

- Гогина Е. Е.* Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М., 1990. 208 с.
- Колегова Е. Б.* Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 2010а. 16 с.
- Колегова Е. Б.* Структурные единицы побега *Thymus jenisseensis* Iljin // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Матер. Междунар. науч.-практической школы конференции. Абакан, 2010б. Вып. 14. Т. 1. С. 21—22.
- Куминова А. В.* Основные черты и закономерности растительного покрова // Растительный покров Хакасии / Отв. ред. А. В. Куминова. Новосибирск, 1976. С. 40—94.
- Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М., 1982. 184 с.
- Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 208 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.
- Марфенин Н. Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6—17.
- Нухимовский Е. Л.* Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. Т. 1. 630 с.
- Савиных Н. П.* Модули у растений // Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (С.-Петербург, 14—18 X 2002 г.). 2002. С. 95—96.
- Савиных Н. П.* О системе модулей у растений // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посв. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 221—222.
- Савиных Н. П.* Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 378 с.
- Серебряков И. Г.* Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. М., 1959. С. 3—38.
- Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. III. С. 146—205.

## S U M M A R Y

As a result of a study of shoot system structure of 11 *Thymus* species growing in Khakassia, 13 variants of uniaxial shoots were described, differing in internode length, cyclicity and functional significance. Six units varying in life span of shoots and axes, rate of rooting and parts-forming ability were distinguished in the structure of adult plants. It was found that the structure of shoot systems of thymes reflects of their adaptation to substrate peculiarities and local ecological conditions in Khakassia. The features determined influence on life forms of thymes and their transformation.

УДК 582.52

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 2

© М. В. Ремизова, И. Э. Локк

## ВАСКУЛАТУРА РАЦЕМОЗНЫХ СОЦВЕТИЙ БАЗАЛЬНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ КАК ОТРАЖЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

M. V. REMIZOWA, I. E. LOCK. PATTERNS OF RACEMOSE INFLORESCENCE VASCULATURE IN PHYLOGENY AND ONTOGENY OF EARLY DIVERGENT MONOCOTS

Кафедра высших растений, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова

119991 Москва, Ленинские Горы, 1, стр. 12

Факс (495)939-18-27

e-mail: remizowa@yahoo.com

Поступила 17.03.2011

Исследование васкулатуры рацемозных соцветий у ряда ключевых представителей базальных однодольных выявило различные способы входления проводящих пучков кроющих листьев и цветоножек в узел. Несмотря на выявленные различия, проводящие системы соцветий у изученных объектов принципиально сходны. Различия между родами касаются числа пучков в цветоножке и кроющим ли-

сте а также уровня, на котором происходит их объединение друг с другом и/или вхождение в стелу цветоноса. Отсутствие брактей или редукция проводящего пучка брактей у базальных однодольных приводит к иннервации цветоножки бокового цветка единственным пучком. Различия в вакулатуре брактеозных соцветий обусловлены, прежде всего, размерными характеристиками цветков и их кроющих листьев и не связаны с систематическим положением родов. В тоже время, вакулатура дефинитивных соцветий является отражением морфогенетических процессов, происходящих в меристеме соцветия еще до стадии появления примордииев боковых структур. Распределение проводящих пучков в соцветии позволяет восстановить процесс разметки меристемы соцветия и выявить относительное время детерминации отдельных структур.

Ключевые слова: анатомия, вакулатура, однодольные, рацемозные соцветия.

Признакам вакулатуры традиционно уделяли большое внимание в связи с широким их использованием для таксономических и филогенетических построений. При этом большинство исследований были посвящены ходу проводящих пучков в самих цветках. С разработкой в 1990-е и 2000-е годы методов молекулярной филогенетики морфологические исследования цветков приняли иной характер. Основная задача морфологических исследований сейчас состоит в поиске признаков, общих для представителей тех или иных клад, выявляемых на филогенетических деревьях.

Следует отметить, что далеко не для всех представителей покрытосеменных морфология и вакулатура цветка исследованы достаточно подробно. В то же время нельзя распространять данные, полученные, например, для представителя одного рода, на все семейство, и даже для одного вида — на весь род. Поэтому необходимы дальнейшие исследования в этой области.

На данный момент для большого числа видов базальных однодольных имеются достаточно детальные сведения о морфологии и вакулатуре цветков. В то же время устройству соцветий уделяется недостаточное внимание. Для большинства таксонов систематические сводки содержат лишь краткие и, зачастую, неточные описания соцветий (Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009; Kubitzki, 1998).

Для большинства базальных однодольных (за исключением некоторых представителей *Alismatales* и *Dioscoreales*) характерны рацемозные соцветия: как брактеозные, так и эбрактеозные. Кроме того, на цветоножке в брактеозных соцветиях могут быть развиты дополнительные филломы (брактеолы). У однодольных обычно развита единственная брактеола, которая при спиральном расположении цветков на оси соцветия располагается более или менее трансверзально, как, например, у *Japonolirion*, *Petrosavia*, *Narthecium* и *Metanarthecium* (Remizowa et al., 2006; Remizowa et al., 2008).

Данные об анатомии оси соцветия известны лишь для некоторых родов из порядков *Alismatales* и *Petrosaviales* (Uhl, 1947; Singh, 1965; Tomlinson, 1982), но и в этих работах не прослежен ход проводящих пучков по всей длине цветоноса.

Для большинства рассматриваемых в данной статье объектов вакуляярная анатомия цветков, обычно начиная с верхней части цветоножки, детально изучена ранее и описана в литературе (Anderson, 1940; Uhl, 1947; Singh, 1965; Sterling, 1978, 1979; Utech, 1978, 1984; Buzgo et al., 2006; Remizowa et al., 2010). Однако из-за глубокой морфогенетической, структурной и функциональной взаимосвязи между кроющим листом, пазушным цветком и филлами на цветоножке (если они развиты) во внимание должна быть принята вакулатура всей пазушной цветоножки и, в сущности, всего цветоноса, на котором она расположена. В связи с этим мы восполнили существующий пробел в знаниях о вакулатуре репродуктивных органов базальных однодольных. Анализируя вакулатуру брактей, брактеол и цветоножек, мы исследовали несколько соцветий, что позволило судить о степени консервативности признаков вакулатуры на внутривидовом уровне.

## Материал и методика

Были изучены следующие представители базальных однодольных, занимающих ключевые позиции в системе APG III (2009): *Isidrogalvia robustior* (Steyermark) Cruden, *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb., *T. cernua* Smith — *Tofieldiaceae*, *Alismatales*; *Scheuchzeria palustris* L. — *Scheuchzeriaceae*, *Alismatales*; *Triglochin maritima* L., *Triglochin palustris* L. — *Juncaginaceae*, *Alismatales*; *Potamogeton natans* L., *P. lucens* L. — *Potamogetonaceae*, *Alismatales*; *Japonolirion osense* Nakai — *Japonoliriaceae*, *Petrosaviales*; *Petrosavia stellaris* Beccari — *Petrosaviaceae*, *Petrosaviales*; *Narthecium ossifragum* (L.) Huds., *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. — *Nartheciaceae*, *Dioscoreales*. Данные о исследованном материале приведены в таблице.

Растения и их части были зафиксированы в 70%-м спирте или фиксаторе ФАА.

Морфологию соцветий изучали под стереомикроскопом.

Анатомическое строение соцветий изучали на сериях продольных и поперечных срезов на постоянных препаратах с использованием светового микроскопа. Постоянные препараты срезов толщиной 14—20 мкм изготавливали по стандартной методике с заменой ксиола на жидкость Histoclear. Срезы окрашивали алциано-

Сведения об исследованных образцах

Вид	Место нахождение	Дата сбора	Коллектор
<i>T. calyculata</i>	Швейцария, кантон Bern, Oberlands, Kandersteg	03.09.2005	М. В. Ремизова
<i>T. cernua</i>	Южная Якутия	08.2005	М. И. Буякайте
<i>Isidrogalvia robustior</i>	Венесуэла	2004	получено от Lisa Campbell
<i>Scheuchzeria palustris</i>	Московская область, окрестности ЗБС МГУ	05.2007	Д. Д. Соколов
<i>Potamogeton lucens</i>	Московская область, окрестности ЗБС МГУ	06—07.2003—2006	М. В. Ремизова
<i>P. natans</i>			Д. Д. Соколов М. С. Нуралiev С. Р. Майоров
<i>Triglochin maritima</i>	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ББС МГУ, о. Покормежный на Белом море.	07.07.2003	М. В. Ремизова
<i>Triglochin palustris</i>	Карелия, Лоухский р-н, окр. ББС МГУ	10.07.2003	М. В. Ремизова
<i>Japonolirion osense</i>	Япония, префектура Гунма, г. Шибутсу	04.07.2003	И. В. Татаренко
<i>Petrosavia stellaris</i>	Спиртовая коллекция Королевских Ботанических садов Кью, образцы 40735 GPL 183, 40738 GPL 168 и 25841		
<i>Narthecium ossifragum</i>	Великобритания, New Forest	15.06.2003	P. J. Rudall
<i>Metanarthecium luteo-viride</i>	Япония, о. Хонсю, окрестности Higashi-Hiroshima	05.06.2005	М. В. Ремизова К. Кондо

Примечание. ЗБС МГУ — Звенигородская биостанция Московского гос. Ун-та; ББС МГУ — Беломорская биостанция МГУ.

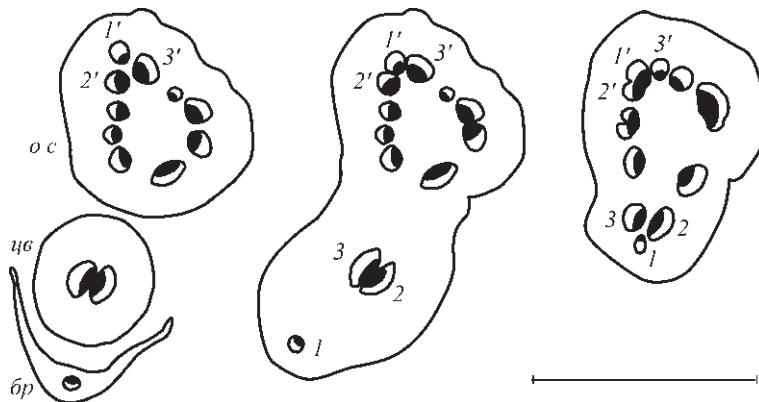


Рис. 1. *Tofieldia cernua*, строение узла (серия поперечных срезов).

1 — след брактеи; 2, 3 — след цветоножки. бр — брактей цв — цветоножка, о с — ось соцветия. Масштабная линейка — 500 мкм.

вым синим и сафранином. Вместо канадского бальзама использовали синтетические среды для заключения — Euparal и DPX. С полученных срезов на микроскопе Zeiss Axioplan сделаны фотографии.

### Результаты исследования

#### *Tofieldia* (*Tofieldiaceae, Alismatales*)

У представителей рода *Tofieldia* цветки собраны в открытую терминальную кисть и расположены в пазухах нормально развитых брактей. В некоторых соцветиях, как правило в нижней их части, наблюдается эпикауальный сдвиг — цветоножки некоторых цветков отходят от оси соцветия немногого выше пазухи брактей.

У изученных нами представителей рода *Tofieldia* — *T. calyculata* и *T. cernua* — на поперечных срезах через ось соцветия проводящие пучки расположены кольцом (рис. 1). По мере приближения к основанию соцветия число проводящих пучков в оси соцветия постепенно увеличивается.

В брактее проходит единственный проводящий пучок. На поперечном срезе через основание цветоножки видны два трансверзально расположенных крупных пучка (рис. 1). Иногда эти пучки на некотором протяжении объединены своими ксилемными участками. При входлении в узел пучки следов брактеи и цветоножки формируют компактную группу, в которой один пучок расположен ближе к периферии стебля (медианный — пучок следа брактеи), а два другие располагаются по бокам и внутри от него (трансверзальные — пучки следа цветоножки). Иногда при входлении в узел эти три пучка на некотором протяжении объединяются и затем расходятся вновь. Далее вниз по стеблю эти пучки перестраиваются с образованием дуги и входят в кольцо пучков оси соцветия (рис. 1). В стеле оси соцветия все три пучка идут независимо через несколько междуузлий либо медианный пучок соединяется с одним из трансверзальных и далее вниз к основанию соцветия идут два пучка. Реже, пройдя вниз по оси соцветия значительное расстояние, все три пучка объединяются в один общий пучок. Иногда все три пучка группы перед входлением в стелу оси соцветия сливаются в один общий пучок.

Реже след цветоножки образуют не два, а три пучка — два трансверзальных и один медианный, при этом медианный пучок расположен ближе к периферии оси соцветия (абаксиально). В этом случае пучок следа брактеи в узле прикрепляется к медианному пучку следа цветоножки.

Все вышеописанные варианты входления следов брактеи и цветоножки в стелу оси соцветия отмечены у каждого из изученных видов и могут встретиться в пределах одного соцветия и у цветков, имеющих типичное для *Tofieldia* строение.

#### *Isidrogalvia robustior* (*Tofieldiaceae, Alismatales*)

Цветки *Isidrogalvia* собраны в терминальную кисть и расположены в пазухах хорошо развитых брактей. Во всех случаях, когда можно было изучить соцветие целиком, кисть завершалась терминальным цветком.

На поперечном срезе через междуузлие оси соцветия *I. robustior* многочисленные проводящие пучки расположены кольцом (рис. 2, а). В брактее проходят 3—9 проводящих пучков — 1 медианный и 2—8 латеральных. Если латеральных пучков больше 2, то в основании брактеи латеральные пучки соединяются друг с другом в два пучка, по одному с каждой стороны от медианного. Таким образом, из брактеи в узел входят три пучка (рис. 2, а). Из цветоножки в узел входят шесть пучков, расположенных тремя парами — 2 абаксиальных, 2 трансверзальных и 2 адаксиальных пучка (рис. 2, а). В узле медианный пучок следа брактеи встраивается между абаксиальными пучками следа цветоножки или присоединяется к одному из них. Латеральные пучки следа брактеи соединяются: один — к одному из пучков абаксиальной пары следа цветоножки, второй — к одному из трансверзальных пучков следа цветоножки. Реже медианный пучок и один из латеральных пучков следа брактеи оба соединяются с одним из абаксиальных пучков следа цветоножки. Далее вниз по оси соцветия (ниже узла) эти семь или шесть пучков, анастомозируя друг с другом, постепенно формируют компактную группу из трех крупных пучков (рис. 2, а). Ксилемные участки этих пучков направлены друг к другу. Еще ниже эта группа распадается, ее пучки разворачиваются ксилемными участками к центру оси соцветия и встраиваются в проводящую систему цветоноса, иногда разделяясь и/или прикрепляясь к соседним пучкам. Реже все три пучка группы перед входлением в стелу оси соцветия сливаются в один общий пучок, который проходит вниз по оси соцветия значительное расстояние.

Все вышеописанные варианты входления следов брактеи и цветоножки в стелу оси соцветия могут встретиться в пределах одного соцветия у цветков имеющих типичное для *Isidrogalvia* строение.

#### *Scheuchzeria palustris* (*Scheuhzeriaceae, Alismatales*)

Соцветие *Scheuchzeria* — малоцветковая терминальная закрытая кисть. Цветки расположены в пазухах крупных брактей, размеры которых уменьшаются по направлению к верхушке соцветия. Кроющие листья нижних цветков имеют как влагалище, целиком охватывающее стебель, так и пластинку. Кроющие листья верхних цветков представлены исключительно влагалищем.

На поперечных срезах оси соцветия, проведенных ниже места отхождения первого цветка, видны многочисленные проводящие пучки, большая часть которых объединена по периферии склеренхимой и составляет «центральное» кольцо. Остальные (более мелкие) пучки расположены вне центрального кольца по периферии стебля, а также и внутри от него без видимого порядка.

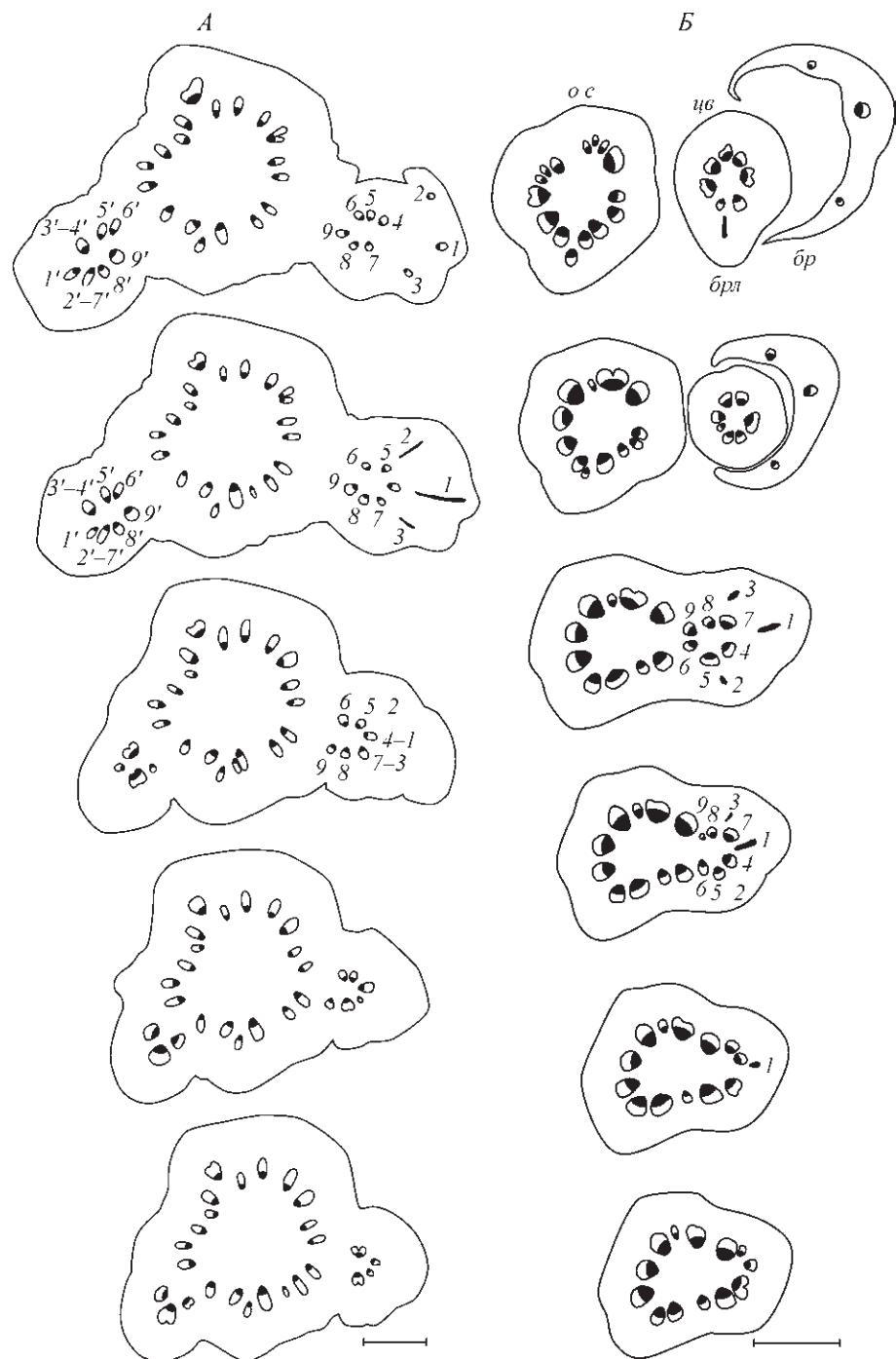


Рис. 2. *Isidrogalvia robustior* (A) и *Narthecium ossifragum* (<B), строение узла (серия поперечных срезов).

1—3 — след брактеи, 4—9 — след цветоножки, брл — брактеола. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.  
Масштабные линейки — 500 мкм.

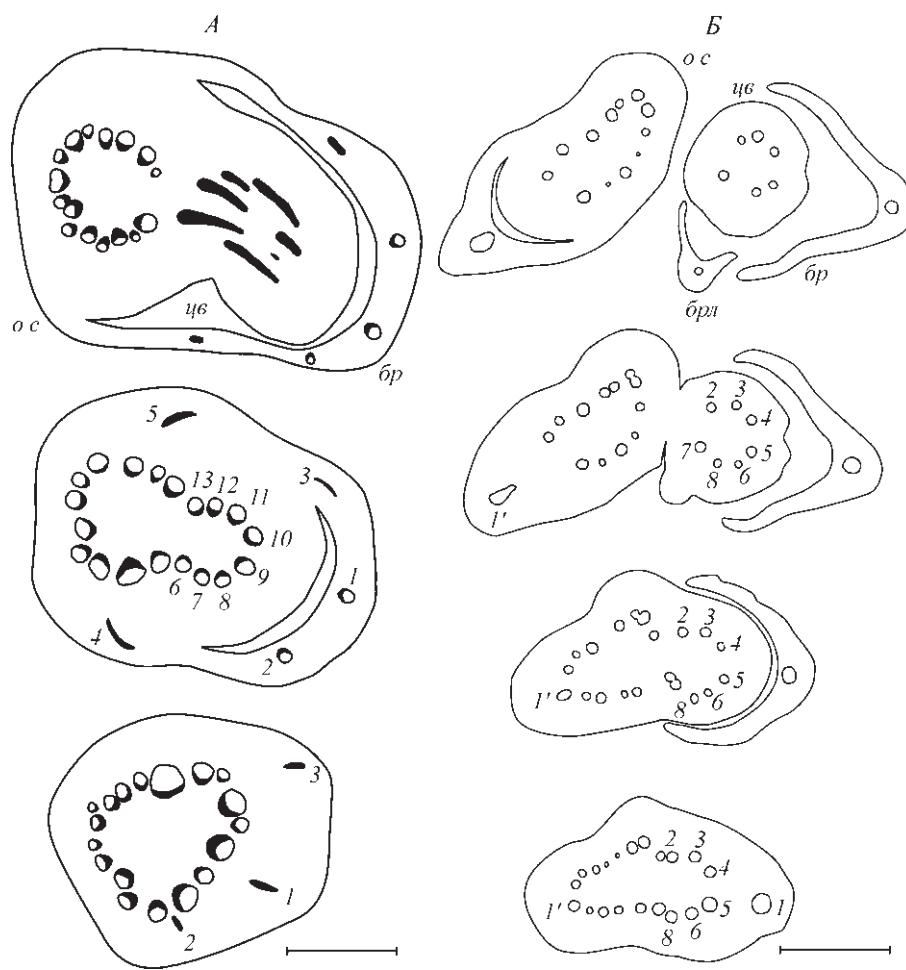


Рис. 3. *Scheuchzeria palustris* (A) и *Petrosavia stellaris* (<Б), строение узла (серия поперечных срезов).  
 А: 1—5 — след брактеи; 6—13 — след цветоножки; Б: брл — брактеола, цв — цветоножка, о с — ось соцветия. 1 — след брактеи; 2—7 — след цветоножки; 8 — след брактеолы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабные линейки — 500 мкм.

При отхождении нижних цветков от центрального кольца пучков в кроющий лист с образованием нескольких лакун отходят несколько крупных пучков. Эти пучки становятся главными жилками кроющего листа. В кроющий лист также уходят расположенные в секторе прикрепления кроющего листа и находящиеся вне кольца периферические и внутренние пучки. Выше по оси соцветия от центрального кольца постепенно отделяется дуга из нескольких (до 20) пучков, идущих в цветоножку (рис. 3, а). Эти пучки постепенно перестраиваются в кольцо (дуга замыкается на адаксиальной стороне) и входят в основание цветоножки (рис. 3, а).

Таким образом, жилки в основании нижних кроющих листьев могут образовывать два или три ряда: один ряд основной, а остальные 1—2 ряда — дополнительные. При этом основной ряд состоит из более крупных пучков, а дополнительные ряды — из мелких.

В средней и верхней части оси соцветия периферические и внутренние пучки отсутствуют, имеется лишь «центральное» кольцо (рис. 3, а). Кроющие листья из средней и верхней частей соцветия имеют меньше жилок, чем нижние, в их основа-

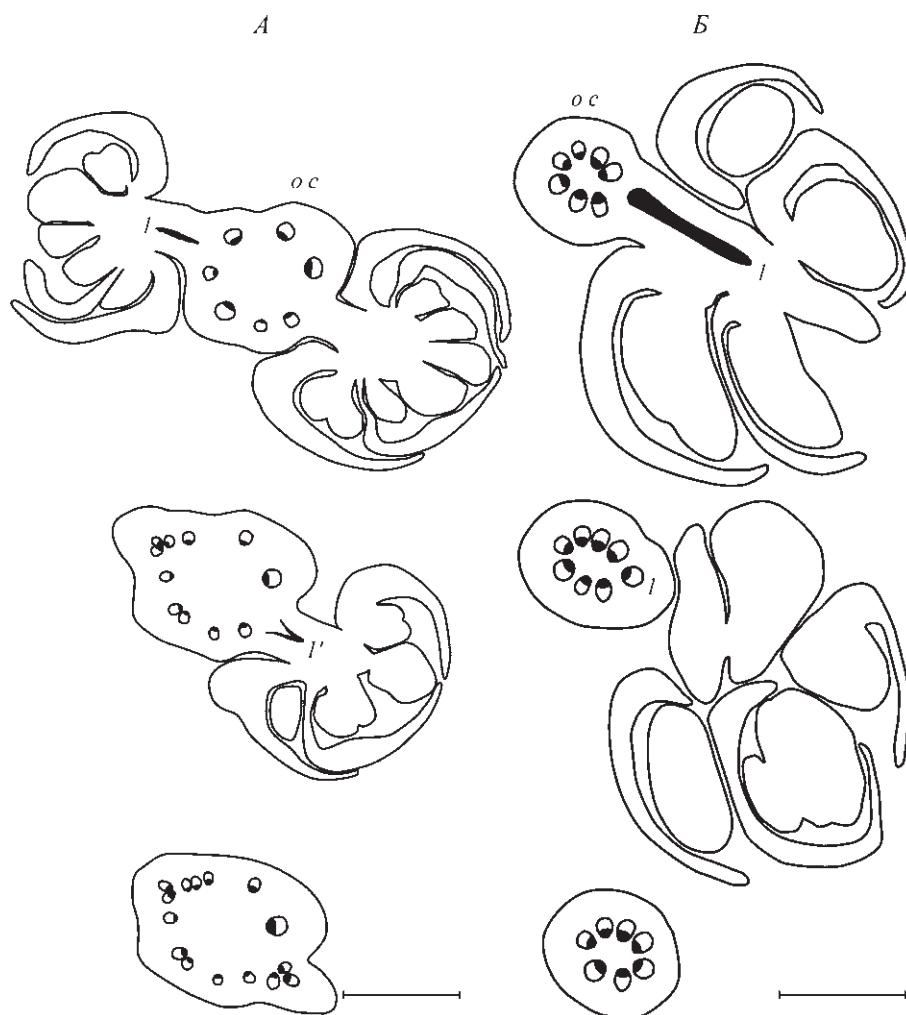


Рис. 4. *Triglochin maritima* (A) и *T. palustris* (Б), строение узла (серия поперечных срезов).  
 I — след цветоножки. Обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка — 500 мкм.

нии пучки расположены в один ряд, соответствующий основному ряду пучков у нижних кроющих листьев. Один пучок медианный, остальные — латеральные (рис. 3, а). У самых верхних цветков кроющие листья васкуляризованы всего тремя пучками (их след трехлакунный).

#### *Triglochin* (Juncaginaceae, Alismatales)

Соцветия исследованных видов *Triglochin* — многоцветковые эбрактеозные кисти. Обычно соцветие заканчивается терминальным цветком более или менее типичного строения.

Васкулатура соцветия у изученных видов *Triglochin* (*T. maritima* и *T. palustris*) представлена кольцом из нескольких пучков (рис. 4). У *T. maritima* пучки оси соцветия многочисленные и их число постепенно увеличивается по направлению к основанию соцветия. При приближении к узлу два пучка, расположенные ближе

всего к месту отхождения цветка, постепенно сближаются. Из цветоножки в узел входит единственный проводящий пучок (рис. 4, а). У *T. maritima* этот пучок сразу разделяется на три ветви, формируя группу из медианного и двух латеральных пучков (рис. 4, а). Все три пучка далее вниз по оси соцветия на некотором протяжении следуют независимо, затем латеральные пучки соединяются (обычно на разных уровнях) с пучками оси, а медианный следует далее. В некоторых случаях перед слиянием с пучками оси медианный пучок присоединяется к одному из латеральных. Если при входлении в узел напротив пучка цветоножки находится единственный пучок оси, то слияние этих двух пучков происходит без разделения пучка цветоножки на две ветви. Вновь образовавшийся пучок вниз по цветоносу проходит несколько междуузлий.

У *T. palustris* число пучков (их 5—7) постоянно на всем протяжении оси соцветия (рис. 4, б). Из цветоножки в узел, как и у предыдущего вида, входит единственный проводящий пучок, который, не разделяясь, встраивается между пучками оси соцветия и, пройдя вниз по стеблю незначительное расстояние, присоединяется к ближайшему пучку (рис. 4, б).

#### *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*, *Alismatales*)

Соцветие *Potamogeton* — терминальный плотный колос, в котором цветки собраны в чередующиеся мутовки. В зависимости от толщины оси соцветия в мутовке 3—4 цветка (см. также Lock et al., 2010). При этом в пределах соцветия мутовки у *P. natans* обычно состоят из трех цветков, а у *P. lucens* — из четырех. Соцветие обычно открытое, заканчивается голым участком оси. У *P. natans* и *P. lucens* цветки располагаются в пазухах небольших брактей. Во время цветения брактеи скрыты между плотно расположеными цветками и практически незаметны. К началу созревания плодов ось соцветия немного удлиняется, и брактеи становятся видны.

В междуузлии оси соцветия *P. natans* (при расположении в каждом узле трех цветков) проходит разное число пучков: 1) шесть отдельных пучков, равноудаленных друг от друга; 2) три крупных пучка. В первом случае в узлах пучки выстраиваются парами, расположенными на радиусах отхождения цветков. Из цветоножки в узел входит единственный крупный проводящий пучок, который сразу же под узлом разделяется надвое, и получившиеся ветви соединяются с двумя пучками оси, находящимися на том же радиусе (рис. 5, а). Иногда правая и левая ветви присоединяются к пучкам оси на разных уровнях. Реже пучок цветоножки не разделяется и целиком присоединяется к одному из ближайших пучков оси. Во втором случае три пучка из вышележащего междуузлия (и расположенные на радиусах цветков вышележащего узла) разделяются в узле на две ясно различимые ветви. Получившиеся шесть пучков перестраиваются так, что располагаются парами напротив каждого цветка данного узла. В узле пучки цветоножек соединяются с пучками оси, находящимися на том же радиусе, в один крупный пучок. В нижележащее междуузлие, в конечном счете, входят три крупных пучка, расположенных на радиусах цветков. Вышеописанные варианты могут сочетаться в пределах одного соцветия.

Баскулатура оси соцветия *P. lucens* хотя и менее упорядочена (рис. 5, б), принципиально не отличается от таковой у *P. natans*. Для данного вида при расположении в каждом узле четырех цветков теоретически можно ожидать нахождения в междуузлии 1) восьми отдельных пучков, 2) четырех крупных пучков. Практически удается наблюдать в междуузлии от 5 до 7 пучков, так как слияние пучков цветоножек с пучками оси и разделения пучков оси при приближении к узлу происхо-

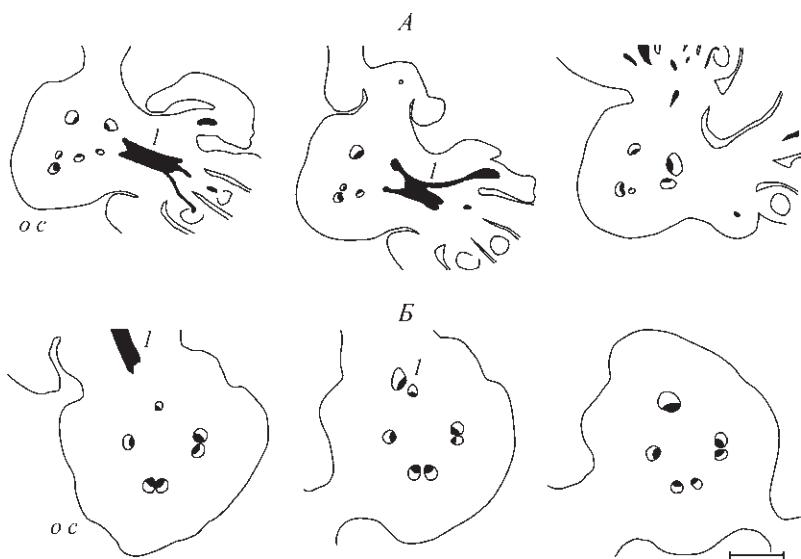


Рис. 5. *Potamogeton matans* (A) и *P. lucens* (Б), строение узла (серия поперечных срезов).  
I — след цветоножки. Обозначение те же, что и на рис. 1—4. Масштабная линейка — 500 мкм.

дят на разных уровнях. Иногда пучок цветоножки без разделения на две ветви весь присоединяется к ближайшему пучку оси (рис. 5, б).

У обоих видов входжение пучков цветоножек в узел может происходить не одновременно, даже если визуально цветки расположены на одном уровне. Брактеи у обоих видов не вакуляризованы.

#### *Japonolirion osense (Japonoliriaceae, Petrosaviales)*

Соцветие *Japonolirion* — многоцветковая терминальная открытая кисть. Цветки расположены в пазухах хорошо развитых брактеев, иногда наблюдается небольшой осевой сдвиг — цветоножки отходят от оси соцветия несколько выше места прикрепления брактеев. При основании цветоножки развита небольшая брактеола. Брактея сильно превышает по своим размерам брактеолу, иногда последняя почти полностью скрыта за брактеей. Брактеола может располагаться как слева, так и справа от цветка; как правило, она занимает почти трансверзальное положение и всегда находится на одном радиусе с одним из листочков околоцветника внутреннего круга.

В оси соцветия *Japonolirion* проходят несколько анастомозирующих друг с другом пучков, которые на поперечных срезах расположены кольцом (рис. 6, а). По направлению к основанию соцветия число пучков в оси соцветия постепенно увеличивается.

В основании цветоножки расположены три пучка — два трансверзальных и один медианный адаксиальный (рис. 6, а). Брактеола у *Japonolirion* обычно не вакуляризована и состоит всего из двух слоев клеток. Реже в брактеоле проходит один пучок, не доходящий до ее верхушки. При входжении в цветоножку пучок брактеолы соединяется с медианным или одним из трансверзальных ее пучков.

В узле медианный пучок следа цветоножки соединяется с одним из трансверзальных пучков. Из брактеи в узел входит один пучок, который в нижележащем междуузлии обычно идет отдельно. Таким образом, формируется компактная групп-

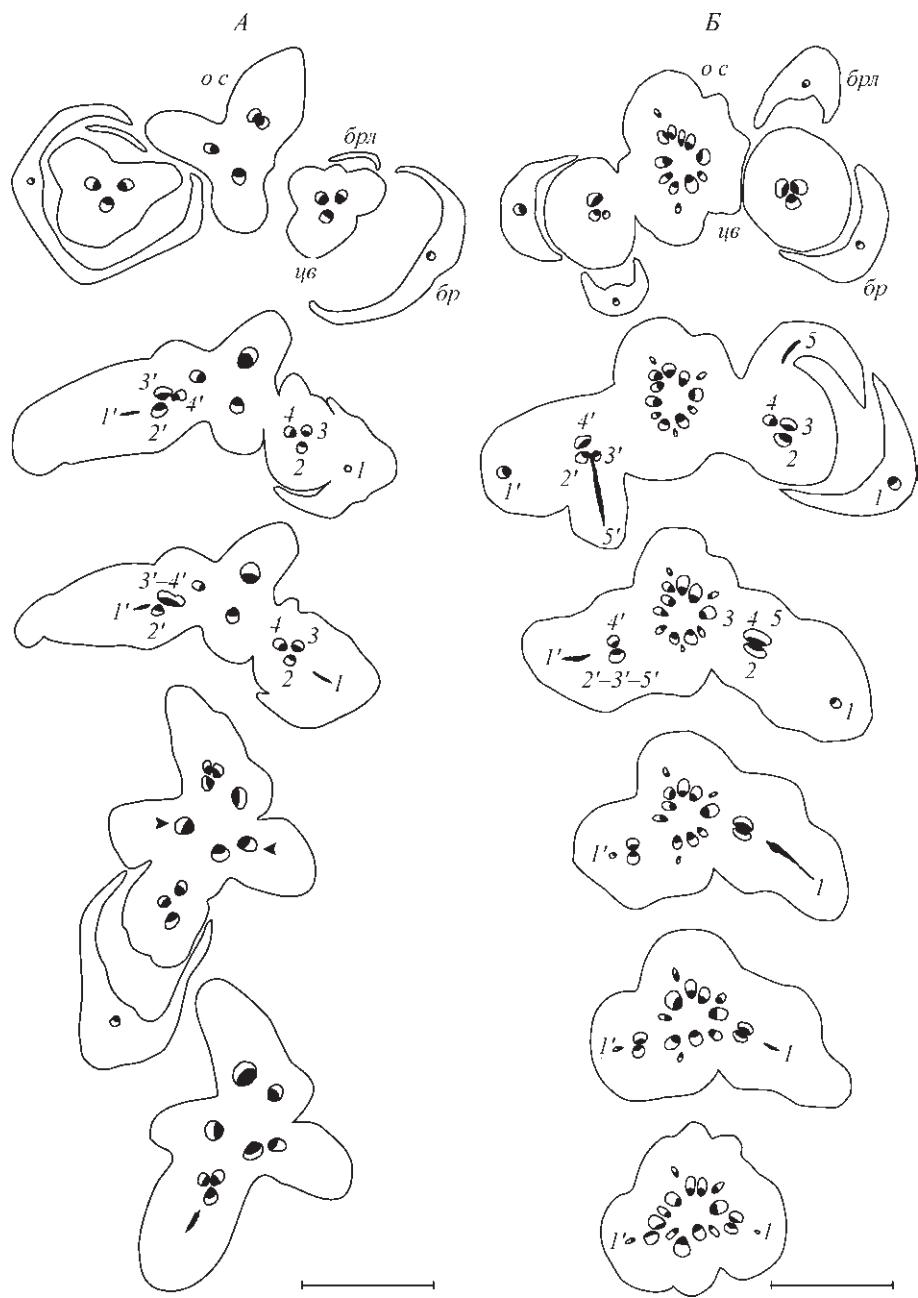


Рис. 6. *Japonolition osense* (A) и *Metanarthecium luteo-viride* (Б), строение узла (серия поперечных срезов).

1 — след брактея, 2—4 — след цветоножки, 5 — след брактеолы. Стрелкой показан общий пучок, который формирует следы цветоножки и брактея перед вхождением в стелу оси соцветия. Обозначения те же, что на рис. 1—5.

па из трех пучков, повернутых друг к другу своими ксилемными частями (рис. 6, а). Далее вниз по оси соцветия эти пучки, перестраиваются, образуя дугу, и встраиваются в кольцо пучков в оси соцветия. Часто перед вхождением в стелу оси соцветия все три пучка объединяются в один крупный пучок (рис. 6, а).

Реже пучок следа брактеи прикрепляется к одному из трансверзальных пучков следа цветоножки. В этом случае формируется группа из двух пучков.

Все вышеописанные варианты вхождения следов брактеи и цветоножки в стелу оси соцветия могут встретиться в пределах одного соцветия у цветков, имеющих типичное для *Japonolirion* строение.

#### *Petrosavia stellaris* (*Petrosaviaceae*, *Petrosaviales*)

Соцветие *P. stellaris* — малоцветковый терминальный зонтик (как правило, число цветков не превышает шести) или кисть, в которой цветоножки нижних цветков значительно длиннее, чем у верхних. Цветки расположены в пазухах хорошо развитых брактей. Брактеи равны по длине или немного превышают цветоножки. При плодах цветоножки сильно удлиняются. При основании цветоножки развита брактеола, она значительно уже и короче брактеи (доходит до верхней трети цветоножки). Брактея целиком закрывает собой брактеолу. Брактеола может располагаться как слева, так и справа от медианной плоскости цветка. Как правило, она занимает промежуточное между трансверзальным и адаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из листочков околоцветника внутреннего круга.

На поперечном срезе через междуузлие оси соцветия *Petrosavia* многочисленные проводящие пучки (они у этого рода в основном флюэмные) расположены кольцом (рис. 3, б). В брактее проходит единственный проводящий пучок. Брактеола у *Petrosavia* вискуляризована одним пучком. При вхождении в цветоножку пучок брактеолы встраивается между шестью пучками, идущими в цветоножке (в адаксиально-трансверзальной позиции). Из цветоножки в узел входят семь пучков, расположенных кольцом (рис. 3, б). В пределах кольца выделяются две группы (по 3 и 4 пучка) по обе стороны от медианной плоскости цветоножки. В группе из 4 пучков три пучка являются собственно пучками цветоножки и один пучок — следом брактеолы. В узле кольца пучков, вошедшее в ось соцветия из цветоножки, разрывается на адаксиальной стороне, формируется дуга пучков, которая встраивается между пучками оси соцветия (рис. 3, б). Пучок брактеи встраивается между пучками следа цветоножки уже после их вхождения в стелу оси соцветия (рис. 3, б).

Фактически, следы брактеи и цветоножки, хотя и образуют единый комплекс, входят в стелу оси соцветия на разных уровнях.

#### *Narthecium ossifragum* (*Nartheciaceae*, *Dioscoreales*)

Соцветие *N. ossifragum* — многоцветковая терминальная кисть. Цветки расположены в пазухах хорошо развитых брактей. В зрелых цветках брактеи вдвое короче цветоножки. В средней части цветоножки к ней прикрепляется брактеола. Несмотря на меньшие, чем у брактеи, размеры, брактеола хорошо заметна. Брактеола может располагаться как слева, так и справа от цветка. Как правило, она занимает трансверзальное или промежуточное между трансверзальным и адаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из листочков околоцветника внутреннего круга.

В оси соцветия *Narthecium* проходят несколько анастомозирующих друг с другом пучков, располагающихся на поперечных срезах через цветонос кольцом

(рис. 2, б). Из цветоножки в ось соцветия идут шесть пучков, расположенных на срезе тремя парами вдоль медианной плоскости цветоножки (рис. 2, б). Брактеолу иннервирует один пучок. При вхождении в цветоножку этот пучок прикрепляется к одному из трансверзальных пучков цветоножки.

Немного ниже узла пучки, расположенные по одну сторону от медианной плоскости цветоножки, сливаются, образуя два крупных трансверзальных пучка, или формируют группу из трех пучков — медианного абаксиального и двух трансверзальных. Иногда эти 2 или 3 пучка на незначительное расстояние объединяются своими ксилемными участками. В брактее *u Narthecium* проходят три пучка — медианный и два латеральных (рис. 2, б). После вхождения в узел медианный пучок брактей проходит в нижележащее междуузлие, встраиваясь между трансверзальными пучками цветоножки или сливается с одним трансверзальным пучком. Если из цветоножки идут три пучка, то медианный пучок брактей прикрепляется к медианному пучку цветоножки. Латеральные пучки брактей в узле соединяются с трансверзальными пучками цветоножки (рис. 2, б).

Все вышеописанные варианты вхождения следов брактей и цветоножки в стелу оси соцветия могут встретиться в пределах одного соцветия у цветков, имеющих типичное для *Narthecium* строение.

#### *Metanarthecium luteo-viride (Nartheciaceae, Dioscoreales)*

Цветки *Metanarthecium* собраны в длинные терминальные кисти. Цветки находятся в пазухах хорошо развитых брактей. На цветоножке (в верхней ее части) имеется небольшая брактеола. Брактеола может располагаться как слева, так и справа от цветка. Как правило, она занимает трансверзальное или промежуточное между трансверзальным и адаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из листочков окколоцветника внутреннего круга.

В оси соцветия *Metanarthecium* проходят несколько анастомозирующих пучков, которые на поперечных срезах через цветонос расположены кольцом (рис. 6, б). По направлению к верхушке цветоноса число пучков постепенно уменьшается. В основании цветоножки проходят три пучка — два трансверзальных и один медианно-адаксиальный. Брактеола имеет единственный проводящий пучок, который при вхождении в цветоножку с встраивается между медианным и одним из трансверзальных пучков и соединяется с ними с образованием одного крупного пучка (рис. 6, б). Таким образом, из цветоножки в стелу соцветия входят два пучка (рис. 6, б). Ксилемные участки этих пучков иногда соединяются между собой.

Из брактей в узел входит единственный проводящий пучок, который вместе с двумя пучками следа цветоножки формирует компактную группу из трех пучков (рис. 6, б), повернутых друг к другу своими ксилемными участками. Далее вниз по оси соцветия эти пучки перестраиваются, формируя дугу, и постепенно встраиваются в стелу оси соцветия. Следы брактей и цветоножки, хотя и образуют единый комплекс, входят в стелу оси соцветия на разных уровнях.

### Обсуждение

#### Васкулатура соцветий и ее филогенетическое значение

В целом проводящие системы соцветий у изученных нами родов принципиально сходны, что, вероятно, связано с общей архитектурой рацемозных соцветий.

Проводящая система цветоноса (при изучении ее на серии поперечных срезов) у всех исследованных нами объектов со спиральным расположением цветков (*Tofieldia*, *Isidrogalvia*, *Triglochin*, *Japonolirion*, *Petrosavia*, *Narthecium* и *Metanarthecium*) представлена кольцом из более или менее многочисленных проводящих пучков. У представителей рода *Potamogeton* в связи с регулярным расположением цветков в виде чередующихся мутовок число проводящих пучков в оси соответствует числу цветков в мутовке или в два раза превышает его (равно числу ортостих).

У всех изученных нами объектов, кроме *Scheuchzeria*, вхождение следов брактеи и цветоножки в проводящую систему стебля связано с образованием единой лакуны. При этом основания соответствующих структур имеют практически одинаковую ширину. Из цветоножки в узел у *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*, *Alismatales*), *Metanarthecium* (*Nartheciaceae*, *Dioscoreales*) входят обычно два пучка, которые на поперечных срезах через основание цветоножки расположены трансверзально. У *Japonolirion* (*Japonoliriaceae*, *Petrosaviales*) формирование этих пучков обычно происходит непосредственно в узле. Из брактеи в узел у представителей этих родов входит единственный пучок. На поперечных срезах через узел пучок брактеи и два пучка цветоножки расположены компактной группой — пучок брактеи занимает медианно-абаксиальное положение, пучки цветоножки — трансверзальное. Иногда у *Tofieldia* в узел из цветоножки входят не два, а три пучка — медианно-абаксиальный и два трансверзальных. В этом случае в узле пучки брактеи и медианный пучок цветоножки объединяются друг с другом.

У *Isidrogalvia* и *Narthecium* из цветоножки в узел входят шесть пучков, расположенных на поперечных срезах тремя парами (абаксиальной, трансверзальной и адаксиальной) вдоль медианной плоскости цветоножки. Такое строение проводящей системы цветоножки коррелирует с иннервацией брактеи тремя пучками. В узле у представителей этих родов латеральные пучки брактеи соединяются с пучками цветоножки. В нижележащем междуузлии оси соцветия следы брактеи и цветоножки объединяются в три крупных пучка, тесно расположенных и развернутых своими ксилемными участками друг к другу.

Таким образом, различия между родами касаются числа пучков в цветоножке и уровня, на котором происходит их объединение. У *Tofieldia* и *Metanarthecium* два пучка цветоножки формируются еще в ее основании, а у *Isidrogalvia* и *Narthecium* их объединение происходит в оси соцветия. У *Japonolirion* в нижней части цветоножки проходят три пучка, но в узле медианно-адаксиальный пучок сливаются с одним из трансверзальных, и из цветоножки в стелу оси соцветия входят, как у *Tofieldia*, два пучка.

У *Potamogeton* и *Triglochin* из цветоножки в цветонос входит единственный проводящий пучок. У *T. palustris* этот пучок сливается с ближайшим пучком оси. У *T. maritima* и всех изученных нами *Potamogeton* в большинстве случаев непосредственно в узле или немного ниже этот пучок разделяется на ветви, которые соединяются с ближайшими осевыми пучками. Своевобразие проводящих систем соцветий этих родов связано, по-видимому, с редукцией брактеи. У представителей *Potamogeton* с брактеозными соцветиями брактеи не вакуляризованы. Этот факт противоречит мнению (например, Eyde, 1975) о консервативности проводящей системы по сравнению с морфологическими признаками. Сравнение вакулатуры соцветий *Potamogeton* и *Triglochin* с таковой у представителей родов с вакуляризованной брактеей показывает, что пучки, иннервирующие брактею, при тенденции к редукции брактеи исчезают в первую очередь. При этом сама брактея (у *Potamogeton*) закладывается и зачастую развивается в хорошо заметную даже невооруженным глазом структуру (Sattler, 1965; Posluszny, Sattler, 1974). Следует отметить, что

отсутствие брактей (равно как и редукция проводящего пучка брактеи) у базальных однодольных, по-видимому, всегда приводит к иннервации цветоножки бокового цветка единственным пучком. Так, в цветоножках *Acorus* (Buzgo, Endress, 2000), некоторых представителей сем. *Araceae* (Eyde et al., 1967; Buzgo, 2001), *Ruppia* (Singh, 1965; Gamarro, 1968), *Lilaea* (Uhl, 1947), *Aponogeton* (Singh, Sattler, 1977) проходит единственный проводящий пучок. То же самое можно наблюдать и в эбрактеозных соцветиях *Arabidopsis* (Kang et al., 2003; Aloni et al., 2006; Dengler, 2006).

У разных видов *Potamogeton* и *Triglochin* редукция брактеи происходит различными путями — через морфологическое подавление или срастание с рядом лежащим медианно-абаксиальным филлом (Remizowa et al., 2011). В первом случае брактеи не проявляются даже на самых ранних стадиях морфогенеза. Во втором случае органы на начальных стадиях развития напоминают брактеи, но затем становятся похожими на листочки околоцветника (Buzgo et al., 2006; Remizowa et al., 2011). Среди изученных нами видов *Triglochin* редукция брактеи связана либо с ее слиянием со смежным органом у *T. maritima*, либо с подавлением у *T. palustris*. Это находит свое отражение в васкулатуре.

Цветки алисматид с простым околоцветником («тепалоидные алисматиды» по Posluszny, Charlton, 1993) многие авторы рассматривают как псевдантии (см. Miki, 1937; Uhl, 1947; Posluszny, Charlton, 1993; Мавродиев, Соколов, 1998; Posluszny et al., 2000; Rudall, 2003). Одним из аргументов в пользу признания псевдантиневой природы цветка у этой группы растений как раз считают вхождение в цветоножку единственного проводящего пучка. Однако значение этого признака не следует переоценивать, так как наличие в цветоножке единственного пучка является, по-видимому, следствием редукции кроющих листьев цветков.

*Scheuchzeria* отличается от остальных изученных нами видов кроющими листьями с хорошо развитыми пластинками (по крайней мере в нижней части соцветия) и менее упорядоченной (по числу пучков следов кроющего листа и цветоножки) васкулатурой. Многочисленные пучки следа кроющего листа *Scheuchzeria* не собираются в три крупных пучка, как это происходит, например, у *Isidrogalvia* и *Narthecium*, а входят в ось соцветия независимо, образуя несколько лакун. Эта особенность васкулатуры объясняется широким основанием кроющих листьев, которые целиком охватывают узел. Вхождение в узел многочисленных пучков следа цветоножки связано с наличием одной широкой лакуны, общей с лакуной медианного пучка кроющего листа. Протяженность узла такова, что в нем имеется достаточно места для реорганизации пучков следа цветоножки из кольца в арку. Кроме того, пучки следов кроующего листа и цветоножки входят в проводящую систему стебля на разных уровнях, хотя и в пределах одного узла.

У *Petrosavia* при однопучковом следе брактеи и семипучковом следе цветоножки в стеле цветonoса образуется общая лакуна. Нетрудно заметить, что паттерн прохождения пучков через узел напоминает таковой у *Scheuchzeria* с той разницей, что число пучков следа цветоножки постоянно, а брактеи узкие.

Наличие брактеолы не оказывает влияния на общий ход пучков по цветоножке. У родов с брактеолой (*Metanarthecium*, *Narthecium* и *Japonolirion*) единственный пучок брактеолы, входя в цветоножку, причленяется обычно к одному из пучков, а у *Petrosavia* — встраивается между ними. Интересно отметить, что сами по себе брактеолы влияют как на положение цветка относительно оси соцветия, так и на последовательность заложения элементов околоцветника (Greller, Matzke, 1970; Remizowa et al., 2006, 2008; Чуб, 2010), являясь одними из важнейших структур (наряду с кроющим листом и осью соцветия) в системе координат пазушных цветков.

В целом, на наш взгляд, различия в васкулатуре брактеозных соцветий обусловлены, прежде всего, размерными характеристиками цветков и их кроющих листьев. Так, представители с узкими брактеями и мелкими цветками с тонкими цветоножками (неродственные друг другу *Tofieldia*, *Japonolirion* и *Metanarthecium*) обладают сходным типом иннервации брактеи одним пучком и цветка, находящегося в ее пазухе, двумя пучками. Растения же с крупными цветками и относительно узкими брактеями (*Isidrogalvia*, *Narthecium*) имеют 3-пучковый след брактеи и связанное с этим признаком число пучков в цветоножке. *Scheuchzeria* отличают крупные кроющие листья, целиком охватывающие узел, и не менее крупные цветки. С этим связано независимое вхождение в стебель следов цветоножки и кроющего листа на значительно разных уровнях, но при этом пучки следа цветоножки имеют общую лакуну с медианным пучком кроющего листа. *Petrosavia* сочетает относительно крупные цветки с толстыми цветоножками с узкими брактеями. У представителя этого рода — *P. stellaris* — следы брактеи и цветоножки входят в стелу оси соцветия на разных уровнях, при этом в стеле оси соцветия образуется одна крупная лакуна, общая для следов цветоножки и брактеи. Своеобразие проводящих систем *Triglochin* и *Potamogeton* связано с отсутствием или редукцией брактей.

Таким образом, мы считаем, что данные васкулярной анатомии соцветий не могут быть без должной осторожности использованы в качестве филогенетических маркеров, так как значение этих признаков нельзя абсолютизировать в силу их коррелированности с морфологическими особенностями самих цветков и соцветий.

### Васкулатура как отражение морфогенеза

Данные о васкулатуре могут быть использованы и в морфогенетических исследованиях. Согласно современным представлениям, тяжи прокамбия (а, следовательно, и проводящие пучки) формируются вдоль потоков ауксинов, синтезируемых примордиями и верхушками молодых латеральных органов (листьев, элементов цветков, боковых меристем), (Leyser, Day, 2003; Aloni, 2004; Чуб, 2010). Сами апексы покрытосеменных неспособны синтезировать ауксины. При акропetalном нарастании осей источники потоков ауксинов появляются вблизи апекса также акропетально. Потоки ауксинов от начальных точек синтеза устремляются базипетально. Число потоков ауксинов, идущих от основания органа, связано с размером органа (Leyser, Day, 2003; Чуб, 2010). У покрытосеменных возможны только тангentialные слияния потоков ауксинов (так же, как и тяжей прокамбия и формирующихся из них пучков). Следует отметить, что дифференциация проводящих тканей из прокамбия — непрерывный процесс, проходящий в акропetalном направлении (Эзау, 1969; Лотова, 2000; Leyser, Day, 2003; Тимонин, 2006).

Распределение потоков ауксинов в меристеме — важнейший из факторов, определяющих взаимное положение органов — листьев на стебле, цветков на оси соцветия, элементов цветка на цветоложе. Положение будущих органов на меристеме определяется еще до появления соответствующих примордияев (Leyser, Day, 2003; Aloni, 2004; Чуб, Пенин, 2004; Чуб, 2010). Сам процесс разделения меристемы на отдельные зоны, связанные с детерминацией положения органов, называется разметкой (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, 2010). Однако порядок разметки органов в цветках и соцветиях далеко не всегда совпадает с порядком их заложения (последовательностью появления примордияев) и характером последующего морфогенеза (скорость формирования дефинитивной структуры из примордия, порядок зацветания

цветков), а также не все размеченные органы затем получают дальнейшее развитие (Leyser, Day, 2003; Чуб, 2010). Очевидно, что прямое наблюдение потоков ауксинов в меристемах не всегда возможно. Поэтому данные о вакулатуре дефинитивных структур позволяют реконструировать процесс разметки (Локк и др., 2011).

Наиболее простой (базовый) случай — расположение в узле одного пучка следа небольшой брактеи и двух пучков веточного следа небольшой цветоножки (*Tofieldia*, *Japonolirion*, *Metanarthecium*). В этом случае в лакуну, образованную вхождением следа брактеи, «удобно» встроить и веточный след. Все три пучка оказываются расположеными своими боковыми поверхностями друг к другу, что обеспечивает их дальнейшее тангенциальное соединение с другими пучками. Случаи с трехпучковым следом цветоножки менее «экономны», так как требуют дополнительной перестройки и/или слияния пучков, и поэтому встречаются реже. Исходя из анализа пространственной организации проводящих пучков в сформированном соцветии, можно предположить следующий порядок организации потоков ауксинов в меристеме соцветия. Поток ауксинов от брактеи встраивается между уже имеющимися потоками от других брактей, образуя «каркас», на который будут «нанизаны» ауксиновые потоки от цветоножек. На этой же стадии разметки определяется и филлаксис брактей. Затем размечиваются пазушные цветки. Перед формированием ауксиновых потоков от будущих цветков должно пройти некоторое время, за которое меристема соцветия увеличится в размерах, что позволит разместить новые ауксиновые потоки между уже имеющимися. Ауксиновые потоки от латеральных флоральных меристем встраиваются по бокам от ауксинового потока, идущего от брактеи, а затем сливаются с ним или с соседними потоками. Такая реконструкция не противоречит характеру вакулатуры в сформированном соцветии и объясняет все наблюдающиеся в ней вариации. Однако она остается лишь гипотезой до тех пор, пока не будут проведены прямые наблюдения о закономерностях транспорта ауксинов в меристемах рассматриваемых растений.

Тот же самый способ, только без следа брактеи наблюдается у *Triglochin* и *Potamogeton*. Можно предположить, что у представителей этих родов брактеи возможны, но не закладываются. Можно предположить, что брактеи размечаются первыми, но потоки ауксинов от них достаточно слабые. Затем в пазухах уже размеченных брактей формируются ауксиновые потоки от цветков по два от каждого цветка и встраиваются по бокам от ауксинового потока, идущего от брактеи, а затем сливаются с ним, с образованием одного мощного потока. У *Potamogeton* с брактеозными соцветиями выше места слияния формирования прокамбия вдоль ауксинового потока в брактее не происходит.

Существует, вероятно, альтернативный сценарий, согласно которому у *Triglochin* и *Potamogeton* размечивающиеся первыми цветки из нижней части соцветия сами задают каркас, на который надстраиваются все последующие. От этих цветков базипетально отходит по одному потоку ауксинов. Начиная с определенного числа размеченных цветков (у *Potamogeton* это цветки двух нижних мутовок), невозможно дальнейшее размещение новых ауксиновых потоков между уже имеющимися, поэтому ауксиновые потоки от вновь размеченных цветков сразу же сливаются с соседними потоками. Это слияние возможно двумя путями, что находит свое отражение в вакулатуре сформированного соцветия. Пучок, идущий из цветоножки, соединяется с близлежащим пучком оси без разделения или разделяется на тангенциально расходящиеся ветви, соединяющиеся с соседними пучками. Согласно рассматриваемой здесь альтернативной гипотезе, у *Potamogeton* брактеи, если присутствуют, размечаются после цветков. Ауксиновый поток, идущий от брактеи, слабый, и прокамбий вдоль него не формируется, кроме того, он находится на од-

ном радиусе с мощным ауксиновым потоком от цветоножки. Нахождение на одном радиусе и неравнозначность потоков препятствуют их слиянию друг с другом (Чуб, 2010).

Изучение морфогенеза соцветия и взаимного расположения элементов цветка относительно оси в соцветиях разных видов *Potamogeton* и *Triglochin* позволяет сделать выбор в пользу первой гипотезы, так как вне зависимости от наличия брактей цветки имеют одинаковый набор органов и одинаково ориентированы относительно оси соцветия (Sattler, 1965; Posluszny, Sattler, 1973, 1974; Posluszny, 1981; Sun et al., 2000; Buzgo et al., 2006; Remizowa et al., 2011). Кроме того, нельзя не отметить сходства в васкулатуре соцветий *T. palustris* и *Arabidopsis* (Kang et al., 2003; 2006; Dengler, 2006), у которых единственный пучок следа цветоножки, не разделяясь, присоединяется к ближайшему пучку оси соцветия. Все это свидетельствует в пользу того, что брактеи, даже если не закладываются, присутствуют на уровне разметки.

Более сложный случай — вхождение в одну лакуну трехпучкового следа брактей и шестипучкового следа цветоножки (*Isidrogalvia*, *Narthecium*). Такая конструкция требует большей протяженности узла. В результате формируется тот же паттерн из трех пучков, что и у *Tofieldia*, *Japonolirion* и *Metanarthecium*, но он смешен базипетально по сравнению с «базовым» случаем. Следует отметить, что все три пучка являются продуктом слияния пучков следов брактей и цветоножки. Анализ хода пучков вдоль оси соцветия позволяет предположить, что у *Isidrogalvia* и *Narthecium* разметка брактей первична. От основания каждой брактеи в глубь меристемы соцветия отходят три ауксиновых потока, причем первыми формируются медианные потоки и только затем — латеральные. Латеральные потоки от вышележащих брактей, пройдя значительное расстояние, могут соединяться с латеральными потоками от нижележащих брактей, а также со «своим» медианным потоком. В «каркас», образованный ауксиновыми потоками от брактей, встраиваются ауксиновые потоки от пазушных цветков. Основу каркаса составляют группы из трех ауксиновых потоков. Таким образом, к трем уже имеющимся потокам ауксинов, идущим от основания брактей, должны присоединиться шесть потоков от цветоножки. Между разметкой брактей и цветков должно пройти некоторое время, достаточное для увеличения пространства между имеющимися ауксиновыми потоками. Вариации в паттернах соединения пучков следа цветоножки с пучками следа брактей свидетельствуют в пользу этого предположения.

У *Scheuchzeria* и *Petrosavia*, судя по взаимному характеру расположения пучков следов кроющего листа (брактей) и цветоножки, процессы разметки кроющих листьев и пазушных цветков сильно разнесены во времени, как, вероятно, и у *Isidrogalvia* и *Narthecium*. Иными словами, для размещения в узле нескольких ауксиновых потоков от цветоножки (а следовательно, и пучков ее следа) после организации ауксиновых потоков от кроющих листьев меристема должна увеличиться в размерах с тем, чтобы увеличить пространство для встраивания ауксиновых потоков от вновь размечаемых органов.

В заключение следует отметить, что изучение васкулатуры соцветий, хотя и не может быть напрямую использовано для филогенетических построений, весьма полезно для реконструкции морфогенетических процессов на ранних стадиях развития. Этот косвенный метод достаточно надежен для реконструкции процесса разметки в соцветиях с васкуляризованными брактесами, однако его следует применять с осторожностью для эбректеозных соцветий, где можно предложить альтернативные сценарии разметки, что делает необходимыми прямые наблюдения.

## Благодарности

Авторы благодарят А. К. Тимонина, Д. Д. Соколова и В. В. Чуба за полезное обсуждение данной работы, а также М. И. Буякайте, М. С. Нуралиева, С. Р. Майорова, И. В. Татаренко, L. Campbell, P. J. Rudall и K. Kondo за помощь в сборе и получении материала. Работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований и Федеральной Целевой Программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (НК-541П/ П314 от 7.05.2010).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Локк И. Э., Соколов Д. Д., Ремизова М. В. Лабильность морфогенеза репродуктивных органов *Ruppia maritima* (*Ruppiaceae, Alismatales*): от двух латеральных цветков к одному терминальному // Онтогенез. 2011. Т. 42. № 4. С. 285—299.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 526 с.
- Мавродиев Е. В., Соколов Д. Д. О морфологии европейских видов семейств *Zannichelliaceae, Ruppiaceae, Potamogetonaceae* и *Zosteraceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 49—60.
- Тимонин А. К. Ботаника. Т. 3. Высшие растения. М., 2006. 352 с.
- Чуб В. В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М., 2010. 263 с.
- Чуб В. В., Пенин А. А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh: разметка положения органов // Онтогенез. 2004. Т. 35. С. 280—284.
- Эзая К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
- Aloni R. The induction of vascular tissues by auxin // Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action. Dordrecht, 2004. P. 471—492.
- Aloni R., Aloni E., Langhans M., Ullrich C. I. Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development // Planta. 2006. Vol. 223. P. 315—328.
- Anderson C. E. Some studies on the floral anatomy of the Liliales. Unpublished Ph.D. Dissertation. Ithaca, New York: Cornell University, 1940. 142 p.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 161. P. 105—121.
- Buzgo M. Flower structure and development of *Araceae* compared with alismatids and Acoraceae // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 393—425.
- Buzgo M., Endress P. K. Floral structure and development of *Acoraceae* and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. P. 23—41.
- Buzgo M., Soltis D. E., Soltis P. S., et al. Perianth development in the basal monocot *Triglochin maritima* // Aliso. 2006. Vol. 22. P. 107—127.
- Dahlgren R. M., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the monocotyledons. Berlin, 1985. 520 p.
- Eckardt Th. Reiche Helobiae // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. S. 499—512.
- Eyde R. H. The bases of angiosperm phylogeny: floral anatomy // Ann. Miss. Bot. Garden. 1975. Vol. 62. P. 521—537.
- Eyde R. H., Nicolson D. H., Sherwin P. A survey of floral anatomy in *Araceae* // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 51. P. 478—497.
- Gamerro J. C. Observaciones sobre la biología floral y morfología de la *Potamogetonacea Ruppia cirrosa* (Petag.) Grande (= *R. spiralis* L. ex Dum.) // Darwiniana. 1968. Vol. 14. P. 575—608.
- Greller A. M., Matzke E. B. Organogenesis, aestivation, and anthesis in the flower of *Lilium tigrinum* // Bot. Gaz. 1970. Vol. 131. P. 304—311.
- Dengler N. G. The shoot apical meristem and development of vascular architecture // Can. J. Bot. 2006. Vol. 84. P. 1660—1671.
- Kang J., Tang J., Donnelly P., Dengler N. Primary vascular pattern and expression of ATHB-8 in shoots of *Arabidopsis* // New Phytol. 2003. Vol. 158. P. 443—454.
- Kubitzki K. The families and genera of vascular plants. Vol. 3, 4. Berlin, 1998.
- Leyser O., Day S. Mechanisms in plant development. Oxford, 2003. 241 p.
- Lock I. E., Ashurkova L. D., Belova O. A., Kvasha I. G., Chashkina B. N., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (*Potamogetonaceae: Alismatales*) // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 33—50.
- Miki S. The origin of *Najas* and *Potamogeton* // Bot. Mag., Tokyo. 1937. Vol. 51. P. 472—480.
- Poslusny U. Unicarpellate floral development in *Potamogeton zosteriformis* // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. P. 495—504.

- Posluszny U., Charlton W. A.* Evolution of the helobial flower // *Aquatic Botany*. 1993. Vol. 44. P. 303—324.
- Posluszny U., Charlton W. A., Les D. H.* Modularity in helobial flowers // K. L. Wilson, D. A. Morrison (eds). *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourn, 2000. P. 63—74.
- Posluszny U., Sattler R.* Floral development of *Potamogeton densus* // *Can. J. Bot.* 1973. Vol. 51. P. 647—656.
- Posluszny U., Sattler R.* Floral development of *Potamogeton richardsonii* // *Amer. J. Bot.* 1974. Vol. 61. P. 209—216.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J.* Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium* and *Tofieldia* // *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 159—171.
- Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K.* Floral evolution in the monocot family *Nartheciaceae (Dioscoreales)*: evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // *Bot. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 158. P. 1—18.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Timonin A. C., Rudall P. J.* Floral vasculature in *Tofieldia (Tofieldiaceae)* is correlated with floral morphology and development // *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons* / Eds. O. Seberg, G. Petersen, A. Barfod, J. I. Davis. Aarhus, 2010. P. 81—99.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J.* Different patterns of bract reduction in racemose inflorescences of basal monocots // Early events in monocot evolution. Cambridge, [In press].
- Rudall P. J.* Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family *Triuridaceae* // *Int. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164 (Suppl.). P. S307—S320.
- Sattler R.* Perianth development of *Potamogeton richardsonii* // *Amer. J. Bot.* 1965. Vol. 52. P. 35—41.
- Singh V.* Morphological and anatomical studies in *Helobiae*. II. Vascular anatomy of the flower of *Potamogetonaceae* // *Bot. Gaz.* 1965. Vol. 126. P. 137—144.
- Singh V., Sattler R.* Floral development of *Aponogeton natans* and *A. undulatus* // *Can. J. Bot.* 1977a. Vol. 55. P. 1106—1120.
- Sokoloff D., Rudall P., Remizowa M.* Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 3517—3530.
- Sterling C.* Comparative morphology of carpel in the *Liliaceae: Tofieldiaceae* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1979. Vol. 79. P. 321—332.
- Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae: Hewardiaeae, Petrosavieae* and *Tricyrtiaeae* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1978. Vol. 77. P. 95—106.
- Sun K., Zhang Z.-Y., Chen J.-K.* Floral organogenesis of *Potamogeton distinctus* A. Benn. (*Potamogetonaceae*) // *Acta Phytotax. Sin.* 2000. Vol. 38. P. 528—531.
- Takhtajan A. L.* Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.
- Takhtajan A. L.* Diversity and classification of flowering plants. New York, 2009. 906 p.
- Uhl N.* Studies in the floral anatomy and morphology of certain members of the *Helobiae*. Ph.D. Thesis of Cornell University. Ithaca; New York, 1947. 137 p.
- Utech F.* Floral vascular anatomy of the monotypic Japanese *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. (*Liliaceae — Melanthioideae*) // *Ann. Carnegie Mus.* 1978. Vol. 47. P. 455—477.
- Utech F. H.* Floral vascular anatomy of *Japonolirion osense* Nakai (*Liliaceae*) and its tribal relationship // *Ann. Carnegie Mus.* 1984. Vol. 53. P. 447—461.
- Zomlefer W. B.* The genera of *Tofieldiaceae* in the Southeastern United States // *Harvard Pap. Bot.* 1997. Vol. 2. P. 179—194.

## S U M M A R Y

Despite principal similarities in the spatial organization of vascular bundles within the inflorescence axes, early-divergent monocots differ in patterns of flower and its subtending bract vasculature. The main differences include the number of bundles entering the node from subtending bract and axial pedicel and relative node length. The revealed range of vascular patterns is due to morphological variations between taxa examined. The genera with broader flower subtending bracts and larger flowers require more extensive vascular supply for these organs. The flowers are supplied by a single vascular strand in species that possess ebracteate inflorescences or lack the subtending bract vascular supply. Generally, the characters of inflorescences vasculature are of low taxonomic importance because of their strong dependence on gross morphology. On the other hand, vascular bundles develop along the auxin flows which determine the patterning of a meristem prior to visible organ inception. The investigation of vascular bundle distribution! within mature inflorescences allows reconstruction of earlier morphogenetic processes and relative time of organ inception.