

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-15

Оригинальное исследование

Уточнение роли гена *APETALA1* у *Arabidopsis thaliana* (L.) Henh.

В.Е. Харченко 

Аннотация. Разнообразие форм цветков в природе очень велико, но при этом их структура консервативна. После изучения процессов развития *Arabidopsis thaliana* была создана ABC модель генетической регуляции формы цветка, в которой каждый круг его органов приобретает свою идентичность благодаря уникальной комбинации активности генов. В рамках ABC модели ген *APETALA1* (*AP1*) принадлежит к генам класса А, которые регулируют формирование лепестков и чашелистиков. Позже эта модель была дополнена генами D и E, в которой формирование околоцветника обусловлено взаимодействием генов А и Е или А, В и Е. Однако в последнее время обнаружен ряд фактов, противоречащих тому, что *AP1* действительно определяет идентичность лепестков у Angiospermae. Для уточнения функции гена *AP1* в представленном исследовании был проведен биометрический и морфологический анализ мутантов *apetala 1-1* (*ap1-1*). В результате плейотропный эффект мутантов *ap1-1* был подробно описан. Он включал сокращение периода до начала цветения и трансформации структуры соцветий и цветков. Среди множества эффектов мутации *ap1-1* ключевым является смещение развития прицветников на более поздние стадии морфогенеза, которое инициирует серию аллометрических сдвигов внутри единой трансформационной серии (соцветия). Это становится причиной смещения границ цветков внутри соцветий, утраты околоцветника и изменения структуры соцветия. Таким образом, ген *AP1* имеет более широкое действие, чем влияние генов класса А. Вероятно, функцией *AP1* может быть не инициация развития лепестков, а регуляция времени развития элементов соцветия.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*; ген *APETALA1*; гетерохрония; прицветники; лепестки

Для цитирования: Харченко В.Е. Уточнение роли гена *APETALA1* у *Arabidopsis thaliana* (L.) Henh. Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2025;11(3):101-110. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-15

Original article

Clarification of the role of *APETALA1* gene in *Arabidopsis thaliana* (L.) Henh.

V.E. Kharchenko 


Abstract. The variety of flower forms in nature is vast, but their structure is remarkably consistent. *Arabidopsis thaliana* was the basis for the ABC model of flower genetic regulation, in which each whorl of its organs acquires its identity through a unique combination of gene activity. Within the ABC model, the *APETALA1* (*AP1*) gene belongs to the class A genes that regulate the formation of petals and sepals. Later, this model was supplemented by genes D and E, in which the formation of the perianth is due to the interaction of genes A and E or A, B and E. But there has been some evidence contradicting that *AP1* determines petal identity in Angiospermae. To clarify the function of the *AP1* gene in the presented study, biometric and morphological analysis of *apetala 1-1* (*ap1-1*) mutants was carried out. As a result, the pleiotropic effect of *ap1-1* has been described in detail. It included shortening the flowering time and transforming the structure of inflorescences and flowers. Among the set of effects of this mutation, the key one is the shift in the bract's development to later stages of morphogenesis, which initiates a series of allometric shifts within the unified transformation series (inflorescence). This is the reason for the displacement of the flower borders within the inflorescences, causing the loss of the perianth and changes in the inflorescence structure. Thus, the *AP1* gene has a broader effect than the influence of class A genes. It is possible that the function of *AP1* is not the initiation of petal development, but the regulation of the timing of the development of inflorescence elements.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; *APETALA 1-1* gene; heterochronic; bractea; petals

For citation: Kharchenko V.E. Clarification of the role of *APETALA1* gene in *Arabidopsis thaliana* (L.) Henh. Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Lett Vavilov J Genet Breed. 2025;11(3):101-110. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-15 (in Russian)

Луганский государственный аграрный университет им. К.Е. Ворошилова, Луганск, Луганская Народная Республика, Россия

Lugansk state Agrarian University named after K.E. Voroshilov, Lugansk, Lugansk People's Republic, Russia

 viktoriaharchenko@rambler.ru Харченко В.Е., 2025

Введение

Несмотря на огромное разнообразие форм цветков в природе, обычно их структура очень консервативна в пределах вида или даже целого семейства (Ronse De Craene, 2018). После изучения процессов развития *Arabidopsis thaliana* (L.) Henh. была создана ABC модель генетической регуляции развития цветка, в которой каждый круг его органов приобретает свою идентичность благодаря уникальной комбинации активности гомеозисных генов (Bowman et al., 1989; Coen, Meyerowitz, 1991; Riechmann, Meyerowitz, 1997). Гены класса А необходимы для формирования чашелистиков и лепестков, гены класса В – для лепестков и тычинок, а гены класса С – для тычинок и плодолистиков (Meyerowitz, 2000; Bowman et al., 2012). Эта модель была расширена на основе дальнейших исследований мутантов с дефектами цветочных органов и создана модель ABCDE (Ditta, 2004; Murai, 2013; Zhang et al., 2023). Согласно этой модели развитие органов цветка контролируется взаимодействием генов, принадлежащих к разным классам. В частности, развитие околоцветника обусловлено влиянием генов А и Е, А, В и Е, а также В, С и Е (Theissen, Saedler, 2001; Ditta, 2004).

APETALA1 (*AP1*) принадлежит к числу генов класса А (Bowman et al., 1993). Представления о его функциях базируются на фенотипических эффектах мутантов *apetala 1-1* (*ap1-1*). У растений *A. thaliana*, гомозиготных по мутации *ap1-1*, наблюдается гомеозисная замена чашелистиков прицветниками, в пазухах которых формируются цветочные почки, но они не способны сформировать зачатки лепестков (Irish, Sufsex, 1990). Исследователи установили, что ген *AP1* кодирует функции, необходимые для позиционирования цветочных органов и закладки меристемы цветка (Irish, Sufsex, 1990). Исследовательская группа М.А. Mandel (1992) клонировала ген *AP1* и показала, что он кодирует предполагаемый фактор транскрипции, содержащий MADS-домен, его РНК равномерно экспрессируется в молодых цветках, а позже локализуется в чашелистиках и лепестках. На этом основании они пришли к заключению, что первым шагом в развитии цветка является переход меристемы соцветия в меристему цветка. У *A. thaliana* с мутацией *ap1-1*, по мнению J.L. Bowman и его коллег (1993), нарушены две фазы развития цветка: определение типа меристемы цветка и определение типа цветочного органа, в результате цветки частично превращаются в соцветия. В связи с этим J.L. Riechmann и Е.М. Meyerowitz (1997) считали, что на ранних стадиях развития соцветия у мутантов *ap1-1* происходит трансформация цветков в оси соцветия, а на поздних – сбой в инициации и изменение их идентичности, преимущественно чашелистиков и лепестков, то есть области влияния генов класса А. В ходе дальнейших исследований представления о функциях гена *AP1* расширились. В частности, Е.Р. Alvarez-Buylla и ее сотрудники (2006) допускают, что ген *AP1* играет решающую роль в специализации цветочной меристемы и лепестков у *A. thaliana*. По мнению К. Kaufmann и ее коллег (2010), *AP1* управляет процессом зарождения цветка, интегрируя пути роста, формирования паттернов и гормональные пути. Р. Saini и Р.К. Yadav (2020) полагают, что *AP1* участвует в определении идентичности чашелистиков и лепестков, а также в подавлении прицветников в цветках.

Мутации репродуктивных органов имеют решающее значение для воспроизведения растений и регуляции продуктивности у сельскохозяйственных культур, поэтому они представляют как теоретический, так и практический интерес (Iriondo et al., 2018). Анализ мутантов ортологов и паралогов *AP1* на других видах растений показал нарушение у них перехода к цветению, а также изменения в развитии цветков и соцветий (Berbel et al., 2001; Danyluk et al., 2003; Murai et al., 2003). В частности, *PEAM4* – функциональный гомолог *AP1* у *Pisum sativum* L., для фенотипа его мутантов *pim-1* и *pim-2* характерно гипертрофированное развитие прицветников, изменения в структуре околоцветника и увеличение интенсивности ветвления боковых осей соцветия (Berbel et al., 2001, Taylor et al., 2002). У *Triticum monococcum* L. *WAP1* – гомолог *AP1*, но у его мутантов *mvp* репродуктивные побеги не формируются (Shitsukawa et al., 2007). Это свидетельствует о том, что при разном генетическом фоне фенотипическое проявление влияния мутантов гена *AP1* может значительно изменяться и не всегда регулирует идентичность формирования лепестков. V.F. Irish и А. Litt (2005) считают экстраполяцию функции гена на основе структурной ортологии некорректной, но они высказали сомнения относительно того, что ген *AP1* действительно определяет идентичность лепестков у Angiospermae. В работах А. Litt (2007) и V.F. Irish (2009) было отмечено, что происхождение и эволюция околоцветника по-прежнему остаются загадкой. L.C. Hileman и V.F. Irish (2009) допускают, что, хотя мутанты *ap1-1* в широком смысле соответствуют предсказаниям модели ABC, поскольку идентичность органов околоцветника обычно нарушается, генетическая регуляция развития околоцветников у других видов Angiospermae пока еще остается одним из самых темных углов в изучении развития цветка. Как указывают А. Litt и Е.М. Kramer (2010), первоначальная концепция функции «А» применима только к *A. thaliana* и к филогенетически близким ему таксонам и существуют и другие генетические механизмы формирования элементов околоцветника. Существует ряд гипотез о происхождении лепестков: от листьев, прицветников, чашелистиков, тычинок и катофиллов (Тахтаджан, 1954; Ronse De Craene, 2007; Ronse De Craene, Brockington, 2013; Krassilov, Barinova, 2014). По мнению L.P. Ronse De Craene (2018), исследования экспрессии генов могут прояснить механизмы, приводящие к тому, чтобы лепестки выглядели так, как они субъективно воспринимаются, но это не проясняет их гомологии и поэтому их происхождение все еще остается спорным. К тому же не исключено, что у разных групп Angiospermae лепестки произошли разными путями и генетическая регуляция их формирования может существенно отличаться. Цель работы – проведение морфологического анализа фенотипической изменчивости мутантов *apetala 1-1* (*ap1-1*) *A. thaliana* для уточнения функции гена *AP1*.

Материалы и методы

Растительный материал

Исследования проводились в лаборатории светокультуры на кафедре биологии растений Луганского государственного аграрного университета и лаборатории

природной флоры Ботанического сада-института ДВО РАН (Владивосток). Семена растений мутантных линий *A. thaliana* (L.) Henh. были получены из Ноттингемского центра генетических ресурсов арабидопсиса (The Nottingham Arabidopsis Stock Centre, NASC, <https://arabidopsis.info/>). Растения выращивали в лаборатории светокультуры Луганского ГАУ и Ботанического сада-института ДВО РАН по стандартной методике, принятой в NASC (https://arabidopsis.info/InfoPages?template=newgrow;web_section=arabidopsis). Стратификацию семян проводили при температуре +4 °C на протяжении трех суток. Растения культивировали при температуре +20–23 °C, при круглосуточном освещении около 6000 люкс. В Ботаническом саду-института ДВО РАН растения культивировали в климатической камере при освещении около 6000 люкс и при его дефиците в 800 люкс.

В качестве контроля были использованы растения *A. thaliana* исходной линии *Landsberg erecta* (*Ler*) (в каталоге NASC № NW20), которая является общей фоновой линией. Она создана в Университете Вагенингена W. Feenstra, V. der Veen, M. Koornneef путем отбора короткостебельных особей из популяции экотипа *Landsberg*, чьи семена подвергались облучению рентгеновскими лучами. *Ler* несет мутацию гена *ERECTA* и этим отличается от генотипа *Landsberg 0* (*La0*).

Фенотипу *Ler* свойственны короткие и прямостоячие побеги высотой 20–25 см, листья округлые, черешки короткие, цветоножки короткие, цветки собраны на верхушке в компактные соцветия, стручки короткие и широкие с тупой верхушкой. Рецессивная мутация *apetala1-1* (*ap1-1*) (в каталоге NASC № 28) синтезирована там же группой M. Koornneef (1982) при воздействии этилметансульфонатом (EMS) на семена линии *Ler*. Согласно ее описанию, это сильный аллель, обуславливающий гомеозисное превращение чашелистиков (первого круга) в прицветники, в пазухах трансформированных чашелистиков образуется множество вторичных и третичных цветков; лепестки (второй круг) обычно отсутствуют, но иногда заменяются тычинками или мозаикой, напоминающей лепестки–тычинки–прицветники. Фенотип изменяется значительно в основании соцветия, при низкой температуре цветки имеют более выраженные преобразования, ослабевающие в акропетальном направлении.

Критерии анализа

Фенотипы исходной и мутантной линий проанализированы по следующим параметрам: период от посадки до начала цветения, число листьев на главном побеге, высота главного побега, число цветков в соцветии главного побега, длина и плотность соцветия главного побега. Для анализа расположения цветочных зачатков на верхушке соцветия использованы микроскопы МБС-1, МБС-10 (с объективами $\times 8$, $\times 20$ и окулярами $\times 7$, $\times 10$, $\times 15$), Биолам М-1 в ЛГАУ, а также микроскоп Аxioplان и Stemii в Ботаническом саду-института ДВО РАН.

Морфогенетический анализ

Структура побега была проанализирована по принципу фрактала, то есть разбита на блоки элементов дублирующихся по принципу убывающей пропорции (Харченко, 2021). Главный побег (the main shoot, MS) расценивали как

универсальное множество с нечеткими подмножествами: единицей цветения (a unit of flowering on the main shoot, UFMS) и боковыми побегами первого порядка ветвления (first order of lateral shoot, 1ls), на которых развиваются собственные единицы цветения (a unit of flowering on the lateral shoot, uf1ls) и боковые побеги второго порядка (second order of lateral shoot, 2ls) и так далее. Для разграничения главного побега на единицу цветения и боковые побеги был использован порядок формирования цветков: вначале формируются цветки на главном побеге, а затем начинается развитие бокового побега.

Формула цветка представляет собой краткое описание его структуры, а диаграмма – схематическое расположение его элементов. В ходе исследований формулы цветков были составлены на основании методик, принятых в классической морфологии растений (Федоров, Артюшенко, 1975) и модифицированы с учетом предложений G. Prenner и др. (2010) и L.P. Ronse De Craene и его коллег (2014). При составлении формулы цветка проведен анализ числа и расположения прицветников (bracteates, B), прицветничков (bracteolate, Bt), чашелистиков (чашечка – calyx, K), лепестков (венчик – corolla, C), тычинок (андроцей – androecium, A), пестиков (гинецей – gynoecium, G), семязачатков (ovules, Vp). При этом под "bracteole" L.P. Ronse De Craene и его сотрудники (2014) понимают парные структуры, морфологически сходные с прилистниками, которые у *A. thaliana* редуцированы до одиночных волосков.

В зависимости от расположения элементов цветка его симметрия характеризуется как: полисимметричная, или актиноморфная (*), если через цветок можно провести несколько плоскостей симметрии; дисимметричная (\dagger), если через цветок можно провести две плоскости симметрии; моносимметричная, или зигоморфная (\uparrow), если через цветок можно провести только одну плоскость симметрии; асимметричная (∂), если через цветок нельзя провести плоскость симметрии, и спиральная (\curvearrowright), если элементы цветка расположены по спирали. Цифрами обозначают количество элементов цветка. Сросшиеся элементы взяты в скобки. Для разграничения элементов в разных кругах используется плюс (+). Редуцированные элементы обозначены (0). Диаграмма цветка представляет собой схематическое изображение взаиморасположения элементов цветка, в котором фигурная скобка означает чашелистик, скобка – лепесток, желтые фигурки – пыльники, а круг, разделенный на две части, – пестик.

Статистический анализ

Изучалось по 30 растений для каждого из вариантов исследования. Для сравнения вариантов использован дисперсионный анализ, результаты которого оценивали по *F*-критерию Фишера и силе влияния факторов (h^2), рассчитанного по методу Плохинского.

Результаты

Строение побегов мутантов *ap1-1 A. thaliana*

Репродуктивные побеги линии *Ler* и *ap1-1* имеют сходную структуру (рис. 1, а, b). На верхушке главного побега (MS)

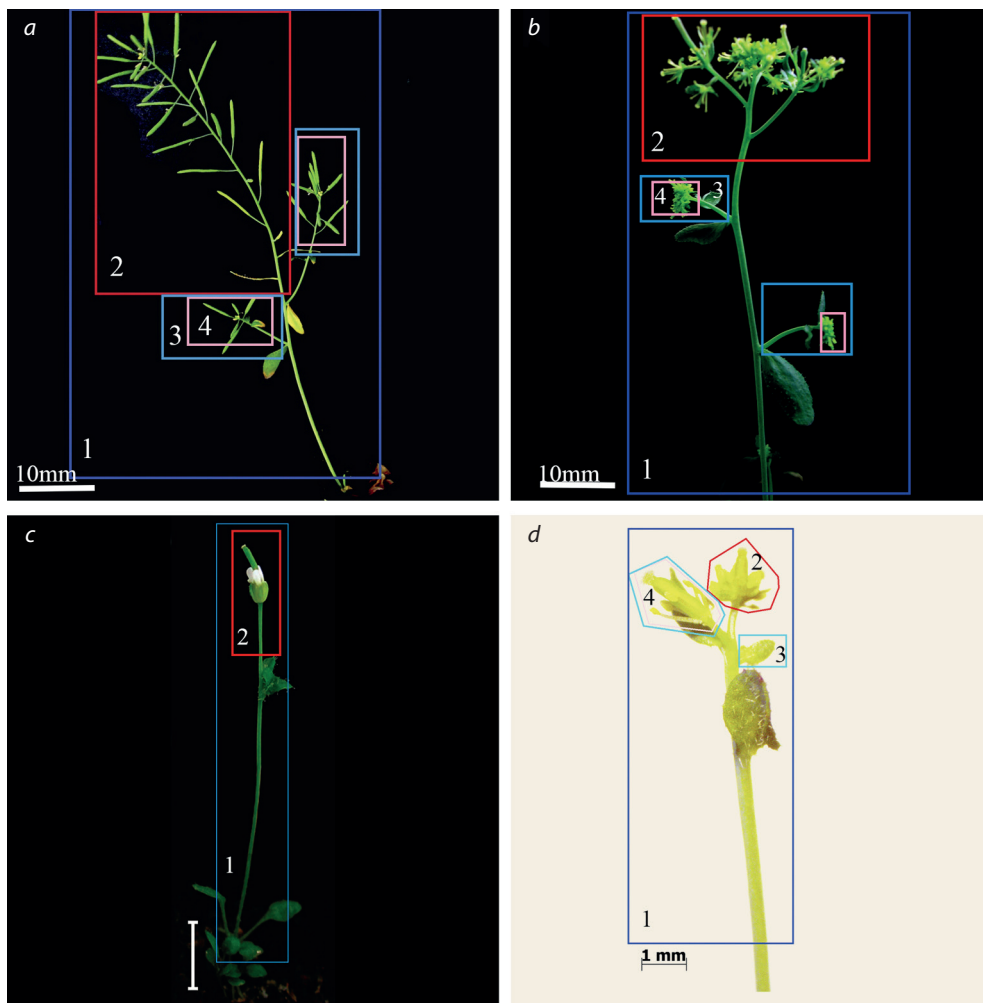


Рис. 1. Репродуктивные побеги *A. thaliana* линии *Ler* и *ap1-1*. Растения, выращенные при 6000 люкс: *a* – *Ler*, *b* – *ap1-1*. Растения, выращенные при 800 люкс: *c* – *Ler*, *d* – *ap1-1*. Условные обозначения: 1 – синий контур выделяет область MS; 2 – красный контур выделяет область UFMS; 3 – голубой контур выделяет область l1s; 4 – розовый контур выделяет область l1ls

Fig. 1. Reproductive shoots of *A. thaliana* lines *Ler* and *ap1-1*. Plants grown at 6000 lux: *a* – *Ler*, *b* – *ap1-1*. Plants grown at 800 lux: *c* – *Ler*, *d* – *ap1-1*. Symbols: 1 – blue contour highlights the region of MS; 2 – red contour highlights the area UFMS; 3 – light blue contour highlights the area of l1s; 4 – pink contour highlights the flowering unit area of l1ls

развивается единица цветения (UFMS) (см. рис. 1, *a-2*, *b-2*, *c-2*, *d-2*). Из пазух листьев развиваются боковые побеги (ls) (см. рис. 1, *a-3*, *b-3*, *d-3*), а на их верхушках формируются собственные единицы цветения (lfls) (см. рис. 1, *a-4*, *b-4*, *d-4*). В случае дефицита освещения формируются одиночные терминальные цветки у обеих линий (см. рис. 1, *c*, *d*). Следовательно, соцветие представляет собой единую трансформационную серию, где положение цветков может изменяться под влиянием условий окружающей среды.

Сравнительный анализ морфогенеза растений *A. thaliana* исходной линии *Ler* и мутантной линии *ap1-1* свидетельствовал о плейотропном эффекте мутации *ap1-1* и различиях по ряду признаков (табл. 1). В частности, по сравнению с исходной линией *Ler*, у мутантной линии *ap1-1* сокращается продолжительность периода от посадки до начала цветения, формируется меньше листьев на главном побеге, меньше

высота главного побега и длина соцветия (см. табл. 1). Число цветков на растении, в соцветиях и плотность соцветий у мутантов *ap1-1* больше, чем у *Ler* (см. табл. 1). Среди проанализированных признаков наибольшую силу влияния мутация *ap1-1* имеет на число цветков в соцветии и плотность соцветия (см. табл. 1).

Строение соцветий мутантов *ap1-1* *A. thaliana*

Структура соцветий у *ap1-1* и *Ler* весьма различна (см. рис. 1, *a*, *b*). Так, у *Ler* формируется простое, неопределенное, эбрактеозное соцветие – кисть (см. рис. 1, *a*), а у мутантов *ap1-1* – сложное, определенное, брактеозное соцветие тирс с полиморфным расположением цветков, прицветников и листьев (см. рис. 1, *b*). В отличие от *Ler*, состав соцветий *ap1-1* полиморфный по расположению цветков, прицветников и листьев на боковых осях соцветия (рис. 2).

Таблица 1. Преобразования структуры репродуктивных побегов *A. thaliana* в ходе морфогенеза линий *Ler* и *ap1-1*
Table 1. Comparative analysis of morphogenesis of lines *Ler* and *ap1-1* *A. thaliana*

Критерий	<i>Ler</i>		<i>ap1-1</i>		<i>F</i>	<i>h</i> ² , %	Достоверные различия
	m	sd	m	sd			
Число дней от посадки до начала цветения	31.77	3.12	25.86	2.61	48.19	51.71	***
Число листьев на главном побеге	9.53	0.16	8.36	0.15	28.13	31	**
Высота главного побега, см	18.17	1.71	13.48	1.89	79.70	63.91	***
Длина соцветия главного побега, см	10.87	2.30	6.00	1.32	7.37	14.08	**
Число цветков в соцветии на главном побеге	9.58	2.98	35.29	8.82	194.26	81.19	***
Плотность соцветия главного побега, цветков/см	1.21	0.41	5.97	1.46	251.83	84.84	***
Число цветков на растении	30.00	11.16	58.90	15.28	56.11	55.49	***

Примечание. *F*st = {4; 7; 11.9}. Достоверные различия между вариантами по уровню значимости: ** *p* < 0.01, *** *p* < 0.001.



Рис. 2. Соцветия и цветки *A. thaliana* линии *ap1-1*:

a – соцветие главного побега (UFMS) (вид сбоку); соцветие включает монохазий (1) и дихазий (2); *b* – монохазий (1) включает: цветок (2), развивающийся из пазухи прицветника (3) на одном уровне с тычинкой (4); *c* – кисть на боковой оси соцветия, в ее составе формируется терминальный цветок (1) и боковые цветки, расположенные супротивно (2) из пазух прицветников; *d* – соцветие главного побега (UFMS) (вид сверху). На боковой оси соцветия имеются листья (1), сходные со стеблевыми листьями

Fig. 2. Inflorescences of *A. thaliana* line *ap1-1*:

a – the inflorescence of the main shoot (UFMS) (side view). It consists of monochasium (1) and dichasium (2); *b* – the monochasium (1) includes: a flower (2) that develops from the axil of the bracts (3) at the same level as the stamen (4); *c* – the raceme on the lateral axis of the inflorescence, in its composition is formed a terminal flower (1) and side flowers, located opposite (2) from the axils of the inflorescences; *d* – top inflorescence of the main shoot (UFMS) (top view). On the lateral axis of the inflorescence there are leaves (1) similar to the stem leaves

Отличительной особенностью соцветий *ap1-1* является формирование цветков на одном уровне с тычинками из пазух прицветников (см. рис. 2, *b-d*), которые не свойственны представителям семейства Brassicaceae. Число цветков на боковых осях соцветия сокращается в акропетальной последовательности: в основании по 4–7 цветков, в средней части по 2–3 цветка, а на верхушке по одному (см. рис. 2, *a*). Поэтому в основании соцветия *ap1-1* на боковых осях формируются определенные соцветия: тирсы, верхоцветные кисти (см. рис. 2, *c*) и плейохазии, в средней части соцветия – дихазии (см. рис. 2, *a-1*), монохазии (см. рис. 2, *a-2*), а в верхней части – одиночные цветки (см. рис. 2). Остановка развития соцветия у *ap1-1* происходит так же, как и соцветия, кисть у *Ler*, то есть обычным способом для Brassicaceae в результате истощения или абортации последнего цветка на верхушке соцветия (Кине, 1991).

В отличие от цветков линии *Ler*, имеющих стабильную структуру, двойной околоцветник (включающий 4 чашелистика и 4 лепестка), 6 тычинок и один пестик, цветки *ap1-1* обычно лишены околоцветника (голые) и имеют андроцей полиморфный по своей структуре. В цветке в среднем образуется 5 ± 1 (от двух до семи) тычинок. Расположение тычинок может быть мутовчатым, супротивным или спиральным (см. рис. 2, *d*). Длина тычиночных нитей варьирует и может сокращаться в центробежном направлении по спирали. Таким образом, под влиянием мутации *ap1-1* в соцветии *A. thaliana* один цветок со стабильной структурой и двойным околоцветником может замещаться на один или множество (до семи) голых полиморфных цветков.

Строение цветков мутантов *ap1-1 A. thaliana*

В классической морфологии растений цветки Brassicaceae, в том числе и *A. thaliana*, характеризуют как актиноморфные (полисимметричные), то есть обладающие радиальной симметрией, исходя из того что их можно условно разделить вертикальной плоскостью на две симметричные половинки, не менее чем в двух направлениях (Федоров, Артюшенко, 1975). Цветки имеют 4 чашелистика, расположенных накрест супротивно в двух кругах, 4 лепестка в одном кругу, 6 тычинок в двух кругах и пестик, состоящий из двух сросшихся плодолистиков (Варминг, 1897; Mougoud, Glover, 2017). Этому описанию соответствует диаграмма (рис. 3, *a*).

С учетом рекомендаций по составлению формул цветка, предложенных ранее в работах (Prenner et al., 2010; Ronse De Craene et al., 2014), структура цветка *A. thaliana Ler* может быть представлена следующим образом:

$$B_0 Bt_2^0 K_{2+2} \dagger C_4 * A_2 \uparrow_{+4} * G_{(2)} \uparrow Vp^\infty.$$

Цветки мутантов *ap1-1* голые, с полиморфным, часто асимметричным или спиральным расположением тычинок (см. рис. 2). Однако, по наблюдениям И.Д. Соколова и его коллег (2007), у них могут образовываться отдельные лепестки (до трех), причем частота их формирования возрастает при снижении температуры. Следовательно, потеря способности к инициации лепестков у мутантов *ap1-1*, происходит не всегда. Поэтому цветки мутантов *ap1-1* могут быть описаны диаграммой (см. рис. 3, *b*) и формулой:

$$B_{0 \pm 5} \cup Bt_2^0 K_0 C_{0 \pm 35} \cup A_{5 \pm 1} \cup G_{(2)} \uparrow Vp^\infty.$$

При сопоставлении диаграмм и формул цветков *A. thaliana Ler* и *ap1-1*, предоставленных выше, ясно, что влияние гена *APETALA1-1* распространяется на прицветники, околоцветник и андроцей, это существенно шире, чем у генов класса А, влияющих на развитие чашелистиков и лепестков (Bowman et al., 1993).

Обсуждение

В результате проведенного анализа фенотипической изменчивости исходной линии *Ler* и мутантов *ap1-1 A. thaliana* уточнен плейотропный эффект, включавший: сокращение времени перехода к цветению, увеличение числа цветков и плотности соцветия (см. табл. 1); отсутствие околоцветника у цветков; формирование дополнительных уровней ветвления на боковых осях соцветия (см. рис. 1 и 2); изменение структуры андроцея; спиральное расположение элементов цветка (см. рис. 2 и 3); хаотичное расположение элементов соцветия, включая прицветники и листья. Сравнительный анализ фенотипических эффектов мутантов *ap1-1* у *A. thaliana*, описанных ранее в других источниках и обнаруженных в ходе данного исследования, представлен в табл. 2.

Развитие прицветников у мутантов *ap1-1 A. thaliana*

У мутантных гомозигот *ap1-1 A. thaliana* в ходе морфогенеза соцветия прицветники предшествуют образованию цветочных зачатков, развиваются за пределами цветоложа и имеют конусовидную форму, в отличие от чашелистиков, расположенных на цветоложе и имеющих серповидную форму (Kharchenko, 2024). Кроме того, согласно исследованиям D.R. Smyth с коллегами (1990), чашелистики появляются только на третьей стадии морфогенеза цветочных зачатков, а значит, существенно позже, чем прицветники. Гомеозисные преобразования органов предполагают замену, по крайней мере, одного типа органа другим (Sattler, 1988; Carpenter, Coen, 1990; Ronse De Craene, 2003; Wellmer et al., 2014). V.F. Irish и I.M. Sufsex (1990) называли мутацию *ap1-1 A. thaliana* гомеозисной, потому что считали, что она обуславливает замещение чашелистиков прицветниками, а цветков соцветиями. Однако локализация и число (от 0 до 5) прицветников у мутантов *ap1-1* варьирует и отличается от чашелистиков у *Ler*. Поэтому возникает вопрос: можно ли гетерохронию считать эквивалентной гомеозису, если при замещении органа наблюдается полиморфизм?

Прицветники формируются у большинства представителей Angiospermae, но в Brassicaceae обычно их нет, так как их развитие останавливается на эмбриональной стадии морфогенеза (Серебряков, 1952). Позже это нашло подтверждение в работах (Long, Barton, 2000; Kwiatkowska, 2008; и других). В частности, J. Long и M.K. Barton (2000) обратили внимание на характер экспрессии РНК *AINTEGUMENTA* и *SHOOT MERISTEMLESS*, который указывал на наличие редуцированного, «скрытого» прицветника у *A. thaliana*. D. Kwiatkowska (2008), изучив митотическую активность клеток зародышевой линии *A. thaliana*, пришла к заключению, что зачаток цветка развивается в пазухе рудиментарного прицветника. Как показано в ее исследованиях, при созревании бутонов *A. thaliana* присутствует зачаток прицветни-

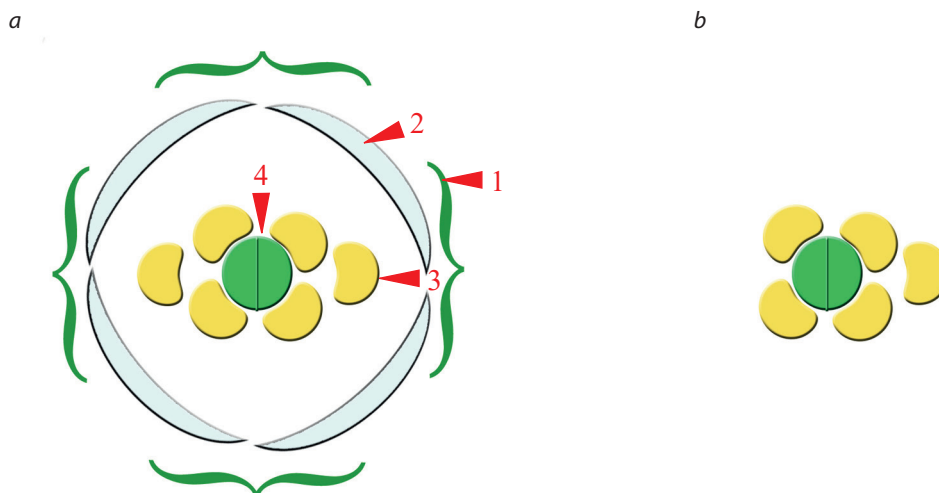


Рис. 3. Диаграммы цветков *A. thaliana*: *a* – *Ler*; *b* – *ap1-1*. Условные обозначения: 1 – чашелистик; 2 – лепесток; 3 – тычинка; 4 – пестик.

Fig. 3. Diagrams and arrangement of flowers of *A. thaliana*: *a* – *Ler*; *b* – *ap1-1*. Symbols: 1 – sepal; 2 – petal; 3 – stamen; 4 – pistil.

Таблица 2. Фенотипические эффекты мутантов *ap1-1* у *A. thaliana*

Table 2. The phenotypic effects of mutant's *ap1-1* in *A. thaliana*

Параметр	Фенотипические эффекты мутантов <i>ap1-1</i> , описанные в	
	других источниках	данном исследовании
Начало цветения	–	Цветение смещено на более ранние сроки. Это проявление гетерохронии
Листья	–	Листья неясного происхождения развиваются вокруг цветков и на осях соцветия
Прицветники	Гомеозисная замена чашелистиков прицветниками (Irish, Sussex, 1990)	Развитие прицветников смещается с эмбриональной стадии на более поздние стадии морфогенеза
Соцветие	Меристема цветка трансформируется в меристему соцветия (Mandel et al., 1992). Цветки частично превращаются в соцветия (Bowman et al., 1993)	Соцветие облиственное, сложное – тирс. На боковых осях соцветия формируются определенные соцветия: плейохазии, дихазии, монохазии и одиночные цветки. Интенсивность ветвления боковых осей сокращается в акропетальном направлении
Цветок	Гомеозисное превращение чашелистиков первого круга в прицветники, в пазухах преобразованных чашелистиков образуется множество вторичных и третичных цветков; лепестки второго круга обычно отсутствуют, но иногда заменяются тычинками или лепестково-тычиночно-прицветниковыми мозаиками; фенотип варьирует в зависимости от расположения цветка, при этом в базальных цветках и при низких температурах происходит более полное превращение цветка в соцветие (Koornneef et al., 1982). https://arabidopsis.info/	Элементы цветка рассредоточиваются по оси соцветия и могут располагаться по спирали, супротивно или мутовчато. Цветоножки развиваются из пазухи прицветников и могут находиться на одном уровне с тычинками
Околоцветник	Цветки мутантов не способны формировать лепестки (Irish, Sussex, 1990)	Околоцветник обычно отсутствует, но при пониженных температурах могут формироваться одиночные лепестки
Андроцей	–	Тычинки полиморфные, расположены по спирали

ка, влияющий на начало инициации цветка. У мутантов *ap1-1 A. thaliana* прицветники хорошо развиты, следовательно, их развитие смещено на более поздние стадии морфогенеза, по сравнению с *Ler* (Харченко, 2024; Kharchenko, 2024). С учетом того что мутации, обуславливающие ранний переход к цветению, являются гетерохронными (Raff, Wray, 1989), мутация *ap1-1* также принадлежит к их числу.

Цветки имеют мутовчатый филлотаксис, который легко потревожить на ранних стадиях развития (Endress, 2016). Согласно исследованиям D.Y. Lee с коллегами (2007) и L.P. Ronse De Craene (2018) развитие дополнительных прицветников влияет на последующую структуру цветка, так как усиление давления прицветников на меристему может привести к потере мутовок органов цветка, разрыву следующих оборотов, переходу к спиральному расположению его органов и асимметрии. К тому же из-за гетерохронии действие механических сил на меристему цветков может усиливаться или ослабевать и обуславливать поливариантность структуры цветков и соцветий (Ronse De Craene, 2024). Таким образом, смещение прицветников на более поздние стадии морфогенеза у мутантов *ap1-1 A. thaliana* могло стать причиной хаотического заложения элементов цветка, утрате околоцветника, спиральному расположению тычинок и хаотичному расположению элементов соцветия.

В отличие от гомеозисных мутаций, предполагающих прекращение альтернативных состояний признака, гетерохронные мутации вызывают изменение сроков морфогенеза, которые могут инициировать цепь множества последовательных изменений. Поэтому изменение сроков морфогенеза под влиянием мутации *ap1-1* у *A. thaliana* приводит к смещению развития прицветников, и это иницирует хаотические изменения в морфогенезе соцветия и цветков в его составе.

Альтернативные представления о строении цветков *A. thaliana*

Изучение фенотипа растений – предмет исследования не только генетики растений, но и ботаники. После выхода работы R. Carpenter и E.S. Coen (1990) существенное внимание в биологии развития растений стало уделяться позиционной информации. Так как ABCDE модель генетической регуляции создана на основе морфогенеза цветка *A. thaliana*, представления о его структуре принципиальны. В отличие от генетики, в морфологии растений представления о структуре цветков *A. thaliana* не однозначны, но их целесообразно учитывать при составлении моделей генетической регуляции. В частности, P.K. Endress (2001) отмечает, что в большинстве публикаций по биологии развития цветков обсуждается только «полисимметрия» и «моносимметрия», но их называют «симметрией» и «асимметрией» соответственно. В результате термин «асимметрия» не всегда используется в одном и том же значении, а существование право- и левосторонней асимметрии цветков обычно игнорируется. При этом P.K. Endress (1999) рекомендует различать 6 типов симметрии, а L.P. Ronse De Craene и его коллеги (2014) – 12, среди которых 9 вариантов являются вариациями зигоморфии. Кроме того, P.K. Endress (1999) обращает внимание на возможность изменения симметрии цветка в ходе его мор-

фогенеза, причем это может происходить неоднократно и отличаться в разных кругах. Таким образом, ABC модель генетической регуляции цветка *A. thaliana* базируется на усредненном типе симметрии его цветка и минимальном числе оборотов его органов. Кроме того, P.K. Endress (1992) выделил три альтернативных варианта описания структуры цветка *A. thaliana*, которые следует учитывать при создании моделей их генетической регуляции. Первый принадлежит De Candolle (1821), второй Steinheil (1839) и Alexander (1952), а третий Lestiboudois (1826), Merxmüller и Leins (1967). Согласно первому все органы цветка *A. thaliana* образуют по одному кругу, в таком случае они состоят из четырех кругов органов. При этом наличие шести тычинок объясняется дубликацией медианной пары, поэтому цветок интерпретируется как зигоморфный (моносимметричный), то есть имеющий только одну плоскость симметрии. Этот вариант описания цветка применен группой E.M. Meyerowitz (1991) при построении ABC модели. Во втором варианте, по-видимому, чашелистики и тычинки образуют по два круга, а лепестки и плодolistики по одному кругу, таким образом, органы цветка *A. thaliana* расположены в шести кругах. Согласно третьему варианту все органы цветка образуют по одному кругу, а тычинки расположены в два круга, поэтому органы цветка *A. thaliana* расположены в пяти кругах. Таким образом, в морфологии растений не было единого мнения относительно числа оборотов органов цветка *A. thaliana*. Обсуждая структуру цветка *A. thaliana* как модельного растения для генетических исследований, G. Prenner и его сотрудники (2010) предложили максимально расширить информативный формат формул цветка и уточнять тип симметрии для каждого оборота органов цветка. В результате интерпретации цветка *A. thaliana*, описанные P.K. Endress (1992), приобрели следующий вид:

$$1. 4 \text{ оборота: } K_4 \dagger C_4 * A_6 \dagger G_{(2)} \dagger Vp^\infty$$

$$2. 6 \text{ оборотов: } K_{2+2} \dagger C_4 * A_{2+4} \dagger G_{(2)} \dagger Vp^\infty$$

$$3. 5 \text{ оборотов: } K_4 \dagger C_4 * A_{2:2^0+4} \dagger G_{(2:2 \text{ sterile})} \dagger Vp^\infty$$

С учетом многообразия вариантов морфологического описания структуры цветков *A. thaliana* и, соответственно, исходной линии *Ler* наши представления о тенденциях их преобразования у мутантной линии *ap1-1* могут меняться, а это означает формирование альтернативных гипотез генетической регуляции цветка.

Трансформация структуры соцветий у мутантов *ap1-1 A. thaliana*

V.F. Irish и I.M. Sufsex (1990) предположили, что продукты гена *AP1* необходимы для идентичности цветочной меристемы, потому что у мутантов *ap1-1* наблюдается частичное преобразование цветков в соцветия, так как считали, что меристема соцветия должна иметь неопределенный рост, а меристема цветка – определенный. Согласно данным, представленным выше, простое, эбрактеозное, неопределенное соцветие – кисть из цветков с двойным околоцветником у исходной линии *Ler A. thaliana* под влиянием мутации *ap1-1* трансформируется в сложное, брактеозное, определенное соцветие тирс из голых цветков. При этом у мутантов *ap1-1* на боковых осях формируются определенные соцветия: мо-

нохазий, дихазий, плейохазий, тирс или верхоцветная кисть, следовательно, идентичность меристемы не меняется. Единственный терминальный цветок может сформироваться у растений *A. thaliana* в случае дефицита освещения как у исходной линии *Ler* (Харченко, 2021), так и у мутантов *ap1-1* (см. рис. 3). Следовательно, все элементы соцветия, включая его оси, прицветники и цветки, принадлежат к одной трансформационной серии. Для объяснения сдвигов в структуре венчиковидного околоцветника и существования переходных форм между элементами околоцветника и андроеца L.P. Ronse de Craene и его коллеги (2018) выдвинули гипотезу скользящей границы. Следуя их логике, подобная скользящая граница существует и в соцветиях, представляющих единую трансформационную серию. Поэтому вероятно, что функцией гена *APETALA1* может быть сепарация элементов цветка внутри соцветия.

Заключение

Смещение сроков морфогенеза у *A. thaliana* под влиянием мутации *ap1-1* позволяет считать ее гетерохронной. Фенотипические эффекты, обнаруженные у мутантов *ap1-1 A. thaliana*, выходят за рамки влияния генов классов А и В из ABCDE модели. Ключевым эффектом в формировании мутантного фенотипа *ap1-1* становится смещение развития прицветников с эмбриональной стадии морфогенеза на более поздние стадии. Это приводит к цепи последующих изменений во всем соцветии и цветках в его составе. Все элементы соцветия, включая прицветники и цветки, составляют общую трансформационную серию – соцветие. Таким образом, в фенотипическом проявлении граница между цветком и соцветием является скользящей. Вероятно, одной из функций гена *APETALA1* может быть сепарация элементов цветка внутри соцветия.

Список литературы / References

- Варминг Е. Систематика растений. Т. 2. М.: Тип. А.И. Мамонтова, 1897 [Warming E. Systematics of plants. Vol. 2. Moscow: Tip. A.I. Mamontov, 1897 (in Russian)]
- Кине Ж.-М. Физиология цветения. Развитие цветков. М.: Агропромиздат, 1991 [Kinet J.-M. Physiology of flowering: Development of flowers. Moscow: Agroprompromydat, 1991 (in Russian)]
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952 [Serebryakov I.G. Morphology of vegetative organs of higher plants. Moscow: Sov. nauka, 1952 (in Russian)]
- Соколов И.Д., Медведь О.М., Хаблак С.Г., Соколова Е.И. Функциональная геномика арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.): проявление действия гена *APETALA1*. В: Збірник наукових праць Луганського НАУ. Луганськ: «Елтон-2», 2007;74(97):5-55 [Sokolov I.D., Medved O.M., Khablak S.G., Sokolova E.I. Functional genomics of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: manifestation of *APETALA1* gene action. In: Collection of scientific works of Lugansk NAU. Lugansk: 'Elton-2', 2007;74(97):5-55 (in Russian)]
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии. Л.: ЛГУ, 1954 [Takhtajyan A.L. Questions of evolutionary morphology. Leningrad: LSU, 1954 (in Russian)]
- Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975;11-12 [Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. Atlas on descriptive morphology of higher plants. Flower. Leningrad: Nauka, 1975;11-12 (in Russian)]
- Харченко В.Е. Терминальный цветок и развитие структуры соцветия. Новосибирск: ООО «СибАК», 2021. doi 10.32743/978-5-6047255-3-5.2021.100

- [Kharchenko V.E. Terminal flower and development of inflorescence structure: Novosibirsk: ООО 'SibAK', 2021. doi 10.32743/978-5-6047255-3-5.2021.100 (in Russian)]
- Харченко В.Е. Значение исследований И.Г. Серебрякова для объяснения генезиса фенотипической изменчивости, возникающей у *Arabidopsis thaliana* с мутацией гена *apetala1-1*. В: Экологическая морфология растений. М.: МПГУ, 2024:471-475. doi 10.31862/9785426314665
- [Kharchenko V.E. The significance of I.G. Serebryakov's research to explain the genesis of phenotypic variability occurring in *Arabidopsis thaliana* with *apetala1-1* gene mutation. In: Ecological morphology of plants. Moscow: MPGU, 2024;471-475. doi 10.31862/9785426314665 (in Russian)]
- Alvarez-Buylla E.R., García-Ponce B., Garay-Arroyo A. Unique and redundant functional domains of *APETALA1* and *CAULIFLOWER*, two recently duplicated *Arabidopsis thaliana* floral MADS-box genes. *J Exp Bot.* 2006;57(12):3099-30107. doi 10.1093/jxb/erl081
- Berbel A., Navarro C., Ferrándiz C., Cañas L.A., Madueño F., Beltrán J.P. Analysis of *PEAM4*, the pea *AP1* functional homologue, supports a model for *AP1*-like genes controlling both floral meristem and floral organ identity in different plant species. *Plant J.* 2001;25(4):441-451. doi 10.1046/j.1365-313x.2001.00974.x
- Bowman J.L., Smyth D.R., Meyerowitz E.M. Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 1989;1(1):37-52. doi 10.1105/tpc.1.1.37
- Bowman J.L., Alvarez J., Weigel D., Meyerowitz E.M., Smyth D.R. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALA1* and interacting genes. *Development.* 1993;119(3):721-743. doi 10.1242/dev.119.3.721
- Bowman J.L., Smyth D.R., Meyerowitz E.M. The ABC model of flower development: then and now. *Development.* 2012;139(22):4095-4098. doi 10.1242/dev.083972
- Carpenter R., Coen E.S. Floral homeotic mutations produced by transposon – mutagenesis in *Antirrhinum majus*. *Genes Dev.* 1990;4(9):1483-1493. doi 10.1101/gad.4.9.1483
- Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature.* 1991;353(6339):31-37. doi 10.1038/353031a0
- Danyluk J., Kane N.A., Breton G., Limin A.E., Sarhan F.T. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals. *Plant Physiol.* 2003;132(4):1849-1860. doi 10.1105/tpc.10.4.623
- Ditta G., Pinyopich A., Robles P., Pelaz S., Yanofsky M.F. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. *Curr Biol.* 2004;14(21):1935-1940. doi 10.1016/j.cub.2004.10.028
- Endress P.K. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *Int J Plant Sci.* 1992;15(3):106-122. doi 10.1086/297069
- Endress P.K. Symmetry in flowers. Diversity and evolution. *Int J Plant Sci.* 1999;160(S6):S3-S23. doi 10.1086/314211
- Endress P.K. Evolution of floral symmetry. *Curr Opin Plant Biol.* 2001;4(1):86-91. doi 10.1016/s1369-5266(00)00140-0
- Endress P.K. Development and evolution of extreme synorganization in angiosperm flowers and diversity: a comparison of Apocynaceae and Orchidaceae. *Ann Bot.* 2016;117(5):749-767. doi 10.1093/aob/mcv119
- Hileman L.C., Irish V.F. More is better: the uses of developmental genetic data to reconstruct perianth evolution. *Am J Bot.* 2009;96(1):83-95. doi 10.3732/ajb.0800066
- Iriondo J.M., Milla R., Volis S., Rubio de Casas R. Reproductive traits and evolutionary divergence between Mediterranean crops and their wild relatives. *Plant Biol (Stuttg).* 2018;20(S1):78-88. doi 10.1111/plb.12640
- Irish V.F. Evolution of petal identity. *J Exp Biol.* 2009;60(9):2517-2527. doi 10.1093/jxb/erp159
- Irish V.F., Litt A. Flower development and evolution: gene duplication, diversification and redeployment. *Curr Opin Genet Dev.* 2005;15(4):454-460. doi 10.1016/j.gde.2005.06.001
- Irish V.F., Sufsex I.M. Function of the *apetala-1* gene during *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell.* 1990;2(8):741-753. doi 10.1105/tpc.2.8.741

- Kaufmann K., Wellmer F., Muiño J.M., Ferrier T., Wuest S.E., Kumar V., Serrano-Mislata A., Madueño F., Krajewski P., Meyerowitz E.M., Angenot G.C., Riechmann J.L. Orchestration of floral initiation by *APETALA1*. *Science*. 2010;328(5974):85-89. doi 10.1126/science.1185244
- Kharchenko V.E. Floral boundaries are sliding inside of inflorescences *Arabidopsis thaliana* with mutation of the gene *APETALA1-1*. In: Bioinformatics of Genome Regulation and Structure/Systems Biology (BGRS/SB-2024). Novosibirsk, 2024;1115-1119. doi 10.18699/bgrrs2024-06-25
- Koornneef M., Dellaert L.W., van der Veen J.H. EMS-and radiation-induced mutation frequencies at individual loci in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Mutat Res*. 1982;93(1):109-123. doi 10.1016/0027-5107(82)90129-4
- Krassilov V.A., Barinova S.S. 'Flower' of *Magnolia grandiflora* is not flower and what about 'basal angiosperms'. *J Plant Sci*. 2014;2(6):282-293. doi 10.11648/j.jps.20140206.14
- Kwiatkowska D. Flowering and apical meristem growth dynamics. *J Exp Bot*. 2008;59(2):187-201. doi 10.1093/jxb/erm290
- Lee D.Y., Lee J., Moon S., Park S.Y., An G. The rice heterochronic gene *SUPERNUMERARY BRACT* regulates the transition from spikelet meristem to floral meristem. *Plant J*. 2007;49(1):64-78. doi 10.1111/j.1365-3113X.2006.02941.x
- Litt A. An evaluation of A-function: evidence from the *APETALA1* and *APETALA2* gene lineages. *Int J Plant Sci*. 2007;168(1):73-91. doi 10.1086/509662
- Litt A., Kramer E.M. The ABC model and the diversification of floral organ identity. *Semin Cell Dev Biol*. 2010;21(1):129-137. doi 10.1016/j.semcdb.2009.11.019
- Long J., Barton M.K. Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*. *Dev Biol*. 2000;218(2):341-353. doi 10.1006/dbio.1999.9572
- Mandel M.A., Gustafson-Brown C., Savidge B., Yanofsky M.F. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Nature*. 1992;360(6401):273-277. doi 10.1038/360273a0
- Meyerowitz E.M. The plant plan: multicellular life in the other Kingdom. *Harvey Lect*. 2000;96:51-72
- Meyerowitz E.M., Bowman J.L., Brockman L.L., Drews G.N., Jack T., Sieburth L.E., Weigel D. A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana*. *Dev Suppl*. 1991;1:157-167
- Moyroud E., Glover B.J. The evolution of diverse floral morphologies. *Curr Biol*. 2017;27(17):R941-R951. doi 10.1016/j.cub.2017.06.053
- Murai K. Homeotic genes and the ABCDE model for floral organ formation in wheat. *Plants (Basel)*. 2013;2(3):379-395. doi 10.3390/plants2030379
- Murai K., Miyamae M., Kato H., Takumi S., Ogiwara Y. *WAP1*, a wheat *APETALA1* homolog, plays a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth. *Plant Cell Physiol*. 2003;44(12):1255-1265. doi 10.1093/pcp/pcg171
- Prenner G., Bateman R.M., Rudall P.J. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. *Taxon*. 2010;59(1):241-250. doi 10.1002/tax.591022
- Raff R.A., Wray G.A. Heterochrony: Developmental mechanisms, evolutionary results. *J Evol Biol*. 1989;2(6):409-434. doi 10.1046/j.1420-9101.1989.2060409.x
- Riechmann J.L., Meyerowitz E.M. Determination of floral organ identity by *Arabidopsis* MADS domain homeotic proteins *AP1*, *AP3*, *PI*, and *AG* is independent of their DNA-binding specificity. *Mol Biol Cell*. 1997;8(7):1243-1259. doi 10.1091/mbc.8.7.1243
- Ronse De Craene L.P. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *Int J Plant Sci*. 2003;164(5):225-235. doi 10.1086/376878
- Ronse De Craene L.P. Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots. *Ann Bot*. 2007;100(3):621-630. doi 10.1093/aob/mcm076
- Ronse De Craene L.P. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective. *J Plant Res*. 2018;131(3):367-393. doi 10.1007/s10265-018-1021-1
- Ronse De Craene L.P. The interaction between heterochrony and mechanical forces as main driver of floral evolution. *J Plant Res*. 2024;137(5):697-717. doi 10.1007/s10265-024-01526-3
- Ronse De Craene L.P., Brockington S.F. Origin and evolution of petals in angiosperms. *Plant Ecol Evol*. 2013;146(1):5-25. doi 10.5091/pl-ecevo.2013.738
- Ronse De Craene L.P., Iwamoto A., Bull-Hereñu K., Santos P.D., Luna J.A., Farrar J. Understanding the structure of flowers. The wonderful tool of floral formulae: A response to Prenner & al. *Taxon*. 2014;63(5):1103-1111. doi 10.12705/635.35
- Saini P., Yadav R.K. C-terminal domain of *APETALA1* is essential for its functional divergence from cauliflower in *Arabidopsis*. *J Plant Biotechnol*. 2020;29:824-831. doi 10.1007/s13562-020-00622-4
- Sattler R. Homeosis in plants. *Am J Bot*. 1988;75(10):1606-1617. doi 10.1002/j.1537-2197.1988.tb11234.x
- Shitsukawa N., Ikari C., Shimada S., Kitagawa S., Sakamoto K., Saito H., Ryuto H., Fukunishi N., Abe T., Takumi S., Nasuda S., Murai K. The Einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the *VRN1* gene. *Genes Genet Syst*. 2007;82(2):167-170. doi 10.1266/ggs.82.167
- Smyth D.R., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Early flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 1990;2(8):755-767. doi 10.1105/tpc.2.8.755
- Taylor S.A., Hofer J.M., Murfet I.C., Sollinger J.D., Singer S.R., Knox M.R., Ellis T.H. *PROLIFERATING INFLORESCENCE MERISTEM*, a MADS-box gene that regulates floral meristem identity in pea. *Plant Physiol*. 2002;129(3):1150-1159. doi 10.1104/pp.001677
- Theissen G., Saedler H. Floral quartets. *Nature*. 2001;409:469-471. doi 10.1038/35054172
- Wellmer F., Graciet E., Riechmann J.L. Specification of floral organs in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*. 2014;65(1):1-9. doi 10.1093/jxb/ert385
- Zhang Y., Zhao T., Wang Y., Yang R., Li W., Liu K., Sun N., Hussian I., Ma X., Yu H., Zhao K., Chen J., Yu X. Expression characterization of ABCDE class MADS-box genes in *Brassica rapa* with different pistil types. *Plants (Basel)*. 2023;12(11):2218. doi 10.3390/plants12112218

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.03.2025. После доработки 16.07.2025. Принята к публикации 03.09.2025