



МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ ЛНР  
ГОУ ВО ЛНР «ЛУГАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ВИКТОРИЯ ЕВГЕНЬЕВНА ХАРЧЕНКО

# ТЕРМИНАЛЬНЫЙ ЦВЕТOK И РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЯ

Является ли терминальный цветок  
у мутантов *tfl1-2* феноменом  
для *Arabidopsis thaliana*?

Монография

Новосибирск  
2021

УДК: 58, 581.4, 581.14, 581.15, 573.2, 575.1, 575.2, 575.8

ББК 28.54

X227

Рецензенты:

*Воронин В.И.*, д-р биол. наук, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (СИФИБР СО РАН);  
*Щербаков Д.Ю.*, д-р биол. наук, заведующий лабораторией геносистематики СО РАН Лимнологический институт, Иркутский государственный университет.

**Харченко В.Е.**

**X227 «Терминальный цветок и развитие структуры соцветия»:** – Монография; – Новосибирск: Изд. ООО «СибАК», 2021. – 100 с.

**DOI: 10.32743/978-5-6047255-3-5.2021.100**

ISBN 978-5-6047255-3-5

Эта работа посвящена важнейшей проблеме генетической регуляции продуктивности растений. Выяснение реальной функции гена *TFL* и его мутантных аллелей принципиально для понимания механизмов формирования соцветия. В книге представлен детальный анализ изменчивости мутантов *tfl1-2 Arabidopsis thaliana*. Терминальный цветок может формироваться у *A. thaliana* независимо от мутаций гена *TFL*. Ошибочные представления о влиянии мутаций гена *TFL* на развитие структуры соцветия связаны с объединением негомологичных структур в одну и ведет к противопоставлению элементов одной и той же трансформационной серии. Полученные результаты имеют фундаментальное значение для биологии развития растений, являются поводом для пересмотра путей эволюции соцветий. Они могут служить теоретической основой при проведении селекционных работ по регуляции продуктивности растений. Монография рекомендована для специалистов в области биологии развития растений и агрономии, а также студентов и аспирантов биологического и аграрного направлений подготовки.

ББК 28.54

ISBN 978-5-6047255-3-5

© Харченко В.Е., 2021 г.

© ООО «СибАК», 2021 г.

## СОДЕРЖАНИЕ:

<b>Предисловие</b> .....	<b>6</b>
<b>Условные обозначения и сокращения</b> .....	<b>8</b>
<b>Вступление</b> .....	<b>9</b>
<b>Глава 1. Расположения цветков на растении и его регуляция</b>	<b>11</b>
1.1. Генетическая регуляция развития соцветий .....	11
1.2. Терминальный цветок в классификациях соцветий .....	13
1.3. Эволюция соцветий .....	15
1.4. Границы единицы цветения на побеге .....	18
1.5. Листья в составе соцветий .....	19
1.6. Модусы изменчивости .....	21
1.7. Критерии гомологии .....	24
<b>Глава 2. Материалы и методы</b> .....	<b>26</b>
2.1. Условия культивирования <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	26
2.2. Анализ структуры побега .....	26
2.3. Анализ структуры соцветия .....	27
2.4. Микроскопический анализ структуры побегов и соцветий .....	28
2.5. Методы статистического анализа .....	29
<b>Глава 3. Фенотипическая изменчивость у мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i></b> .....	<b>31</b>
3.1. Развитие побегов у мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i>	31

3.2. Развитие соцветий у мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....	36
Выводы к части 3 .....	52
<b>Глава 4. Влияние взаимодействия мутационной и модификационной изменчивости на фенотип мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....</b>	<b>53</b>
4.1. Влияние неблагоприятных условий среды на развитие мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....	53
4.2. Влияние онтогенетической изменчивости на развитие мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....	54
4.3. Происхождение недоразвитого цветка в соцветии <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	54
4.4. Трансформация боковых побегов у <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....	55
Выводы к части 4 .....	62
<b>Глава 5. Влияние мутации гена <i>TFL</i> на развитие побегов и соцветий <i>Arabidopsis thaliana</i> .....</b>	<b>63</b>
5.1. Конгруэнтность терминального и бокового цветков в пределах одного соцветия у <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	63
5.2. Лимитирует ли терминальный цветок рост побега и оси соцветия у <i>Arabidopsis thaliana</i> ? .....	65
5.3. Механизм формирования структуры соцветий <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	66
5.4. Механизм остановки развития соцветий <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	68
5.5. Пропорциональное сокращение элементов главного побега <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	68

5.6. Происхождение одиночного цветка в пазухе верхнего стеблевого листа у мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> .....	70
5.7. В каком случае терминальный и боковой цветки гомологичные? .....	71
5.8. Аналогия фенотипов мутантов генов <i>TFL</i> и <i>BRA</i> у <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	72
5.9. Тожественны ли гомеозис и гетерохронии у мутантов <i>tfl1-2 Arabidopsis thaliana</i> ? .....	73
5.10. Проявление неотении у <i>Arabidopsis thaliana</i> под влиянием мутации гена <i>TFL</i> .....	74
5.11. В чем состоит основной эффект мутаций гена <i>TFL</i> и его ортологов? .....	75
5.12. Аналогии между соцветиями у филогенетически удаленных групп .....	76
5.13. Зависит ли положение цветка от его симметрии? .....	76
5.14. Анализ структуры соцветий с использованием динамической морфологии R. Sattler .....	78
Выводы к части 5 .....	84
<b>Заключение</b> .....	<b>86</b>
<b>Список литературы</b> .....	<b>87</b>

## ПРЕДИСЛОВИЕ

*Односторонний взгляд не способствует  
пониманию сути вещей.*

*Платон*

Эта книга посвящена памяти моего научного руководителя Ивана Дмитриевича Соколова, к сожалению, слишком рано покинувшего нас. Началом этой книги послужили наблюдения за развитием мутантных линий *Arabidopsis thaliana*. После того как я начала работать на кафедре биологии растений в качестве доцента, проф. И.Д. Соколов поручил мне каждый день заходить в лабораторию светокультуры и смотреть на мутантные линии *A. thaliana*. Больше всего меня привлекали мутанты с измененной структурой соцветий – *ap1-1* и *tfl1-2*. При этом особый интерес представляло выяснение механизма появления терминального цветка у мутантов *tfl1-2 A. thaliana*, мы задавали себе вопрос: «Каким образом у них образуется терминальный цветок?» Стандартных объяснений Ивану Дмитриевичу было недостаточно, поэтому мы снова и снова возвращались к этому вопросу. Я сравнивала соцветия мутантов *tfl1-2* с соцветиями других линий на разных стадиях развития и, наконец, поняла... Однако моя версия происходящего была далека от устоявшихся представлений на эту проблему. Поэтому в разговоре с Иваном Дмитриевичем я сказала, что могу объяснить причину появления терминального цветка, но мне никто не поверит. Он выслушал мои объяснения и задумался. Через неделю раздумий он предложил мне заняться докторской диссертацией, в которой высказать свои соображения по этому поводу. После этого начался долгий, трудный, но увлекательный путь поиска доказательств.

**Автор** выражает искреннюю благодарность д. б. н., профессору И.Д. Соколову (ГОУ ВО ЛНР ЛГАУ), д. б. н., профессору С.Н. Зиман (Институт ботаники им. Н.Г. Холодного, Киев, Украина), д. г. н., профессору В.А. Красилову и к. б. н. С.С. Бариновой (Institute of Evolution, Naifa, Israel), к. б. н. М. Н. Тепловой-Тэксье и PhD Дени Ляпин (Музей естественной истории, Париж, Франция), к. б. н., PhD И.А. Визеру (NASC, Лондон) за участие в обсуждении работы и ценные замечания. Я искренне признательна д. б. н., профессору П.В. Крестову и к. б. н. И.И. Крестовой, д. б. н., И.М. Кокшеевой и О.М. Шелеховой (Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия), д. б. н., профессору А.В. Чернышеву, Д. Фомину (Институт биологии моря, ДВО РАН, Владивосток, Россия), Дмитрию Мельникову (компания Olimp, Москва, Россия), Е.И. Фоменко (Саскотунский университет,

Канада) за помощь в анализе материалов исследований. Также я благодарна старшему преподавателю кафедры архитектуры В.Ю. Вернику (ГОУ ВО ЛНР ЛГАУ) за помощь в построении моделей соцветий. За рецензии данной работы и ценные рекомендации я искренне благодарю профессора, д. б. н., Д.Ю. Щербакова, заведующего лабораторией геносистематики Лимнологического института (СО РАН, Иркутск, Россия) и д. б. н., профессора В.И. Воронина, директора Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений (СО РАН, Иркутск, Россия).

*ХАРЧЕНКО ВИКТОРИЯ ЕВГЕНЬЕВНА*

*Монография*

## **ТЕРМИНАЛЬНЫЙ ЦВЕТOK И РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЯ**

Подписано в печать 23.12.21. Формат бумаги 60x84/16.  
Бумага офсет №1. Гарнитура Times. Печать цифровая.  
Усл. печ. л. 6,25. Тираж 550 экз.

Издательство ООО «СибАК»  
630049, г. Новосибирск, Красный проспект, 165, оф. 4.  
E-mail: mail@sibac.info

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленного  
оригинал-макета в типографии «Allprint»  
630004, г. Новосибирск, Вокзальная магистраль, 3.

16+