

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

На правах рукописи

РЕМИЗОВА Маргари а Васил евна

**СТРОЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА
У НЕКОТОРЫХ ПРИМИТИВНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ**

03.00.05 – ботаника

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2007

Работа выполнена на кафедре морфологии и систематики высших растений
биологического факультета Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук
А.К. Тимонин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор **В.С. Новиков**
кандидат биологических наук,
доцент **А.П. Сиников**

Ведущая организация: Ботанический институт имени В.Л. Комарова
Российской Академии Наук (Санкт-Петербург)

Защита состоится **18 апрел 2008 г.** в 15 часов 30 минут на заседании
диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном
университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, г. Москва, Ленинские
горы 1, стр. 12, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1; тел./факс (495) 939-
18-27.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «_____» _____ 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



М.А. Гусаковская

Об а арак ерис ика рабо

Ак ал нос ем . Происхождение и основные направления эволюции однодольных – одна из наиболее дискутируемых проблем филогенетики покрытосеменных растений. Молекулярно-филогенетические данные подтвердили представления о монофилии однодольных и их происхождении от примитивных двудольных растений. Однако конкретную сестринскую группу однодольных уверенно выявить не удастся. Палеоботанические данные по древнейшим ископаемым однодольным исключительно скудны. Поэтому для понимания морфологической эволюции однодольных решающее значение имеют сведения по наиболее архаичным из их современных представителей. Поскольку современные представления о филогении однодольных не согласуются ни с одной из традиционных гипотез об эволюции этой группы, а сами по себе молекулярные данные ничего не говорят об эволюции морфологических признаков, необходимы новые исследования цветка однодольных. Несмотря на очевидную важность сведений о структуре и развитии цветка в этих таксонах для понимания эволюции однодольных в целом, они до сих пор носили весьма отрывочный характер. Для многих таксонов архаичных однодольных нет не только данных о морфогенезе цветка, но и сколько-нибудь полных описаний его строения.

Цели и зада и исследовани . Цель работы – выявление закономерностей строения и развития цветков и соцветий, оценка таксономического значения признаков и реконструкция морфологической эволюции цветка в архаичных группах однодольных растений. В связи с этим были поставлены следующие задачи: изучение структуры и особенностей морфогенеза цветка и соцветия у ключевых представителей порядков Alismatales, Petrosaviales, Dioscoreales и Liliales; выявление корреляций между дефинитивной структурой цветка, наличием и положением филломов, окружающих цветок, и закономерностями его морфогенеза; оценка степени согласованности структурного и морфогенетического разнообразия цветков примитивных однодольных с данными молекулярной филогенетики.

На на новизна. Впервые детально исследован морфогенез цветка у представителей семейств Tofieldiaceae, Petrosaviaceae s.l. и Nartheciaceae. Существенно дополнены данные о морфогенезе цветка для семейств Melanthiaceae, Liliaceae, Juncaginaceae и Potamogetonaceae. Впервые представлены данные по дефинитивной структуре и васкулатуре цветка и соцветия у ряда ключевых таксонов архаичных однодольных растений. Показана зависимость между характером заложения органов цветка и наличием окружающих его филломов. Обоснована новая гипотеза о путях эволюционной трансформации брактеи в порядке Alismatales. Существенно расширены данные о разнообразии строения верхушки соцветия у представителей порядка Alismatales. Выдвинута гипотеза о преобразовании терминального псевдантия в терминальный цветок. Выявлена относительная роль конгенитальных и

постгенитальных сростаний в формировании разных типов гинецея. Показано разнообразие типов септальных нектарников у примитивных однодольных и значение этого признака для систематики и филогенетики. Получены новые данные, подтверждающие самостоятельность семейств Tofieldiaceae, Petrosaviaceae, Japonoliriaceae, Nartheciaceae. Описана новая разновидность *Isidrogalvia schomburkgiana* из Венесуэлы, изучение которой позволило уточнить представления о разнообразии соцветий Tofieldiaceae.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные результаты и выводы имеют значение для понимания эволюции однодольных в целом. Они могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в ВУЗах, а также в сводках по морфологии, анатомии и систематике растений. Обсуждаемые в работе подходы к анализу закономерностей морфогенеза цветка и их преобразований в ходе эволюции могут быть использованы при изучении других групп растений. Типы терминальных структур, выявленных в соцветиях у представителей порядка Alismatales, сопоставимы с таковыми у мутантов модельных объектов молекулярно-генетических исследований, что расширяет возможности анализа общих закономерностей морфогенеза цветков и соцветий у покрытосеменных. Ряд изученных объектов используются или могут быть использованы как декоративные растения, поэтому изучение их биологических особенностей имеет большое практическое значение. В результате полевых исследований автора живые коллекции ботанического сада МГУ и ГБС РАН пополнились несколькими новыми, потенциально декоративными видами.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на 16 Международном Симпозиуме «Биоразнообразие и эволюционная биология» Германского Ботанического Общества (Франкфурт-на-Майне, 2003), XI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004» (Москва, 2004), 7 Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2004), XVII Международном Ботаническом Конгрессе (Вена, 2005), научном семинаре кафедры высших растений (2005), Конференции по систематике и морфологии растений, посвященной 300-летию Карла Линнея (Москва, 2007) и симпозиуме с международным участием «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза» (Москва, 2007). Диссертация апробирована на заседании кафедры высших растений биологического факультета МГУ 20 ноября 2007 г.

Содержание работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 185 работ, в т.ч. 155 на иностранных языках. Общий объем диссертации – 368 страниц (основной текст – 232 страницы, приложение – 136 страниц). Диссертация включает 135 рисунков.

Публикации. Материалы диссертации изложены в 22 публикациях, в т.ч.

в 8 статьях на русском и английском языках в рецензируемых журналах (из них в журналах, рекомендованных ВАК, – 4).

Содержание работы

Глава 1. Материал и методы

Основным методом работы был сравнительно-морфологический. Для изучения были выбраны те таксоны примитивных однодольных, положение которых в системе Angiosperm Phylogeny Group (APG II, 2003) значительно отличается от традиционного и структура и морфогенез цветков которых наименее изучены. Особое внимание уделено семействам Tofieldiaceae, Petrosaviaceae и Nartheciaceae, представителей которых многие авторы традиционно помещали в одно семейство (например, Тахтаджян, 1982, 1987; Tamura, 1998). В системе APG II (2003) эти три семейства предложено относить к разным порядкам (Alismatales, Petrosaviales, Dioscoreales), причем на молекулярно-филогенетических деревьях они занимают базальное положение в пределах крупных клад. Также были изучены роды *Tricyrtis* (Liliaceae) и *Paris* (Melanthiaceae) как представители порядка Liliales s.str., – группы, с которой традиционно сближали тофилдиевые, петросавиевые и нартециевые. Роды *Triglochin* и *Potamogeton* выбраны как типичные представители порядка Alismatales, в который, вопреки традиционным представлениям, предложено включать семейство Tofieldiaceae.

Анатомическое строение цветков и соцветий изучали на постоянных препаратах серий продольных и поперечных микротомных срезов с использованием светового микроскопа. Развивающиеся соцветия и цветки изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа на материале, высушенном в критической точке. Также были изучены гербарные коллекции.

Всего изучено 26 видов из 11 родов и 7 семейств. Для каждого из изученных объектов по единому плану составлены описания дефинитивной структуры цветка и соцветия, реконструирована васкулатура цветка. Для объектов с рацемозными соцветиями составлены подробные описания васкулатуры цветка, цветоножки и цветоноса. Для большинства объектов составлены описания морфогенеза цветка.

Глава 2. Обзор литературы

В главе рассмотрены состав (согласно системе APG II) и важнейшие морфологические признаки семейств Tofieldiaceae, Potamogetonaceae, Juncaginaceae, Petrosaviaceae, Nartheciaceae, Melanthiaceae и Liliaceae. Проанализировано положение родов, относимых сейчас к этим семействам на основании молекулярно-филогенетических данных, в классических системах однодольных растений (Engler, 1888; Hutchinson, 1934, 1959; Cronquist, 1981, 1988; Dahlgren et al., 1985, Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997; Thorne, 2002). Представлен обзор существующих данных по структуре и развитию цветка у представителей рассматриваемых семейств. Показана фрагментарность и

несогласованность данных разных авторов по цветку архаичных однодольных растений. Завершает главу обзор гипотез о происхождении и важнейших направлениях эволюции цветка однодольных растений и эволюции септальных нектарников как одного из ключевых эволюционных приобретений данной группы.

Глава 3. Рез л а

В описательной части работы объем семейств принят согласно APG II (2003) и P. Stevens (2007).

3.1. *Tofieldia* (*T. coccinea*, *T. cernua*, *T. calyculata*, *T. pusilla*), семейство Tofieldiaceae. Соцветие – брактеозная (*T. coccinea*, *T. cernua*, *T. calyculata*) или эбрактеозная (*T. pusilla*) открытая кисть. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Плодолистики постгенитально срастаются в области завязи (синасцидиатная и симпликатная зоны), но свободны в основании (ножки) и в области стилодиев (апокарпные зоны). Синасцидиатная зона стерильна. Завязь трехгнездная либо трехгнездная в синасцидиатной зоне и одногнездная хотя бы на некотором протяжении симпликатной зоны. На ножках плодолистиков и при основании завязи расположен нектарник. На цветоножке имеется подчашие, состоящее из трех листочков, чередующихся с наружными листочками околоцветника (рис.1). У *T. coccinea*, *T. cernua* и *T. calyculata* подчашие расположено непосредственно под цветком. Листочки подчашия обычно сросшиеся, реже свободные. Иногда трубка подчашия разомкнута с адаксиальной стороны. У *T. coccinea* и *T. calyculata* медианный листочек подчашия меньше боковых и иногда полностью редуцирован. У *T. pusilla* подчашие смещено к основанию цветоножки, а его трубка обычно разомкнута с адаксиальной стороны. Иногда все три листочка подчашия срастаются друг с другом или полностью свободны. У *T. coccinea* и *T. calyculata* подчашие закладывается двумя или тремя примордиями. При этом первыми с адаксиальной стороны флоральной меристемы закладываются боковые листочки (одним общим серповидным или двумя отдельными примордиями), затем с абаксиальной стороны (напротив примордия брактеи) – медианный. У *T. pusilla* подчашие обычно закладывается одним общим серповидным примордием, появляющимся с абаксиальной стороны флоральной меристемы, иногда тремя отдельными примордиями. У *Tofieldia* существует тенденция к редукции медианного листочка подчашия, которая у изученных видов происходит разными путями. Предпосылкой к редукции в обоих случаях является тенденция к заложению цветка и брактеи общим примордием. У *T. coccinea* и *T. calyculata* ингибирующее влияние крупной брактеи на абаксиальную сторону флоральной меристемы в первую очередь сказывается на подчашии, медианный листочек которого отстает в своем заложении и развитии от боковых, в зрелом цветке имеет меньшие размеры, чем боковые, и иногда полностью редуцирован. У *T. pusilla* в появляющемся первом абаксиальном медианном примордии реализуются одновременно две программы развития – брактеи и листочка околоцветника.

Таким образом, у *T. pusilla* в медианно-абаксиальном положении находится не просто один из листочков подчашья, а «гибридный» орган, сочетающий признаки брактей и листочка подчашья.

3.2. *Isidrogalvia* (*I. robustior*, *I. falcata*, *I. schomburgkiana*), семейство *Tofieldiaceae*. Соцветие – брактеозная закрытая кисть. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. В синасцидиатной зоне и в проксимальной части симпликатной зоны (основание завязи) плодолистики сростаются конгенитально, на большем протяжении симпликатной зоны (большая часть завязи и столбик) – постгенитально. Завязь обычно трехгнездная. Синасцидиатная зона стерильна. Цветки с подчашием из трех свободных листочков, расположенных непосредственно под цветком и чередующихся, как и у *Tofieldia*, с наружными листочками околоцветника (рис. 1).

3.3. *Triglochin* (*T. maritima*, *T. bulbosa*, *T. palustris*), семейство *Juncaginaceae*. Соцветие – эбрактеозная кисть, на верхушке которой обычно развит терминальный цветок или терминальный псевдангий, образованный в разной степени сросшимися боковыми цветками. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{3+3}$. Целиком асцидиатные плодолистики сростаются через вырост цветоложа с образованием ложноценокарпного гинецея. У *T. maritima* все плодолистики фертильны, у *T. bulbosa* и *T. palustris* наружные плодолистики стерильны, при этом у *T. bulbosa* они не принимают участия в формировании ложноценокарпного гинецея и в зрелом гинецее видны как небольшие образования при основании завязи. Мы впервые показали существенные различия в развитии околоцветника между видами данного рода. У *T. maritima* первым закладывается наружный медианный листочек околоцветника, который на ранних стадиях развития цветка имеет более крупные размеры и существенно опережает в своем развитии боковые листочки. Мы полагаем, что орган, развивающийся у *T. maritima* в медианно-абаксиальном положении, представляет собой «гибридную» структуру, сочетающую признаки отсутствующей как самостоятельный орган брактей и медианного листочка околоцветника (рис. 1). Его развитие сопряжено с наложением программ развития, отвечающих за развитие примордия в брактею и листочек околоцветника. У *T. bulbosa* «гибридные» структуры нами не обнаружены. Все три наружных листочка околоцветника закладываются одновременно или сначала закладываются боковые листочки, а затем – медианный. Задержка заложения и дальнейшего развития органов с абаксиальной стороны флоральной меристемы свидетельствует о наличии брактей на физиологическом уровне, однако визуально брактея не проявляется даже при закладке цветков. Таким образом, у *T. bulbosa* – брактея скрытая, или криптобрактея. (Явление криптобрактей и ее влияние на окружающие органы подробно изучено у *Arabidopsis* – см.: Чуб, Пенин, 2004; Baum, Day, 2004).

3.4. *Potamogeton* (*P. natans*, *P. lucens*, *P. crispus*), семейство *Potamogetonaceae*. Соцветие – брактеозный (*P. natans*, *P. lucens*) или

эбрактеозный (*P. crispus*) колос, на верхушке которого иногда развит терминальный псевдангий, образованный в разной степени сросшимися боковыми цветками. Формула цветка $*P_4A_4G_4$. Целиком асцидиатные плодолистки формируют апокарпный гинецей. У видов с брактеозными соцветиями цветков и брактея развиваются из общего примордия. Заложение околоцветника одинаково у видов с брактеозными и эбрактеозными соцветиями: сначала закладываются трансверзальные листочки, затем – медианные. Так как отсутствие брактей не влияет на положение цветка относительно материнской оси и последовательность заложения околоцветника, то у *P. crispus* с эбрактеозным соцветием мы предполагаем наличие криптобрактей. Предпосылкой для ее возникновения является заложение цветка и брактей общим примордием.

3.5. *Japonolirion (J. osense)*, семейство Petrosaviaceae. Соцветие – открытая брактеозная кисть. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Плодолистки постгенитально срастаются в области завязи (симпликатная зона), но свободны в основании (ножки) и в области стилодиев (апокарпные зоны). Синасцидиатной зоны нет. Завязь трехгнездная. На ножках плодолистиков и при основании завязи расположен нектарник. Цветки с брактеолой, занимающей трансверзальное или близкое к нему положение (рис. 1). Для *Japonolirion* наличие брактеолы показано нами впервые. Брактеола находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника, диаметрально противоположно расположен наружный листочек околоцветника. Вследствие того, что положение брактеолы нестабильно, варьирует и положение цветка относительно материнской оси.

3.6. *Petrosavia (P. stellaris)*, семейство Petrosaviaceae. Соцветие – открытая брактеозная кисть, щиток или зонтик. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{-(3)}$. Плодолистки срастаются (постгенитально) только при основании завязи (симпликатная зона), выше плодолистки свободны (апокарпная зона). Синасцидиатной зоны нет. Завязь трехгнездная, с синкарпным и апокарпным участками. Нижняя часть завязи образована посредством инвагинации цветоложа. В перегородках между гнездами завязи в симпликатной зоне расположены нектарники. Цветки с брактеолой, взаимное положение брактей, брактеолы и цветка такие же, как у *Japonolirion*.

3.7. *Metanartheicum (M. luteo-viride)*, семейство Nartheciaceae. Соцветие – открытая брактеозная кисть. Формула цветка $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$. В синасцидиатной зоне (основание завязи) плодолистки срастаются конгенитально, в симпликатной (большая часть завязи и столбик) – постгенитально. Завязь трехгнездная. Синасцидиатная зона стерильна. В перегородках между гнездами завязи в симпликатной зоне расположены нектарники. Цветки с брактеолой, взаимное положение брактей, брактеолы и цветка такие же, как у *Japonolirion* и *Petrosavia*. Листочки околоцветника в пределах круга закладываются по спирали. Первым закладывается наружный листочек околоцветника,

расположенный диаметрально противоположно брактеоле. Спиральное заложение органов цветка определяется взаимным ингибирующим влиянием брактей и брактеолы на флоральную меристему, которое приводит к невозможности появления новых примордиев непосредственно вблизи этих структур. По мере развития цветка ингибирующее влияние брактей и брактеолы постепенно снижается и, начиная с андроцея, органы закладываются одновременно кругами.

3.8. *Aletris* (*A. spicata*, *A. foliata*), семейство *Nartheciaceae*. Устройство соцветия и цветка такие же, как у *Metanarthecium*. Роды различаются положением завязи. У *Aletris* завязь полунижняя.

3.9. *Narthecium* (*N. ossifragum*, *N. balansae*), семейство *Nartheciaceae*. Соцветие – открытая брактеозная кисть. Формула цветка $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$. Плодолистики сростаются конгенитально. Синасцидиатная зона фертильна, она формирует большую часть завязи. Симпликатная зона образует дистальную часть завязи и столбик. Завязь трехгнездная проксимально и одногнездная дистально. Цветки с брактеолой (рис. 1), взаимное положение брактей, брактеолы и цветка такие же, как у *Metanarthecium*. Листочки околоцветника в пределах круга закладываются по спирали.

3.10. *Paris* (*P. quadrifolia*, *P. incompleta*, *P. tetraphylla*), семейство *Melanthiaceae*. Одиночные цветки завершают собой пазушные генеративные побеги, имеющие, кроме предлиста, единственную мутовку листьев (рис. 1). Формула цветка $*P_{4+4}A_{4+4}G_{(4)}$ (*P. quadrifolia*) или $*P_{4+0}A_{4+4}G_{(4)}$ (*P. incompleta*, *P. tetraphylla*). У двух последних видов внутренние листочки околоцветника закладываются, но далее не развиваются. Плодолистики сростаются конгенитально в области завязи, стилодии свободны. Завязь четырехгнездная, представлена в основном симпликатной зоной. При развитии генеративного побега его кроющий лист оказывает сильное ингибирующее влияние на развитие абаксиально расположенных органов (листьев мутовки и листочков околоцветника).

3.11. *Tricyrtis* (*T. formosana*, *T. macranthopsis*, *T. hirta*), семейство *Liliaceae*. Парциальные соцветия цимозные. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Плодолистики сростаются конгенитально. Завязь трехгнездная, представлена в основном симпликатной зоной. Столбик короткий. Цветки у *T. formosana* и *T. macranthopsis* имеют одну брактеолу (рис. 1). Взаимное положение брактей, брактеолы и цветка, а также последовательность заложения листочков околоцветника у этих видов такие же, как у растений с рацемозными соцветиями (например, *Narthecium*). У *T. hirta* цветки с двумя почти супротивными трансверзальными брактеолами (рис. 1). Брактея у этого вида оказывает сильное ингибирующее влияние на развитие органов с абаксиальной стороны флоральной меристемы. Расположенный на одном радиусе с брактеей медианный наружный листочек околоцветника отстаёт в заложении и развитии от боковых.

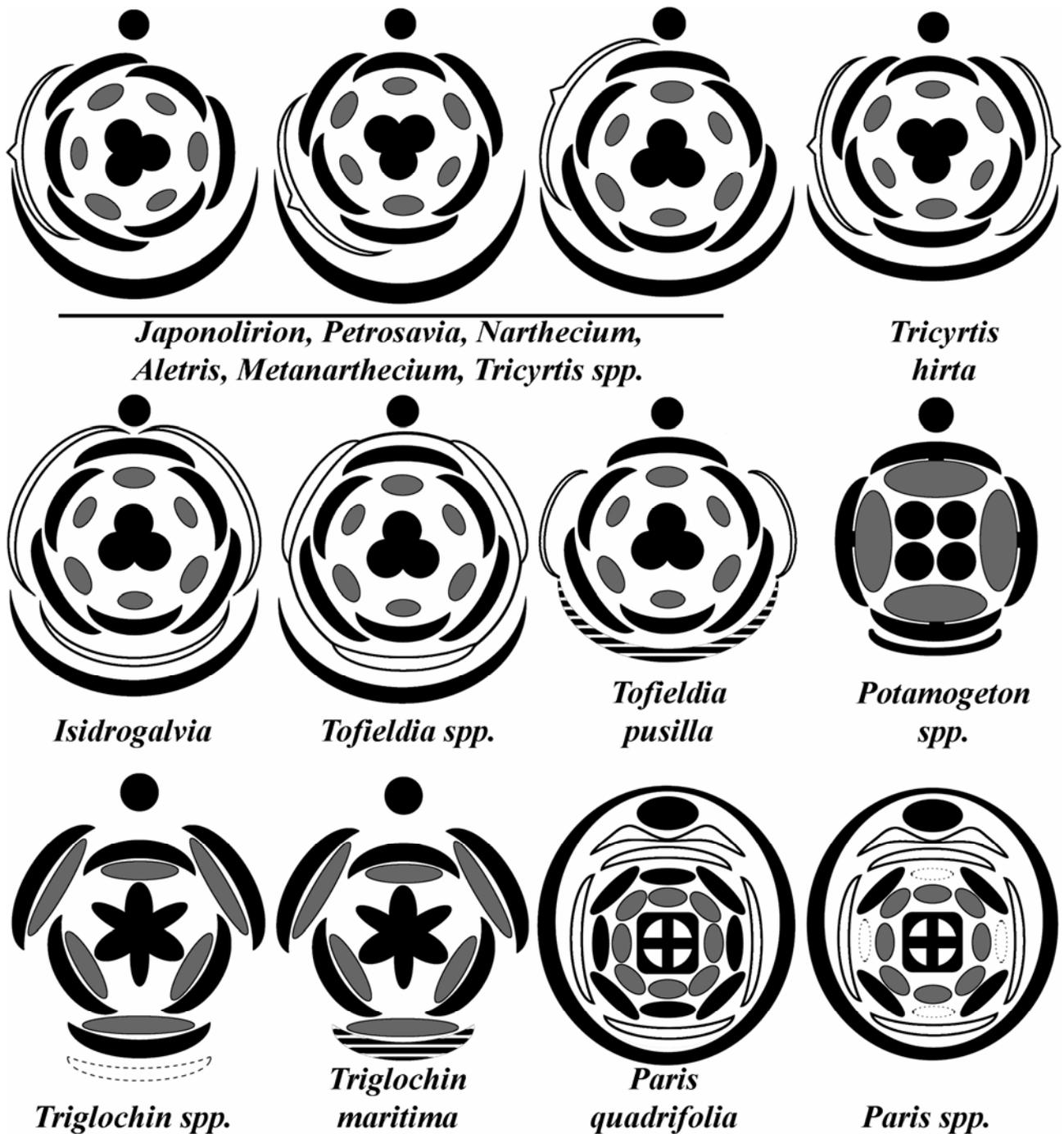


Рис. 1. Диаграмм веков из ени предс ави елей прими ивн однодол н рас ений. Черным обозначены кроющие листья цветков, листочки околоцветника и гинецей, серым – тычинки, белым – брактеолы (*Japonolirion*, *Petrosavia*, *Narthecium*, *Metanarthecium*, *Aletris*, *Tricyrtis*), листочки подчашья (*Tofieldia*, *Isidrogalvia*), предлист и мутовка листьев срединной формации (*Paris*). Штриховкой обозначены органы «гибридной» природы, сочетающие признаки брактей и листочка околоцветника (*Triglochin maritima*) или брактей и листочка подчашья (*Tofieldia pusilla*).

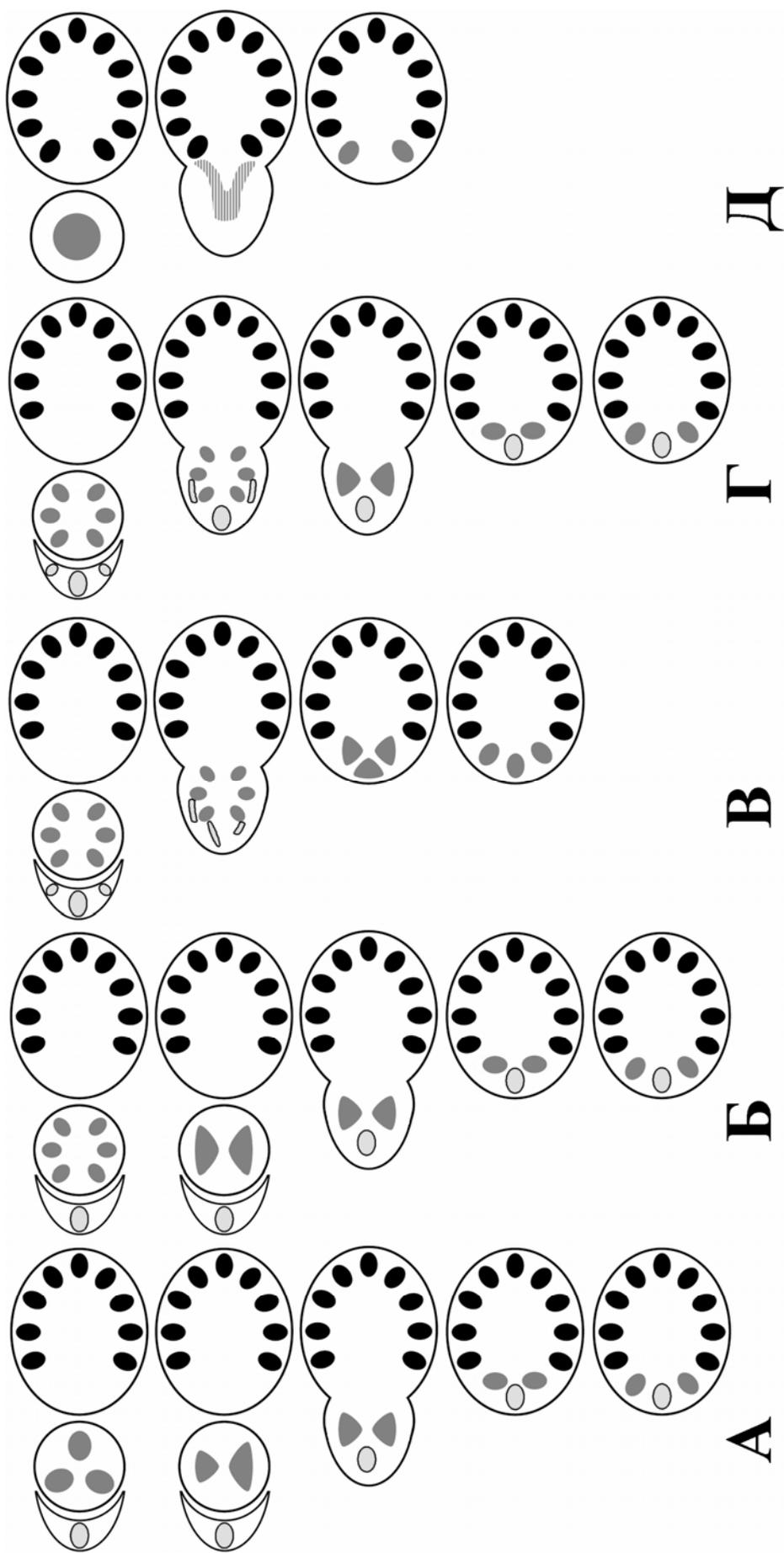


Рис. 2. Схематическое изображение развития зародка и вевушки примитивного однодольного растения с раемозомии. Черным показаны пучки цветоноса, серым – пучки цветоножки, светло-серым с черным контуром – пучки брактеей. А – *Tofteldia*, Б – *Jaropolirion*, *Metanarthecium*, В – *Isidrogalvia*, Г – *Narthecium*, Д – *Triglochin*.

3.12. Вак ла ра паз н ве ков, и кро и лис ев, ве оножек и брак еол. Отхождение проводящих пучков из оси соцветия в цветоножку и брактею представлено на рис. 2. В разделе также детально описана васкулатура цветков *Tofieldia*, *Isidrogalvia*, *Triglochin*, *Potamogeton*, *Japonolirion*, *Metanarthecium* и *Narthecium*.

Глава 4. Обс ждение рез л а ов

В настоящее время в эволюционной ботанике морфологические данные принято использовать путем проведения кладистического анализа и/или путем «картирования» отдельных морфологических признаков на молекулярно-филогенетических деревьях. Недостаток этих подходов – искусственная индивидуализация признаков, в то время как разные особенности одного организма тесно связаны друг с другом в силу функциональных и морфогенетических корреляций. Выявление такого рода корреляций мы считаем первым шагом на пути к пониманию филогенетической значимости морфологических признаков и закономерностей морфологической эволюции.

У примитивных однодольных как в рацемозных, так и в цимозных соцветиях ориентация пазушного цветка относительно материнской оси определяется наличием и числом филломов на цветоножке и их положением относительно брактей и оси соцветия. У родов с брактеолой цветок относительно этого дополнительного филлома ориентирован так, что брактеола и один из внутренних листочков околоцветника лежат на одном радиусе и занимают близкое к трансверзальному положение. У *Tricyrtis hirta* имеются две почти трансверзальные брактеолы. В цветке этого растения один из наружных листочков околоцветника расположен напротив брактей (медианно-абаксиальный), два другие – напротив брактеол. У представителей семейства *Tofieldiaceae* (*Tofieldia* и *Isidrogalvia*) дополнительные филломы на цветоножке представлены листочками подчашия, из которых один листочек медианно-абаксиальный, два другие – трансверзальные или трансверзально-адаксиальные. У *Potamogeton* и *Triglochin* дополнительных филломов на цветоножке нет. В тетрамерных цветках *Potamogeton* два листочка околоцветника медианные и два – трансверзальные. У *Triglochin* в наружном круге околоцветника один листочек занимает медианно-абаксиальное положение, два других листочка – трансверзально-адаксиальные.

Наличие брактей и брактеол определяет и последовательность заложения органов цветка. У *Tricyrtis hirta* и *Tofieldia coccinea* заложение и/или развитие органов цветка со стороны брактей задерживается, при этом на цветоножке присутствуют дополнительные филломы в виде двух брактеол или листочков подчашия. Одновременное наличие брактей и одной брактеолы определяет спиральную последовательность заложения элементов околоцветника. У представителей рода *Paris* на развитие и положение органов в терминальном цветке оказывает влияние кроющий лист всего генеративного побега.

Строение подчашия у *Tofieldiaceae* сильно варьирует и в пределах вида, и

в пределах отдельно взятого соцветия. У представителей *Isidrogalvia* структура подчашия относительно стабильна. У представителей рода *Tofieldia* строение подчашия более вариабельно. Различия между таксонами *Tofieldia* касаются не только структуры сформированного подчашия, но и деталей его заложения и развития. Таксоны внутри семейства различаются не дискретными признаками, а существенно неодинаковыми частотами встречаемости разных структурных типов подчашия.

Для представителей порядка Alismatales характерна тенденция к редукции брактей, которая у исследованных таксонов осуществляется двумя путями: 1) полное морфологическое подавление, при котором брактя присутствует только физиологически на уровне разметки (криптобрактя) и 2) формирование «гибридного» органа со следующим медианно-абаксиальным филломом. У Juncaginaceae органы «гибридной» природы сочетают в себе признаки брактей и листочка околоцветника, а у Tofieldiaceae – брактей и листочка подчашия. Предпосылкой для обоих направлений редукции брактей является заложение цветка и брактей общим примордием.

У всех изученных объектов с рацемозными соцветиями, за исключением алисматид, цветоножки иннервированы однотипно. Идущие из цветоножки в узел пучки объединяются обычно в два пучка; формирование этих двух пучков у разных родов происходит на разных уровнях. Число пучков в основании цветоножки коррелирует с типом иннервации брактей. У родов с трехпучковым следом брактей (*Narthecium*, *Isidrogalvia*) из цветоножки в узел входят шесть пучков, расположенных тремя парами вдоль медианной плоскости цветоножки. В узле ниже слияния с пучками следа брактей пучки цветоножки, расположенные по одну сторону, объединяются друг с другом. У родов с однопучковым следом брактей (*Tofieldia*, *Japonolirion*, *Metanarthecium*) пучки цветоножки объединяются друг с другом с образованием двух пучков в ее нижней части. У *Potamogeton* и *Triglochin* из цветоножки в ось соцветия входит единственный проводящий пучок, который, однако, сразу же разделяется на две ветви, соединяющиеся с ближайшими двумя пучками оси. Своеобразие проводящих систем *Potamogeton* и *Triglochin* связано, вероятно, с отсутствием следа брактей и с меньшими размерами и большей компактностью цветков у представителей этих родов.

У представителей порядка Alismatales рацемозные соцветия часто имеют терминальные структуры различного строения (цветки, псевдантии разной степени интегрированности, нитчатые и трубчатые образования). Наличие и тип терминальной структуры варьируют в пределах вида. Стабилизация структуры терминального псевдантия может быть механизмом эволюционного формирования терминального цветка. В цветке псевдантиевого происхождения, как и в упорядоченном псевдантии, невозможно выделить элементы, принадлежащие конкретным формирующим его цветкам.

Разнообразие типов строения и развития гинецея у разных групп

примитивных однодольных определяется степенью и способом срастания плодолистиков, а также относительными размерами и фертильностью асцидиатной и пликатной зон плодолистика. У *Potamogeton* гинецей апокарпный, у *Triglochin* плодолистки срастаются через вырост цветоложа с образованием ложноценокарпного гинецея. У растений с истинно ценокарпным гинецеем срастание между плодолистиками может быть 1) только постгенитальным, как у *Tofieldia*, *Japonolirion* и *Petrosavia*, 2) только конгенитальным, как у *Narthecium*, *Tricyrtis* и *Paris*, и 3) пост- и конгенитальным (*Metanarthecium*, *Aletris*, *Isidrogalvia*). Как правило, у плодолистиков выражена асцидиатная зона. У большинства изученных нами растений она стерильная, за исключением *Narthecium*. Срастание плодолистиков в асцидиатной зоне у большинства изученных нами объектов конгенитальное. Однако у *Tofieldia* синасцидиатная зона формируется путем постгенитального срастания плодолистиков в Quer-zone. Срастание плодолистиков в пликатной зоне может быть как постгенитальным, так и конгенитальным.

Наличие постгенитального срастания между плодолистиками коррелирует с наличием септальных нектарников, которые у изученных нами объектов бывают двух типов – собственно септальные, расположенные в перегородках между гнездами завязи, и инфралокулярные, расположенные под гнездами завязи. Собственно септальные нектарники и при верхней, и при нижней завязи ассоциированы с симпликатной зоной. Инфралокулярные нектарники расположены на ножках плодолистиков и/или в основании асцидиатной зоны плодолистиков. Эволюционная утрата септальных нектарников сопровождается заменой постгенитального срастания плодолистиков на конгенитальное.

Наши данные согласуются с выделением самостоятельных семейств *Tofieldiaceae*, *Nartheciaceae*, *Japonoliriaceae* и *Petrosaviaceae* и не противоречат отнесению их к трем различным порядкам. Признаки сходства между представителями этих семейств могут быть симплезиоморфиями для однодольных в целом.

Цветки *Tofieldiaceae* имеют максимальное число плезиоморфных особенностей, таких как плодолистки на ножках, наличие у плодолистика асцидиатной зоны и вариабельность ее появления в ходе морфогенеза, слабое срастание между плодолистиками, свободные листочки околоцветника у ряда представителей и т.д. Однако ни один из современных представителей семейства не обладает всем комплексом признаков цветка гипотетического анцестрального таксона однодольных.

В вод

1. У примитивных однодольных как в рацемозных, так и в цимозных соцветиях ориентация пазушного цветка относительно материнской оси и характер заложения органов цветка определяются наличием и числом филломов на цветоножке и их положением относительно брактей и оси соцветия. У некоторых растений, не имеющих морфологически оформленных брактеей, мы предполагаем их наличие на уровне разметки (криптобрактеей).

2. В пределах порядка Alismatales тенденция к развитию цветка и брактеей из общего примордия в одних случаях приводит к превращению брактеей в криптобрактеей, в других – к формированию органов «гибридной» природы, сочетающих признаки брактеей и следующего за ней абаксиального филлома.

3. У всех изученных таксонов с рацемозными соцветиями цветоножки иннервированы однотипно: из оси соцветия в цветоножку обычно входят два пучка. У *Japonolorion* и *Metanarthecium* эти пучки непосредственно входят в цветоножку. У *Potamogeton* и *Triglochin* в узле или немного ниже него они объединяются в единственный крупный пучок, проходящий по всей цветоножке. У *Narthecium* и *Isidrogalvia* каждый из двух пучков до вхождения в цветоножку разделяется на три пучка. Число пучков в основании цветоножки коррелирует не с таксономическим положением растения, а с наличием и характером васкуляризации брактеей.

4. Строение подчашия у *Tofieldiaceae* сильно варьирует и в пределах вида, и в пределах отдельно взятого соцветия. Различия касаются не только структуры сформированного подчашия, но и деталей его заложения и развития. Таксоны внутри семейства различаются не дискретными признаками, а существенно различными частотами встречаемости разных структурных типов подчашия.

5. У представителей порядка Alismatales рацемозные соцветия часто имеют терминальные структуры различного строения (псевдантии разной степени интегрированности, нитчатые и трубчатые образования). Наличие и тип терминальной структуры варьируют в пределах вида. Стабилизация структуры терминального псевдантия может быть механизмом эволюционного формирования терминального цветка.

6. Разнообразие типов гинецея у исследованных примитивных однодольных определяется степенью и способом срастания плодолистиков, а также относительными размерами и фертильностью асцидиатной и пликатной зон плодолистика.

7. Наличие и строение септальных нектарников весьма лабильны у примитивных однодольных. Приуроченность нектарника к асцидиатной или пликатной зоне более консервативна, чем положение нектарника относительно гнезд завязи. Эволюционная утрата септальных нектарников, по-видимому, сопровождалась заменой постгенитального срастания плодолистиков на конгенитальное.

8. Наши данные согласуются с выделением самостоятельных семейств *Tofieldiaceae*, *Nartheciaceae*, *Japonoliriaceae* и *Petrosaviaceae* и не противоречат отнесению их к трем различным порядкам. Признаки сходства между представителями этих семейств могут быть симплезиоморфиями для однодольных в целом. Цветки *Tofieldiaceae* имеют максимальное число плезиоморфных особенностей, хотя ни один из современных представителей семейства не обладает всем комплексом признаков цветка гипотетического анцестрального таксона однодольных.

Список публикаций по теме диссертации

С а и в р е н з и р е м ж р н а л а

1. Remizowa M., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) compared with *Araceae*, *Acoraceae* and *Alismatales* s.str. // *Bot. Jahrb. Syst.* 2003. Vol. 124, N 3. P. 255–271.

2. Ремизова М.В., Соколов Д.Д., Москвичева Л.А. Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (*Tofieldiaceae*) // *Бот. журн.* 2005. Т. 90, № 6. С. 840–853.

3. Remizowa M.V., Rudall P.J., Sokoloff D.D. Evolutionary transitions among flowers of perianthless Piperales: inferences from inflorescence and flower development in the anomalous species *Peperomia fraseri* (*Piperaceae*) // *Int. J. Plant Sci.* 2005. Vol. 166, N 6. P. 925–943.

4. 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.

5. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // *Plant Syst. Evol.* 2006. Vol. 258, N 3-4. P. 183–209.

6. Sokoloff D., Rudall P., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // *Journ. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, N 13. P. 3517–3530.

7. Ремизова М.В. Новая разновидность *Isidrogalvia schomburgkiana* (*Tofieldiaceae*) из Венесуэлы // *Бюл. МОИП, отд. биол.* 2007. Т. 112, вып. 4. С. 73–75.

8. Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Conran J.G., Davis J.I., Macfarlane T.D., Stevenson D.W. Morphology of *Hydatellaceae*, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage // *Amer. J. Bot.* 2007. Vol. 94, N 7. P. 1073–1092.

Тезис докладов и публикаций в материалах конференций

9. Соколов Д.Д., Ремизова М.В. О проблеме морфологической интерпретации трехлопастной структуры при основании цветоножки у *Tofieldia*

pusilla (Michx.) Pers. // Гомологии в Ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX Школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 309–311.

10. Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Floral and inflorescence morphology supports inclusion of Tofieldiaceae in expanded order Alismatales // J. Schoenenberger, M. von Baltazar, M. Matthews (eds.) Flowers: Diversity, Development and Evolution. Program and abstracts. Zurich, July 5–7 2002. Zurich: Institute of systematic Botany, 2002. P. 78.

11. Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Floral and inflorescence morphology and development in some former Melanthiaceae // Monocots III – Grasses IV: Abstracts. Claremont: Ed. Rancho Santa Ana Bot. Gard., 2003. P. 73.

12. Remizowa M.V. Flower development in *Tofieldia coccinea* (Tofieldiaceae) // C. Bayer et al. (eds.) Palmarum Hortus Francofurtensis. PHF 7. Abstracts. 16th International Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology of the German Botanical Society (DGB). 17th International Senkenberg Conference. September 21–27, 2003. Frankfurt am Main: Palmengarten, 2003. P. 220.

13. Ремизова М.В. Морфология подчашья (calyculus) у видов рода *Tofieldia* (Tofieldiaceae) // Тезисы докладов XI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004». Секция «Биология». М., 2004. С. 132–133.

14. Ремизова М.В., Соколов Д.Д. О строении верхушки соцветия у *Potamogeton natans* (Potamogetonaceae) // Труды 7 Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: МПГУ, 2004. С. 211–212.

15. Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. In search of the primitive monocot flower: insights from comparative and developmental morphology // XVII International Botanical Congress: Abstracts. Vienna: Robidruck, 2005. P. 44.

16. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Flower morphology and development in former Melanthiaceae // XVII International Botanical Congress: Abstracts. Vienna: Robidruck, 2005. P. 196.

17. Sokoloff D., Remizowa M., Rudall P. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // Comparative Biochemistry and Physiology, Part A. 2006. Vol. 143. P. S165.

18. Соколов Д.Д., Ремизова М.В., Тимонин А.К., Оскольский А.А. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Часть 1. Казань, 2006. С. 99–101.

19. Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K. Floral anatomy and development in *Metanartheceum luteo-viride* Maxim. compared to *Nartheceum balansae* Briq.

(Nartheciaceae, Dioscoreales) // Kondo K. (Ed.). Studies on specific properties in conservation biology and molecular cytogenetics in certain endangered plant species of east eurasian flora related to flora of Japan. 2002-2005 research report of Grant-in-Aid for scientific research program (A) 14255014, Japan Society for the Promotion of Science. Higashi-Hiroshima: Hiroshima University, 2006. P. 1–8.

20. Ремизова М.В. Эволюция септальных нектарников у однодольных растений // Материалы конференции по систематике и морфологии растений, посвященной 300-летию К. Линнея. М.: КМК, 2007. С. 203–205.

21. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Kondo K. Evolution of single-whorled perianth in Trilliaceae: suppression versus loss of inner perianth whorl // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Симпозиум с международным участием. М.: КМК, 2007. С. 132–134.

22. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Campbell L.M., Stevenson D.W., Rudall P.J. Postgenital carpel fusion does not always co-occur with septal nectaries in monocots: evidence from *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae) // Systematics: The Sixth Biennial Conference of the Systematics Association, 28-31 August 2007. Edinburgh: Royal Botanic Garden, 2007. P. 70.