфологических данных и широком привлечении ископаемых форм, говорят против идеи о монофилии современных голосеменных.

Обращает на себя внимание поразительное сходство разногласий по вопросам о филогенетических связях покрытосеменных растений и о филогенетических связях основных групп сосудистых растений в целом (Bateman et al., 2006). Молекулярные данные указывают на монофилию группы, включающей все сосудистые споровые за исключением плауновидных; эта группа, названная "Monilophytes", выявляется как сестринская к семенным растениям (Pryer et al., 2001, 2004). Кладистический анализ, основанный на морфологиче-

ских признаках и привлечении ископаемых форм, напротив, свидетельствует в пользу парафилии группы "Monilophytes" (Rothwell, Nixon, 2006). Как и в случае с голосеменными растениями, молекулярная макрофилогения группы "Monilophytes" по данным различных исследований выглядит по-разному. Можно определенно сказать, что монофилия голосеменных и "Monilophytes" выявляется молекулярными методами куда менее определенно, чем монофилия семенных растений в целом и монофилия покрытосеменных.

Взгляд на современные проблемы филогенетики оставляет впечатление, что есть вопросы, по которым молекулярная систематика не дает определенных ответов. Есть серьезные подозрения, что все более детальное изучение нуклеотидных последовательностей ДНК современных растений может и не приблизить нас к познанию реальной макрофилогении высших растений. Напротив, исследователи сосредоточат в своих руках колоссальный (и при том все так же безнадежно нерепрезентативный из-за невозможности изучать ископаемые формы!) объем данных, анализ которого будет чрезвычайно трудоемким и чреватым произвольными решениями, например, в ходе выравнивания быстро эволюционирующих участков ДНК или при их исключении из анализа. К сожалению, ни один из предложенных алгоритмов построения филогенетических деревьев с учетом как молекулярных данных, так и данных по морфологии ископаемых форм (см: Soltis et al., 2005; Doyle, 2006) не дает вполне удовлетворительных результатов.

Из наличия неустранимых недостатков молекулярной систематики высших растений в целом вовсе не следует негативное отношение к молекулярной систематике и ее достижениям. Необходимо лишь ясно осознавать, что одни вопросы (очень многие!) молекулярная систематика решает весьма уверенно, а другие – менее уверенно. В ряде же случаев ее применение скорее запутывает исследователя, чем проясняет ситуацию. К сожалению, у нас нет (возможно, и не будет) надежного алгоритмизированного способа оценить достоверность тех или иных филогенетических реконструкций. Вывод о том, следует ли "доверять" результатам молекулярной систематики по конкретному вопросу, может сделать лишь компетентный специалист-исследователь. Это в значительной степени возвращает нас к экспертной оценке как основе построения филогенетической системы, которая так ярко проявилась во второй половине XX в. в создании классических систем покрытосеменных растений А.Л. Тахтаджяна, А. Кронквиста, Р. Дальгрена, Р. Торна.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ для молодых докторов наук (МД-1200.2005.4) и гранта РФФИ (проекты 06-04-48113 и 06-04-48484). Авторы глубоко благодарны А.С. Антонову, К.М. Вальехо-Роман, Г.В. Дегтяревой, М.Д. Логачевой, Е.В. Мавродиеву, А.А. Пенину, М.В. Ремизовой, Т.Х. Самигуллину, А.Б. Шипунову, J.A. Doyle, P.K. Endress, M.W. Frohlich и P.J. Rudall за конструктивное обсуждение затронутых в статье вопросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А.С., 2000. Основы геносистематики высших растений. М.: Наука / Интерпериодика. 136 с.

Ветштейн Р., 1912. Руководство по систематике растений. Т. 2. Ч. 2. М.: Изд. М. и С. Сабашниковых. 501 с.

Ежова Т.А., Склярова О.А., 2001. Гены, контролирующие структуру соцветия, и их возможная роль в эволюции // Онтогенез. Т. 32. № 6. С. 462–470.

Красилов В.А., 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука. 264 с.

Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О., 2000. Генетика развития растений. СПб.: Наука. 539 с.

Мейен С.В., 1986. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) // Журн. общ. биологии. Т. 47. № 3. С. 291–308.

Мейен С.В., 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 403 с.

Рахимова Г.М., Трощкий А.В., Кликунова И.Н., Антонов А.С., 1989. Филогенетический анализ частичных нуклеотидных последовательностей 18S рРНК 14 видов растений // Молекуляр. биология. Т. 23. № 3. С. 830–842.

Тахтаджян А.Л., 1956. Высшие растения. Т. 1. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 488 с.

Тахтаджян А.Л., 1966. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука. 611 с.

Тахтаджян А.Л., 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.

Тихомиров В.Н., 1987. Происхождение покрытосеменных растений и "гипноз цветка" // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 6. С. 86–92.

Albert V.A., Oppenheimer D.G., Lindqvist Ch., 2002. Pleiotropy, redundancy and the evolution of flowers // Trends in Plant Sci. V. 7. № 7. P. 297–301.

Arber E.A.N., Parkin J., 1907. On the origin of Angiosperms // J. Linnean Soc. Bot. V. 38. P. 29–80.

Barrier M., Robichaux R.H., Purugganan M.D., 2001. Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). V. 98. № 18. P. 10208–10213.

Bateman R.M., DiMichele W.A., 1994. Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidtian synthesis // Ingram D.S., Hudson A., eds. Shape and form in plants and fungi. L.: Academic Press. P. 63–102.

Bateman R.M., Hilton J.M., Rudall P.L., 2006. Morphological and molecular phylogenetic context of the an-

giosperms: contrasting the 'top-down' and 'bottom-up' approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers // J. Exper. Bot. V. 57. № 13. P. 3471–3503.

Baum D.A., Donoghue M.J., 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development // Eds Cronk Q.C.B., Bateman R.M., Hawkins J.A. Developmental genetics and plant evolution. L.: Taylor & Francis. P. 52–69.

Baum D.A., Hileman L.C., 2006. A developmental genetic model for the origin of the flower // C. Ainsworth, ed. Flowering and its manipulation. Sheffield: Blackwell. P. 3–27.

Blázquez M.A., Soowal L.N., Lee I., Weigel D., 1997. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis* // Development. V. 124. № 17. P. 3835–3844.

Bowe L.M., Coat G., dePamphilis C.W., 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant Gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are Conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). V. 97. № 8. P. 4092–4097.

Bowman J.L., 2000. Axial patterning in leaves and other lateral organs // Curr. Opin. Genetics and Devel. V. 10. № 4. P. 399–404.

Chang C.-C., Lin H.-C., Lin I.-P., Chow T.-Y., Chen H.-H., Chen W.-H., Cheng C.-H., Lin C.-Y., Liu S.-M., Chang C.-C., Chaw S.-M., 2006. The chloroplast genome of *Phalaenopsis aphrodite* (Orchidaceae): comparative analysis of evolutionary rate with that of grasses and its phylogenetic implications // Mol. Biol. Evol. V. 23. № 2. P. 279–291.

Chaw S.-M., Parkinson C.L., Cheng Y., Vincent T.M., Palmer J.D., 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant Gymnosperms and origin of Gnetales from Conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). V. 97. № 8. P. 4086–4091.

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

Cronquist A., 1988. The evolution and classification of flowering plants. Ed. 2. Bronx: The New York Botanical Garden. 555 p.

Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Sokoloff D.D., Valiejo-Roman C.M., 2004. Gene sampling versus taxon sampling: is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant Angiosperms? // Ботан. журн. Т. 89. № 6. С. 896–907.

Doyle J.A., 1998. Phylogeny of vascular plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 29. P. 567–599.

Doyle J.A., 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms // J. Torrey Bot. Soc. V. 133. № 1. P. 169–209.

Doyle J.A., Donoghue M.J., 1986. Seed plant phylogeny and the origin of Angiosperms: an experimental cladistic approach // Bot. Rev. V. 52. № 4. P. 321–431.

Endress P.K., 2006. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Adv. Bot. Res. V. 44. P. 1–61.

Friedman W.E., 1990. Sexual reproduction in *Ephedra nevadensis* (Ephedraceae): further evidence of double fertilization in a nonflowering seed plants // Amer. J. Bot. V. 77. № 12. P. 1582–1598.

Friedman W.E., 1992. Evidence of a pre-angiosperm origin of endosperm: implications for the evolution of flowering plants // Science. V. 255. № 5042. P. 336–339.

Friedman W.E., 2006. Embryological evidence for developmental lability during early angiosperm evolution // Nature. V. 441. P. 337–340.

Friedman W.E., Floyd S.K., 2001. Perspective: the origin of flowering plants and their reproductive biology: a tale of two phylogenies // Evolution. V. 55. № 2. P. 217–231.

Frohlich M.W., 1999. MADS about Gnetales // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). V. 96. № 16. P. 8811–8813.

Frohlich M.W., 2002. The Mostly Male Theory of flower origins: summary and update regarding Jurassic pteridosperm *Pteroma* // Eds Cronk Q.C.B., Bateman R.M., Hawkins J.A. Developmental genetics and plant evolution. L.: Taylor & Francis. P. 85–108.

Frohlich M.W., 2003. An evolutionary scenario for the origin of flowers // Nature Rev. Genetics. V. 4. № 7. P. 559–566.

Frohlich M.W., 2006. Recent developments regarding the evolutionary origin of flowers // Adv. Bot. Res. V. 44. P. 63–127.

Frohlich M.W., Meyerowitz E.M., 1997. The search for homeotic gene homologs in Basal Angiosperms and Gnetales: a potential new source of data on the evolutionary origin of flowers // Int. J. Plant Sci. V. 158. № 6, Supplement. P. S131–S142.

Frohlich M.W., Parker D.S., 2000. The Mostly Male Theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils // Syst. Bot. V. 25. № 2. P. 155–170.

Goremykin V., Bobrova B., Pahnke J., Troitsky A., Antonov A., Martin W., 1996. Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbc*L data do not support Gnetalean affinities of Angiosperms // Mol. Biol. Evol. V. 13. № 2. P. 383–396.

Goremykin V.V., Hirsch-Ernst K.I., Wölfl S., Hellwig F.H., 2003. Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal Angiosperm // Mol. Biol. Evol. V. 20. № 9. P. 1499–1505.

Goremykin V.V., Hirsch-Ernst K.I., Wölfl S., Hellwig F.H., 2004. The chloroplast genome of *Nymphaea alba*, whole genome analysis and the problem of identifying the most basal Angiosperm // Mol. Biol. Evol. V. 21. № 7. P. 1445–1454.

Goremykin V.V., Holland B., Hirsch-Ernst K.I., Hellwig F.H., 2005. Analysis of *Acorus calamus* chloroplast genome and its phylogenetic implications // Mol. Biol. Evol. V. 22. № 9. P. 1813–1822.

Haeckel E., 1894. Systematische Phylogenie. Entwurf eines naturliches Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. 1. Teil. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. B.: Georg Reiner. XVI + + 400 S.

Hansen A., Hansmann S., Samigullin T., Antonov A., Martin W., 1999. *Gnetum* and the Angiosperms: molecular evidence that their shared morphological characters are convergent, rather than homologous // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 7. P. 1006–1009.

Hilton J., Bateman R.M., 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant evolution // J. Torrey Bot. Soc. V. 133. № 1. P. 119–168.

Klavins S.D., Taylor T.N., Taylor E.L., 2002. Anatomy of *Umkomasia* (Corystospermales) from the Triassic of Antarctica // Amer. J. Bot. V. 89. № 4. P. 664–676.

Mathews S., Donoghue M.J., 1999. The root of Angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes // Science. V. 286. № 5441. P. 947–950.

Mellerowicz E.J., Horgan K., Walden A., Coker A., Walter C., 1998. *PRELL – a Pinus radiata* homologue of *FLORICAULA* and *LEAFY* is expressed in buds containing vegetative shoot and undifferentiated male cone primordia // Planta. V. 206. № 4. P. 619–629.

Meeuse A.D.J., 1975. Changing floral concepts: anthocorms, flowers and anthoids // Acta Botanica Neerlandica. V. 24. № 1. P. 23–36.

Melville R., 1960. A new theory of the angiosperm flower // Nature. V. 118. P. 14–18.

Meyen S.V., 1984. Basic features of Gymnosperms systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. V. 50. № 1. P. 1–111.

Meyen S.V., 1988. Origin of the Angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // Bot. J. Linnean Soc. V. 97. P. 171–178.

Mouradov A., Glassick T., Hamdorf B., Murphy L., Fowler B., Marla S., Teasdale R.D., 1998. *NEEDLY*, a *Pinus radiata* ortholog of *FLORICAULA* / *LEAFY* genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). V. 95. № 11. P. 6537–6542.

Muhammad A.F., Sattler R., 1982. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of Angiosperms // Amer. J. Bot. V. 69. № 6. P. 1004–1021.

Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D., 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants // Nature. V. 409. P. 618–622.

Pryer K.M., Schuettpelz E., Wolf P.G., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., 2004. Phylogeny of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences // Amer. J. Bot. V. 91. № 10. P. 1582–1598.

Rokas A., Williams B.L., King N., Carroll S.B., 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies // Nature. V. 425. P. 798–804.

Rothwell G.W., Nixon K.C., 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of euphyllophytes? // Int. J. Plant Sci. V. 167. P. 737–749.

Rothwell G.W., Stockey R.A., 2002. Anatomically preserved *Cycadeoidea* (Cycadeoidaceae), with a reevaluation of the systematic characters for the seed cones of Bennettitales // Amer. J. Bot. V. 89. № 9. P. 1447–1458.

Rutishauser R., Moline P., 2005. Evo–Devo and the search for homology ("sameness") in biological systems // Theor. Biosci. V. 124. № 2. P. 213–241.

Rydin C., Källersjö M., 2002. Taxon sampling and seed plant phylogeny // Cladistics. V. 18. № 5. P. 485–513.

Samigullin T.K., Martin W.F., Troitsky A.V., Antonov A.S., 1999. Molecular data from the chloroplast *rpo*C1 gene suggest a deep and distinct dichotomy of contemporary spermatophytes in two monophyla: Gymnosperms (including Gnetales) and Angiosperms // J. Mol. Evol. V. 49. № 3. P. 310–315.

Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V., 2006. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exper. Bot. V. 57. № 13. P. 3517–3530.

Soltis D.E., Soltis P.S., 2004. *Amborella* not a 'Basal Angiosperm'? Not so fast // Amer. J. Bot. V. 91. № 6. P. 997–1001.

Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbc*L, and *atp*B sequences // Bot. J. Linnean Soc. London. V. 133. № 4. P. 381–461.

Soltis D.E., Soltis P.S., Endress P.K., Chase M.W., 2005. Phylogeny and evolution of Angiosperms. Sunderland (Mass.): Sinauer. 370 p.

Stebbins G.L., 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Cambridge: Belknap Press. 399 p.

Stefanovic S., Rice D.W., Palmer J.D., 2004. Long branch attraction, taxon sampling, and the earliest angiosperms: *Amborella* or monocots? // BMC Evolutionary Biology. V. 4. № 1. P. 35.

Stuessy T. F., 2004. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms // Taxon V. 53. № 1. P. 3–16.

Taylor D.W., Li H., Dahl J., Fago F.J., Zinniker D., Moldowan J.M., 2006. Biogeochemical evidence for the presence of the angiosperm molecular fossil oleanane in Paleozoic and Mesozoic non-angiospermous fossils // Paleobiology. V. 32. P. 179–190.

Taylor T.N., Del Fueyo G.M., Taylor E.L., 1994. Permineralized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: implications for cupule and carpel evolution // Amer. J. Bot. V. 81. № 6. P. 666–677.

Theißen G., Becker A., 2004. Gymnosperm orthologues of class B floral homeotic genes and their impact on understanding flower origin // Critical Rev. in Plant Sci. V. 23. № 2. P. 129–148.

Theißen G., Becker A., Winter K.-U., Münster T., Kirchner C., Saedler H., 2002. How the land plants learned their floral ABCs: the role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers // Eds Cronk Q.C.B., Bateman R.M., Hawkins J.A. / Developmental genetics and plant evolution. L.: Taylor & Frances. P. 173–205.

Webster M., Zelditch M.L., 2005. Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond // Paleobiology. V. 31. № 3. P. 354–372.

Winter K.-U., Becker A., Münster T., Kim J.T., Saedler H., Theißen G., 1999. MADS-box genes reveal that Gnetophytes are more closely related to Conifers than to Flowering Plants // Proc. Nat. Acad. Sci. (USA). V. 96. P. 7342–7347.

Zelditch M.L., Fink W.L., 1996. Heterochrony and heterotopy: stability and innovation in the evolution of form // Paleobiology. V. 22. № 3. P. 241–254.

Yamada T., Ito M., Kato M., 2003. Expression pattern of *INNER NO OUTER* homologue in *Nymphaea* (water lily family, Nymphaeaceae) // Dev. Genes Evol. V. 213. № 11. P. 510–513.

Morphological and molecular data on the origin of angiosperms: on a way to a synthesis

D. D. Sokoloff, A. C. Timonin

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Higher Plants
Leninskiye Gory, Moscow 119992, Russia
e-mail: sokoloff–v@yandex.ru

Molecular phylogenetic data have drastically changed the views on the phylogeny of higher plants. All the extant gymnosperms were asserted as a monophyletic group opposed to the highly isolated angiosperms. The 'Anthophyte Theory' was thus rejected. The identification and analysis of gymnosperm orthologues of genes regulating flower development in angiosperms resulted in the formulation of the 'Mostly Male Theory' of the evolutionary origin of flower; this theory does not contradict the concept of monophyly of all the extant gymnosperms. The Mostly Male Theory assumes that the origin of angiosperms was caused by a loss of the *Needle* family gene that effected ovuliferous (female) organs and the translocation of the ovules onto the adaxial side of some of the (male) leafy microsporangiophores. Having acquired ovules, the former microsporangiophores started evolving into the carpels. The prerequisite bisexual design of the ancestral fructification thus becomes unnecessary. Indeed, this assumption suggests the deriving of Angiosperms from any gymnosperm plant with leafy microsporangiophores. The problem of carpel origin has subsequently changed to some degree into the problem of the origin of the bitegmic anatropous ovule presumably inherent in ancestral Angiosperms. The Mostly Male Theory consideredeither Corystospermataceae (= Umkomasiaceae) or Caytoniaceae to be the forerunners of such an ovule. Yet the capsules of Corystospermataceae distinctly differ from angiosperm ovules in the locations of their adaxial/abaxial sides, while Caytoniaceae had no leafy microsporangiophores. This inconsistency suggests that functions of the Needle family regulatory genes in Gymnosperms should be much better understood to appraise properly both the possibilities and the consequences of their hypothetical loss by the emerging angiosperms. Moreover, the extant gymnosperm groups are actually held as monophyletic and contrasted to Angiosperms on the basis of analysing the unrepresentative scant remnants of these, mostly extinct, taxa. Therefore, traditional botanical and paleobotanical data should not be rejected. In any case, Meyen's idea angiosperms origin from Bennettitales is worth being retained as a hypothesis to be tested with new results of both paleobotany and molecular biology.