

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

УДК 581.4, 581.8

*На правах рукописи*

**РЕМИЗОВА Маргарита Васильевна**

**ПАТТЕРНЫ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА У БАЗАЛЬНЫХ  
ОДНОДОЛЬНЫХ**

1.5.9 – ботаника

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Научный консультант  
д.б.н., проф. А.К. Тимонин

Москва

2022

**ОГЛАВЛЕНИЕ**

Введение	3
Глава 1. Обзор литературы	10
Паттерны строения цветка и их эволюционные взаимоотношения	10
Гипотезы о происхождении и эволюции цветка и их применение для однодольных растений	13
Основные закономерности и паттерны морфогенеза цветка	16
Септальные нектарники, их типы и эволюционные взаимоотношения	23
Морфогенез гинецея с септальными нектарниками	28
Эволюция септальных нектарников и эволюция гинецея однодольных	32
Глава 2. Материалы и методы	35
Глава 3. Результаты исследования	42
Порядок Alismatales	42
Порядок Petrosaviales	96
Порядок Dioscoreales	106
Порядок Pandanales	130
Порядок Liliales	138
Порядок Asparagales	158
Порядок Arecales	164
Порядок Poales	172
Глава 4. Существующие данные по структуре и морфогенезу цветка у изученных родов в сравнении с данными, полученными в настоящей работе	199
Глава 5. Соцветия и их морфогенез	234
Структурное разнообразие соцветий базальных однодольных	234
Влияние филломов соцветия на морфогенез цветка	237
Эбрактеозные соцветия	244
Глава 6. Расположение органов в цветках однодольных	255
Глава 7. Общие примордии и гетерохронии в развитии цветка	259
Общие примордии	259
Последовательность заложения органов, гетерохронии	263
Глава 8. Структурные типы плодолистиков	268
Глава 9. Септальные нектарники	273
Заключение	289
Выводы	296
Список литературы	298

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** Разнообразие строения цветков складывается в основном из числа, взаимного расположения и наличия органов того или иного типа, срастания между ними (Leins, Erbar, 2010). Эти признаки можно назвать структурными. Дополнительный вклад вносят цвет и форма органов, наличие новообразований. Эти составляющие определяют, в первую очередь, особенности репродуктивной биологии – характер опыления, взаимодействие с опылителями и т.п. В данной работе нас интересуют признаки из первой категории. Выделение структурных типов (соцветия, цветка, гинецея) является в первую очередь выявлением определенной связи признаков друг с другом, включая признаки морфогенеза. Тем не менее признаки, даже очевидно связанные, обычно рассматривают по отдельности. Выявление морфогенетических корреляций и изучение их распространенности у изучаемых групп растений не стали магистральным направлением в изучении цветков.

До конца 20 века работы в области морфологии и развития цветка были в основном направлены на разработку кодексов примитивности и продвинутости признаков с оглядкой на преобладающие представления о голосеменных предках цветковых, что позволило в итоге построить многочисленные и постоянно уточняемые филогенетические системы покрытосеменных, например системы А. Кронвиста, А.Л. Тахтаджяна, Р. Торна и т.д. (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997, 2009; Thorne, 1976, 1992). При этом заключения о примитивности тех или иных признаков чаще всего были сделаны исходя из предположительного базального положения таксона в разрабатываемой автором системе. И хотя таким путем был достигнут значительный прогресс в выяснении характера распределения признаков цветка по выделяемым таксонам, такой подход нельзя признать конструктивным, поскольку эволюционные взаимоотношения этих паттернов строения до сих пор остаются предметом дискуссии.

Однодольные растения сами по себе редко становятся объектом исследования (например, Проханов, 1974; Arber, 1925; Dahlgren et al., 1985; Endress, 1995), обычно строение и эволюцию цветка в этой группе рассматривают в рамках общих представлений о строении и эволюции цветка покрытосеменных в целом. Связано это с тем, что однодольные во всех системах, включая современные, рассматриваются как производная группа. Их цветки, на первый взгляд, достаточно однотипны, по крайней мере разнообразие паттернов строения цветка у однодольных гораздо ниже, чем у высших двудольных и базальных покрытосеменных (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010).

В конце 20 века в связи с широким внедрением методов молекулярной филогенетики данные о структуре ДНК стали единственным источником для познания филогении и построения системы растений. На данный момент система цветковых растений существенно не менялась с 1998 года – даты публикации системы APG I (APG, 1998). Система APG существенно отличается от традиционных систем объемом и характером родственных связей на уровне порядков, но объем и состав традиционно выделяемых семейств не подвергся существенному пересмотру. Молекулярно-филогенетические системы, являясь по существу кладограммами, на которых группировки разных уровней подписаны как названия иерархических групп в традиционных системах – семейства, порядки и т.п., сами по себе не отвечают на вопросы, как именно происходила эволюция тех или иных морфологических признаков, какие признаки объединяют растения, оказавшиеся в одной кладе на молекулярно-филогенетическом дереве. С наступлением эры молекулярной филогенетики роль морфологии в ботанике была пересмотрена, морфологические исследования, в том числе связанные с изучением репродуктивных структур, получили несколько иную направленность (Endress, 2002; Scotland, Olmstead, Bennett, 2003; Wiens, 2004; Remizowa, Graham, Rudall, 2022). В первую очередь выясняют согласованность структурных признаков с молекулярно-филогенетическими данными. Ранее структурные признаки изучали для построения системы и филогении растений, в связи с чем на основе экспертных оценок были разработаны вышеупомянутые кодексы примитивности/продвинутости признаков. В настоящее же время возникло обратное направление – эволюция признаков должна быть пересмотрена в связи с новой устоявшейся системой. Сейчас эволюцию признаков строения цветка пытаются изучать, используя методы компьютерного анализа, основанные на топологии молекулярно-филогенетических деревьев. Эти же методы применяют для реконструкции цветков предкового для той или иной группы типа. В целом удалось показать, что исходный для покрытосеменных цветок был обоеполым, актиноморфным, со свободными органами и простым околоцветником, с асцидиатными плодолистиками, несущими единственную семязачку. Вопрос об исходном типе филлотаксиса окончательно не решен, но возможно, что цветки исходно были циклическими (Endress, Doyle, 2007, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017). Цветки однодольных при любом способе анализа исходно циклические, со сросшимися плодолистиками. Исходный тип плодолистика для однодольных не ясен (Endress, Doyle, 2007, 2009, 2015; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Sauquet et al., 2017). Вообще, кодирование признаков цветка при кажущейся простоте – задача отнюдь не тривиальная (Sokoloff, Remizowa, 2021). Например, из-за проблем гомологизации разных

типов гинеев да и просто из-за отсутствия или неверной интерпретации исходных данных очень сложно анализировать срастание плодolistиков. Даже такие состояния признака как «срастание есть/нет» не всегда очевидны.

Помимо сложностей с кодированием признаков, у компьютерных методов реконструкции эволюционных преобразований структур цветка есть и другие ограничения. Топологии молекулярно-филогенетических деревьев в целом сходны между собой, но могут несколько различаться в зависимости от алгоритма построения и участков ДНК, выбранных для анализа, на маленьких выборках на результат сильно влияет набор таксонов, в молекулярное дерево по понятным причинам невозможно напрямую вставить ископаемые. Немаловажно, что для анализа морфологической эволюции целостность цветка искусственно разбивают на отдельные признаки, так как планами строения цветка (т.е. их диаграммами) компьютеры оперировать пока не научились. Сами цветки не развиваются изолированно, а включены в соцветия, где они являются частью сложной системы осей и филломов. Поэтому механистический подход с анализом отдельных признаков вряд ли является продуктивным, ведь также как целое больше суммы его частей, фенотип – это всегда несколько больше, чем просто набор признаков (Йогансен, 1933; Камшилов, 1972; Медников, 1983; Шмальгаузен, 1982; Donoghue, Sanderson, 1994; Love, 2007). Разные особенности одного организма тесно связаны друг с другом в силу функциональных и морфогенетических корреляций. Признаки цветка не комбинируются произвольно, какие-то сочетания оказываются предпочтительными, а какие-то встречаются реже, не для всех сочетаний признаков нам понятна их функциональная нагрузка (Endress, 2008). Выявление такого рода корреляций, осуществляемое через выявление паттернов строения и развития, представляется нам важным на пути к познанию структурного разнообразия цветков, пониманию филогенетической значимости морфологических признаков и закономерностей морфологической эволюции.

Таким образом, **целью исследования** стало выявление закономерностей строения и развития цветков и соцветий однодольных растений с последующим выделением структурных типов и связанных с ними паттернов развития.

**Задачи:**

1. На массовом материале изучить строение и особенности морфогенеза цветка и соцветия у выбранных представителей базальных однодольных.
2. Выявить корреляции между дефинитивной структурой цветков и соцветий и особенностями их морфогенеза.

3. Сделать предположения о возможных сценариях эволюции паттернов строения и морфогенеза репродуктивной сферы у однодольных.

**Научная новизна полученных результатов.** Впервые получены данные по строению и морфогенезу цветка у представителей семейств Tofieldiaceae, Posidoniaceae, Petrosaviaceae, Nartheciaceae, Triuridaceae, Dasypogonaceae, Rapateaceae и Eriocaulaceae. Существенно уточнены или дополнены сведения о строении и развитии цветков у представителей семейств Scheuchzeriaceae, Potamogetonaceae, Juncaginaceae, Dioscoreaceae, Melanthiaceae, Liliaceae и Asparagaceae. Показана связь между особенностями заложения органов цветка и наличием, числом и взаимным расположением филломов, окружающих цветок. Выдвинута гипотеза о способах эволюционной трансформации брактей и пути перехода к эбрактеозному соцветию на примере представителей порядка Alismatales. Рассмотрены вариации отклонения от типичного для однодольных тримерного пентациклического цветка, показаны модусы исчезновения внутреннего круга околоцветника и одного из двух кругов андроеца в тримерных цветках, подтверждена гипотеза о переходе к апокарпии как о причине изменения типичного меризма и числа органов. Рассмотрен феномен общих примордиев как наиболее частой причины гетерохроний в развитии цветка. Выявлено разнообразие типов плодолистиков, показано, что целиком асцидиатные плодолистики представителей Alismatales представляют собой отдельный структурный тип, они не гомологичны полностью асцидиатным плодолистиками базальных покрытосеменных. Для всех объектов с ценокарпным гинецеем выявлена относительная роль конгенитальных и постгенитальных срастаний в формировании гинецея. Показано разнообразие типов септальных нектарников у однодольных, предложена новая их классификация по критерию расположения секреторных поверхностей в той или иной зоне плодолистика. Предложена новая гипотеза о эволюции гинецея однодольных, учитывающая вторичность апокарпии в этой группе растений.

**Теоретическая и практическая значимость полученных результатов.** Полученные результаты и выводы имеют значение для понимания общих принципов устройства и морфогенеза цветков 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. Результаты исследования уже нашли отражение в справочной системе Angiosperm Phylogeny Web (Stevens, 2022), монографиях по систематике растений (Takhtajan, 2009; Jaklitsch W. et al., 2016) и фундаментальной

сводке по диаграммам цветка покрытосеменных (Ronse De Craene, 2010, 2022). Обсуждаемые в работе подходы к анализу закономерностей морфогенеза цветка и их преобразований в ходе эволюции имеют определенное методическое значение и могут быть использованы при изучении других групп растений, в том числе модельных объектов. Ряд изученных объектов используются или могут быть использованы как декоративные растения, в том числе для выращивания в открытом грунте. В результате полевых исследований автора пополнились коллекции живых растений открытого и закрытого грунта ботанического сада МГУ и ГБС РАН. Изучение особенностей морфогенеза имеет большое значение и для прикладных аспектов репродуктивной биологии растений.

### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. У однодольных наблюдаются повторяющиеся паттерны строения и развития цветка и соцветия, не связанные с систематическим положением растений. Максимальное разнообразие наблюдается у представителей базальных для порядков семейств.
2. Признаки, определяющие разнообразие строения и развития цветка и соцветия у однодольных, не сочетаются произвольно, существуют предпочитаемые и запрещенные комбинации признаков.
3. Наличие морфогенетических корреляций и запретов позволяет до некоторой степени предсказать характер развития цветка и соцветия по их дефинитивной структуре.

**Личный вклад соискателя.** Все результаты, представленные в работе, получены непосредственно соискателем или при его непосредственном участии в период с 2005 по 2022 г. Автору принадлежит выбор и обоснование темы, разработка задач и методов исследования, непосредственная подготовка и анализ материала, обобщение и изложение полученных результатов. Все описания и иллюстрации в диссертации являются оригинальными или взяты в переработанном виде из работ, написанных автором (лично или в соавторстве).

**Степень достоверности и апробация результатов диссертации.** Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных данных. Результаты исследований были представлены на многочисленных научных мероприятиях – конференциях, съездах, совещаниях и симпозиумах – включая международные, а также опубликованы впоследствии в трудах конференций, симпозиумов, совещаний, в виде полноразмерных рецензируемых статей. Материалы диссертации в виде устных докладов (перечислены только те конференции,

где автор участвовал лично) доложены на: Юбилейной научной конференции «Николай Константинович Кольцов и биология XXI века (Москва, 2022), IX Международной научной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2020» (Борок, 2020); Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновации и традиции в современной ботанике», посвященной 150-летию со дня рождения академика В.Л. Комарова (48-е Комаровские чтения) (Санкт-Петербург, 2019); XVIII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2019); II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) (Москва, 2018); 6th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons (Натал, Бразилия, 2018); Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники ТвГУ «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н.Тихомирова (Москва, 2017); II Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной памяти профессора А.П. Меликяна «Карпология и репродуктивная биология высших растений» (Москва, 2014); Euro Evo Devo Conference (Лиссабон, Португалия, 2012); всероссийской конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия» (Москва, 2012); Международной научной конференции, посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012); Early events in monocot evolution (Лондон, Великобритания, 2010); XII Московском совещании по филогении растений (Москва, 2010); The Fourth International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons & The Fifth International Symposium on Grass Systematics and Evolution (Копенгаген, Дания, 2008); Конференции по систематике и морфологии растений, посвященной 300-летию Карла Линнея (Москва, 2007); XVII International Botanical Congress (Вена, Австрия, 2005).

**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Работа выполнялась в соответствии с НИР кафедры высших растений биологического факультета МГУ «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении и таксономии; проблемы экологии города и устойчивого развития» и «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития». Работа поддержана грантами РНФ 21-74-10006 «Разнообразие, биология и эволюция



гетеротрофных растений в свете морфологических и геномных данных», РНФ 19-14-00055 и РНФ 21-74-10006П «Репродуктивная биология, сравнительная морфология, развитие цветка и структурная эволюция однодольных растений», РНФ 14-14-00250 «Эволюционная морфология и репродуктивная биология критических групп однодольных растений», РФФИ 19-54-54007 «Флористическое своеобразие северо-западного Вьетнама в свете видового разнообразия, таксономии и экологии растений», РФФИ 18-04-00797 «Эволюционная морфология архаичных групп цветковых растений», РФФИ 14-04-31271 «Эволюция репродуктивных органов у архаичных однодольных растений», РФФИ 12-04-33050 «Структурно-функциональное и морфогенетическое разнообразие цветков покрытосеменных растений», РФФИ 12-04-01070 «Васкулатура репродуктивных органов покрытосеменных растений: разнообразие, связь с процессами морфогенеза и эволюционные преобразования», РФФИ 09-04-01155 «Структурные основы и биологическое значение изменений плана строения цветка в эволюции покрытосеменных растений».

**Публикации.** Всего автором самостоятельно и в соавторстве опубликовано 84 статьи в рецензируемых изданиях, из них в журналах из списка ВАК – 10, в зарубежных журналах из списка ВАК (Scopus, WoS) – 76, в журналах WoS – 58 (из них 40 в высокорейтинговых зарубежных журналах Q1), статей в сборниках – 12. Непосредственно по теме диссертации опубликовано 28 статей, из них 17 в журналах Web of Science.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 11 глав, выводов, списка литературы из 378 наименований. Текст изложен на 316 страницах и содержит 112 рисунков и 1 таблицу.

**Благодарности.** Автор благодарен всем, кто так или иначе помог в выполнении работы. Огромная благодарность коллегам, оказавшим помощь в сборе материала. Выражаю глубокую признательность моим соавторам и особенно Д.Д. Соколову, В.В. Чубу, М.С. Нуралиеву и P.J. Rudall за многолетнее сотрудничество и возможность в любой момент обсудить положения работы, и А.С. Зернову за полезное обсуждение и ценные замечания по тексту диссертации. Я глубоко благодарна моему научному консультанту – А.К. Тимонину, который много способствовал и стимулировал автора к завершению работы, оказывая всемерную поддержку. Мне особенно приятно выразить благодарность всему коллективу Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ, так как без их содействия данная работа не была бы возможна.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### Паттерны строения цветка и их эволюционные взаимоотношения

Цветок – ключевое эволюционное приобретение покрытосеменных. Типичный цветок состоит, если перечислять от периферии к центру, из околоцветника, андроеца и гинецея. Впрочем, некоторые части могут отсутствовать. По характеру расположения органов (филлотаксису) цветки делят на спиральные, циклические и гемициклические (спироциклические и циклоспиральные). Растений с гемициклическими цветками очень мало (Endress, 1987, 1990, 2006, 2011; Endress, Doyle, 2007; Leins, Erbar, 2010; Sauquet et al., 2017; Sokoloff et al., 2018). Ранее в литературе было принято противопоставлять циклические и спиральные цветки. Так, спиральные цветки, как правило, полимерные, имеют большое и нестрогое закрепленное число органов. Циклические цветки обычно олигомерные, со строго фиксированным числом кругов и числом органов в круге (Endress, 1987, 1999, 2008; Leins, Erbar, 2010). Но главное различие все же не в числе органов, а в особенностях филлотаксиса. Переключение между типами филлотаксиса осуществляется у растений достаточно легко (Endress, 1987, 1990, 2006; Endress, Doyle, 2007, 2009; Leins, Erbar, 2010; Ronse De Craene, Soltis, Soltis, 2003; Zagórska-Marek, 1994; Zagórska-Marek, Szpak, 2008), и, если не рассматривать случаи комплексной полиандрии, зависит от числа органов в цветке. Оба типа филлотаксиса обеспечивают наиболее оптимальную для разного числа органов упаковку органов в бутоне (Endress, 1987). Считают, что большее число органов оптимальнее и проще исходя из геометрических закономерностей разместить по спирали, меньшее – чередующимися кругами (Хохряков, 1974; Endress, Doyle, 2007; Endress, 2006, 2011). Выбор типа филлотаксиса регулируется исходя из отношения размера флоральной меристемы к размеру продуцируемых ей примордиев – чем больше это отношение, тем выше вероятность того, что органы будут располагаться по спирали.

Расположение органов накладывает некоторые ограничения на возможности синорганизации в спиральных цветках – они редко бывают зигоморфными и сросшимися органами. Видимо, поэтому цветки со спиральным филлотаксисом относительно мало распространены, они встречаются у базальных покрытосеменных, магнолиид и ранункулид (Endress, Doyle, 2009, 2015; Ronse De Craene, Soltis, Soltis, 2003; Sauquet et al., 2017).

Циклические цветки более разнообразны в паттернах строения, так как расположение органов на одном уровне и на одном радиусе предоставляет возможность для их срастания (Endress, 1987, 1990, 2011; Ronse De Craene, Soltis, Soltis, 2003, Leins, Erbar, 2010). Циклические цветки принципиально олигомерные – число кругов редко

превышает 5, а число органов в круге – 7. Околоцветник в циклических цветках обычно двукруговой. Так, типичный тримерный цветок однодольного растения состоит из 5 кругов органов – по два круга листочков околоцветника и тычинок и один круг плодолистиков. Полимерные циклические цветки (мерность и число кругов варьируют относительно независимо!) встречаются реже, и полимерность чаще затрагивает андроцею и гинецею (Endress, 2011; Ronse De Craene, 2016). Упорядоченное расположение органов в циклических цветках может сменяться на нерегулярное при очень маленьком размере органа относительно размера цветка (Endress, 2006, 2011), особенно часто это происходит в цветках с полимерным андроцеем и/или гинецеем, околоцветник в циклических цветках с чертами полимерности, если присутствует, чаще олигомерный.

Ко второй половине 20 века в литературе сложились следующие несколько точек зрения об эволюции цветка. Большинство авторов, например А.Л. Тахтаджян (1966, 1970, 1980, 1987), А. Cronquist (1981, 1988), А. Имс (1964), исходя из эвантовой гипотезы происхождения цветка, предполагают, что цветки исходного примитивного типа были крупными, полимерными с многочисленными свободными, расположенными по спирали на выпуклом удлинённом цветоложе органами, простым околоцветником. Цветки подобного строения можно наблюдать у ныне живущих *Nymphaeales*, *Magnoliales* и родственных порядков, которые и были помещены в основание системы. При этом весь комплекс примитивных признаков не наблюдается ни у одного современного представителя. Наличие признаков продвинутости у примитивных таксонов рассматривают как проявление гетеробатмии. Эволюция цветка, согласно представлениям вышеперечисленных авторов, направлена к уменьшению и стабилизации числа органов, переходу от полимерных спиральных цветков к олигомерным циклическим с двойным околоцветником (см. также Endress, 1987, 1990).

В рамках данных представлений исходным признают апокарпный гинецей, состоящий из кондупликатных плодолистиков на ножке, с многочисленными семязпочками (и часто диффузной плацентацией) и низбегающим рыльцем. Асцидиатные плодолистики появились позже путем конгенитального зарастания нижней части брюшного шва в кондупликатном плодолистике, рыльце у них верхушечное, а число семязпочек уменьшено до 1.

Высказывания против примитивности кондупликатного плодолистика у покрытосеменных появляются во второй половине 20 века (Gottsberger, 1974; Guédès, Schmid, 1978; Leinfellner, 1951, 1969; van Heel, 1981, 1983). W. van Heel (1981, 1983)

исследовал значительное число признаваемых архаичными родов как двудольных, так и однодольных растений с апокарпным гинецеем. У большинства этих растений плодолистики закладываются кольцевым примордием и в зрелом состоянии имеют более или менее выраженную асцидиатную зону. Ножка у плодолистика развивается только при наличии асцидиатной зоны. Основываясь на данных по развитию, W. van Heel сделал вывод, что целиком пликатные плодолистики очень редки и эволюционно произошли от асцидиатных путем полной редукции брюшной стенки в асцидиатной зоне. P. Endress в многочисленных работах также поддерживает исходность асцидиатного типа плодолистика (например, Endress, 2011, 2019; Endress, Doyle, 2015). Асцидиатные плодолистики изначально небольшие, с единственной семяпочкой, прикрепленной в поперечной зоне, т.е. на брюшной стороне на границе асцидиатной и пликатной зон. Согласно сторонникам «асцидиатной гипотезы», можно предположить, что пликатная зона появилась в связи с необходимостью разместить большее число семяпочек. Искривление устья плодолистика над семяпочкой позволило получить свободные «посадочные места» для дополнительных семяпочек. Для того, чтобы закрыть плодолистик на брюшной стороне, появилось постгенитальное срастание. Постгенитальное срастание – очень необычный процесс, связанный с дедифференциацией и редифференциацией контактирующих эпидерм, оно известно только у покрытосеменных растений и чаще всего связано с зарастанием брюшного шва или срастанием между плодолистиками в пликатной зоне (Endress, 2006, 2019; Verbeke, 1992). Варьируя длину асцидиатной и пликатной зон вплоть до полного отсутствия одной из них, можно получить все разнообразие плодолистиков.

Беспрецедентную попытку разобраться с двумя контрастными паттернами строения цветка (полимерные цветки с апокарпным гинецеем и олигомерные с ценокарпным) предпринял А.П. Хохряков (1974). По его мнению, эти паттерны не связаны эволюционными взаимоотношениями, а представляют собой проявление пространственной закономерности – закона компенсации, по которому что-либо целое можно разделить на большое число мелких или небольшое число крупных частей. Из рассуждений А.П. Хохрякова вытекает, что цветок может состоять из большого числа небольших либо небольшого числа крупных органов. Небольшое число органов выгоднее поместить в один круг, при этом расположение их на одном уровне предоставляет возможность для их срастания. Для размещения большого числа органов им не хватает места в одном круге, и они располагаются на вытянутом цветоложе, при этом их круговое расположение сбивается и переходит к спиральному. Продолжая следовать закону компенсации, получаем, что в маленьком плодолистике есть место для одной, но большой

семяпочки, в то время как в крупном плодолистике можно разместить много семяпочек, но мелких. При этом чем больше полость плодолистика и меньше размер семяпочки, тем бóльшую поверхность занимают плаценты. В крайнем варианте плацентация ламинально-диффузная. Небольшое и определенное число органов легче закрепляется генетически, чем большое, поэтому все отклонения от типичного числа органов в олигомерных цветках следует считать тератами. В полимерных цветках число органов у конкретного экземпляра растения определяется нормой реакции и зависит от условий произрастания. По А.П. Хохрякову, ни у одного растения в силу закона компенсации не наблюдается весь комплекс считающихся примитивными признаков (половина признаков будут продвинутыми, половина – примитивными), никакие признаки цветка нельзя считать консервативными. Впрочем, в построениях А.П. Хохрякова можно усмотреть, что циклические цветки представляют собой исходный тип, а спиральные появляются как ответ на увеличение числа органов.

Самые последние достижения в реконструкции цветка предкового типа, основанные на применении компьютерных методов анализа распределения признаков цветка на молекулярно-филогенетических деревьях, предполагают, что исходные для покрытосеменных цветки были обоеполыми, актиноморфными, со свободными и относительно многочисленными органами, простым околоцветником, апокарпным гинецеем из асцидиатных плодолистиков, а главное – что все органы располагались тримерными кругами (Endress, Doyle, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017; Sokoloff et al., 2018).

### **Гипотезы о происхождении и эволюции цветка и их применение для однодольных растений**

Большая часть авторов рассматривают покрытосеменные в целом, распространяя на однодольные растения те же общие закономерности, что характерны для покрытосеменных в целом.

Исходя из представлений о примитивности полимерного спирального цветка с апокарпным гинецеем, А.Л. Тахтаджян (Тахтаджян, 1966, 1987; Takhtajan, 2009), А. Имс (1964) и А. Cronquist (1981, 1988) полагают наиболее примитивными среди однодольных цветки представителей алисматид, так как именно в этой группе широко представлены формы с частично спиральным (по мнению этих авторов) расположением элементов цветка, полимерным андроцеем и апокарпным полимерным гинецеем. У многих алисматид плодолистике целиком пликатные (хотя в этом случае без ножек) и с ламинально-диффузной плацентацией. Само строение цветка у алисматид зачастую сильно отличается от такового у более продвинутых групп. Так, среди алисматид очень мало

представителей с характерным для однодольных тримерным пентациклическим цветком и с синкарпным гинецеем, часто встречаются представители с многочисленными тычинками и/или плодолистиками, мерность и число кругов в цветке варьируют как в большую, так и в меньшую сторону (Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). И A. Cronquist (1981), и А.Л. Тахтаджян (1966, 1987) помещают подкласс Alismatidae в основание системы однодольных, однако А.Л. Тахтаджян признает, что алисматиды представляют собой скорее боковую ветвь эволюции однодольных.

R. Kaul (1976) на примере алисматид, опираясь на особенности васкулатуры, высказал сомнения в том, что пликатные плодолистики с ламинально-диффузной плацентацией были исходны для однодольных. Сама интерпретация плодолистиков некоторых алисматид как целиком пликатных может быть поставлена под сомнение (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Дело в том, что при основании «пликатные» плодолистики, например, у *Butomus*, *Limnocharis*, многих *Aponogeton*, объединены друг с другом и равновероятны по крайней мере три интерпретации базального участка гинецея – 1) плодолистики действительно целиком пликатные, расположены на выпуклом цветоложе, 2) плодолистики с асцидиатной зоной, расположены на выпуклом цветоложе и 3) основание гинецея представлено синасцидиатной зоной (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Полимерные цветки алисматид считали спиральными или частично спиральными лишь на основании большого числа органов в них, однако данные по морфогенезу таких цветков не подтвердили спирального расположения органов (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Iwamoto et al., 2018; Kaul, 1967, 1969; Sattler, Singh, 1973, 1978; Singh, Sattler, 1972, 1973, 1974, 1977; van Heel, 1988). Напротив, цветки алисматид исключительно циклические, со сложным порядком заложения и расположения тычинок и плодолистиков, что свидетельствует о глубокой специализации полимерных цветков в этой группе однодольных. В зрелом гинецее плодолистики, если их не более 6, могут быть свободными, объединенными через вырост цветоложа или срастаться как пост-, так и конгенитально с образованием ценокарпного гинецея, более многочисленные плодолистики свободны (Eber, 1934; Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Iwamoto et al., 2018; Kaul, 1967, 1969; Sattler, Singh, 1973, 1978; Singh, Sattler, 1972, 1973, 1974, 1977; van Heel, 1988, Posluszny, Charlton, 1993).

Что касается работ, посвященных однодольным в целом, то практически единственной крупной и относительно современной сводкой по эволюции цветка именно в этой группе растений остается монография Р. Дальгрена с соавторами (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985). Авторы полагают, что общие принципы эволюции цветка могут быть

неодинаковы в разных группах покрытосеменных. Поэтому редуционные тенденции в эволюции цветка, столь характерные для двудольных, не обязательно должны наблюдаться у однодольных. Формы с полимерными андроцеями и гинецеями у однодольных не являются предковыми, они появились вторично и независимо в разных группах (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985). Исходным же для однодольных типом следует признать тримерные цветки с небольшим числом частей, возможно даже со сросшимися листочками околоцветника и нижней завязью. Эволюция однодольных в целом была направлена на стабилизацию общего для группы тримерного пентациклического плана строения цветка. Отклонения от этого плана строения, как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения числа органов, у однодольных вторичны.

Р.К. Endress (1995) также признает тримерные пентациклические цветки исходными для однодольных, а отклонения как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения – производными. Автор отмечает, что цветки типичного тримерного пентациклического строения известны во всех группах однодольных, однако в определенных группах этот базовый для однодольных план строения цветка достаточно стабилен и характерен почти для всех представителей данной группы, в других – отклонения от общего плана строения часты и разнообразны. Редукция в цветках однодольных в силу тесной секторальной ассоциации органов часто приводит к тому, что исчезают не только круги органов, но и целые секторы цветка. Детально увеличение мерности цветка, полимеризацию андроцея и гинецея Р.К. Endress на примере однодольных не обсуждает, но его представления об увеличении мерности и числа кругов в исходно олигомерных цветках представлены в других его работах (например, Endress, 1994). Для изучения эволюции гинецея Р.К. Endress предлагает воспользоваться процедурами картирования признаков на молекулярно-филогенетических деревьях (Endress, Doyle, 2009, 2015). Полученные результаты позволяют признать, что исходным для однодольных был гинецей с конгенитально сросшимися плодолистиками (эусинкарпный).

Для целей кодирования признаков Р.К. Endress предлагает выделять асцидиатные, промежуточно асцидиатные и пликатные плодолистики. К асцидиатным в данной классификации относят плодолистики без пликатной зоны, к промежуточно асцидиатным – с фертильной асцидиатной и стерильной пликатной зонами, к пликатным – плодолистики с фертильной пликатной зоной вне зависимости от наличия асцидиатной зоны. У однодольных преобладает третий тип, но не понятно, каковы его взаимоотношения с другими типами плодолистиков и какой из типов был исходным для однодольных. Следует отметить, что предложенный автором вариант кодирования не

совсем удачен и вводит в заблуждение. На наш взгляд, правильнее было бы рассматривать два признака – наличие/отсутствие у плодолистика асцидиатной зоны и прикрепление семязачек в асцидиатной/пликатной зоне.

В самой последней работе по установлению цветка предкового типа (Sauquet et al., 2017) с помощью вероятностных подходов к изучению эволюции морфологических признаков удалось показать, что тримерные пентациклические цветки исходны для однодольных, но нет ясного представления о строении гинецея предкового типа, особенно это касается строения и эволюции самих плодолистиков.

### **Основные закономерности и паттерны морфогенеза цветка**

Растения – организмы с модульной организацией. В цветках удобно выделить модули, соответствующие органам – элементы околоцветника, тычинки, плодолистки. Растения в силу модульной организации не имеют такой интеграции частей, какая характерна для унитарных организмов. Тем не менее, цветки демонстрируют более высокую степень синорганизации и взаимодействия органов, чем в вегетативной сфере. Особенно ярко синорганизация проявляется в цветках, где имеется срастание между органами (Endress, 2006). Особенности морфогенеза вносят еще один, скрытый пласт в структурное разнообразие цветков.

В морфогенезе растений, в частности цветков, обычно выделяют три составляющие – разметка меристемы, появление в определенной последовательности примордиев в заранее размеченных сайтах и развитие примордиев в тот или иной орган (Лутова, 2015; Чуб, 2010; Chickarmane et al., 2012; Gaillochet, Daum, Lohmann, 2015; Erbar, 2010; Heisler et al., 2005; Shi, Vernoux, 2019). С точки зрения генетики развития наиболее изученной и понятной является третья составляющая. Для цветков развитие примордиев в органы определенного типа хорошо объясняется ABCDE-моделью (Bowman, Smyth, Meyerowitz, 2012; Irish, 2017; Kramer, Hall, 2005; Litt, Kramer, 2010). Регуляция пространственного расположения органов, возможно, определяемая разметкой (препаттернингом) меристем, и обеспечение нужной формы и размера органов – не такие понятные процессы (см. Wolpert, 1971, 2016). Гены, отвечающие за реализацию того или иного плана строения цветка по числу и взаимному расположению органов или даже типу филлотаксиса на вегетативных побегах и в области соцветий, не известны. Были предложены многочисленные модели, объясняющие закономерности пространственного расположения органов растений, включающие как чисто физические, так и физиологические механизмы (поля ингибирования), заставляющие органы расположиться определенным образом друг



относительно друга (см. обзоры Чуб, 2010; Buzgo et al., 2004; Ronse De Craene, 2018; Bull–Hereñu et al, 2022).

Морфогенез цветка – это в первую очередь, последовательность заложения его органов. При спиральном типе филлотаксиса и неопределенном числе органов каждого типа пластохроны между заложением всех органов одинаковы. В молодом цветке, на стадии появления примордиев, нельзя определить границы между категориями органов – околоцветником, андроцеом и гинецеом – так как все примордии выглядят одинаково. В цветках с циклическим филлотаксисом пластохроны между заложением органов одного круга отсутствуют или короче, чем между заложением соседних кругов (Endress, 1987, 1990; Endress, Doyle, 2007).

Исходя из того, что цветок представляет собой часть модульного организма, растущего за счет активности апикальных меристем, логично предположить, что порядок заложения органов в типичном цветке такой – сначала закладываются элементы околоцветника, затем андроцея и в последнюю очередь – гинецея. Взаимное расположение этих органов очень консервативно. Например, околоцветник не только не способен изменить свое положение по периферии цветка, но и в случаях двукругового околоцветника круги не могут поменяться местами: у растений с двойным околоцветником лепестки никогда не располагаются снаружи от чашелистиков. Соответственно, на флоральной меристеме в акропетальной (центрипетальной) последовательности появятся примордии элементов околоцветника, затем – тычинок и плодолистиков (Endress, 2006, 2011; Erbar, 2010; Rudall, 2011). В литературе можно встретить многочисленные примеры отклонения от типичной акропетальной последовательности заложения органов в цветках (например, Erbar, 2010). Отклонения от базового акропетального паттерна морфогенеза цветка систематизированы в обзорах П. Рудалл (Rudall, 2010, 2011). К сожалению, автор не разделяет задержку заложения органов от задержки развития. В последнем случае акропетальный порядок заложения органов не нарушен. Например, лепестки закладываются после чашелистиков и перед тычинками, но остаются маленькими до поздних стадий развития цветка. Базипетальное развитие органов в цветках связывают с тем, что цветки обладают закрытым ростом и что флоральная меристема закладывает органы несколько иначе, чем продуцирующая листовые примордии апикальная меристема побега (Barton, 2010; Chandler, 2012; Claßen-Bockhoff, 2016; Irish, 2010; Kwiatkowska, 2008). Флоральная меристема перед началом заложения органов относительно крупная, терминация роста происходит еще до того, как появятся все примордии органов (Claßen-Bockhoff, 2016; Denay et al., 2017; Kwiatkowska, 2008; Landau, Asis, Williams, 2015). После терминации роста по мере появления

примордиев размер флоральной меристемы не увеличивается или увеличивается незначительно – она вся расходуется на заложение органов. Закрытый рост и заложение органов уже после того, как флоральная меристема достигла своего окончательного размера, предоставляют в конечном счете возможность отойти от строго акропетального заложения органов (Claßen-Bockhoff, 2016). Надо сказать, что полностью базипетального порядка заложения органов в цветках до сих пор не отмечено. Все эти рассуждения касаются в первую очередь циклических цветков. В спиральных цветках отклонения от акропетального заложения органов, по-видимому, невозможны в силу геометрических закономерностей. Терминация флоральной меристемы, по-видимому, происходит здесь поздно, особенно в крупных цветках (Endress, 1987; 1990, 2011; Endress, Doyle 2007; Leins, Erbar, 2010; Sokoloff et al., 2018). Собственно, этим и объясняется как полимерность спиральных цветков, так и неопределенное число органов в них, разновозрастность органов и расположение каждого органа на своем уровне «обеспечивают» морфогенетический запрет на срастания в спиральных цветках (Ремизова, 2019; Sokoloff et al., 2018).

Среди однодольных элементы базипетального заложения органов отмечены как в олигомерных, так и в полимерных цветках у не связанных близким родством таксонов (Rudall, 2010, 2011).

Причины перехода к базипетальному заложению органов могут быть двоякого рода. Они рассмотрены большей частью для высших двудольных. Во-первых, в олигомерных цветках органы, подвергающиеся редукции, закладываются позже и часто в неопределенном числе. В первую очередь такими органами являются элементы околоцветника (Endress, 2008). Например, у многих астерид чашечка закладывается позже венчика. Позднее заложение щетинок околоцветника у *Syringaceae* полностью вписывается в эту концепцию (Sattler, 1973; Vrijdaghs et al., 2006). Во-вторых, базипетальное заложение органов может быть связано с эволюционным увеличением числа тычинок, но не элементов околоцветника и плодолистиков (Decraene, Smets, 1992).

В некоторых работах по развитию цветка у *Iridaceae* авторы считают, что внутренние листочки околоцветника закладываются позднее тычинок (Bergmans et al., 1993; Fukai, Goi, 1998; Pande, Singh, 1981). У *Iridaceae* редуцирован внутренний круг околоцветника. Развитие цветка отличается большим своеобразием – три оставшиеся тычинки закладываются общими примордиями с наружными листочками околоцветника. Развитие цветка у представителей этого семейства выглядит так – сначала формируются общие примордии наружных листочков околоцветника и тычинок (они округлые, без

перетяжки), одновременно с разделением общих примордиев на примордий тычинки и листочка околоцветника между примордиями наружных листочков околоцветника появляются меристематические валики, на которых очень скоро появляются верхушки внутренних листочков околоцветника.

Один из наиболее распространенных паттернов базипетального развития у высших двудольных – базипетальное развитие тычинок в цветках с комплексной полиандрией и заложение части тычинок после заложения гинецея в цветках с простой полиандрией (Ремизова, 2019). Комплексная полиандрия с хорошо выраженными первичными примордиями для однодольных не характерна. Базипетальное развитие андроцея чередующимися кругами можно наблюдать только у *Limnocharis* и *Hydrocleis* (Alismataceae). У *Limnocharis* часть тычинок первого круга закладываются тремя группами по три тычинки, часть авторов считают, что заложение происходит на первичных примордиях, другие авторы это не подтверждают (Kaul, 1967; Sattler, Singh, 1977; Wilder, 1974). После формирования первого круга андроцея закладываются плодолисточки, а после них – базипетально все остальные круги тычинок (их 2-3), т.е. часть тычинок закладываются после гинецея. У *Hydrocleis* первичных примордиев нет (Charlton, Ahmed, 1973; Kaul, 1968; Sattler, Singh, 1973). Таким образом, у этих родов простая полиандрия сочетается с базипетальным заложением тычинок, подобное сочетание признаков у высших двудольных отсутствует.

Более сложный для интерпретации случай представляют пальмы (Arecaceae) с многочисленными тычинками в мужских цветках. У полиандричных пальм тычинки закладываются акропетально кругами или группами в виде дуг и секторов (Uhl, Dransfield, 1984; Uhl, Moore, 1977, 1980; Uhl et al., 1988). При заложении тычинок группами сначала появляются группы напротив внешних элементов околоцветника, затем – напротив внутренних. Если тычинки закладываются секторами, то внутри сектора они появляются акропетально, располагаясь без видимого порядка. В самых полиандричных цветках все многочисленные неупорядоченно расположенные тычинки закладываются одновременно, но примордии крупнее ближе к центру цветка и тычинки, расположенные по периферии цветка, запаздывают в развитии. Эти особенности были приняты за базипетальное развитие, но различие в размерах примордиев и относительная скорость развития не всегда однозначно свидетельствуют о порядке заложения органов.

Уникальный для покрытосеменных случай базипетального развития гинецея можно обнаружить только в инвертированных цветках *Lacandonia* и *Triuris*, которые представляют собой самый интересный случай как отклонения от типичного для покрытосеменных плана строения цветка, так и от акропетального заложения органов

(Ambrose et al., 2006; Espinosa-Matías et al., 2012; Rudall, 2008; Rudall, Alves, Sajo, 2016). Сначала закладывается околоцветник, затем в центре цветка появляются тычинки, после них базипетально на первичных примордиях появляются примордии плодолистиков. Для триурисовых, единственных из покрытосеменных, характерна комплексная полигиния. У Triuridaceae с однополыми цветками базипетальный характер заложения плодолистиков наблюдается только у *Triuris* (Ambrose et al., 2006), у остальных изученных родов все плодолистики закладываются одновременно на общем складчатом примордии или кругами в акропетальной последовательности (Rudall, 2008). Своеобразие обоеполых цветков *Lacandonia* связано с тем, что цветки Triuridaceae исходно были однополыми, обоеполые цветки в семействе вторичны – андроцей и гинецей поменялись местами при переходе к обоеполному цветку (см. Rudall, Alves, Sajo, 2016).

Яркая особенность морфогенеза цветка однодольных – наличие общих примордиев (Endress, 1995), благодаря чему одновременно закладываются разноименные органы, расположенные на одном радиусе или одном секторе флоральной меристемы. Обычно общие примордии проявляются при заложении внутренних элементов околоцветника и тычинок, они бывают двух типов – 1) PA(= perigonium + androeceum)-примордии листочка простого околоцветника и тычинки и 2) CA(=corolla+androeceum)-примордии лепестка и тычинки в цветках с двойным околоцветником (Endress, 1995). Р. Endress связывает наличие общих примордиев с тесной секторальной ассоциацией органов, которая наиболее сильно проявляется как раз в тримерных цветках и не только у однодольных растений. Одним из проявлений этой предрасположенности является и образование общих примордиев. Согласно Р. Endress (1995), общие примордии в свою очередь «способствуют» конгенитальному срастанию развивающихся из них органов. Однако он тут же отмечает, что 1) конгенитальное срастание органов возможно и без образования общего примордия и 2) наличие общего примордия не означает непременно дальнейшего срастания органов. Р. Endress заметил, что после заложения общими примордиями внутренних элементов околоцветника и андроцея места на флоральной меристеме почти не остается, и нужно некоторое время, чтобы восстановить объем для заложения гинецея. Интересный, но пока не объяснимый факт, – крупные, вытянутые радиально общие примордии располагаются на плоском или слегка вогнутом цветоложе (Endress, 1995), заметим, что с будущим положением завязи это никак не связано.

Понятием «общий примордий» в литературе по морфогенезу цветка пользуются очень часто, но внятного определения термина до сих пор не было предложено. Термином «общий примордий» широко пользуется R. Sattler, который, вероятно, и ввел его в

научный обиход (Sattler, 1967; Sattler, 1973), но применяет он его крайне непоследовательно. При описании морфогенеза цветка Р. Саттлер предлагает отказаться от «интерпретативных» терминов, заменив их «описательными» (Sattler, 1973). По Р. Саттлеру органы надо описывать как закладывающиеся одновременно/неодновременно, центрипетально/центрифугально, как расположенные на одном радиусе или уровне, свободные или постгенитально сросшиеся. Термин «общий примордий» появляется безо всякого объяснения при описании развития цветка для однодольных растений, хотя такие же картины заложения органов у двудольных Р. Саттлер как общие примордии не признает, но признают другие авторы, причем у тех же объектов (например, Decraene, Clinckemaiillie, Smets, 1993; Leins, Erbar, 2010). Да и в пределах самих однодольных общие примордии у *Allium* Р. Саттлер принимает безоговорочно, а у *Ruscus* – допускает двойную интерпретацию – общий примордий или два отдельных примордия, под которыми начинается зональный рост (Sattler, 1973). Далее, у *Alisma* есть общие примордии, из которых развивается лепесток и две тычинки, а у *Butomus* – нет, хотя наблюдаемые картины развития очень сходны. Таким образом, «общий примордий» оказывается не менее «интерпретативным» термином, чем конгенитальное срастание, против которого Р. Саттлер выступает особенно активно (Sattler, 1978).

Феномен общих примордиев не очень понятен в морфогенетическом и эволюционном контексте (Endress, 1995).

Необходимо отметить, что выявление общих примордиев на практике иногда затруднительно. Так, для петалоидных алисматид обычно указывают наличие СА-примордиев, которыми закладываются лепесток и пара тычинок (у *Butomus* этих тычинок 3), эти сведения уже прочно утвердились (Charlton, 1991, 2004; Charlton, Ahmed, 1973; Sattler, Singh, 1978; Singh, Sattler, 1973, 1977). Вместе с тем тот факт, что СА-примордии у петалоидных алисматид представляют собой скорее «временное», а не «пространственное» явление, признали даже те исследователи, которые этот термин активно применяют (Posluszny, Charlton, 1993; Posluszny et al., 2000). Строго говоря, собственно общих примордиев в привычном понимании термина у этих растений нет, но есть группы органов, закладывающихся одновременно. Такая ситуация сложилась из-за того, что большая часть работ, в которых постулируется наличие СА-примордиев у алисматид, выполнены с использованием эпииллюминационной микроскопии. Разрешающая способность этой методики гораздо ниже, чем у сканирующего электронного микроскопа. При использовании СЭМ отсутствие общих примордиев становится очевидным (Ronse De Craene, 2018).

Многие особенности морфогенеза цветка могут быть объяснены непосредственно конфигураций пространства и давлением, которые создают структуры, окружающие развивающийся цветок (Bull–Hereñu et al., 2022; Endress, 2008; Ronse De Craene, 2018). Так, например, зигоморфные цветки не могут быть терминальными, так как билатеральная симметрия в них во многом определяется физическим и физиологическим воздействием оси соцветия и кроющего листа, создающими градиент в медианной плоскости. Р.К. Endress (1995) показал, что у однодольных флоральные примордии могут быть 1) полисимметричными округлыми, 2) моносимметричными и 3) асимметричными. В первом случае органы в пределах кругов закладываются одновременно. Во втором случае флоральные примордии обычно вытянуты трансверзально, а заложение органов асинхронное – сначала закладываются трансверзальные абаксиальные элементы цветка, затем – медианные абаксиальные. Если органы в пределах круга закладываются одновременно, то медианные абаксиальные элементы задерживаются в своем развитии и в зрелом цветке могут иметь меньшие размеры. Асимметричные флоральные примордии характерны для растений с цимозными соцветиями, где к асимметрии флоральной меристемы приводит конфигурация пространства, доступного для заложения цветка. В этом случае органы закладываются по спирали. Тип симметрии, характерный для флорального примордия, и порядок заложения органов не обязательно приводят к соответствующему типу симметрии зрелого цветка. Как правило, у однодольных зрелые цветки актиноморфные. Однако у растений с моносимметричной флоральной меристемой задержка в развитии абаксиальных органов является предпосылкой к образованию зигоморфных цветков (Endress, 1995).

К сожалению, на строение соцветия при изучении цветка не обращают достаточного внимания. Зачастую исследования в области закономерностей устройства соцветий и цветков не пересекаются в одном исследовании. Соцветия и цветки представляют собой, конечно, разные иерархические уровни строения растения, но не пересекаются они только в областях интересов, предпочитаемых конкретными учеными. В работах по морфогенезу цветка далеко не всегда учитывают наличие кроющего листа и прицветничков. Между тем, филломы соцветия, особенно прицветнички, принято считать «началом координат» для заложения органов цветка, в первую очередь элементов околоцветника (Чуб, 2010; Choob, 2002, 2022). Так, у высших двудольных чашелистики закладываются по спирали  $2/5$ , начало которой могут задавать прицветнички (Endress, 1996; Leins, Erbar, 2010). К сожалению, подобного рода обобщения для однодольных неизвестны. П. Эндресс (Endress, 1995) разнообразие паттернов морфогенеза цветка однодольных (а это самая подробная работа в этой области) связывает с геометрическими

характеристиками пространства, в котором оказывается развивающийся цветок. При этом он совершенно не учитывает, за счет каких собственно структур эта геометрия образуется.

### **Септальные нектарники, их типы и эволюционные взаимоотношения**

Септальные нектарники – признак, который во многом определяет строение гинецея и его эволюцию у однодольных (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Принято считать, что септальные нектарники встречаются исключительно у однодольных и не известны у других групп покрытосеменных растений (Rudall, 2002; Schmid, 1988; Smets et al., 2000). Важнейшая структурная особенность септальных нектарников – их расположение внутри перегородок (септ) между гнездами завязи, тем не менее, септальные нектарники в современном понимании термина есть и у растений с апокарпным гинецеем (Smets et al., 2000). Обычно септальные нектарники представляют собой три отдельные, вытянутые продольно полости, открывающиеся на верхушке завязи или возле ее основания тремя же отверстиями (Daumann, 1970; Hartl, Severin; 1981; Smets, Cresens, 1988; Smets et al., 2000; Schmid, 1985; van Heel, 1988). У некоторых растений в центре завязи может образовываться одна крупная трехлучевая полость, которая при приближении к столбику постепенно разделяется на три отдельных канала. Такой тип септального нектарника, как правило, ассоциирован с нижней завязью (Daumann, 1970; Hartl, Severin; 1981; Schmid; 1985; Sajo et al., 2004).

В литературе, посвященной нектарникам вообще и септальным нектарникам в частности, обычно указывают наличие их у тех или иных групп растений, обсуждают тип секреторной ткани и состав секрета, выясняют приуроченность уровня отверстий нектарника и консистенцию нектара в связи с тем или иным способом опыления (см. Nicolson, Nepi, Panini, 2007; Schmid, 1988). Довольно обширная литература посвящена вопросу, считать ли септальные нектарники органами (см., например, Lorch, 1978; Schmid, 1988). О структурных особенностях гинецея, несущего септальные нектарники, упоминают гораздо реже, чаще всего ограничиваясь формой нектарников на поперечном срезе и уровнем, на котором они открываются. Существующие классификации септальных нектарников построены преимущественно по признакам самих нектарников, но часто не учитывают строение гинецея в целом (см. Daumann, 1970; Schmid, 1985, 1988; Nicolson, Nepi, Panini, 2007).

До сих пор наиболее полным оригинальным исследованием о распространении нектарников разных типов у однодольных считают масштабную работу Е. Daumann (1970), который описал строение нектарников у 425 видов из 196 родов однодольных (также были изучены и растения без нектарников). Септальные нектарники по Е. Daumann

(1970) – это разновидность нектарников, ассоциированных с ценокарпным гинецеом. Нектарники при свободных или почти свободных плодолистиках E. Daumann рассматривает отдельно, относя их к «неоформленному» типу. По форме нектарника (точнее форме септальной полости или щели) на продольном срезе, приуроченности к верхней или нижней завязи, наличию у нектарника наружной стенки, уровню отверстий нектарника автор выделяет 22 их разновидности (Lagetype). Дополнительно E. Daumann указывает гистологические особенности строения гинецея в области нектарника, локализацию секретирующих нектар клеток, если они не занимают всю септальную полость. Особенно важным представляется разделение септальных нектарников на наружные (äußeres) и внутренние (inneres). Первые открыты с внешней стороны гинецея (т.е. ничем не отграничены от внешней среды) и развиваются только при верхней завязи, вторые – полностью изолированы от внешней среды, за исключением небольшого отверстия. Некоторые нектарники сочетают признаки обоих типов, тогда в проксимальной части они внутренние, а в дистальной – наружные.

Изначально однодольным, по мнению E. Daumann, были свойственны нектарники, которые занимали всю поверхность свободных плодолистиков. Ближе всего к исходному состоянию нектарники *Limnocharis* (Alismatales, Alismataceae, бывш. Limnocharitaceae). Затем выделяющие нектар клетки «сконцентрировались» на боковых поверхностях плодолистиков, в области будущих септ, как у Alismataceae и некоторых Araceae (*Trachycarpus*). Следующим шагом стала интернализация нектарников и переход к ценокарпному гинецею, в результате чего нектарники оказались внутри септ. Интернализация септальных нектарников по E. Daumann начинается с внутренних стенок завязи и только после этого в эволюции происходит образование наружной стенки нектарника, наружный тип нектарника сменяется на внутренний. Такие отграниченные только изнутри нектарники можно обнаружить, например, у *Tofieldia* (Tofieldiaceae, Alismatales). Интернализация нектарников и образование трех изолированных септальных полостей происходила от основания завязи и постепенно распространилась на всю ее длину. Так возник наиболее распространенный тип септальных нектарников у однодольных – три отдельные полости в перегородках завязи. Этот тип септальных нектарников претерпел усовершенствование путем увеличения секреторной поверхности через образование выпуклостей или складок. В некоторых линиях эволюции септальные полости стали более короткими в продольном направлении (т.е. они не занимают всю длину завязи), смещение происходило в дистальном направлении, ближе к верхушке завязи или наоборот, базипетально, ближе к основанию завязи. В последнем случае происходил вторичный возврат к исходному состоянию.



Согласно E. Daumann (1970), септальные нектарники первоначально развились при верхней завязи. Эволюционный переход к нижней завязи обусловил смещение отверстия нектарников на уровень прикрепления околоцветника. Однако и у некоторых растений с верхней завязью происходило усложнение нектарников таким образом, что образовались специальные отводящие нектар каналы, которые могут открываться при основании гинецея. Эти каналы не имеют секреторной выстилки и предназначены только для оттока нектара.

Отдельное направление эволюции септальных нектарников – объединение трех полостей в единый, слитный трехлучевой нектарник. E. Daumann считает, что это преобразование способствует интенсификации секреторной функции, так как увеличивается секреторная поверхность. Трехлучевые нектарники отграничены снаружи стенкой нижней или полунижней завязи. В целом цепочка эволюционных событий – поверхностные нектарники (начиная с расположенных по всей окружности плодолистика, включая спинки) → септальные наружные нектарники → септальные внутренние нектарники – прослеживается в разных линиях эволюции однодольных. E. Daumann подробно проследил данные преобразования для алисматид, пальм и лилиоидных однодольных. При этом автор считает, что септальные нектарники – общее для однодольных свойство, и нет оснований предполагать независимое их возникновение в разных линиях эволюции. Эволюционная утрата септальных нектарников приводит либо к появлению цветков без нектара, либо выделению нектара в другом месте – андроеце, околоцветнике или даже в области вокруг рыльца, если верхушка гинецея плоская и широкая, как у некоторых *Agaceae*.

Масштабную попытку систематизировать разнообразие септальных нектарников сделал R. Schmid (1985, 1988), который придерживался мнения, что нектарники любого типа не являются органами, а представляют собой секретирующие нектар клетки, расположенные определенным образом. Соответственно он определяет «септальные нектарники» как нектароносные секреторные полости, образующиеся в результате неполного постгенитального срастания между плодолистиками и расположенные на радиусе септ (Schmid, 1988). Такое указание на положение нектарника позволяет локализовать его, даже если собственно септы нет. Септальные нектарники находятся не внутри септ, а между плодолистиками. Септальные нектарники по R. Schmid (1985) могут быть 1) отдельные, тогда в гинецее имеются три отдельные нектароносные полости, по 1 на септу, 2) объединенные, в этом случае в завязи можно увидеть один крупный трехлучевой нектарник, общий для всех плодолистиков и 3) септальные нектарники,

сочетающие признаки первых двух типов. Объединенный септальный нектарник по R. Schmid образуется из-за отсутствия постгенитального срастания плодолистиков в центре гинецея. У двудольных септальных нектарников нет, даже если есть щели, напоминающие открытые с внешней стороны септальные нектарники. Секрция нектара в таких щелях не происходит, и автор не видит причин считать их рудиментарными или «зачаточными» септальными нектарниками.

При описании гинецея с септальными нектарниками автор предлагает также учитывать положение завязи, наличие желобка на наружной поверхности септы в дополнение к септальному нектарнику внутри септы, интернализированность, протяженность в продольном направлении, выявляемость на срезах (это позволяет оценить интенсивность секрции), очертания на поперечном срезе, удаленность от центра завязи и уровень, на котором нектарники открываются. Однако в сравнении со сводкой E. Daumann (1970) выделенные R. Schmid типы далеко не покрывают всего разнообразия септальных нектарников.

Эволюция септальных нектарников, по R. Schmid (1985), была направлена на усиление секрции нектара. Помимо физиологических, цитологических и гистологических преобразований, усилению синтеза нектара способствует увеличение секреторных поверхностей в продольном и радиальном направлениях, а когда эти возможности уже исчерпаны, стенки плодолистиков становятся волнистыми и складчатыми. Исходя из этих положений, слитный трехлучевой нектарник с лабиринтовыми стенками является более продвинутым, чем три отдельные нектарника с гладкими стенками. Кроме увеличения размеров нектарника, интенсификация секрции нектара в некоторых линиях эволюции была достигнута за счет увеличения числа плодолистиков. Также автор рассматривает преобразование, связанное с удвоением числа нектарников внутри существующих септ. Примеров второго рода, к сожалению, не приведено. Кроме того, это противоречит изначальному посылу автора о том, что нектарники не являются органами. Исходной для однодольных R. Schmid (1985) полагает верхнюю завязь с уже интернализированными нектарниками. Переход к нижней завязи позволил обеспечить лучшую защиту и лучшее снабжение нектарников проводящими пучками. По мнению автора, нижняя завязь у однодольных аппендикулярной природы, так как в ее стенке проходит больше проводящих пучков по сравнению с рецептакулярной нижней завязью.

E. Smets и E. Cresens (1998) еще раз обратили внимание на то, что термин «септальные» часто используется и для нектарников, которые не располагаются в септах, т.е. не приурочены к ценокарпному гинецею. Такая ситуация сложилась исторически, поскольку изначально были описаны типичные три отдельные нектарника в септах.

Поэтому и в апокарпном, и в ценокарпном гинецее с септальными нектарниками локализация секреторных поверхностей одинакова – они расположены на боковых поверхностях плодолистика. Кроме того, даже в ценокарпном гинецее секреторные поверхности могут быть расположены не только на боковых, но и на вентральной стороне плодолистика – нектарник в виде трехлучевой полости, формально такой нектарник тоже не совсем «септальный». «Септальные» нектарники в разной степени отграничены от окружающей среды, иногда даже в пределах одного цветка. Чтобы избежать терминологического нонсенса авторы предлагают заменить термин «септальные нектарники» на «гиноплевральные нектарники». Это сразу снимает приуроченность нектарников собственно к септам в завязи и только к боковым поверхностям плодолистика (Smets, Cresens, 1998). Под «гиноплевральными» авторы понимают, вероятно, только секреторные поверхности, приуроченные к боковым и вентральной поверхностям плодолистика и расположенные преимущественно в области завязи, хотя бы частично (в явном виде это определение не прописано).

M. Simpson (1993, 1998), изучая разнообразие строения гинецея у *Haemodoraceae* (*Asparagales*), ввел в научный обиход классификацию, основанную на уровне расположения нектарников в завязи. По M. Simpson, септальные нектарники бывают инфралокулярными, интерлокулярными и супралокулярными. Инфралокулярные нектарники ассоциированы с верхней завязью и расположены в проксимальной части завязи, «под гнездами» – семяпочек на уровне расположения нектарника нет. Интерлокулярные нектарники развиваются как при верхней, так и при нижней завязи и расположены в перегородках завязи от почти основания гинецея до верхушки завязи, чаще всего они открываются отверстиями при основании столбика. Супралокулярные нектарники отличаются от интерлокулярных только тем, что расположены в дистальной части завязи. Положение завязи при супралокулярных нектарниках ниже или полунижнее, нектарники расположены ближе к «крыше» завязи у растений с нижней завязью и или в верхнем ее участке, если завязь полунижняя (Simpson, 1993). Для изучаемого им семейства M. Simpson (1993, 1998) показал происхождение инфралокулярных нектарников от интерлокулярных и связанный с этим переход к вторично верхней завязи у некоторых родов. Благодаря простоте данная классификация используется в литературе достаточно часто (например, Smets et al., 2000; Rudall, 2002). Большая заслуга M. Simpson (1993, 1998) в том, что он установил приуроченность каждого из типов к определенному положению завязи. Установленные им корреляции оказались универсальны для однодольных. Тем не менее, строгие критерии разграничения типов так и не были разработаны, установление типа нектарника происходит во многом

интуитивно. Наиболее типичными представляются интерлокулярные нектарники, именно этот тип является истинно «септальным». Супралокулярные нектарники отличаются от интерлокулярных только тем, что расположены в дистальной части завязи, но уровень, на котором нектарники уже правомерно считать супралокулярными, не оговаривается. Инфралокулярные нектарники расположены на ножках плодолистиков и/или при основании завязи, открываются они здесь же при основании гинецея. На самом деле отверстия нектарников в инфралокулярном типе могут быть расположены достаточно высоко. Как явствует из самого термина, инфралокулярные нектарники в прямом смысле могут располагаться только на ножках плодолистиков, однако в этот тип помещают и нектарники, приуроченные к основанию завязи. Уровень, на котором нектарники перестают быть «инфралокулярными» и переходят в категорию «интерлокулярных», опять же не установлен.

P. Rudall (2002) рассмотрела распространение у однодольных септальных нектарников (раздельно инфра- и интерлокулярных) и положение завязи с последующим картированием соответствующих признаков на молекулярно-филогенетических деревьях. В анализе особый акцент был сделан на представителях порядка *Asparagales*. Автор пришла к выводу, что наличие септальных интерлокулярных нектарников коррелирует с наличием нижней завязи, и переход к нижней завязи неоднократно случался в эволюции однодольных. У представителей *Asparagales* в некоторых семействах приходится предполагать вторичный возврат к верхней завязи – *Aphyllantaceae*, *Laxmanniaceae*, *Haemodoraceae* и *Xanthorrhoeaceae*.

### **Морфогенез гинецея с септальными нектарниками**

Так как нектарники – это преобразование эпидермы плодолистика, то возникла необходимость в изучении взаимодействия плодолистиков друг с другом для образования нектароносных полостей. Это взаимодействие наиболее полно проявляется в развитии цветка через сочетание разных типов срастания в гинецее.

Важный шаг в понимании процессов формирования гинецея с септальными нектарниками сделал W.A. van Heel (1988), постулировавший, что для образования гинецея с септальными нектарниками необходимо постгенитальное срастание между плодолистиками. Автор пришел к выводу, что у всех изученных им растений с септальными нектарниками плодолистик закладываются тремя отдельными примордиями, развитие плодолистика может начинаться как с пликатной, так и с асцидиатной зоны. Образование внутренней стенки нектарника происходит на достаточно

поздних стадиях развития гинецея путем постгенитального срастания краев плодолистиков в пликатной зоне, причем область, вдоль которой идет срастание, очень узкая. На этой стадии развития нектарник открыт с наружной стороны. Появление наружной стенки нектарника, по представлению W.A. van Heel (1988), связано с развитием наружной стенки завязи, которая возникает как единое целое по периферии молодого гинецея (он изучал только растения с верхней завязью). В процессе ее роста основания свободных частей плодолистиков искривляются, а секреторная полость оказывается внутри перегородки. Чем интенсивнее процесс роста наружной стенки завязи, тем выше оказываются отверстия нектарников. К сходным выводам о морфогенезе гинецея с септальными нектарниками ранее пришли и другие авторы, изучавшие морфогенез гинецея на сериях поперечных и продольных срезов у небольшого числа объектов (Baum, 1948; Hartl, Severin, 1981).

Итак, морфогенез гинецея с септальными нектарниками W.A. van Heel (1988) делит на три стадии: 1) заложение плодолистиков отдельными примордиями, 2) рост плодолистиков и интернализация нектарников, 3) усложнение структуры нектарника (если имеется) – формирование складчатой поверхности, специальных желобков и каналов. Эта же последовательность может, по мнению W.A. van Heel, рассматриваться как эволюционная. Апокарпию и наличие септальных нектарников автор считает исходным для однодольных состоянием. Срастание плодолистиков рассматривается как производное состояние. Автор специально отмечает, что он не нашел в развитии изученных им гинецеев никаких свидетельств в подтверждение гипотезы о вторичности апокарпии у однодольных как адаптации к возникновению септальных нектарников, но не указывает, как такие свидетельства должны выглядеть.

P. Endress (1995), как и W.A. van Heel (1988), пришел к выводу необходимости раздельного заложения плодолистиков в гинецее с септальными нектарниками и выделил три паттерна развития гинецеев с септальными нектарниками: 1) с конгенитальным и постгенитальным срастанием плодолистиков, 2) только с постгенитальным срастанием плодолистиков, как у *Tofieldia*, и 3) почти без срастания плодолистиков друг с другом, как у *Alismataceae* и *Butomaceae*. P. Endress отмечает, что эволюция септальных нектарников, вероятно, очень гомопластична – близкие таксоны могут различаться наличием/отсутствием септальных нектарников, у некоторых групп дополнительно к септальным нектарникам имеются другие типы флоральных нектарников. Однако он все же считает возможным признать исходным для однодольных третий вариант.

А.В. Одинцова (2013) выделила два типа развития гинецея с септальными нектарниками. Септальные нектарники А. Одинцова (2013) понимает как систему экзогенных полостей в завязи. Такое определение нельзя назвать удачным, поскольку в гинецее, если не брать в расчет межклетники или схизогенные/лизигенные полости в тканях плодолистика, никаких полостей, кроме экзогенных быть не может. Полость завязи – это тоже экзогенная полость. Подобная путаница неоднократно возникает в литературе. Например, E. Smets et al. (2000), доказывая необходимость введения термина «гиноплевральные нектарники», указывают, что это сделано для того, чтобы подчеркнуть гомологии нектарников, находящихся на наружных (outer, external) и внутренних (inner, internal) поверхностях плодолистика. Внутренняя поверхность плодолистика – это адаксиальная поверхность, находящаяся внутри полости завязи, там не может быть нектарников. По наличию конгенитального срастания плодолистиков в центре гинецея в области расположения нектарников А.В. Одинцова (2013) выделила два типа септальных нектарников – «объединенный» и «раздельный». Термины уже были ранее введены R. Schmid (1985) в другом понимании, поэтому использовать их надо с поправкой на авторство. Оба выделенных типа нектарников могут быть как открытыми, так и закрытыми снаружи. При формировании нектарников «объединенного» типа будущие нектарники не отделены друг от друга в центре гинецея. Объединенный септальный нектарник чаще всего формируется в гемисинкарпном или эусинкарпном гинецее, а также в постгенитально синкарпных гинецеях. Автор подчеркивает, что в «объединенном» типе септальных нектарников возможен легкий переход от трехлучевого нектарника к трем изолированным и обратно за счет наличия/отсутствия постгенитального срастания между плодолистиками в центре гинецея. В то же время известно, что в асцидиатной зоне плодолистика крайне редко срастаются постгенитально (Endress, 1996), но могут тесно прилегать друг к другу, отличить прилегание от постгенитального срастания можно по форме эпидермальных клеток в зоне контакта эпидерм. Следовательно, переход к трем постгенитально изолированным нектарникам в данном случае невозможен. Действительно, нектарники на ножках плодолистиков или на брюшной поверхности асцидиатной зоны чаще всего образуют именно «трехлучевой» паттерн. Что касается трехлучевых нектарников в асимпликатной и гемисимпликатной зонах, то убедительные примеры, кроме супралокулярных нектарников *Musa*, в литературе отсутствуют (Fahn, Benouaiche, 1979; Kirchoff, 1992; White, 1928). Наоборот, при расположении нектарников в этих зонах они всегда изолированы друг от друга за счет срастания между плодолистиками, но завязь может быть одногнезной, т.е. брюшные швы не зарастают.

Раздельный тип септальных нектарников представляет три нектарные полости, которые разделены с самого начала развития гинецея. Такой нектарник ассоциирован исключительно с эусинкарпным типом гинецея. В своем онтогенетическом и эволюционном развитии раздельные септальные нектарники сначала открыты с внешней стороны. Образование внешней стенки у раздельных нектарников А.В. Одинцова (2013) понимает как результат углубления нектарных полостей в базальном направлении, тогда в основании гинецея появится зона с конгенитально замкнутыми септальными полостями. Эта базальная зона раздельного септального нектарника аналогична базальной зоне объединенного септального нектарника, но возникает на принципиально иной морфогенетической основе. Особенно благоприятные условия для возникновения раздельного нектарника создаются в цветке с нижней завязью, внешняя стенка нектарника образуется путем конгенитального прирастания к завязи цветочной трубки. А.В. Одинцова (2013) даже предполагает гипотетическую возможность конгенитального срастания плодолистиков выше места отверстия в гинецеях с раздельными нектарниками.

Большая часть однодольных, по-видимому, обладают объединенными септальными нектарниками. Распространение раздельных нектарников подлежит проверке и уточнению, но, вероятно, этот тип менее распространен. А.В. Одинцова (2013) считает, что выделенные ей типы септальных нектарников не могут сочетаться в одном гинецее и не переходят один в другой в ходе эволюции. Это утверждение представляется странным, поскольку сама же автор для «объединенного» типа нектарников утверждает, что в основании гинецея нектарные щели могут быть разделены конгенитально, а выше – постгенитально. Действительно, имеются многочисленные варианты отграниченных снаружи трех отдельных нектарных полостей, которые со стороны центра гинецея в базальной его области разделены «конгенитальными перегородками», а в дистальной – «постгенитальными», и протяженность этих участков достаточна, ни одним из них нельзя пренебречь – например, у *Allium* (Hartl, Severin, 1981; van Heel, 1988; Zuraw et al., 2009), *Asphodelus* (van Heel, 1988), *Ornithogalum* (van Heel, 1988), *Scilla* (Дука, 2013). Что это, если не сочетание двух типов в одном гинецее? А.В. Одинцова выход из этого противоречия находит в том, что при определении типа нектарника надо исключить область отверстий нектарников: «принципиальный структурный тип нектарника зависит от наличия или отсутствия объединения эпидермиса внутренней стенки нектарных щелей. Оба типа нектарников на том или ином уровне извне соединяются с внешней средой». Таким образом, тип нектарника, по-видимому, надо определять только в той его части, которая изолирована от внешней среды. Не очень понятно, как тогда поступать с нектарниками, которые на большем своем протяжении открыты снаружи, и в этой области

тоже имеются секреторные клетки. По А. Одинцовой (2013), образование наружной стенки нектарника в гинецеях с верхней завязью происходит за счет тканей плодолистиков путем конгенитального их срастания в области спинок или путем перехода к нижней завязи, в этом случае к гинецею с открытыми нектарниками снаружи прирастает цветочная трубка. Переход к нижней завязи рассматривается только для «раздельного» типа. При этом автор как будто упускает из виду, что большая часть нектарников при нижней завязи – это как раз нектарники «объединенного» типа. Так, один из самых распространенных типов септальных нектарников при нижней завязи – трехлучевые, часто лабиринтовидные, т.е. без срастания плодолистиков брюшными поверхностями в асцидиатной зоне, например, у Bromeliaceae (Sajo et al., 2004). Если же при нижней завязи нектарные щели изолированы друг от друга, то нектарник приурочен к пликатной зоне плодолистика, например, у Iridaceae (Rudall, Manning, Goldblatt, 2003). Возможность перехода к нижней завязи при уже интернализированных септальных нектарниках автор не рассматривает, соответственно нет и критериев, как разделить на практике результат перехода к нижней завязи при интернализированных и неинтернализированных нектарниках. Рецептакулярную гипотезу о природе наружной стенки завязи автор, вероятно, отвергает, хотя и не говорит об этом прямо.

### **Эволюция септальных нектарников и эволюция гинецея однодольных**

Многие из предложенных схем эволюции септальных нектарников предполагают переход от апокарпного гинецея к ценокарпному. В начале этого эволюционного ряда оказываются формы с инфралокулярными нектарниками (больше признаков апокарпии гинецея), а в конце – с истинно септальными (гинецей явно синкарпный). Переход к ценокарпии, как считается, обеспечивает интернализацию нектарника, т.е. постепенное замыкание секреторной полости и расположения ее внутри перегородки завязи (Тахтаджян, 1982; Daumann, 1970; Schmid 1988, Endress, 1995; Smets et al., 2000). Секрецию нектара как вознаграждение опылителям E. Smets et al. (2000) считают особенностью, унаследованной от «двудольного» предка. Предположительно, секреторная функция была как бы «размазана» по всему цветку, сосредоточившись поначалу в околоцветнике и андроеце, а затем перешла или «сконцентрировалась» в гинецее, секреторные поверхности расположились на боковых поверхностях плодолистиков при основании гинецея. Далее, в процессе интернализации секреторные поверхности от основания гинецея смещались выше в область завязи, чем была достигнута большая их протяженность в продольном направлении. Затем произошло собственно замыкание нектарной полости, в результате чего нектарник оказался отграниченным от внешней



среды. E. Smets et al. (2000) указывают, что септальные нектарники при верхней завязи невыгодны при опылении, так как выделение нектара на верхушке гинецея провоцирует его потребление случайными посетителями, также меньше возможностей для контакта опылителя с рыльцем и тычинками, поэтому важную роль в эволюции септальных нектарников играет переход к нижней завязи. Справедливость этого построения подтверждают роды с инфралокулярными нектарниками, расположенные в основании филогенетического дерева однодольных – *Tofieldia*, некоторые *Alismataceae*, *Japonolirion* (*Petrosaviaceae*, *Petrosaviales*). Однако существуют многочисленные свидетельства, которые не согласуются с вышеприведенной схемой. Так, W.A. van Heel (1988) указывает, что ему не удалось обнаружить нектарников, которые без оговорок можно считать демонстрирующими промежуточное строение. Многие авторы сообщают о наличии инфралокулярных нектарников не только у примитивных, но и у продвинутых форм, причем не только у родов, расположенных при основании кладограмм крупных порядков (Kocyan, Endress, 2001; Simpson, 1998; Rudall, 2002; Sajo, 2004; van Heel, 1988). При изучении эволюции нектарников в пределах конкретных естественных группировок (семейств и родов), где представлены формы с нектарниками обоих типов, обычно предполагают, что эволюция шла от септальных нектарников при нижней завязи к инфралокулярным при верхней завязи. Например, такой сценарий предложен для *Bromeliaceae* (*Poales*), *Haemodoraceae* и *Xanthorrhoeaceae* (Simpson, 1998; Rudall, 2002; Sajo, 2004).

У некоторых групп однодольных септальные нектарники были утрачены и вторично заменены на нектарники, ассоциированные с околоцветником, андроцеом или цветоложем, у некоторых растений при исчезновении септальных нектарников изменился тип вознаграждения опылителю или даже сам тип опыления (Smets et al., 2000; Rudall, 2002; Rudall, Manning, Goldblatt, 2003), а в самом гинецее исчезло постгенитальное срастание между плодолистиками (van Heel, 1988).

А. Одинцова (2013) также придерживается гипотезы о неоднократном становлении синкарпии у однодольных и, следовательно, независимо возникновении септальных нектарников в разных линиях эволюции. Исходным она считает апокарпный гинецей (или гинецей с базально сросшимися плодолистиками) с секреторными боковыми поверхностями. Объединенный септальный нектарник формируется при условии сохранения свободных краев плодолистиков. Раздельный септальный нектарник возникает в гинецее с конгенитально сросшимися брюшными частями плодолистиков. Такой тип гинецея характерен для однодольных среднего и высокого эволюционного уровня, в частности, для представителей порядков *Asparagales* и *Cannales*. Происхождение

наружной стенки отдельного септального нектарника может быть связано с формированием нижней завязи или усилением секреторной функции при верхней завязи.

Итак, были предприняты многочисленные попытки классифицировать септальные нектарники, уточнить вопросы терминологии и выдвинуть гипотезы об эволюционных взаимоотношениях типов нектарников. На наш взгляд, все рассмотренные выше подходы к описанию септальных нектарников не лишены недостатков. Так, положение нектарника относительно гнезд завязи по M. Simpson (1993) имеет скорее описательную ценность, но мало что дает для понимания устройства гинецея. Онтогенетический подход А. Одинцовой (2013) с выявлением постгенитального или конгенитального срастания плодолистиков брюшными поверхностями нацелен, скорее, на установление типа гинецея по W. Leinfellner (1950). Отнесение же самих септальных нектарников к одному из двух выделяемых типов на практике затруднительно, поскольку классификация не предполагает совмещения обоих типов в одном цветке. При этом спорные случаи оказываются, на наш взгляд, слишком частыми. Еще один «неблагоприятный момент» состоит в том, что в наличии у исследователя зачастую оказываются только зрелые цветки, и если растению свойственно совершенное постгенитальное срастание, то правильное выявление зон по W. Leinfellner затруднительно. Кроме того, концепция W. Leinfellner лучше всего «работает» для гинецеев с верхней завязью, при нижней завязи возможны прямо противоположные интерпретации (Ремизова, 2022).

Многие эти работы объединяет один недостаток – они как бы замкнуты на самих септальных нектарниках, и не учитывают целостную картину эволюции гинецея и цветка в рассматриваемой группе. Даже в работах с картированием признаков на кладограммах авторы склонны «оторваться» от молекулярно-филогенетических деревьев и строить гипотезы в отрыве от ранее установленных фактов. А они таковы: большое число исследований особенно последних лет свидетельствуют о том, что для однодольных исходным был синкарпный гинецей с конгенитальным срастанием плодолистиков, что апокарпный гинецей в ходе эволюции однодольных, да и некоторых высших двудольных, возникал неоднократно (например, Chen et al., 2004; Endress, Doyle, 2015; Rudall, Bateman, 2006; Rudall, Ryder, Baker, 2011; Sauquet и др., 2017), септальные нектарники (а точнее секрета боковыми поверхностями плодолистиков) также, вероятно, исходный признак. Поэтому построения с изначальностью апокарпии у однодольных сразу же приходится подвергать сомнению. К таким нестыковкам приводит сама процедура картирования признаков. Исследователи вынуждены рассматривать признаки по одному, объединить все одиночные построения в целостную картину зачастую не удастся, да и не

все признаки рассматриваются в конкретных работах. Логичной и непротиворечивой схемы эволюции гинецея однодольных, включая вопросы эволюции септальных нектарников, до сих пор не было предложено. Остается только присоединиться к достаточно пессимистичным высказываниям E. Smets et al. (2000): «нектарники часто упоминают в литературе, но мало кто их аккуратно описывает», «хорошая типификация нектарников остается приоритетом для дальнейших исследований». В общем, недостатком всех предыдущих схем эволюции септальных нектарников у однодольных, на наш взгляд, является то, что ни одна из них не учитывает их приуроченность к определенной зоне плодолистика. А ведь ассоциация нектарника с асцидиатной или пликатной зоной плодолистика представляется признаком более консервативным, чем положение нектарных полостей относительно гнезд завязи. Нам представляется важным понять, какие особенности развития приводят к формированию того или иного типа нектарников, с каким типом строения плодолистиков ассоциирован тот или иной тип. Это позволит рассмотреть возникновение септальных нектарников и их преобразования в ходе эволюции в контексте эволюции гинецея в целом.

## **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Согласно современной системе однодольных, большая их часть распределены между двумя сестринскими друг другу крупными группами – аспарагоидные и коммелиноидные однодольные (APG IV, 2016; Chase et al., 2006; Davis et al., 2004; Givnish et al., 2006, 2018; Leebens-Mack et al., 2019). В нашем исследовании под базальными однодольными мы будем понимать представителей грады из пяти порядков – Acorales, Alismatales, Petrosaviales, Dioscoreales и Liliales, находящихся в основании молекулярно-филогенетических деревьев базальнее Asparagales и коммелинид. Для нашего исследования мы выбирали, по возможности, наименее изученных представителей, с разным планом строения цветка. Также для сравнения нами были изучены несколько представителей аспарагоидных и коммелиноидных однодольных, обладающих цветками типичного для однодольных строения (рис. 1). Часть объектов целиком изучены нами впервые, для других в литературе представлены неполные сведения или наши данные позволили прояснить некоторые спорные интерпретации. При изучении строения соцветий мы в первую очередь обращали внимание на характер взаимного расположения цветков и осей соцветия, наличие кроющих листьев (брактей), филломов на цветоножке (брактеол) и ориентации цветка относительно оси соцветия и окружающих цветков филломов. При изучении строения цветка нас интересовали план строения цветка (мерность, полнота, срастание органов) и строение гинецея. Изучая строение гинецея, мы

учитывали тип плодолистика, вклад конгенитального и постгенитального срастания в формирование гинецея, что отразилось в описании его зональности по терминологии W. Leinfellner (1950), приуроченность плацент и септальных нектарников к той или иной зоне плодолистика или гинецея. Данные о происхождении материала представлены в таблице 1.

Таблица 1. Происхождение материала. Названия растений приведены по базе данных WCSP (World Checklist of Selected Plant Families: Royal Botanic Gardens, Kew, <https://wcsp.science.kew.org>). Цифры в скобках после названий семейств показывают общее число родов в семействе, а после названий родов – общее число видов в роде.

Порядок	Изученные семейства и рода	Происхождение материала	Публикация данных
1. Alismatales	<b>Tofieldiaceae (4):</b> <i>Tofieldia</i> (12), <i>Triantha</i> (4), <i>Harperocallis</i> (11)	<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb., Switzerland, Uri, between Wassen and Susten Pass, 8.07.2002, D.D. Sokoloff; Switzerland, Bern, Oberland, Kangersteg, 3.09.2005 <i>T. cernua</i> Sm., Южная Якутия, 08.2005, М.И. Бужайте <i>T. coccinea</i> Richardson, Таймыр, р. Новая, левый берег, 16.07., 26.07. и б. 08.2002, Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов; Таймыр, р. Фомич, песчаная терраса, 15.07. и 2.08. 2003, Е.Б. Поспелова; Командорские острова, юго-восток о. Медный, 14-15.08.2002, 15.08.2002, Е.Г. Ивашкин, Н.А. Бочарова <i>T. nuda</i> Maxim., собрано с живого растения из личной коллекции автора, выращивалось в 2005-2006 годах, приобретено с помощью К. Kondo. <i>T. pusilla</i> (Michx.) Pers., Мурманская обл., Кандакшский р-н, материковое побережье против о. Ряшков, 7.06., 15.06., 25.06., 7.07., 14.07., 24.07. и 5.08.2002, Л.А. Москвичева; Карелия, БС МГУ, 07.2003 <i>Triantha glutinosa</i> (Michx.) Baker, получено от Dr. John Freudenstein, август 2003. <i>Triantha japonica</i> (Miq.) Baker, собрано с живого растения из личной коллекции автора, выращивается с 2009 года, приобретено с помощью К. Kondo. <i>Harperocallis flava</i> McDaniel, USA., Washington, D.C., U.S. National Botanic Garden, L.M. Campbell 1045 <i>Harperocallis falcata</i> (Ruiz & Pav.) L.M.Campb. & Dorr, Spirit Collection of the Royal Botanic Gardens, Kew, material of U. Hamann; Slide Collection of of the Royal Botanic Gardens, Kew <i>Harperocallis robustior</i> (Steerm.) L.M.Campb. & Dorr, Venezuela, B. Stergios 20368	Ремизова, Соколов, Москвичева, 2005; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006a,b; Remizowa et al., 2010; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Remizowa et al., 2011; Sokoloff et al., 2018
	<b>Scheuchzeriaceae (1):</b>	<i>Scheuchzeria palustris</i> L., Московская область, Одинцовский район, ЗБС МГУ, карьер Сима, 05.2007,	Ремизова, Локк, 2012; Ремизова,

	<i>Scheuchzeria</i> (1)	Д.Д. Соколов; 07-20.05.2013, 06-09. 2013; 26.04-12.05.2014, 10-18.05.2015	Соколов, 2014; Volkova et al., 2016
	<b>Juncaginaceae (3):</b> <i>Triglochin</i> (26)	<i>T. barrelieri</i> Loisel., Cyprus, Akrotiri, 13.03.2004, <i>Seregin, Sokoloff</i> <i>T. bulbosa</i> L., South Africa, Cape of Good Hope, Sep. 2006, <i>Oskolski</i> <i>T. maritima</i> L., Карелия, ББС МГУ, июль 2003-2006 <i>T. palustris</i> L., Карелия, ББС МГУ, 10.06.2003	Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013
	<b>Maundiaceae (1):</b> <i>Maundia</i> (1)	<i>M. triglochinoidea</i> F. Muell., Australia, New South Wales, Porters Creek Wetland, Wyong, 3.12.2008, <i>L. Stanberg, G. Sainty LS 80</i>	Sokoloff et al., 2013
	<b>Potamogetonaceae (5):</b> <i>Potamogeton</i> (87)	<i>P. crispus</i> L., <i>P. lucens</i> L., <i>P. natans</i> L., Московская область, окрестности ЗБС МГУ, 06 07.2003-2006 <i>P. octandrus</i> Poir., Приморский край, Михайловский р-н, между Павловкой и Новошахтинским, 44,04439°С, 132,10983°В, 18.08.2022	Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013; Sokoloff, Rudall, Remizowa, 2006
	<b>Posidoniaceae (1):</b> <i>Posidonia</i> (9)	<i>P. oceanica</i> (L.) Delile, Italy, Sicily, near Palermo, 13.07, 5.08, 20.08 and 1.10.2009, <i>S. Calvo, A. Tomasello</i>	Remizowa et al., 2012b
<b>2. Petrosaviales:</b>	<b>Petrosaviaceae (2):</b> <i>Petrosavia</i> (3), <i>Japonolirion</i> (1)	<i>Petrosavia stellaris</i> Becc., Spirit collection of the Royal Botanic Gardens, Kew, 40735 GPL 183, 40738 GPL 168, 25841; Vietnam, Kon Tum Province, Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 18.04.2015, <i>A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova, M.S. Nuraliev 1381</i> <i>Japonolirion osense</i> Nakai, Cultivated material from Royal Botanic Gardens, Kew (1996–2718); Japan, pref. Gunma, mt. Shibutsu, 4.07.2003, <i>I.V. Tatarenko</i>	Ремизова, 2011; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006a,b
<b>3. Dioscoreales:</b>	<b>Nartheciaceae (5):</b> <i>Aletris</i> (24), <i>Metanarthecium</i> (1), <i>Narthecium</i> (8)	<i>Aletris foliata</i> (Maxim.), Makino & Nemoto, Japan, pref. Aomori, mt. Hakkoda, 7.07.05, <i>I.V. Tatarenko</i> <i>A. spicata</i> (Thunb.) Franch., Japan, Honshu, near Higashi-Hiroshima, 15.06.2005, K. Kondo, <i>I.V. Tatarenko</i> <i>Metanarthecium luteoviride</i> Maxim., Japan, Honshu, Hiroshima Prefecture, near Higashi-Hiroshima, November 2004 and May–July 2005 <i>Narthecium balansae</i> Briq., Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный заповедник, возле Клухорского перевала 2.08.2003 и 08.2005, <i>В.Г. Онипченко</i> <i>N. ossifragum</i> (L.) Huds., UK, Ranmore Common, 1998, <i>C.A. Furness, P.J. Rudall</i> ; UK, North Wales, Anglesey, Fedr Fawr, 4.07.02, <i>P. Moss, D. Moss</i> ; UK, New Forest, 15.06.2003, <i>P.J. Rudall</i> ; UK, New Forest, 26.08.2006, <i>Remizowa, Rudall, Sokoloff</i>	Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006a,b; Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2008
	<b>Dioscoreaceae (4):</b> <i>Dioscorea</i> (>300)	<i>Dioscorea tokoro</i> Makino ex Miyabe, Japan, Atsugi Campus of Tokyo University of Agriculture, July 2009	Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2010
<b>4. Pandanales:</b>	<b>Triuridaceae (8):</b> <i>Sciaphila</i> (48)	<i>S. arfakiana</i> Becc., Vietnam, Gia Lai Province, Kon Chu Rang Nature Reserve, 1.06.2016, <i>M.S. Nuraliev 1616</i> ; Vietnam, Quang Nam Province, Song Thanh Nature Reserve, 5.05.2019, <i>M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2499</i>	Nuraliev, Remizowa, Sokoloff, 2020

		<p><i>S. densiflora</i> Schltr., Vietnam, Kon Tum Province, Kon Plong District, Thach Nham protected forest, 08.06.2016, <i>M.S. Nuraliev 1670</i></p> <p><i>S. nana</i> Blume, Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 01.06.2016, <i>M.S. Nuraliev 1616</i> и 25.05.2014 <i>M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 972</i>; Vietnam, Kon Tum Province, Kon Plong District, Thach Nham protected forest, 06-08.06.2016, <i>M.S. Nuraliev 1669</i>; Vietnam, Quang Nam Province, Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, 30.04.2019, <i>M.S. Nuraliev 2445</i></p>	
5. Liliales:	<p><b>Melanthiaceae (14):</b> <i>Chamaelirium</i> (11), <i>Paris</i> (34)</p>	<p><i>Chamaelirium japonicum</i> (Willd.) N.Tanaka, Japan, Honshu, Hiroshima Prefecture, near Higashi-Hiroshima, campus of Hiroshima University, 04.05.2005</p> <p><i>Paris incompleta</i> M.Bieb., Кавказский биосферный заповедник, 06.2009, <i>З.В. Гершельман</i></p> <p><i>P. mairei</i> H.Lév., Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, s.n.</p> <p><i>P. polyphylla</i> Sm., Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, s.n.</p> <p><i>P. quadrifolia</i> L., Московская обл., ЗБС МГУ, 06-07.2005; Московская обл., окр. Подольска, 10.07.2005 и 17.09.2006</p> <p><i>P. tibetica</i> Franch., Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, 1982-1796</p> <p><i>P. tetraphylla</i> A.Gray, Japan, Honsu, pref. Tottori, mt. Daisen, 7.05.2005, <i>Remizowa, Sokoloff</i>; Japan, pref. Gunma, mt. Tatebayashi, 8.05.2005</p>	
	<p><b>Liliaceae (15):</b> <i>Tricyrtis</i> (21), <i>Scoliopus</i> (2)</p>	<p><i>Tricyrtis formosana</i> Baker, Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, s.n.</p> <p><i>T. hirta</i> (Thunb.) Hook., Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, s.n.</p> <p><i>Scoliopus bigelovii</i> Torr., Living Collections of the Royal Botanic Gardens, Kew, 4979-4059</p>	<p>Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010</p>
6. Asparagales:	<p><b>Asparagaceae (114):</b> <i>Ledebouria</i> (64)</p>	<p><i>Ledebouria socialis</i> (Baker) Jessop, Москва, МГУ, кафедра высших растений, из коллекции живых растений А.К. Тимонина</p>	<p>Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Ремизова, 2022</p>
7. Arecales	<p><b>Dasypogonaceae (4):</b> Dasypogon (3)</p>	<p><i>D. bromeliifolius</i> R.Br., Western Australia, SW Highway and Beardmore Rd, S34°48'35.3'', E116°31'53.2'', 18.08.2015, <i>C.I. Fomichev, T.D. Macfarlane &amp; D.D. Sokoloff WA 305</i></p> <p><i>D. hookeri</i> J. Drumm., Western Australia, Vasse Highway, S33°45'16.3'', E115°31'32.8'', 20.08.2015, <i>C.I. Fomichev, T.D. Macfarlane &amp; D.D. Sokoloff WA 356</i></p>	<p>Sokoloff et al., 2018</p>
8. Poales	<p><b>Rapateaceae (17):</b> <i>Duckea</i> (4), <i>Guacamaya</i> (1) <i>Potarophytum</i> (1), <i>Saxofridericia</i> (9) <i>Stegolepis</i> (33)</p>	<p><i>Duckea flava</i> (Link) Maguire, Spirit Collection of New York Botanical Garden, <i>Colella</i> 2068, 2090</p> <p><i>Guacamaya superba</i> Maguire, Spirit Collection of New York Botanical Garden, <i>Colella</i> 1275 (Venezuela)</p> <p><i>Potarophytum riparium</i> Sandwith, Spirit Collection the Royal Botanic Gardens, Kew, 18097, <i>Sandwith</i></p>	<p>Koblova et al., 2022</p>

		1382 (Guyana) <i>Saxofridericia compressa</i> Maguire, Spirit Collection of New York Botanical Garden, <i>Maguire 42180</i> <i>Stegolepis cardonae</i> Maguire, Spirit Collection of New York Botanical Garden, <i>Pruski 3689</i>	
	<b>Xyridaceae (5):</b> <i>Xyris</i> (380)	<i>Xyris grandis</i> Ridl. Vietnam, Bi dup–Nui Ba national park, Lam Dong Province, Son Thai municipality, 1.03.2011, <i>A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova, M.S. Nuraliev, D.D. Sokoloff</i>	Remizowa et al., 2012a
	<b>Eriocaulaceae (7):</b> <i>Eriocaulon</i> (ок. 500)	<i>E. dalzellii</i> Körn., <i>E. xeranthemum</i> Mart., India, Maharashtra, Ratnagiri, near Abasaheb Marathe Arts and New Commerce, Science College, 28.08.2019, <i>A. Chandore</i> <i>E. redactum</i> Ruhland, India, Maharashtra, Kolhapur, campus of Shivaji University, 1.09. 2019, <i>S.R. Yadav.</i>	Sokoloff et al., 2020

Большая часть материала была собрана лично автором (если не указано иначе) из естественных местообитаний и из коллекций открытого грунта Royal Botanic Gardens, Kew (Ричмонд, Великобритания). Материал был зафиксирован в 70% спирте или фиксаторе ФАА (этиловый спирт 70% – 100 частей, формалин 40% – 7 частей, ледяная уксусная кислота – 7 частей).

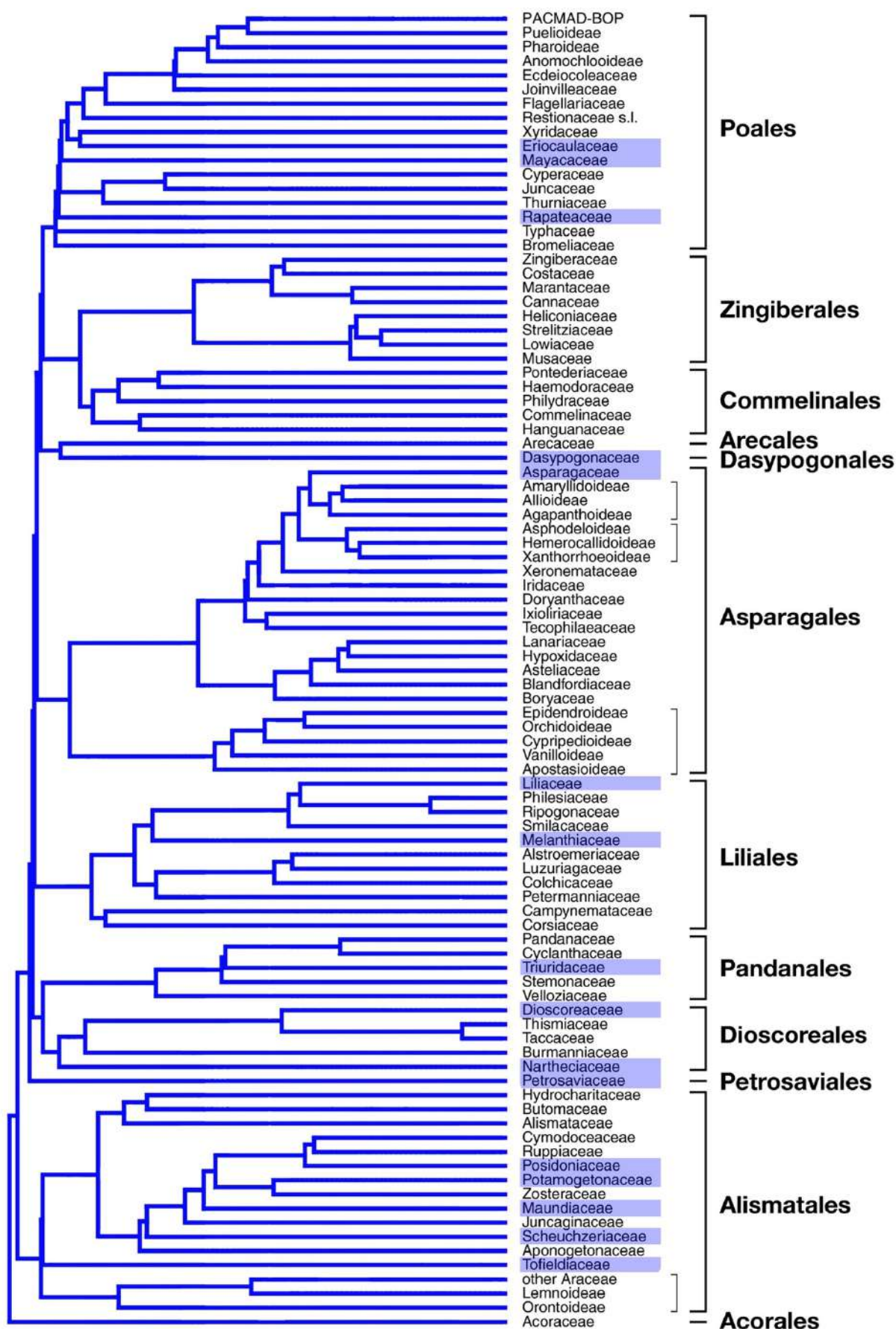


Рис. 1. Расположение на молекулярно-филогенетическом дереве семейств, представители которых были взяты для исследования (названия выделены цветом). Дерево взято из работы T. Givnish et al. (2018), согласно APG (IV) семейство Dasygogonaceae входит в порядок Arecales.



Основным методом исследования был сравнительно-морфологический.

Морфологию цветков и соцветий изучали с помощью стереомикроскопов МБР 10 и Olympus SZX7. Развитие цветков и соцветий изучали под сканирующими электронными микроскопами HITACHI S-405A, CAMSCAN S2 или JEOL JSM-6380LA в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ, а также Camscan 4DV и Hitachi S-4700-II в Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew. Для этого отпрепарированный под стереомикроскопом материал (части цветков и соцветий на разных стадиях развития) был проведен через две смены 96% спирта (30 мин каждая), две смены смеси 96% спирта и ацетона 1:1 (по 30 мин) и две смены ацетона (30 мин). Материал был высушен при критической точке в аппарате Hitachi HCP-2 (МГУ) или Autosamdri-815B (Kew), смонтирован с помощью углеродных дисков на столики для электронной микроскопии и напылен тяжелыми металлами с помощью установки Eiko IB-3 (МГУ) или Emitech K550 (Kew). Получены цифровые изображения развивающихся цветков и соцветий.

Анатомическое исследование цветков проводили на серийных поперечных и продольных срезах. Постоянные препараты срезов толщиной 14–20 мкм или 5 мкм изготавливали по стандартной методике с заливкой в Paraplast путем проводки через абсолютный спирт и хлороформ или в Technovit 7100 и резкой с помощью ротационного микротомы Thermo Scientific Microm HM 355s (МГУ), Leica Autocut RM 2155 или Reichert-Jung (Kew). Срезы окрашивали водным синим с сафранином, алциановым синим с сафранином, пикроиндигокармином, толуидиновым синим или фуксином и гематоксилином по Деляфилду. Окрашенные срезы заключали в синтетические среды Euparal, DPX или VitroGel. Готовые срезы рассматривали и фотографировали под световыми микроскопами Olympus BX53 или Zeiss Axioplan.

Обработку графических изображений проводили в пакетах программ Adobe Photoshop CS2 и Adobe Photoshop Elements. Схемы и диаграммы были подготовлены в Adobe Illustrator.

### ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ<sup>1</sup>

#### ПОРЯДОК ALISMATALES

##### Семейство *Tofieldiaceae*

Род *Tofieldia* (*T. calyculata*, *T. cernua*, *T. coccinea*, *T. nuda*, *T. pusilla*) – рис. 2-11

##### Строение соцветий

Соцветие – терминальная открытая кисть, обычно без паракладиев. Цветки расположены по спирали. У видов секции *Tofieldia* (*T. calyculata*, *T. cernua*, *T. coccinea*, *T. nuda*) цветки расположены в пазухах нормально развитых брактеей (рис. 5). Для *Tofieldia*, как и для всех представителей *Tofieldiaceae*, характерно наличие на цветоножке особого образования, называемого подчашием (*calyculus*). Подчашие располагается непосредственно под цветком, обычно состоит из трех сросшихся листочков и имеет вид трубки с тремя выступающими зубцами (рис. 2-4). У некоторых цветков *T. calyculata* зубцы подчашия плохо различимы. Один из листочков подчашия медианно-абаксиальный, два другие – трансверзально-адаксиальные.

У *T. pusilla* соцветие эбрактеозное. Подчашие располагается при основании цветоножки так, что между подчашием и собственно цветком имеется удлиненное междоузлие (рис. 11). Медианный листочек подчашия занимает абаксиальное положение, боковые листочки трансверзальные, реже трансверзально-абаксиальные. Структура подчашия *T. pusilla* отличается от таковой у видов типовой секции и достаточно нестабильна. В типичном случае (около 80% изученных цветков) у *T. pusilla* боковые листочки подчашия срастаются с медианным, но не друг с другом. Подчашие имеет вид разомкнутой с адаксиальной стороны трубки с тремя зубцами, средний из которых, как правило, шире и длиннее боковых. Иногда все три листочка подчашия срастаются между собой, и подчашие имеет вид полностью замкнутой трубки с тремя зубцами почти одинакового размера. Этот вариант структуры подчашия напоминает таковой у остальных представителей рода *Tofieldia*. Очень редко у *T. pusilla* листочки подчашия полностью свободны. Цветки с подчашием всех трех типов могут встречаться в пределах одного соцветия, приуроченности типов к какой-либо определенной части соцветия обнаружить не удалось.

##### Строение цветков

Цветки *Tofieldia* актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков. По нашим данным, у всех видов тычиночная нить и противолежащий ей листочек

---

<sup>1</sup> Диаграммы цветка всех изученных объектов представлены на рис. 105.

околоцветника сростаются хотя бы на небольшом протяжении. Ко времени цветения у *T. cernua* и *T. coccinea* листочки околоцветника сростаются в заметную трубку (рис. 2-3). У *T. calyculata* (рис. 5), *T. nuda* (рис. 4) и *T. pusilla* цветочной трубки не образуется. У всех видов цветоложе вогнутое, по краю его прикрепляется околоцветник и тычинки, а на дне и «склонах» - ножки плодолистиков.

Плодолистики сростаются на большую часть их длины (рис. 2-5). В типичном гинецее один плодолистик медианно-адаксиальный, два боковых плодолистика – абаксиальные. Завязь верхняя, она или по всей длине трехгнездная, или в средней ее части присутствует более или менее длинный одногнездный участок. Каждый плодолистик состоит из косо прикрепленной на вогнутом цветоложе ножки, короткой асцидиатной и длинной пликатной зон. Пликатная зона формирует рыльце, стилодий и большую (фертильную) часть завязи. Меньшая базальная (стерильная) часть завязи сформирована асцидиатной зоной. Плодолистики сростаются постгенитально в области завязи, но свободны в области ножек и стилодиев. Пользуясь терминологией W. Leinfellner (1950), гинецей *Tofieldia* следует признать апокарпным, так как отсутствуют конгенитальные срастания. Весь гинецей состоит из асинасцидиатной и асимпликатной зон.

Несколько семяпочек прикреплены к плаценте в один ряд. Асцидиатная зона плодолистика стерильна. Семяпочки анатропные, битегмальные, с халазального конца семяпочки развит небольшой вырост.

Стилодии относительно длинные. Рыльца верхушечные, с папиллами. У всех видов брюшные швы стилодиев замкнуты. Внутри каждого стилодия проходит канал, в верхней части заполненный слизью. У всех исследованных нами видов, за исключением *T. nuda*, канал продолжается до рыльца и открывается во внешнюю среду. У *T. nuda* канал выклинивается в верхней трети стилодия. Самая верхушка плодолистика вытянута в два трансверзальных выроста, прижатых друг к другу. В зрелом гинецее узкое пространство между этими выростами занято рыльцевыми папиллами. Рыльцевые папиллы заходят также и в верхнюю часть канала стилодия (там, где канал доходит до рыльца). В молодых цветках стилодии соприкасаются друг с другом, на более поздней стадии они отогнуты назад так, что видны брюшные швы плодолистиков.

На ножках плодолистиков и при основании завязи (в асцидиатной зоне плодолистика) расположен нектарник, представленный секреторной тканью на брюшной и боковых поверхностях плодолистика. Нектарник формирует узор в виде трехлучевой звезды (рис. 2-5). Основание нектарника находится внутри вогнутого цветоложа, а открывается он тремя щелями в месте отхождения околоцветника.

### Развитие цветков

Цветки на оси соцветия закладываются по спирали в акропетальной последовательности. После заложения цветков верхушечная меристема соцветия преобразуется в голый участок оси (рис. 6, 8, 10). У видов с брактеей брактеей и цветков закладываются одновременно одним общим примордием (рис. 6). Однако в некоторых случаях брактеей и флоральный примордий закладываются независимо, но, как и в случае с общим примордием, одновременно (рис. 8). Общий примордий быстро разделяется на примордий брактеей и примордий цветка. На образование примордия брактеей расходуется до 1/2 объема общего примордия. В верхней части соцветия на формирование брактеей расходуется меньший объем меристемы. Затем трансверзально отдельными примордиями закладываются боковые листочки подчашия (рис. 6, 8). У *T. coccinea*, если флоральные примордии расположены достаточно рыхло (как правило, это верхняя часть соцветия), то боковые листочки вскоре, еще до заложения околоцветника, соединяются перемычкой с образованием единой серповидной структуры (рис. 6). В случае более плотного расположения флоральных примордиев участок трубки подчашия с адаксиальной стороны цветка образуется позднее (рис. 6, 8). Медианный листочек подчашия закладывается позднее (рис. 6), как и часть трубки подчашия между ним и боковыми листочками. Время заложения медианного листочка подчашия зависит от объема брактеей. Так, у *T. coccinea* он закладывается до появления примордиев листочков околоцветника и тычинок, если объем брактеей невелик, или после заложения кругов околоцветника и даже тычинок, если объем брактеей значителен. Реже медианный абаксиальный листочек подчашия не закладывается. Развитие подчашия у *T. calyculata* (рис. 8) выглядит более стабильным, так как цветки в соцветии расположены более равномерно и размер примордия брактеей относительно одинаков в пределах соцветия. Адаксиальная часть трубки подчашия у всех цветков формируется одновременно с появлением на флоральной меристеме общих РА-примордиев.

У *T. pusilla* брактеей не закладываются (рис. 10). Первым на примордии цветка с абаксиальной стороны появляется крупный примордий медианного листочка подчашия. Затем трансверзально закладываются боковые листочки подчашия (рис. 10). Вскоре путем зонального роста под основаниями молодых листочков подчашия листочков появляется короткая трубка подчашия. В типичном случае она разомкнута с адаксиальной стороны.

Листочки околоцветника и тычинки обычно закладываются общими РА-примордиями (рис. 6, 8, 10). Все шесть РА-примордиев появляются практически одновременно. При очень крупной брактеей первыми появляются примордии на адаксиальной стороне развивающегося цветка. Степень асинхронности зависит от

первоначального объема брактей – чем крупнее примордий брактей, тем сильнее задерживается образование органов с абаксиальной стороны флоральной меристемы. Асинхронность в развитии цветка, связанная с наличием крупного примордия брактей, лучше всего выражена у *T. coccinea*. У *T. calyculata* все РА-примордии появляются одновременно.

Вскоре после возникновения РА-примордий разделяется на две неравные части (рис. 6, 8, 10). Наружная, бóльшая, часть РА-примордия преобразуется в примордий листочка околоцветника, внутренняя, меньшая, – в примордий тычинки. У *T. pusilla* общие примордии не всегда различимы, в таких цветках первыми закладываются наружные листочки околоцветника, затем внутренние листочки и наружные тычинки, примордии внутренних тычинок появляются последними (рис. 10). Пока околоцветник не развит, бутон полностью закрыт брактеей и боковыми лопастями подчашия. У *T. calyculata* листочки околоцветника и подчашие сильно запаздывают в своем развитии, цветки до относительно поздних стадий развития защищены только брактеей (рис. 8).

Плодолистики закладываются как округлые примордии, чередуясь с примордиями тычинок внутреннего круга (рис. 7, 9, 11). У *T. coccinea* и *T. calyculata* плодолистики могут закладываться неодновременно – сначала закладывается медианный адаксиальный плодолистик, затем – трансверзальные абаксиальные (рис. 8). У *T. calyculata* и *T. coccinea* обычно у плодолистиков сначала развивается асцидиатная зона (рис. 7, 9). На первых этапах развития асцидиатной зоны углубление смещено на адаксиальную сторону чашевидного примордия. После заложения асцидиатной зоны у плодолистиков формируется пликатная зона (рис. 7, 9). Она начинает быстро удлиняться, в то время как асцидиатная остается короткой. Ножки плодолистиков становятся заметны на поздних стадиях развития гинецея. У некоторых плодолистиков сначала развивается пликатная зона, в этом случае плодолистик в начале своего развития из округлого становится подковообразным, а асцидиатная зона появляется позже, после того как пликатная будет полностью сформирована. Оба варианта развития плодолистиков можно наблюдать в пределах одного соцветия и даже одного цветка. У *T. pusilla* развитие плодолика всегда начинается с формирования пликатной зоны, плодолистики закладываются подковообразными примордиями (рис. 11). В пликатной зоне на краях плодолика формируется плацента с семязпочками.

Плодолистики долгое время остаются свободными и открытыми (рис. 7, 9, 11). Заращение брюшного шва и срастание плодолистиков друг с другом происходят на самых поздних этапах развития (часто растения зимуют со свободными плодоликами).

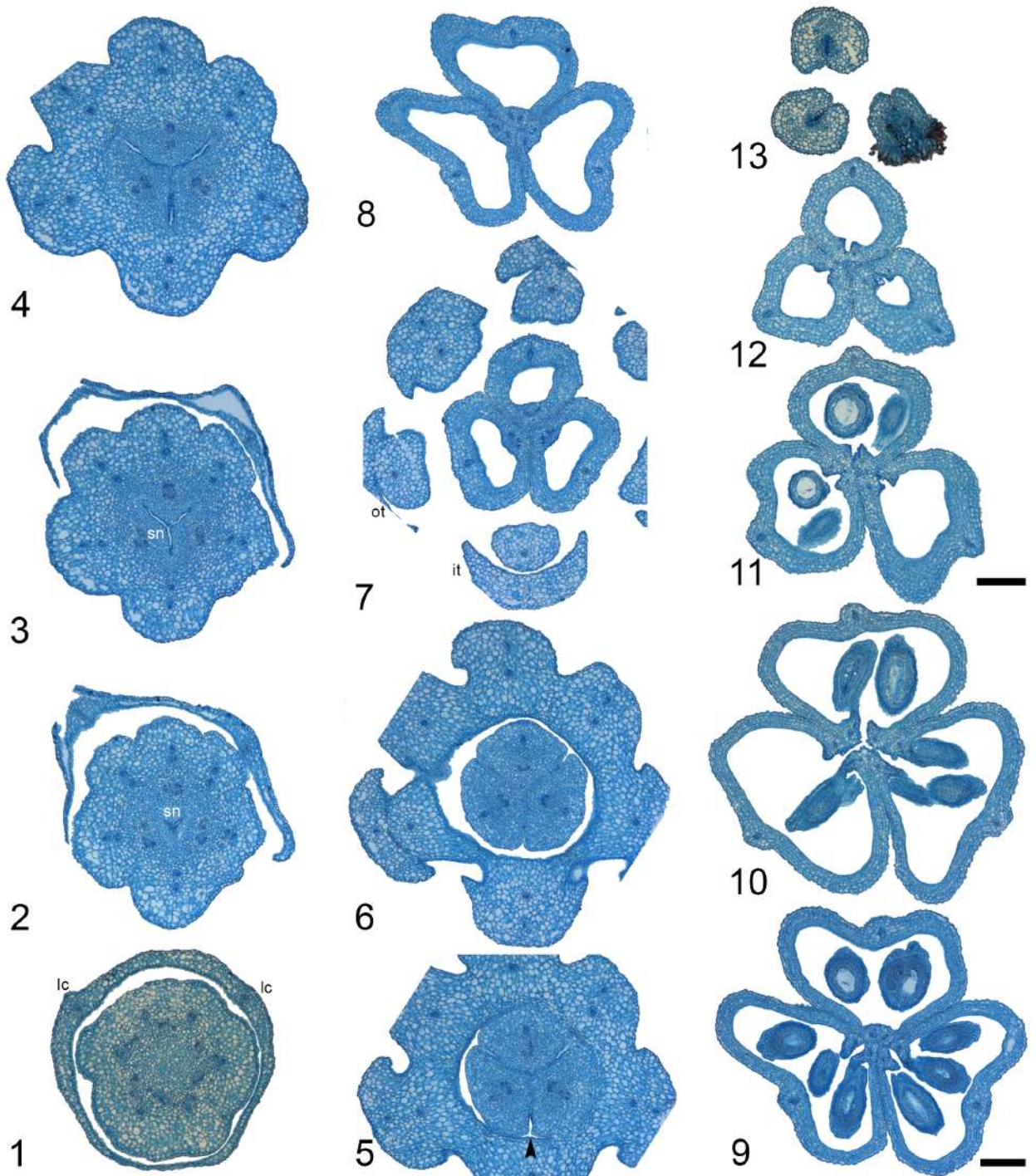


Рис. 2. Строение гинецея *Tofieldia coccinea* на серии поперечных срезов. 1 – срез на уровне трубки подчашья. 2-4 – цветоложе с 3-лучевым септальным нектарником. 5 – ножки плодолистиков на уровне открытия септальных нектарников (показано стрелкой). 6 – постгенитально сросшиеся ножки плодолистиков выше нектарников. 7-8 – постгенитально сросшиеся плодолистики в асцидиатной зоне. 9 – трехгнездный участок завязи, асимпликатная зона. 10 – одногнездный участок завязи, асимпликатная зона. 11 – дистальная часть завязи выше уровня прикрепления семяпочек, асимпликатная зона. 12-13 – стилодии, асимпликатная зона. lc – боковой листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, sn – септальный нектарник. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-10) и 100 мкм (11-13).

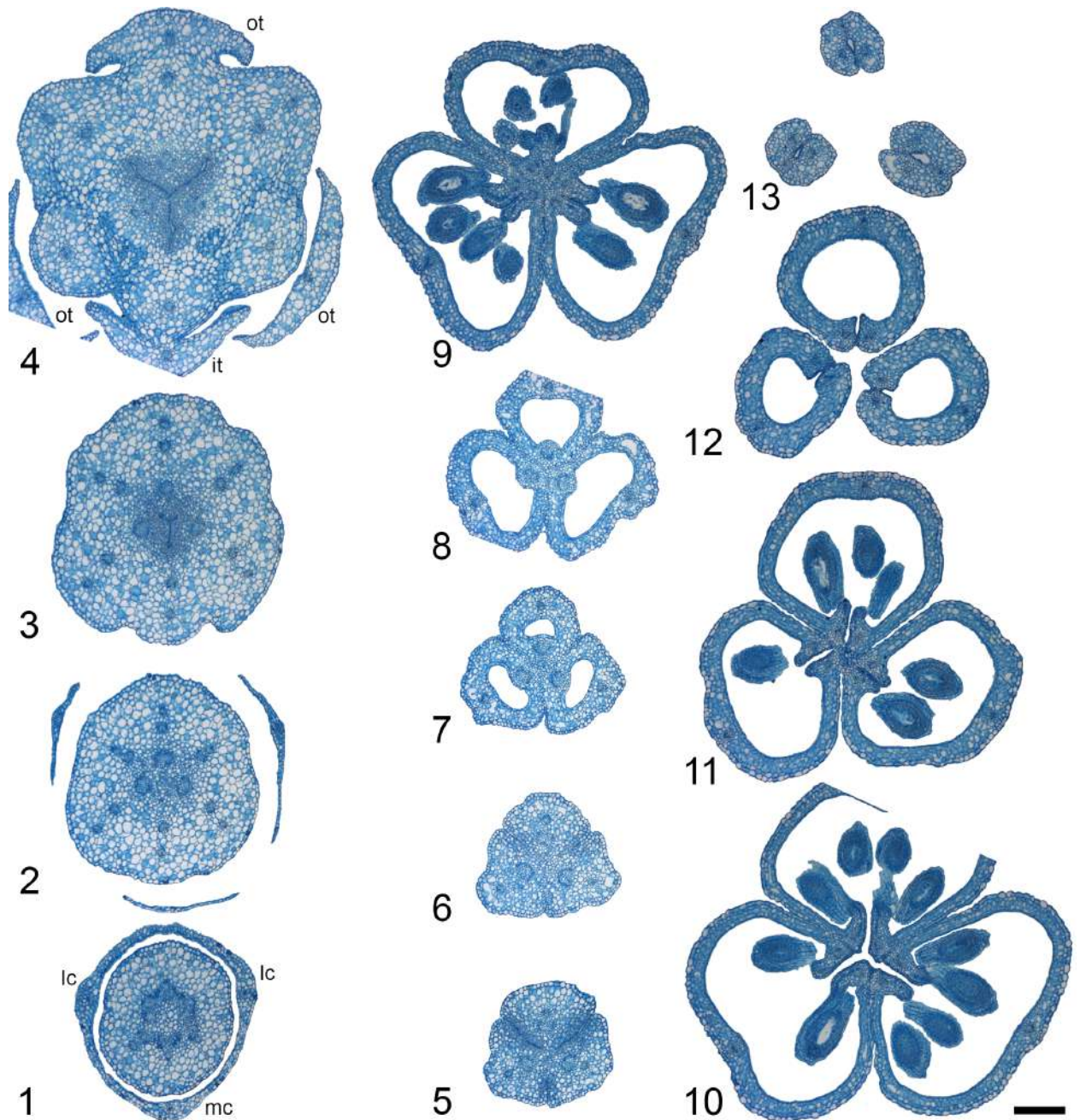


Рис. 3. Строение гинецея *Tofieldia cernua* на серии поперечных срезов. 1 – срез на уровне трубки подчашья. 2 – срез на уровне свободных долей подчашья. 3-4 – цветоложе с 3-лучевым септальным нектарником. 5 – постгенитально сросшиеся ножки плодолистиков с нектарными боковыми поверхностями. 6 – постгенитально сросшиеся ножки плодолистиков выше нектарников. 7-8 – постгенитально сросшиеся плодолистики в асцидиатной зоне. 9 – трехгнездный участок завязи, асимпликатная зона. 10 – одногнездный участок завязи, асимпликатная зона. 11 – дистальная часть завязи выше уровня прикрепления семяпочек, асимпликатная зона. 12-13 – стилодии, асимпликатная зона. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабный отрезок – 200 мкм, все срезы в одном масштабе.

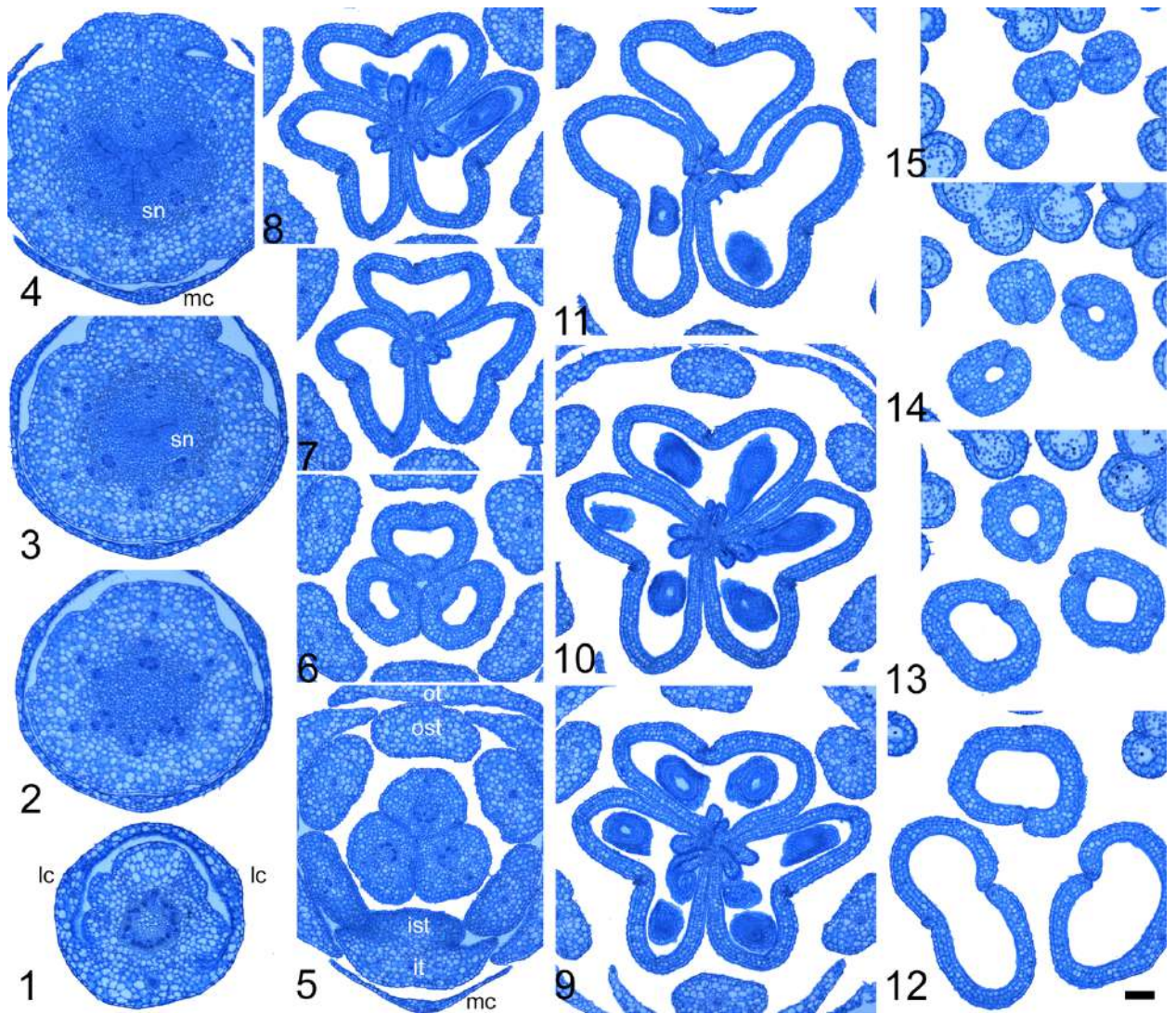


Рис. 4. Строение гинецея *Tofieldia nuda* на серии поперечных срезов. 1-2 – срез на уровне трубки подчашия. 3-4 – цветоложе с 3-лучевым септальным нектарником. 5 – постгенитально сросшиеся ножки плодолистиков выше нектарников. 6-7 – постгенитально сросшиеся плодолистики в асцидиатной зоне. 8-10 – трехгнездная завязь, асимпликатная зона. 11 – дистальная часть завязи выше уровня прикрепления семяпочек, плодолистики почти свободны, асимпликатная зона. 12-15 – стилодии, асимпликатная зона. lc – боковой листочек подчашия, mc – медианный листочек подчашия, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, sn – септальный нектарник. Масштабный отрезок – 100 мкм, все срезы в одном масштабе.



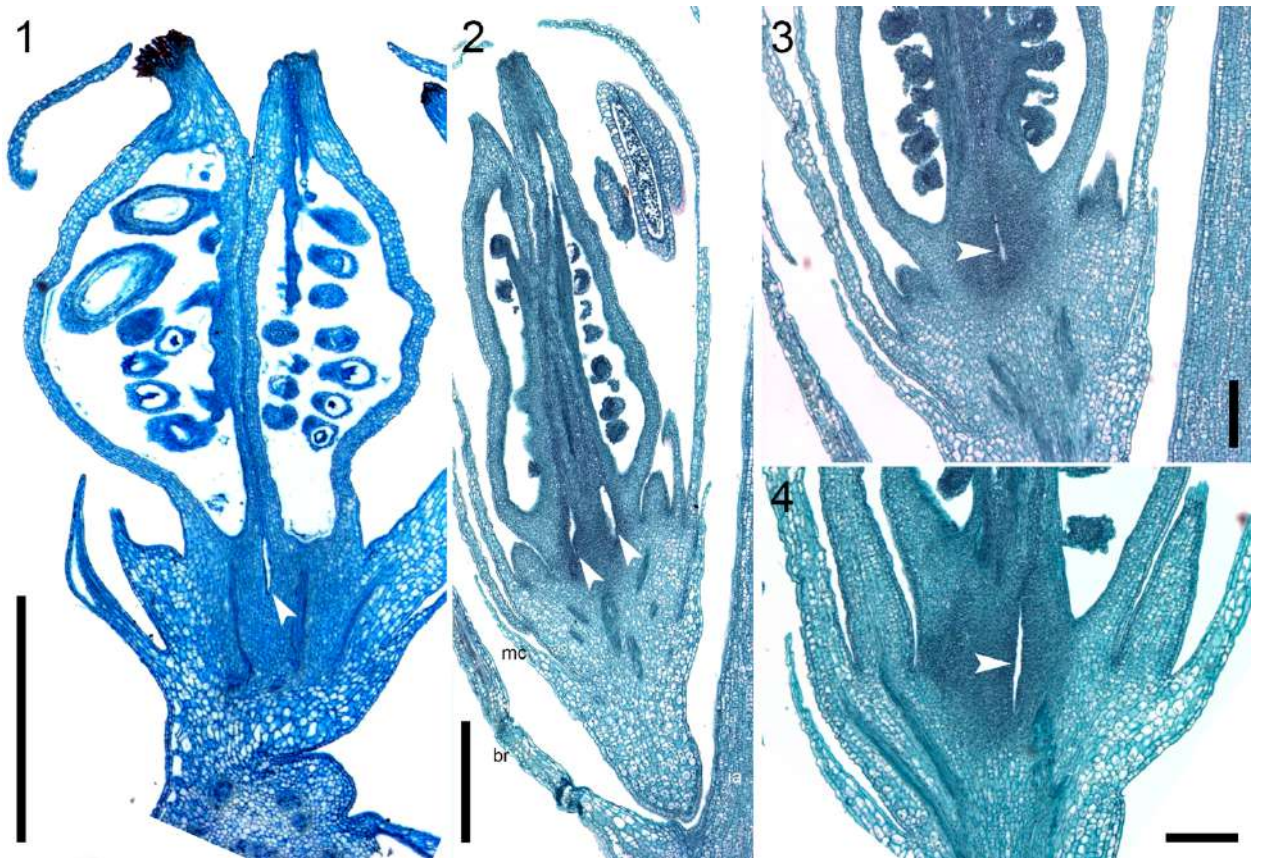


Рис. 5. Строение цветка *Tofieldia* на продольных срезах. 1 – *T. coccinea*. 2-4 – *T. calyculata*. Стрелками показаны септальные нектарники. Масштабные отрезки – 500 мкм (1) и 200 мкм (2-4). br – брактя, mc – медианный листочек подчашия.

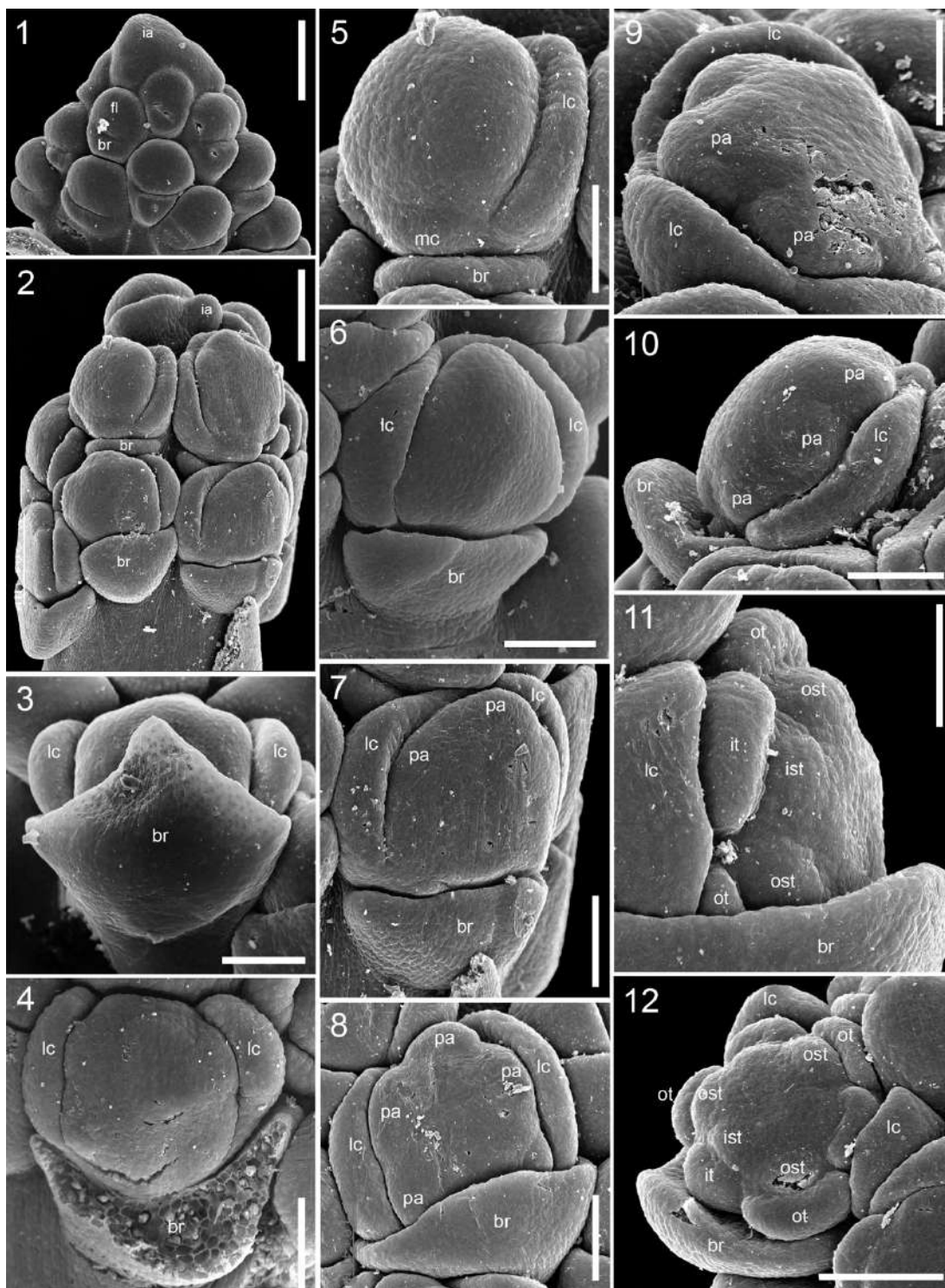


Рис. 6. Развитие цветка *Tofieldia coccinea*. 1 – соцветие во время заложения цветков и их брактеей (общими примордиями). 2 – соцветие во время формирования подчашья у цветков. 3-4 – заложение боковых листочков подчашья. 5 – цветок из верхней части соцветия, заложение медианного листочка подчашья, боковые листочки подчашья уже сросшиеся. 6 – цветок из нижней части соцветия, боковые листочки подчашья сросшиеся, медианный листочек еще не заложился. 7-8 – цветки из нижней части соцветия во время формирования РА-примордиев. 9-10 – цветки с РА-примордиями, вид сбоку. 11-12 – разделение общих примордиев на примордии листочков околоцветника и тычинок. br – брактеей, lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, ia – ось соцветия, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, pa – общий РА-примордий, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 200 мкм (1, 2), 100 мкм (3-8, 10), 80 мкм (9, 11) и 150 мкм (12).

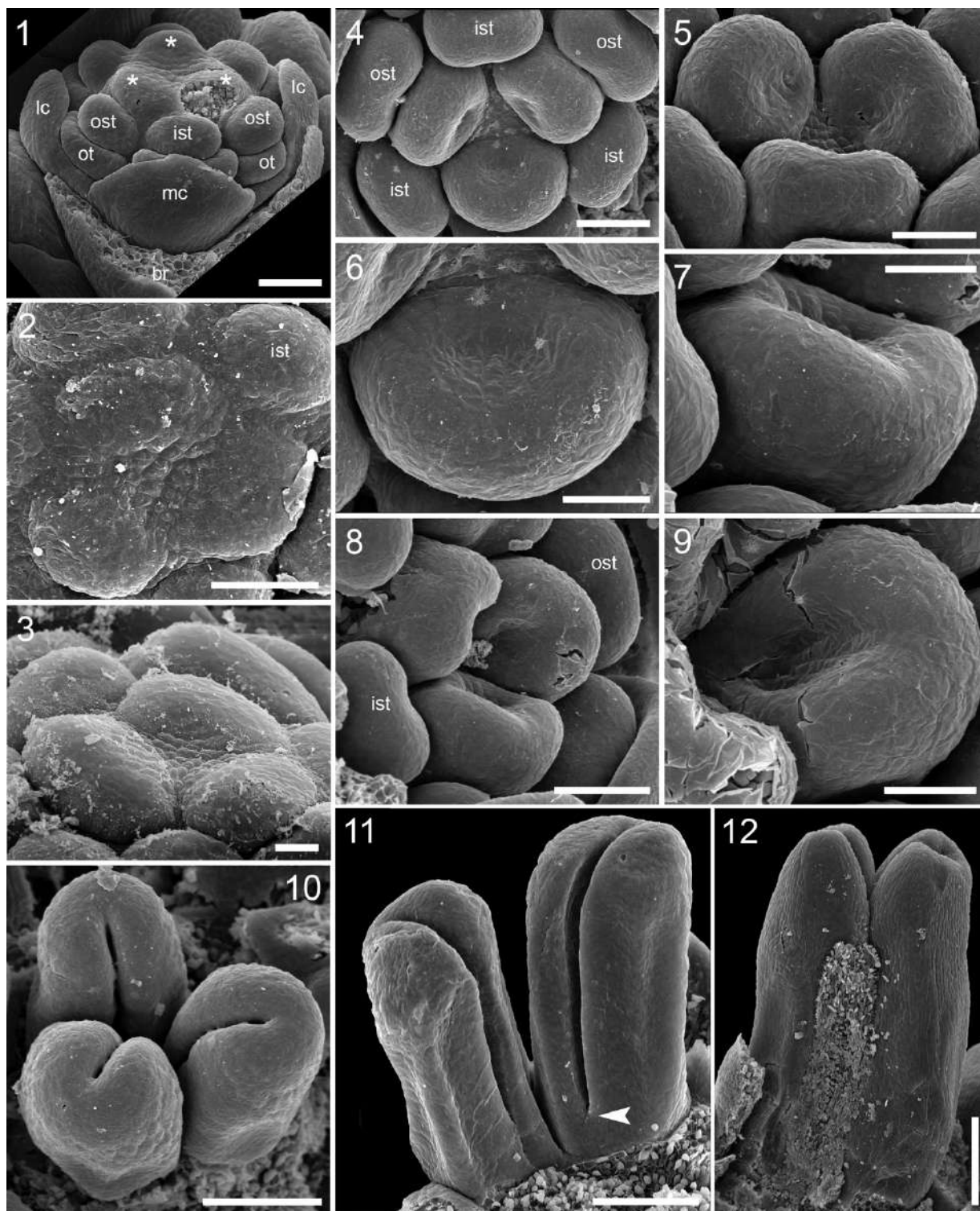


Рис. 7. Развитие цветка *Tofieldia coccinea*. 1-3 – заложение плодолистиков округлыми примордиями. 4-7 – молодые плодолистики во время формирования асцидиатной зоны. На (5) развитие правого плодолистика началось с формирования пликатной зоны. 8-9 – начало удлинения пликатной зоны. 10-11 – свободные плодолистики с открытым брюшным швом. 12 – гинецей с постгенитально сросшимися плодолистами, один плодолистик удален, чтобы показать зону срастания. Стрелка (11) показывает верхнюю границу асцидиатной зоны (поперечная зона). br – брактя, lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, \* - плодолистик. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 10-11), 60 мкм (2, 5), 30 мкм (3), 80 мкм (4, 8), 40 мкм (6-7, 9) и 150 мкм (12).

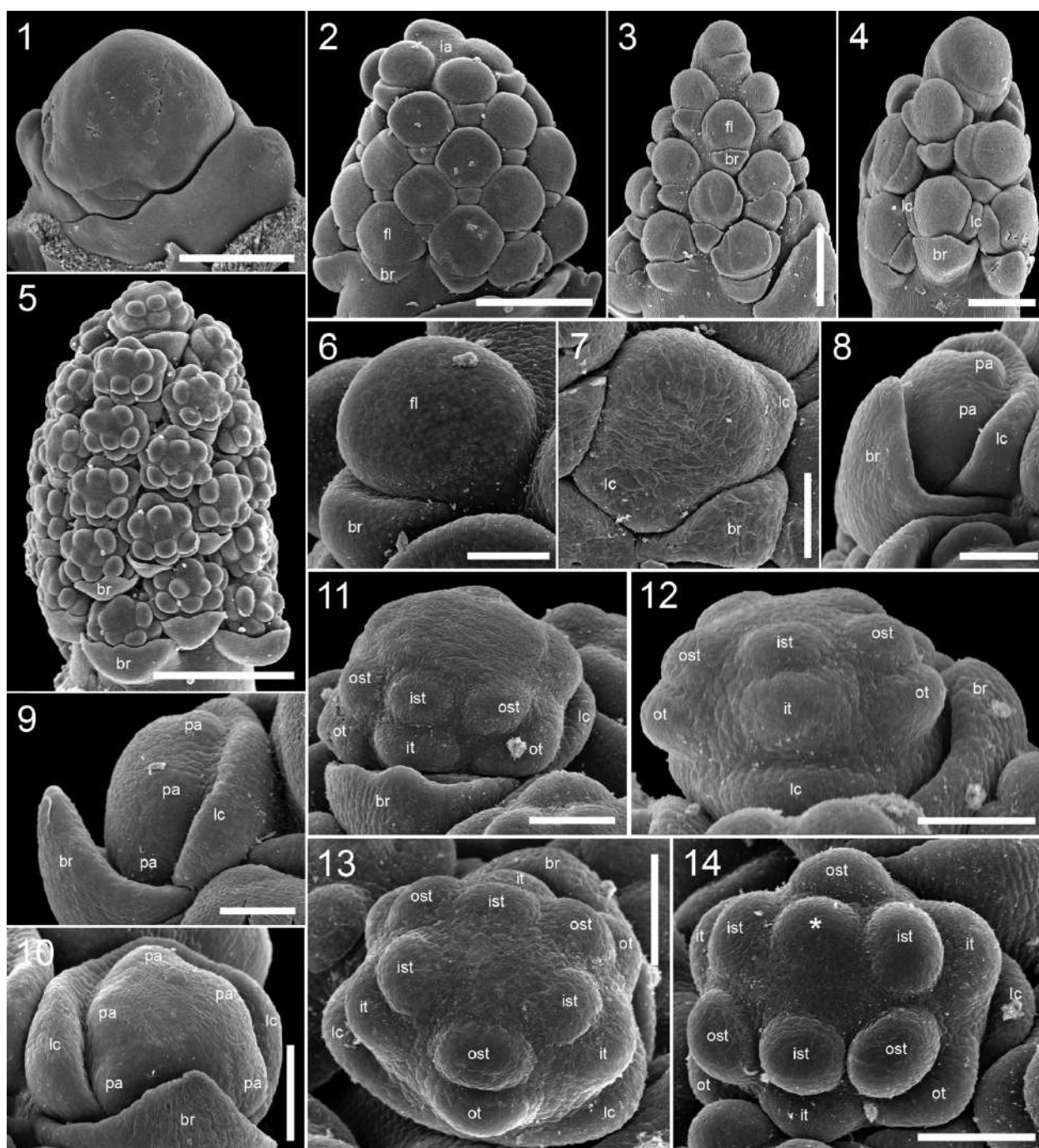


Рис. 8. Развитие цветка *Tofieldia calyculata*. 1 – меристема соцветия до заложения флоральных примордиев. 2 – соцветие во время заложения цветков и их брактей (отдельными примордиями). 5 – соцветие во время заложения плодolistиков в цветках. 6 – флоральный примордий и брактя. 7 – заложение боковых листочков подчашья. 8-10 – формирование трубки подчашья и появление РА-примордиев. 11-13 – разделение общих примордиев на примордии листочков околоцветника и тычинок. 14 – заложение медианно-адаксиального плодolistика. br – брактя, lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, ia – ось соцветия, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, pa – общий РА-примордий, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, \* - плодolistик. Масштабные отрезки – 300 мкм (1, 3), 400 мкм (2), 200 мкм (4), 600 мкм (5), 80 мкм (6-7, 9), 100 мкм (8, 10-13) и 120 мкм (14).

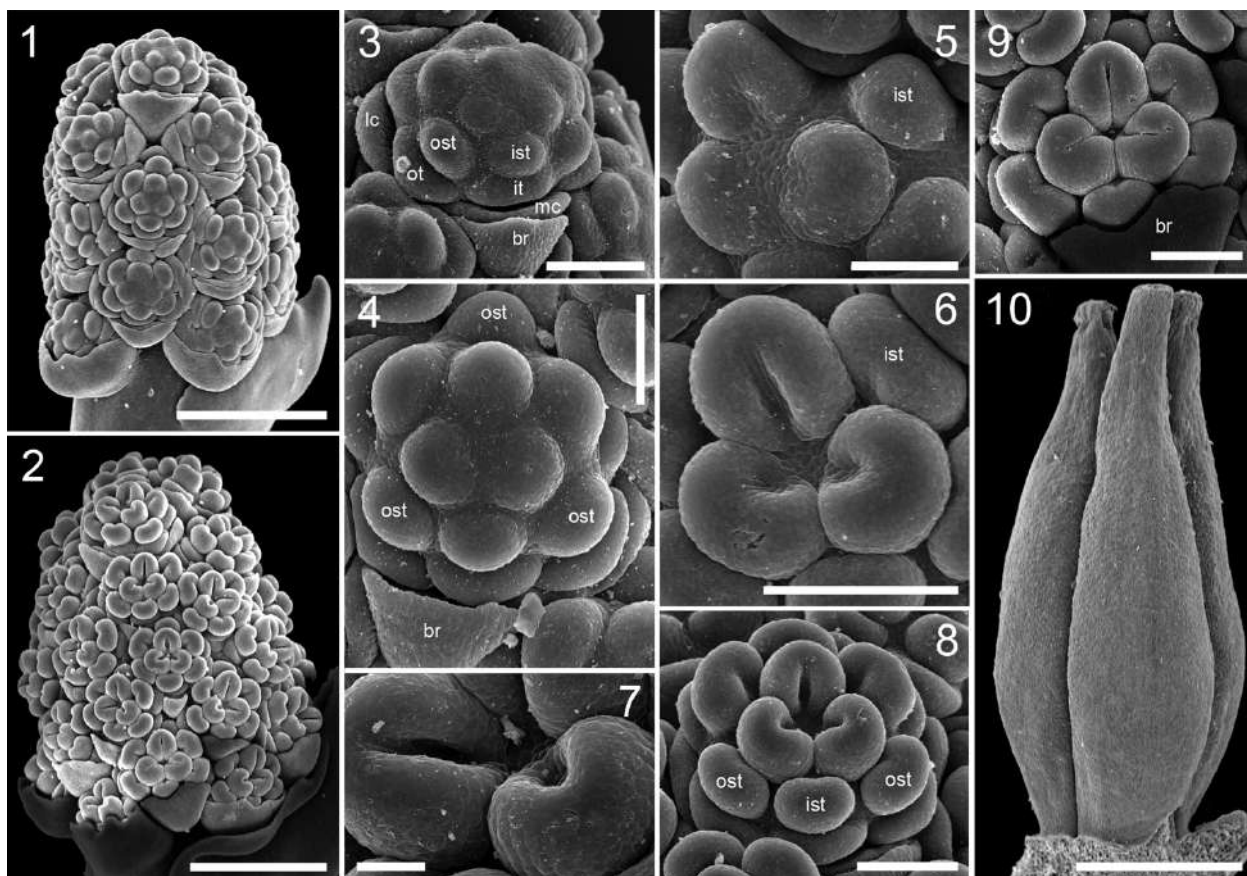


Рис. 9. Развитие цветка *Tofieldia calyculata*. 1-2 – соцветия с цветками на последовательных стадиях развития гинецея. 3-4 –заложение плодолистиков округлыми примордиями. 5-6 – формирование асцидиатной зоны. 7-9 – удлинение пликатной зоны. 10 – зрелый гинецей из постгенитально сросшихся плодолистиков. br – брактя, lc – боковой листочек подчашия, mc – медианный листочек подчашия, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, ра – общий РА-примордий, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 600 мкм (1-2), 150 мкм (3, 6, 9), 80 мкм (4-5), 40 мкм (7), 100 мкм (8) и 800 мкм (10).

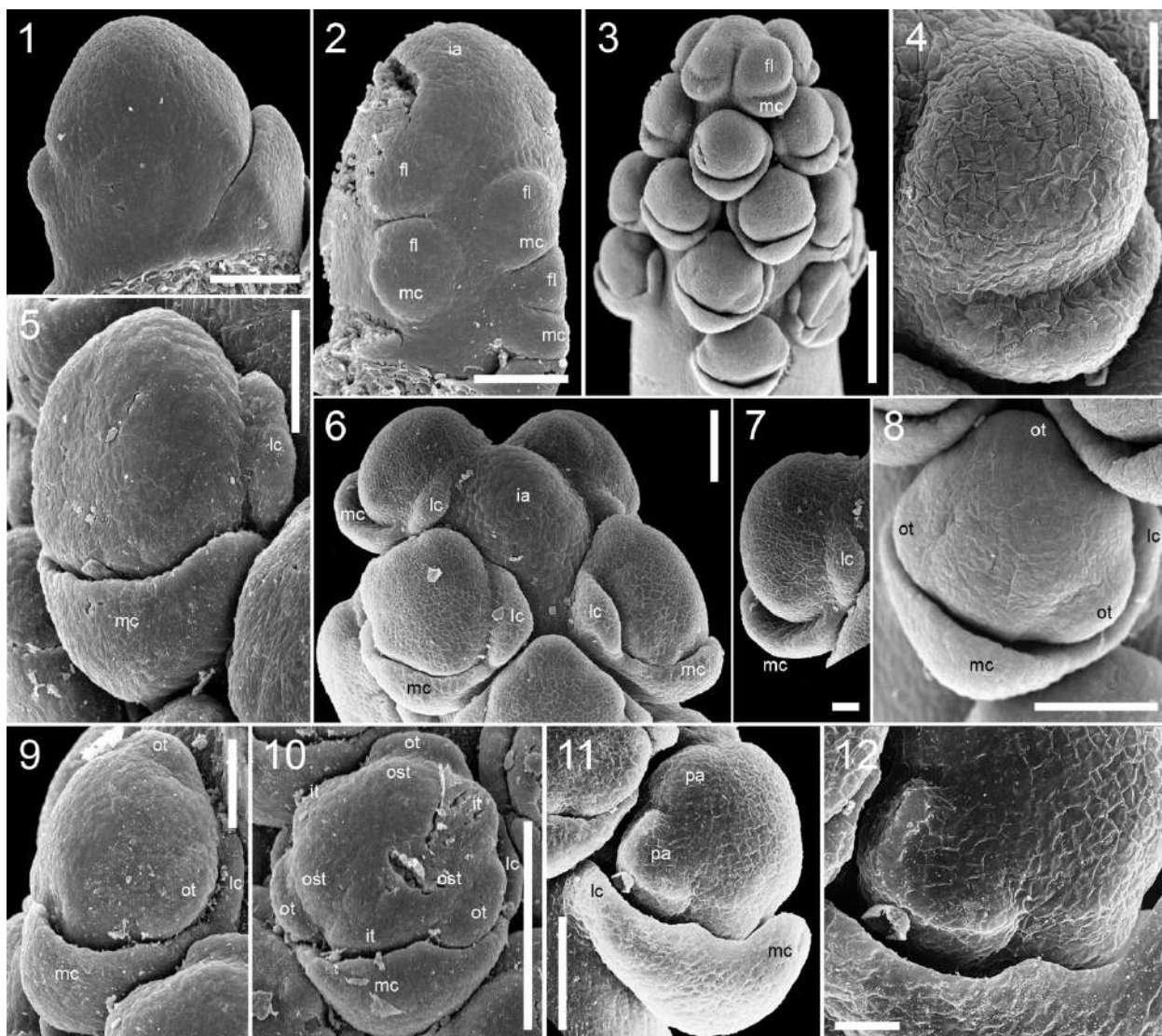


Рис. 10. Развитие цветка *Tofieldia pusilla*. 1 – меристема соцветия до заложения флоральных примордиев. 2 – соцветие во время заложения цветков, у нижних цветков уже виден примордий медианного листочка подчашья. 3 – соцветие во время формирования подчашья у цветков. 4 – заложение медианного листочка подчашья. 5 – заложение боковых листочков подчашья. 6-7 – формирование трубки подчашья. 8-9 – заложение наружных листочков околоцветника. 10 – одновременное заложение внутренних листочков околоцветника и тычинок. 11-12 – цветок, в котором заложение околоцветника и андроцея идет через образование общих РА-примордиев. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, ia – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, pa – общий РА-примордий, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 120 мкм (1-2), 300 мкм (3), 50 мкм (4), 80 мкм (5, 9), 100 мкм (6, 8, 11), 30 мкм (7, 12) и 200 мкм (10).

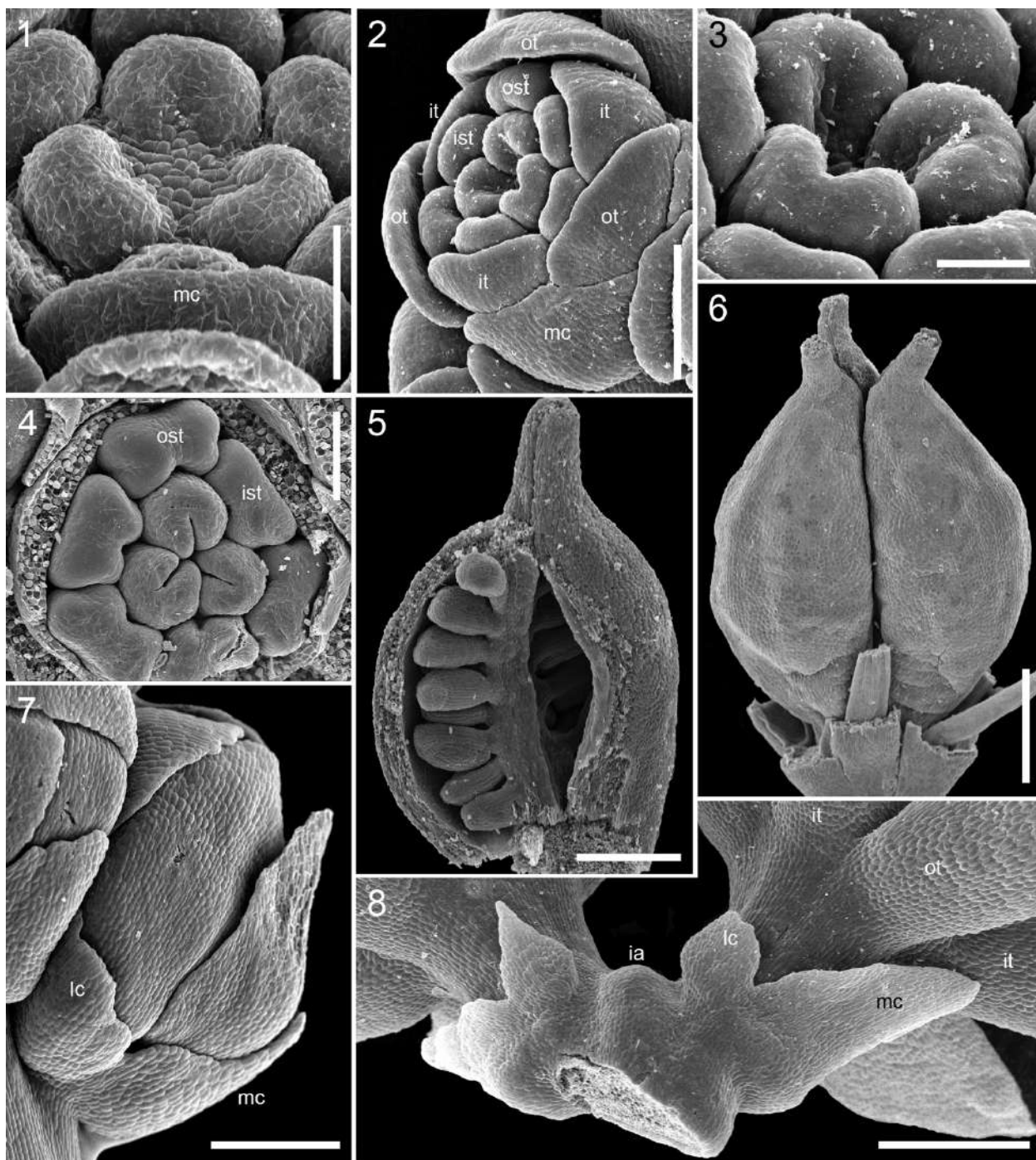


Рис. 11. Развитие цветка *Tofieldia pusilla*. 1 – подковообразные примордии плодолистиков. 2-4 – удлинение пликатной зоны. 5 – зрелый гинецей в продольном разрезе, видна плацента с семяпочками, образованная краями постгенитально сросшихся соседних плодолистиков. 6 – гинецей во время цветения. 7 – бутоны незадолго до цветения с полностью сформированным подчашием. 8 – верхушка соцветия во время цветения. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 60 мкм (1), 150 мкм (2), 40 мкм (3), 100 мкм (4), 300 мкм (5), 600 мкм (6), 200 мкм (7) и 400 мкм (8).

**Род *Triantha* (*T. glutinosa*, *T. japonica*) – рис. 12-14**Строение соцветий

Соцветие – терминальный закрытый брактеозный тирс из трехцветковых дихазиев, обычно без паракладиев (рис. 12). Дихазии расположены двурядно. В дихазии боковые цветки расположены за центральным, ближе к оси тирса. Брактеи дихазиев (они же брактеи центрального цветка) имеют широкое основание, почти до половины охватывающее ось соцветия. На цветоножке центрального цветка при ее основании расположены две брактеолы, которые одновременно являются брактями боковых цветков. Позиция брактеол не является жестко закрепленной – они в разной степени смещены к оси соцветия, чем выше расположен дихазий, тем сильнее смещение. У боковых цветков развита только одна брактеола, расположенная при основании цветоножки со стороны центрального цветка (рис. 12-13). Сами брактеолы при этом асимметричные – меньшая их сторона находится со стороны оси соцветия, а большая – со стороны брактеи центрального цветка. Цветоножки всех цветков дихазия конгенитально сростаются друг с другом при основании. Для *Triantha*, как и для всех остальных представителей *Tofieldiaceae*, характерно наличие подчашия, которое устроено так же, как у большинства представителей рода *Tofieldia*. Подчашие располагается непосредственно под цветком и состоит из трех до половины сросшихся листочков (рис. 12-14). В центральном цветке расположение подчашия и элементов околоцветника такое же, как у представителей рода *Tofieldia* – по отношению к бракtee один из листочков подчашия медианно-абаксиальный, два другие – трансверзальные или трансверзально-адаксиальные. Ориентация боковых цветков относительно их брактей не стабильна и зависит от положения брактеолы (рис. 13). Часть боковых цветков ориентированы относительно их брактей так же, как и центральный цветок. Другие же боковые цветки относительно своих брактей расположены так, что со стороны брактеи находятся боковые листочки подчашия, а медианный листочек расположен со стороны центрального цветка дихазия. Такие боковые цветки имеют отличную от типичной для семейства ориентацию относительно брактеи – на одном радиусе с ней расположен наружный, а не внутренний листочек околоцветника. Некоторые боковые цветки сидят несколько косо. У центрального цветка боковые листочки подчашия располагаются напротив брактеол. У боковых цветков в одной плоскости с брактеолой расположен листочек подчашия (с противоположной стороны цветка) и наружный листочек околоцветника (непосредственно напротив брактеолы). По отношению к околоцветнику у всех цветков листочки подчашия расположены таким образом, что медианный листочек находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Эта позиция является строго



закрепленной. У *T. glutinosa* под основной частью соцветия можно обнаружить одиночные цветки, окруженные двумя брактеолами (рис. 12).

#### Строение цветков

Цветки *Triantha* в целом устроены так же, как цветки *Tofieldia* – они актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков. Листочки околоцветника и тычинки свободные. Цветоложе вогнутое, по краю его прикрепляются околоцветник и тычинки, а на дне и «склонах» - плодолистики (рис. 14).

Плодолистики срастаются на большем протяжении их длины. Они чередуются с тычинками внутреннего круга, в центральном цветке дихазия один плодолистик медианно-адаксиальный, два боковых плодолистика – абаксиальные. Завязь верхняя, она или по всей длине трехгнездная, или с более или менее выраженным одногнездным участком, занимающим среднюю часть завязи, основание и верхняя часть завязи остаются трехгнездными (рис. 14). Плодолистики целиком пликатные, на ножках. Брюшные швы замкнутые в трехгнездных участках завязи и в стилодиях. Плодолистики срастаются постгенитально в области завязи и короткого столбика, стилодии и ножки свободные (рис. 14). У части цветков постгенитальное срастание затрагивает также верхнюю треть ножек, при этом ножки срастаются только брюшными поверхностями.

В основании завязи находится достаточно протяженный стерильный участок. Плаценты располагаются выше по краю плодолистика. Семяпочки на плаценте расположены в два ряда. Семяпочки анатропные, битегмальные, с халазального конца семяпочки развит очень длинный и тонкий прозрачный вырост. Самые нижние семяпочки повернуты так, что их халазальная часть обращена к основанию завязи, а микропиле смотрит на верхушку завязи. Халазальные придатки семяпочек в процессе роста упираются в стенку завязи, из-за чего их основание становится асимметричным, и далее растут вниз по направлению к основанию завязи. В зрелом плоде вся стерильная часть завязи занята халазальными выростами семян.

Стилодии относительно короткие, короче, чем у *Tofieldia*. Рыльца верхушечные, с папиллами. Внутри каждого стилодия в нижней его части проходит канал, к верхней трети стилодия этот канал постепенно выклинивается, но вновь появляется непосредственно под рыльцем, где он заполнен слизью. В зрелом гинецее папиллы расположены не только по верхнему краю плодолистика, но и заходят в канал стилодия. В молодых цветках стилодии соприкасаются друг с другом, на более поздней стадии они несколько расходятся, максимальное расхождение стилодиев наблюдается при плодах.

На ножках плодolistиков расположен нектарник, представленный секреторной тканью на брюшной и боковых поверхностях ножек плодolistиков (рис. 14). С адаксиальной стороны ножки вдоль ее медианы проходит желобок. Из-за наличия желобка нектарник формирует узор в виде шестилучевой звезды, где короткие лучи (желобки) чередуются с длинными лучами (щели между плодolistиками). Секреторную ткань в желобках можно наблюдать только у молодых цветков. Основание нектарника находится внутри вогнутого цветоложа, а открывается он тремя щелями в месте отхождения околоцветника. Так как ножки плодolistиков продолжают выше края цветоложа, то секреторные поверхности, особенно на боковых поверхностях ножек, продолжают и выше, вплоть до завязи.

Ось соцветия, цветоножки и абаксиальная сторона брактеей, брактеол и листочков подчашья покрыты многоклеточными железками (рис. 12). У каждой железки развита длинная многоклеточная ножка и многоклеточная секреторная «головка».

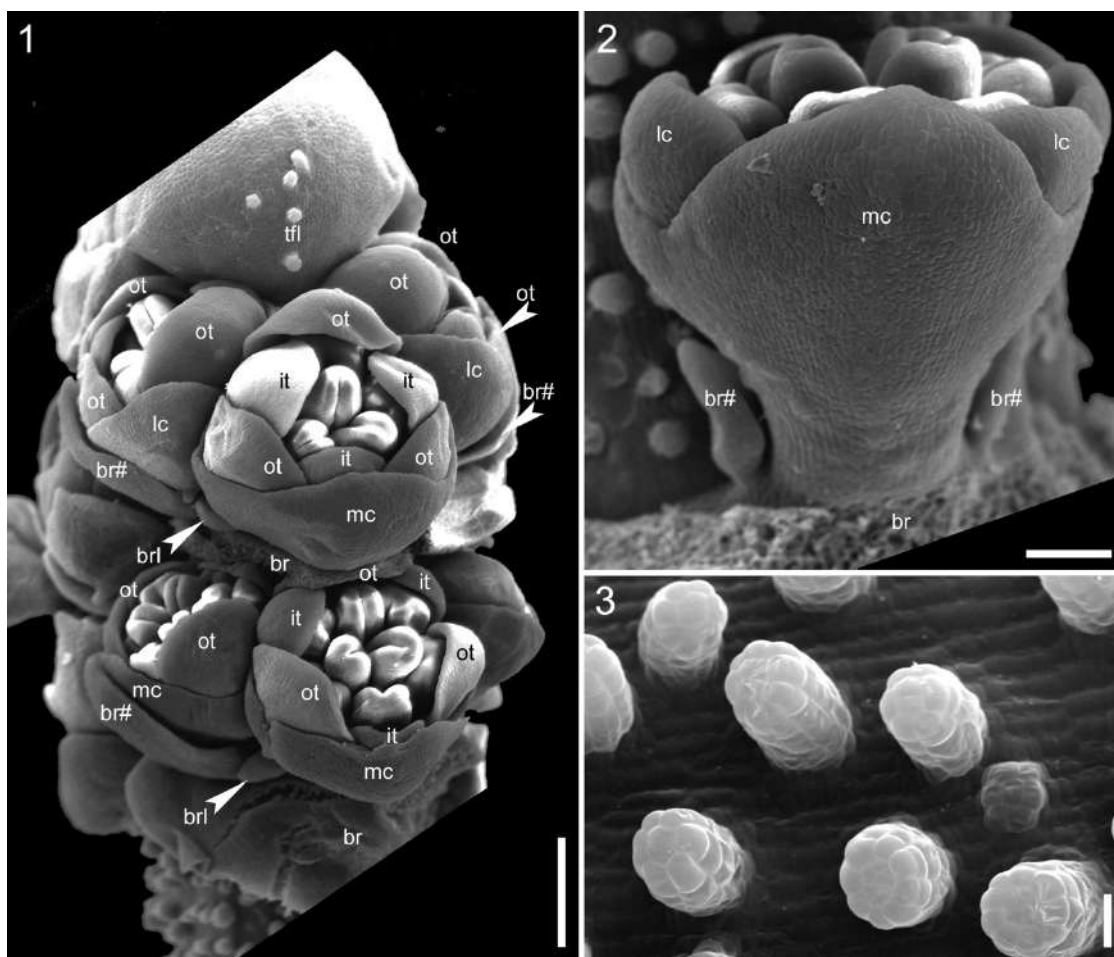


Рис.12. Соцветие *Triantha glutinosa*. 1 – молодое соцветие с частично удаленными брактееями. 2 – одиночный цветок, расположенный ниже основной части соцветия. 3 – железки на цветоносе. br – брактеея дихазия, br# – брактеея бокового цветка дихазия, brl – брактееола бокового цветка дихазия, lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, tfl – терминальный цветок. Масштабные отрезки – 300 мкм (1), 200 мкм (2) и 30 мкм (3).

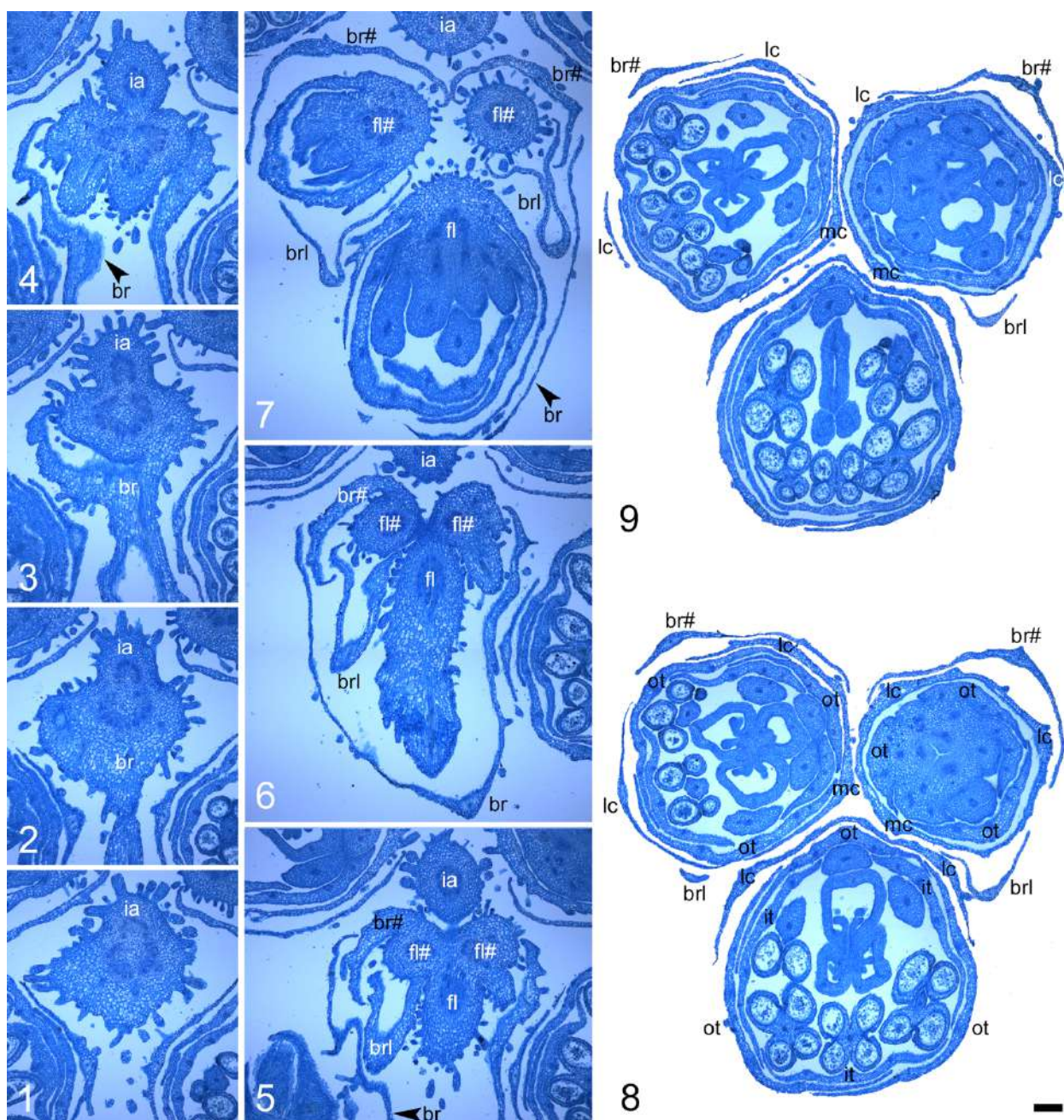


Рис. 13. Строение дихазия *Triantha japonica* на серии поперечных срезов. 1 – срез узла. 2 – уровень прикрепления брактей дихазия. 3-4 – сросшиеся основания цветоножек и брактеол (между осью соцветия и брактей). 5-6 – уровни разделения цветоножек и окружающих их филломов. 7-9 – последовательные срезы через цветки. br – брактя дихазия, br# – брактя бокового цветка дихазия, brl – брактеола бокового цветка дихазия, fl – центральный цветок дихазия, fl# – боковой цветок дихазия, lc – боковой листочек подчашия, mc – медианный листочек подчашия, ia – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабный отрезок – 200 мкм, все срезы в одном масштабе.

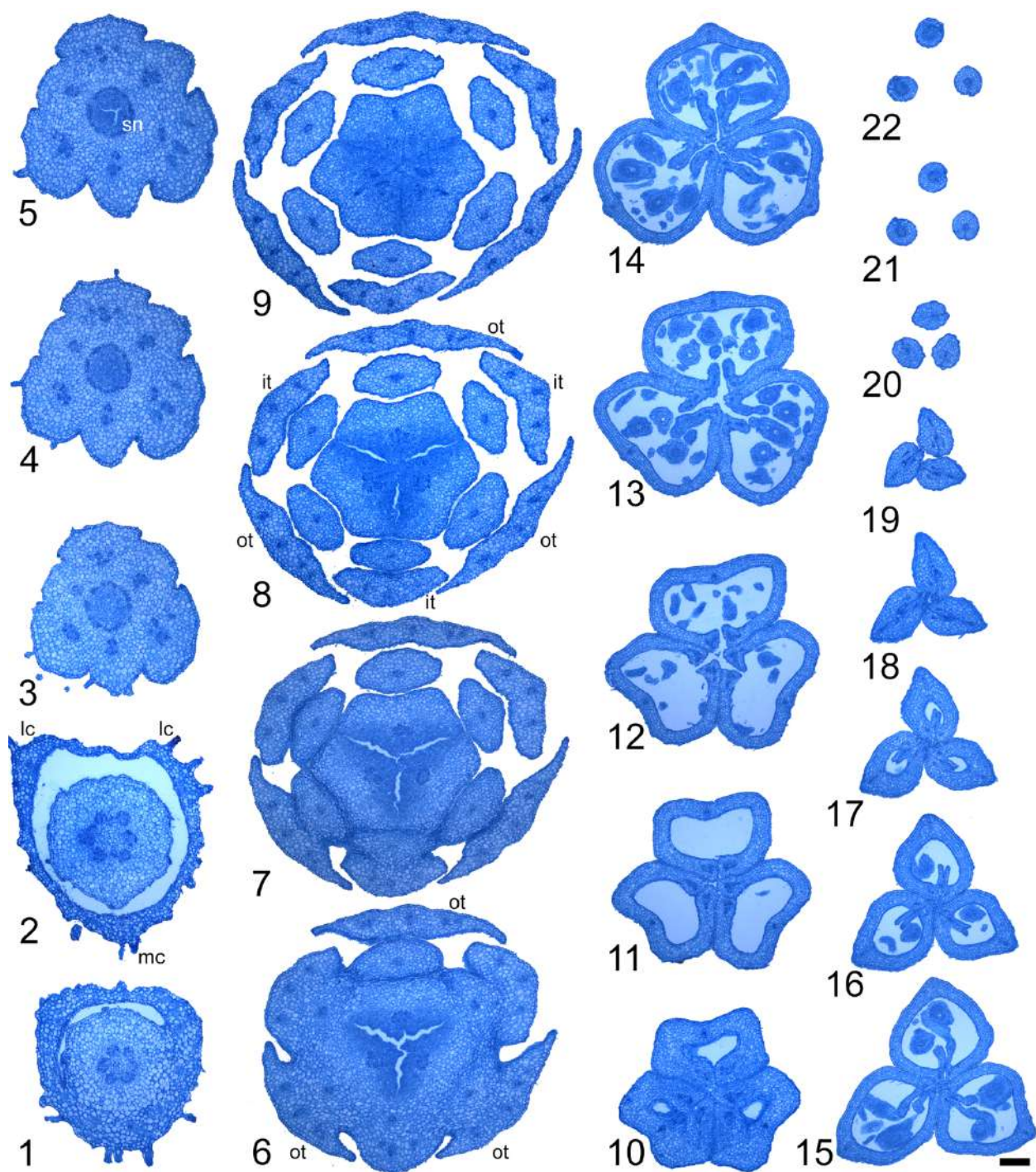


Рис. 14. Строение цветка *Triantha japonica* на серии поперечных срезов. 1-2 – трубка подчашья (на срезах выше подчашине не показано). 3-4 – цветоложе ниже нектарника. 5-6 – трехлучевой лабиринтовидный нектарник в цветоложе. 7-8 – ножки плодолистиков с расположенными на них нектарными поверхностями. 9 – ножки плодолистиков выше уровня нектарников. 10-11 – базальный стерильный трехгнездный участок завязи, асимпликатная зона. 12 – одногнездный участок завязи ниже плацент, асимпликатная зона. 13-14 – одногнездный фертильный участок завязи, асимпликатная зона. 15 – дистальный трехгнездный участок завязи, асимпликатная зона. 16-17 – столбик, асимпликатная зона. 18-22 – последовательные срезы через стилодии, асимпликатная зона. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, sn – септальный нектарник. Масштабный отрезок – 200 мкм, все срезы в одном масштабе.

**Род *Harperocallis* (*H. flava*, *H. falcata*, *H. robustior*) – рис. 15-20**

Строение соцветий

Соцветие *H. robustior* и *H. falcata* – терминальная закрытая брактеозная кисть. Цветки расположены по спирали. У *H. flava* – цветок одиночный терминальный. Для *Harperocallis* характерно подчашие, состоящее из трех свободных листочков треугольно-ромбической формы и располагающееся непосредственно под цветком. У боковых цветков один листочек подчашия медианно-абаксиальный, два другие – трансверзально-адаксиальные. Медианный листочек подчашия в бутоне охватывает боковые (рис. 15, 17-19). У *H. robustior* все листочки одинакового размера и прикрепляются на одном уровне. У *H. falcata* медианный листочек подчашия крупнее боковых и прикрепляется ниже, боковые листочки занимают почти трансверзальное положение. У единственного терминального цветка *H. flava* листочки подчашия одинакового размера, прикрепляются на одном уровне и черепитчато налегают друг на друга.

Строение цветков

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью свободными тычинками в двух кругах (рис. 15-19). У *H. robustior* листочки околоцветника и тычинки полностью свободные, у *H. flava* широкие тычиночные нити основанием сростаются с противолежащим листочком околоцветника. У *H. falcata* листочки околоцветника, по крайней мере у части цветков, при основании сростаются в короткую трубку (рис. 20), тычиночная нить с широким основанием и на значительную длину прирастает к противолежащему листочку околоцветника (рис. 18, 20). Поверхность основания тычиночных нитей у *H. falcata* извилистая, что может быть связано с выделением нектара). Тычинки у всех изученных видов с надсвязником. Гинецей из трех плодолистиков.

У *H. falcata* и *H. robustior* плодолистики сростаются вплоть до рылец, но сами рыльца свободны (рис. 15, 17-18). У *H. flava* присутствуют короткие стилодии (рис. 16, 19). В боковых цветках один плодолистик медианно-адаксиальный, два боковых плодолистика – абаксиальные. Завязь верхняя, у *H. robustior* она трехгнездная на всем ее протяжении (рис. 17), *H. falcata* в средней части завязи присутствует короткий одногнездный участок (рис. 18), у *H. flava* одногнездный участок в средней части завязи имеется только у некоторых цветков (рис. 19). У *H. falcata* и *H. robustior* каждый плодолистик состоит из ножки, асцидиатной зоны и длинной пликатной зоны, у *H. flava* плодолистики без ножек. Брюшные швы постгенитально замкнуты на всем их протяжении, кроме одногнездного участка в завязи *H. falcata* и *H. flava*. В области ножек, асцидиатной зоне и в проксимальной части пликатной зоны плодолистики сростаются

конгенитально, формируя соответственно гинофор, синасцидиатную и симпликатную зоны гинецея. На большем протяжении пликатной зоны плодолистки срастаются постгенитально, образуя асимпликатную зону.

В базальной части завязи, представленной стерильной синасцидиатной зоной, у *H. robustior* каждое гнездо завязи разделено дополнительной косой вертикальной перегородкой, идущей от средней жилки к вентральной стороне (рис. 17). У остальных изученных нами видов такой перегородки нет. Симпликатная зона формирует среднюю часть завязи. Дистальная часть завязи и столбик представлены асимпликатной зоной.

Плаценты массивные, интрузивные, у *H. falcata* и *H. robustior* они расположены по краям плодолистика в пликатной зоне (рис. 17-18). Плаценты *H. flava* U-образные, в поперечной зоне плацентарные гребни образуют петлю, которая свисает в асцидиатную зону (рис. 19). Анатропные битегмальные семяпочки прикрепляются к плаценте 2–5 неправильными рядами. Семяпочки с коротким халазальным выростом.

Столбик короткий и узкий, в основании столбика и в его дистальной части проходят три отдельных канала (рис. 17-19). Со стороны завязи каналы открываются в ее гнезда, а кверху каналы продолжаютя вплоть до рыльца, где открываются во внешнюю среду. В средней части столбика эти каналы постгенитально замкнуты. Рыльцевые папиллы расположены вокруг каждого из отверстий плодолистиков.

Септальные нектарники отсутствуют, однако по всей поверхности гинецея в области завязи расположены многоклеточные железки, особенно обильные у *H. flava*, предположительно выделяющие секрет, привлекающий опылителей (рис. 15-16, 19-20).

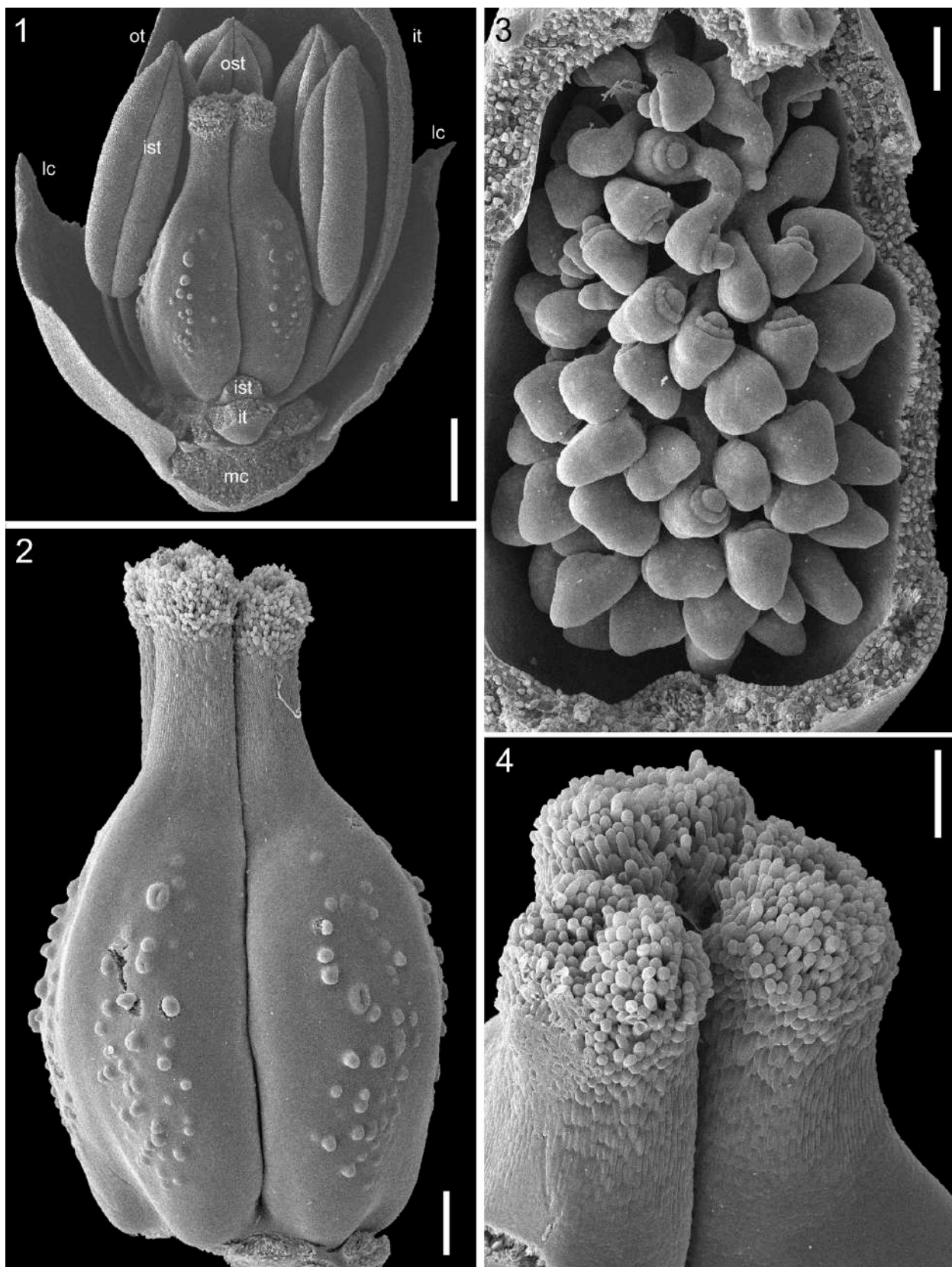


Рис. 15. Строение цветка *Harperocallis robustior*. 1 – внешний вид с частично удаленным околоцветником и андроцеом. 2 – гинецей. 3 – плацента внутри вскрытого по спинке плодослика. 4 – стилодии и рыльца. lc – боковой листочек подчашия, mc – медианный листочек подчашия, ist – внутренняя тычинка, it – внутренний листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 500 мкм (1), 200 мкм (2), 100 мкм (3) и 50 мкм (4).

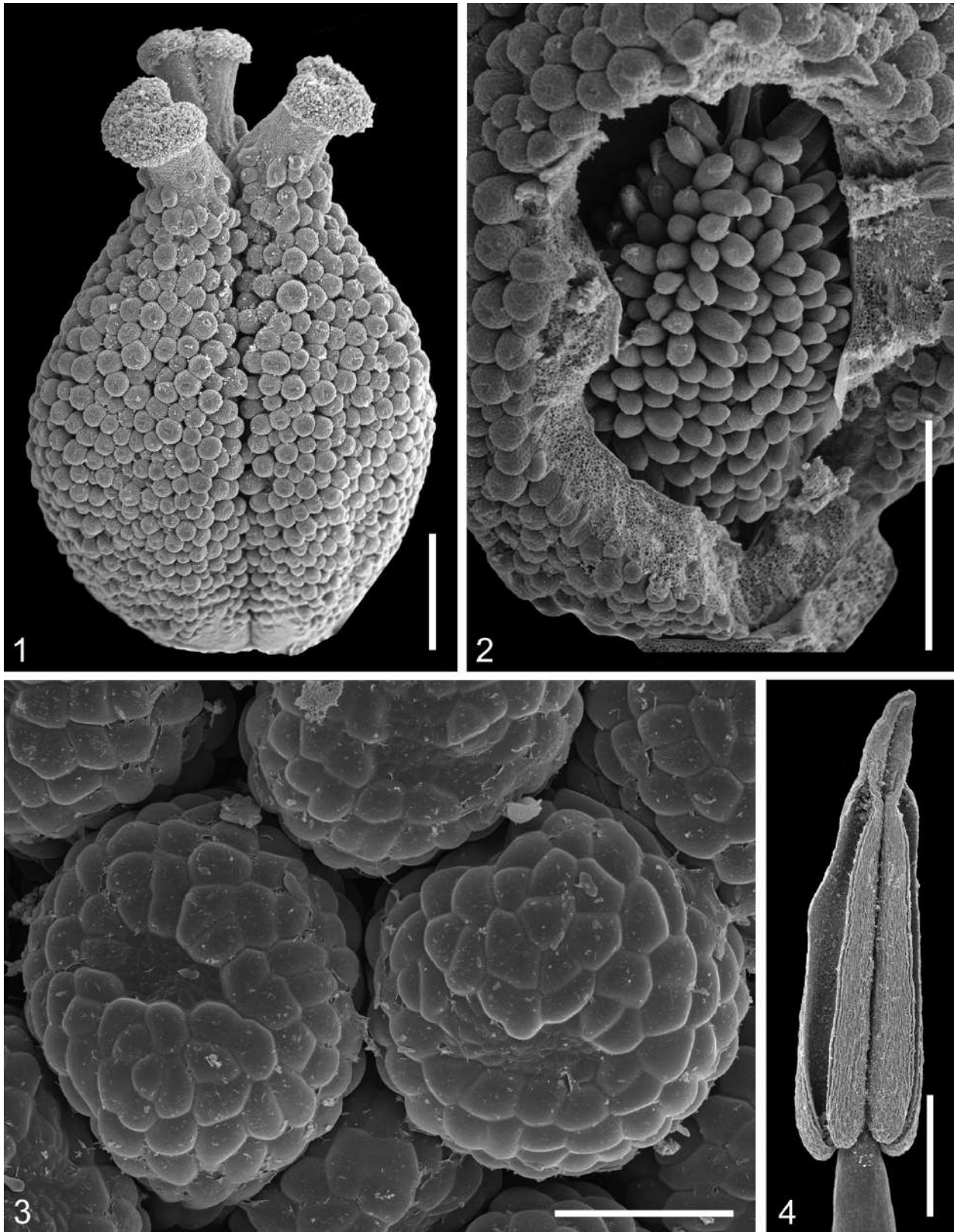


Рис. 16. Строение цветка *Harperocallis flava*. 1 – гинецей. 2 – плацента внутри вскрытого по спинке плодолистика. 3 – железки на поверхности гинецея. 5 – тычинка. Масштабные отрезки – A–B, D = 1000  $\mu\text{m}$ , C = 100  $\mu\text{m}$  1000 мкм (1-2, 4) и 100 мкм (3).



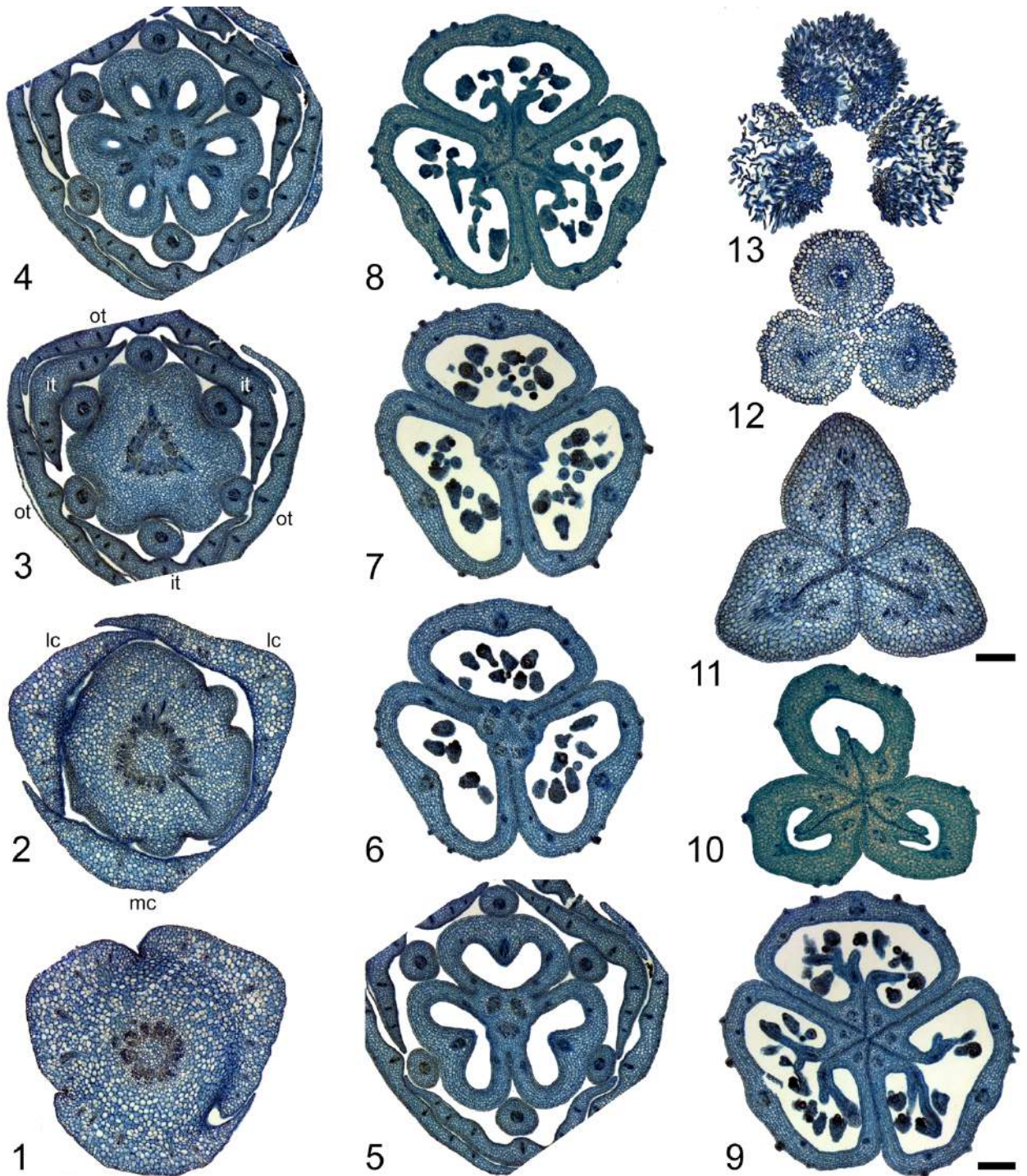


Рис. 17. Строение цветка *Harperocallis robustior* на серии поперечных срезов. 1 – уровень прикрепления листочков подчашья. 2 – срез через основание цветоложа и нижнюю часть подчашья (на срезах выше подчашья не показано). 3 – гинофор. 4 – основание завязи с дополнительной перегородкой в каждом гнезде, синасцидиатная зона. 5 – синасцидиатная зона. 6 – поперечная зона. 7-8 – симпликатная зона. 9 – дистальная половина завязи, асимпликатная зона. 10-11 – столбик, асимпликатная зона. 12 – стилодии, асимпликатная зона. 13 – рыльца. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-10) и 100 мкм (11-13).

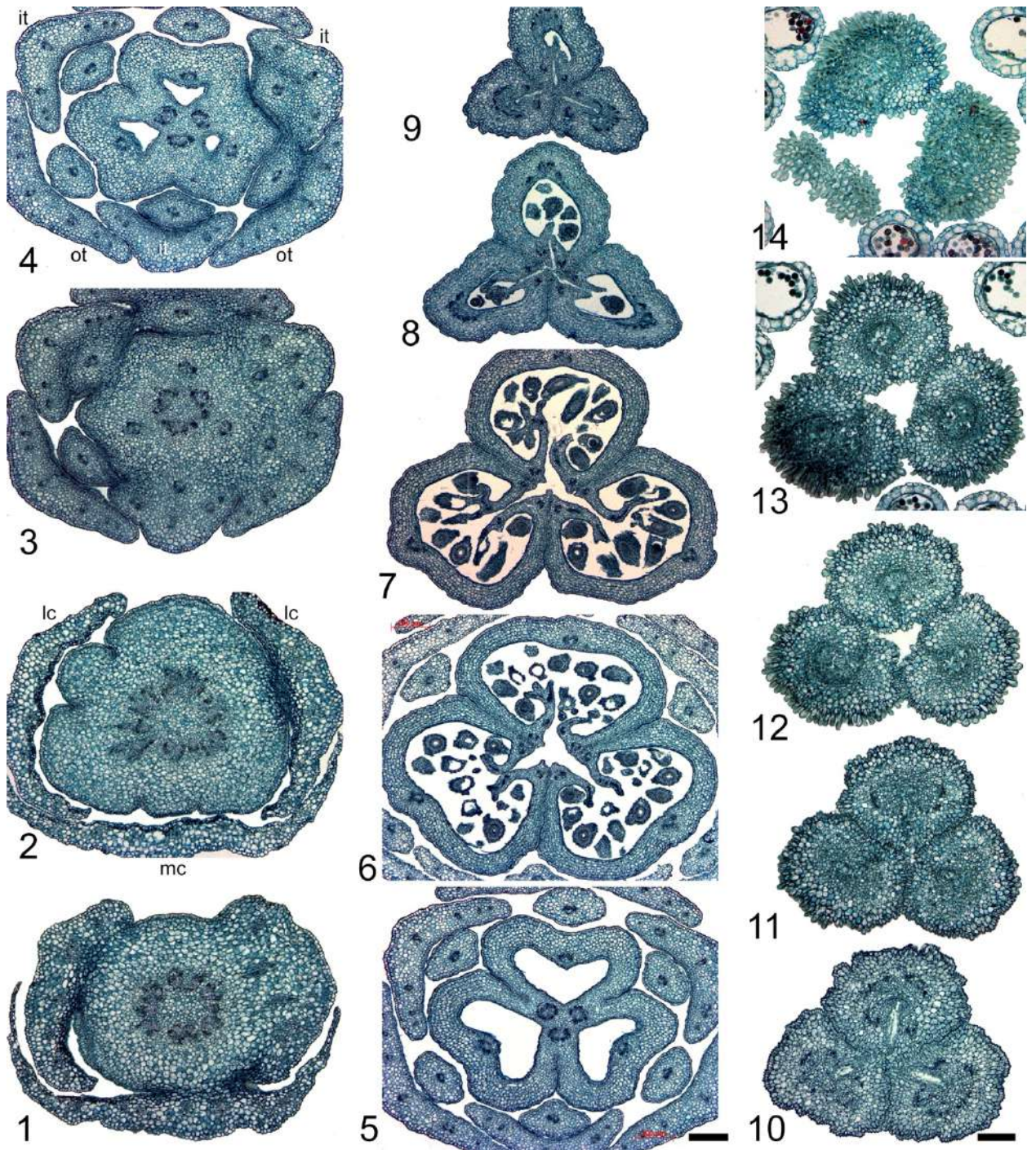


Рис. 18. Строение цветка *Harperocallis falcata* на серии поперечных срезов. 1 – уровень прикрепления листочков подчашья. 2 – срез через основание цветоложа и нижнюю часть подчашья (на срезах выше подчашье не показано). 3 – гинофор. 4 – основание завязи, синасцидиатная зона. 5 – синасцидиатная зона. 6-7 – фертильный участок завязи, асимпликатная зона. поперечная зона. 8 – основание столбика, асимпликатная зона. 9-11 – столбик, асимпликатная зона. 12-13 – стилодии, асимпликатная зона. 14 – рыльца. lc – боковой листочек подчашья, mc – медианный листочек подчашья, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-9) и 100 мкм (10-14).

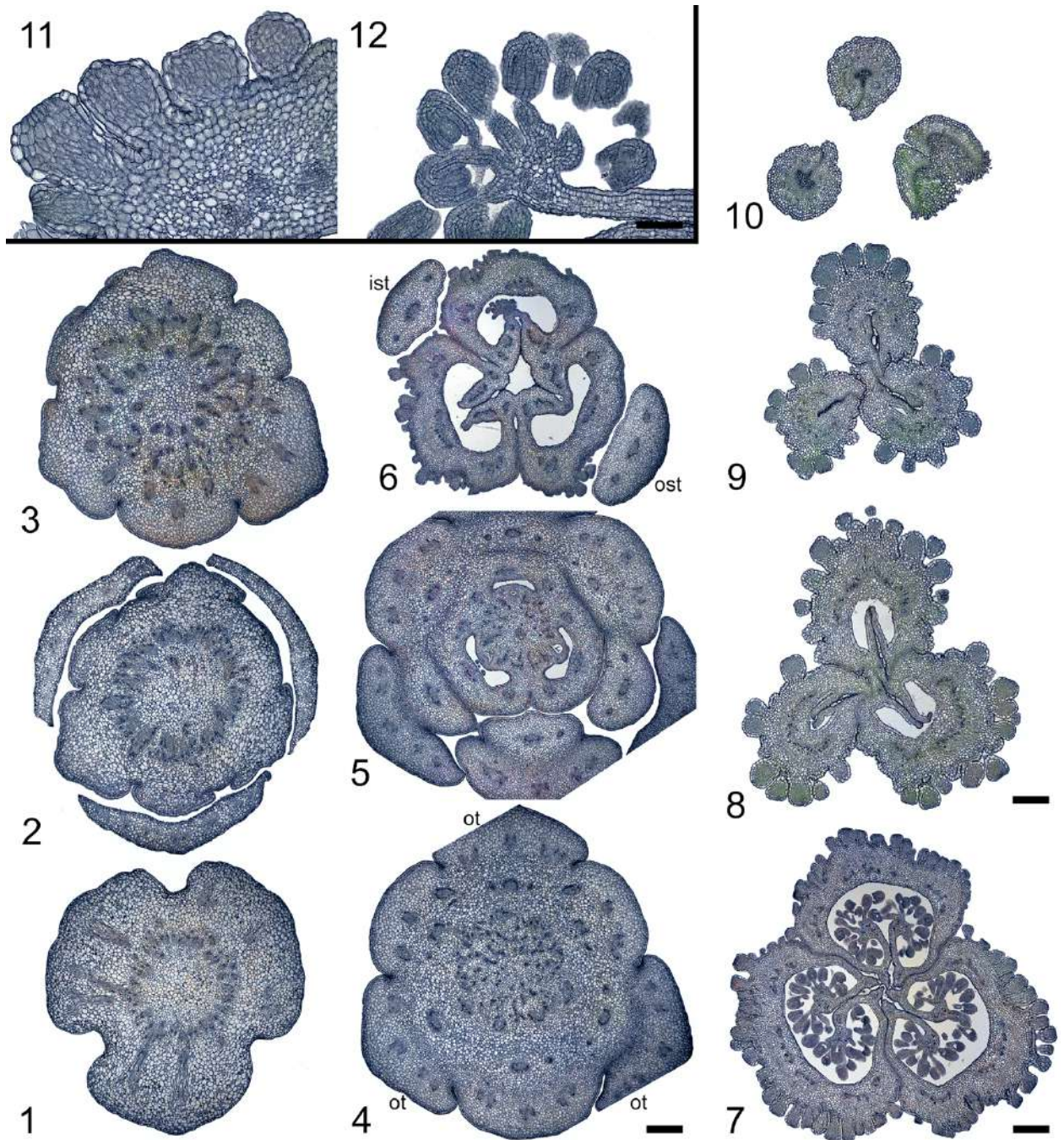


Рис. 19. Строение цветка *Harperocallis flava* на серии поперечных срезов. 1 – уровень прикрепления листочков подчашья. 2 – срез через основание цветоложа и нижнюю часть подчашья (на срезах выше подчашья не показано). 3-4 – цветоложе. 5 – основание завязи, синасцидиатная зона. 6 – переходный участок между поперечной и симпликатной зонами. 7 – фертильный участок завязи, асимпликатная зона. 8 – основание столбика, асимпликатная зона. 9 – столбик, асимпликатная зона. 10 – дистальная часть стилодиев, асимпликатная зона. 11 – железки на поверхности гинецея. 12 – плацента с молодыми семечками. it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 300 мкм (1-10) и 100 мкм (11-12).

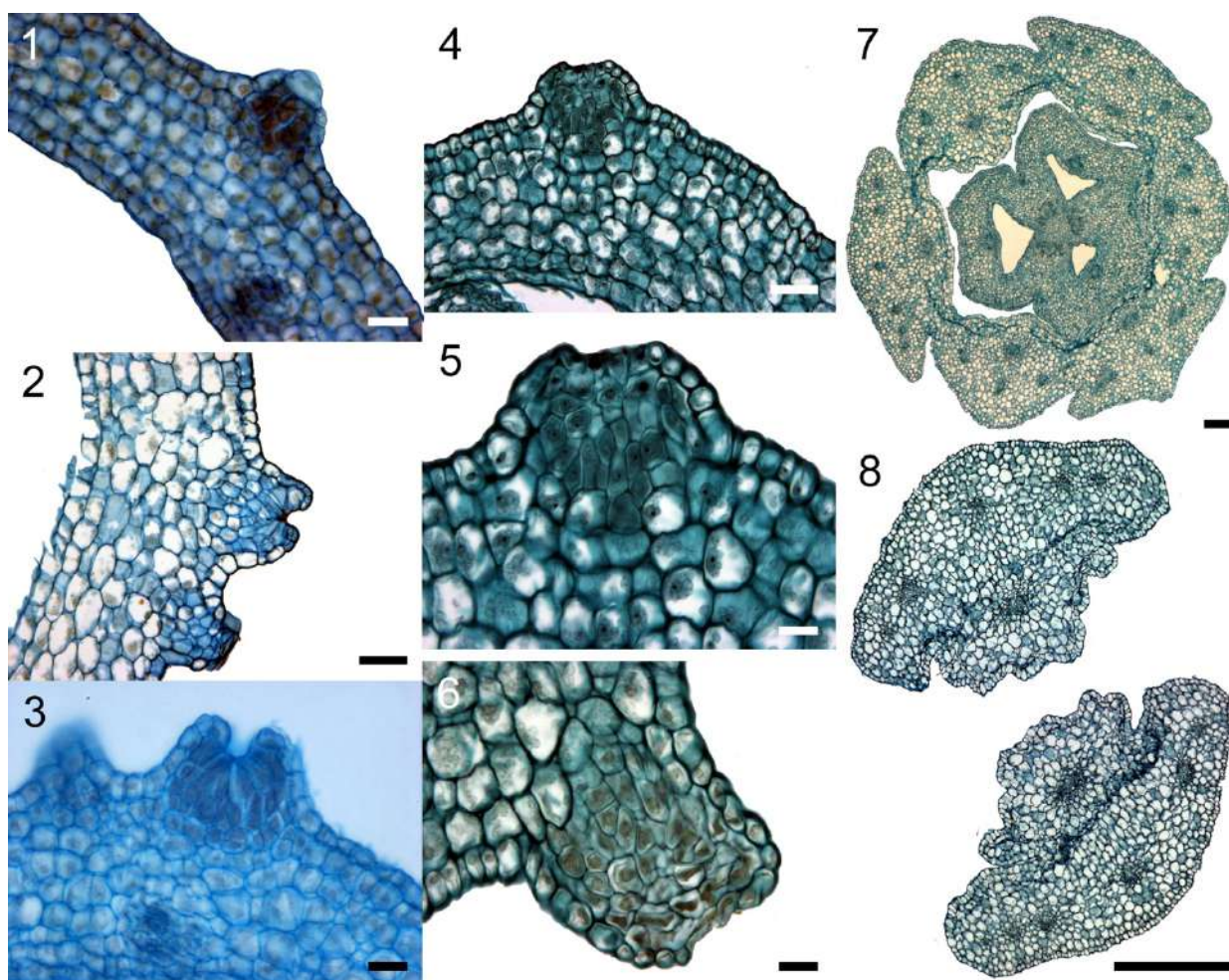


Рис. 20. Секреторные структуры *Harperocallis*. 1-3 – *H. robustior*, железки на поверхности гинецея. 4-6 – *H. falcata*, железки на поверхности гинецея. 7 – *H. falcata*, срез через цветочную трубку, секреторные клетки предположительно расположены со стороны гинецея. 8 – *H. falcata*, основания листочков околоцветника с приросшими к ним тычиночными нитями. Масштабные отрезки – 20 мкм (1, 3, 5-6), 50 мкм (2, 4) и 200 мкм (7-8).

### Семейство *Scheuchzeriaceae*

#### Род *Scheuchzeria* (*S. palustris*) – рис. 21-22

##### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Scheuchzeria* – терминальная закрытая кисть, обычно без паракладиев. Цветки расположены двурядно в пазухах нормально развитых брактеей (рис. 21). Соцветие фрондулезное, в нижней части соцветия брактеей сходны с фотосинтезирующими листьями, по направлению к верхушке соцветия брактеей становятся мельче, постепенно теряют зеленую окраску и становятся пленчатыми. Брактеолы отсутствуют.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков (рис. 22). Из трех наружных листочков околоцветника один медианно-абаксиальный и два

трансверзально-адаксиальные. Листочки околоцветника обоих кругов примерно одинакового размера, они короче тычинок и на исследованном нами материале срастаются в короткую трубку. Тычинки имеют длинную, превышающую околоцветник, тонкую тычиночную нить.

В цветках типичного строения гинецей состоит из трех плодолистиков, которые чередуются с внутренними тычинками (рис. 22). Плодолистики целиком пликатные, они почти свободные, однако при основании на очень коротком протяжении конгенитально срастаются с образованием одногнездного участка завязи. Завязь верхняя. У плодолистиков развита только пликатная зона. Брюшные швы постгенитально замкнуты на всем их протяжении, кроме одногнездного участка в завязи. Базальный паракарпный участок завязи представлен симпликатной зоной. Остальная (апокарпная) часть гинецея сформирована асимпликатной зоной. Семяпочки, по две на плодолистик, прикрепляются в симпликатной зоне. При образовании плода формирующиеся крупные семена смещаются в свободную часть плодолистика.

Следует отметить, что в пределах одного соцветия можно наблюдать типичные и отклоняющиеся цветки. В исследованной нами популяции гинецеем из трех плодолистиков обладает лишь относительно небольшая часть цветков. Чаще попадаются цветки с большим числом плодолистиков. Однако и в этом случае все плодолистики, как правило, располагаются в один круг (рис. 22). При этом не все они имеют одинаковые размеры – «дополнительные» плодолистики обычно менее развиты и иногда не содержат семян. У части таких цветков, особенно если гинецей состоит из 5-6 плодолистиков, наблюдаются разного рода отклонения в формировании гинецея. Как правило, эти отклонения связаны с неполным зарастанием брюшных швов у части плодолистиков и/или вытеснением одного или двух плодолистиков за пределы круга. В последнем случае наблюдаются и нарушения в формировании ценокарпной области. Помимо отклонений в числе плодолистиков, могут наблюдаться отклонения в числе листочков околоцветника и тычинок, при этом листочек околоцветника и противолежащая ему тычинка ведут себя как единое целое. Самые верхние боковые цветки могут быть сильно редуцированы.

Септальные нектарники отсутствуют. Выше симпликатной зоны плодолистики на всем протяжении полые. Канал, проходящий внутри стилодиев, открывается на верхушке плодолистика во внешнюю среду. Во время цветения брюшные швы плодолистиков обращены к центру цветка. Рыльца расположены на спинной стороне плодолистиков, т.е. обращены наружу, что облегчает ветроопыление. По мере созревания плода плодолистики отгибаются наружу так, что брюшные швы становятся обращены вверх, формируя трехлучевой узор.

### Развитие цветков и соцветий

Заложение соцветий происходит в изученной нами популяции в конце апреля примерно за три недели до цветения. Флоральные примордии появляются в пазухах двурядно расположенных брактеей (рис. 21). Форма флорального примордия боковых цветков перед заложением органов полукруглая, плоская сторона обращена к оси соцветия. Заложение органов у боковых цветков сильно задерживается со стороны брактеей. Первой на флоральной меристеме появляются примордии трансверзально-адаксиальных листочков околоцветника (рис. 21). Затем одновременно закладываются наружные тычинки напротив трансверзально-адаксиальных листочков околоцветника, медианно-адаксиальный внутренний листочек околоцветника и противоположная ему тычинка и наружный медианно-адаксиальный листочек околоцветника. Наружные листочки околоцветника и противоположные им тычинки определенно закладываются отдельными примордиями и неодновременно. Внутренние листочки околоцветника и противоположные им тычинки закладываются одновременно, но общие примордии, насколько позволяют судить полученные нами микрофотографии, не образуются. Давление оси соцветия на цветок сохраняется после заложения первых органов, до очень поздних стадий развития цветка их адаксиальная сторона вогнутая, наибольшему давлению подвергаются внутренний медианный листочек околоцветника и противоположная ему тычинка. Трубка околоцветника начинает формироваться после заложения гинецея.

Плодолистики закладываются тремя округлыми примордиями, которые вскоре становятся подковообразными (рис. 22). Сначала удлиняются свободные части плодолистиков. Симпликатная зона в основании завязи появляется в последнюю очередь.

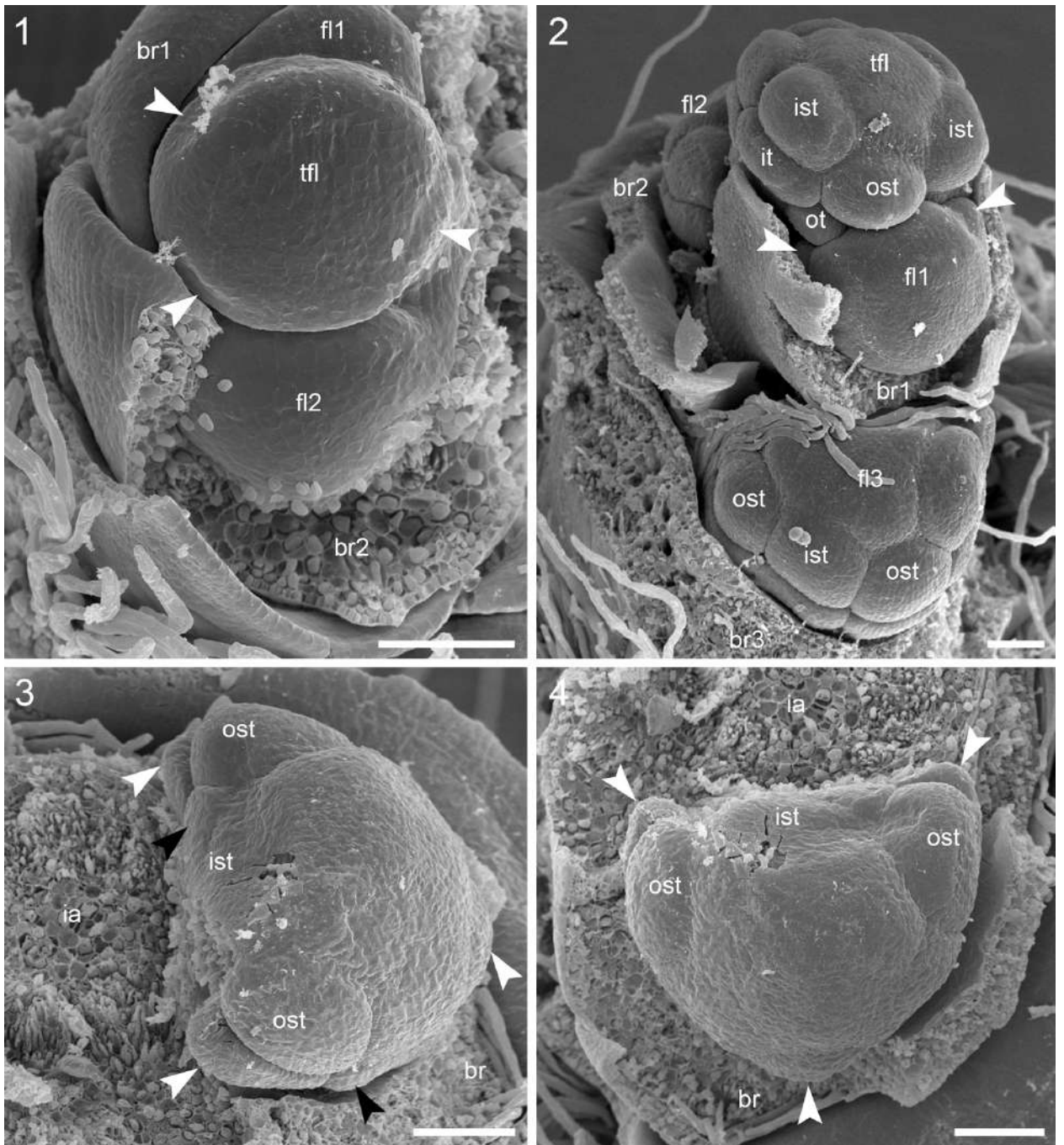


Рис. 21. Развитие цветка *Scheuchzeria palustris*, ранние стадии. 1 – соцветие на стадии заложения боковых цветков в пазухах брактей, у терминального цветка закладываются наружные листочки околоцветника. 2 – соцветие на стадии заложения околоцветника и андроцея. У цветка fl1 заложились только наружные трансверзально-адаксиальные листочки околоцветника. 3-4 – заложение внутренних листочков околоцветника и андроцея, один и тот же цветок с разных ракурсов. Заложение органов запаздывает со стороны брактей. Брактей и боковые цветки пронумерованы, начиная с самой молодой. Белыми стрелками показаны наружные листочки околоцветника, черными – внутренние. br – брагтя, fl – боковой цветок, ia – ось соцветия, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, tfl – терминальный цветок. Масштабные отрезки – 100 мкм.

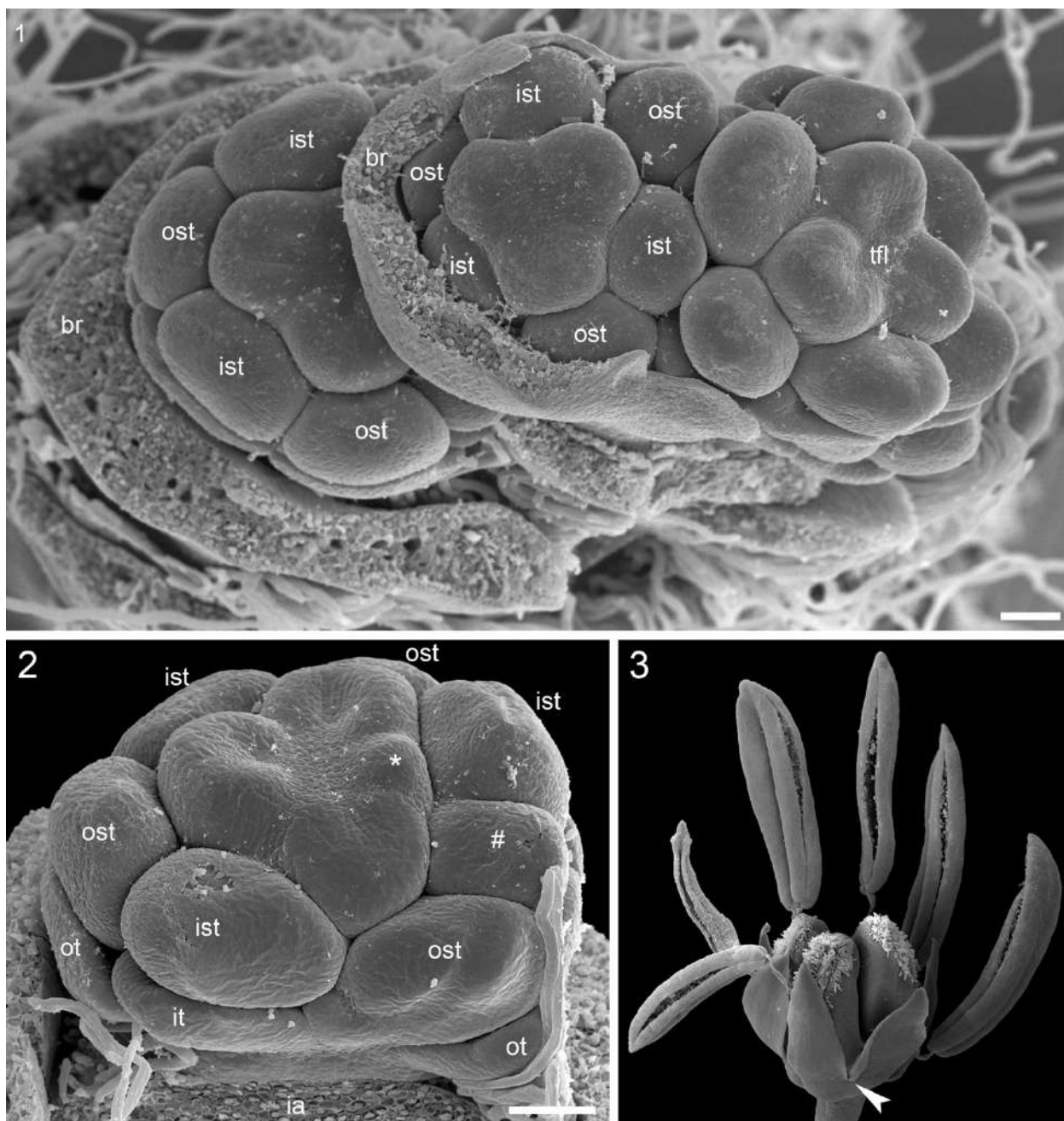


Рис. 22. Развитие цветка *Scheuchzeria palustris*, поздние стадии. 1 – соцветие на стадии заложения гинецея в цветках. 2 – цветок подковообразными примордиями плодолистиков, звездочкой обозначен дополнительный плодолистик, # – дополнительная тычинка. 3 – цветок во время цветения, стрелкой обозначена трубка околоцветника. br – брактя, ia – ось соцветия, ше – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника. ost – наружная тычинка, tfl – терминальный цветок. Масштабные отрезки – 100 мкм.



## Семейство Juncaginaceae

Род *Triglochin* (*T. barrelieri*, *T. bulbosa*, *T. maritima*, *T. palustris*) – рис. 23-28

### Строение цветков и соцветий

Соцветия исследованных видов *Triglochin* – многоцветковые эбрактеозные кисти (рис. 24, 25, 27, 28). Цветки расположены по спирали. Обычно соцветие заканчивается терминальным цветком более или менее типичного строения (рис. 24). Кроме того, встречаются соцветия с полимерными терминальными образованиями, элементы которых расположены без видимого порядка и часто включают нитчатые или трубчатые структуры. Реже верхушечная меристема соцветия не образует терминального цветка и преобразуется в голый участок оси.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника, шестью тычинками и шестью плодолистиками (рис. 23, 28). Цветки в начале цветения почти сидячие, ко времени образования плодов цветоножки резко удлиняются. Наружные листочки околоцветника несколько крупнее внутренних. Тычинки экстрорзные, почти сидячие, прикрепляются к основанию соответствующих листочков околоцветника. В цветке *Triglochin* наружные тычинки располагаются между кругами листочков околоцветника, они противолежат наружным листочкам околоцветника и чередуются с внутренними. Можно сказать, что чередуются пары «листочек околоцветника+тычинка». Медианный листочек околоцветника наружного круга и соответствующая ему тычинка занимают абаксиальное положение.

У *T. maritima* все шесть плодолистиков фертильны (рис. 23, 24), у *T. barrelieri* (рис. 26), *T. bulbosa* и *T. palustris* (рис. 28) плодолистики наружного круга стерильны, внутренние плодолистики фертильны. У *T. palustris* стерильные плодолистики почти такой же длины, как фертильные (рис. 28). У *T. bulbosa* и *T. barrelieri* стерильные плодолистики представляют собой небольшие плотные округлые образования со слегка оттянутой верхушкой, расположенные при основании гинецея (рис. 26). Фертильные плодолистики у всех изученных видов почти целиком асцидиатные, прикрепляются своими брюшными сторонами к сильно вытянутому цветоложу (флоральному центру) и образуют «ложноценокарпный» гинецей. У *T. palustris* в образовании ложноценокарпного гинецея принимают участие и стерильные плодолистики. В каждом фертильном плодолистике находится единственная семязпочка, прикрепляющаяся базально (рис. 26). Она анатропная, битегмальная. Стилодии очень короткие, пликатные, рыльца развиваются только у фертильных плодолистиков. Они свободные, почти сидячие, верхушечные, с длинными папиллами.

### Развитие цветка

У всех изученных видов цветки на оси соцветия закладываются по спирали в акропетальной последовательности (рис. 24, 25, 27, 28). Брактеи не закладываются. У *T. maritima* первым на полусферическом флоральном примордии с абаксиальной стороны появляется медианный листочек околоцветника наружного круга (рис. 24). На образование этого листочка околоцветника расходуется больший объем меристемы, чем на другие элементы цветка, и развивается он гораздо быстрее. На ранних стадиях развития цветка медианный листочек околоцветника почти полностью закрывает формирующиеся внутренние части цветка (рис. 24). Вслед за медианным листочком с абаксиальной стороны флоральной меристемы формируются примордии боковых наружных листочков околоцветника. У *T. barrelieri* наружные листочки околоцветника закладываются одновременно (рис. 25) или несколько асинхронно (у цветков из нижней части соцветия). В последнем случае первыми на абаксиальной стороне флорального примордия появляются примордии боковых листочков околоцветника, и немного позже на абаксиальной стороне – примордий медианного листочка. У изученных нами растений *T. bulbosa* наружный медианный листочек появляется позднее боковых, но сильно превышает их размером (рис. 27). Характерная особенность этих растений – нестрогая симметричность расположения элементов околоцветника (углы между соседними листочками околоцветника отклоняются от 120 градусов). По мере развития верхушка наружного медианного листочка околоцветника может смещаться в боковое положение, из-за чего цветки выглядят «повернутыми» под разными углами по сравнению со своим типичным расположением относительно материнской оси.

Внутренние листочки околоцветника и тычинки закладываются практически одновременно (рис. 24, 25, 27, 28). Асинхронности в возникновении внутренних листочков околоцветника не наблюдается. Внутренние листочки околоцветника развиваются относительно медленно: даже на достаточно поздних стадиях развития цветка, когда плодолистики уже заложены, примордии внутренних листочков по размеру не превышают примордий внутренних тычинок. В зрелом бутоне листочки околоцветника имеют форму раковинки, внутри которой скрыта тычинка. Тычинки на начальных этапах развития имеют уплощенную, трапециевидную форму, затем у тычинок формируются теки и связник. Тычиночная нить не развивается, пыльники сидячие. На самом последнем этапе развития цветка основания тычинки и соответствующего листочка околоцветника объединяются путем зонального роста.

Плодолистики закладываются на выпуклом цветоложе в виде двух кругов округлых отдельных примордий (рис. 24, 26, 28). Примордии фертильных плодолистиков

вскоре становятся чашевидными с более низким брюшным краем, и почти сразу же на брюшной стороне которого начинает развиваться семяпочка. Плодолистики увеличиваются в размерах, ткани стенок плодолистика со всех сторон обрастают молодую семяпочку, при этом на верхушке плодолистика остается отверстие. Плодолистики немного сильнее растут на спинной стороне, из-за чего отверстия на верхушках плодолистиков вытягиваются и поворачиваются к центру цветка (рис. 24, 26, 28). Неравномерный рост плодолистиков приводит к тому, что самые верхние части их выглядят пликатными. По краям отверстия на верхушке плодолистика развиваются рыльцевые папиллы, а само отверстие постгенитально зарастает. В молодых бутонах рыльца направлены в центр цветка и тесно примыкают друг к другу, однако на более поздних стадиях рыльца отгибаются назад (рис. 23, 24, 26, 28). У *T. barrelieri* и *T. bulbosa* между примордиями внутренних фертильных плодолистиков имеются достаточно широкие промежутки. Стерильные плодолистики у этих видов почти сразу же после заложения прекращают свой рост и на протяжении всех последующих стадий развития гинецея видны сначала как округлые, а затем как треугольные плотные свободные недифференцированные образования, располагающиеся при основании гинецея (рис. 26). У *T. palustris* стерильные плодолистики имеют такую же длину, как фертильные (рис. 28). На верхушке фертильных плодолистиков развиваются рыльцевые папиллы.

По мере развития гинецея цветоложе постепенно удлиняется, вслед за этим искривляются основания приросших к нему плодолистиков. В процессе удлинения центра цветка принимают участие клеточные слои, расположенные в основании оси цветка и под основаниями брюшных стенок плодолистиков. Семяпочки остаются в базальном положении. Срастание плодолистиков через «флоральный центр» приводит к образованию псевдосинкарпного гинецея.

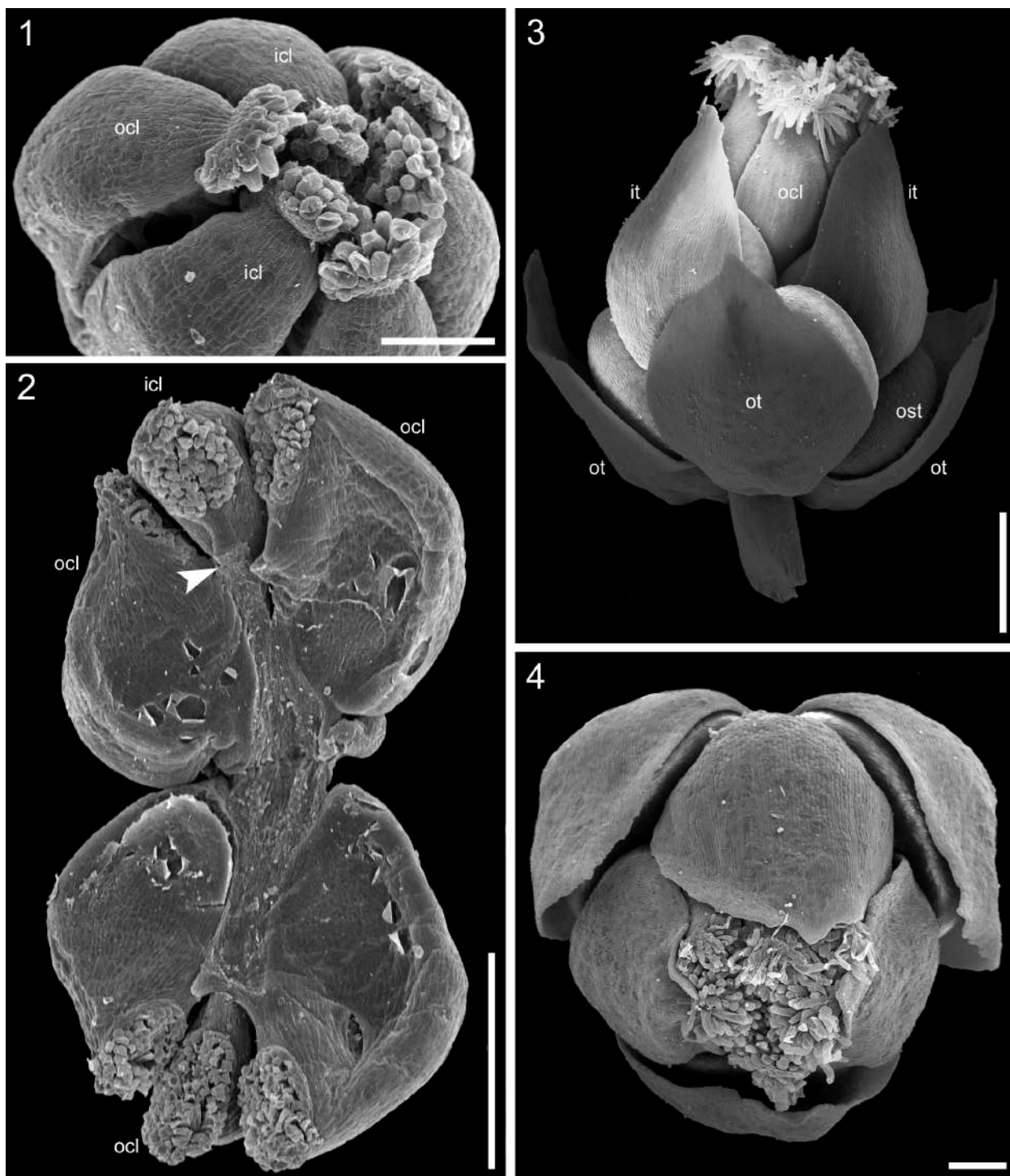


Рис. 23. Строение цветка *Triglochin maritima*. 1 – гинецей из 6 фертильных плодолистиков до цветения. 2 – гинецей в продольном разрезе. Стрелкой показан верхний уровень срастания плодолистиков (флоральный центр). 3-4 – цветки во время цветения. icl – внутренний плодолистик, it – внутренняя тычинка, ocl – наружный плодолистик, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 200 мкм (1), 600 мкм (2), 1 мм (3) и 300 мкм (4).

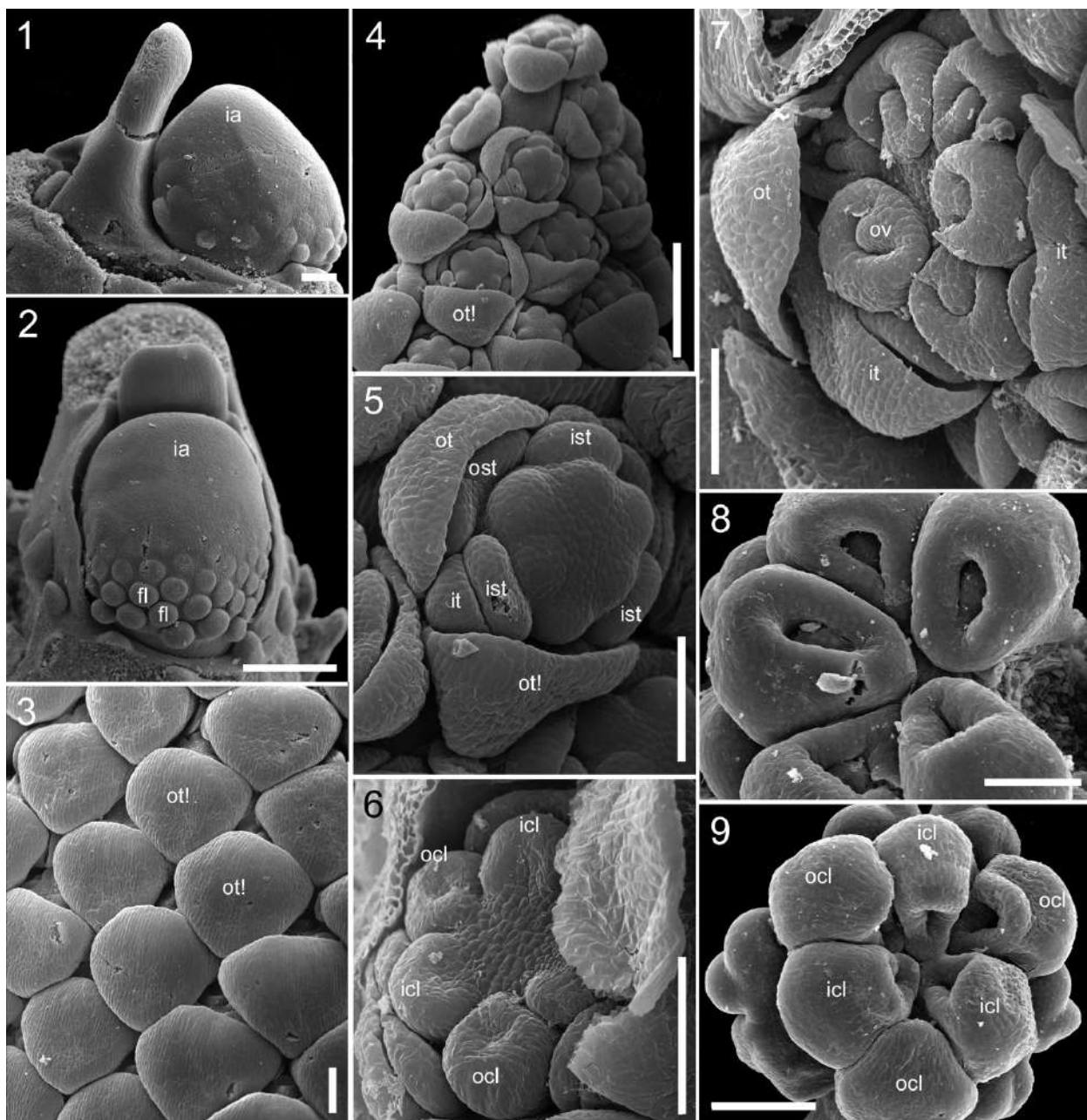


Рис. 24. Развитие цветка *Triglochin maritima*. 1-2 – соцветие на стадии появления флоральных примордиев, подписаны цветки, принадлежащие одной парастихе. 3 – цветки, прикрытые медианным абаксиальным листочком околоцветника. 4 – соцветие с цветками на стадии заложения гинецея. 5 – заложение гинецея 6 округлыми примордиями. 6 – формирование асцидиатных примордиев плодолистиков. 7 – заложение семяпочек. 8 – рост стенок плодолистиков вокруг семяпочки. 9 – искривление устья плодолистиков и смыкание краев над семяпочкой. ia – ось соцветия, fl – флоральный примордий, icl – внутренний плодолистик, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ocl – наружный плодолистик, ot – боковой наружный листочек околоцветника, ot! – медианный наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ov – семяпочка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 3,5-7), 300 мкм (2, 4), 80 мкм (8) и 150 мкм (9).

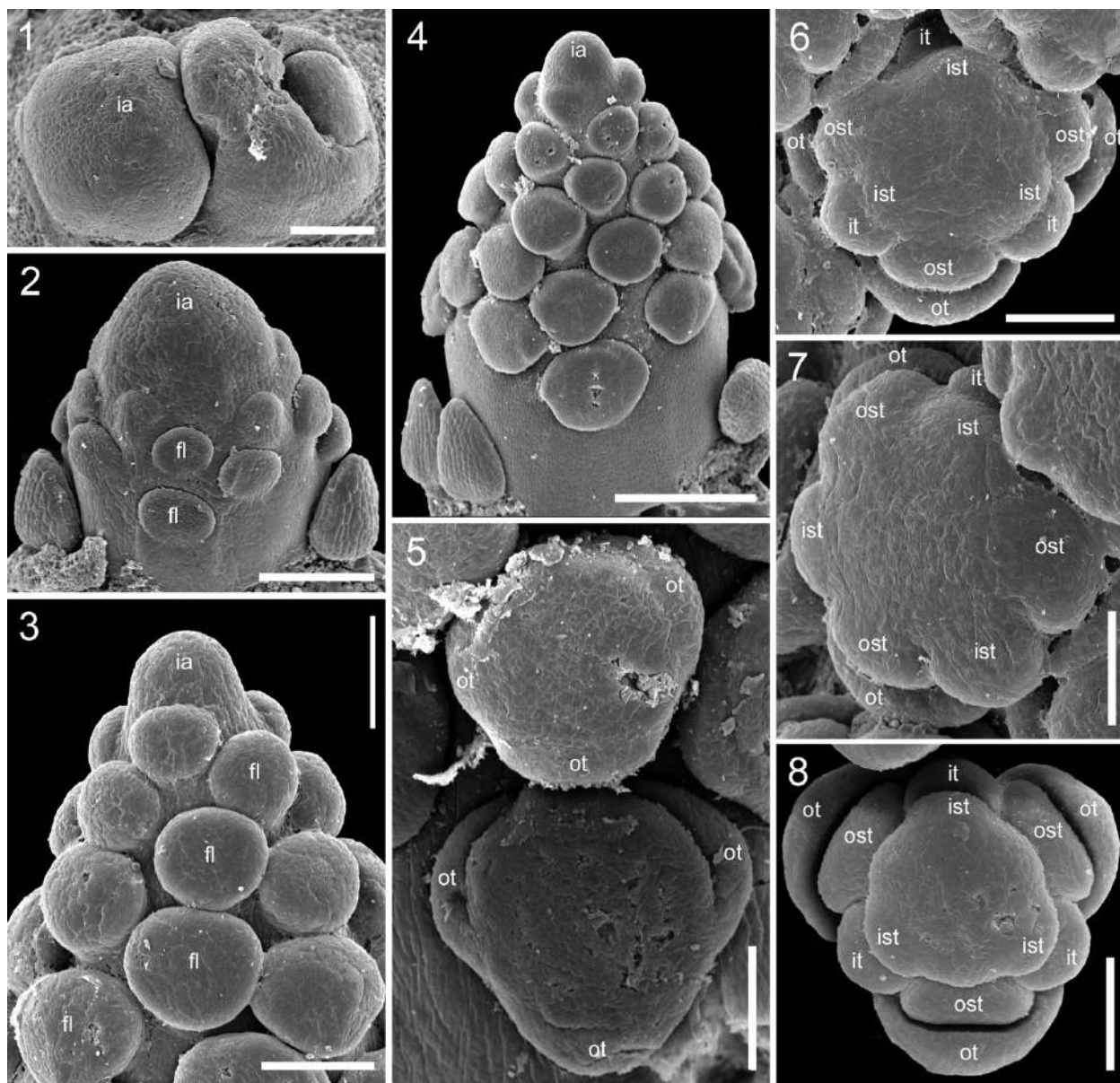


Рис. 25. Развитие цветка *Triglochin barrelieri*, ранние стадии. 1 – меристема соцветия до появления флоральных примордиев. 2-3 – соцветие на стадии появления флоральных примордиев, подписаны цветки, принадлежащие одной парастихе. 4 – соцветие с цветками на стадии заложения околоцветника. 5 – заложение наружных листочков околоцветника, увеличенный участок соцветия с (4). 6-7 – заложение внутренних листочков околоцветника и андроцея. 8 – цветок перед заложением гинецея. ia – ось соцветия, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 120 мкм (1, 8), 200 мкм (2), 150 мкм (3), 300 мкм (4), 100 мкм (5, 6) и 80 мкм (7).

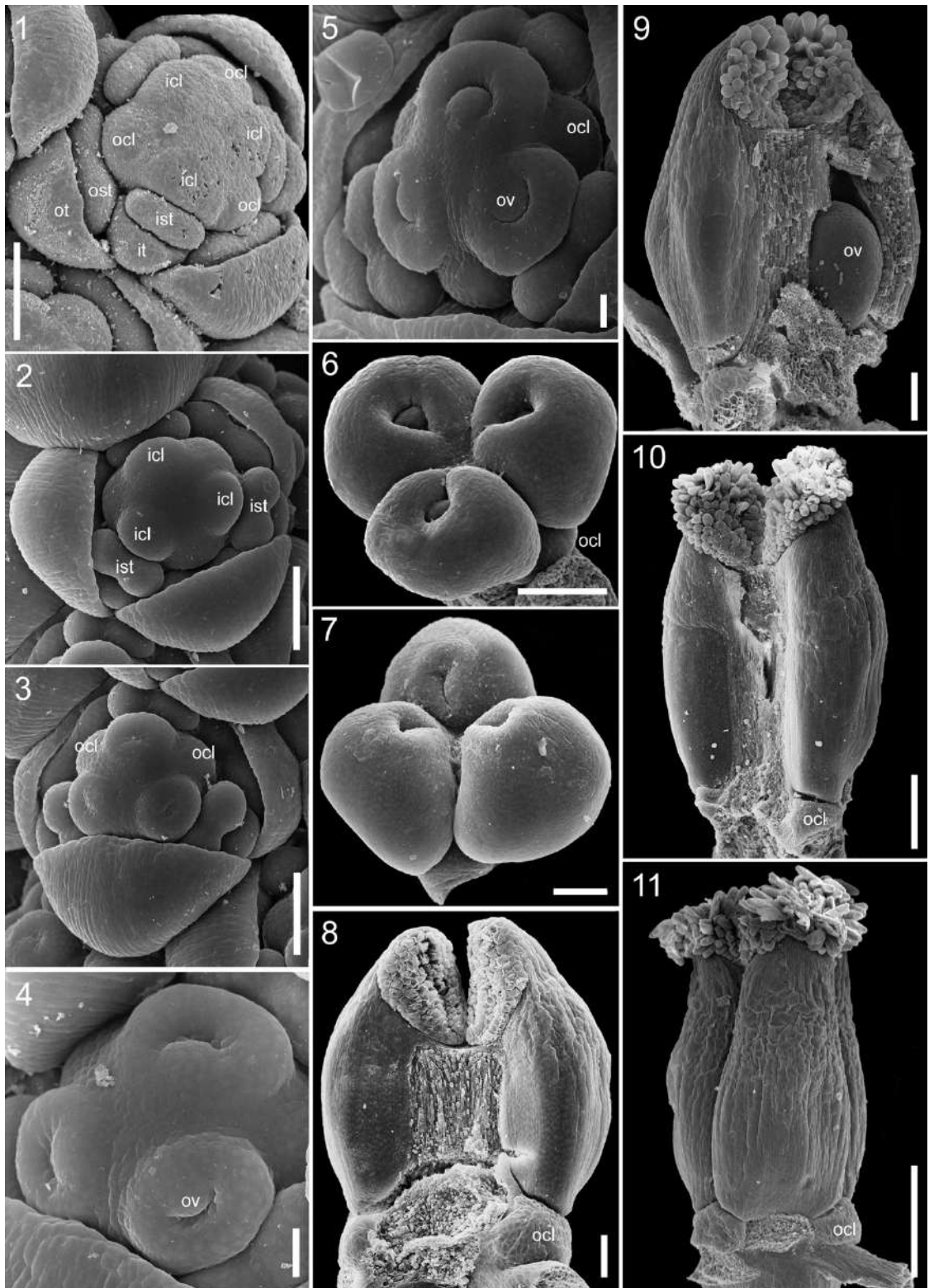


Рис. 26. Развитие гинецея *Triglochin barrelieri*. 1 – заложение гинецея 6 округлыми примордиями. 2 – увеличение размеров примордиев внутренних плодолистиков. 3 – формирование асцидиатной зоны у внутренних плодолистиков. 4-5 – заложение семяпочек. 6-7 – рост стенок плодолистиков вокруг семяпочки и удлинение «флорального центра». 8-10 – гинецей на последовательных стадиях развития с удаленным плодолистиком, видны искривление устья плодолистиков и удлинение флорального центра. 11 – гинецей во время цветения. icl – внутренний плодолистик, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ocl – наружный плодолистик, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ov – семяпочка. Масштабные отрезки – 120 мкм (1, 6), 100 мкм (2-3, 7-9), 30 мкм (4-5), 300 мкм (10) и 400 мкм (11).

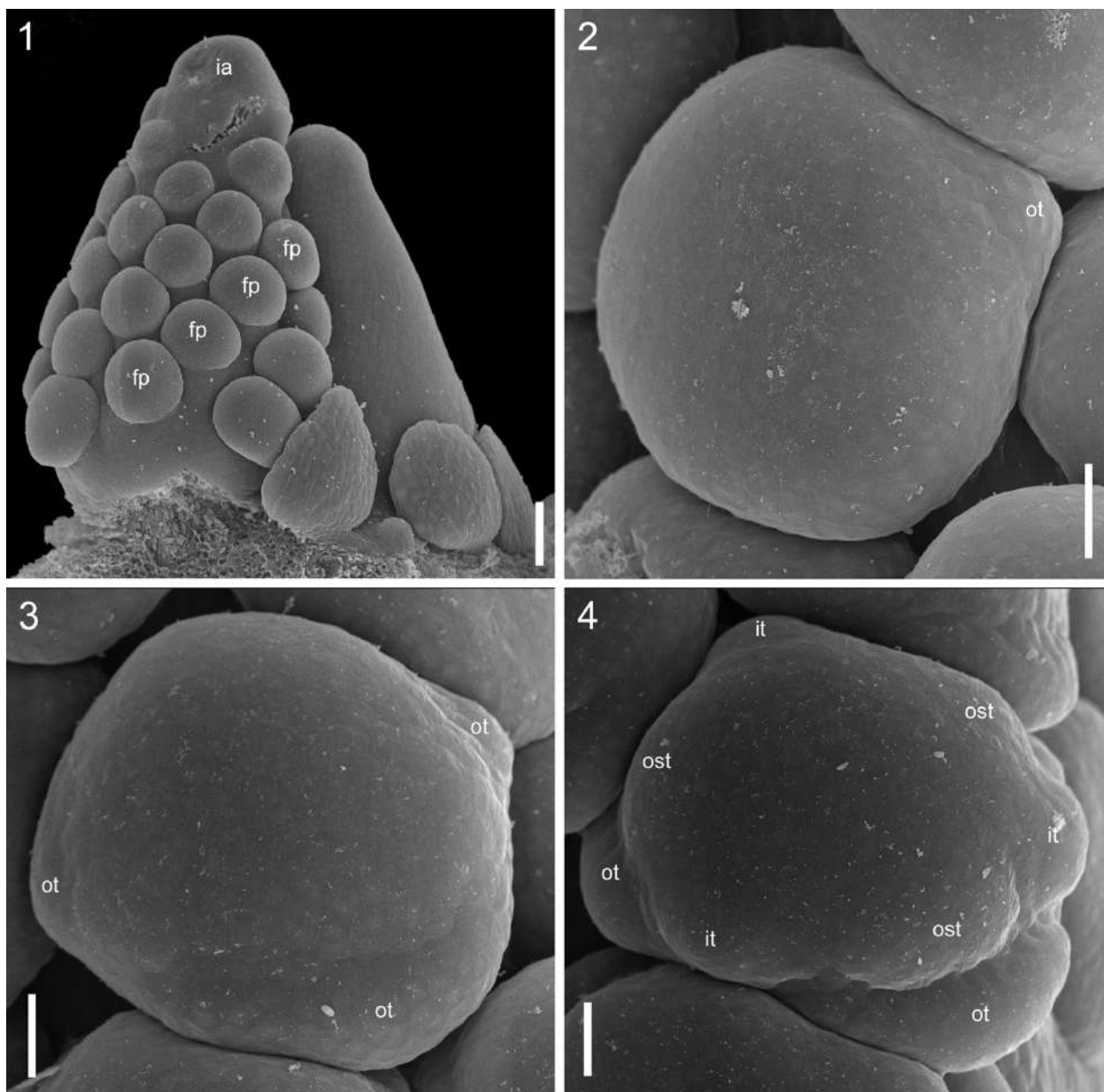


Рис. 27. Развитие цветка *Triglochin bulbosa*, ранние стадии. 1 – соцветие на стадии появления флоральных примордиев, подписаны цветки, принадлежащие одной парастихе. 2 – заложение боковых наружных листочков околоцветника. 3 – цветок с заложившимся наружным кругом околоцветника. 4 – заложение внутренних листочков околоцветника и андрцея. 8 – цветок перед заложением гинецея. ia – ось соцветия, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1) и 30 мкм (2-4).



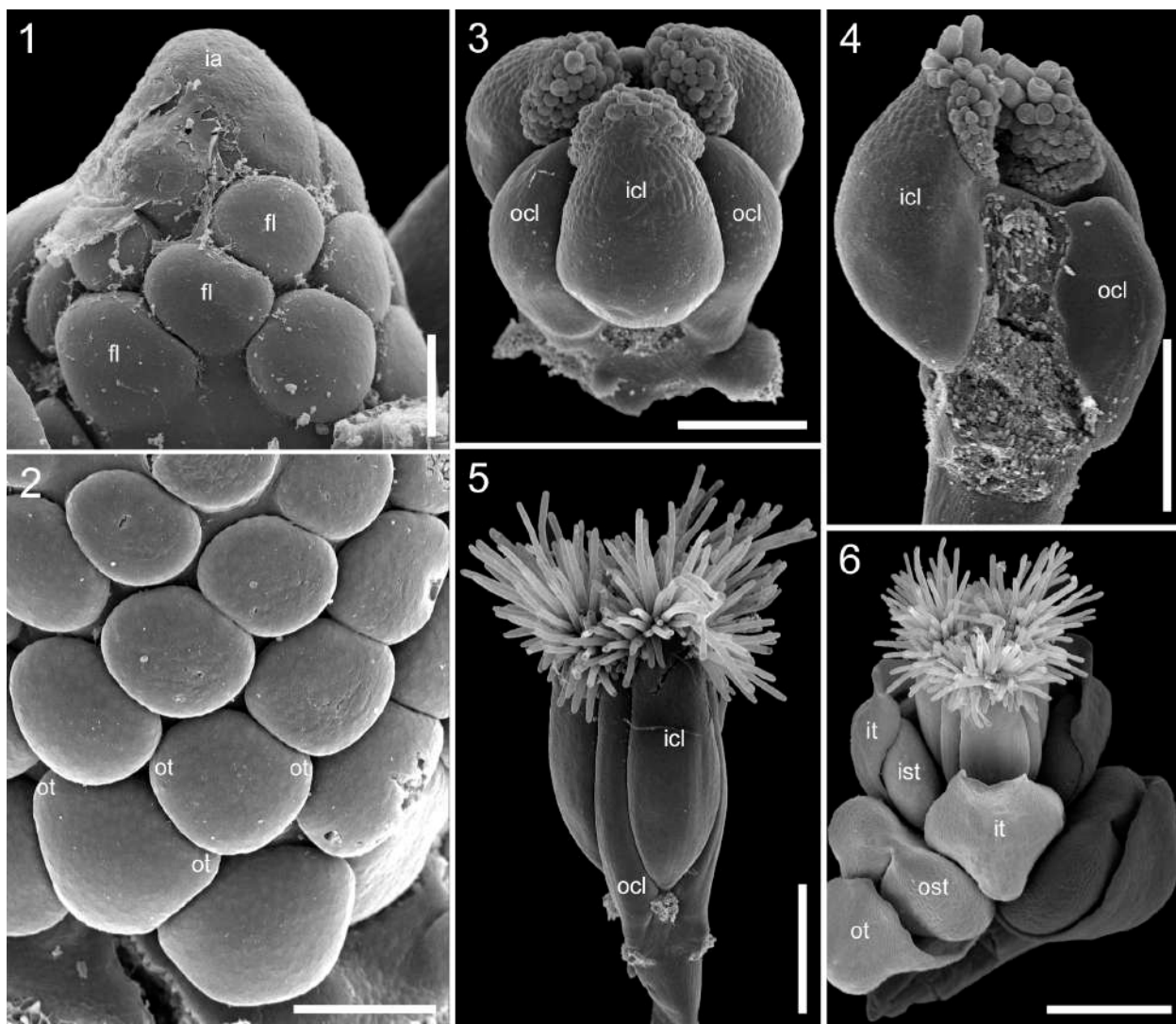


Рис. 28. Развитие цветка *Triglochin palustris*. 1 – соцветие на стадии появления флоральных примордиев, подписаны цветки, принадлежащие одной парастихе. 2 – цветку на стадии заложения наружных боковых листочков околоцветника. 3 – гинецей во время появления рыльцевых папилл у внутренних плодолистиков. 4 – гинецей с удаленным плодолистиком на той же стадии, что на (3), видны искривление устья внутренних плодолистиков и удлинение флорального центра. 5 – гинецей во время цветения. 6 – цветущий цветок. ia – ось соцветия, fl – флоральный примордий, icl – внутренний плодолистик, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ocl – наружный плодолистик, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 80 мкм (1), 100 мкм (2), 200 мкм (3), 300 мкм (4), 600 мкм (5) и 800 мкм (6).

### Семейство Maundiaceae

#### Род *Maundia* (*M. triglochinioides*) – рис. 29-30

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Maundia* – многоцветковый эбрактеозный открытый колос (рис. 29). Цветки расположены чередующимися мутовками по 3. Цветоножки не удлиняются даже после цветения.

Цветки моносимметричные, у большей части цветков, по нашей интерпретации, присутствуют только два абаксиально-трансверзальных листочка околоцветника, относящихся к внутреннему кругу (рис. 29). Взаимное расположение органов лучше заметно на поперечных срезах молодых цветков (рис. 30). У самых верхних цветков в соцветии иногда развиты три листочка околоцветника, формируя тримерный круг. Наружные листочки околоцветника отсутствуют. Листочки околоцветника зеленые, примерно в полтора раза длиннее тычинок. Тычинок 6 в двух кругах. Тычинки экстрорзные, их связник сильно короче пыльника, из-за чего теки почти свободные. Основания внутренних трансверзально-абаксиальных тычинок могут прирастать к листочкам околоцветника.

Плодолистиков 4, два плодолистика расположены в медианной плоскости и два в трансверзальной. Плодолистки целиком асцидиатные, с постгенитально заросшим отверстием на верхушке (рис. 29, 30). На большем протяжении они срастаются, как у *Triglochin*, через «флоральный центр», но при основании гинецея под гнездами завязи на небольшом протяжении плодолистки срастаются конгенитально не только брюшными, но и боковыми сторонами (рис. 29). Самые верхушки плодолистиков свободны. Рыльца направлены в центр цветка, особенно у молодых бутонов, ко времени цветения они несколько отгибаются назад. Стенки у плодолистиков очень толстые, внутри стилодия проходит узкий канал, который открывается в полость завязи. В каждом плодолистике находится единственная свисающая ортотропная битегмальная семяпочка, прикрепляющаяся к брюшной стороне в верхней части плодолистика, примерно на уровне верхней границы срастания плодолистиков. Полость завязи очень узкая, как и канал в стилодии, она смещена ближе к центру гинецея, семяпочка занимает гнездо завязи целиком.

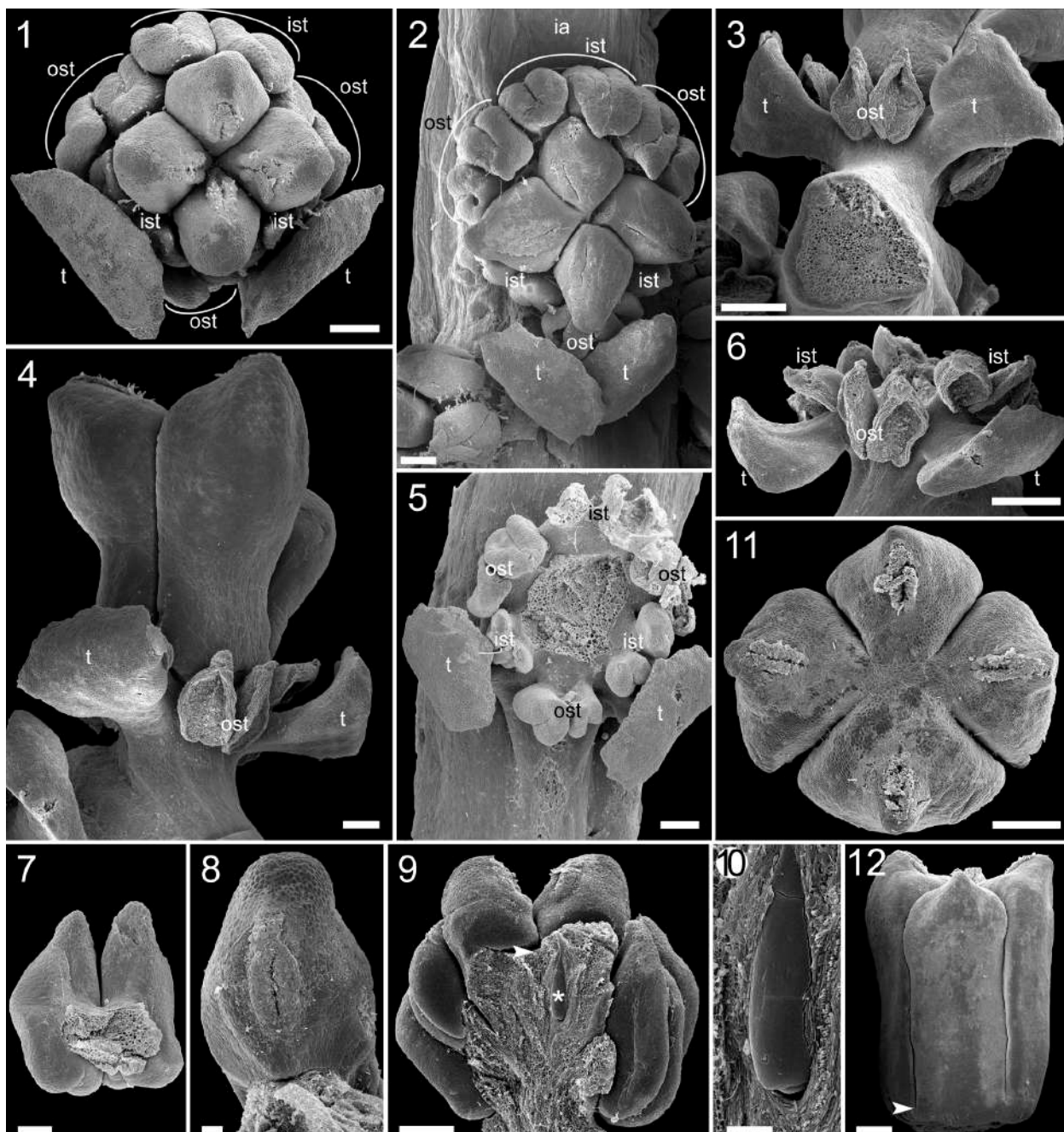


Рис. 29. Строение цветка *Maundia triglochinos*. 1-2 – поздний бутон, вид сверху. 3 – цветок со вскрывшимися пыльниками, вид сбоку с абаксиальной стороны, показан один и тот же цветок. 4-5 – цветки с удаленным гинецеем, сверху и сбоку с абаксиальной стороны. 7 – тычинка с адаксиальной стороны. 8 – плодolistик во время цветения, вид сверху. 9 – цветок в продольном разрезе, стрелкой показан уровень, до которого срослись плодolistики через флоральный центр. 10 – свисающая семяпочка, увеличено с (9). 11-12 – молодой плод, виды сверху и сбоку, стрелкой показано срастание плодolistиков в основании. ia – ось соцветия, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, t – листочек околоцветника, \* – семяпочка. Масштабные отрезки – 500 мкм (1-6, 9), 300 мкм (7), 100 мкм (8, 10) и 1 мм (11-12).

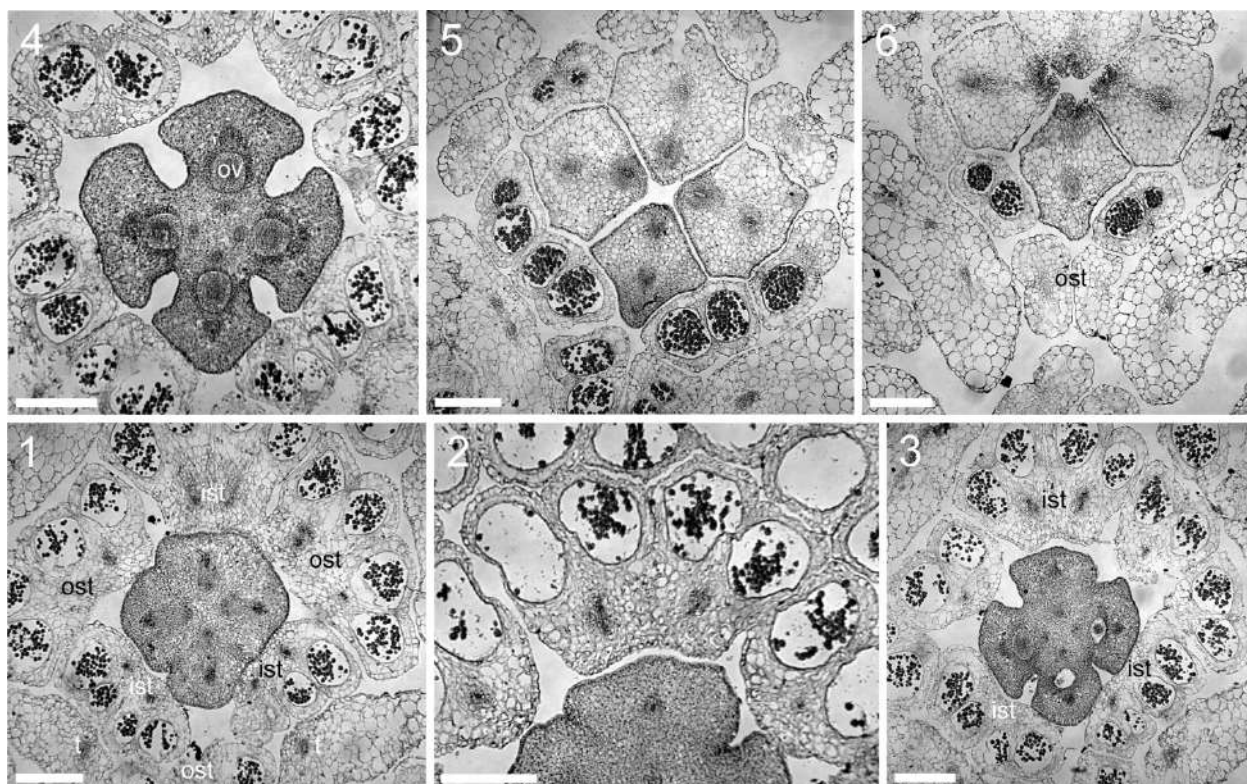


Рис. 30. Строение цветка *Maundia triglochinooides* на поперечных срезах. 1 – срез на уровне основания гинецея. 2 – тычинка. 3 – основание гнезд завязи. 4 – завязь немного ниже плаценты. 5 – стилодии, в абаксиальном медианном стилодии срез прошел через постгенитально замкнутый участок канала стилодия. 6 – рыльца. ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, t – листочек околоцветника, ov – семязпочка. Масштабные отрезки – 300 мкм (1, 3-6) и 100 мкм (2).

### Семейство Potamogetonaceae

#### Род *Potamogeton* (*P. crispus*, *P. lucens*, *P. natans*) – рис. 31-34

##### Строение цветков и соцветий

Соцветие изученных видов *Potamogeton* – терминальный плотный колос, в котором цветки собраны в чередующиеся мутовки (рис. 31, 33, 34). В зависимости от толщины оси соцветия в мутовке 2–4 цветка. Соцветие обычно открытое, заканчивается голым участком оси. У части соцветий развиты разнообразные терминальные структуры, завершающие соцветие – от сложно устроенных псевдантиев до трубчатых и нитчатых образований (рис. 31, 33).

У *P. natans* и *P. lucens* цветки располагаются в пазухах небольших брактеев (рис. 31-33). Во время цветения брактеев скрыты между плотно расположенными цветками и практически незаметны. У *P. crispus* брактеев отсутствуют (рис. 34). *P. octandrus* отличается от остальных изученных нами видов тем, что брактеев присутствуют не у всех цветков в соцветии и они расщепленные, иногда до основания (рис. 33).

Цветки актиноморфные, тетрамерные (рис. 32). В цветке четыре листочка околоцветника в одном круге (два листочка околоцветника трансверзальные и два – медианные), четыре тычинки, противоположные листочкам околоцветника и четыре свободных плодолистика, чередующихся с тычинками. Листочек околоцветника и противоположная ему тычинка соединены своими основаниями так, что образуется заметная «ножка», к которой прикреплены отгиб листочка околоцветника и пыльник. Листочки околоцветника одинакового размера, имеют форму округлой вогнутой раковинки, в которой скрыт пыльник.

Плодолистики целиком асцидиатные, свободные, с заросшим отверстием на верхушке. У *P. crispus* цветоложе в месте прикрепления плодолистиков слегка выпуклое (рис. 34), из-за чего на поперечных срезах через основание гинецея плодолистики выглядят сросшимися (так называемое срастание через «флоральный центр»). Стилодии у всех изученных нами видов очень короткие (кроме *P. octandrus*), рыльца почти сидячие, верхушечные, с хорошо развитыми папиллами. В каждом плодолистике развита единственная анатропная, битегмальная семязпочка, занимающая всю полость плодолистика.

#### Развитие цветков и соцветий

Цветки на оси соцветия закладываются очень быстро в акропетальной последовательности (рис. 31, 33, 34). Примордии цветков, составляющих одну мутовку, появляются одновременно и на одном уровне. Верхушечная меристема соцветия обычно завершает свою активность после образования последней мутовки цветков, в результате чего на верхушке соцветия виден голый участок оси. Реже верхушечная меристема соцветия преобразуется в псевдангий или (при небольшом ее объеме) в одну, реже 2–3 трубчатые или нитчатые структуры.

У *P. natans* и *P. lucens* цветков и брактеев закладываются одним общим примордием (рис. 31, 33), у *P. natans* брактеев становится хорошо заметна только во время заложения боковых листочков околоцветника, а у *P. lucens* – видна и до начала формирования околоцветника. На образование брактеев расходует очень небольшой объем меристемы. Брактеи у *P. octandrus* развиваются после заложения околоцветника и не у всех цветков. У *P. crispus* брактеев не закладываются (рис. 34). Развитие околоцветника начинается с заложения трансверзальных листочков (рис. 31, 33). Вслед за ними появляются примордии медианных листочков околоцветника. После заложения элементов околоцветника появляются примордии трансверзальных и очень быстро вслед за ними – медианных тычинок. Тычинки закладываются по бокам флоральной меристемы, каждая одним удлиненным подковообразным примордием, который как бы нависает над

примордием противоположащего листочка околоцветника (рис. 31-34). Тычинки опережают в развитии листочки околоцветника, которые достаточно долгое время выглядят как небольшие округлые структуры. Из-за задержки роста листочков околоцветника внутренние части цветка ничем не защищены, однако все молодое соцветие целиком плотно охвачено язычком самого верхнего листа побега. Листочек околоцветника и соответствующая тычинка объединяются основаниями путем зонального роста на достаточно поздней стадии развития цветка.

Плодолистики закладываются одновременно или несколько асинхронно, однако без какой-либо четко определенной последовательности (рис. 32, 33). Округлые примордии плодолистиков формируются по углам флоральной меристемы, чередуясь с тычинками. Между примордиями плодолистиков имеются достаточно большие промежутки. Через некоторое время примордии плодолистиков становятся кольцевидными. Со стадии кольцевидного примордия начинается рост плодолистика в длину (рис. 32). Семяпочки закладываются после формирования низкой стенки плодолистика. Их примордии появляются на брюшной стенке при основании плодолистика (рис. 32). По мере роста плодолистика в длину место прикрепления семяпочки смещается вверх, и семяпочка становится свисающей. На верхушке плодолистика остается округлое отверстие (рис. 32-34). По его краю развиваются рыльцевые папиллы, а само отверстие постгенитально зарастает. У *P. natans* и *P. lucens* цветоложе после формирования плодолистиков остается плоским. У *P. crispus* цветоложе под основаниями плодолистиков немного удлиняется, в результате чего основания плодолистиков становятся наклонными (рис. 34).

В молодых цветках рыльца направлены друг к другу и соприкасаются своими поверхностями. Позднее у *P. natans*, *P. lucens* и *P. octandrus* рыльца отгибаются назад, а у *P. crispus* рыльца и в зрелом цветке скошены внутрь.

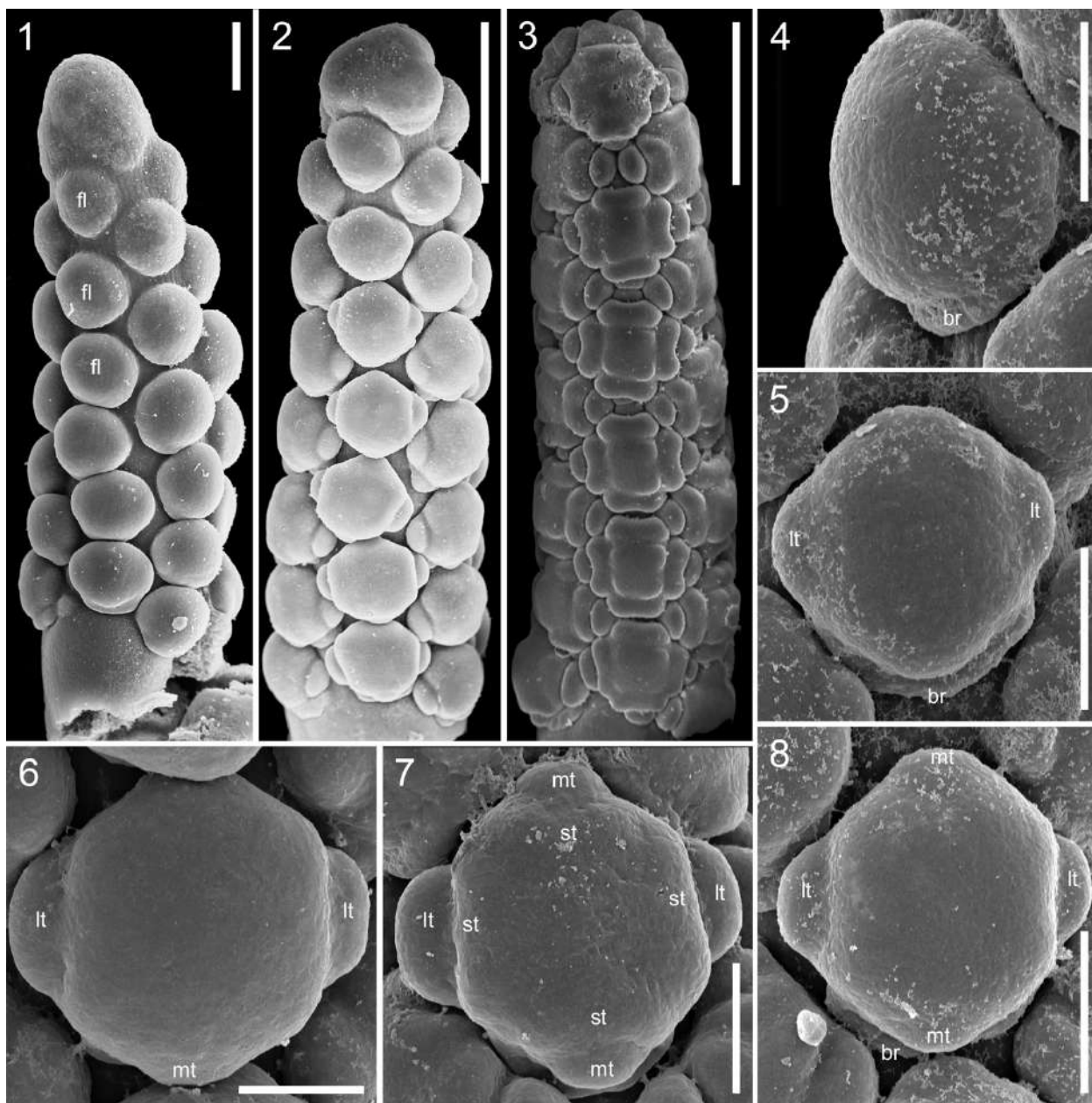


Рис. 31. Развитие цветка *Potamogeton natans*, ранние стадии. 1 – соцветие на стадии заложения цветков и их брактей, брактей видны у цветков в нижних узлах соцветия, подписаны цветки, лежащие на одной ортостихе. 2 – соцветие с цветками на стадии заложения околоцветника, соцветие заканчивается формирующимся терминальным псевдантием. 3 – типичное открытое соцветие с цветками на стадии заложения гинецея. 4 – появление примордия брактей. 5 – заложение боковых листочков околоцветника. 6 – заложение медианных листочков околоцветника. 7-8 – заложение тычинок. br – брактей, fl – флоральный примордий, lt – боковой листочек околоцветника, mt – медианный листочек околоцветника, st – тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1), 300 мкм (2-3), 100 мкм (4-5, 8), 60 мкм (6) и 80 мкм (7).

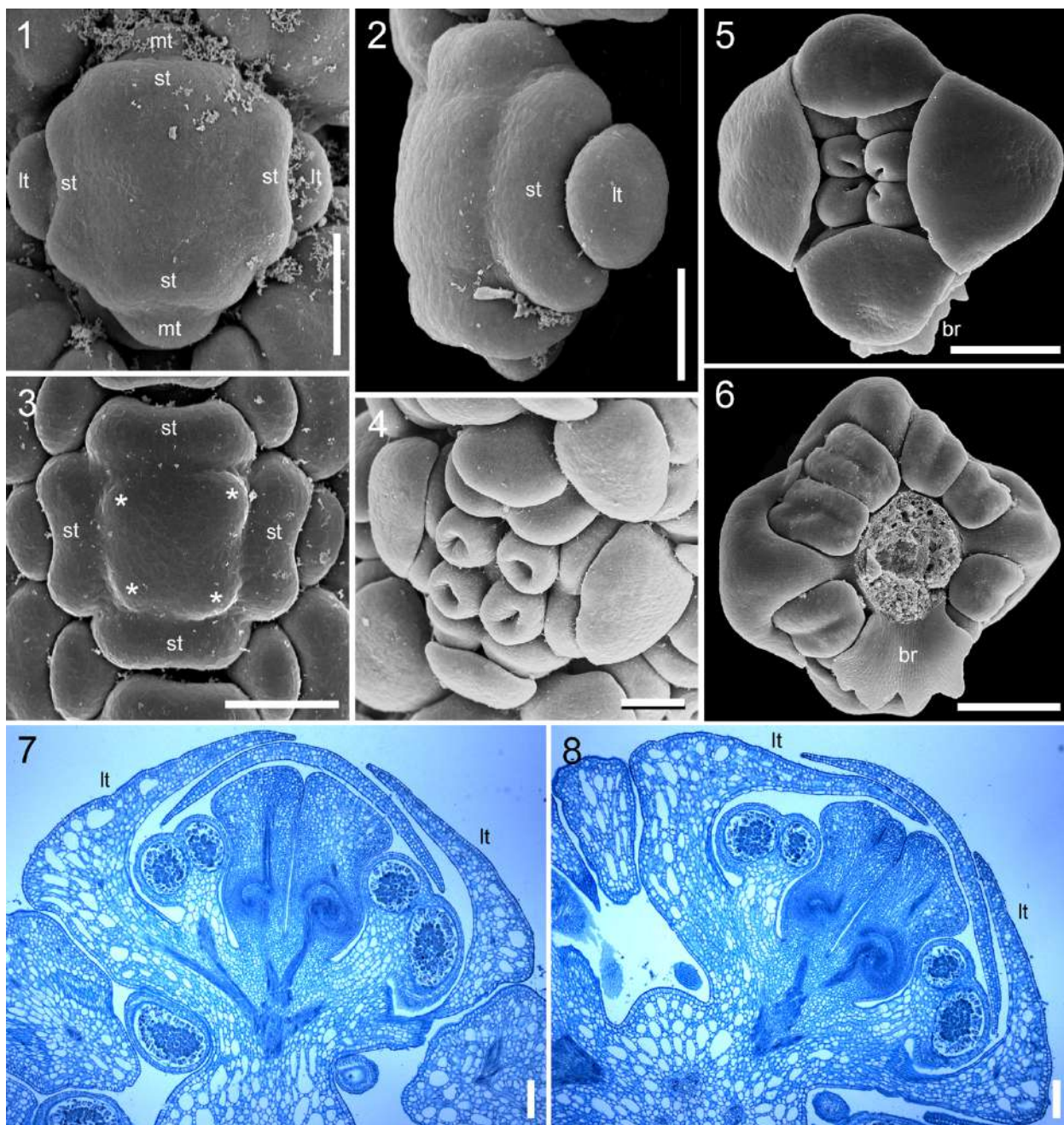


Рис. 32. Развитие цветка *Potamogeton natans*, поздние стадии. 1-2 – цветки перед заложением плодolistиков, сверху и сбоку. 3 – заложение плодolistиков. 4 – заложение семяпочек. 5-6 – молодой цветок, виды сверху и снизу. 7-8 продольные срезы через поздние бутоны. br – брактя, lt – боковой листочек околоцветника, mt – медианный листочек околоцветника, st – тычинка, \* – плодolistик. Масштабные отрезки – 80 мкм (1, 3), 60 мкм (2), 100 мкм (4), 300 мкм (5-6) и 200 мкм (7-8).



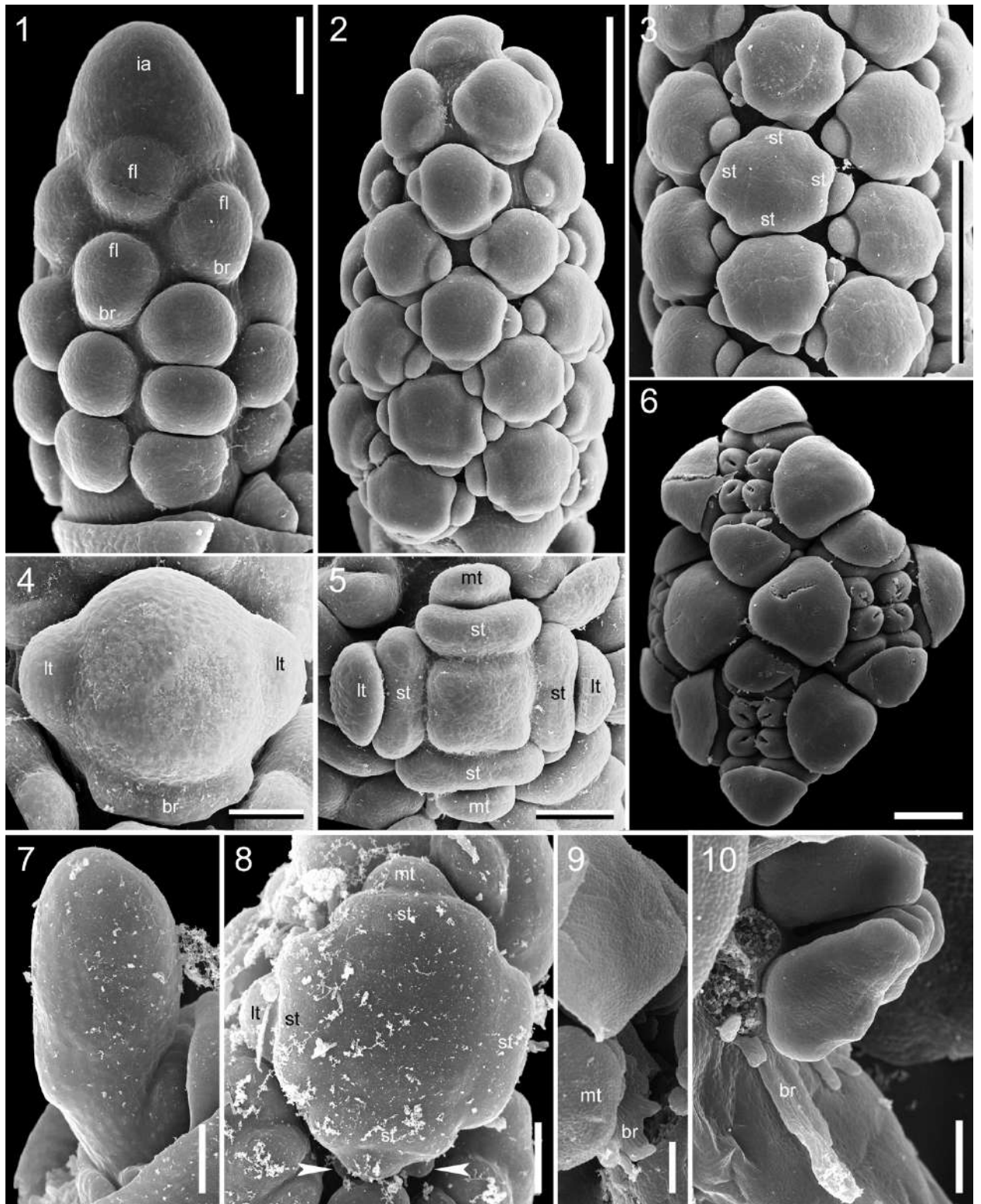


Рис. 33. Развитие цветка *Potamogeton lucens* (1–6) и *P. octandrus* (7–10). 1 – заложение цветков и их брактей. 2 – соцветие с цветками на стадии заложения околоцветника, соцветие заканчивается формирующимся терминальным цветком. 3 – соцветие с цветками на стадии заложения андроеца. 4 – заложение боковых листочков околоцветника. 5 – заложение плодолистиков по краям квадратной флоральной меристемы. 6 – участок соцветия, плодолистики еще открыты на верхушке, рыльце не сформировано. 7 – соцветие до заложения цветков. 8 – цветок перед заложением гинецея, 9–10 – брактей под бутонами, на 10 все органы, кроме 3-х плодолистиков, удалены. br – брактя, fl – флоральный примордий, lt – боковой листочек околоцветника, mt – медианный листочек околоцветника, st – тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 4-5, 9-10), 30 мкм (7-8) и 300 мкм (2-3, 6).

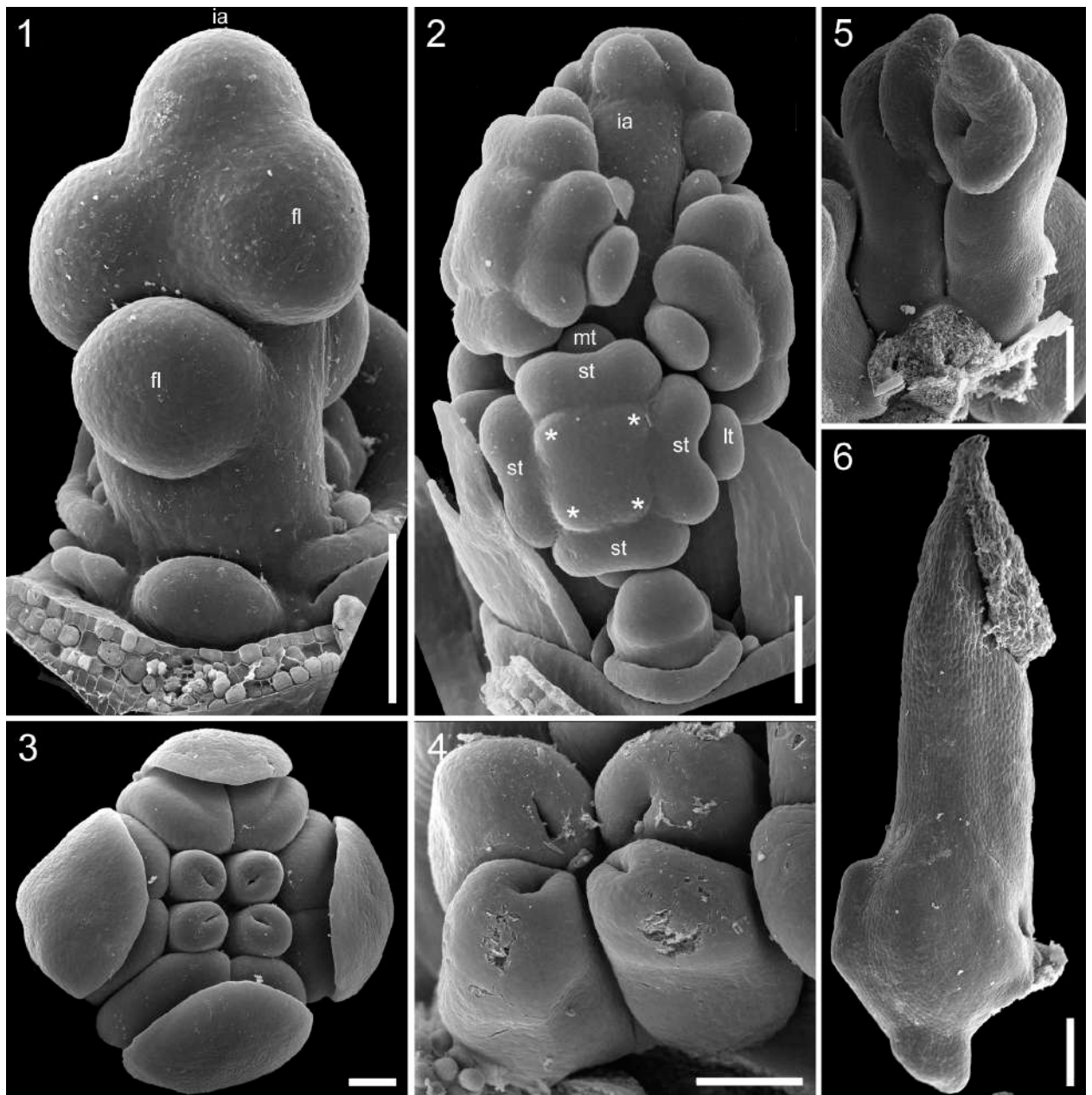


Рис. 34. Развитие цветка *Potamogeton crispus*. 1 – соцветие на стадии заложения цветков. 2 – соцветие с цветками на стадии заложения гинецея. 3 – плодолистки еще открыты на верхушке, рыльце не сформировано. 4 – молодой гинецей, стадия, как на (3). 5 – продольный разрез молодой гинецей, видно косое прикрепление плодолистиков на выпуклом цветоложе; 6 – плодолистик из молодого плода. fl – флоральный примордий, ia – ось соцветия, lt – боковой листочек околоцветника, mt – медианный листочек околоцветника, st – тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-4) и 300 мкм (5-6).

### Семейство Posidoniaceae

#### Род *Posidonia* (*P. oceanica*) – рис. 35-37

##### Строение цветков и соцветий

Парциальное соцветие *Posidonia* представляет собой открытый малоцветковый брактеозный колос из 2-5 (обычно 3) цветков (далее колосок). Цветки расположены вдоль оси колоска двумя рядами. Брактей небольшие, пленчатые, с бахромчатым краем, в

зрелом цветке загнутые вниз (рис. 35, 36). Каждый колосок окружен двумя листьями, которые такой же формы, как листья на вегетативных побегах, но значительно мельче. Общее соцветие можно описать как открытый терминальный брактеозный колосок, под которым развиваются несколько паракладиев или как ботриоид из колосков (= закрытая кисть из колосков).

Цветки сидячие, без околоцветника, моносимметричные. В цветке обычно развиты три тычинки (1 медианно-абаксиальная и 2 трансверзальные) и единственный плодолистик. Иногда самый верхний цветок колоска мужской и имеет при этом только две трансверзальные тычинки. Тычинки очень крупные, их строение довольно необычно. Широко отстоящие друг от друга теки прикреплены к абаксиальной стороне треугольной пластинки, внешне напоминающей листочек околоцветника (рис. 35-37). После цветения теки опадают, но связники остаются в цветке, защищая формирующийся плод.

Единственный плодолистик асцидиатный, массивный, с толстым стилодием, неявно отграниченным от завязи, и крупным верхушечным рыльцем. На рыльце развиваются конусовидные выросты, увеличивающие воспринимающую поверхность и помогающие улавливать нитевидные пыльцевые зерна. Папилл на рыльце нет. Опыление происходит под водой. В завязи развивается единственная сидячая семяпочка, прикрепленная к абаксиальной стенке плодолистика. Семяпочка кампилотропная, битегмальная, занимающая почти всю полость плодолистика (рис 35). Микропиле обращено к основанию завязи. С противоположного микропиле конца семяпочки оба интегумента формируют вырост, который продолжается в стилодий.

#### Развитие цветков и соцветий

Цветки на оси соцветия закладываются в акропетальной последовательности (рис. 36). При переходе к заложению цветков плоскость дистихии поворачивается на 90° так, что цветки закладываются не напротив средней жилки защищающих колосок листьев, а между их краями. Это необходимо, чтобы развивающиеся цветки избежали ненужного давления. Верхушечная меристема соцветия после образования последнего цветка образует голый участок оси. Брактя и ее пазушный цветок закладываются одновременно двумя отдельными примордиями. Примордий брактее узкий и в виде «пояска» охватывает снизу примордий цветка (рис. 36, 37). Брактее развиваются медленно и до самых последних стадий развития соцветия скрыты за цветками. Так как рост в длину начинается у брактее очень поздно, а сами они очень тонкие, то брактя оказывается «не в состоянии» закрыть массивный цветок и отворачивается наружу. Это поведение брактее обусловлено также и тем, что цветки остаются сидячими, и закрывающая цветок брактя мешала бы при цветении. Тычинки закладываются округлыми примордиями. Примордий медианной

тычинки немного меньше по размеру, чем примордии трансверзальных тычинок. Оставшаяся центральная часть флоральной меристемы расходится на образование плодолистика. У тычинок сначала развивается ламинарная структура в виде треугольной пластинки (связник и надсвязник). Затем на ее боковых сторонах начинают формироваться теки. По мере роста тычинки теки заворачиваются на абаксиальную сторону, а вдоль складки образуется вторичный край, выступающий за теки. Плодолистик на начальных стадиях своего развития растет как плотная округлая структура (рис. 37). Затем в центре плодолистика образуется углубление, а по краю в виде ободка начинает развиваться стенка. На этой стадии закладывается семяпочка, если считать, что прикрепление семяпочки вентральное, то вентральная сторона плодолистика обращена к абаксиальной стороне цветка. Выше места прикрепления семяпочки стенка плодолистика образует стилодий и рыльце. На поздних стадиях развития отверстие на верхушке плодолистика закрывается в виде щели, вытянутой в медианном направлении. В последнюю очередь на рыльце формируются конические выросты (рис. 37).

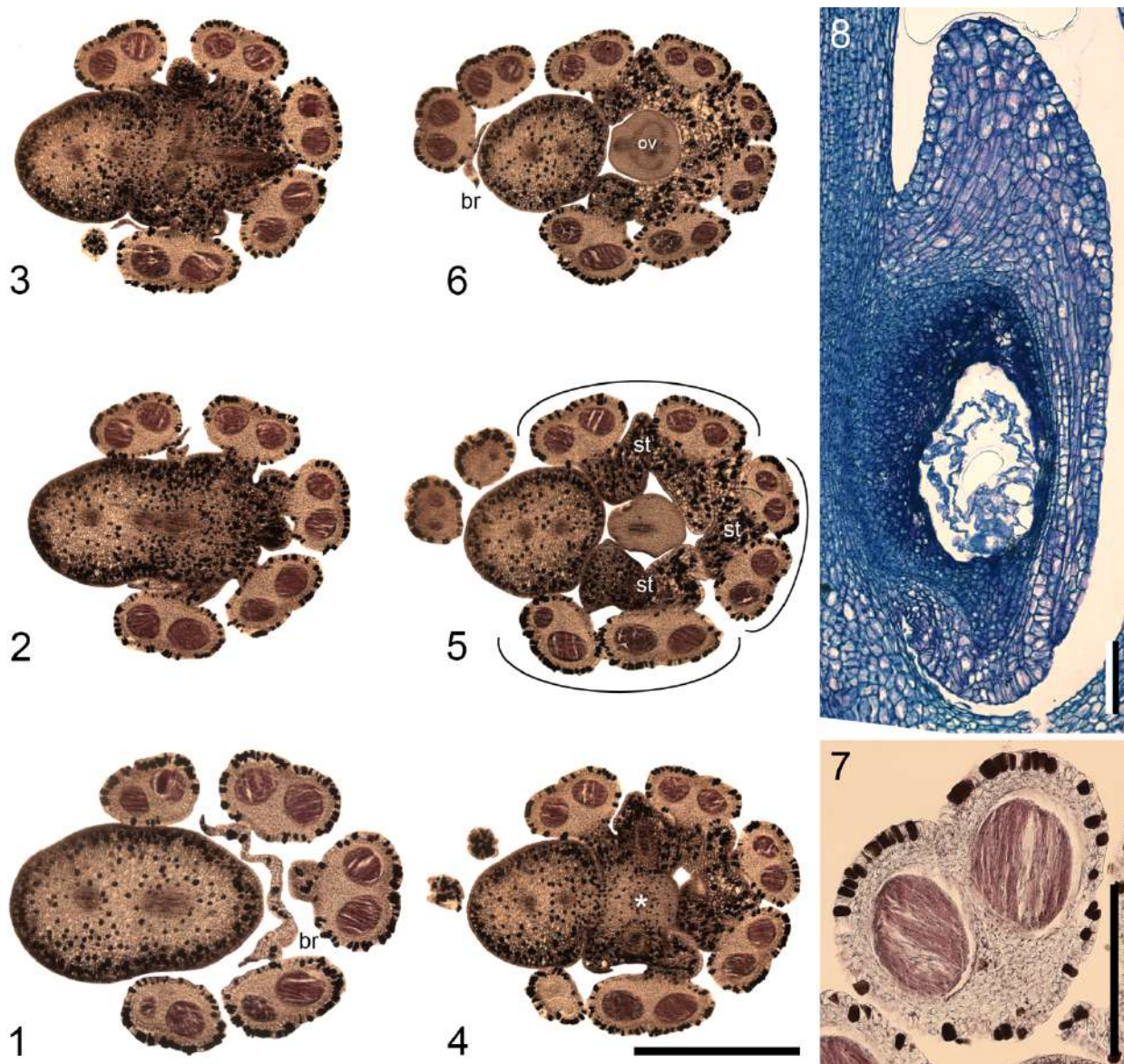


Рис. 35. Строение цветка *Posidonia oceanica* на серийных поперечных и продольном срезах. 1 – срез ниже уровня прикрепления цветка, видны свисающие части тек и отвернутая брактя. 2-3 – срезы на уровне прикрепления цветка (цветоложе). 4-5 – основание гинецея. 6 – срез на уровне плаценты. 7 – поперечный срез теки с нитевидными пыльцевыми зёрнами. 8 – продольный срез оплодотворенной семяпочки. br – брактя, ov – семяпочка, st – тычинка, \* – плодolistик. Масштабные отрезки – 1 мм (1-6), 300 мкм (7) и 100 мкм (8).

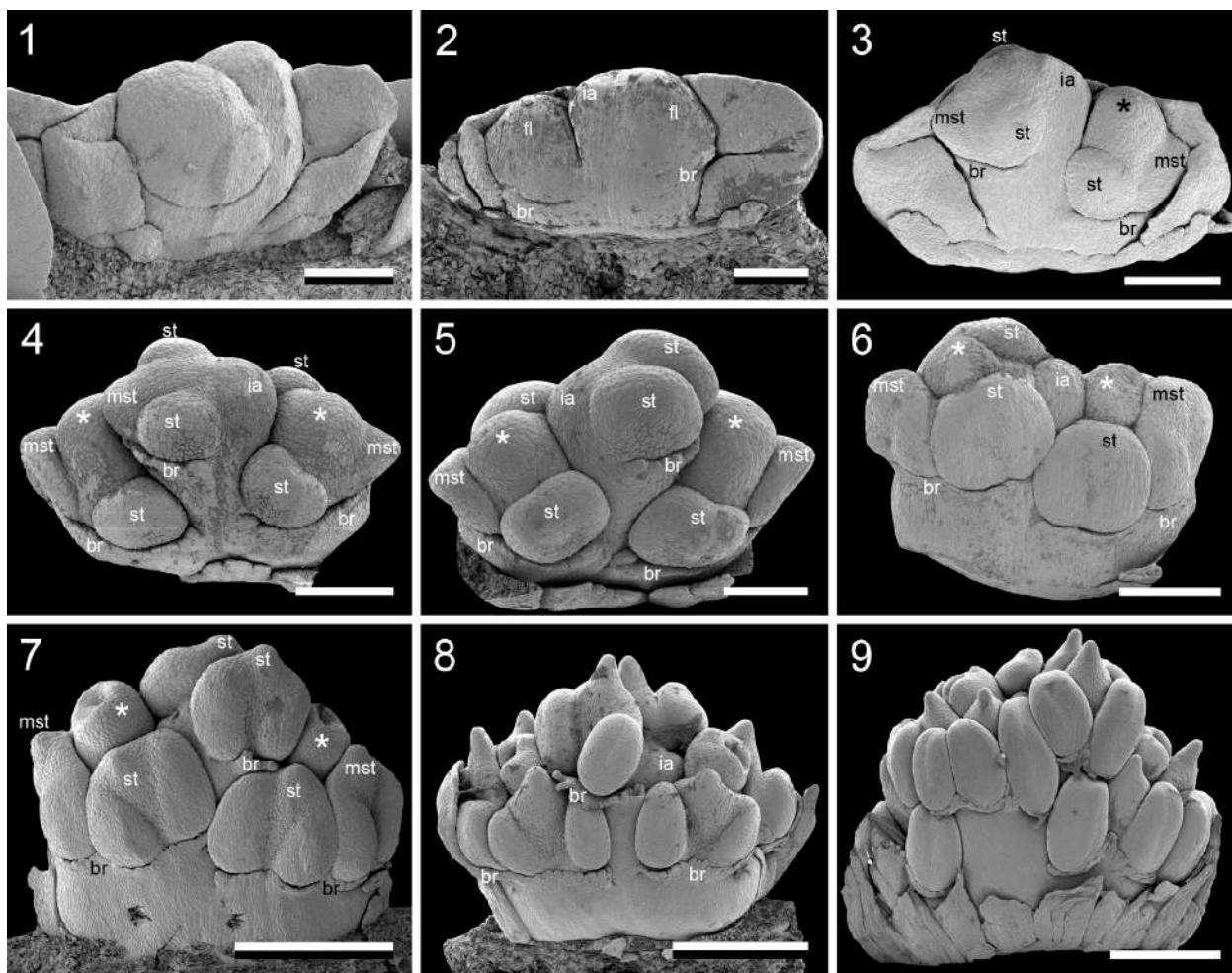


Рис. 36. Развитие соцветия *Posidonia oceanica*. 1 – меристема соцветия, окруженная молодыми листьями. 2 – соцветие на стадии заложения цветков и их брактей. 3 – соцветие из двух обоеполюх цветков, в нижнем цветке закладывается плодолистик. 4 – соцветие из трех обоеполюх цветков, в двух нижних цветках плодолистик уже заложился, обратите внимание на разницу в форме примордиев боковых и медианной тычинки. 5 – соцветие из трех цветков, верхний цветок мужской и состоит из двух тычинок. 6 – соцветие из двух обоеполюх цветков, в тычинки дифференцированы на связник и теки. 7 – соцветие из трех цветков, верхний цветок мужской из двух тычинок, у тычинок началось формирование надсвязника, плодолистик приобрел чашевидную форму. 8 – соцветие из трех цветков, верхний цветок мужской из двух тычинок, теки смещаются в абаксиальное положение. 9 – соцветие из четырех цветков, верхний цветок мужской из двух тычинок, в теках наметились линии вскрывания. br – брактя, fl – флоральный примордий, ia- ось соцветия, mst – медианная тычинка, st – боковая тычинка, \* – плодолистик. Масштабные отрезки – 150 мкм (1-2, 5), 250 мкм (3-4), 200 мкм (6) и 500 мкм (7-9).

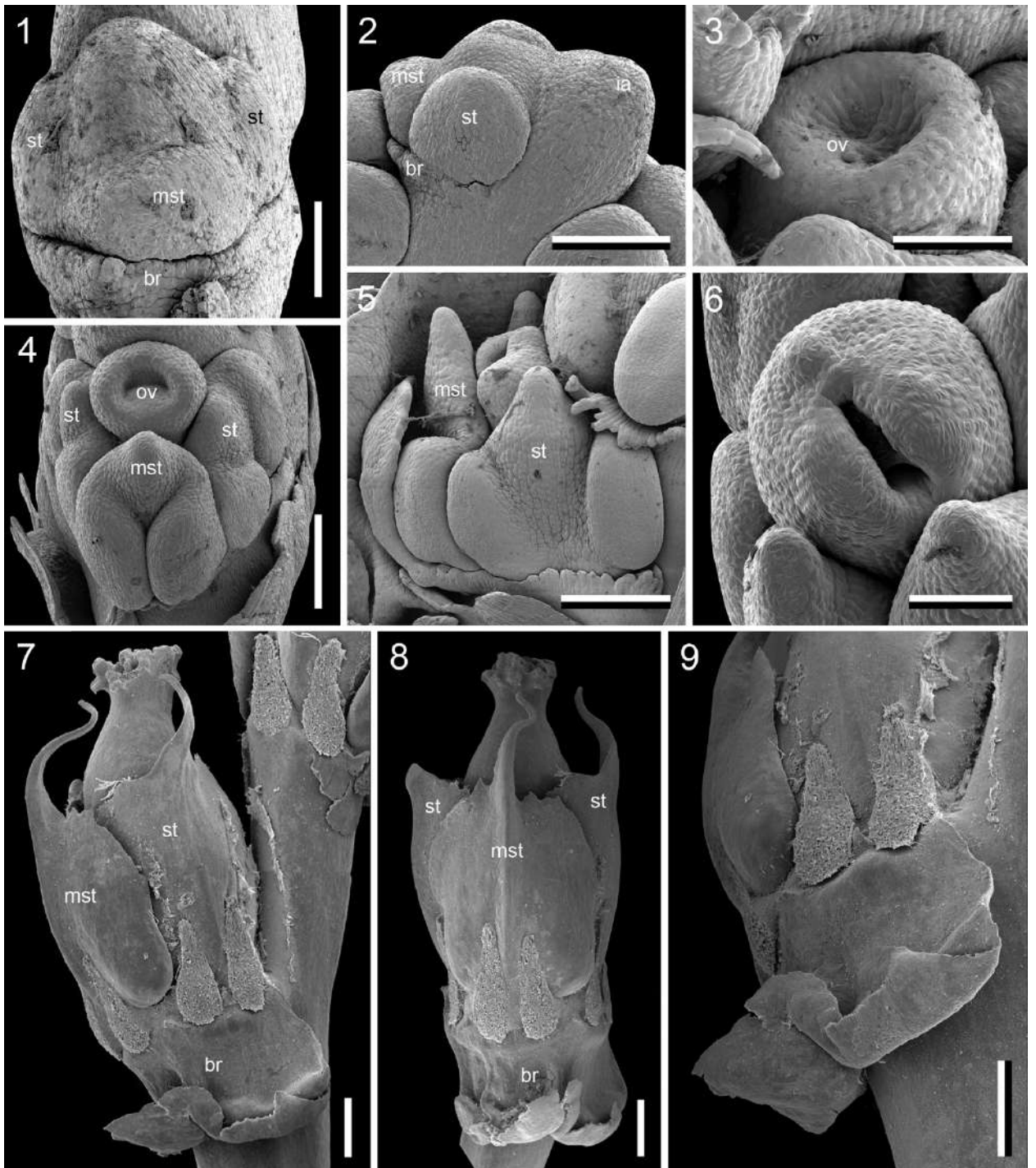


Рис. 37. Развитие цветка *Posidonia oceanica*. 1-2 – цветки на стадии заложения гинецея, спереди и сбоку, обратите внимание на разницу в форме медианной и боковых тычинок. 3 – заложение семяпочки в чашевидном плодолистике. 4 – цветок на стадии заложения семяпочки. 5-6 – края плодолистика обросли семяпочку и сближаются на верхушке, образуя щель. 7-8 – цветок с опавшими теками, сбоку и спереди, после опадения тек хорошо виден вторичный край, образованный ламинарной частью тычинок после перемещения тек в абаксиальное положение. 9 – основание того же цветка, что на (7-8), видна крупная складчатая брактя. br – брактя, fl – флоральный примордий, ia- ось соцветия, mst – медианная тычинка, st – боковая тычинка, ov – семяпочка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 3, 6), 200 мкм (2, 4), 250 мкм (5) и 1 мм (7-9).

## ПОРЯДОК PETROSAVIALES

### Семейство Petrosaviaceae

#### Род *Petrosavia* (*P. stellaris*) – рис. 38-40

##### Строение цветков и соцветий

Соцветие *P. stellaris* – малоцветковый терминальный открытый брактеозный зонтик или щитковидная кисть (как правило, число цветков не превышает шести). Цветки расположены по спирали. Брактеи равны по длине или немного превышают цветоножки. При плодах цветоножки гораздо длиннее. 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 абаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Ориентация цветка относительно материнской оси варьирует вследствие нестабильного положения брактеолы.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков (рис. 38, 39). Наружные листочки околоцветника заметно уже и короче внутренних листочков. В бутоне наружные листочки несколько отогнуты назад и не выполняют защитной функции. Почкосложение внутренних листочков створчатое, именно они защищают бутон.

Наружные тычинки в зрелом цветке несколько короче соответствующих листочков околоцветника, тычиночные нити и пыльники имеют практически одинаковую длину. Наружные тычинки в бутоне прикрепляются к основанию цветоложа или прирастают к спинкам плодолистиков и скрыты за внутренними листочками околоцветника. Внутренние тычинки прикрепляются к основанию внутренних листочков околоцветника и равны им по длине (рис. 38, 39).

Плодолистики чередуются с тычинками внутреннего круга. Завязь полунижняя, трехгнездная. Плодолистики срастаются менее чем на половину своей длины, немного не доходя до уровня прикрепления тычинок и листочков околоцветника, т.е. место срастания находится в нижней части завязи (рис. 38-40). Выше уровня отхождения элементов околоцветника и андрогония плодолистики свободны. У плодолистиков выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы постгенитально замкнуты. В гинецее выражены синасцидиатная (базальный участок завязи), гемисимплекатная (зона с нектарниками внутри бокала нижней завязи) и асимплекатная зоны (дистальная часть завязи и стилодии). Синасцидиатная зона очень короткая и лучше выражена у более зрелых цветков (рис. 38, 39). В гемисимплекатной и асимплекатной зоне срастание между



плодолистиками захватывает только базальный участок, находящийся внутри бокала нижнего участка завязи, при этом плодолистики срастаются в основном своими боковыми поверхностями, из-за чего в центре гинецея образуется канал, продолжающийся вниз иногда вплоть до синасцидиатной зоны. Реже срастание происходит и в области брюшных швов. Верхняя часть плодолистика вытянута в длинный стилодий. В бутоне стилодии плотно сомкнуты, при зацветании они отгибаются назад так, что становятся видны брюшные швы. Внутри каждого стилодия проходит канал, заполненный слизью и открывающийся на верхушке плодолистика во внешнюю среду (рис. 38-40). В зрелом гинецее отверстие канала частично закрывают рыльцевые папиллы. Рыльца головчатые, с мелкими папиллами, несколько скошенные назад.

Плаценты массивные, U-образные. Многочисленные мелкие анатропные, битегмальные семязпочки прикреплены к плаценте в 1–3 ряда. Микропиле обращено в сторону от брюшного шва в пликатной зоне и к основанию гинецея в поперечной зоне, касается плаценты или стенки плодолистика.

Септальные нектарники (рис. 38, 39) расположены в основном в пликатной зоне, но небольшой участок имеется и в асцидиатной зоне. Они представляют собой три отдельные радиально вытянутые полости. Нектарники открываются в месте перехода синкарпного участка завязи в апокарпный. Иногда на большем протяжении асцидиатной зоны срастание между плодолистиками отсутствует (нами был изучен один такой цветок). Этот участок соответствует гемисинасцидиатной зоне. В этом случае в основании завязи имеется трехлучевой нектарник, который при переходе к гемисимпликатной зоне разделяется на три отдельные щели.

#### Развитие цветка

Доступный нам материал не позволил восстановить полную последовательность морфогенеза цветка. Заложение как наружных, так и внутренних листочков околоцветника происходит, если судить по размеру примордиев, по спирали (рис. 40). Первым закладывается наружный листочек околоцветника, расположенный напротив брактеолы, но с другой стороны флоральной меристемы, а последним – внутренний листочек околоцветника непосредственно противоположный брактеоле. Тычинки также закладываются по спирали.

Незадолго до появления примордиев плодолистиков цветоложе слегка вогнутое, над ним в виде крыши нависают развивающиеся листочки околоцветника и тычинки (рис. 40). Плодолистики закладываются подковообразными примордиями. На ранних стадиях развития основания плодолистиков горизонтальные. При дальнейшем развитии путем зонального роста формируется бокал нижней части завязи. Синасцидиатная зона

закладывается последней. Постгенитальное срастание плодолистиков начинается после завершения процесса инвагинации цветоложа. Заращение брюшных швов происходит одновременно или немного позднее появления примордиев семяпочек. Семяпочки на плаценте изначально закладываются в один ряд (рис. 40), в дальнейшем плаценты расширяются, и семяпочки располагаются 2–3 неправильными рядами. У семяпочек последовательно развиваются оба интегумента. Изначально семяпочки прямые, постепенно они становятся анатропными благодаря неравномерному росту семяножки. Плодолистики вплоть до начала цветения открыты на верхушке. Рыльцевые папиллы появляются очень поздно. В бутоне и в начале цветения стилодии собраны вместе, так что рыльца плодолистиков контактируют между собой. Затем стилодии постепенно отгибаются назад.

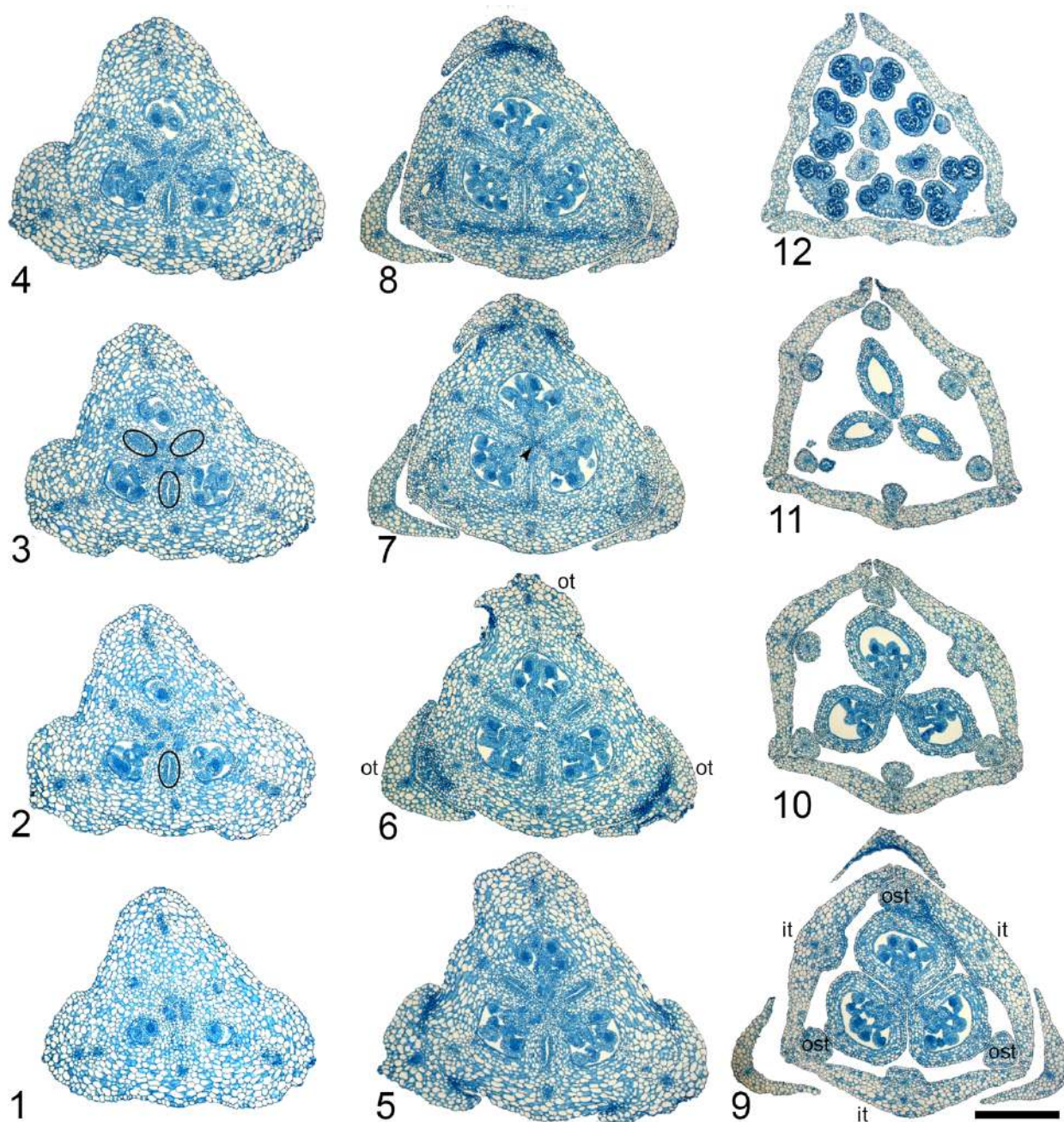


Рис. 38. Строение типичного цветка *Petrosavia stellaris* на серии поперечных срезов. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2 – завязь, переход к поперечной зоне. 3 – завязь с плацентами в поперечной зоне. 4-6 – завязь, гемисимпликатная зона, последовательные срезы до уровня отхождения наружных листочков околоцветника. 7 – завязь, гемисимпликатная зона, нектарные щели открываются в центр цветка (показано стрелкой). 8 – завязь, переход от гемисимпликатной к асимпликатной зоне, уровень отхождения внутренних листочков околоцветника. 9 – верхний участок завязи, асимпликатная зона, наружные тычинки свободны, внутренние тычинки прикрепляются к листочкам околоцветника. 10 – дистальная часть завязи, асимпликатная зона. 11 – основания стилодиев, асимпликатная зона. 12 – стилодии под рыльцами, асимпликатная зона. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Черной линией обведены септальные нектарники. Масштабный отрезок – 500 мкм, все срезы в одном масштабе.

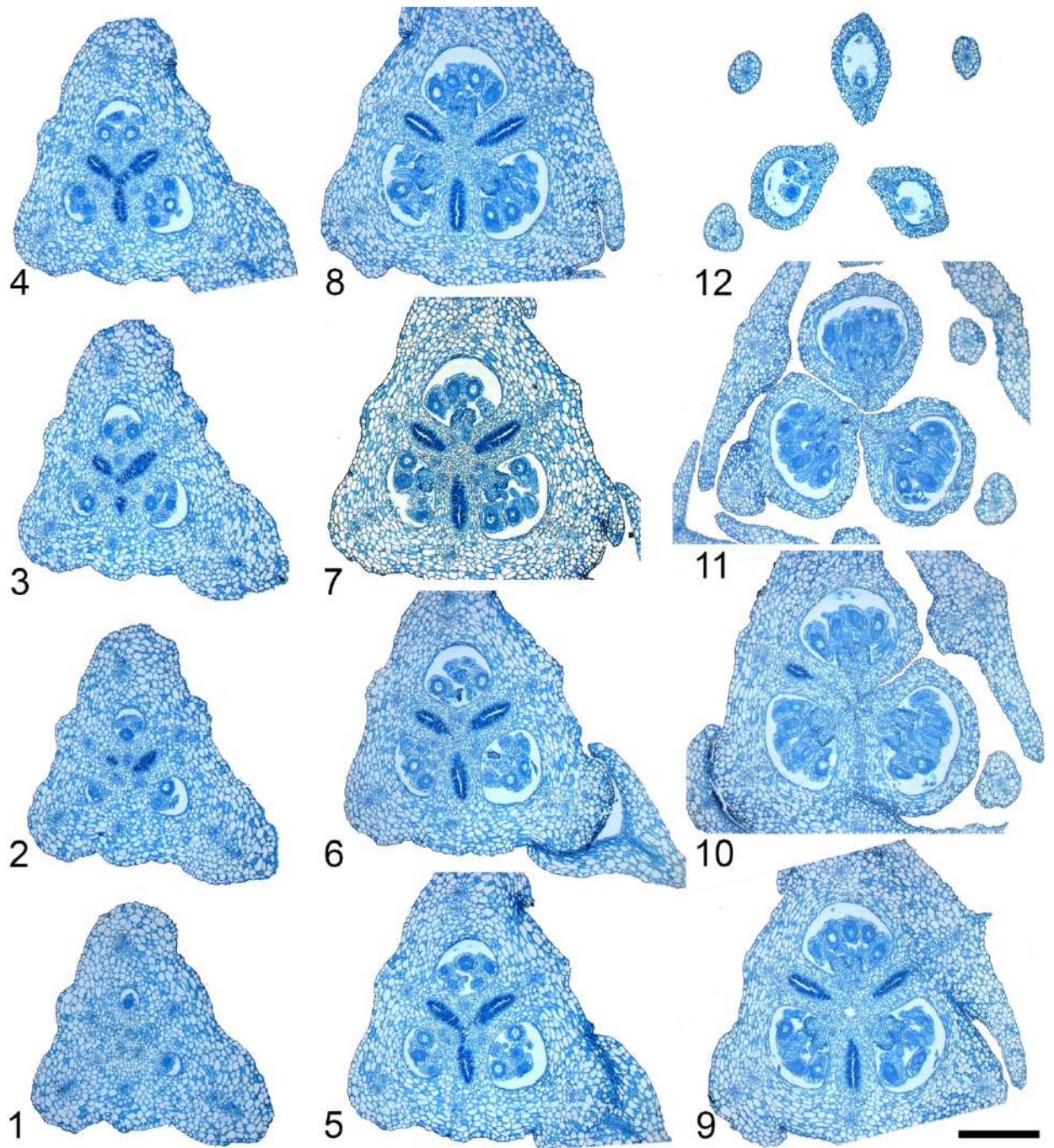


Рис. 39. Строение цветка *Petrosavia stellaris* с трехлучевым нектарником. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2-6 – последовательные срезы через гемисинасцидиатную зону с трехлучевым нектарником, семязпочки связают в гнезда завязи с поперечной зоны. 7-8 – завязь, гемисимпликатная зона, уровень отхождения наружных листочков околоцветника. 9 – завязь, гемисимпликатная зона с каналом в центре гинецея. 10 – завязь переход к асимпликатной зоне, уровень открытия септальных нектарников. 11 – верхний участок завязи, асимпликатная зона. 12 – дистальная часть завязи, асимпликатная зона. Масштабный отрезок – 500 мкм, все срезы в одном масштабе.

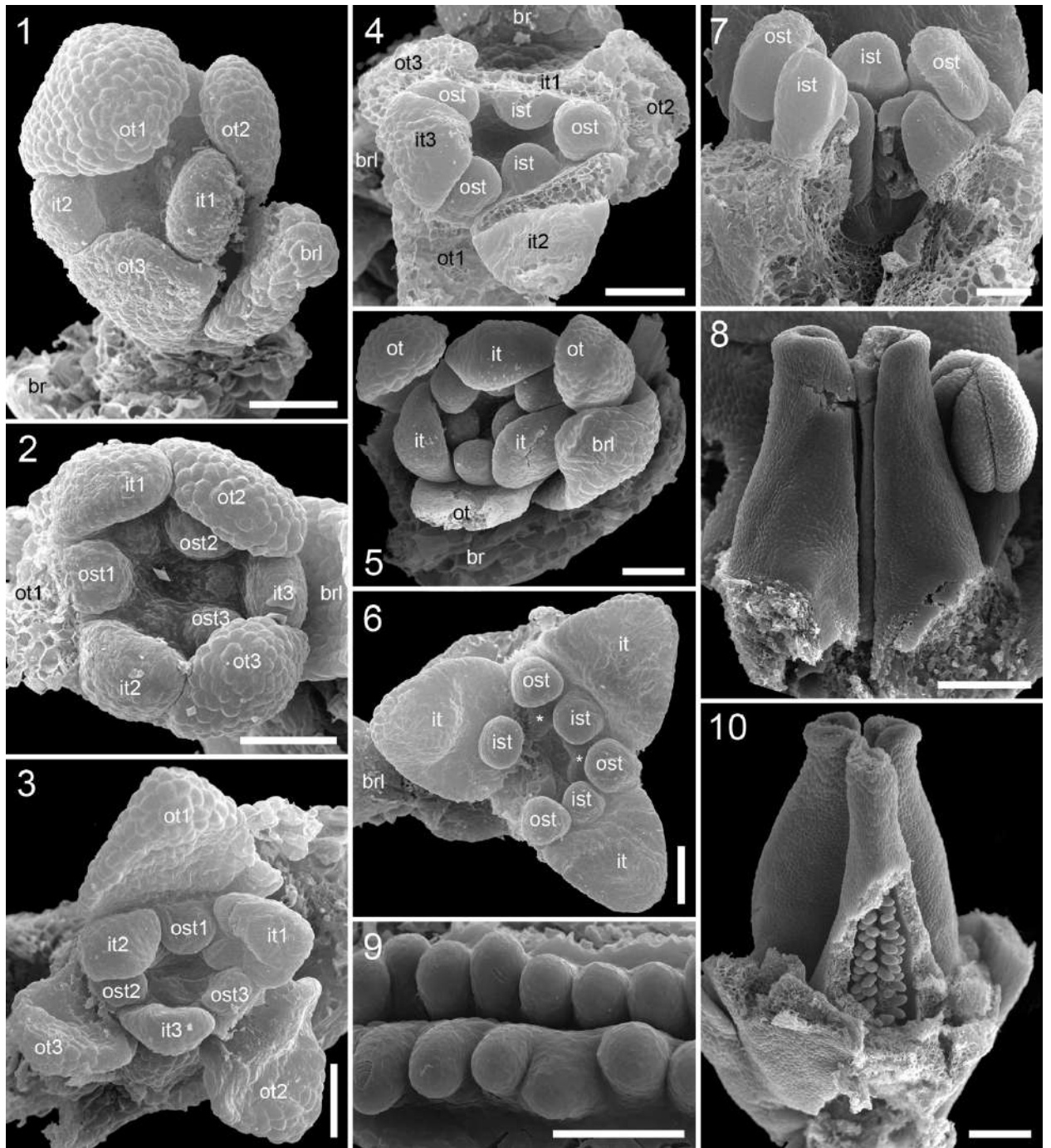


Рис. 40. Развитие цветка *Petrosavia stellaris*. 1 – цветок с заложившимся околоцветником перед заложением андроеца, брактя удалена. 2-3 – заложение андроеца, примордии внутренних тычинок видны в центре цветка. 4-5 – цветки с заложившимся андроецем перед заложением гинецея. 6 – заложение плодolistиков. 7 – формирование асимплекатной и гемисимплекатной зон. 8 – плодolistики во время заложения семечек, они свободные и с незамкнутым рюшным швом. 9 – плацента с семечками до заложения интегументов, плекатная зона. 10 – бутон с постгенитально сросшимися плодolistиками и замкнутыми брюшными швами, спинка плодolistика удалена, чтобы показать плаценту с несколькими рядами семечек. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, \* – плодolistик. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-6, 9) и 300 мкм (8, 10)

## Род *Japonolirion* (*J. osense*) – рис. 41-42

### Строение цветков и соцветий

Соцветие *J. osense* – единственного вида рода *Japonolirion*– многоцветковая открытая брактеозная кисть. Цветки расположены по спирали. При основании цветоножки развита небольшая брактеола (рис. 42). Брактя сильно превышает по своим размерам брактеолу, иногда последняя почти полностью скрыта за брактеей. Брактеола может прикрепляться как слева, так и справа от цветка; как правило, она занимает почти трансверзальное положение (часто расположена ближе к оси соцветия) и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Ориентация цветка относительно материнской оси варьирует вследствие нестабильного положения брактеолы.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью свободными листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков (рис. 41, 42). Внутренние листочки околоцветника длиннее и шире наружных листочков. В бутоне именно они закрывают внутренние части цветка. Тычинки с достаточно длинными и широкими тычиночными нитями.

Плодолистики, которые чередуются с тычинками внутреннего круга, сростаются примерно на половину своей длины. Завязь верхняя, трехгнездная. Плодолистики *Japonolirion* имеют ножку, очень короткую стерильную асцидиатную зону и длинную пликатную зону, реже плодолистики целиком пликатные (рис. 41). Верхняя часть плодолистика вытянута в длинный стилодий. Рыльца избегающие, с развитыми папиллами (рис. 41, 42). Плодолистики сростаются постгенитально в области завязи (только в пликатной зоне), стилодии, ножки и асцидиатные зоны свободные. Так как конгенитальные сростания отсутствуют, то гинецей *Japonolirion* является апокарпным sensu Leinfellner и состоит из асинасцидиатной и асимпликатной зоны или исключительно из асимпликатной зоны.

Плаценты расположены вдоль краев плодолистика в пликатной зоне в области завязи, верхние свободные части плодолистиков стерильны. Семяпочки немногочисленны (как правило, их 4–5 на плодолистик), прикрепляются к плаценте в один ряд. Они анатропные, битегмальные. Микропиле обращено в сторону от брюшного шва, расположено очень близко от места отхождения семяножки и почти касается плаценты.

Стилодии полые только при основании, канал внутри стилодия заканчивается на уровне появления первых рыльцевых папилл (рис. 41). В молодых, не полностью открытых цветках стилодии плотно прилегают друг к другу. Ко времени полного раскрытия цветка рыльца постепенно отходят друг от друга

Нектарник расположен на преимущественно боковых поверхностях ножек плодолистиков и при основании гнезд завязи в асцидиатной зоне (рис. 41). Он открыт на всем своем протяжении. У плодолистиков в области завязи на границе между спинной и брюшной сторонами плодолистика в месте перегиба развиваются два продольных боковых кия. Кили образуют «крышу» вдоль границы срастания соседних плодолистиков и лучше всего заметны в области нектарника. Возможно, что они являются защитным приспособлением от нежелательных посетителей цветка.

#### Развитие гинецея

К сожалению, мы не смогли полностью изучить морфогенез цветка *Japonolirion*. Вероятно, на начальных стадиях своего развития плодолистки представляют собой отдельные подковообразные примордии. Постепенно они удлиняются, увеличиваются в размерах (рис. 42). На ранних стадиях развития гинецея плодолистки полностью свободны и достаточно долгое время остаются открытыми. Ножка плодолистика и асцидиатная зона появляются только после завершения формирования пликатной зоны. Брюшной шов начинает зарастать от основания плодолистика, в верхней части плодолистика края остаются свободными. В нижней части плодолистика формируется плацента с семяпочками (рис. 42). Семяпочки закладываются еще до начала срастания краев плодолистика. На достаточно поздней стадии развития цветка плодолистки постгенитально срастаются между собой своими фертильными частями, стерильные части образуют стилодии. Начиная с верхушки стилодия, вдоль брюшного шва развиваются рыльцевые папиллы. В молодых бутонах стилодии и рыльца плотно сомкнуты.

В зрелом гинецее брюшные швы плодолистиков замкнуты только в области завязи. В стилодиях активное развитие рыльцевых папилл вдоль плотно сомкнутых краев плодолистика происходит еще до зарастания брюшного шва. Образующиеся на противоположных краях стилодия рыльцевые папиллы, перекрываясь друг с другом, закрывают брюшной шов. Постгенитального зарастания брюшного шва у стилодиев не происходит.

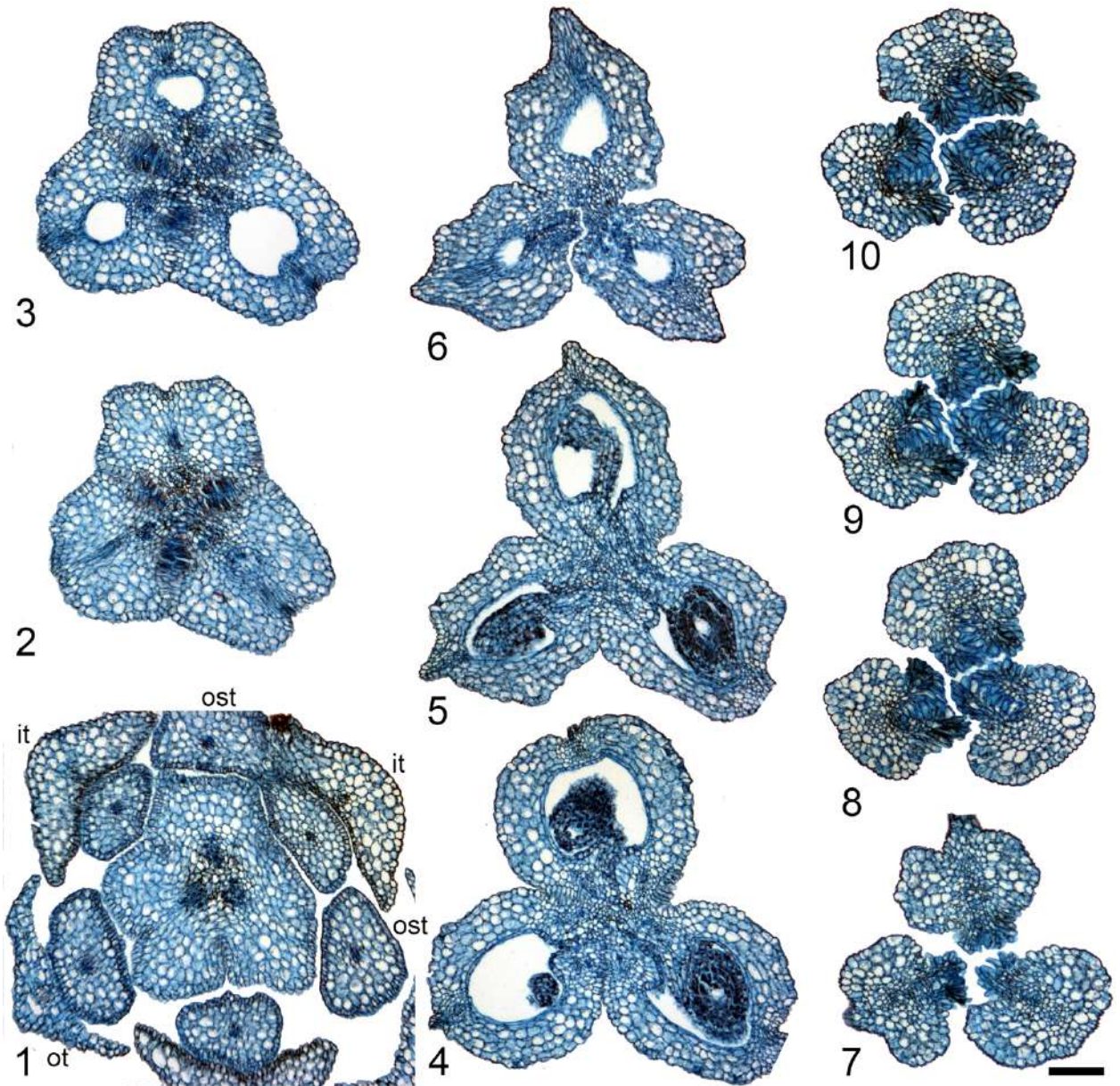


Рис. 41. Строение цветка *Japonolirion osense* на серии поперечных срезов. 1 – срез под основанием плодolistиков, на срезах выше показан только гинецей. 2 – ножки плодolistиков с расположенными на боковых поверхностях нектарниками, образующими трехлучевой узор. 3 – плодolistики с нектарниками в асцидиатной зоне. 4-5 – фертильный участок завязи, асимпликатная зона. 6 – основание стилодиев, асимпликатная зона. 7-10 – последовательный срезы через стилодии, на адаксиальной стороне в желобке расположены рыльцевые папиллы. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабный отрезок – 100 мкм, все срезы в одном масштабе.



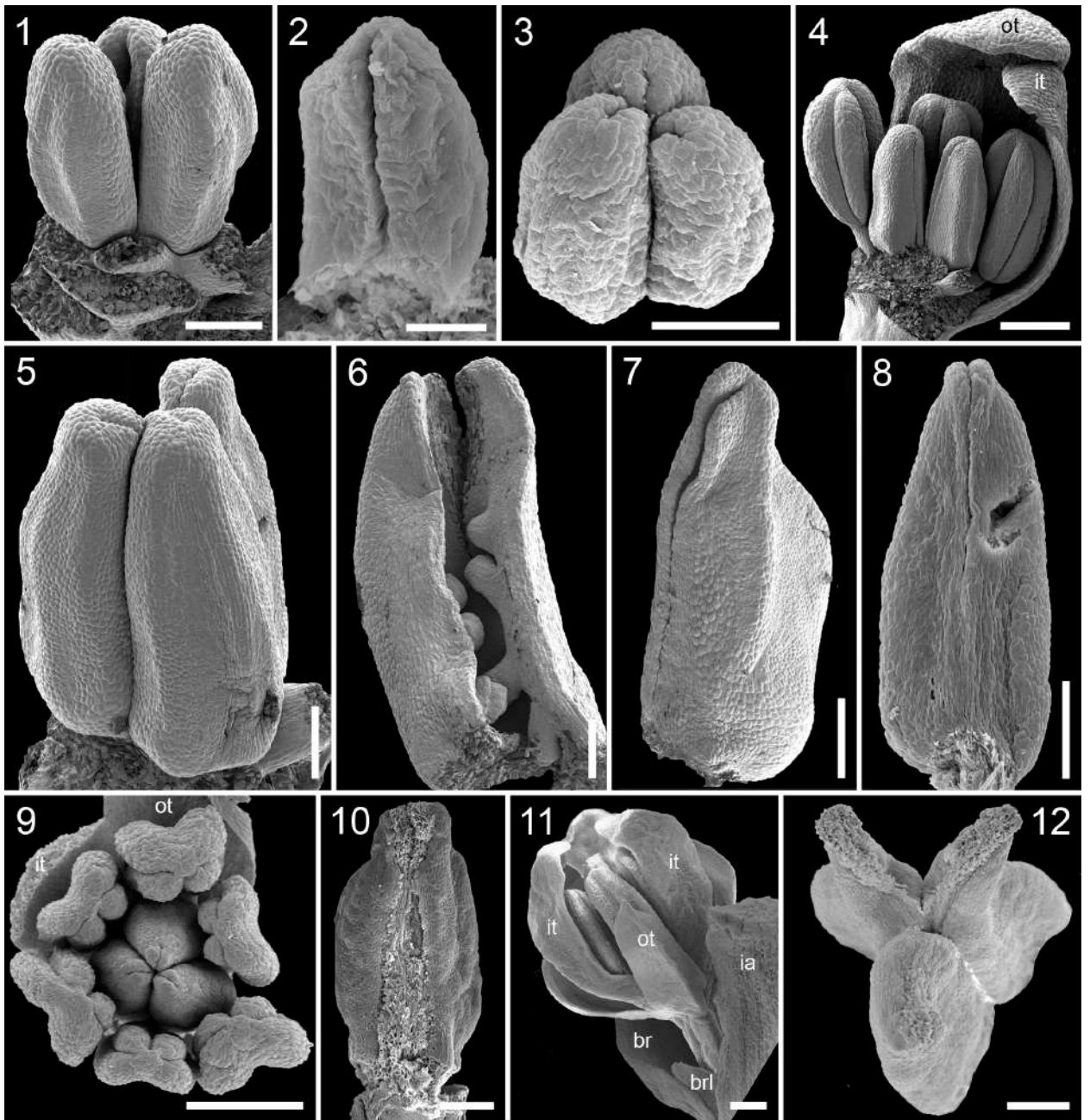


Рис. 42. Поздние стадии развития гинецея *Japonolirion osense*. 1 – свободные открытые плодолистики без асцидиатной зоны до заложения семяпочек. 2 – пликатный плодолистик с незамкнутым брюшным швом, стадия как на (1). 3-4 – гинецей до начала постгенитальных срастаний и до заложения семяпочек, на (4) один плодолистик удален. 5 – гинецей во время заложения семяпочек. 6 – раскрытый плодолистик с развивающимися семяпочками, расположенными вдоль краев. 7 – плодолистик до зарастания брюшного шва, стадия как на (6). 8 – плодолистик с заросшим брюшным швом. 8 – цветок сверху, стадия как на (9). 10 – гинецей с постгенитально сросшимися плодолистиками и сомкнутыми стилодиями, один плодолистик удален. 11 – зрелый цветок сбоку. 12 – гинецей во время цветения. br – брактя, brl – брактеола, ia – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 50 мкм (1), 40 мкм (2), 100 мкм (3-6), 200 мкм (7), 150 мкм (8), 300 мкм (9-12).

## ПОРЯДОК DIOSCOREALES

### Семейство *Nartheciaceae*

Род *Narthecium* (*N. balansae* и *N. ossifragum*) – рис. 43-45

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие изученных видов *Narthecium* – *N. ossifragum* и *N. balansae* – многоцветковая терминальная открытая брактеозная кисть. Цветки расположены по спирали. В зрелых цветках *N. ossifragum* брактеи вдвое короче цветоножки. В средней части цветоножки к ней прикрепляется брактеола. У *N. balansae* брактеи у всех цветков почти равны по длине цветоножкам, брактеола прикрепляется в верхней трети цветоножки, иногда непосредственно под цветком. Брактеола у обоих видов может располагаться как слева, так и справа от цветка, она занимает трансверзальное или промежуточное между трансверзальным и адаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Ориентация цветка относительно материнской оси варьирует вследствие нестабильного положения брактеолы.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков (рис. 43). Листочки околоцветника обоих кругов примерно одинакового размера и срастаются в короткую трубку, которая у *N. ossifragum* особенно хорошо заметна при плодах. У *N. balansae* трубка околоцветника хорошо заметна даже у небольших бутонов и больше чем на половину своей длины прирастает к основанию завязи. Тычинки прикрепляются к основанию листочков околоцветника и имеют длинную, превышающую пыльник тычиночную нить. На тычиночной нити развиваются многоклеточные волоски.

Плодолистики чередуются с внутренними тычинками и срастаются по всей своей длине (рис. 43-45) Завязь верхняя у *N. ossifragum* и полунижняя у *N. balansae*, трехгнездная на большем своем протяжении и одногнездная в верхней части. Одногнездная часть завязи плавно переходит в столбик. У плодолистиков выражены асцидиатная и пликатная зоны, в зрелом гинецее асцидиатная зона немного короче пликатной. Брюшные швы не замкнуты. Гинецей состоит из фертильной синасцидиатной зоны, которая формирует большую часть завязи и симпликатной зоны. Симпликатная зона участвует в образовании дистального одногнездного участка завязи, формирует столбик и рыльце.

Плаценты с многочисленными анатропными битегмальными семязпочками развиваются по всей синасцидиатной зоне и в базальной части симпликатной зоны гинецея. В синасцидиатной зоне плаценты широкие, занимают всю брюшную поверхность

плодолистика, семяпочки на них расположены без видимого порядка. В симпликатной зоне плаценты субмаргинальные, семяпочки на них расположены в один ряд (рис. 43). В фертильной области симпликатной зоны гинецея микропиле семяпочек направлены в сторону стенок завязи, в синасцидиатной зоне гинецея микропиле направлены к основанию гинецея.

Столбик внутри полый. Канал, проходящий внутри столбика, открывается на верхушке гинецея во внешнюю среду. В зрелом гинецее канал закрывают папиллы рыльца, которые развиваются по верхнему краю канала и немного заходят внутрь его. Рыльце верхушечное, в очертании округлое или слегка треугольное. Нектарники отсутствуют.

У *N. balansae* довольно часто попадаются цветки с очень короткими свободными стилодиями, на верхушке каждого из которых развито отдельное головчатое рыльце. В этом случае в гинецее присутствует асимпликатная зона (рис. 45).

#### Развитие цветков и соцветий

Флоральные примордии появляются в пазухах спирально расположенных брактей. Перед заложением околоцветника сбоку от флорального примордия отделяется брактеола. Брактеола может образоваться как слева, так и справа от флоральной меристемы, но всегда в почти трансверзальной позиции. Листочки околоцветника закладываются в спиральной последовательности (рис. 44). Сначала закладываются наружные листочки околоцветника. Первый примордий появляется строго напротив брактеолы с другой стороны флоральной меристемы. Второй и третий листочки околоцветника образуются по обе стороны от брактеолы. Внутренние листочки околоцветника также закладываются по спирали, эта спираль направлена навстречу спирали, по которой идет заложение наружных листочков околоцветника. Примордии тычинок появляются очень быстро, в пределах круга тычинки закладываются почти одновременно.

В молодых бутонах листочки околоцветника полностью свободны (трубка околоцветника образуется на самых поздних стадиях развития). Тычинки изначально свободные, но затем срастаются с соответствующими листочками околоцветника путем интеркалярного роста на поздних стадиях развития цветка.

Плодолистки срастаются конгенитально. Сначала закладывается симпликатная зона гинецея. Гинецей появляется как замкнутый валик вокруг небольшого углубления цветоложа (рис. 44). На ранних этапах своего развития гинецей имеет вид шестигранной усеченной пирамиды с чередующимися короткими и длинными гранями. Спинные части плодолистиков образуют короткие грани, а конгенитально сросшиеся краями брюшные части – длинные и немного вогнутые грани. В центре гинецея остается трехлучевая

полость. Постепенно симпликатная зона удлиняется, приобретая вид конуса, внутри нее проходят три продольных валика, которые соответствуют сросшимся краям соседних плодolistиков. После завершения формирования симпликатной зоны появляется округлая синасцидиатная зона. На всем протяжении развития гинецея внутри него виден трехлучевой в сечении канал, ведущий в полость завязи. Плаценты с семечками появляются только после формирования обеих зон гинецея.

В тех цветках *N. balansae*, где будут выражены стилодии, плодolistики закладываются тремя отдельными подковообразными примордиями (рис.45). Удлиняясь, подковообразные примордии образуют стилодии. После этого в результате зонального роста появляется симпликатная зона. Она увеличивается в размерах, формируя полый узкий столбик, а затем одногнездную часть завязи. Последней, как и в типичном случае, развивается синасцидиатная зона.

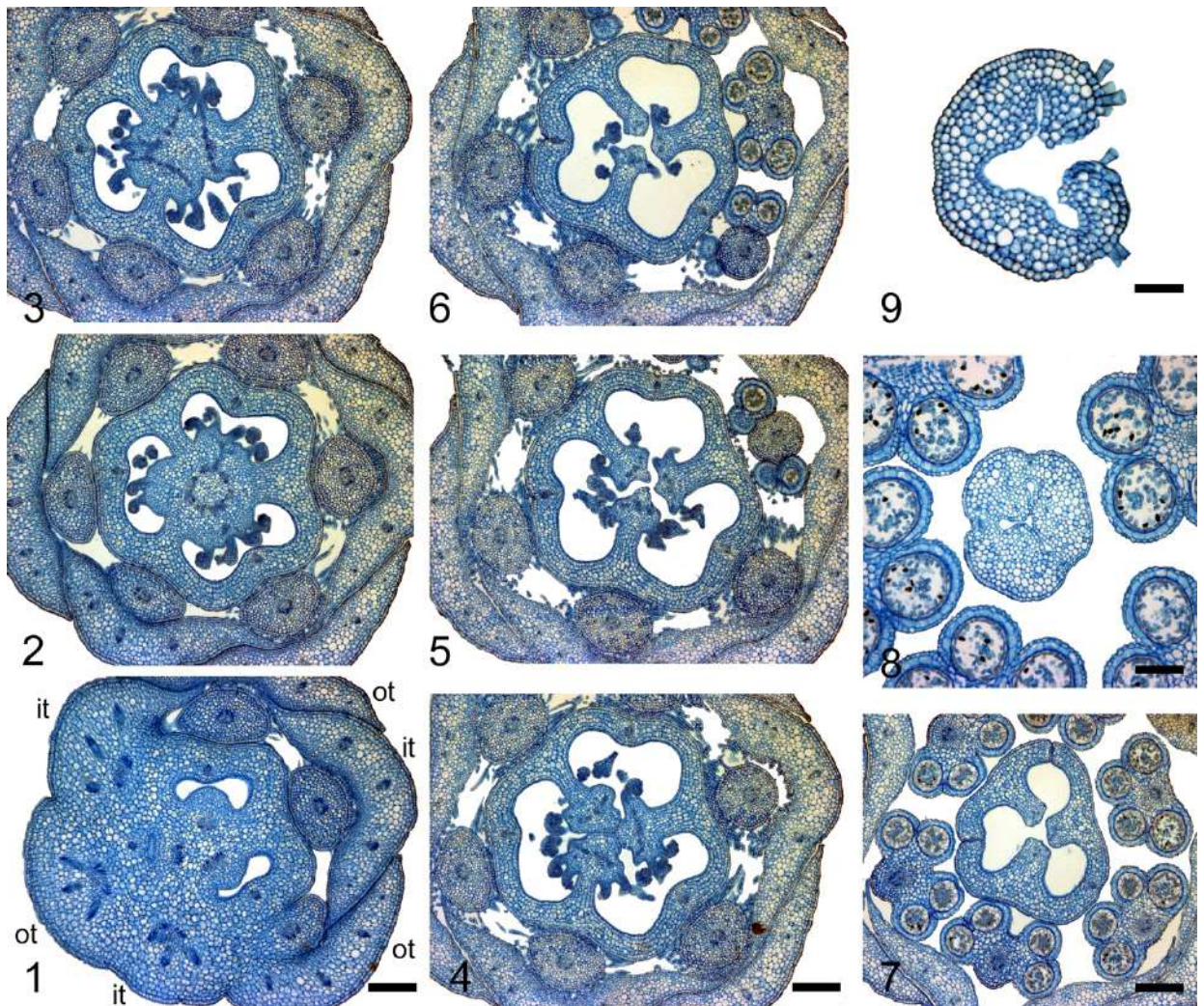


Рис. 43. Строение цветка *Narhtecium ossifragum* на серии поперечных срезов. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона ниже плацент. 2-3 – завязь, фертильный участок синасцидиатной зоны. 4 – завязь, трехгнездный участок симпликатной зоны. 5-6 – дистальная часть завязи, симпликатная зона. 7-8 – столбик, симпликатная зона. 9 – срез столбика немного ниже рыльца. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-7), 100 мкм (8) и 50 мкм (9).

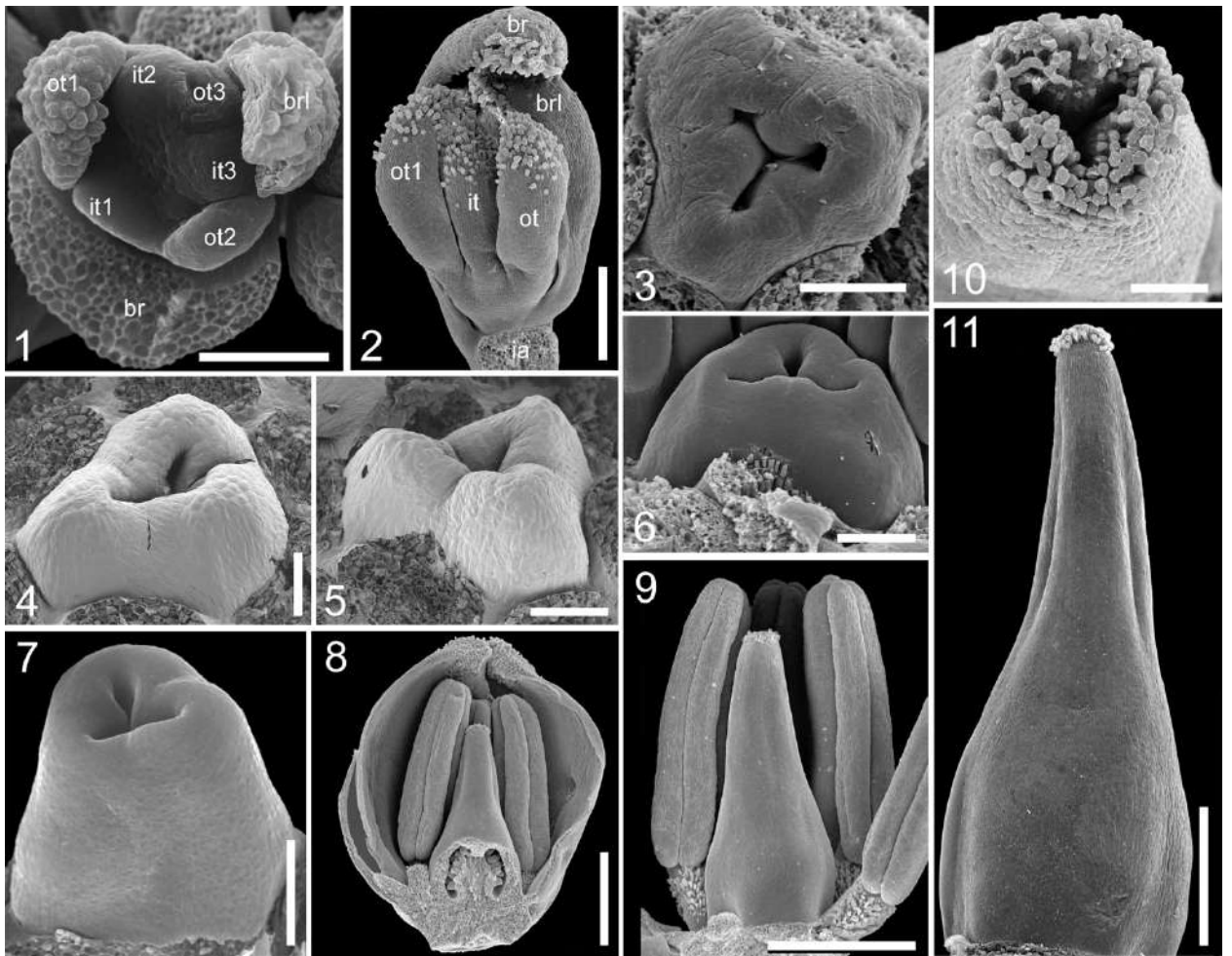


Рис. 44. Развитие цветка *Narhtecium ossifragum*. 1 – цветок во время заложения околоцветника. 2 – бутон на ранних стадиях развития гинецея. 3-6 – последовательные стадии развития симпликатной зоны. 7 – гинецей в начале формирования синасцидиатной зоны. 8 – продольный разрез бутона, видны плаценты в синасцидиатной зоне. 9 – полностью сформированные гинецей и андроцей, стадия как на (8). 10 – рыльце и канал на верхушке столбика. 11 – зрелый гинецей. br – брактя, brl – брактеола, ja – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 7), 300 мкм (2), 80 мкм (3, 6), 50 мкм (4-5), 600 мкм (8-9), 60 мкм (10) и 400 мкм (11).

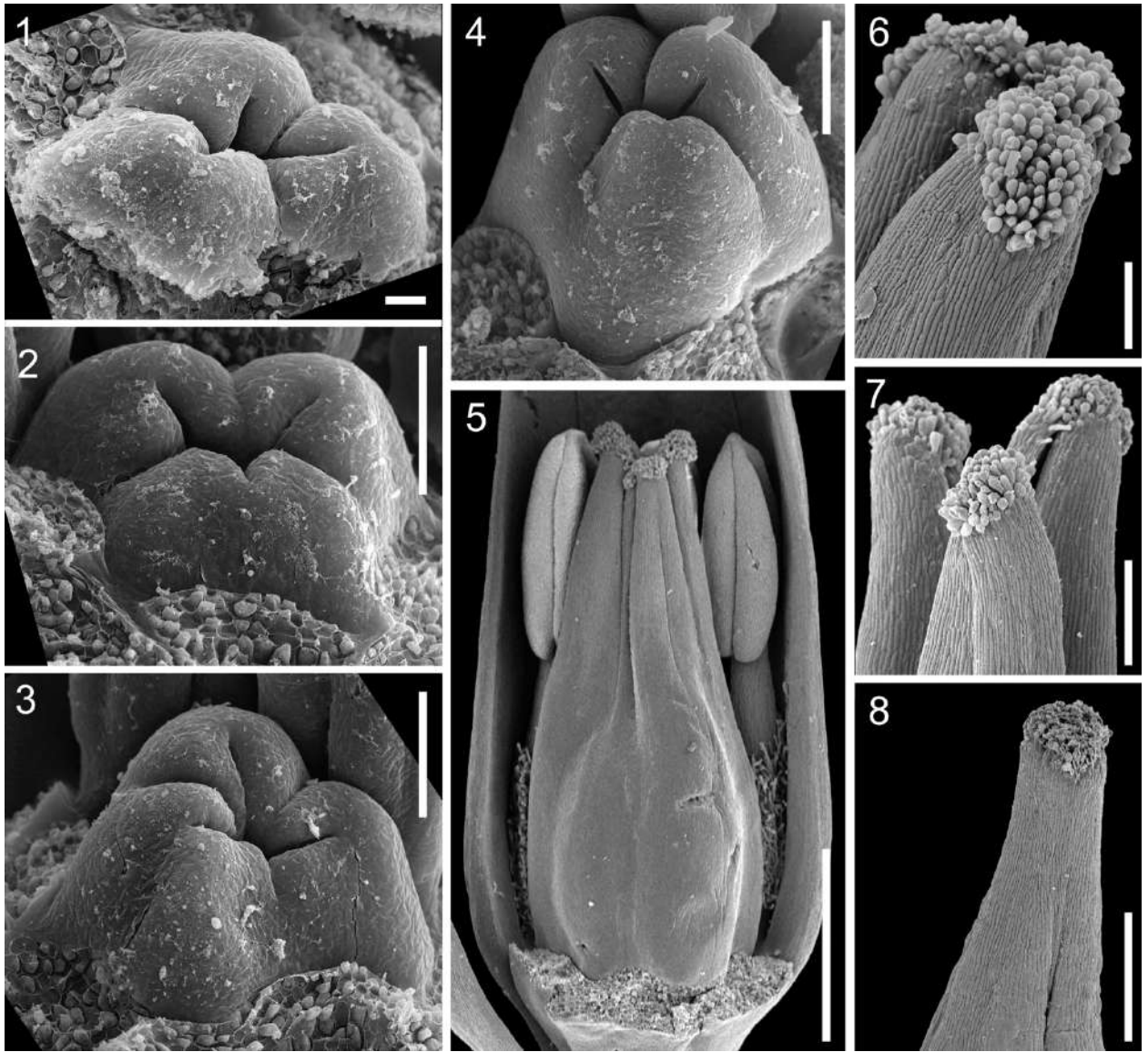


Рис. 45. Развитие гинецея со стилодиями у *Narhtecium balansae*. 1 – три свободных подковообразных плодолистика, асимплекатная зона. 2 – начало зонального роста под свободными верхушками плодолистиков, начало удлинения симплекатной зоны. 3-4 – последовательные стадии роста симплекатной зоны. 5 – поздний бутон незадолго до цветения. 6-7 – гинецеи с разной степенью развития стилодиев. 8 – верхушка гинецея без стилодиев. Масштабные отрезки – 30 мкм (1), 50 мкм (2), 100 мкм (3-4), 1 мм (5), 120 мкм (6), 200 мкм (7) и 400 мкм (8).

### Род *Aletris* (*A. foliata*, *A. spicata*) – рис. 46-48

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие – терминальная открытая брактеозная кисть. Цветки расположены по спирали. Иногда развиваются 1–2 паракладия. Брактей небольшие, но хорошо заметны. На цветоножке имеется брактеола, которая может располагаться как слева, так и справа от цветка. Брактеола занимает трансверзальное или промежуточное между трансверзальным и адаксиальным положение и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних

листочков околоцветника (рис. 47). Ориентация цветка относительно материнской оси варьирует вследствие нестабильного положения брактеолы.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков (рис. 46). Листочки околоцветника срастаются в трубку, к которой в свою очередь прирастают тычинки (рис. 47, 48). Снаружи листочки околоцветника покрыты многочисленными железистыми (*A. spicata*, рис. 46, 47) или простыми (*A. foliata*, рис. 48) волосками.

Плодолистики чередуются с тычинками внутреннего круга и срастаются по всей их длине. Завязь полунижняя, трехгнездная (рис. 46-48). У плодолистиков выражены асцидиатная и пликатная зоны, пликатная зона длинее. Брюшные швы постгенитально замкнуты, гинецей трехгнездный по всей его длине, у *A. foliata* под самым рыльцем есть короткий одногнездный участок. Самая верхушка плодолистика скошена назад. В гинецее выражены синасцидиатная, гемисимпликатная и асимпликатная зоны гинецея. Все три зоны принимают участие в образовании завязи – базальный участок завязи представлен синасцидиатной зоной, дистальный – асимпликатной зоной. Средний участок завязи, к которому в основном расположены нектарники, – гемисимпликатная зона (рис. 47, 48).

Плаценты массивные, U-образные. Семяпочки прикрепляются к плаценте в 3–5 рядов. Они анатропные, битегмальные, микропиле направлено в сторону брюшного шва в пликатной зоне и к основанию гинецея в поперечной зоне (рис. 46).

Столбик длинный и узкий, внутри него проходят три отдельных канала, ведущие к гнездам завязи. Кверху каналы продолжают до рыльца и открываются во внешнюю среду (рис. 46). В зрелом гинецее отверстия каналов закрыты рыльцевыми папиллами. Папиллы расположены тремя группами вокруг каждого из отверстий плодолистиков, соединяясь в центре. Постгенитальные срастания в гинецее (гемисимпликатная и асимпликатная зоны) начинаются, вероятно, со срастания соседних плодолистиков друг с другом, а замыкание брюшных швов происходит позднее. Поэтому в зрелом гинецее линии срастания между плодолистиками практически неразличимы, в отличие от линий срастания в области брюшных швов в центре гинецея (рис. 47, 48).

Септальные нектарники приурочены, в основном, к пликатной зоне плодолистика. У *A. foliata* они начинаются еще в верхней части асцидиатной зоны и продолжают от основания пликатной зоны через гемисимпликатную до асимпликатной зоны гинецея (рис. 48). У *A. spicata* базальная часть пликатной зоны от нектарников свободна (рис. 47). Нектарники представляют собой узкие, вытянутые радиально полости, расположенные в нижнем участке завязи. Отверстия нектарников в виде длинных щелей расположены при основании верхнего участка завязи ниже основания столбика, практически на уровне

прикрепления цветочной трубки (рис. 46-48). Выделяемый нектар скапливается в цветочной трубке.

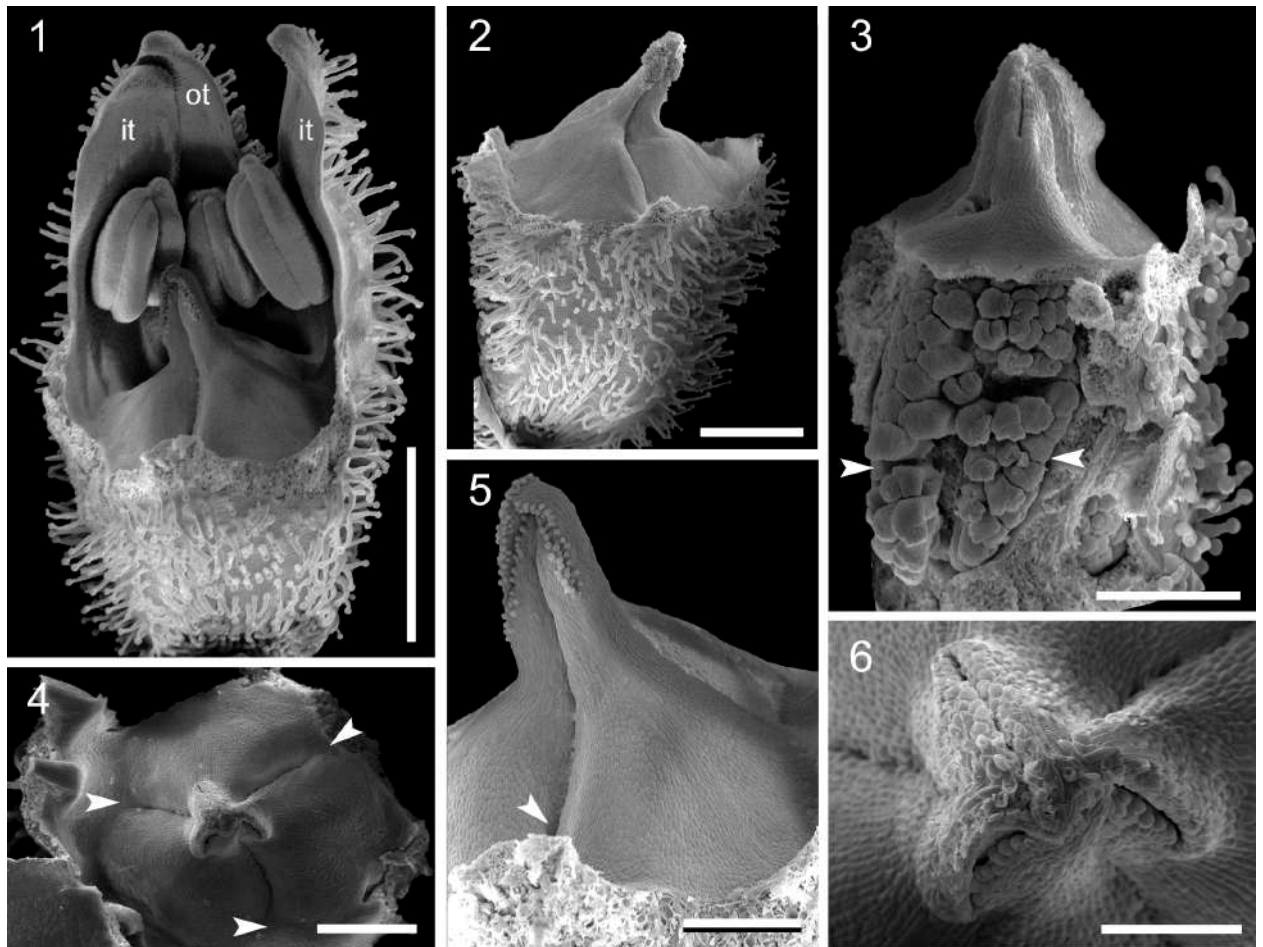


Рис. 46. Строение цветка *Aletris spicata*. 1 - продольный разрез цветка, частично удалены околоцветник и андроцей. 2 – гинецей сбоку. 3 – гинецей с удаленной спинкой одного из плодолистиков, стрелки показывают границу асцидиатной и пликатной зон. 4 – гинецей сверху, стрелками показаны отверстия септальных нектарников. 5 – крыша завязи с отверстием септального нектарника (стрелка). 6 – столбик сверху, до образования рыльцевых папилл, видны отверстия, каналов, проходящих внутри столбика. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Масштабные отрезки – 1 мм (1), 800 мкм (2), 300 мкм (3) и 400 мкм (4-6).



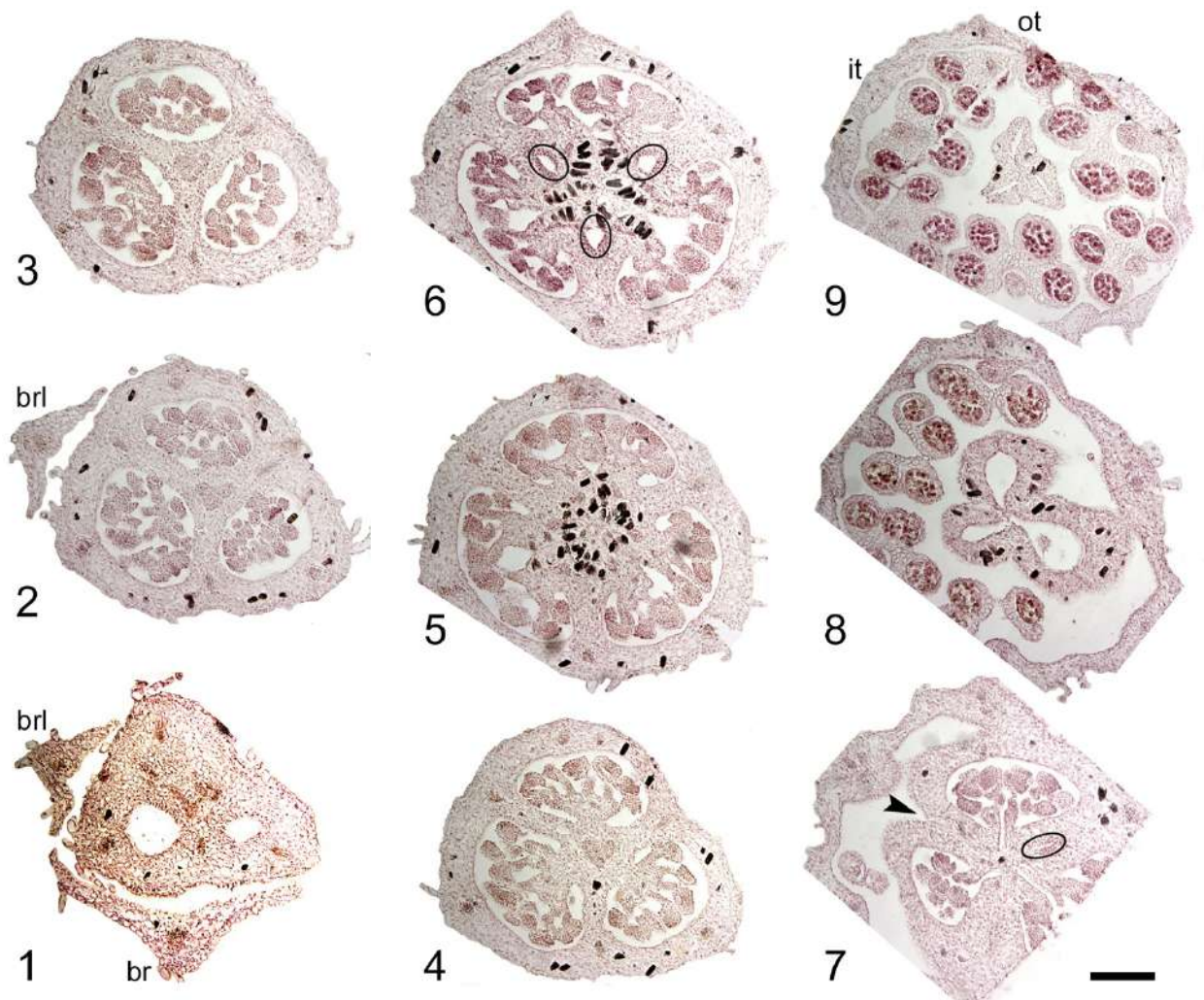


Рис. 47. Строение цветка *Aletris spicata* на серии поперечных срезов. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2-3 – завязь, синасцидиатная зона, семяпочки свьсают с расположенной выше плаценты. 4 – завязь, поперечная зона с плацентами. 5 – завязь, симпликатная зона, вдоль линий постгенитальных срастаний находятся клетки с рафидами. 6 – завязь, гемисимпликатная зона с септальными нектарниками. 7 - крыша завязи с отверстием септального нектарника (стрелка), асимпликатная зона. 8 – столбик, асимпликатная зона, по периферии – трубка околоцветника с приросшими к ней тычиночными нитями. 9 – столбик под рыльцами, асимпликатная зона, листочки околоцветника на этом уровне свободны. br – брактея, brl – брактеола. Септальные нектарники обведены черными линиями. Масштабный отрезок – 200 мкм, все срезы в одном масштабе.

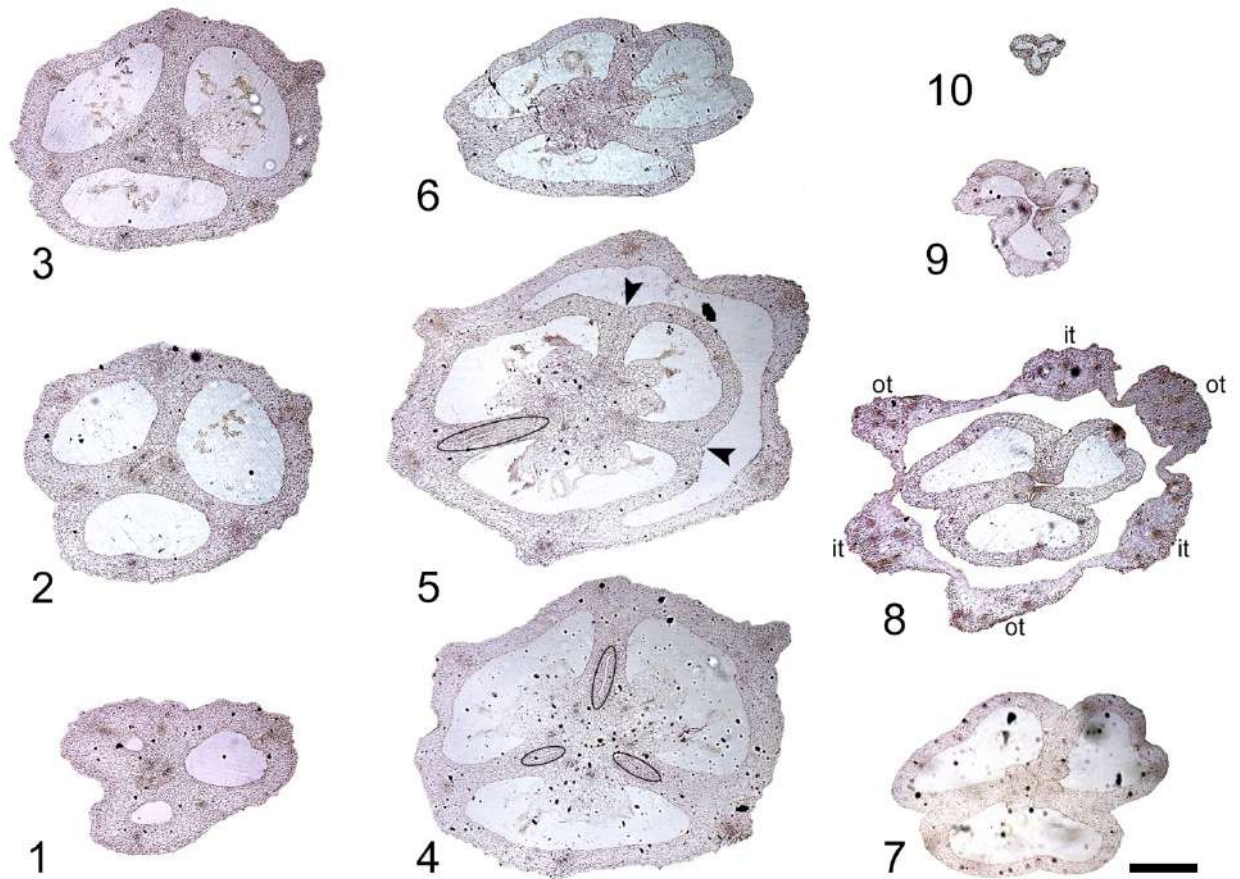


Рис. 48. Строение цветка *Aletris foliata* на серии поперечных срезов. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2 – завязь, синасцидиатная зона ниже плацент. 3 – завязь, поперечная зона с плацентами. 4 – завязь, гемисимплекатная зона с септальными нектарниками. 5 – крыша завязи с отверстиями септальных нектарников (стрелки), асимплекатная зона. 6 – верхний участок завязи, асимплекатная зона, околоцветник не показан. 7 – основание столбика, асимплекатная зона, околоцветник не показан. 8 – столбик, асимплекатная зона, по периферии – трубка околоцветника с приросшими к ней тычиночными нитями. 9 – средняя часть столбика, асимплекатная зона. 10 – столбик под рыльцами, одногнездный участок, асимплекатная зона. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Септальные нектарники обведены черными линиями. Масштабный отрезок – 400 мкм, все срезы в одном масштабе.

### Род *Metanartheicum* (*M. luteo-viride*) – рис. 49-51

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие – терминальная открытая брактеозная кисть. Цветки расположены по спирали. Кроме главного соцветия, часто дополнительно развиваются 1–4 паракладия. Брактеи хорошо заметны. На цветоножке в верхней ее части имеется небольшая брактеола. Брактеола может располагаться как слева, так и справа от цветка, в трансверзальном или промежуточном между трансверзальным и адаксиальным положении и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника (рис. 50). Ориентация цветка относительно материнской оси варьирует вследствие нестабильного положения брактеолы.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков. Листочки околоцветника и тычинки, срастаясь своими основаниями, образуют довольно длинную цветочную трубку (рис. 49).

Плодолистики чередуются с внутренними тычинками и срастаются по всей своей длине (рис. 49, 51). У плодолистиков выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне постгенитально зарастают, гинецей на всем протяжении трехгнездный. Завязь трехгнездная, полунижняя (нижний участок короткий). Самая верхушка плодолистика немного скошена назад (рис. 51). В гинецее выражены синасцидиатная, гемисимпликатная и асимпликатная зоны. Базальная часть завязи в нижнем ее участке представлена синасцидиатной зоной. Средняя часть завязи (верхний участок) представлена гемисимпликатной зоной. Самая верхушка завязи и столбик образованы асимпликатной зоной (рис. 49).

Плаценты массивные, U-образные. Семяпочки прикрепляются к плаценте (за исключением поперечной зоны) в два ряда. Они анатропные, битегмальные, микропиле направлено в сторону брюшного шва в пликатной зоне и к основанию гинецея в поперечной зоне. Семяпочки без халазальных выростов.

Столбик длинный и узкий, внутри него проходят три отдельных канала, ведущие к гнездам завязи (рис. 49). Кверху каналы продолжаютя вплоть до рыльца и открываются во внешнюю среду. В зрелом гинецее отверстия каналов закрывают рыльцевые папиллы. Папиллы расположены тремя группами вокруг каждого из отверстий плодолистиков, соединяясь в центре.

Септальные нектарники находятся между гнездами завязи в гемисимпликатной зоне гинецея и имеют весьма сложную структуру (рис. 49). Интернализация септального нектарника по периферии завязи достигается как за счет конгенитального (гемисимпликатная зона), так и постгенитального (асимпликатная зона) срастаний. Каждый нектарник состоит из двух частей: главной полости и канала для оттока нектара. Главная полость, узкая и вытянутая в вертикальной плоскости, занимает на поперечном срезе более половины радиуса септы. В верхней половине главной полости от нее отходит отводящий канал. Он расположен снаружи от секреторной области и продолжается вниз до верхней границы цветочной трубки, где и находится отверстие нектарника (рис. 49, 50). Клетки, отграничивающие канал, мелкие, несекреторные, на срезах почти прозрачные. Выделяемый нектар скапливается в цветочной трубке.

#### Развитие цветков и соцветий

Флоральные примордии появляются в пазухах спирально расположенных брактеей (рис. 50). Сразу после появления флоральные примордии округлые или слегка сжатые в трансверзальной плоскости. Далее флоральный примордий растет трансверзально, утолщается, становится эллипсоидальным, после чего с его боковой стороны появляется примордий брактеолы. Брактеола может образоваться как слева, так и справа от флоральной меристемы, но всегда в трансверзальной или близкой к ней позиции. Листочки околоцветника закладываются в спиральной последовательности (рис. 50). Первый примордий наружного листочка околоцветника появляется строго напротив брактеолы с другой стороны флоральной меристемы. Второй и третий листочки околоцветника закладываются по обе стороны от брактеолы, причем спираль может идти как по часовой, так и против часовой стрелки. Пока идет заложение наружных элементов околоцветника, брактеола сильно увеличивается и нависает над цветком, защищая его развивающиеся части. Внутренние листочки околоцветника также закладываются по спирали, эта спираль направлена навстречу спирали, по которой идет заложение наружных листочков околоцветника. Примордии тычинок появляются очень быстро, в пределах круга тычинки закладываются почти одновременно (рис. 50).

Плодолистики закладываются тремя отдельными округлыми примордиями на слегка вогнутом цветоложе. Очень быстро примордии становятся подковообразными и начинают удлиняться, формируя пликатные зоны (рис. 50). Срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшных швов происходят на достаточно поздних стадиях развития гинецея (рис. 51). Массивные плаценты с многочисленными семязачками в области завязи появляются еще до начала срастания плодолистиков (рис. 51). Зарастание брюшных швов происходит несколько позднее постгенитального срастания плодолистиков между собой. Процессы постгенитального срастания начинаются от основания гинецея и распространяются от центра к периферии. Синасцидиатная зона гинецея начинает свое развитие на самых поздних этапах развития цветка (рис. 51). Рыльцевые папиллы появляются вокруг отверстия на вершущке каждого плодолистика.

При образовании нектарников в первую очередь образуется главная полость нектарника, которая сначала не замкнута по периферии. Интернализация главной полости нектарника происходит посредством зонального роста выше синасцидиатной зоны, что приводит к образованию гемисимплекатной зоны. На этой стадии края плодолистиков в пликатной зоне свободны. Со стороны центра гинецея нектарная полость ограничивается за счет постгенитального срастания краев соседних плодолистиков. В это время снаружи по бокам плодолистиков в пликатной зоне по границам срастания плодолистиков появляются два продольных валика, выросты, образованные этими валиками, направлены

в сторону септ. Дальнейшее срастание плодолистиков в пликатной зоне приводит к окончательному формированию главной полости нектарника и возникновению отводящего канала за счет срастания валиков в виде крыши над углублением вдоль границ срастания плодолистиков.

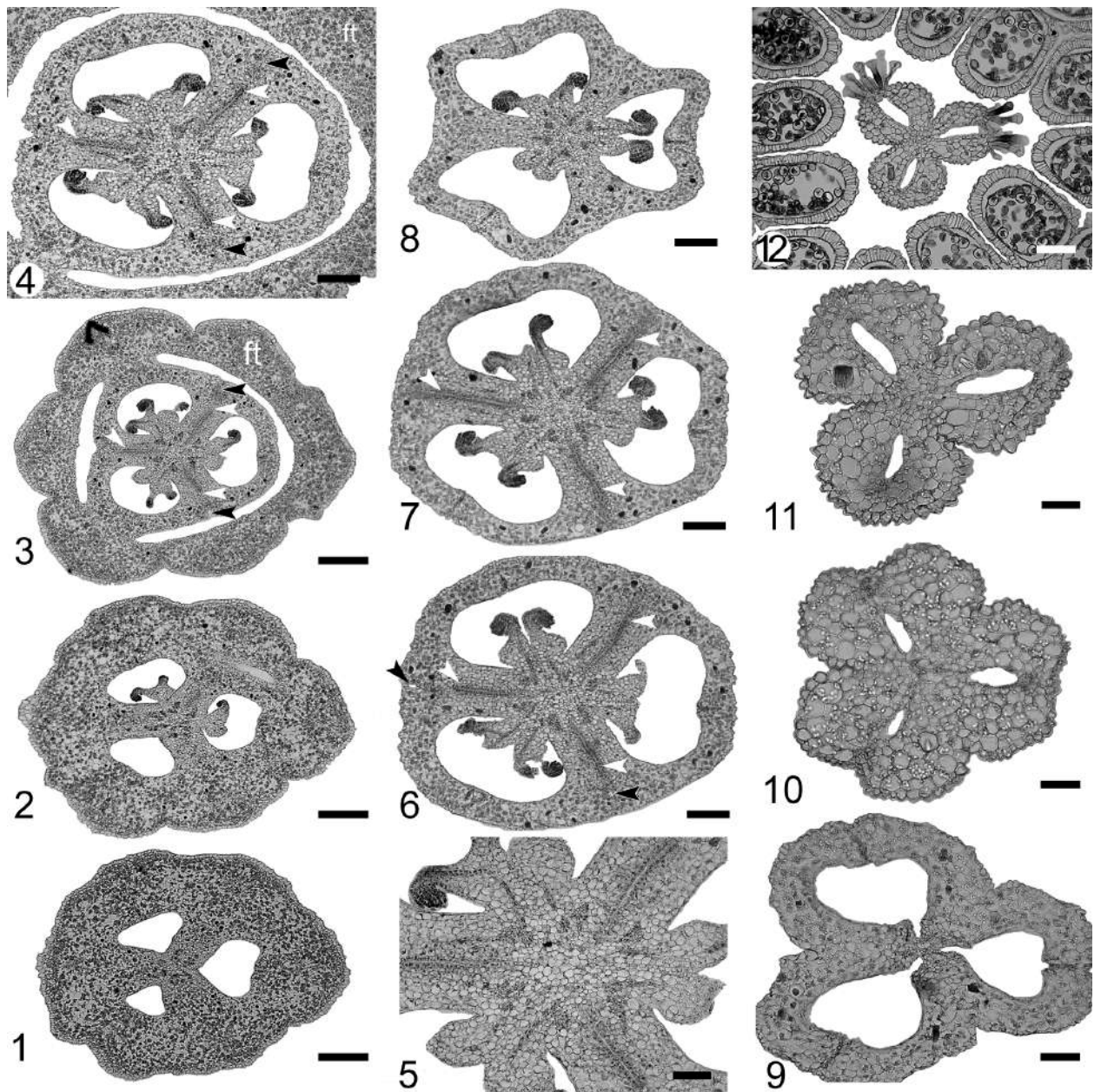


Рис. 49. Строение цветка *Metanarthecium luteo-viride* на серии поперечных срезов. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2 – завязь, поперечная зона с плацентами. 3-4 – завязь, гемисимплекатная зона с септальными нектарниками, уровень отхождения цветочной трубки. 5 – центр гинецея с септальными нектарниками, увеличено с (4). 6 – завязь, гемисимплекатная зона, участок с каналами, по которым происходит отток нектара (канал показан черной стрелкой, основная часть нектарника – белой стрелкой). 11 – дистальная часть завязи, гемисимплекатная зона. 8 – завязь выше нектарников, асимплекатная зона. 9-12 – столбик, асимплекатная зона. ft – цветочная трубка. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-3), 100 мкм (4-8), 50 мкм (5, 9, 12) и 25 мкм (10-11).

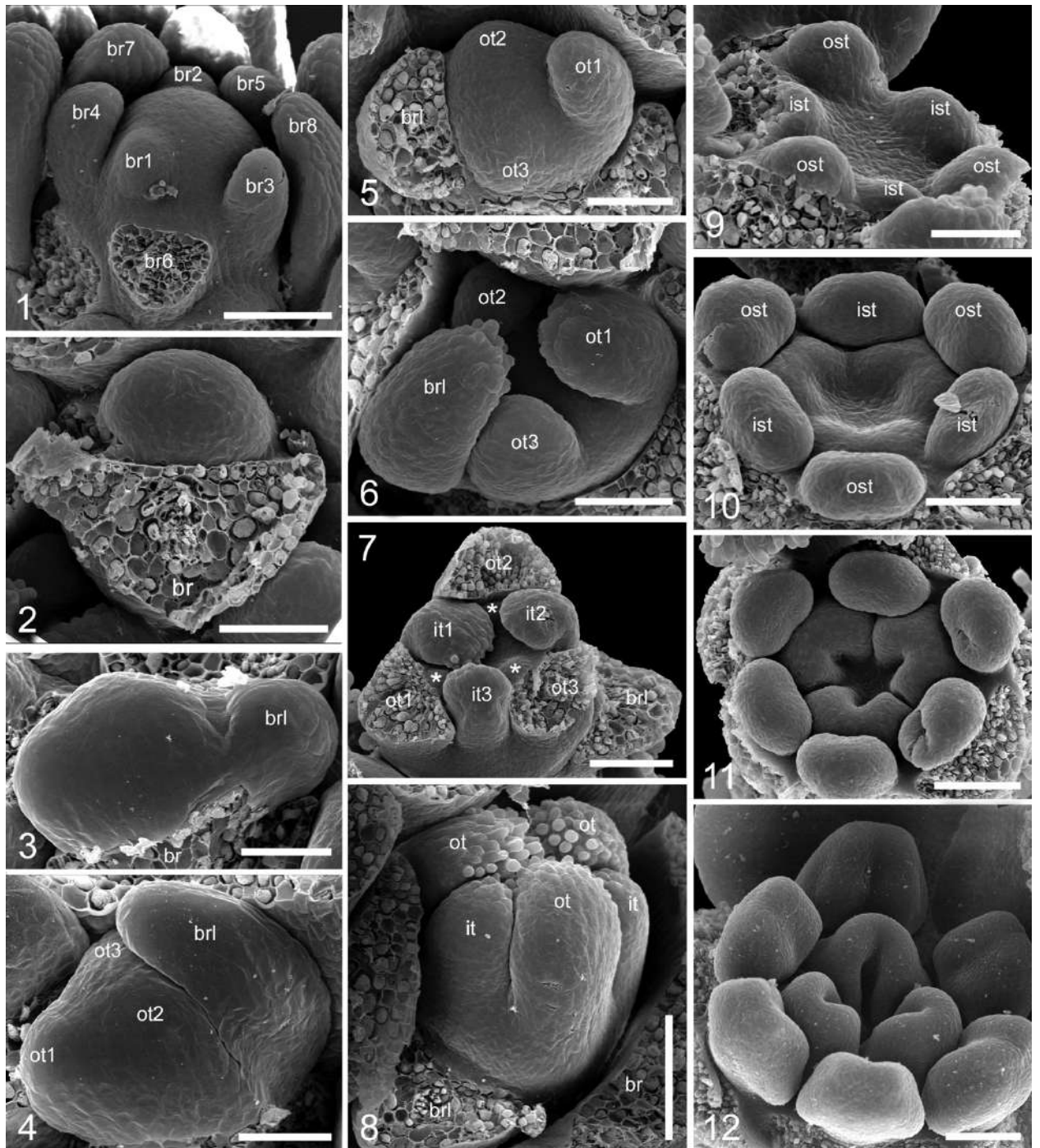


Рис. 50. Развитие цветка *Metanarthecium luteo-viride*. 1 –заложение брактей на оси соцветия, брактей пронумерованы, начиная с самой молодой. 2 – флоральный примордий в пазухе брактей. 3 – заложение брактеолы. 4-6 – заложение наружных листочков околоцветника, обратите внимание на расположение брактеолы справа или слева от цветка. 7 – заложение внутренних листочков околоцветника. 8 – бутон с плотно сомкнутыми листочками околоцветника. 9 – заложение тычинок. 10 – заложение плодолистиков. 11-12 – удлинение пликатной зоны плодолистиков. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 80 мкм (1, 10), 40 мкм (2-4), 60 мкм (5-6, 9) и 100 мкм (7-8, 11-12).

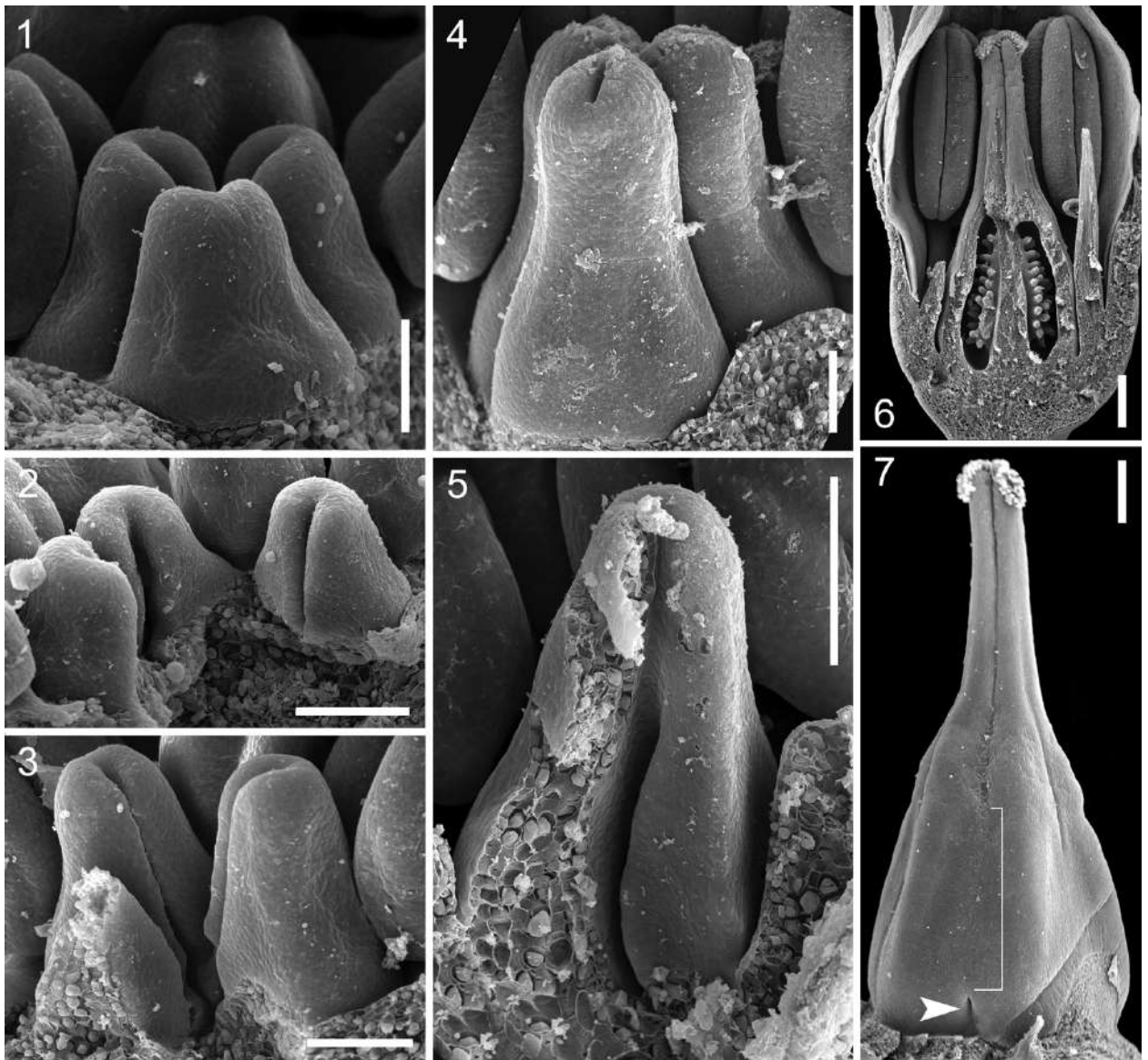


Рис. 51. Развитие гинецея *Metanartheceum luteo-viride*. 1 – свободные пликатные плодолистики с незамкнутым брюшным швом. 2 – гинецей в разрезе, стадия как на (1). 3 – гинецей перед заложением семязпочек, один плодолистик удален. 4 – гинецей во время заложения плаценты. 5 – плодолистик в продольном разрезе с развивающейся плацентой. 6 – продольный разрез цветка, гинецей с синасцидиатной зоной при основании. 7 – зрелый гинецей, стрелкой показано отверстие септального нектарника, скобкой – вертикальный размер септального нектарника (границы гемисимплекатной зоны). Масштабные отрезки – 100 мкм (1-5) и 300 мкм (6-7).

### Семейство Dioscoreaceae

#### Род *Dioscorea* (*D. tokoro*) – рис. 52-58

##### Строение цветков и соцветий

Растения двудомные. Соцветия пазушные, открытые, брактеозные. У женских растений соцветие – кисть, у мужских – тирс из монохазиев (рис. 54). Соцветия в пазухе кроющего листа располагаются одиночно (женские) или образуют нисходящую серию из 2 соцветий (мужские). Филлотаксис на оси соцветия спиральный. При расположении

брактей на оси соцветия по левозакрученной спирали брактеола у одиночных женских цветков и у цветков первого порядка в монохазиях мужских соцветий располагается справа от цветка, а при правозакрученной спирали – слева от цветка. Начиная со второго цветка, брактеолы в монохазиях мужских соцветий располагаются поочередно слева и справа от цветка, что приводит к формированию извилины. Брактеола занимает трансверзальное положение и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника (рис. 52-54).

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью элементами андроеца в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков. Листочки околоцветника формируют очень короткую цветочную трубку. В женских цветках андроец представлен стаминодиями, у которых выражена тычиночная нить и 2 недоразвитые теки. У мужских цветков тычинки полноценные, наружные тычинки экстрорзные, внутренние – интрорзные. Плодолистики чередуются с тычинками внутреннего круга. У мужского цветка они представлены плотными короткими свободными карпеллодиями, сидящими на сильно вогнутом цветоносе (рис. 52, 53).

Плодолистики у женских цветков срастаются почти всей их длине, оставляя свободными три коротких стилодия (рис. 53). Завязь нижняя, на большем протяжении своей длины она трехгнездная, в дистальной части до уровня отхождения цветочной трубки – одногнездная. У плодолистиков выражены асцидиатная и пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне постгенитально замкнуты в стилодиях, дистальной части столбика и в завязи до уровня нектарников. Самая верхушка плодолистика скошена назад. В гинецее выражены очень короткая синасцидиатная, симпликатная, гемисимпликатная и асимпликатная зоны (рис. 53). Синасцидиатная зона стерильна, она занимает не более четверти общей длины завязи. Симпликатная зона фертильна, она трехгнездная вследствие зарастания брюшных швов. В каждом плодолистике имеются две семязпочки, расположенные одна над другой и свисающие в синасцидиатную зону. Семязпочки анатропные, битегмальные, свисающие, микропиле направлено в сторону столбика. Гемисимпликатная зона одногнездная, к ней приурочены септальные нектарники. Асимпликатная зона формирует крышу завязи, столбик и стилодии.

Столбик массивный, короткий, внутри него проходит трехлучевой канал, заполненный слизью, книзу он переходит в полость завязи, а сверху разделяется на три канала, продолжающиеся в стилодиях до рыльца и открывающиеся во внешнюю среду. Стилодии также массивные, отогнутые назад. В зрелом гинецее отверстия каналов на верхушке стилодиев закрыты слизью (рис. 53).



Септальные нектарники в женском цветке находятся между гнездами завязи в гемисимплекатной зоне гинецея. Они представляют собой три отдельные узкие, вытянутые радиально полости. Отверстия нектарников расположены на крыше завязи при основании столбика (рис. 53). Выделяемый нектар скапливается в цветочной трубке. У мужских цветков нектарники расположены на внутренней и боковых поверхностях карпеллодиев (рис. 52). Так как карпеллодии свободны в нижней части и сидят на сильно вогнутом цветоложе, то образуется трехлучевая нектарная щель, открывающаяся на уровне прикрепления околоцветника и андроея.

#### Развитие цветков и соцветий

Развитие и женского, и мужского цветка до стадии заложения плодолистиков происходит одинаково. Цветки закладываются в пазухе уже хорошо развитых брактеей (рис. 54-56). Флоральные примордии значительно вытянуты в трансверзальном направлении. Перед заложением околоцветника сбоку от флорального примордия отделяется брактеола. На образование брактеолы расходуется относительно небольшая часть флоральной меристемы. Наружные листочки околоцветника закладываются в спиральной последовательности (рис. 55, 56). Первый примордий появляется строго напротив брактеолы с другой стороны флоральной меристемы. В мужских соцветиях одновременно с заложением первого листочка околоцветника в пазухе брактеолы начинает формироваться примордий цветка следующего порядка (рис. 55). Второй и третий листочки околоцветника образуются по обе стороны от брактеолы. После заложения наружного круга околоцветника одновременно появляются примордии наружных тычинок и общие примордии внутренних листочков околоцветника и тычинок (рис. 55, 56). В некоторых случаях (чаще у мужских цветков) общих примордиев, по-видимому, не образуется, но одновременное заложение внутренних листочков околоцветника и противоположащих им тычинок сохраняется. Округлые сначала примордии тычинок уплощаются. По мере роста нижняя их часть очень быстро дифференцируется в тычиночную нить, а верхняя расширяется и, разделяясь надвое, образует зачатки тек. В женских цветках развитие тычинок на этой стадии заканчивается. В мужских цветках тычинки развивают полноценный пыльник.

На заложение тычинок расходуется почти весь доступный объем меристемы, поэтому заложению плодолистиков предшествует длительный пластохрон, необходимый для увеличения размеров меристемы. За это время цветоложе становится значительно вогнутым. У мужских цветков вогнутость цветоложа незначительна. Плодолистики мужских цветков формируются как столбикоподобные свободные плотные структуры, завязь не образуется.

У женских цветков перед заложением гинецея формируется глубокий бокал нижней завязи (рис. 57, 58). Полость завязи треугольная в поперечном сечении. Подковообразные примордии плодолистиков, разделенные небольшими промежутками, появляются по верхнему бортику цветоложа, над углами полости завязи. Удлиняясь, примордии формируют пликатные стилодии (рис. 57, 58). У стилодиев в верхней, остающейся свободной части зарастают брюшные швы, а в основании они срастаются друг с другом постгенитально без зарастания брюшного шва, образуя столбик. Внутри бокала нижней завязи при формировании пликатной зоны стенки плодолистиков в виде гребней растут от стенки завязи, пока не встретятся в центре гинецея (рис. 58). Синасцидиатная зона гинецея начинает свое развитие на самых поздних этапах развития цветка. Постгенитальные сращения в симплектической зоне приводят к зарастанию брюшных швов и образованию трехгнездного фертильного участка.

Септальные нектарники обособляются на поздних этапах развития в гемисимплектической зоне за счет постгенитального сращения плодолистиков друг с другом вдоль краев. По периферии гинецея септальные нектарники отграничены с самого начала за счет внешней стенки завязи (рис. 58).

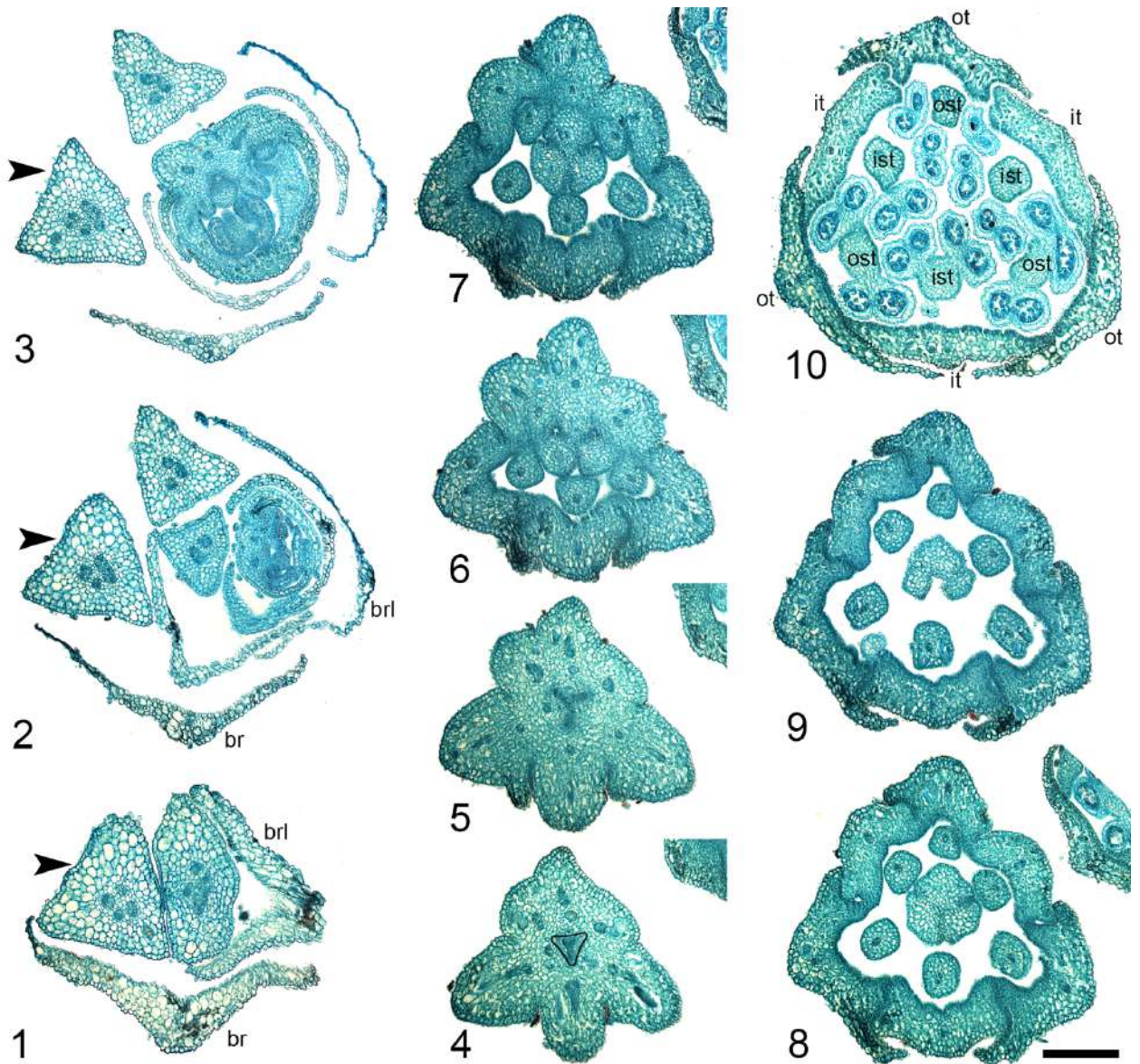


Рис. 52. Строение мужского цветка *Dioscorea tokoro* на серии поперечных срезов. 1-3 – последовательные срезы через участок извилины; цветок, показанный на остальных срезах, отмечен стрелкой (срезы через цветоножку). 4-5 – цветоложе с трехлучевым септальным нектарником в центре. 6-7 – уровень отхождения органов цветка, в центре находятся три карпеллодия с боковыми нектарными поверхностями. 8 – листочки околоцветника объединены в трубку, карпеллодии постгенитально сросшиеся. 9 – срез через верхушку карпеллодиев. 10 – срез выше карпеллодиев, через свободные части листочков околоцветника и пыльники. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Черной линией на (4) обведен септальный нектарник. Масштабный отрезок – 100 мкм, все срезы в одном масштабе.

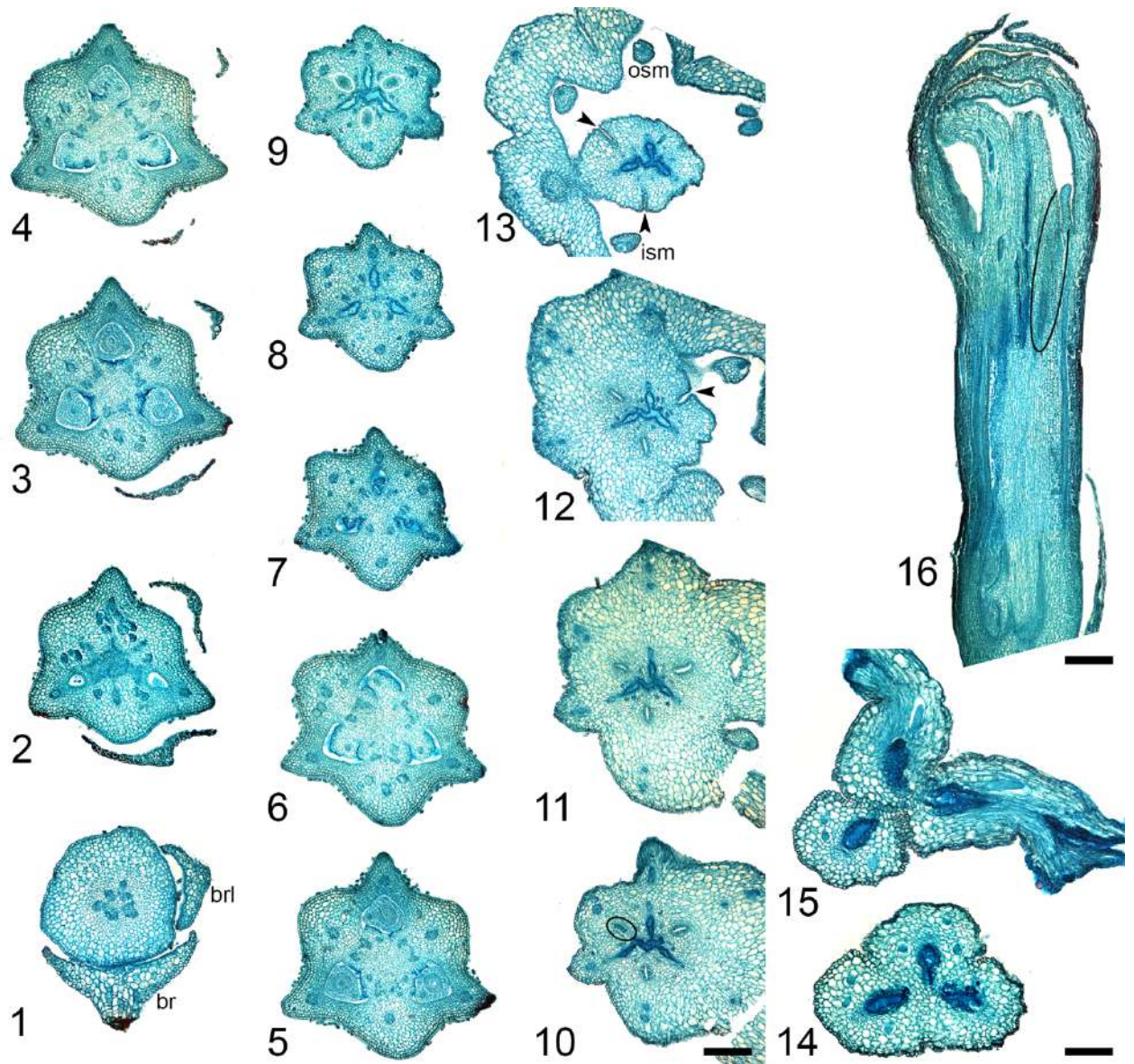


Рис. 53. Строение женского цветка *Dioscorea tokoro* на серии поперечных и продольном срезах. 1 – цветоножка, окруженная брактеей и брактеолой. 2 – основание завязи, синасцидиатная зона. 3 – завязь, синасцидиатная зона, семяпочки свешиваются из симпликатной зоны. 4-6 – завязь, трехгнездный участок симпликатной зоны, плаценты. 7-8 – дистальный стерильный участок завязи с тремя гнездами завязи, заполненными слизью. 9 – дистальный стерильный одногнездный участок завязи с тремя септальными нектарниками (обведены белой линией), гемисимпликатная зона. 10-11 – срезы под крышей завязи, гемисимпликатная зона с септальными нектарниками, в центре – трехлучевой заполненный слизью канал, ведущий в столбик. 12 – крыша завязи с отверстием септального нектарника (стрелка). 13 – основание столбика с отверстиями септальных нектарников (стрелки), асимпликатная зона. 14 – дистальная часть столбика с замкнутыми брюшными швами, асимпликатная зона. 15 – стилодии, асимпликатная зона. 16 – продольный срез, черной линией показаны границы септального нектарника. br – брактя, brl – брактеола, ism – внутренний стаминодий, osm – наружный стаминодий. Черной линией на (4) обведен септальный нектарник. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-13, в одном масштабе) и 100 мкм (14-16).

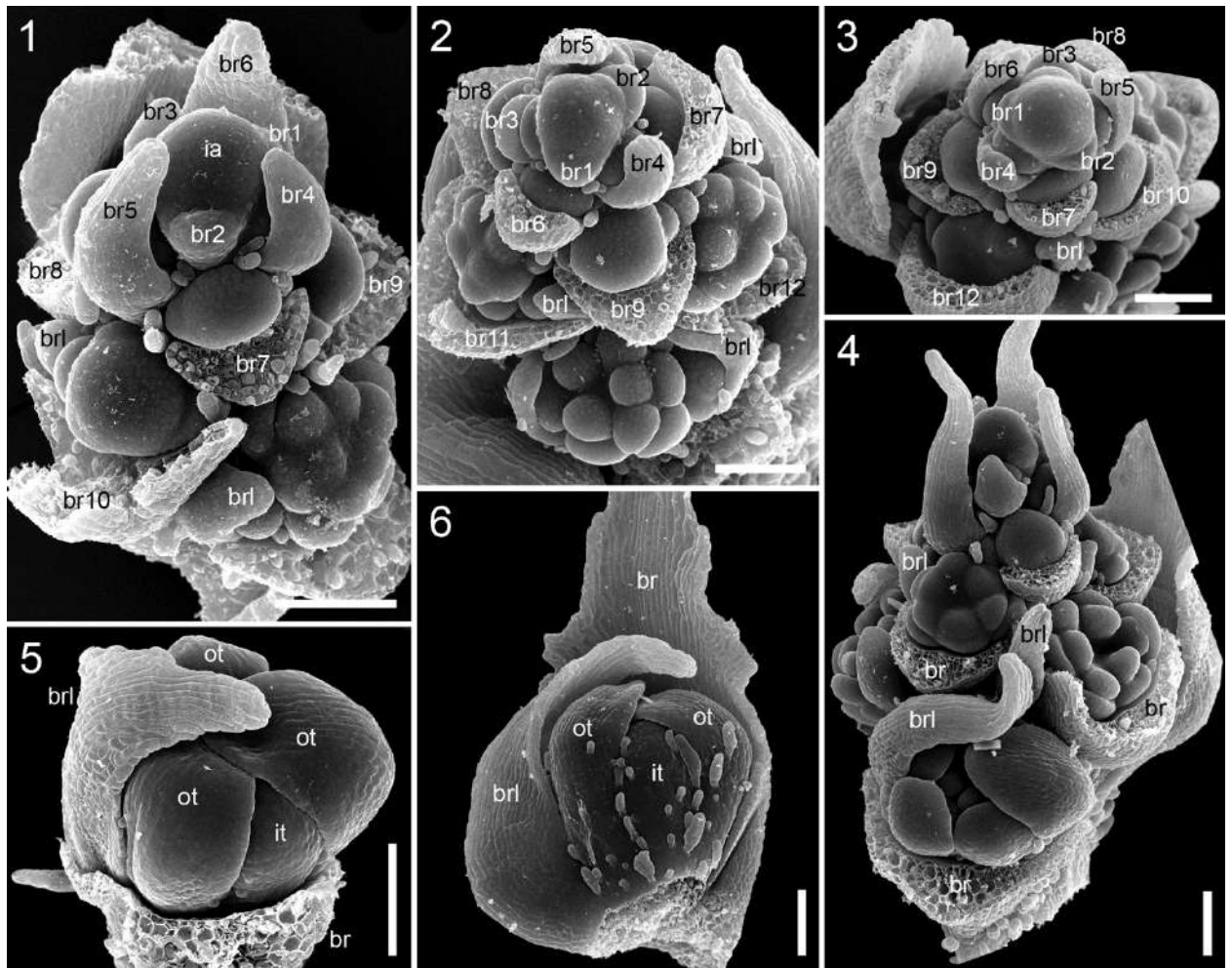


Рис. 54. Развитие соцветий *Dioscorea tokoro*. 1 – мужское соцветие (тирс из извилин), брактей на оси тирса закладываются против часовой стрелки, брактеола у первого цветка в извилине закладывается слева. 2 – мужское соцветие (тирс из извилин), брактей на оси тирса закладываются по часовой стрелке, брактеола у первого цветка в извилине закладывается справа. 3 – женское соцветие (кисть), брактей на оси соцветия закладываются по часовой стрелке. 4 – женское соцветие (кисть), брактей на оси соцветия закладываются против часовой стрелки, брактеола у цветков закладывается слева. 5 – женский цветок, вид с адаксиальной стороны. 6 – мужской цветок, вид с абаксиальной стороны. br – брактя, brl – брактеола, ia – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Брактей на оси соцветия пронумерованы, начиная от самой молодой. Масштабные отрезки – 100 мкм.

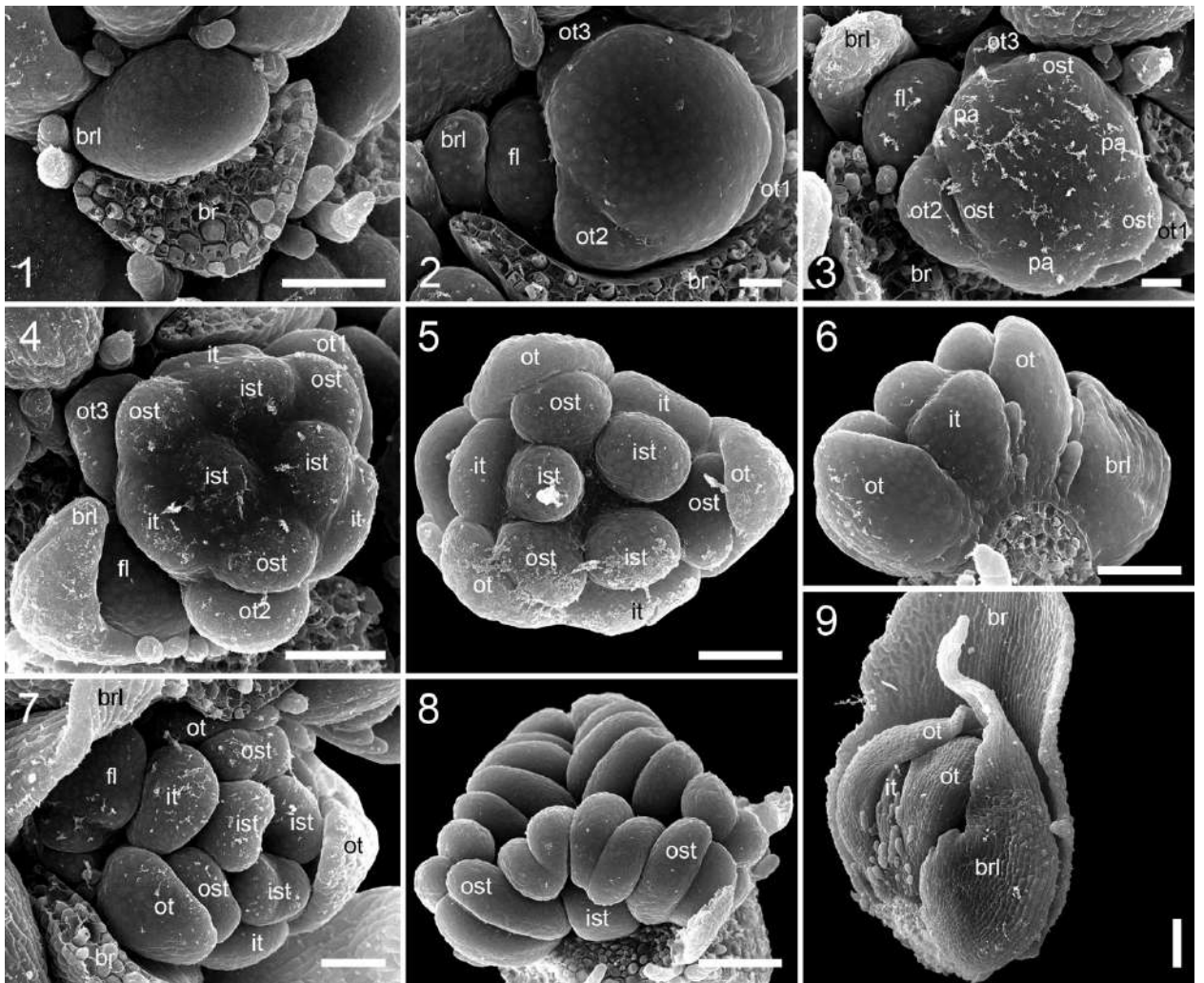


Рис. 55. Развитие мужского цветка *Dioscorea tokoro*. 1 – заложение брактеолы. 2 – заложение наружных листочков околоцветника, в пазухе брактеолы заложился цветок следующего порядка. 3 – появление РА-примордиев и примордиев наружных тычинок. 4 – разделение РА-примордиев на примордии внутренних листочка околоцветника и тычинки. 5-6 – тычинки до формирования тек, виды сверху и сбоку. 7 – начало формирования тек. 8 – зрелый цветок с удаленным околоцветником. 9 – бутон, вид сбоку. br – брактя, brl – брактеола, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, pa – общий РА-примордий. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 20 мкм (1-3), 50 мкм (4-7) и 100 мкм (8-9).

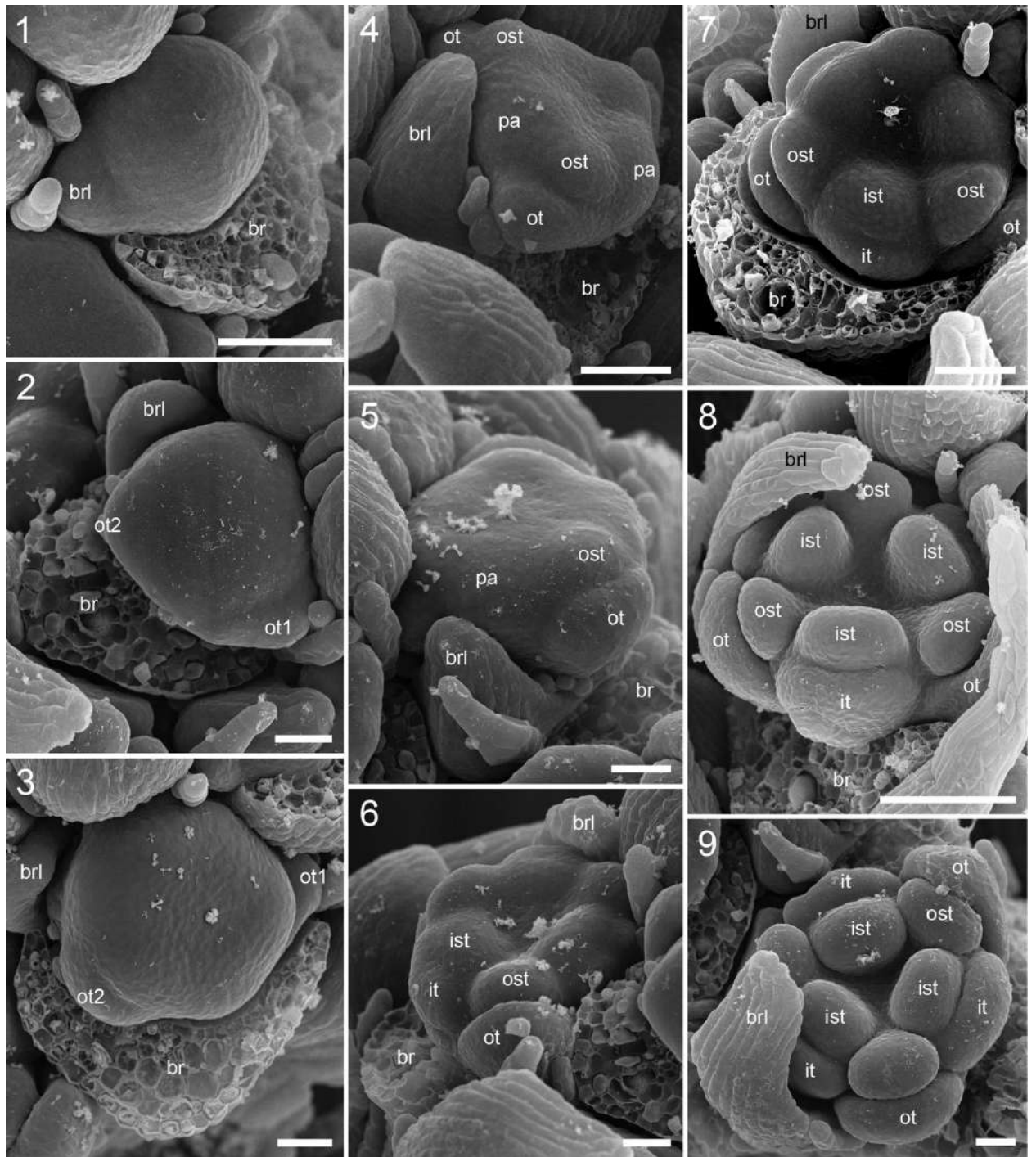


Рис. 56. Развитие женского цветка *Dioscorea tokoro*, ранние стадии. 1 – заложение брактеолы. 2-3 – заложение наружных листочков околоцветника, в пазухе брактеолы заложился цветок следующего порядка. 4-6 – цветки на стадии появления РА-примордиев и примордиев наружных тычинок. 7-8 – разделение РА-примордиев на примордии внутренних листочка околоцветника и тычинки. 9 – тычинки до формирования тек. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, pa – общий РА-примордий. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-6) и 50 мкм (7-9).

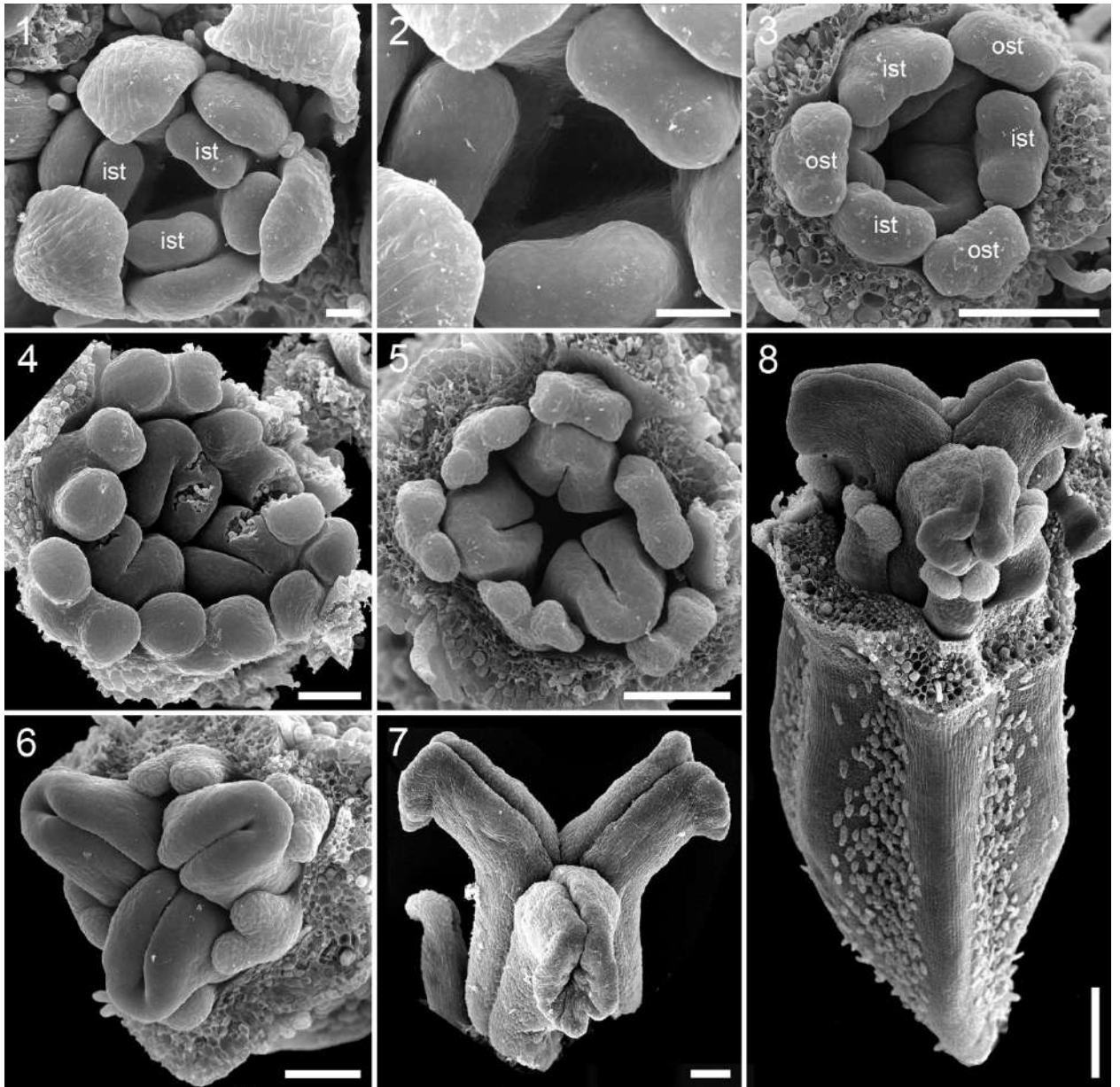


Рис. 57. Развитие женского цветка *Dioscorea tokoro*, формирование гинецея. 1 – заложение гинецея, начало формирования тек у стаминодиев. 2 – увеличено с (1), видно углубление в цветоложе, вокруг которого закладываются плодолистики. 3 – начало удлинения пликатной зоны. 4-5 – удлинение пликатной зоны, рост стилодиев, формирование тек у стаминодиев. 6 – стилодии перед началом постгенитальных срастаний. 7 – столбик из постгенитально сросшихся стилодиев и открытые на верхушке стилодии. 8 – цветок с удаленным околоцветником и ребристой завязью. ist – внутренний стаминодий, ost – наружный стаминодий. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-3), 100 мкм (4-7) и 200 мкм (8).



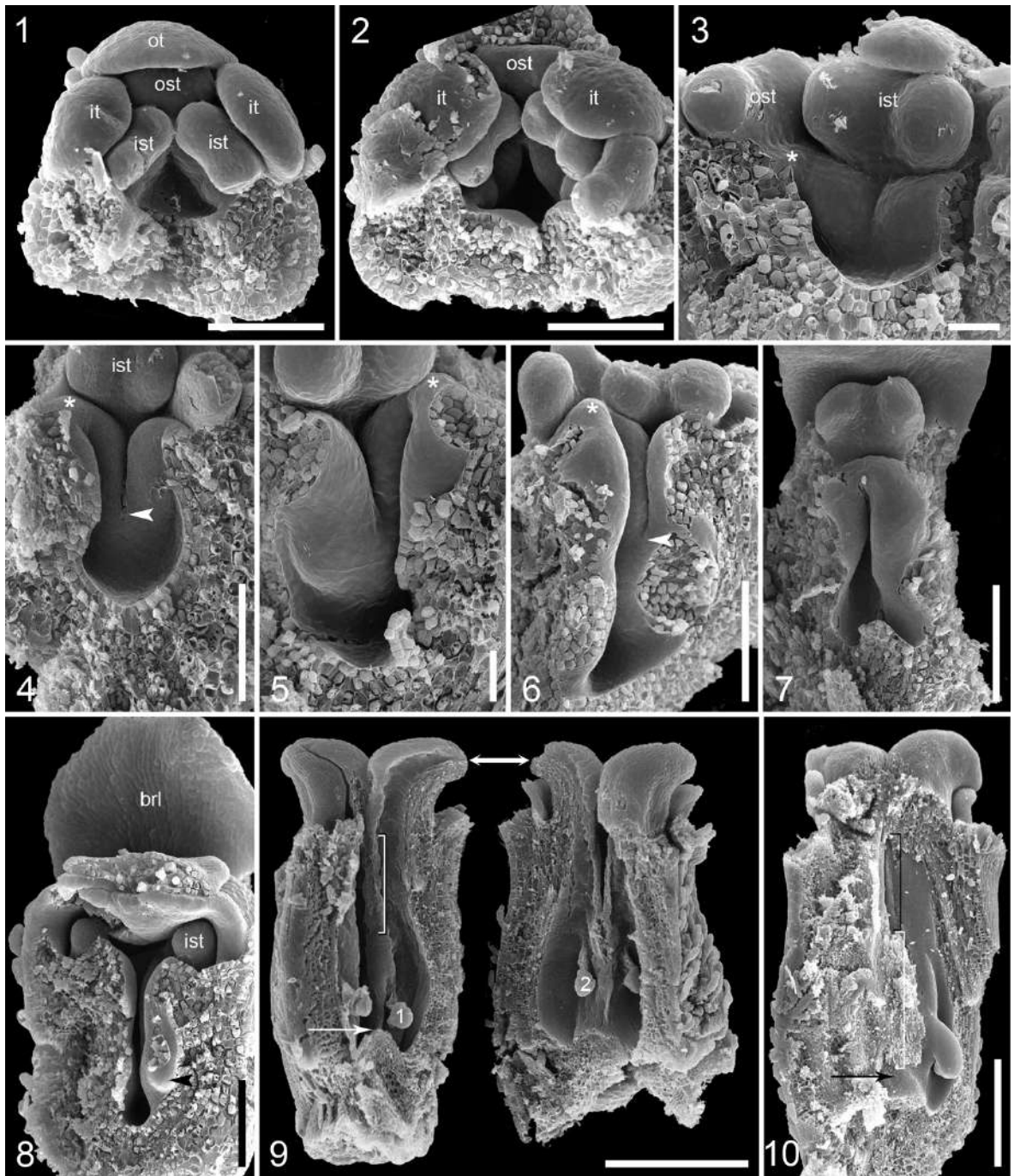


Рис. 58. Развитие женского цветка *Dioscorea tokoro*, развитие завязи. 1 – заложение плодолистиков по краю вогнутого цветоложа. 2-3 – начало удлинения пликатной зоны. 4-5 – удлинение пликатной зоны, появление симпликатной зоны (стрелка). 6 – удлинение завязи и симпликатной зоны, стрелкой показана верхняя граница симпликатной зоны. 7 – отдельный плодослистик до заложения семяпочек, брюшной шов не замкнут. 8 – заложение семяпочки в одногнездной симпликатной зоне (стрелка). 9 – разрез цветка, двуконечная стрелка показывает две половины разрезанного плодослика, 1 и 2 – семяпочки, принадлежащие этому плодослику, скобкой показаны границы гемисимпликатной зоны, стрелкой – верхняя граница синасцидиатной зоны. 10 – гинецей с постгенитально сросшими плодосликами и заросшими брюшными швами, стрелкой показана верхняя граница синасцидиатной зоны, белой скобкой – симпликатная зона, черной скобкой – гемисимпликатная. br – брактя, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренний стаминодий, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружный стаминодий, \* – верхушка плодослика. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-2, 4, 7-8), 30 мкм (3, 5) и 300 мкм (9-10).

## ПОРЯДОК PANDANALES

### Семейство Triuridaceae

Род *Sciaphila* (*S. arfakiana*, *S. densiflora*, *S. nana*) – рис. 59-63

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Sciaphila* – терминальная открытая кисть, обычно без паракладиев. Цветки расположены по спирали в пазухах небольших брактеей, сходных по морфологии с остальными листьями на растении.

Цветки актиноморфные, раздельнополые, с шестью одинаковыми листочками околоцветника, сросшимися при основании с образованием колесовидной трубки (рис. 59-63). Почкосложение листочков околоцветника створчатое, при распускании цветка сначала свободные доли, а затем и весь околоцветник со временем отгибается в сторону цветоножки. Женские цветки в числе 2-5 находятся в нижней части соцветия, остальные цветки – мужские. Так как все листочки околоцветника расположены на одном уровне и у женских цветков выглядят одинаково, то во взрослом состоянии трудно установить число кругов околоцветника. И в женских, и в мужских цветках два из шести листочков околоцветника лежат в медианной плоскости. В мужских цветках развиты 3 (*S. arfakiana*, *S. nana*) или 6 (*S. densiflora*) тычинок, расположенных на радиусах листочков околоцветника (рис. 59, 60). У *S. densiflora* все 6 тычинок одинаковые, установить число кругов андроеца в зрелых цветках не представляется возможным (рис. 61). Тычинки на коротких тычиночных нитях, у *S. arfakiana* и *S. nana* при основании нити с адаксиальной стороны развит нитевидный вырост. У видов с тремя тычинками пыльники с 4 микроспорангиями (рис. 59, 60), у *S. densiflora* – все шесть тычинок с тремя микроспорангиями (рис. 61). В женских цветках развиты многочисленные плодолистки (рис. 62, 63). Гинецей апокарпный. Каждый плодолистик состоит из асцидиатной зоны, образующей полость завязи, и пликатной зоны, представленной относительно длинным (превышающим по длине завязь) гинобазическим стилодием (рис. 63). Стилодий плотный, без канала внутри него. Единственная семяпочка прикрепляется в поперечной зоне, так как высота стенки завязи под семяпочкой невелика, то прикрепление семяпочки выглядит базальным. Септальные нектарники отсутствуют. В женских цветках *S. densiflora* кроме плодолистиков имеются маленькие стаминодии, расположенные на радиусах листочков околоцветника и полностью скрытые под гинецеем (рис. 63). У *S. arfakiana* и *S. nana* стаминодии не обнаружены.

#### Развитие цветков и соцветий

Флоральные примордии, слегка вытянутые в трансверзальном направлении, появляются в пазухах спирально расположенных брактеей (рис. 59-61). Брактеи на

начальных стадиях развития цветка имеют небольшие размеры и не закрывают собой флоральную меристему, расположенную в их пазухе. Перед заложением околоцветника форма флорального примордия становится округло-треугольной. Листочки околоцветника закладываются двумя чередующимися кругами. Первыми на флоральной меристеме по ее углам одновременно отделяются три треугольных примордия наружных листочков околоцветника (рис. 62). Два примордия, расположенные ближе к оси соцветия, более крупные, чем медианный абаксиальный примордий. Затем между имеющимися примордиями формируются меристематические валики, соединяющие их друг с другом, в средней части этих валиков формируются небольшие округлые примордии внутренних листочков околоцветника (рис. 59-61). Все три внутренних листочка околоцветника закладываются одновременно или реже примордий медианного абаксиального листочка появляется немного ранее трансверзально-абаксиальных листочков. Общая часть, расположенная под основаниями свободных долей околоцветника, несколько удлиняется, формируя короткую трубку. Трубка околоцветника сильно увеличивается в размерах и становится дисковидной только на поздних стадиях развития цветка. На начальных стадиях развития цветка разница в размерах и форме наружных и внутренних листочков околоцветника хорошо заметна, так как наружные листочки заметно крупнее. По мере развития, размеры листочков околоцветника выравниваются. После заложения листочков околоцветника мужские и женские цветки развиваются по-разному.

В мужских цветках *S. arfakiana* и *S. nana* закладываются только три тычинки, их примордии появляются одновременно напротив наружных листочков околоцветника (рис. 59, 60). У *S. densiflora* тычинки закладываются двумя кругами (рис. 61). Сначала закладываются наружные тычинки напротив наружных листочков околоцветника, затем внутренние – напротив внутренних листочков околоцветника. В пределах круга примордии тычинок появляются одновременно. Внутренние тычинки в развитии запаздывают по сравнению с наружными, но на поздних стадиях развития различия в размере тычинок нивелируются. Постепенно у тычинок дифференцируется пыльник прямоугольной (*S. arfakiana* и *S. nana*) или треугольной (*S. densiflora*) в очертаниях формы. Затем интеркалярно удлиняется очень короткая тычиночная нить, и на самых поздних стадиях развития цветка у видов с тремя тычинками при основании тычинки формируется вырост (рис. 59, 60).

В женских цветках *S. arfakiana* и *S. nana* флоральная меристема перед заложением плодолистиков сильно увеличивается в размерах и принимает форму низкого цилиндра. Плодолистики начинают закладываться, когда листочки околоцветника становятся достаточно крупными и полностью закрывают бутон (рис. 62, 63). Примордии

плодолистиков появляются в акропетальной последовательности, формируя нечеткие круги. Мерность первого круга гинецея не соответствует мерности околоцветника. Число плодолистиков в первом круге больше 3. У *S. arfakiana* напротив каждого листочка околоцветника обычно хватает места двум плодолистикам, и тогда в одном круге находится 12 плодолистиков (рис. 62). Отмечены цветки, в которых число плодолистиков в первом круге менее 12. Последующие плодолистики закладываются чередующимися кругами. Однако не во всех случаях круги получаются строго изомерными, так как флоральная меристема сужается кверху. У *S. nana* в первом круге обычно 9 плодолистиков, которые могут быть расположены как напротив листочков околоцветника, так и между ними (рис. 63).

Примордии плодолистиков округлые. Молодые плодолистики сначала увеличиваются в высоту, становятся столбикообразными, а затем несколько уплощаются. При основании плодолистика дифференцируется поперечная зона, на которой сразу же начинает формироваться крупная семяпочка (рис. 62, 63). Расстояние от поперечной зоны до цветоложа очень невелико. После заложения семяпочки рост стенки плодолистика выше поперечной зоны не происходит. Края плодолистика обрастают семяпочку со всех сторон, формируя пликатную зону. Сначала увеличивается размер дорзальной области плодолистика, которая накрывает семяпочку, как капюшон (рис. 62, 63). Затем появляются стенки завязи по бокам от семяпочки, образуется полость завязи. Края плодолистика над семяпочкой смыкаются и постгенитально срастаются. Верхушка плодолистика вытягивается, формируя стилодий. Стилодий в сечении округлый, без бороздки на вентральной стороне. Во время удлинения стилодия завязь на спинной стороне ниже стилодия разрастается, чтобы разместить увеличивающуюся семяпочку. В результате неравномерного роста завязи стилодий становится гинобазическим (рис. 63). У полностью сформированного плодолистика короткий брюшной шов расположен под стилодием и практически не заметен. Развитие женского цветка у *S. densiflora* проследить не удалось, но в поздних бутонах хорошо видно относительное расположение стаминодиев и плодолистиков первого круга. Стаминодии расположены на радиусах листочков околоцветника, плодолистики первого круга чередуются с ними. Мерность гинецея (по крайней мере первого круга) равна 6 (рис. 63).

Таким образом, данные по развитию цветка позволяют сделать вывод о том, что цветки всех изученных нами видов *Sciaphila* тримерные с двукруговым околоцветником. Мужские цветки изомерные, имеют 3 или 4 круга органов в зависимости от числа тычинок. Число кругов органов в женских цветках непостоянно и зависит от числа плодолистиков, гинецей не изомерен околоцветнику.

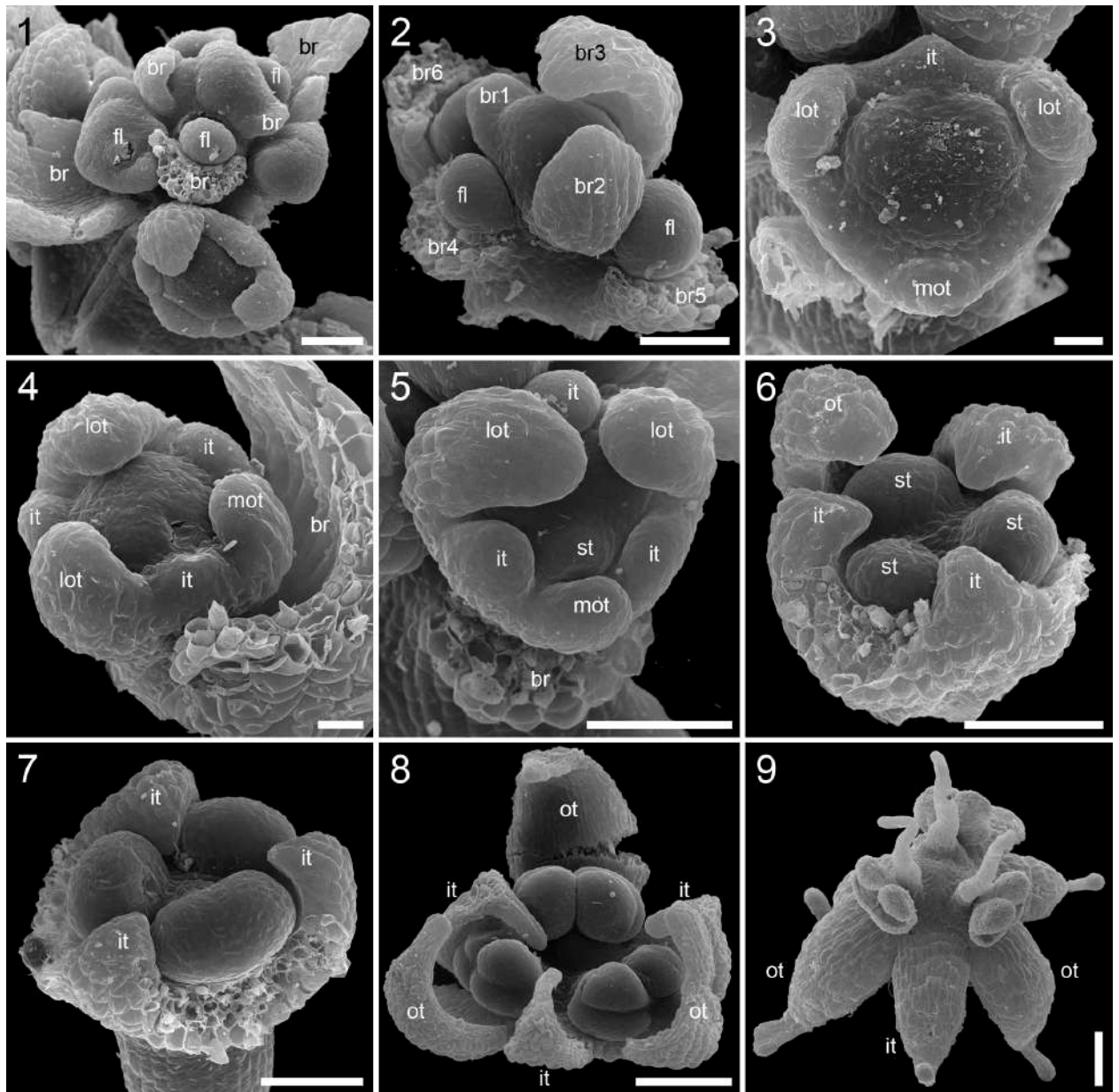


Рис. 59. Развитие мужского цветка *Sciaphila arfakiana*. 1-2 –заложение бракт и цветков в их пазухе на верхушке соцветий, бракт пронумерованы, начиная с самой молодой, флоральные примордии появляются в пазухе второй от верхушки бракт. 3 – заложение листочков околоцветника, органы запаздывают со стороны бракт. 4 – цветок перед заложением тычинок. 5 – заложение тычинок напротив наружных листочков околоцветника. 6-7 – увеличение размеров околоцветника, начало формирования тек у тычинок. 8 – на верхушках листочков околоцветника появились булавовидные придатки, тычинки дитекальные тетраспорангиатные. 9 – зрелый раскрытый цветок со вскрытыми пыльниками и нитевидными придатками в основании тычинок. br – бракт, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, lot – боковой наружный листочек околоцветника, mot – медианный наружный листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, st – тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-2, 5-7), 30 мкм (3-4) и 300 мкм (8-9).

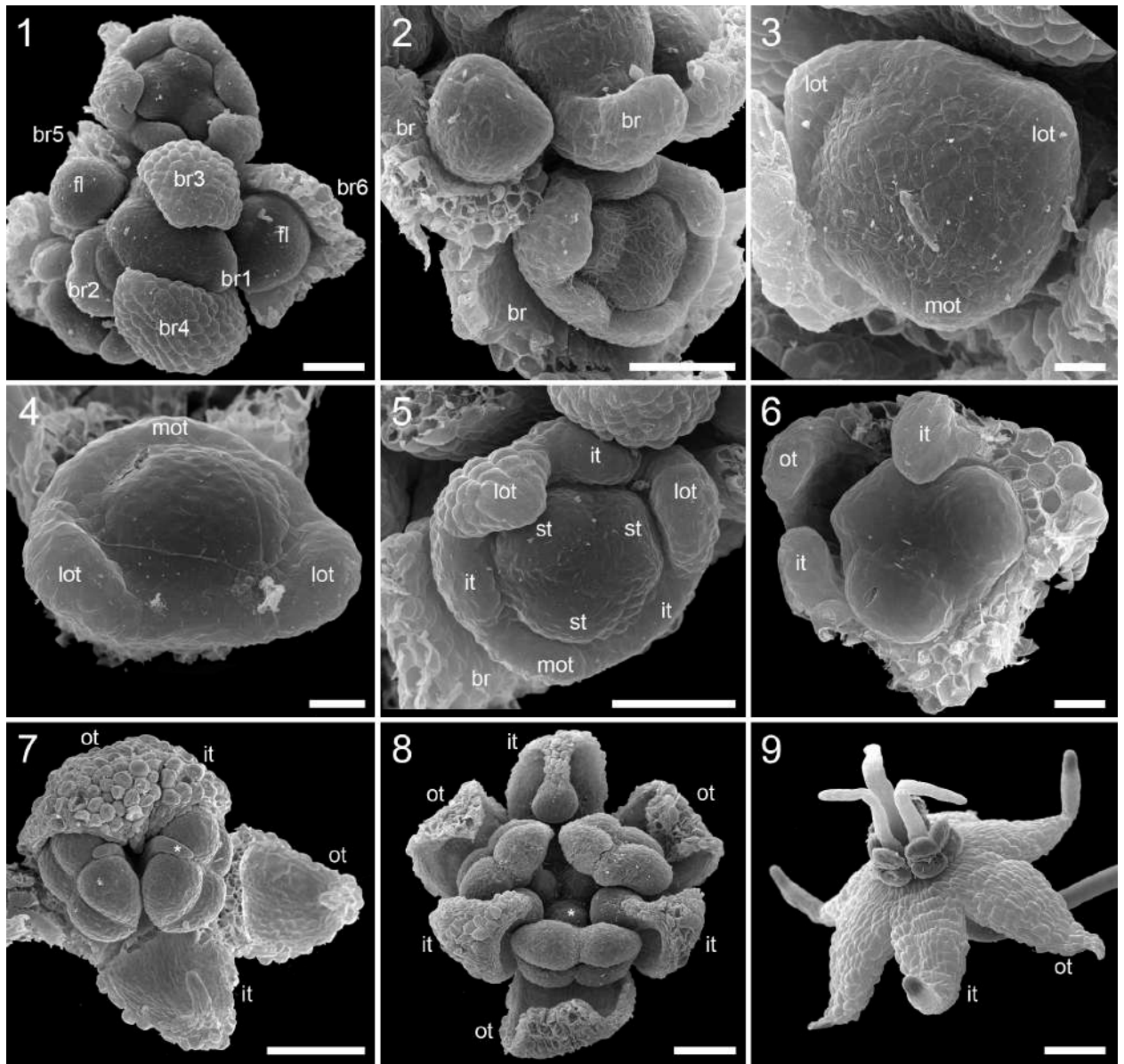


Рис. 60. Развитие мужского цветка *Sciaphila nana*. 1-2 –заложение брактей и цветков в их пазухе на верхушке соцветий, брактей пронумерованы, начиная с самой молодой, флоральные примордии появляются в пазухе второй от верхушки брактей. 3-4 –заложение наружных листочков околоцветника, органы запаздывают со стороны брактей. 5 – заложение внутренних листочков околоцветника и тычинок, листочки околоцветника запаздывают в развитии со стороны брактей. 6 – увеличение размеров околоцветника, начало формирования тек у тычинок. 7-8 – формирование придатков на верхушках листочков околоцветника и у основания тычинок, тычинки дитекальные тетраспорангиатные. 9 – зрелый раскрытый цветок с нитевидными придатками в основании тычинок. br – брактя, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, lot – боковой наружный листочек околоцветника, mot – медианный наружный листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, st – тычинка, \* – придаток на основании тычиночной нити. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-2, 5), 30 мкм (3-4, 6) и 300 мкм (7-9).

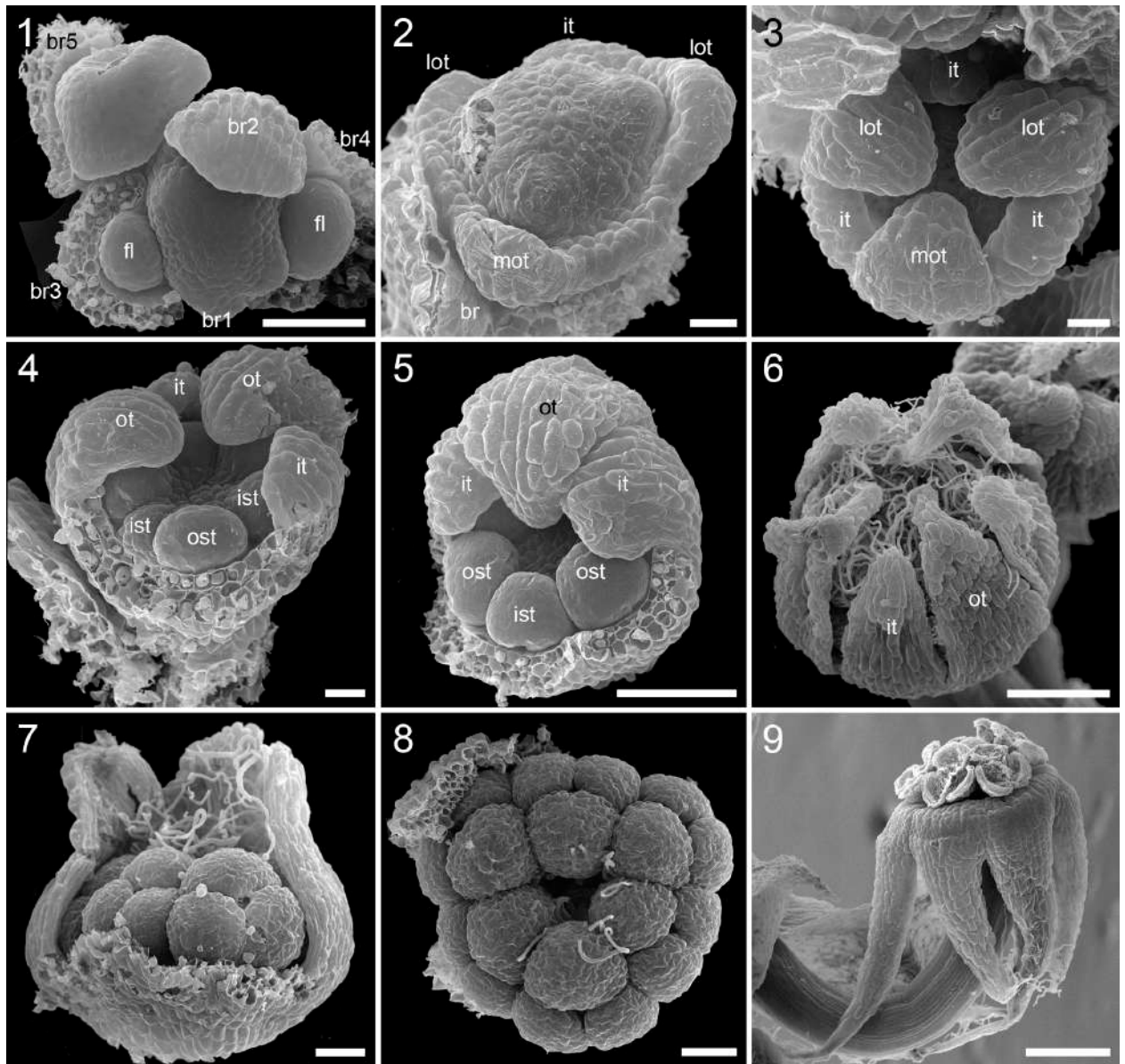


Рис. 61. Развитие мужского цветка *Sciaphila densiflora*. 1 –заложение брактей и цветков в их пазухе на верхушке соцветий, брактей пронумерованы, начиная с самой молодой, флоральные примордии появляются в пазухе второй от верхушки брактей. 2 – заложение околоцветника, внутренние листочки околоцветника со стороны брактей запаздывают. 3 – цветок перед заложением тычинок. 4 – заложение тычинок. 5 – увеличение размеров околоцветника, формирование тек у тычинок. 6 – поздний бутон с придатками на листочках околоцветника. 7-8 – триспорангиатные тычинки на последовательных стадиях развития. 9 – зрелый раскрытый цветок со вскрытыми тычинками. br – брактя, fl – флоральный примордий, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, lot – боковой наружный листочек околоцветника, mot – медианный наружный листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1, 5, 7-8), 30 мкм (2-4) и 300 мкм (9).

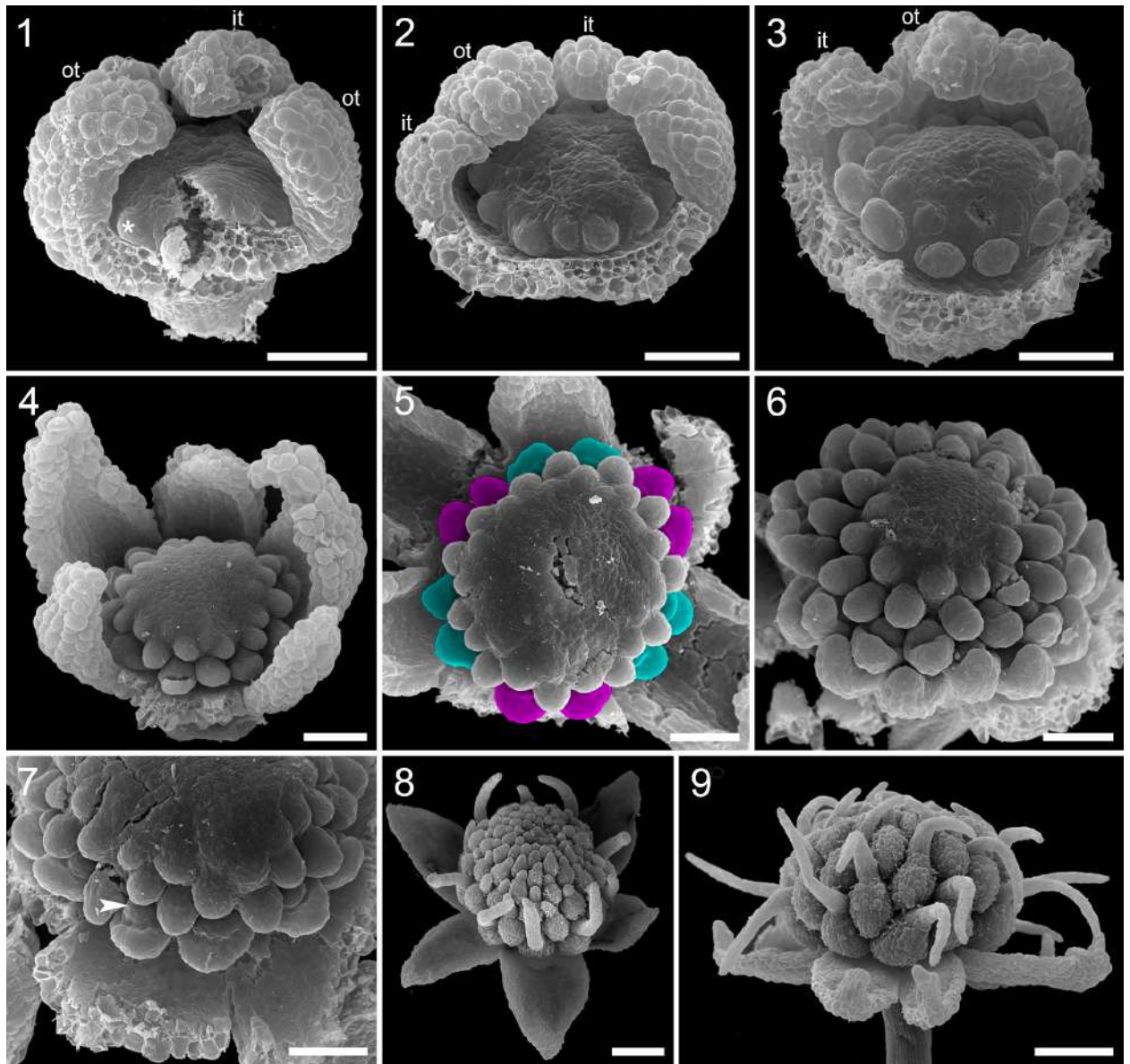


Рис. 62. Развитие женского цветка *Sciaphila arfakiana*. 1-2 –цветки во время заложения первого круга плодолистиков. 3 – заложение второго круга плодолистиков. 4 – заложение третьего круга плодолистиков. 5 – плодолистики наружного круга располагаются парами напротив листочков околоцветника (показано цветом). 6-7 – гинецей во время заложения семяпочек в плодолистиках наружных кругов (семяпочка показана стрелкой). 8 – формирование стилодиев. 9 – цветок во время цветения. it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, \* – плодолистик. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-7) и 300 мкм (8-9).



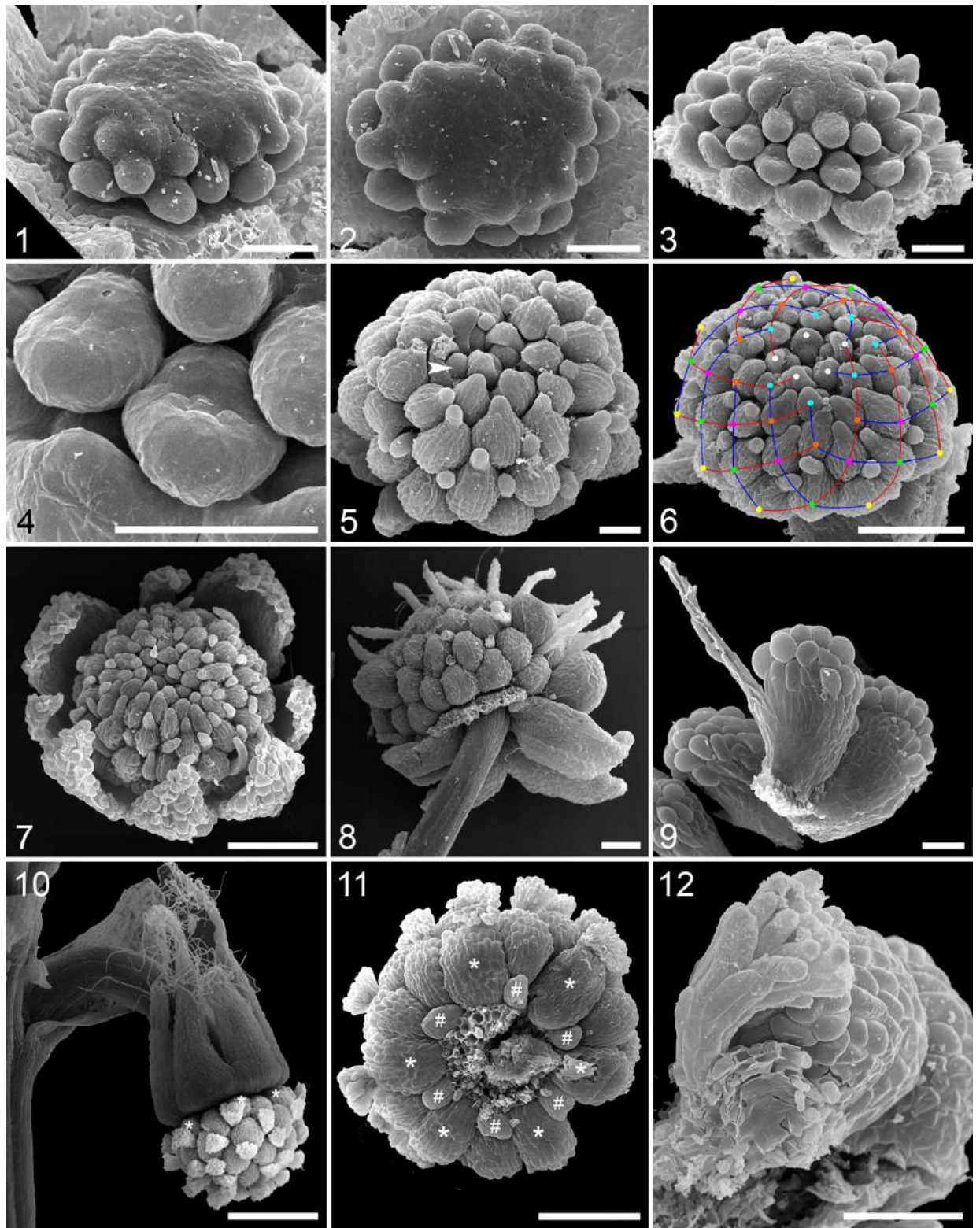


Рис. 63. Развитие женского цветка *Sciaphila nana* (1-9) и *S. densiflora* (10-12). 1-2 – цветок во время заложения плодолистиков, видны 3 круга. 3 – заложение семязпочек в плодолистиках наружных кругов. 4 – плодолистки с сформированной поперечной зоной. 5 – стенки плодолистика обрастают семязпочку, на верхушке гинецея плодолистки открыты, стрелкой показана семязпочка. 6 – гинецей с 9 левыми и 9 правыми парастихами, что указывает на круговое расположение плодолистиков. 7 – поздний бутон. 8 – зрелый цветок. 9 – зрелый плодолистик с гинобазическим стилодием. 10 – зрелый цветок, \* показаны плодолистки наружного круга. 11 – гинецей цветка, изображенного на (10), \* – плодолистки наружного круга, # – стаминодии. 12 – плодолистик с гинобазическим стилодием. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-5, 9, 12) и 300 мкм (6-8, 10-11).

## ПОРЯДОК LILIALES

### Семейство Melanthiaceae

#### Род *Chamaelirium* (*Ch. japonicum*) – рис. 64-65

##### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Chamaelirium* – терминальный открытый колос из поникающих цветков, обычно без паракладиев. Соцветие выглядит эбрактеозным. Ось соцветия ребристая, ребра «подпирают» цветки, резко оканчиваясь под цветоножкой. На конце ребра под цветком развит небольшой бугорок, который можно признать сильно редуцированной брактеей (рис. 64).

Цветки асимметричные, с шестью свободными узкими листочками околоцветника. Из шести листочков околоцветника нормально развиты только 4, оставшиеся два в разной степени редуцированы. Цветок относительно оси соцветия ориентирован так, что маленькие листочки околоцветника, один из них внутренний и один наружный, располагаются с абаксиальной стороны цветка по обе стороны от брактей, при этом наружный листочек по размерам меньше внутреннего и в пределах одного соцветия у всех цветков расположен одинаково – слева или справа от брактей (рис. 64, 65). Таким образом, ни один из листочков околоцветника не находится в строго медианной позиции, на одной линии с брактеей и осью соцветия. Из-за поникания цветка маленькие листочки околоцветника физически находятся рядом с осью соцветия и расположены ниже крупных адаксиальных листочков. Тычинки свободные, расположены в двух тримерных кругах. Наружные тычинки в бутоне примерно в два раза длиннее внутренних. Тычиночные нити в сечении округлые, основание тычиночной нити той же ширины, что у противоположащего листочка околоцветника.

Гинецей из трех плодолистиков, сросшихся только в области завязи (рис. 64, 65). Столбик отсутствует, верхушки плодолистиков свободны и образуют короткие стилодии. Завязь верхняя, ребристая, трехгнездная в нижней трети и одногнездная на всем остальном ее протяжении. Ребра на завязи разделены желобками. Три желобка проходят вдоль спинок плодолистиков и три по границам срастания плодолистиков. В бутоне в желобки вдоль завязи входят тычиночные нити. Внутри гинецея вдоль спинной жилки также развиты ребра, вдающиеся в полость завязи (рис. 65). Вдоль этих ребер будет происходить вскрывание плода. Стилодии с желобком на адаксиальной стороне, рыльцевая поверхность с папиллами, низбегающая, занимает всю адаксиальную поверхность стилодия (рис. 64). Каждый плодолистик состоит из более короткой стерильной асцидиатной и относительно длинной пликатной зон. В гинецее развиты три зоны – синасцидиатная, симпликатная и асимпликатная. Синасцидиатная зона формирует

базальную, стерильную меньшую часть завязи. Симпликатная зона образует остальную часть завязи, она почти на всем своем протяжении одногнездная, в основании неполные септы глубоко вдаются в полость гинецея (рис. 65). Асимпликатная зона формирует стилодии. Плаценты расположены при основании симпликатной зоны и несут обычно две семяпочки на плодолистик. На нашем материале в некоторых цветках наиболее адаксиально расположенный плодолистик был полностью стерильн или в нем была развита единственная, но крупная, семяпочка. Семяпочки анатропные, битегмальные, микропиле обращено в сторону от брюшного шва. Септальные нектарники отсутствуют.

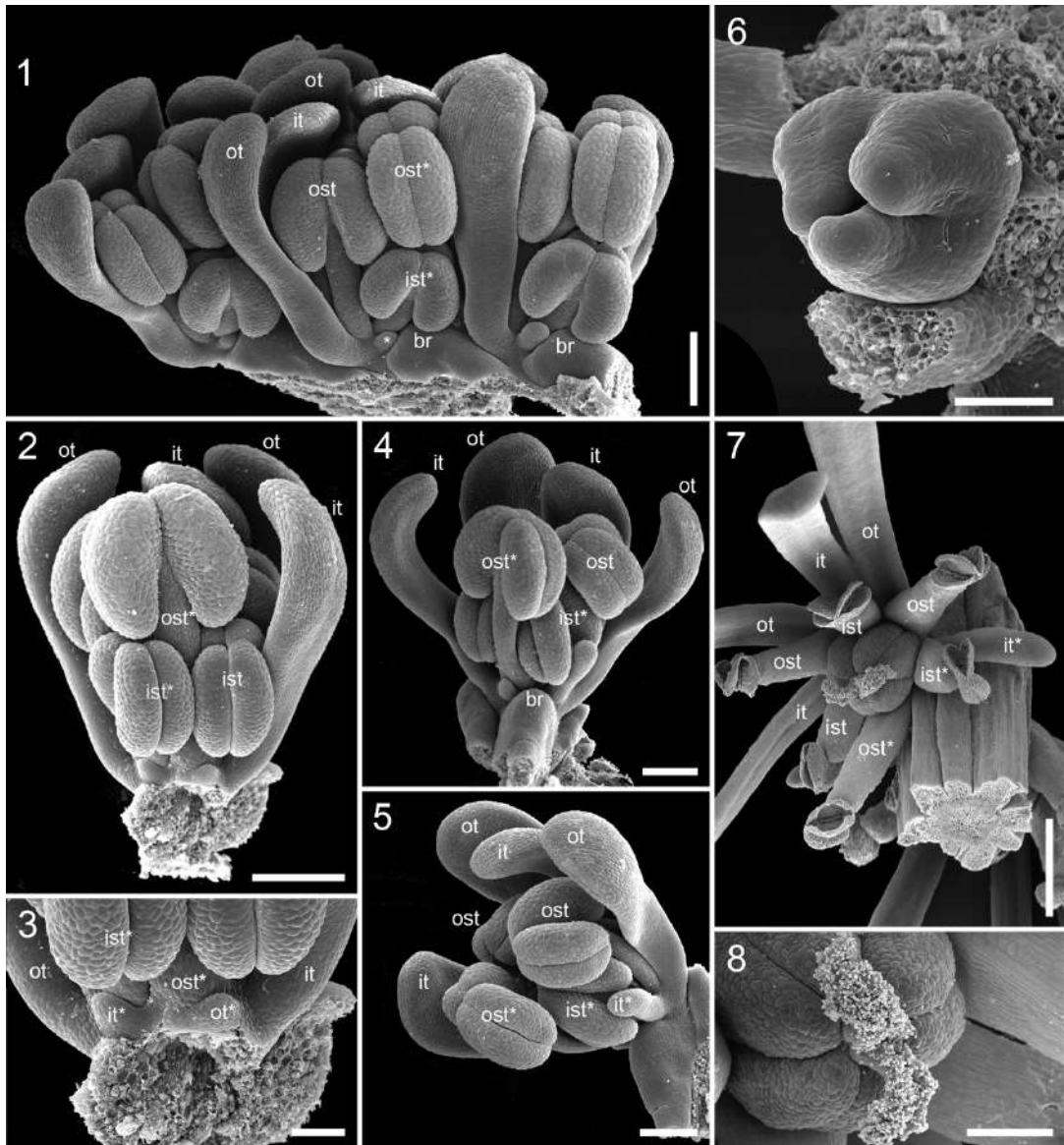


Рис. 64. Строение цветка *Chamaelirium japonicum*. 1 – участок соцветия сбоку. 2-4 – бутоны с абаксиальной стороны. 5 – бутон сбоку. 6 – молодой, открытый на верхушке гинецей. 7 – цветок со вскрывшимися пыльниками. 8 – гинецей цветка, изображенного на (8), развиты только два стилодия. br – брактя, it – внутренний листочек околоцветника, it\* – редуцированный внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ist\* – внутренняя тычинка напротив редуцированного листочка околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, ot\* – редуцированный наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ost\* – наружная тычинка напротив редуцированного листочка околоцветника. Масштабные отрезки – 300 мкм (1-2, 4-5, 8), 100 мкм (3, 6) и 1 мм (7).

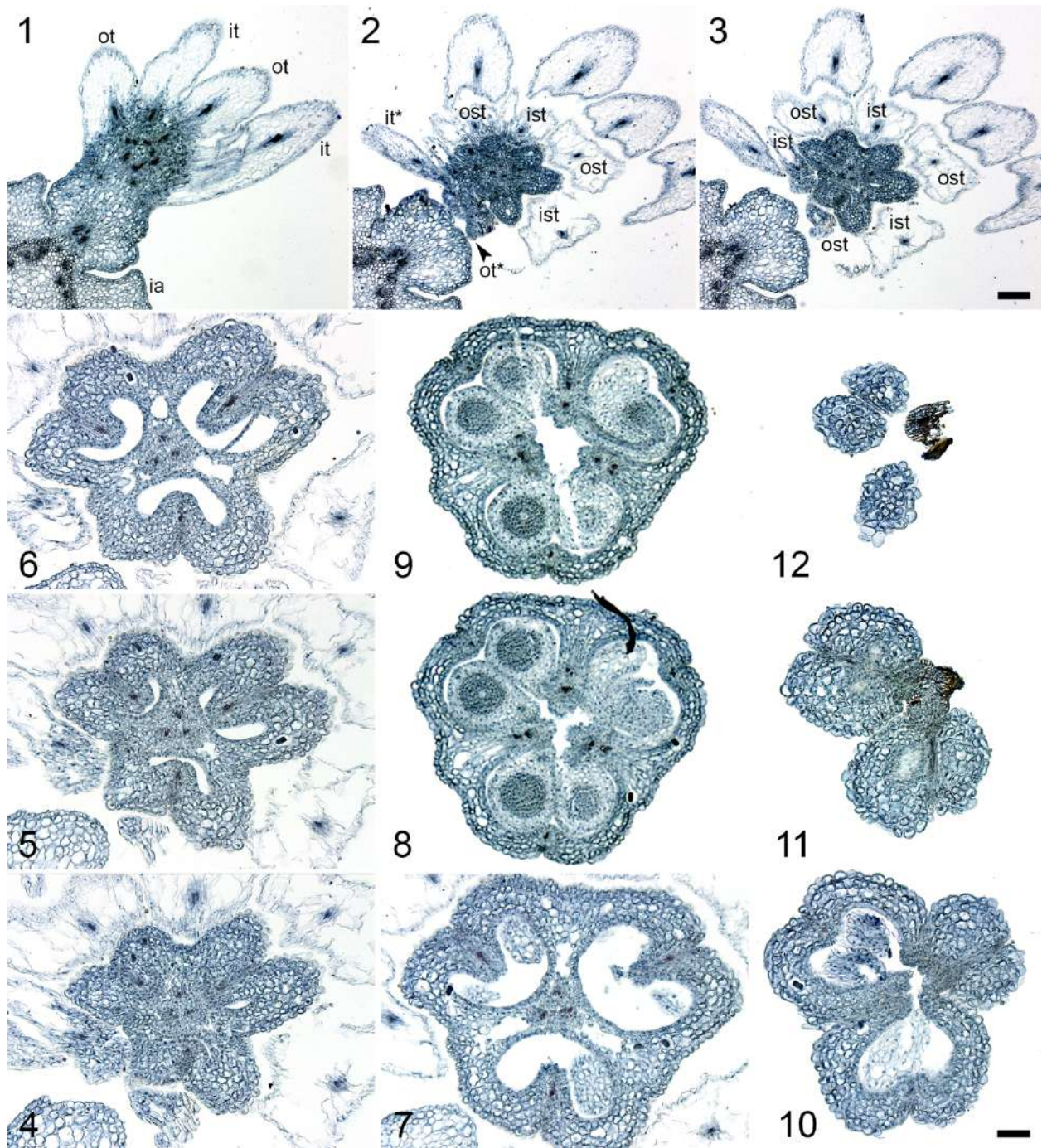


Рис. 65. Строение цветка *Chamaelirium japonicum* на серии поперечных срезов. 1 – срез через узел соцветия и основание цветоложа. 2-3 – срезы через основание гинецея. 4 – основание гинецея. 5-7 – завязь, синасцидиатная зона, полости в септах воздухоносные. 8-9 – завязь, симпликатная зона с плацентами. 10 – дистальная часть завязи. 11-12 – крыша завязи и основание стилодиев, асимпликатная зона. ia – ось соцветия, it – внутренний листочек околоцветника, it\* – редуцированный внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ist\* – внутренняя тычинка напротив редуцированного листочка околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника, ot\* – редуцированный наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка, ost\* – наружная тычинка напротив редуцированного листочка околоцветника. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-3) и 100 мкм (4-12).

Род *Paris* (*P. incompleta*, *P. mairei*, *P. quadrifolia*, *P. polyphylla*, *P. thibetica*, *P. tetraphylla*) – рис. 66-71

Строение цветков и соцветий

Цветки *Paris* терминальные одиночные на боковых генеративных побегах (рис. 68, 70, 71). На цветоносном побеге, кроме расположенного при его основании предлиста, развита только одна мутовка листьев. У *P. quadrifolia* и *P. tetraphylla* мутовку обычно составляют четыре листа (реже 3 или 5 листьев). У *P. incompleta*, *P. mairei*, *P. polyphylla*, *P. thibetica* число листьев мутовки варьирует от 4 до 12.

Цветки одиночные, терминальные, актиноморфные, обычно тетрамерные. У *P. quadrifolia*, *P. incompleta* и *P. tetraphylla* также иногда встречаются 3- и 5-мерные цветки. У *P. mairei*, *P. polyphylla* и *P. thibetica*, ранее выделяемых в род *Daiswa*, помимо тетрамерных часто образуются цветки увеличенной мерности – до 6-7-мерных. У *P. quadrifolia* и *P. tetraphylla* мерность цветка обычно совпадает с числом листьев в мутовке. У остальных изученных нами видов четкого соответствия между числом листьев мутовки и мерностью цветка нет.

Большинство *Paris* – растения с двукруговым околоцветником. Из-за разницы в размерах, а иногда и в окраске элементов внешнего и внутреннего кругов околоцветник *Paris* (как и других представителей семейства, ранее относимых к Триллиевым) традиционно принято считать двойным. Типичные цветки *P. quadrifolia*, *P. mairei*, *P. polyphylla* и *P. thibetica* состоят из 4 чашелистиков, 4 лепестков, 8 тычинок в двух кругах и четырех сросшихся плодолистиков. Чашелистики широкие, лепестки нитевидные, такой же длины, как чашелистики, ширина их такая же, как у основания тычиночной нити. Окраска околоцветника зеленая. Околоцветник *P. incompleta* обычно состоит только из чашелистиков, но у некоторых цветков развиваются очень тонкие лепестки. Число лепестков у разных цветков *P. incompleta* варьирует от 1 до 4, а их длина от менее, чем 1 мм, до длины тычинок. В цветках *P. tetraphylla* лепестки всегда отсутствуют. У видов с отсутствующим внутренним кругом околоцветника наружные тычинки противолежат чашелистикам, внутренние – чередуются с ними, т.е. расположение тычинок такое же, как в цветках с двукруговым околоцветником.

У *P. incompleta* и *P. quadrifolia* тычинки с длинными плоскими нитями и длинным (до половины длины пыльника) надсвязником. У *P. quadrifolia* наружные тычинки свободные, а внутренние основанием прирастают к внутренним листочкам околоцветника, имеющим с тычиночной нитью одинаковую ширину. У видов без лепестков – *P. incompleta* и *P. tetraphylla* – все тычинки свободные. У *P. polyphylla*, *P. mairei* и *P. thibetica* тычинки относительно короткие и с коротким надсвязником,

превышают по высоте завязь в 2-3 раза, прикрепляются непосредственно к цветоложу. Наружные тычинки у всех изученных нами видов, кроме *P. thibetica*, в бутоне располагаются в желобках, идущих по спинкам плодолистиков, а у *P. thibetica* прижаты к плоским спинкам плодолистиков. Внутренние тычинки входят в желобки, формирующиеся на завязи напротив линий срастания плодолистиков.

Гинецей состоит из сросшихся в области завязи и короткого столбика плодолистиков (рис. 66, 67, 69). Верхушки плодолистиков свободны и образуют длинные стилодии. Завязь верхняя, на всем протяжении с числом гнезд, соответствующим числу плодолистиков или с одногнездным участком разной длины (рис. 66, 67). Столбик очень короткий, полый. Стилодии почти на всём протяжении почти округлые в сечении, без желобка на адаксиальной стороне. Рыльцевая поверхность низбегающая, покрыта папиллами. У *P. quadrifolia* гнёзда завязи несколько выпирают вверх, из-за чего столбик сидит в небольшом углублении. Каждый плодолистик состоит из короткой асцидиатной и длинной пликатной зон. В гинецее можно выделить 3 зоны – синасцидиатную, симпликатную и асимпликатную (рис. 66, 67). Синасцидиатная зона формирует базальную, в типичном случае четырёхгнездную меньшую часть завязи. Симпликатная зона образует большую часть завязи и столбик. Стенки плодолистиков более тонкие в симпликатной зоне. Асимпликатная зона формирует стилодии.

U-образные плаценты расположены в пликатной и поперечной зонах плодолистика. Семяпочки анатропные, битегмальные, микропиле обращено в сторону от брюшного шва в пликатной зоне и к основанию гинецея в поперечной зоне. Септальные нектарники отсутствуют.

#### Развитие цветка

Развитие цветка было изучено только для *P. quadrifolia* (рис. 68, 69), *P. incompleta* (рис. 70), и *P. tetraphylla* (рис. 71). Так как помимо единственного цветка генеративный побег развивает только предлист и мутовку фотосинтезирующих листьев, то целесообразно рассмотреть развитие не только цветка как такового, но и всего генеративного побега.

Апикальная меристема корневища закрыта продуцируемыми ей колпачковидными листьями (рис. 71). К концу осени верхушечная почка содержит зачатки 2–5 генеративных побегов, находящихся на разных стадиях развития. На следующий год только один из этих побегов приступает к цветению.

Меристема цветоносного побега образует зачаток предлиста. Затем появляются зачатки листьев мутовки (рис. 68, 70, 71). Развитие листьев задерживается со стороны кроющего листа генеративного побега так, что лист мутовки, расположенный в

медианном абаксиальном положении, закладывается последним. После этого верхушечная меристема приступает к формированию цветка. Еще до заложения околоцветника цветоножка немного удлиняется.

У *P. quadrifolia* и *P. tetraphylla* чашелистики закладываются, чередуясь с примордиями листьев мутовки по углам квадратной в очертаниях флоральной меристемы (рис. 68, 71), у *P. incompleta* чашелистики закладываются по углам флоральной меристемы в том же положении, как и у других видов (рис. 70). Затем практически одновременно появляются несколько удлиненные примордии наружных тычинок и общие СА-примордии лепестков и тычинок (рис. 68, 70). Два СА-примордия строго медианные, два другие – трансверзальные. Заложение органов иногда запаздывает с абаксиальной стороны флоральной меристемы. СА-примордии подразделяются на примордий лепестка и тычинки. У *P. quadrifolia*, а в некоторых случаях и у *P. incompleta* формируются полноценные лепестки (рис. 69). У большей части цветков *P. incompleta* и у всех цветков *P. tetraphylla* лепестки прекращают свое развитие сразу после заложения (рис. 70, 71). У *P. incompleta* рудименты лепестков относительно крупные и хорошо различимы на всех стадиях развития цветка как плотные округлые образования при основании тычинок. У *P. tetraphylla* редукция внутреннего круга околоцветника более глубокая. От лепестков остается перетяжка при основании тычиночной нити, которая заметна только на относительно ранних стадиях развития цветка. Внутренняя часть СА-примордия у всех видов дает начало тычинкам. У тычинок сначала формируются пыльник и надсвязник, затем – тычиночная нить.

Округлые примордии плодолистиков появляются по углам меристемы, чередуясь с внутренними тычинками (рис. 69, 71). В момент заложения гинецея цветоложе немного вогнутое. Примордии плодолистиков быстро становятся подковообразными и начинают удлиняться. Одновременно с удлинением верхушек плодолистиков под их основаниями образуется сплошное кольцо меристематической ткани (рис. 69). С этого момента рост гинецея происходит в двух направлениях – 1) удлинение свободных частей в стилодии и 2) рост симпликатной зоны и образование завязи (рис. 69, 70). Последней появляется синасцидиатная зона. На последних стадиях развития гинецея плаценты вырастают в полость завязи и в дистальной части симпликатной зоны срастаются вдоль линии соприкосновения, где завязь из одногнездной становится разделенной на гнезда в соответствии с числом плодолистиков (рис. 69). Рыльцевые папиллы на стилодиях появляются очень поздно. До цветения стилодии плотно сомкнуты, затем по мере распускания цветка постепенно отгибаются назад.

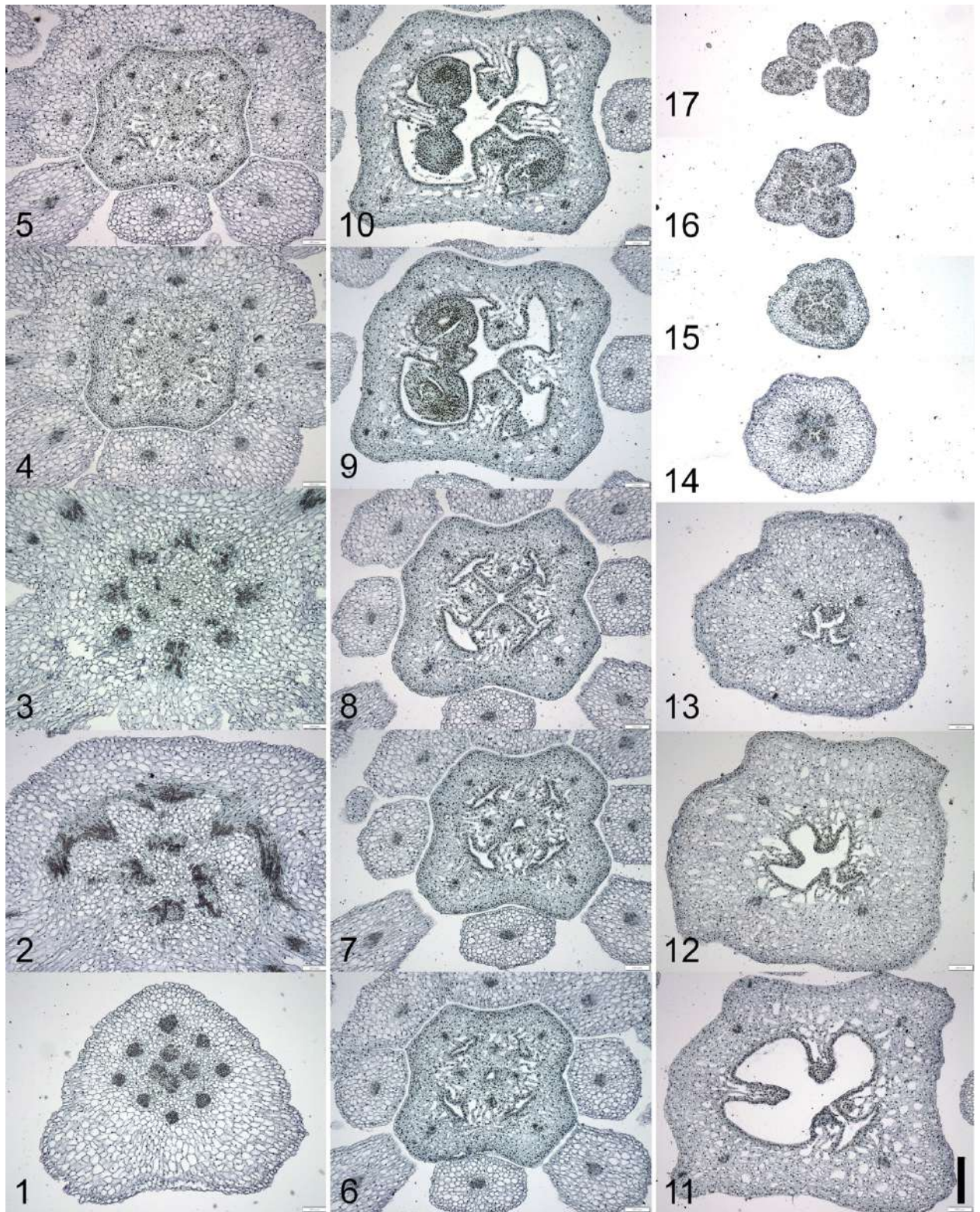


Рис. 66 Строение цветка *Paris tibetica* на серии поперечных срезов. 1 – цветоножка под цветком. 2-3 – цветоложе. 4 – срез под основанием завязи. 5 – основание завязи, синасцидиатная зона. 6 – основание завязи, гемисинасцидиатная зона. 7 – переход к симпликатной зоне. 8 – завязь, симпликатная зона ниже плацент. 9-10 – симпликатная зона, участок с плацентами. 11-13 – дистальная стерильная часть завязи, симпликатная зона. 14-15 – столбик, симпликатная зона. 15-16 – стилодии, асимпликатная зона. Масштабный отрезок – 400 мкм, все срезы в одном масштабе.



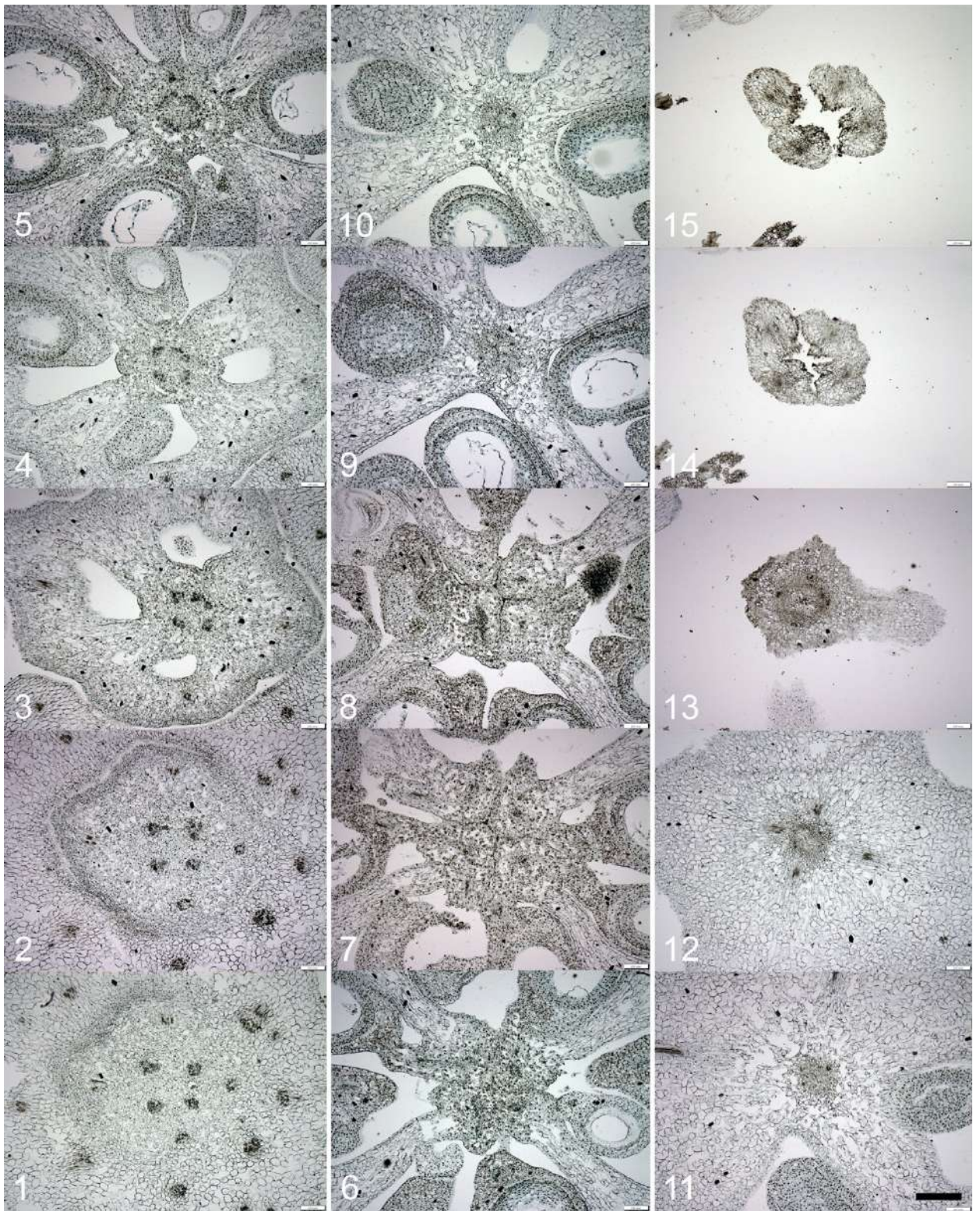


Рис. 67. Строение гинецея *Paris incompleta* на серии поперечных срезов. 1 – цветоложе. 2 – срез под основанием завязи. 3-4 – завязь, синасцидиатная зона. 5 – поперечная зона, переход к симпликатной зоне. 6-8 – завязь, симпликатная зона с постгенитально сросшимися плацентами в центре гинецея. 9-10 – дистальная часть завязи выше уровня плацент, симпликатная зона. 11-12 – крыша завязи с постгенитально замкнутым каналом в центре. 13 – основание столбика с постгенитально замкнутым каналом в центре, симпликатная зона. 14 – дистальная часть столбика с каналом в центре, симпликатная зона. 15 – стилодии, асимпликатная зона. Масштабный отрезок – 400 мкм, все срезы в одном масштабе.

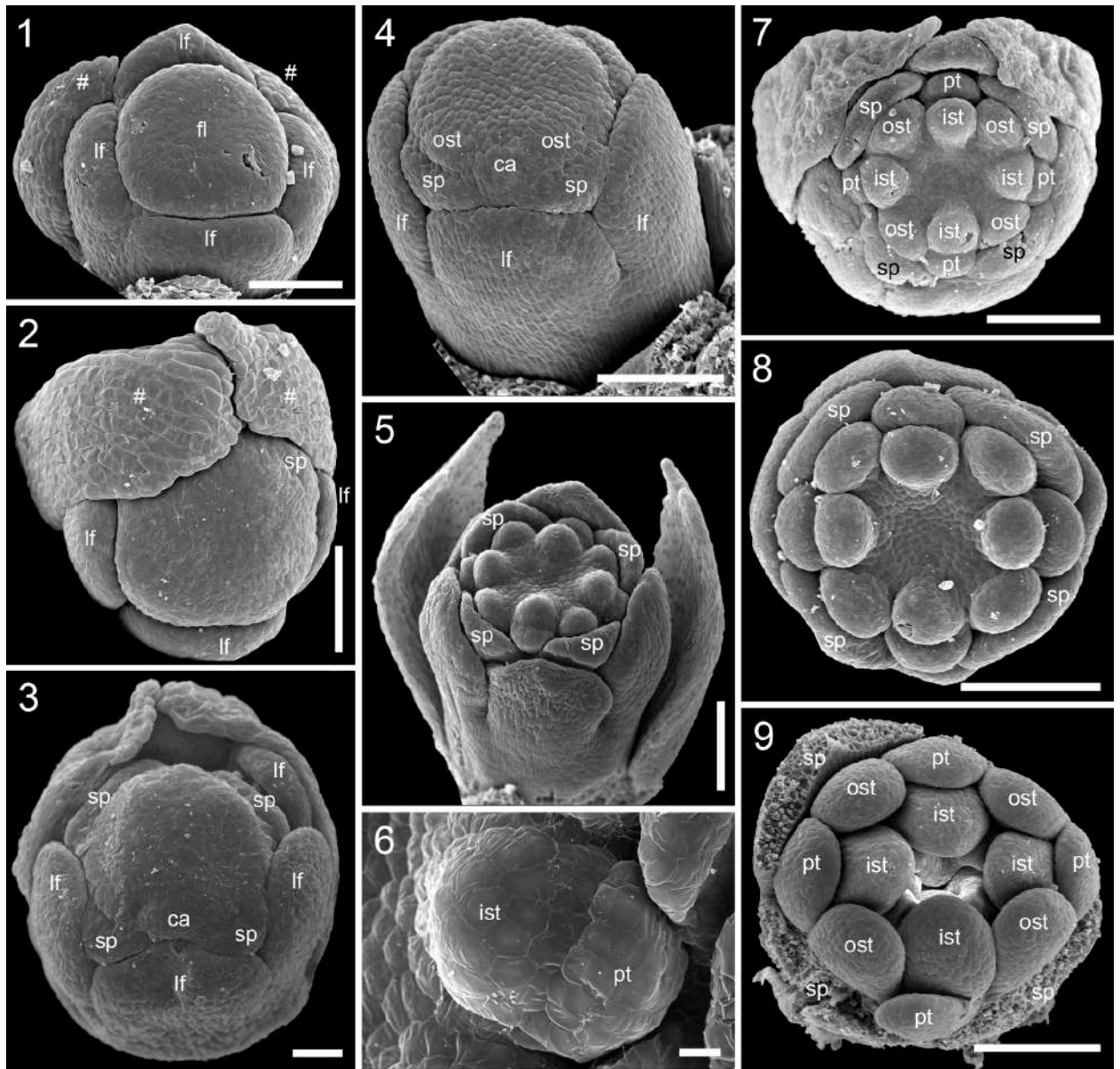


Рис. 68. Развитие цветка *Paris quadrifolia*. 1 – генеративный побег на стадии флорального примордия, вид с абаксиальной стороны, примордий медианного абаксиального листа имеет меньшие размеры. 2 – заложение адаксиальных чашелистиков. 3-4 – появление СА-примордиев и заложение наружных тычинок. 5 – разделение СА-примордиев на примордий тычинки и лепестка. 6 – СА-примордий, увеличено с (5). 7-8 – цветки перед заложением гинецея, в центре видно углубление на цветоножке. 9 – лепестки увеличиваются в размере, в центре виден гинецей. са – общий СА-примордий, lf – лист на цветоносе, fl – флоральный примордий, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, sp – чашелистик, # – верхушка лопасти предлиста генеративного побега. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-2), 100 мкм (3), 300 мкм (4-5, 7-9) и 30 мкм (6).

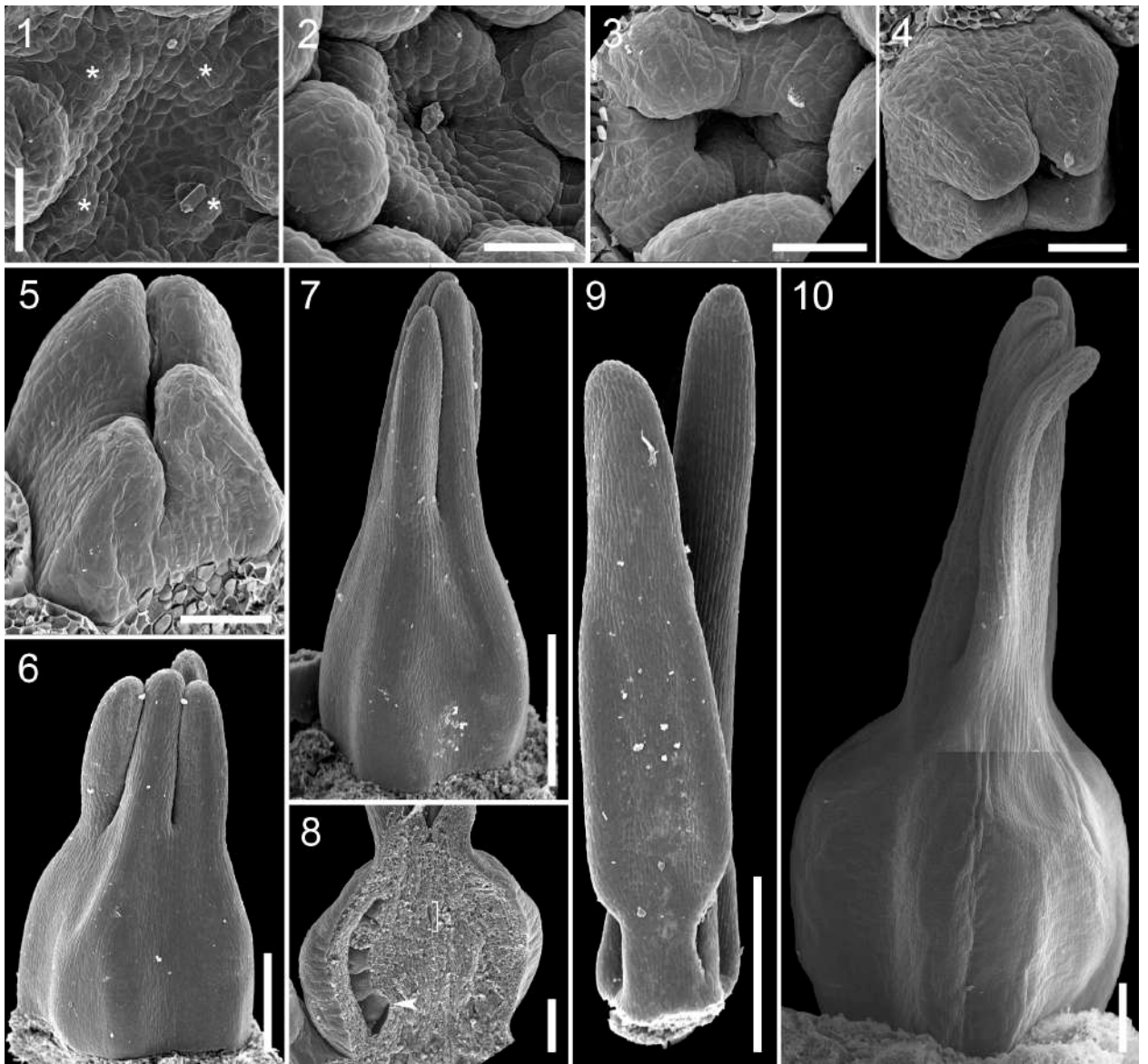


Рис. 69. Развитие гинецея *Paris quadrifolia*. 1 – заложение плодолистиков (\*). 2 – плодолистики становятся пликатными. 3 – появление симпликатной зоны под свободными верхушками плодолистиков. 4-6 – увеличение зарзеров завязи (симпликатная зона) и стилодиев (асимпликатная зона). 7 – гинецей на стадии заложения семяпочек, участок непосредственно под стилодиями преобразуется в столбик. 8 – продольный разрез завязи, стрелкой показана граница синасцидиатной и симпликатной зон, скобкой – одногнездный участок симпликатной зоны с незамкнутыми брюшными швами. 9 – внутренняя тычинка и лепесток. 10 – полностью сформированный гинецей. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-3), 120 мкм (4-5), 400 мкм (6), 600 мкм (7, 9) и 300 мкм (8, 10).

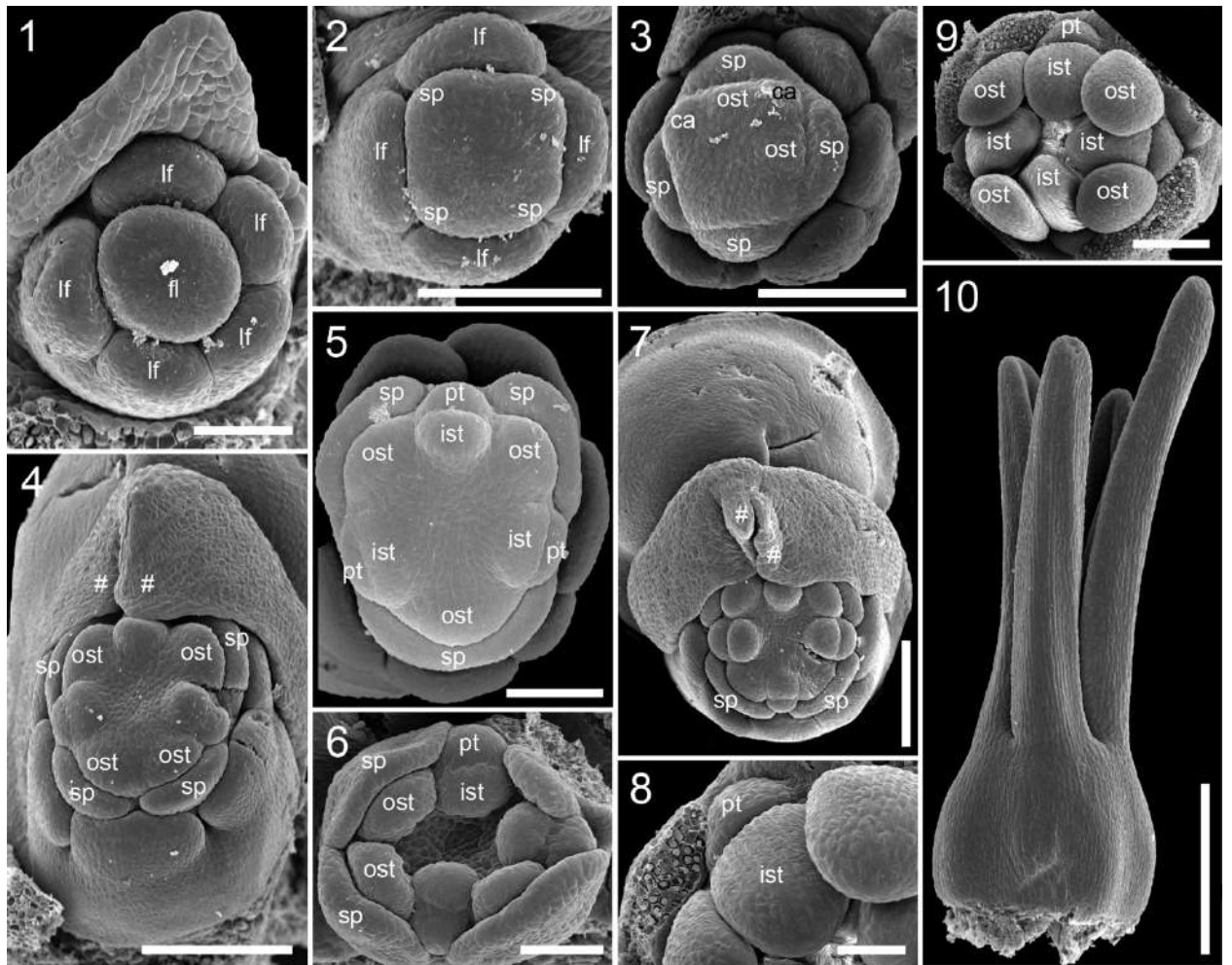


Рис. 70. Развитие цветка *Paris incompleta*. 1 – генеративный побег на стадии флорального примордия, вид с абаксиальной стороны, примордий медианного абаксиального листа имеет меньшие размеры. 2 – заложение чашелистиков. 3 – появление СА-примордиев и заложение наружных тычинок, на абаксиальной стороне примордии формируются с задержкой. 4-7 – цветки на стадии разделения СА-примордиев на примордий тычинки и лепестка. 8 – лепесток и тычинка, заложившиеся общим примордием, в типичном случае дальнейшего увеличения размеров лепестка не происходит. 9 – цветок вскоре после заложения гинецея, та же стадия, что на (8). 10 – молодой гинецей на стадии заложения семяпочек, столбик еще не развился. са – общий СА-примордий, lf – лист на цветоносе, fl – флоральный примордий, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, sp – чашелистик, # – верхушка лопасти предлиста генеративного побега. Масштабные отрезки – 150 мкм (1, 6), 300 мкм (2-3), 400 мкм (4, 7), 200 мкм (5, 9), 100 мкм (8) и 600 мкм (10).

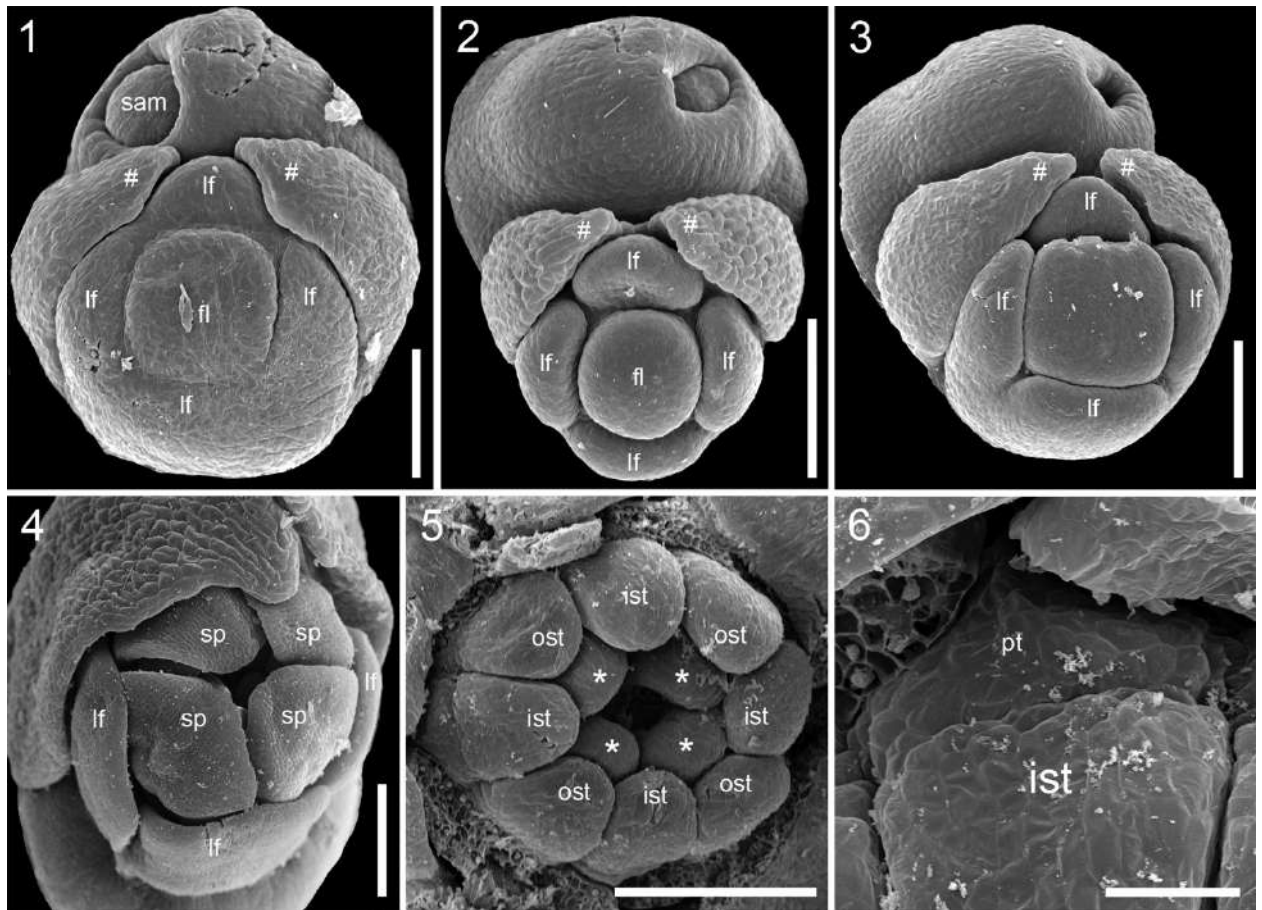


Рис. 71. Развитие цветка *Paris tetraphylla*. 1-2 – генеративный побег на стадии флорального примордия, вид с абаксиальной стороны, примордий медианного абаксиального листа имеет меньшие размеры. 3 – цветок перед заложением чашелистиков. 4 – бутон во время заложения гинецея. 5 – цветок во время удлинения стилодиев, тычинки на стадии формирования тек. 6 – увеличенное основание тычинки с (5), видна граница остановившегося в росте лепестка. lf – лист на цветоносе, fl – флоральный примордий, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, sp – чашелистик, sam – апикальная меристема корневища, \* – плодolistик, # – верхушка лопасти предлиста генеративного побега. Масштабные отрезки – 200 мкм (1), 300 мкм (2-5) и 60 мкм (6).

## Семейство Liliaceae

### Род *Tricyrtis* (*T. formosana*, *T. hirta*) – рис. 72-75

#### Строение соцветий

Соцветия изученных нами представителей рода представляют собой тирсы – открытый у *T. hirta* и закрытый у *T. formosana*. Тирс *T. formosana* состоит из монохазиев (извилин). На цветоножках боковых цветков развиты небольшие трансверзальные или почти трансверзальные брактеолы (рис. 73). Брактеолы в монохазии располагаются поочередно слева и справа от цветка, что приводит к формированию извилины. Брактеола всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Тирс *T. hirta* состоит из дихазиев, на высоких порядках ветвления переходящих в монохазии. На цветоножках развиты две почти супротивные трансверзальные брактеолы

(рис. 75). В цветке *T. hirta* медианный листочек околоцветника наружного круга находится в абаксиальном положении, а боковые листочки наружного круга почти противоположат брактеолам.

#### Строение цветков

Цветки крупные, актиноморфные, с шестью свободными листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех плодолистиков. Наружные листочки околоцветника крупнее внутренних, они жесткие, лодочковидные, снаружи густо покрыты волосками (простыми у *T. hirta* и головчатыми у *T. formosana*), при основании этих листочков развит полый мешковидный вырост, в котором выделяется нектар. Внутренние листочки околоцветника широкие, тонкие, килеватые, вдоль кия проходят две глубокие бороздки. В бутоне в бороздки входят края наружных листочков околоцветника, киль выступает наружу. Волоски развиты только вдоль кия.

Тычинки свободные, с длинными плоскими нитями. Нижней своей частью тычинки прижаты к гинецею, верхняя часть тычинки отогнута в сторону околоцветника (рис. 72).

Плодолистики сростаются по всей своей длине, кроме стилодиев (рис. 72). Завязь верхняя, по всей длине в зрелом гинецее трехгнездная, в поперечном сечении треугольная. Столбик короткий, с тремя каналами внутри, каждый из этих каналов в верхней части столбика продолжается в стилодий, а в нижней – в гнездо завязи. На верхушке каждого плодолистика находится двураздельный полый стилодий, по всей поверхности покрытый крупными головчатыми волосками. Плодолистики *Tricyrtis* состоят из очень короткой стерильной асцидиатной и длинной пликатной зон. Гинецей состоит из синасцидиатной (стерильная базальная часть завязи), симпликатной (вторично синкарпный участок завязи и столбик) и асимпликатной (стилодии) зон (рис. 72).

Многочисленные анатропные, битегмальные семязпочки прикрепляются к плацентам, расположенным в пликатной зоне плодолистика. Микропиле обращено в сторону от брюшного шва, расположено очень близко от места отхождения семяножки и почти касается плаценты. Септальные нектарники отсутствуют.

#### Развитие цветков и соцветий

Цветки закладываются в пазухах брактеей (рис. 73). Флоральные примордии округлые. У *T. formosana* флоральный примордий по мере роста вытягивается трансверзально, после чего с его боковой стороны появляется примордий брактеолы. Брактеола может образоваться как слева, так и справа от флоральной меристемы, но всегда в позиции, близкой к трансверзальной. Очень быстро в пазухе брактеолы закладывается зачаток цветка, расположенного на оси следующего порядка (для цветка

$n+1$ -го порядка брактеола цветка  $n$ -го порядка является брактеей) (рис. 73). У *T. formosana* округлые примордии листочков околоцветника наружного круга появляются очень быстро, в спиральной последовательности (рис. 73). Первый листочек околоцветника закладывается строго напротив брактеолы (с другой стороны флоральной меристемы), два другие – по обе стороны от нее, но точную последовательность их возникновения определить не всегда удастся.

У *T. hirta* серповидные примордии брактеол появляются поочередно справа и слева от флоральной меристемы (рис. 75). Брактеолы закладываются в трансверсальной позиции, но их верхушка слегка смещена в адаксиальное положение. Тангенциально вытянутые примордии наружных листочков околоцветника появляются одновременно, но развитие медианного листочка околоцветника (расположенного абаксиально) задерживается (рис. 75).

Дальнейшее развитие цветка у изученных видов одинаково. Внутренние листочки околоцветника и тычинки закладываются чередующимися кругами, элементы одного круга закладываются одновременно (рис. 73, 75). Листочки околоцветника по мере роста принимают характерную для них форму: у внутренних листочков формируются кили, у наружных листочков секретизирующие нектар выросты формируются на самых последних стадиях развития околоцветника. У тычинок сначала формируется пыльник, затем – тычиночная нить.

Гинецей закладывается в виде замкнутого треугольного валика (рис. 74, 75). Вершины треугольника соответствуют спинкам плодолистиков, немного вогнутые грани – конгенитально сросшимся их краям. Гинецей постепенно увеличивается в длину, в центре его видна крупная полость. Как только завершается рост в длину, в области завязи появляются плаценты с семяпочками.

Стилодии формируются после заложения завязи путем роста верхнего края плодолистиков в области спинки (рис. 74). Края растущих лопастей, образующих стилодии, завернуты внутрь. Самый кончик лопасти расширяется и затем разделяется надвое. Затем все свободные края плодолистиков срастаются, закрывая отверстие на верхушке гинецея. По всей поверхности стилодиев появляются головчатые волоски.

На последних стадиях развития гинецея закладывается синасцидиатная зона, плаценты в симпликатной зоне срастаются вдоль линии соприкосновения, завязь из одногнездной становится трехгнездной.

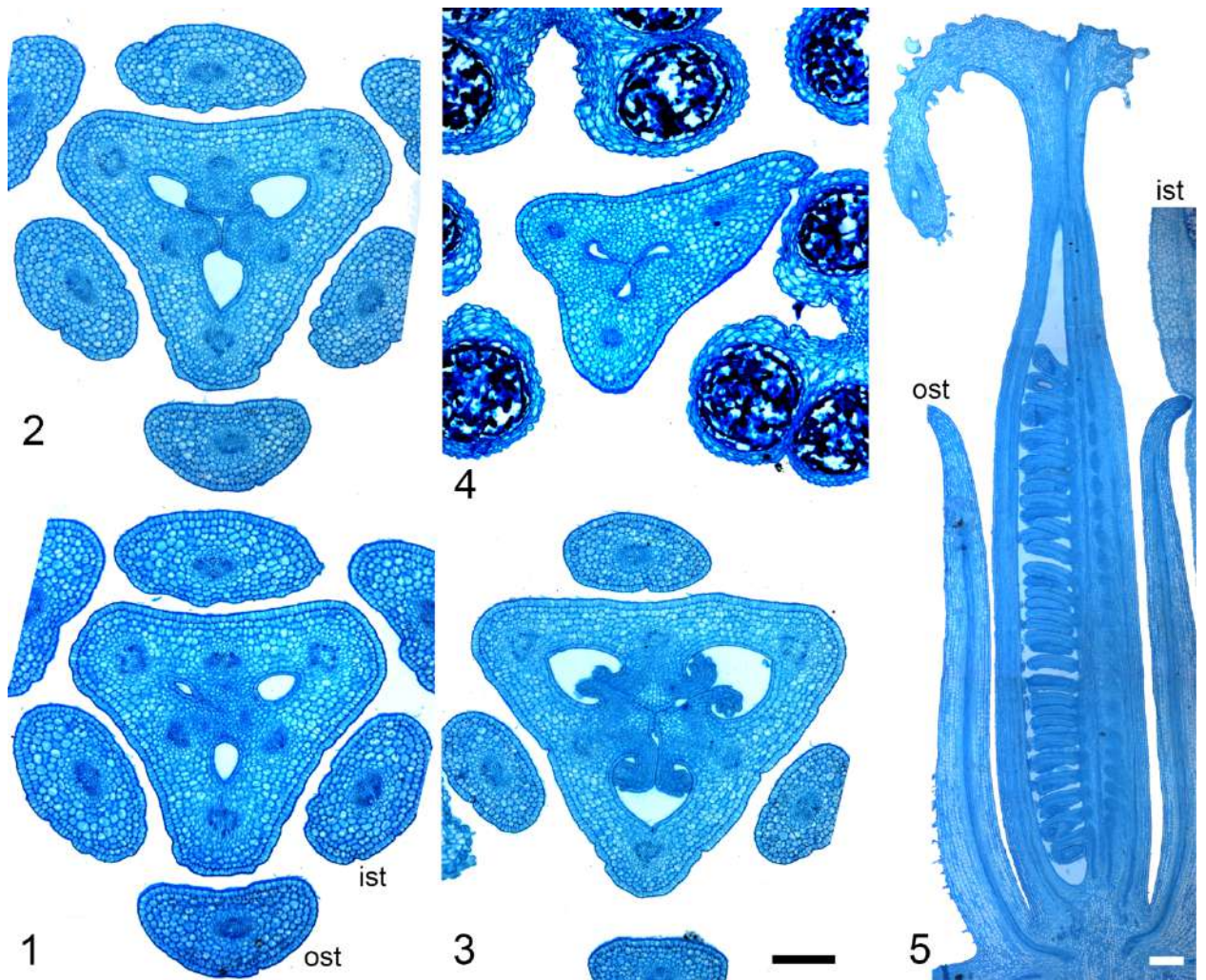


Рис. 72. Строение цветка *Tricyrtis formosana* на серийных поперечных и продольном срезах. 1 – основание завязи, синасцидиатная зона. 2 – трехгнездная симпликатная зона ниже плацент. 3 – завязь, симпликатная зона с плацентами. 4 – дистальная часть столбика, симпликатная зона. 5 – продольный срез завязи. ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-4) и 100 мкм (5).



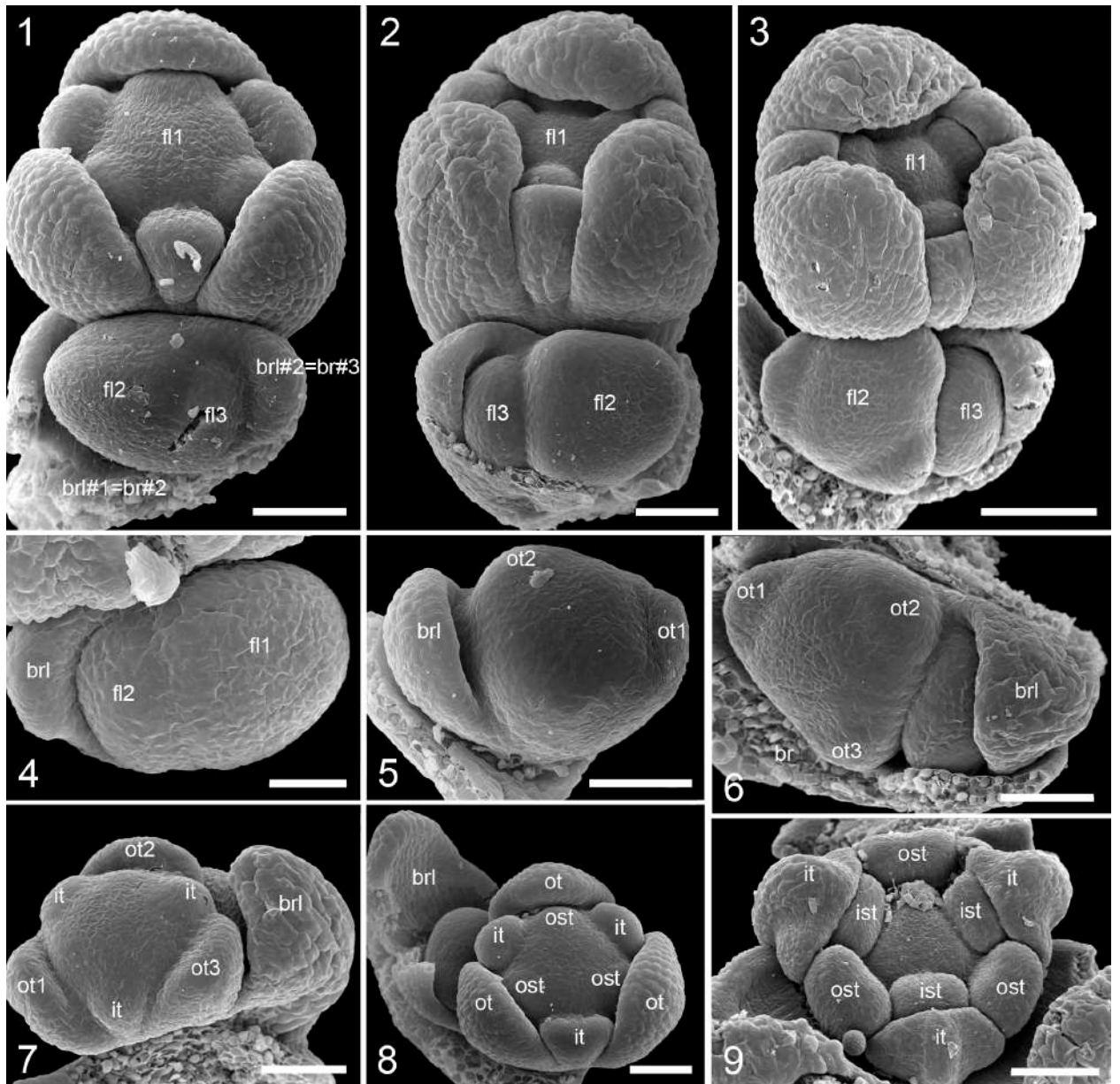


Рис. 73. Развитие цветка *Tricyrtis formosana*. 1-3 – участок извилин с тремя цветками на последовательных стадиях развития, цветки пронумерованы в порядке заложения. 4 – цветок перед заложением околоцветника, в пазухе брактеолы виден вытянутый примордий цветка следующего порядка 5-6 – заложение наружных листочков околоцветника. 7 – заложение внутренних листочков околоцветника. 8 – заложение тычинок. 9 – цветок перед заложением гинецея, на внутренних листочках околоцветника формируются кили. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-2, 5-8), 150 мкм (3), 60 мкм (4) и 120 мкм (9).

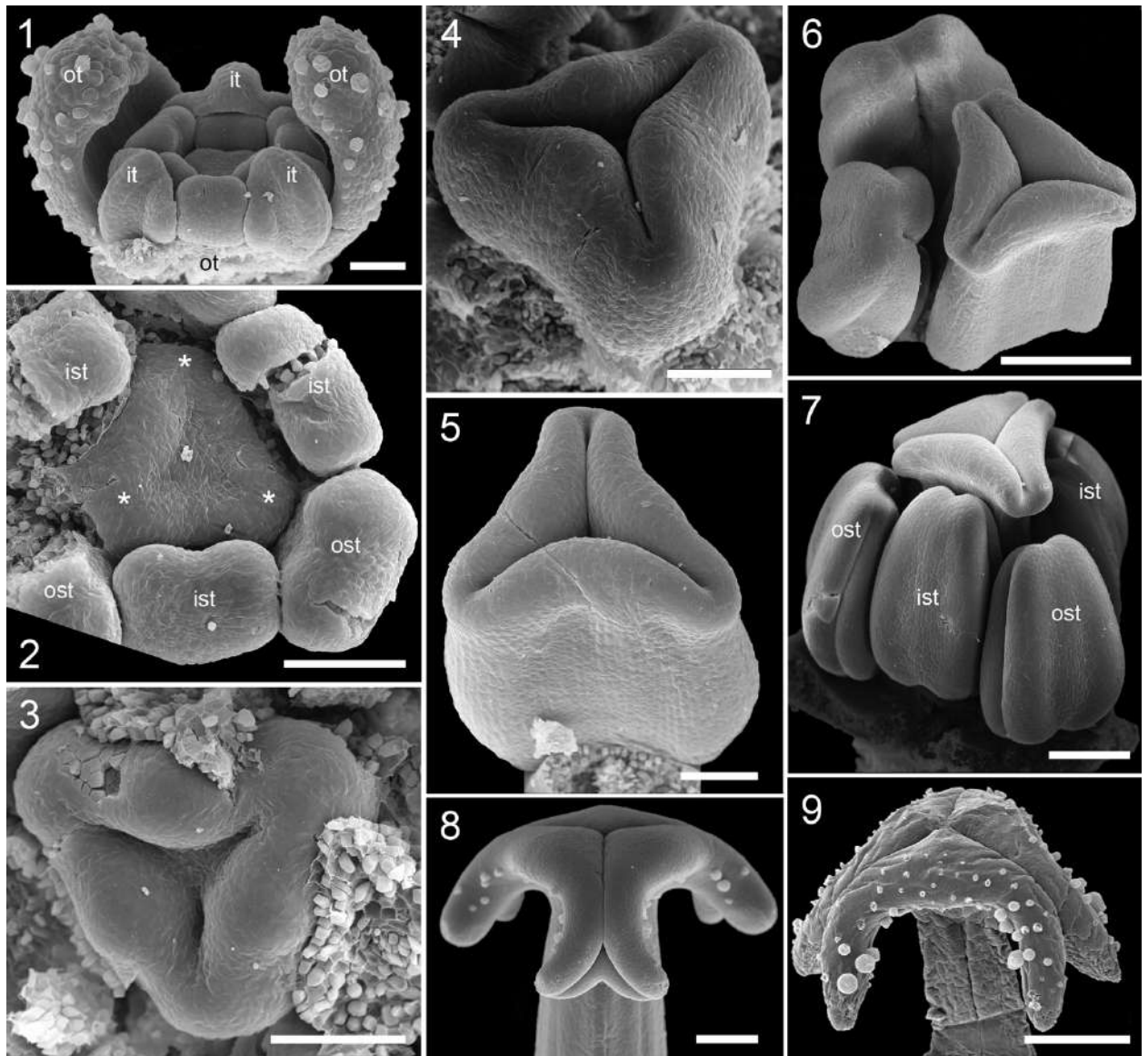


Рис. 74. Развитие гинецея *Tricyrtis formosana*. 1 – цветок сбоку во время заложения гинецея, внутренние листочки околоцветника килеватые, наружные – покрыты головчатыми волосками. 2 – заложение гинецея треугольным валиком, \* – верхушки плодolistиков. 3-5 – удлинение симпликатной зоны. 6-7 – начало удлинения стилодиев. 8 – столбик с двураздельными открытыми в дистальной части стилодиями, брюшные швы и отверстие на верхушке гинецея постгенитально замкнуты. 9 – верхушка зрелого гинецея без отверстий во внешнюю среду. it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-5), 300 мкм (6-8) и 600 мкм (9).

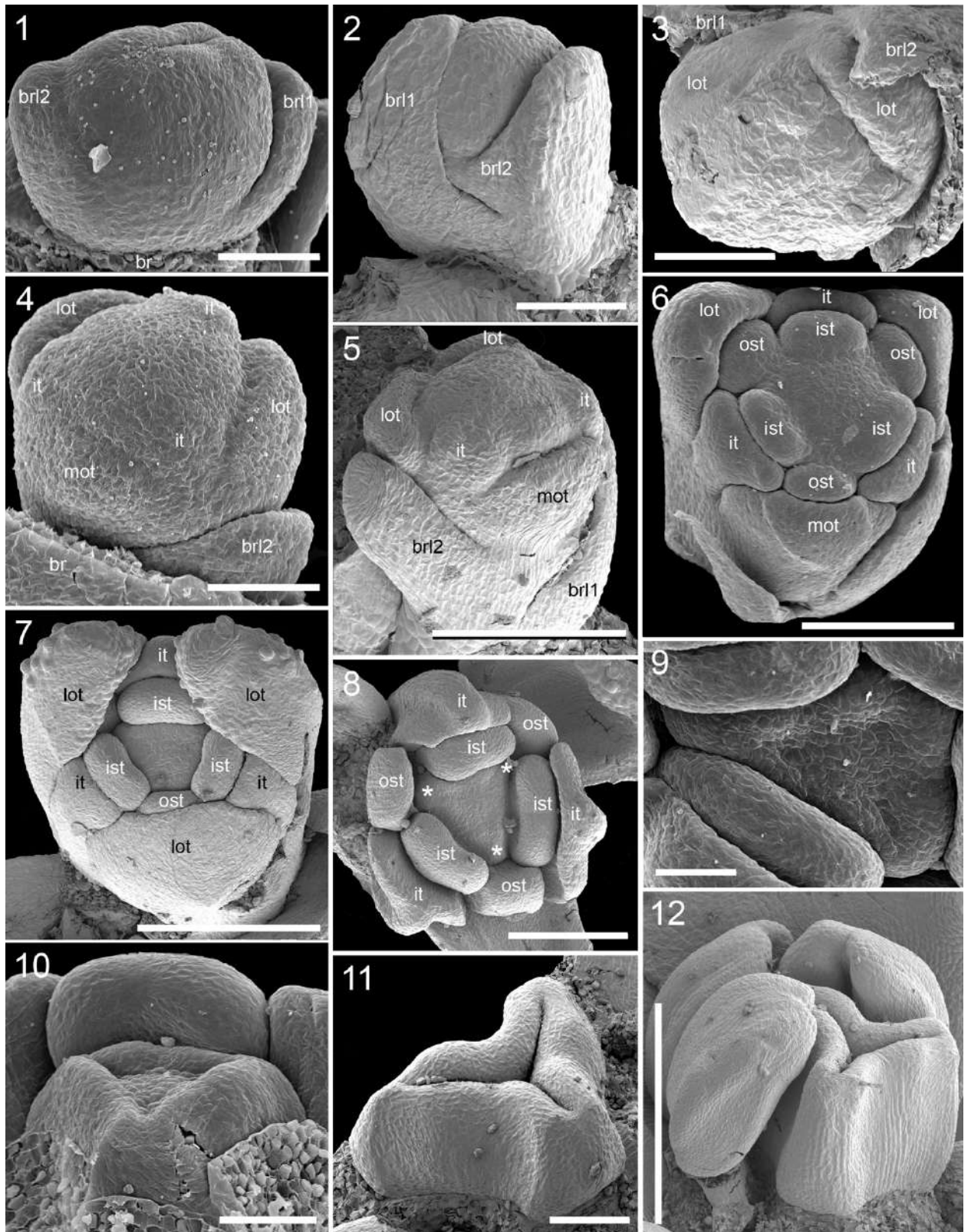


Рис. 74. Развитие цветка *Tricyrtis hirta*. 1-2 –заложение брактеол, виды с абаксиальной и адаксиальной стороны. 3 – заложение боковых наружных листочков околоцветника. 4-5 – заложение внутренних листочков околоцветника. 6 – цветок перед заложением гинецея, 7-8 – заложение гинецея, \* – верхушки плодолистиков. 9-12 – удлинение симпликатной зоны. Цифрами обозначен порядок заложения брактеол. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-4), 200 мкм (5-6, 8, 11), 60 мкм (9), 80 мкм (10) и 300 мкм (12).

## Род *Scoliopus* (*S. bigelovii*) – рис. 76

### Строение цветка

К сожалению, детали строения соцветия *Scoliopus* нам изучить не удалось. В литературе нет общепринятого мнения об устройстве соцветий этого редкого в коллекциях растения, одна из гипотез предполагает, что соцветие представляет собой терминальный эбрактеозный зонтикоподобный тирс, другая – пазушные эбрактеозные кисти (Berg, 1959; Utech, 1979, 1992). На тех экземплярах *Scoliopus*, с которых мы собирали материал, цветки были одиночными и располагались между двумя фотосинтезирующими листьями розетки. Цветки развиваются на длинных немного изгибающихся под тяжестью цветка цветоножках.

Цветки относительно крупные, актиноморфные, тримерные, с тремя длинными отогнутыми ланцетными чашелистиками и тремя узкими линейными направленными вверх лепестками. Элементы околоцветника, срастаясь друг с другом при основании, формируют очень короткую цветочную трубку, внутри которой помещается гинофор. В каждом цветке развиты только три наружные тычинки, они короткие, примерно равные по длине завязи. Тычиночные нити отогнутые, плоские, основанием прирастают к основанию чашелистиков, прикрепляясь в средней их части. Внутренние тычинки редуцированы до очень коротких нитевидных стаминодиев, которые иногда отсутствуют. Стаминодии при основании срастаются с лепестками. В бутоне стаминодии входят в желобки, образующиеся при основании завязи напротив линий срастания плодолистиков (рис. 76).

Гинецей сидит на коротком гинофоре и состоит из трех сросшихся полностью открытых в области завязи плодолистиков. Завязь верхняя, по всей длине одногнездная, в поперечном сечении выше стаминодиев треугольная, при этом грани гинецея соответствуют совершенно плоским спинкам плодолистиков, а ребра – сросшимся краям соседних плодолистиков. Столбик короткий, полый. На верхушке каждого плодолистика находится длинный полый, загнутый книзу стилодий. Стилидии располагаются над пыльниками. Плодолистики *Scoliopus* целиком пликатные. Гинецей состоит из симпликатной (завязь и столбик) и асимпликатной (стилодии) зон.

Крупные анатропные семяпочки располагаются на париетальных плацентах в два ряда. Самое основание завязи стерильно, плаценты начинаются примерно на уровне верхушек стаминодиев. Микропиле обращено в сторону стенки завязи и расположено очень близко от места отхождения семяножки, почти касаясь плаценты. Септальные нектарники отсутствуют (рис. 76).

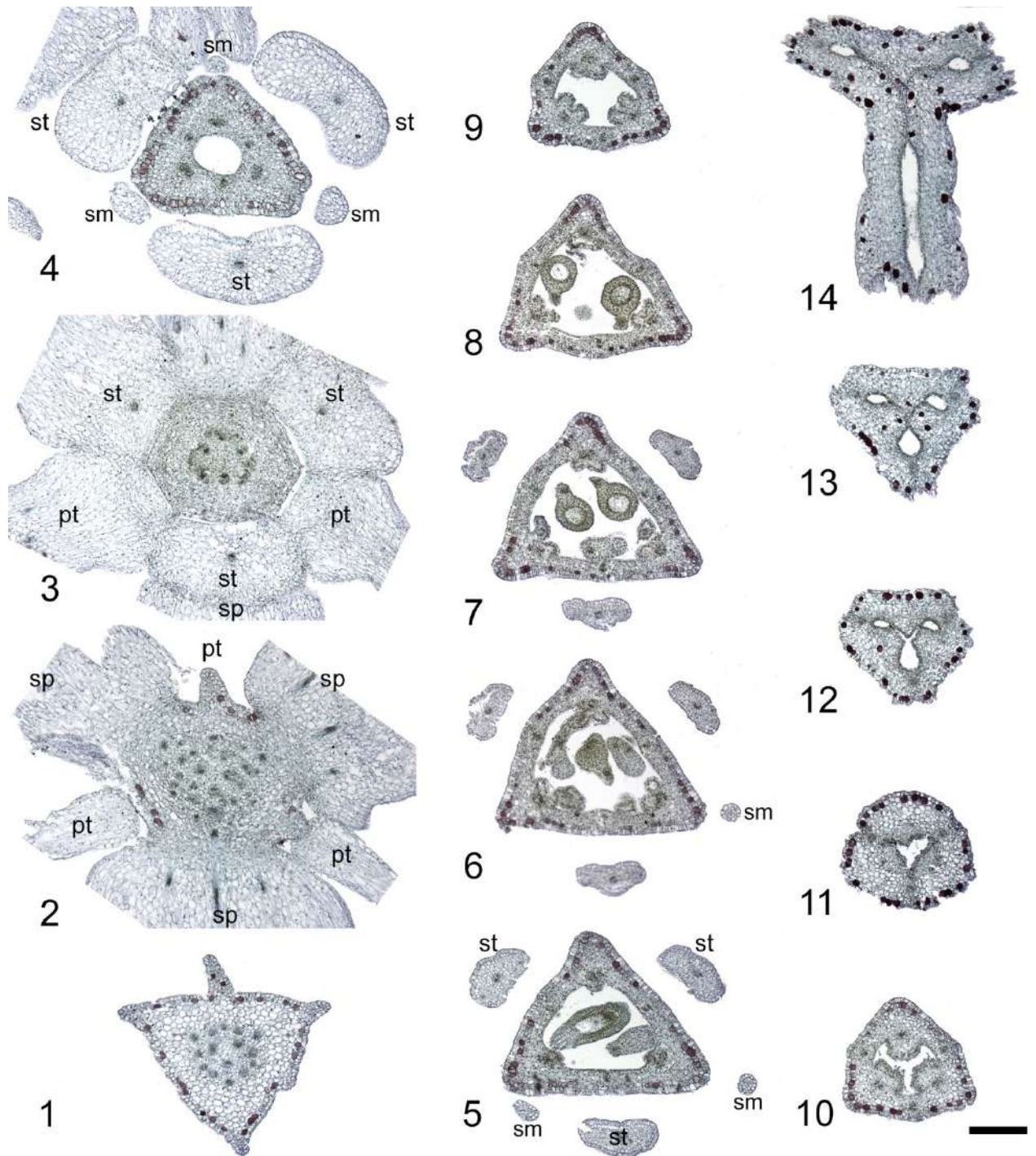


Рис. 76. Строение цветка *Scoliopus bigelovii* на серии поперечных срезов. 1 – цветоножка под цветком. 2 – цветоложе на уровне отхождения околоцветника. 3 – срез под основанием завязи, гинофор, окруженный короткой цветочной трубкой. 4 – основание завязи, симпликатная зона ниже плацент, вокруг видны основания тычиночных нитей и стаминодиев, выше этого уровня околоцветник не показан. 5-8 – завязь, симпликатная зона с плацентами, выше (7) тычинки не показаны. 9 – дистальная стерильная часть завязи. 10-12 – столбик, симпликатная зона. 13 – дистальная трехгнездная часть столбика, симпликатная зона. 14 – стилодии, асимпликатная зона. sm – стаминодий, st – наружная тычинка, pt – лепесток, sp – чашелистик. Масштабный отрезок – 400 мкм, все срезы в одном масштабе.

## ПОРЯДОК ASPARAGALES

### Семейство Asparagaceae

#### Род *Ledebouria* (*L. socialis*) – рис. 77-79

#### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Ledebouria* – относительно многоцветковая терминальная открытая кисть. Цветки расположены по спирали и поникают на изогнутых цветоножках. Во время цветения соцветие выглядит эбрактеозным, однако в очень молодых соцветиях можно увидеть мелкие брактеи и расположенные при основании цветоножек брактеолы (рис. 78). Брактеола может располагаться как слева, так и справа от цветка, но всегда единообразно в пределах соцветия. Она занимает трансверзально-абаксиальное положение и всегда находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех сросшихся плодолистиков (рис. 77, 78). Ориентация цветка относительно материнской оси у всех цветков в соцветии одинакова – медианный наружный листочек околоцветника расположен абаксиально, на одном радиусе с брактеей. Наружные листочки околоцветника шире и немного длиннее внутренних. В бутоне верхушки (но не основания!) более узких внутренних листочков околоцветника оказываются снаружи от более широких наружных. Листочки околоцветника срастаются при основании в короткую широкую трубку (рис. 77). Тычинки короче листочков околоцветника. Тычиночные нити прикрепляются к основанию листочков околоцветника, основания тычиночных нитей примерно в три раза уже оснований листочков околоцветника.

Плодолистики чередуются с внутренними тычинками и срастаются по всей своей длине. Гинецей на всем протяжении трехгнездный (рис. 77). Завязь верхняя, ребристая, возвышается на коротком массивном гинофоре. Ложбинки вдоль завязи расположены напротив тычинок. Более глубокие ложбинки формируются вдоль линий срастания плодолистиков, в них в бутоне входят нити внутренних тычинок. На спинках плодолистиков имеются менее глубокие ложбинки, в которых в бутоне помещаются нити наружных тычинок. Столбик узкий с небольшим головчатым рыльцем, на всем протяжении с тремя отдельными каналами, которые ведут в гнезда завязи. Отверстия каналов на верхушке гинецея постгенитально замкнуты, изолируя полости гинецея от внешней среды. У плодолистиков выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне замкнуты по всей ее длине.

Зональность гинецея достаточно сложна из-за наличия септальных нектарников и с трудом вписывается в терминологию W. Leinfellner (1950). Септальные нектарники в виде

трех отдельных полостей продолжаются из гинофора в септы и открываются протяженной щелью на верхушке завязи (рис. 77). Таким образом, гинофор, соответствует конгенитально сросшимся ножкам плодолистиков. В асцидиатной зоне плодолистки сростаются конгенитально, за исключением участка, где расположен нектарник. Так как в центре гинецея плодолистки срослись конгенитально, то этот участок не является гемисинасцидиатной зоной. Интерпретации данной области как синасцидиатной зоны препятствуют свободные боковые участки плодолистиков в области нектарников. Выше условной синасцидиатной зоны расположены гемисимплекатная и асимплекатная зоны. Синасцидиатная зона формирует стерильный базальный участок завязи. Гемисимплекатная зона также короткая, но в ней расположены семяпочки. Верхняя половина завязи и столбик образованы асимплекатной зоной.

Плаценты расположены при основании гемисимплекатной зоны и несут обычно две семяпочки на плодолистик. Семяпочки анатропные, битегмальные, микропиле обращено в сторону от брюшного шва. При созревании семян семяпочки поворачиваются на фуникулусе так, что микропиле становятся направлены к основанию гинецея.

#### Развитие цветков и соцветий

Флоральные примордии появляются в пазухах спирально расположенных брактеей. Перед заложением околоцветника сбоку от флоральной меристемы в трансверзально-абаксиальной позиции отделяется брактеола. Флоральная меристема сильно увеличивается в размерах, почти закрывая собой небольшие брактею и брактеолу, после чего начинается заложение околоцветника (рис. 78). Листочки околоцветника закладываются в спиральной последовательности. Сначала закладываются более широкие наружные листочки околоцветника. Первый примордий появляется строго напротив брактеолы, но с другой стороны флоральной меристемы – в адаксиально-трансверзальной позиции, иногда лишь немного отклоняясь от строго медианного положения. Вторым наружный листочек околоцветника закладывается также адаксиально-трансверзально, ближе к брактеоле, иногда его положение почти трансверзальное. Последний наружный листочек околоцветника появляется в медианном абаксиальном положении напротив брактеи (рис. 78). При расположении брактеолы слева от цветка, спираль, по которой идет заложение наружных листочков околоцветника, направлена против часовой стрелки, а при расположении брактеолы справа от цветка – по часовой стрелке. Внутренние листочки околоцветника также закладываются по спирали, обычно продолжая направление спирали, заданное заложением наружных листочков околоцветника. Первый внутренний листочек околоцветника закладывается между первым и вторым наружными листочками в медианной позиции, второй – между вторым и третьим наружными листочками строго

напротив брактеолы. Последний внутренний листочек околоцветника занимает до этого ничем не занятое пространство между первым и третьим наружными листочками (рис. 78). Примордии тычинок появляются очень быстро, в пределах круга тычинки закладываются почти одновременно, последовательность их заложения установить достоверно не удастся.

В молодых бутонах листочки околоцветника полностью свободны (трубка околоцветника образуется на самых поздних стадиях развития). Тычинки также изначально свободные, но затем срастаются с соответствующими листочками околоцветника путем интеркалярного роста на поздних стадиях развития цветка.

Плодолистики закладываются тремя отдельными подковообразными примордиями. Они начинают удлиняться, формируя пликатные зоны (рис. 79). Очень скоро края плодолистиков заворачиваются внутрь и начинается формирование плацент. Одновременно с заложением семязпочек по периферии гинецея между спинками плодолистиков образуются перемычки, соединяющие плодолистики друг с другом. Образование этих перемычек дает начало заложению гемисимплекатной зоны. Дальнейший рост гинецея связан с увеличением длины гемисимплекатной и асимплекатной зон. Между растущими плодолистиками долгое время заметен голый участок цветоложа (рис. 79). В области завязи из-за формирования крупных семязпочек спинки плодолистиков начинают выпирать в сторону околоцветника, на границах срастания между плодолистиками формируются глубокие ложбинки. По мере роста гинецея, свободные края плодолистиков сближаются в центре гинецея, и происходит их постгенитальное срастание – зарастают брюшные швы и плодолистики срастаются друг с другом. Срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшных швов приводит к интернализации септальных нектарников в гемисимплекатной зоне. Постгенитальные срастания в завязи начинаются на достаточно ранних стадиях, еще до формирования столбика, поэтому в зрелых цветках линии постгенитальных срастаний не видны (рис. 77, 79). Столбик начинает удлиняться после формирования завязи. Асцидиатные зоны плодолистиков и гинофор начинают формироваться путем зонального роста под основанием гемисимплекатной зоны. Для образования нектарников в этой части гинецея постгенитальные срастания не задействованы.



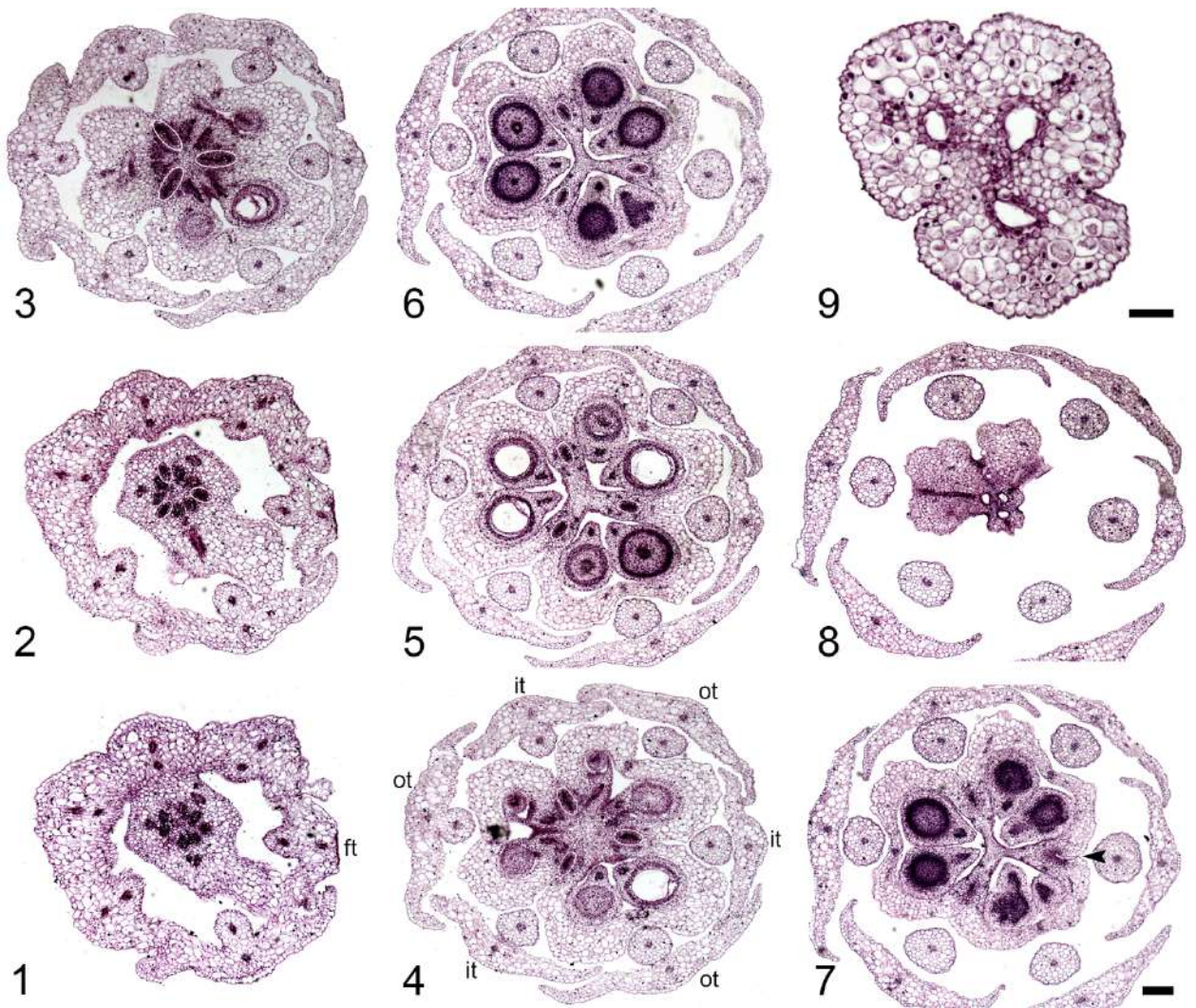


Рис. 77. Строение цветка *Ledebouria socialis* на серии поперечных срезов. 1 – основание гинофора, окруженное цветочной трубкой. 2 – дистальная часть гинофора с септальными нектарниками. 3 – основание завязи, синасцидиатная зона. 4 – завязь, гемисимпликатная зона с плацентами. 5-6 – завязь, гемисимпликатная зона выше плацент. 7 – переход к асимпликатной зоне, уровень открытия септальных нектарников (отверстие нектарника показано черной стрелкой). 8 – крыша завязи и основание столбика, асимпликатная зона. 9 – столбик, асимпликатная зона. ft – цветочная трубка, it – внутренний листочек околоцветника, ot – наружный листочек околоцветника. Септальные нектарники обведены белой линией. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-8, срезы в одном масштабе) и 50 мкм (9).

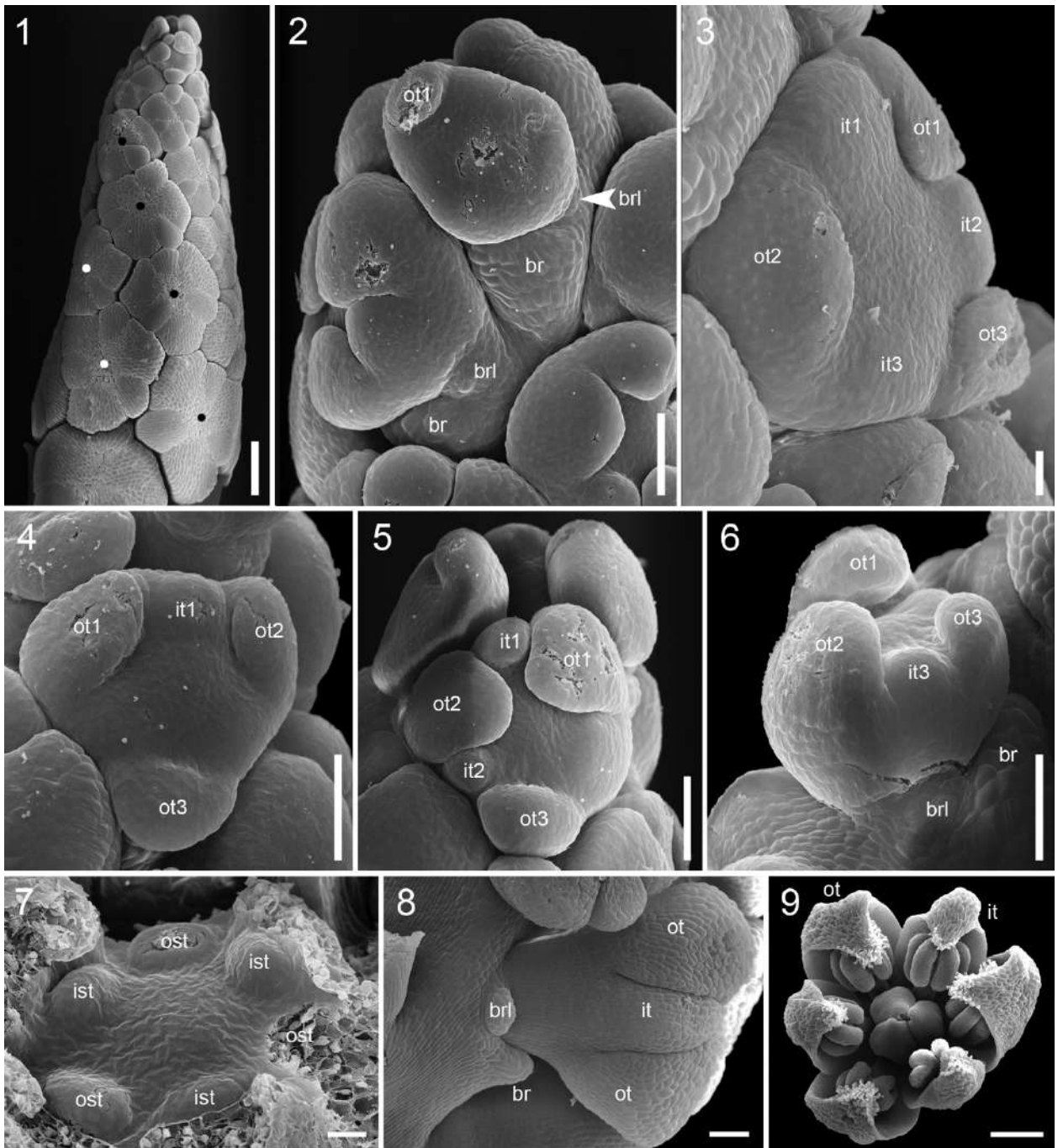


Рис. 78. Развитие цветка *Ledebouria socialis*. 1 – молодое соцветие, точками одного цвета показаны цветки, лежащие на одной парастихе. 2 – верхушка соцветия, заложение первого наружного листочка околоцветника (у дистального цветка). 3-6 – заложение околоцветника, виды сверху и сбоку. 7 – заложение тычинок. 8 – бутон до образования цветочной трубки, вид сбоку. 9 – раскрытый бутон без цветочной трубки, с формирующимися гинецеем. br – брактя, brl – брактеола, it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Цифрами обозначен порядок заложения органов. Масштабные отрезки – 300 мкм (1, 9), 100 мкм (2, 4-6, 8) и 30 мкм (3, 7).

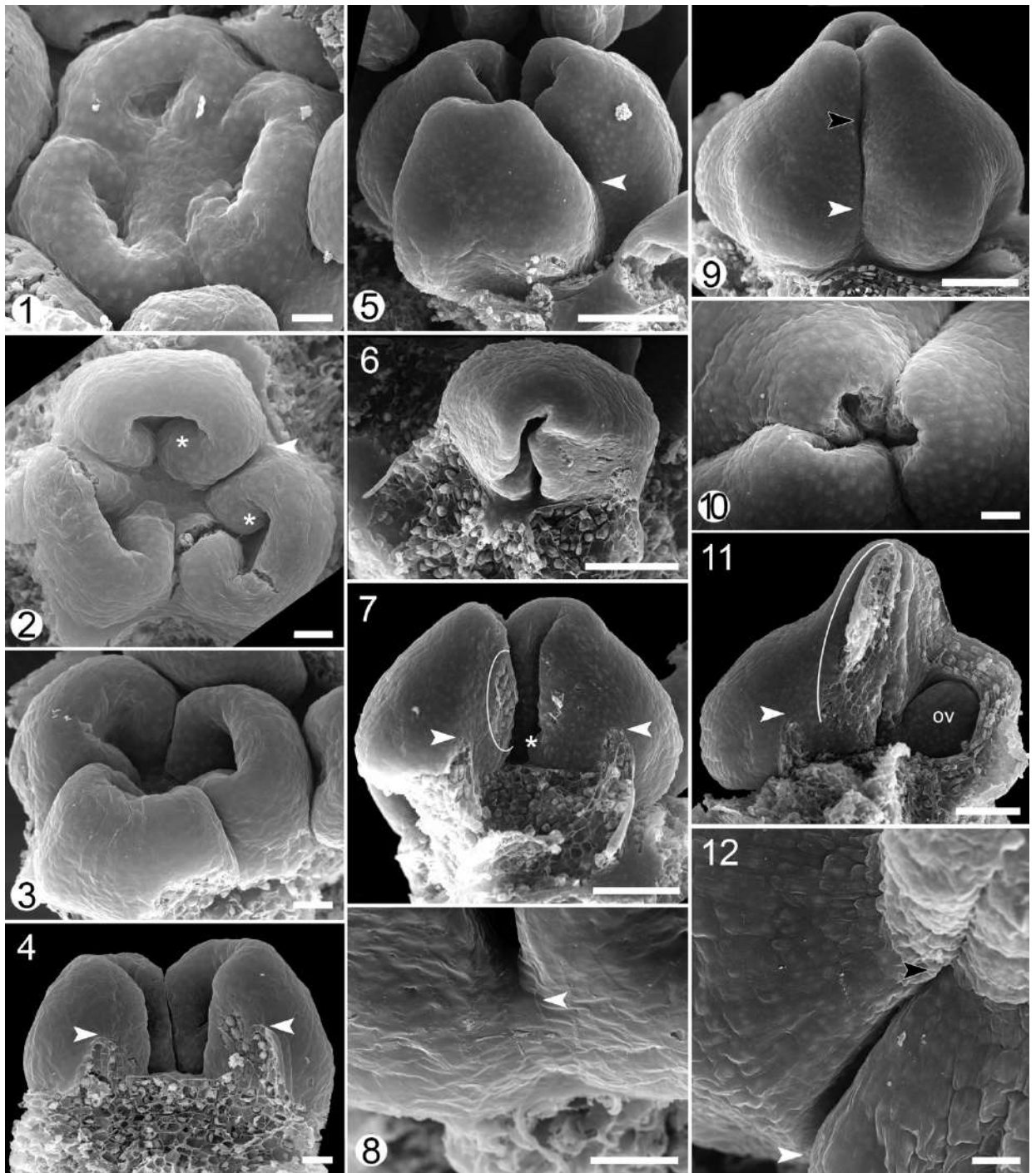


Рис. 79. Развитие гинецея *Ledebouria socialis*. 1 – подковообразные плодолистики, асимплекатная зона. 2 – заложение семяпочек и образование гемисимплекатной зоны. 3-5 – рост плодолистиков, удлинение асимплекатной и гемисимплекатной зон. 6 – отдельный плодолистик перед началом постгенитальных срастаний. 7 – гинецей в начале постгенитального срастания между плодолистиками, один плодолистик удален. 8 – основание завязи, граница гемисимплекатной и асимплекатной зон. 9-10 – гинецей перед удлинением столбика с постгенитально сросшимися плодолистиками, сбоку и сверху. 11 – продольный разрез гинецея, септальный нектарник находится между зоной постгенитального срастания в центре гинецея и внешней стенкой завязи. 12 – нектарная щель в зрелом гинецее. \* – семяпочки. Скобкой показана область постгенитального срастания между плодолистиками в гемисимплекатной и асимплекатной зонах. Белыми стрелками показана верхняя граница гемисимплекатной зоны/нижняя граница отверстия септального нектарника. Черными стрелками показана верхняя граница отверстия нектарника. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-4, 8, 10, 12) и 100 мкм (5-7, 9, 11).

## ПОРЯДОК ARECALES

### Семейство *Dasypogonaceae*

Род *Dasypogon* (*D. bromeliifolius* и *D. hookeri*) – рис. 80-85

#### Строение цветков и соцветий

Многочисленные мелкие цветки *Dasypogon* собраны в компактные брактеозные шарообразные соцветия на верхушке длинных цветоносов, покрытых редкими линейными листьями. Строение соцветий своеобразно. На главной оси соцветия по спирали расположены довольно крупные чешуевидные линейные брактей, в пазухах которых расположены сидячие парциальные соцветия из 4-х тримерных цветков. Два цветка трансверзальные и два медианные (рис. 80, 83). Если рассматривать молодые соцветия, то заметно, что из двух медианных цветков верхний несколько крупнее, чем все остальные, поэтому его можно признать терминальным. Нижний медианный цветок меньших размеров, чем остальные цветки «квартета». Оба медианных цветка относительно главной оси соцветия ориентированы одинаково таким образом: медианный наружный листочек околоцветника находится в адаксиальном положении, два другие наружные листочка – трансверзально-абаксиальные. Часто нижний медианный цветок расположен несколько косо. Кроющего листа у нижнего медианного цветка нет. При боковых цветках имеются небольшие узкие брактей. Относительно собственных брактей и терминального цветка боковые цветки в парциальном соцветии ориентированы так же, как медианные цветки относительно главной оси – их медианный наружный листочек обращен к терминальному цветку, а боковые наружные листочки находятся по бокам от брактей (рис. 80, 83). В пазухах самых верхних брактей расположены не «квартеты», а одиночные цветки, окружающие терминальный цветок. Такие же одиночные цветки можно обнаружить в основании соцветия. Одиночные цветки соответствуют старшему (верхнему) медианному цветку «квартета». Возможны две интерпретации парциального соцветия и, следовательно, соцветия целиком. 1) Парциальное соцветие представляет собой дихазий (терминальный цветок и два боковые), нижний медианный цветок развивается сериально по отношению к терминальному цветку. Все соцветие – компактный закрытый тирс из дихазиев. 2) Парциальное соцветие – закрытая головка, в которой у двух нижних боковых цветков есть кроющие листья, а у верхнего медианного – нет. Соцветие целиком – двойная головка.

Цветки актиноморфные, тримерные, с шестью свободными листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и гинецеем из трех сросшихся плодолистиков. Наружные листочки околоцветника жесткие, они шире, толще и немного длиннее внутренних, в бутоне целиком охватывают цветок. Внутренние

листочки околоцветника мягкие, с узким основанием и расширенной дистальной частью. Тычинки свободные, в бутоне короче листочков околоцветника, но во время цветения примерно в два раза превышают околоцветник.

Плодолистики срастаются по всей своей длине (рис. 82, 85). Завязь верхняя, ребристая, ложбинки вдоль завязи расположены напротив тычинок. Более глубокие ложбинки формируются вдоль линий срастания плодолистиков, в них в бутоне входят нити внутренних тычинок. На спинках плодолистиков имеются короткие, менее глубокие ложбинки, в которых в бутоне помещаются нити наружных тычинок. В основании завязь на небольшом протяжении трехгнездная, выше одногнездная. В одногнездном участке завязи сросшиеся края плодолистиков вдаются в полость завязи, разделяя ее на три компартамента. Столбик массивный, длинный, с небольшим головчатым рыльцем, на всем протяжении с каналом, который вниз продолжается в полость завязи, а на верхушке постгенитально зарастает, изолируя полость гинецея от внешней среды. У плодолистиков выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне не зарастают.

Зональность гинецея достаточно сложна из-за наличия септальных нектарников, поэтому описать гинецей в терминах W. Leinfellner (1950) непросто. Септальные нектарники в виде трех отдельных щелей начинаются от основания трехгнездной области завязи и открываются при переходе к одногнезднему участку. Трехгнездный участок завязи условно соответствует синасцидиатной зоне. Типичной синасцидиатной зоной его не позволяют признать свободные боковые поверхности, на которых расположены нектарники. Гемисинасцидиатной зоной эта область также не является, так как в центре гинецея плодолистики срастаются конгенитально. Выше синасцидиатной зоны расположены гемисимпликатная и асимпликатная зона. Синасцидиатная и фертильная гемисимпликатная зоны формируют базальный участок завязи, а асимпликатная – остальную часть завязи и столбик.

Анатропные битегмальные семяпочки по одной на гнездо завязи прикрепляются в в основании пликатной зоны к одному из краев плодолистика. Микропиле семяпочки из-за поворота фуникулуса обращено к основанию гинецея, большая часть семяпочки расположена выше плаценты в одногнездном участке завязи, образованном асимпликатной зоной.

В зрелых цветках *Dasypogon* линии постгенитального срастания между плодолистиками не видны, отсутствие видимых следов срастания затрудняет правильную интерпретацию строения гинецея (рис. 82, 85). Изучение развития цветка, в частности

формирование гинецея, особенно необходимо для правильного установления вкладов конгенитального и постгенитального срастания в формирование гинецея.

#### Развитие цветков и соцветий

Имеющийся у нас материал не позволяет достоверно установить последовательность заложения цветков в парциальном соцветии-«квартете» и наружных листочков околоцветника в отдельных цветках. Насколько можно судить по имеющимся у нас микрографиям, цветки на ранних стадиях развития (заложение околоцветника) выглядят разновозрастными. От самого развитого до самого молодого их можно расположить так – верхний медианный цветок, боковые цветки, нижний медианный цветок (рис. 80, 83). Только что заложившиеся наружные листочки околоцветника имеют несколько разные размеры, но, различие в размерах, на наш взгляд, в данном случае не свидетельствует о неодновременном их заложении. Внутренние листочки околоцветника, так же, как и тычинки, в пределах круга закладываются одновременно (рис 80, 81, 83, 84).

Плодолистики закладываются тремя отдельными округлыми примордиями, которые вскоре становятся овальными. Затем плодолистики начинают удлиняться, оставаясь почти плоскими, лишь при основании края у молодого плодолистика немного заворачиваются внутрь, так формируется пликатная зона (рис. 81, 84). Очень быстро молодые плодолистики смыкаются, закрывая центр цветка. Начиная с этого момента начинаются постгенитальное срастание краев плодолистиков в асимплекатной зоне и зональный рост при основании гинецея. В результате роста при основании гинецея формируются гемисимплекатная зона с плацентами и синасцидиатная зона с септальными нектарниками. Для образования нектарников в синасцидиатной зоне постгенитальные срастания не задействованы. Дальнейший рост асимплекатной зоны приводит к формированию одногнездного участка завязи и столбика. Удлинение этих частей гинецея происходит уже после постгенитального срастания плодолистиков между собой, линии постгенитального срастания исчезают очень быстро, как только намечаются границы завязи и столбика. Из-за давления тычинок на завязи образуются желобки (рис. 81, 82, 84, 85).

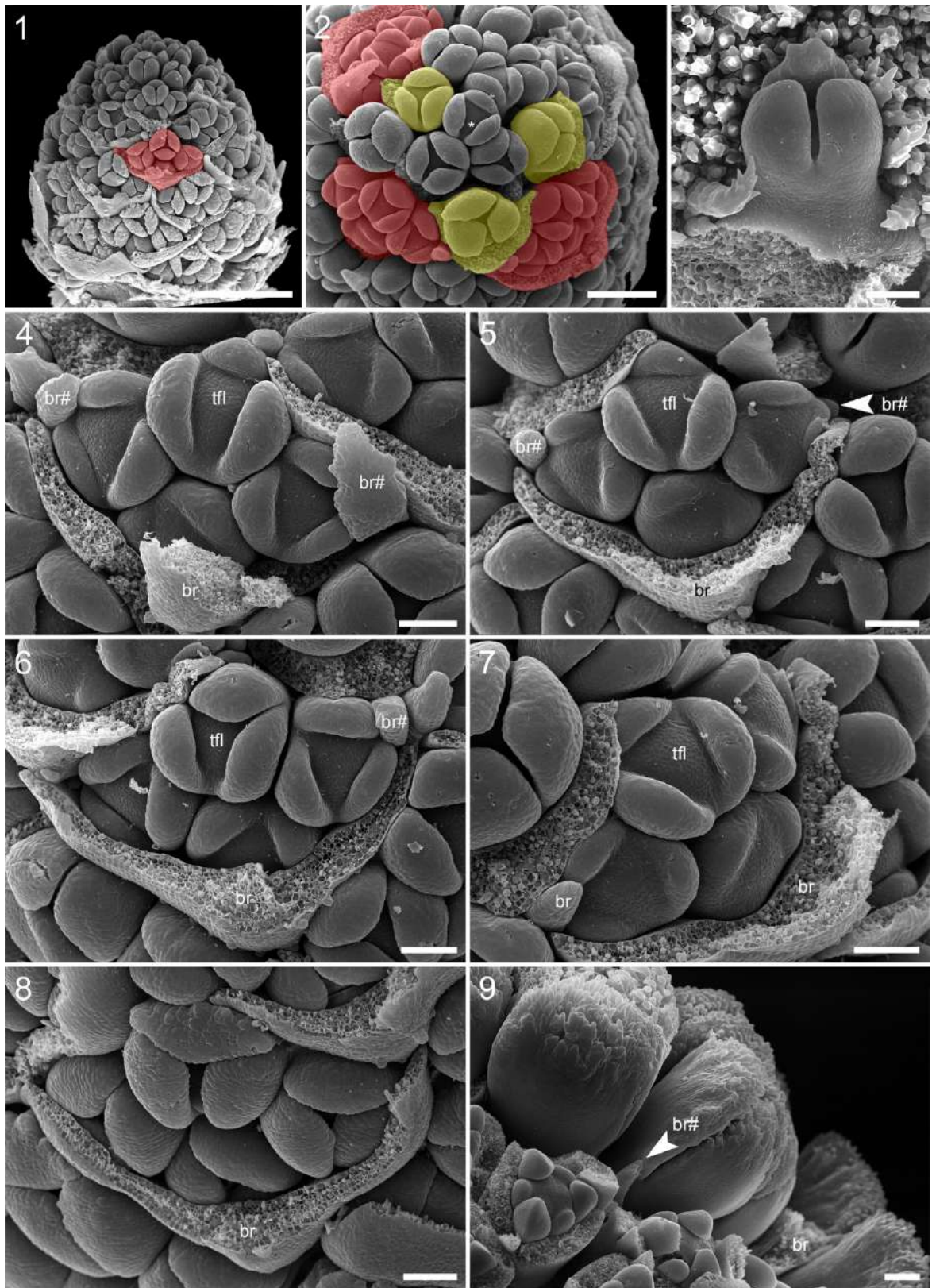


Рис. 80. Развитие соцветия *Dasygogon hookeri*. 1 – молодое соцветие, внешний вид. Красным показано парциальное соцветие. 2 – верхушка соцветия сверху, красным показаны парциальные соцветия из 4-х цветков, желтым – одиночные боковые цветки, \* – терминальный цветок. 3 – одиночный цветок в основании соцветия. 4-8 – парциальные соцветия до заложения внутреннего круга околоцветника в цветках. 9 – парциальное соцветие во время заложения андроеца, вид сбоку. br – кроющий лист парциального соцветия, br# – брактей боковых цветков, tfl – терминальный цветок парциального соцветия. Масштабные отрезки – 1 мм (1), 300 мкм (2) и 100 мкм (3-9).

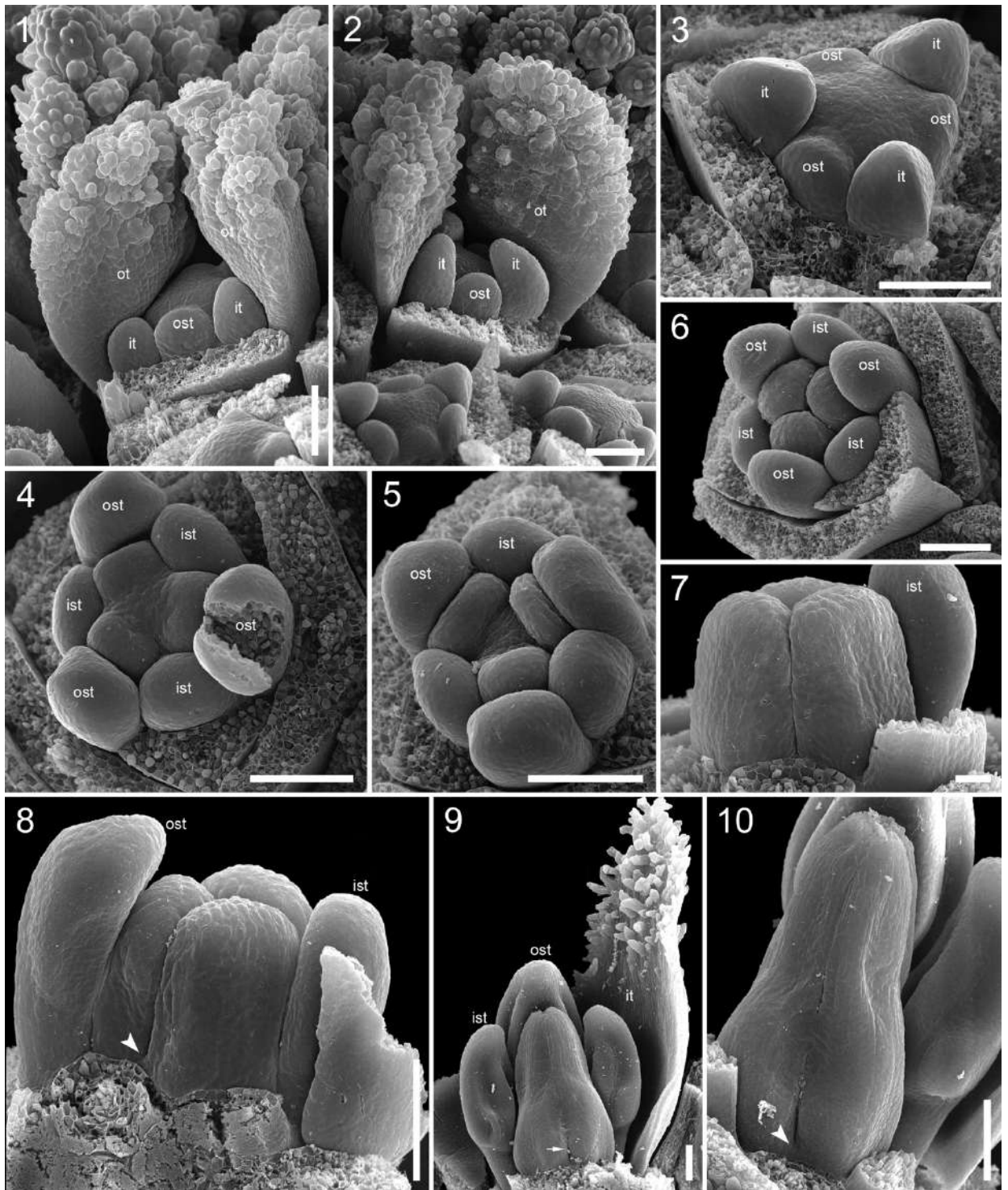


Рис. 81. Развитие цветка *Dasyogon hookeri*. 1-3 – цветки на стадии заложения андроеца, околоцветник частично удален, примордии внутренних тычинок скрыты за внутренними листочками околоцветника. 4 – заложение плодolistиков. 5 – широкие раскрытые плодolistики перед удлинением. 6-7 – удлинение асимплекатной зоны. 8 – заложение синасцидиатной зоны с нектарниками, постгенитальное срастание плодolistиков в асимплекатной зоне. 9 – гинецей после постгенитальных срастаний в асимплекатной зоне, стрелка показывает на щелевидное отверстие септального нектарника, выше отверстия плодolistики срослись постгенитально. 10 – гинецей на той же стадии, что на (9). Стрелкой на (8) и (10) показана верхняя граница синасцидиатной зоны/нижняя граница отверстия септального нектарника. it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-6, 8-10) и 30 мкм (7).



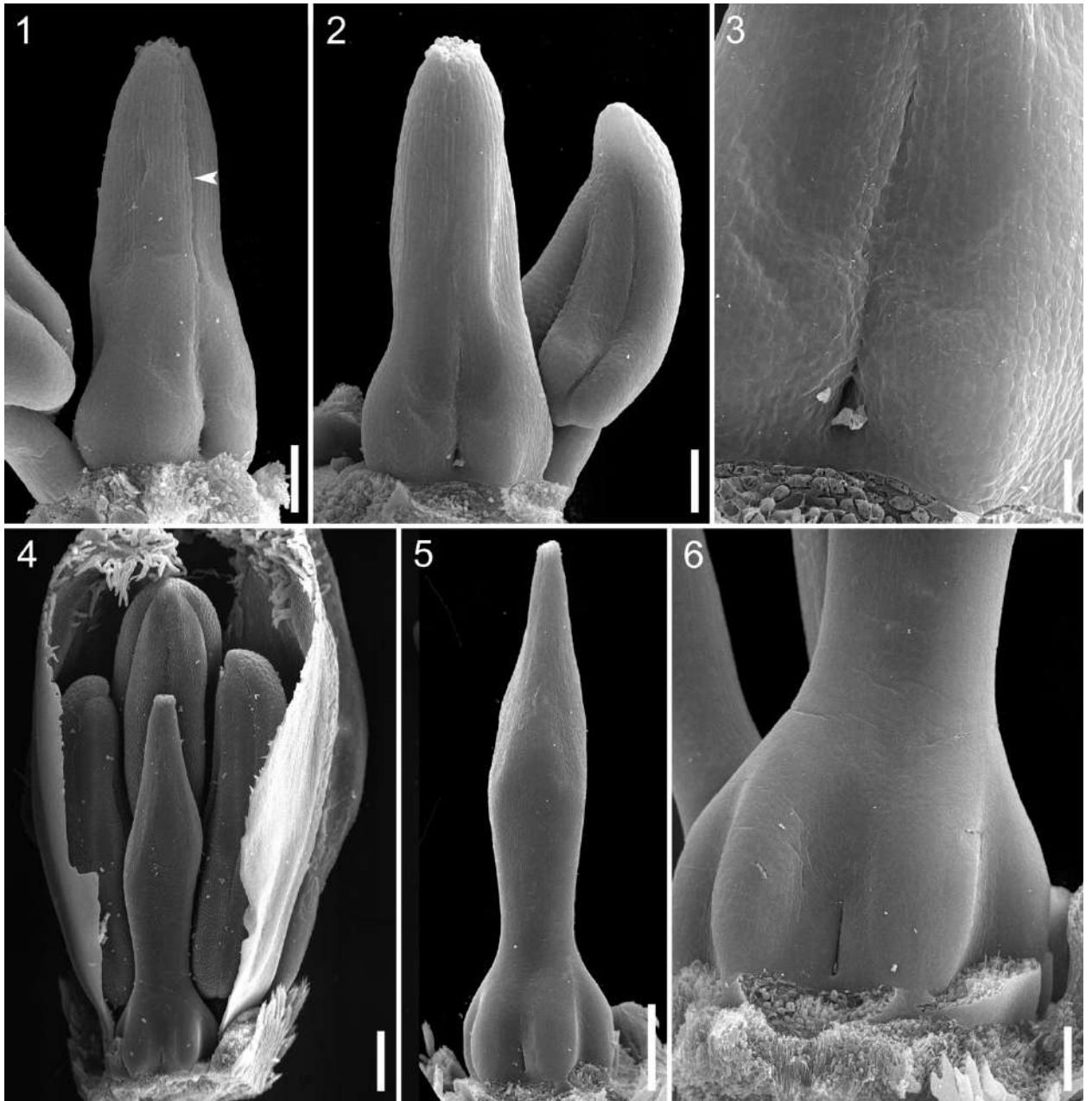


Рис. 82. Развитие гинецея *Dasypogon hookeri*. 1-3 – молодые гинецеи на стадии, когда тычинки короче плодолистиков, видны отверстие септального нектарника при основании завязи и линия постгенитального срастания (стрелка) выше отверстия. 4-6 – полностью сформированные гинецеи, на стадии, когда гинецей короче тычинок, линии постгенитального срастания не видны, столбик значительно длинее, чем на (1-3). Стрелкой на (8) и (10) показана верхняя граница синасцидиатной зоны/нижняя граница отверстия септального нектарника. *it* – внутренний листочек околоцветника, *ist* – внутренняя тычинка, *ot* – наружный листочек околоцветника, *ost* – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-6, 8-10) и 30 мкм (7).

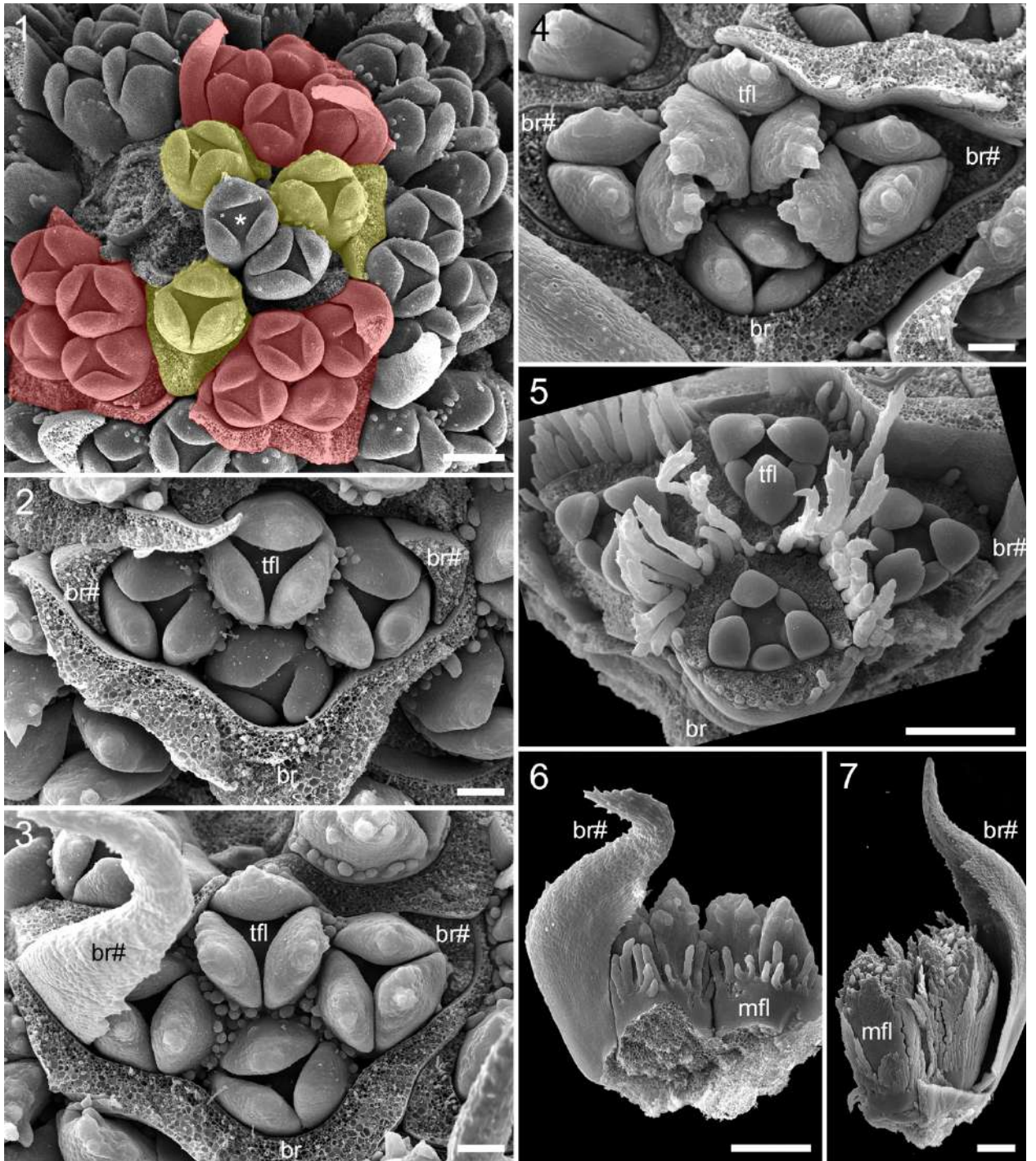


Рис. 83. Развитие соцветия *Dasyogon bromeliifolius*. 1 –верхушка молодого соцветия сверху, красным показаны парциальные соцветия из 4-х цветков, желтым – одиночные боковые цветки, \* – терминальный цветок. 2-3 – парциальные соцветия, цветки с формирующимся околоцветником. 5 – парциальное соцветие, в цветках удалены наружные листочки околоцветника, цветки перед заложением гинецея. 6-7 – части парциальных соцветий на двух последовательных стадиях развития. br – кроющий лист парциального соцветия, br# – брактей боковых цветков, mfl – нижний медианный цветок парциального соцветия, не имеющий брактей, tfl – терминальный цветок парциального соцветия. Масштабные отрезки – 200 мкм (1), 100 мкм (2-4) и 300 мкм (5-7).

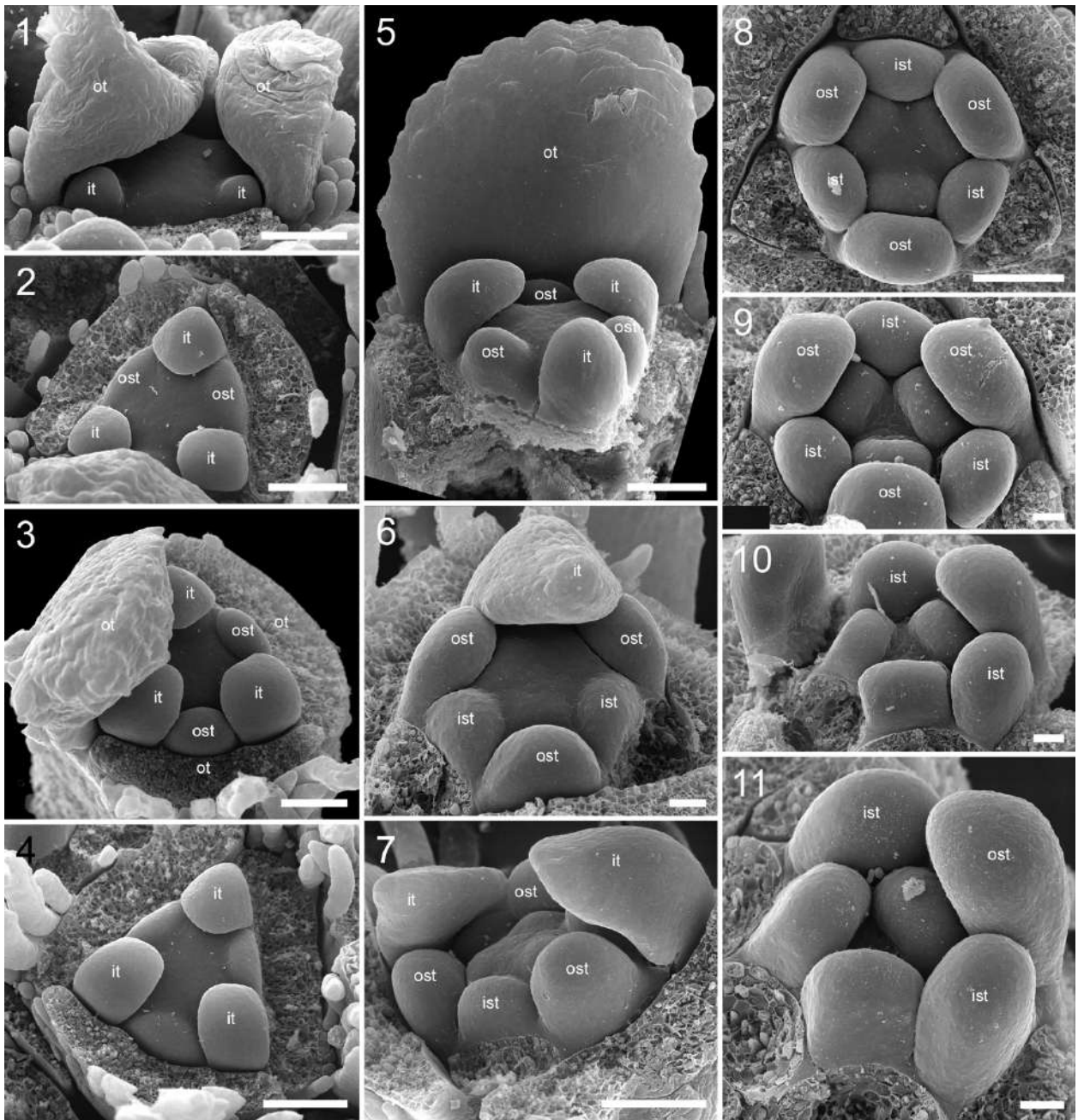


Рис. 84. Развитие цветка *Dasyogon bromeliifolius*. 1 – заложение внутренних листочков околоцветника. 2 – заложение наружных тычинок. 3-5 – цветки на стадии заложения андрцея, околоцветник частично удален, примордии внутренних тычинок скрыты за внутренними листочками околоцветника. 6 – цветок перед заложением плодолистиков. 7 – заложение плодолистиков округлыми примордиями напротив наружных тычинок. 8 – формирование пликатных плодолистиков. 9-11 – удлинение асимплекатной зоны. it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ot – наружный листочек околоцветника, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-5, 7-8) и 30 мкм (6, 9-11).

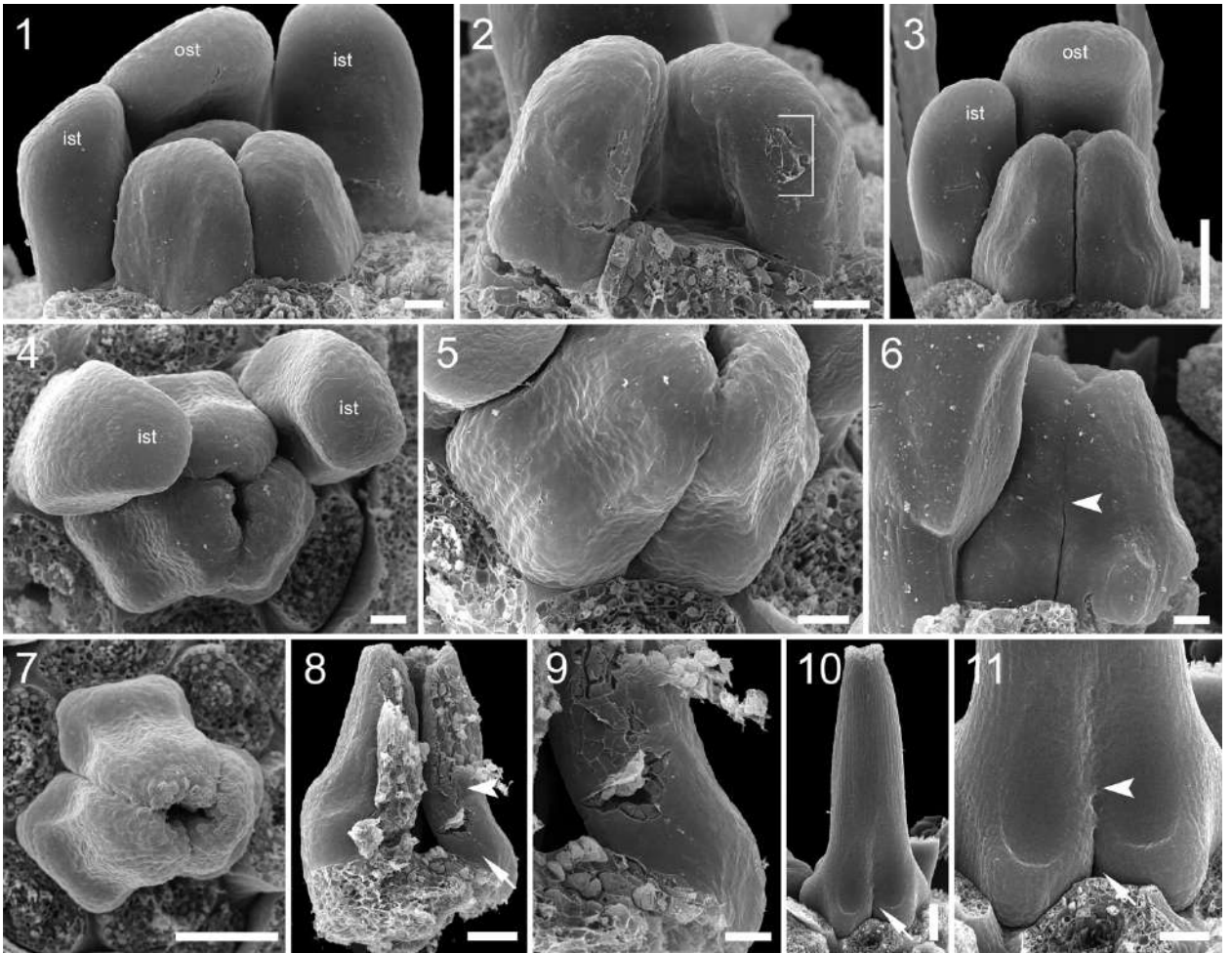


Рис. 85. Развитие гинецея *Dasyogon bromeliifolius*. 1-2 – молодые гинецеи в начале постгенитального срастания между плодолистиками, зона срастания отмечена скобкой. 3-7 – удлинение плодолистиков и продолжение процессов постгенитально срастания, зона срастания удлиняется базипетально. 8 – гинецей в продольном разрезе на стадии заложения синасцидиатной зоны. 9 – будущий септальный нектарник, увеличено с (8). 10-11 – гинецей на стадии, когда тычинки короче плодолистиков, видно отверстие септального нектарника при основании завязи и линия постгенитального срастания непосредственно выше отверстия. Стрелкой на (6, 8, 11) показана нижняя граница зоны постгенитального срастания между плодолистиками. Узкая стрелка на (8, 10, 11) показывает на отверстие септального нектарника. it – внутренний листочек околоцветника, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-2, 4-6), 100 мкм (3, 7, 10), 50 мкм (8, 11) и 20 мкм (9).

## ПОРЯДОК POALES

### Семейство Rapateaceae

Рода *Duckea* (*D. flava*), *Potarophytum* (*P. riparium*), *Saxofridericia* (*S. compressa*), *Stegolepis* (*S. cardonae*) и *Guacamaya* (*G. superba*) – рис. 86-95

#### Строение цветков и соцветий

Нами было изучено строение цветка у представителей всех трех подсемейств семейства Rapateaceae. Из изученных нами родов *Duckea* принадлежит подсемейству

Rapateoideae, *Potarophytum* – подсемейству Monotremoideae, а остальные три рода – подсемейству Saxofridericioideae. Представители подсемейства Saxofridericioideae распределены между тремя трибами. Из изученных нами представителей к трибе Saxofridericieae относят *Saxofridericia compressa*, к трибе Stegolepideae – *Stegolepis cardonae*, к трибе Schoenocephalieae – *Guacamaya superba*.

Соцветия изученных нами представителей Rapateaceae представляют собой открытые головки из так называемых «колосков». Каждый колосок расположен в пазухе небольшой брактей и состоит из единственного терминального цветка, ниже которого на оси колоска расположены многочисленные чешуевидные листья, по морфологии сходные с чашелистиками. Колоски на оси соцветия и чешуи на оси колоска расположены по спирали. Направление спирали филлотаксиса на оси колоска такое же, как на главной оси соцветия.

Цветки актиноморфные, тримерные, с двойным околоцветником. Чашелистики чередуются с тремя последними чешуями на оси колоска. Ориентация цветков по отношению к кроющей чешуе колоска и оси соцветия относительно постоянна – обычно один чашелистик медианный абаксиальный, а два другие – трансверзально-адаксиальные. Иногда встречаются цветки с иной ориентацией относительно оси соцветия, что вероятно, зависит от числа чешуевидных филломов под цветком. Чашелистики жесткие, ланцетные. Венчик состоит из сросшихся при основании ярко окрашенных нежных лепестков. Тычинки в двух кругах, прирастают к короткой трубке венчика. У *Stegolepis* и *Guacamaya* тычинки срастаются при основании, образуя тычиночную трубку, которая в свою очередь прирастает к трубке венчика. Гинецей состоит из трех полностью сросшихся плодолистиков (рис. 86, 89, 91, 92, 94). Завязь верхняя, при основании всегда трехгнездная. Столбик узкий и длинный с небольшим рыльцем, на всем протяжении полый. У *Guacamaya* и *Duskea* канал внутри столбика при приближении завязи становится трехлучевым и «схлопывается» (рис. 86, 94). У всех изученных видов, кроме *Guacamaya*, отверстие канала на верхушке гинецея постгенитально замкнуто, изолируя полости гинецея от внешней среды. У *Guacamaya* столбик открыт на верхушке и отверстие его закрыто слизью (рис. 95). У плодолистиков выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Гинецей состоит из синасцидиатной, симпликатной и обычно асимпликатной зон (рис. 86, 89, 91, 92, 94). Семяпочки анатропные, битегмальные.

У представителей подсемейств Rapateoideae и Monotremoideae фертильной является синасцидиатная зона (рис. 86, 89). Семяпочки по одной на плодолистик свисают с поперечной зоны, их микропиле направлены к основанию гинецея. Симпликатная зона стерильна, брюшные швы в симпликатной зоне замкнуты почти по всей ее длине за

исключением небольшого участка над плацентами. Длина асимпликатной зоны различна. У некоторых цветков *Duckea* асимпликатная зона достаточно протяженная и образует крышу завязи и столбик. В других цветках из того же соцветия асимпликатная зона участвует только в образовании верхней трети столбика. У *Potarophytum* асимпликатная зона участвует только в формировании столбика, как минимум верхней его трети.

У видов, принадлежащих подсемейству *Saxofridericioideae*, синасцидиатная зона стерильна (рис. 91, 92, 94). Плаценты расположены по краям плодолистика в пликатной зоне и несут несколько семязпочек, микропиле которых направлены вбок в сторону стенки завязи. У *Saxofridericia* и *Stegolepis* в формировании завязи, помимо симпликатной зоны, принимает участие и гемисимпликатная зона (рис. 91-93). Особенностью гемисимпликатной зоны у изученных нами растений является постгенитальное срастание изначально свободных краев соседних плодолистиков. Брюшные швы в симпликатной и гемисимпликатной зонах у *Saxofridericia* и *Stegolepis* разомкнуты, завязь одногнездная, но неполные септы (сформированные сросшимися краями плодолистиков) глубоко вдаются в полость завязи. Асимпликатная зона образует крышу завязи и столбик. У *Guacataya* завязь трехгнездная на всем протяжении, так как брюшные швы в пликатной зоне замкнуты (рис. 94). В гинецее *Guacataya* асимпликатная зона отсутствует. Короткая синасцидиатная зона формирует основание завязи, симпликатная зона образует большую часть завязи и столбик.

Септальные нектарники отсутствуют у всех изученных нами растений. Однако у *Guacataya* клетки эпидермы при основании гинецея выглядят секреторными.

В зрелых цветках рапатеевых линии постгенитального срастания между плодолистиками, а также в области брюшных швов не видны, поскольку при срастании контактирующих эпидерм происходит глубокая их редиференциация, видимых следов срастания не остается, и из-за этой особенности участки с постгенитальным срастанием порой неотличимы от таковых с конгенитальным. Изучение развития цветка, в частности формирование гинецея, особенно необходимо для правильного установления зон гинецея.

#### Развитие цветков и соцветий

Полностью развитие соцветия и цветка изучено нами только для *Duckea* (рис. 87, 88). Меристемы, дающие начало колоску, появляются в пазухах небольших брактеев. Брактеи на оси соцветия закладываются в акропетальной последовательности. Каждая меристема колоска вытянута в трансверзальном направлении. Развитие колоска начинается с последовательного заложения двух трансверзальных чешуй, угол дивергенции между которыми близок к 180°. У всех колосков положение первой чешуи одинаково: в исследованных нами соцветиях она закладывается справа. Следующие

чешуи закладываются с меньшим углом дивергенции, в среднем около  $135^\circ$ . Третья чешуя закладывается с адаксиальной стороны колоска (рис. 87). По мере развития две первые трансверзальные чешуи сильно увеличиваются в размере, нависают над развивающимся колоском, закрывая внутренние части. После заложения всех чешуй апекс колоска формирует терминальный цветок. По-видимому, пластохрон между заложением чашелистиков и последних чешуй довольно продолжительный. Первыми на флоральной меристеме одновременно появляются примордии чашелистиков. Они вытянуты в тангентальном направлении и занимают всю окружность флоральной меристемы. Чашелистики увеличиваются в размерах, закрывая собой цветок, и после продолжительного пластохрона закладываются лепестки и очень быстро вслед за ними (почти одновременно) сразу все тычинки (рис. 87). После заложения андроеца почти вся поверхность формирующегося цветка занята примордиями, поэтому перед заложением гинецея нужно некоторое время для увеличения объема флоральной меристемы. Плодолистики закладываются тремя отдельными округлыми примордиями. Вскоре примордии плодолистиков становятся подковообразными и начинается удлинение пликатной зоны. Растущие плодолистики сближаются по мере развития. Таким образом, первой в развитии гинецея появляется асимпликатная зона (рис. 88). Следом формируется область конгенитального срастания, которая вытягивается за счет зонального роста, образуя симпликатную зону гинецея. В последнюю очередь формируется синацидиатная зона с примордиями семязпочек (рис. 88). В асимпликатной зоне плодолистики срастаются постгенитально, при этом между ними продолжительное время сохраняются щели в области септ, которые, однако, на поздних стадиях развития исчезают. Постгенитально срастающиеся части плодолистиков, особенно столбик, сильно удлиняются уже после начала срастания. Таким образом, столбик и верхняя часть завязи сформированы асимпликатной зоной, средняя часть завязи – симпликатной зоной и основание – короткой синацидиатной зоной, фертильна поперечная зона. У некоторых цветков асимпликатная зона значительно короче и принимает участие только в образовании верхней части столбика. Линии постгенитального срастания между плодолистиками начинают исчезать, когда в гинецее появляется явная граница между столбиком и завязью. Когда столбик вырастает выше тычинок, линии постгенитального срастания неразличимы (рис. 88).

У изученного нами представителя подсемейства *Monotremoideae* линии постгенитального срастания между плодолистиками видны только в верхней трети столбика (рис. 90). У *Guacataya* – представителя трибы *Schoenoccephalieae* подсемейства *Saxofridericioideae* нам удалось полностью проследить развитие гинецея (рис. 95). Заложение околоцветника и андроеца у *Guacataya*, насколько можно судить, сходно с

описанным выше для *Duckea*. Плодолистики закладываются на слегка вогнутом цветоложе тремя небольшими отдельными округлыми примордиями (рис. 95). Очень быстро между ними появляются перемычки, и гинецей принимает вид треугольного в очертаниях валика. Далее гинецей растет как единое целое, по верхнему краю формирующегося столбика некоторое время видны небольшие свободные верхушки плодолистиков, но в зрелом гинецее они не заметны. Сначала формируется симпликатная зона. В области завязи в ней в виде широких валиков появляются плаценты с семязпочками (рис. 95). Сросшиеся края плодолистиков с плацентами вырастают в полость завязи, где в конечном итоге встречаются и срастаются постгенитально. Синасцидиатная зона закладывается последней, до начала развития семязпочек.

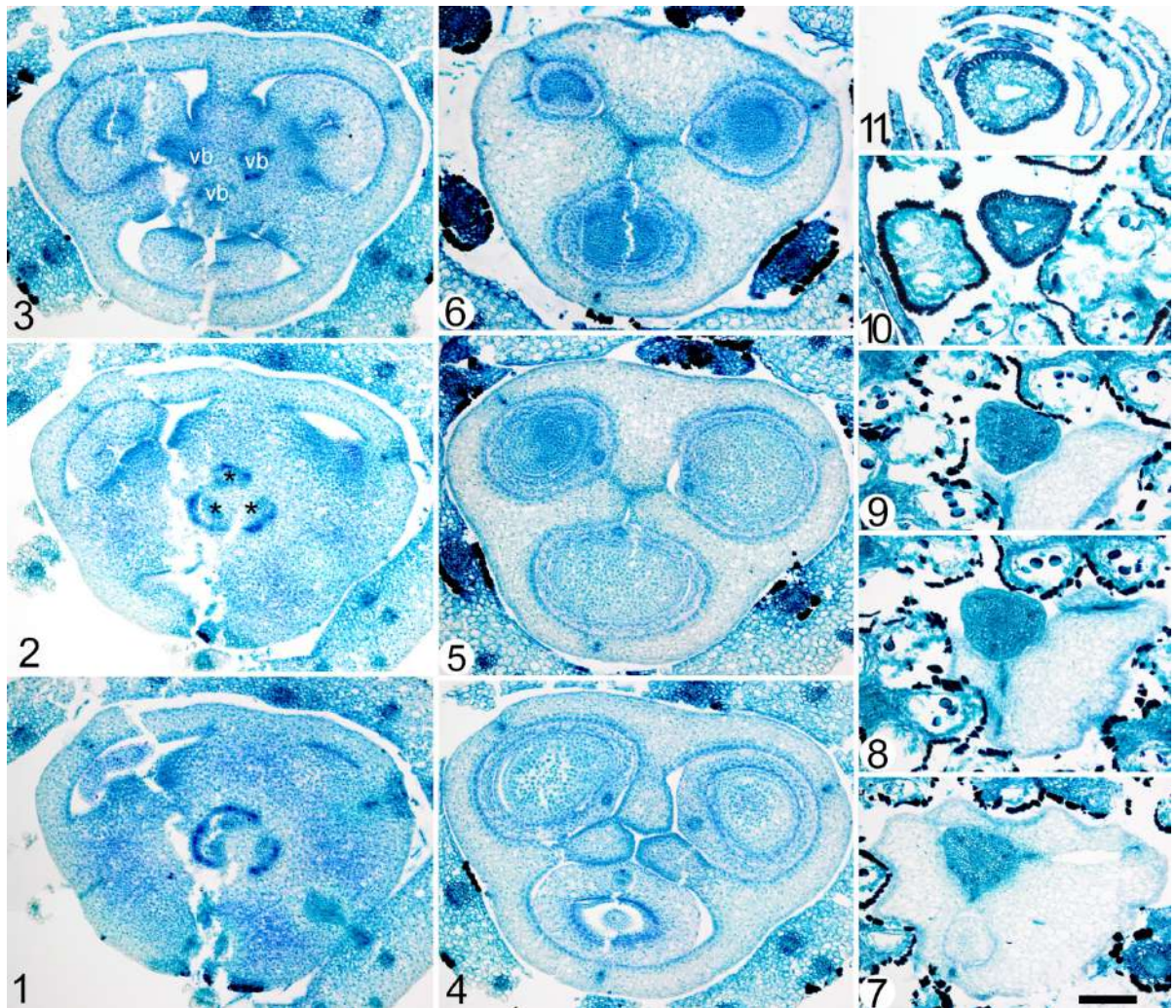


Рис. 86. Строение гинецея *Duckea flava* (Rarapeoideae) на серии поперечных срезов. 1-2 – основание завязи, синасцидиатная зона ниже плацент. 3 – завязь, синасцидиатная зона на уровне плацент (поперечная зона). 4 – завязь, симпликатная зона, короткий одногнездный участок сразу над поперечной зоной. 5-6 – завязь, трехгнездный участок симпликатной зона. 7 – крыша завязи и основание столбика, симпликатная зона. 8-9 – базальная часть столбика с постгенитально замкнутым каналом в его центре. 10-11 – средняя и дистальная часть столбика с каналом внутри. vb – вентральный пучок, \* – гетерокарпеллярный вентральный пучок, маркер синасцидиатной зоны. Масштабный отрезок – 200 мкм, все срезы в одном масштабе.



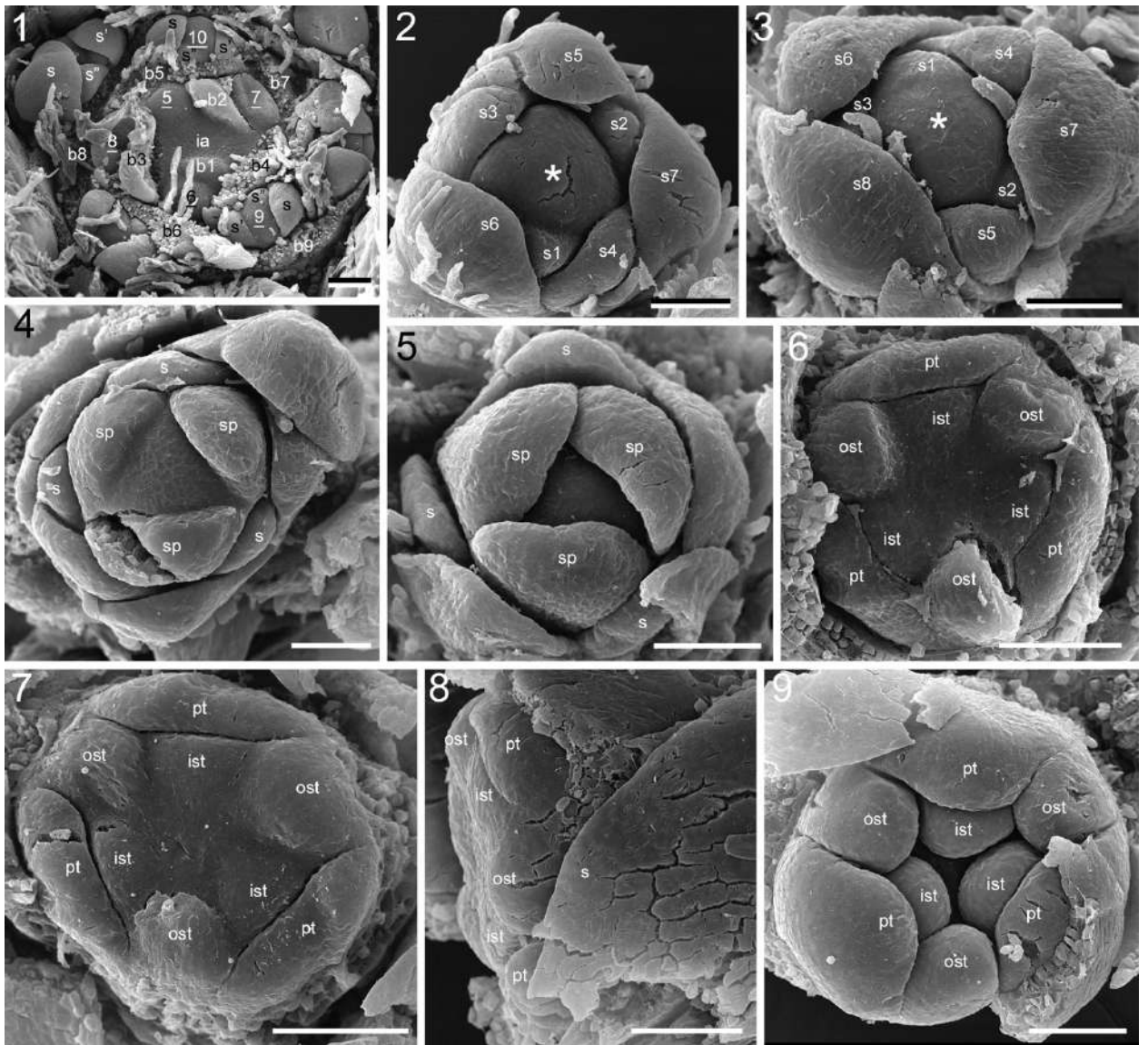


Рис. 87. Развитие цветка *Duckea flava* (Rapateoideae). 1 – верхушка соцветия с закладывающимися «колосками». Колоски закладываются в пазухах кроющих листьев (b). Заложение самого молодого колоска можно видеть в пазухе 5 кроющего листа, считая от апикальной меристемы соцветия. Заложение филломов (s) на оси колоска видно, начиная с колоска в пазухе 8 кроющего листа, считая от апикальной меристемы соцветия. Номера колосков соответствуют номерам кроющих листьев. Филломы на оси колоска обозначены в порядке заложения: s – 1, s' – 2, s'' – 3. 2-3 – колоски в процессе заложения филломов. Филломы пронумерованы, начиная от верхушки. 4 – заложение чашелистиков, чашелистики чередуются с тремя верхними филломами. 5 – рост чашелистиков и формирование скрученного почкосложения. 6-8 – заложение лепестков и тычинок, на (8) вид сбоку. 9 – цветок во время заложения гинецея. b – кроющий лист колоска, ia – ось соцветия, \* – апекс колоска, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, s – филлом на оси колоска, sp – чашелистик. Масштабные отрезки – 100 мкм.

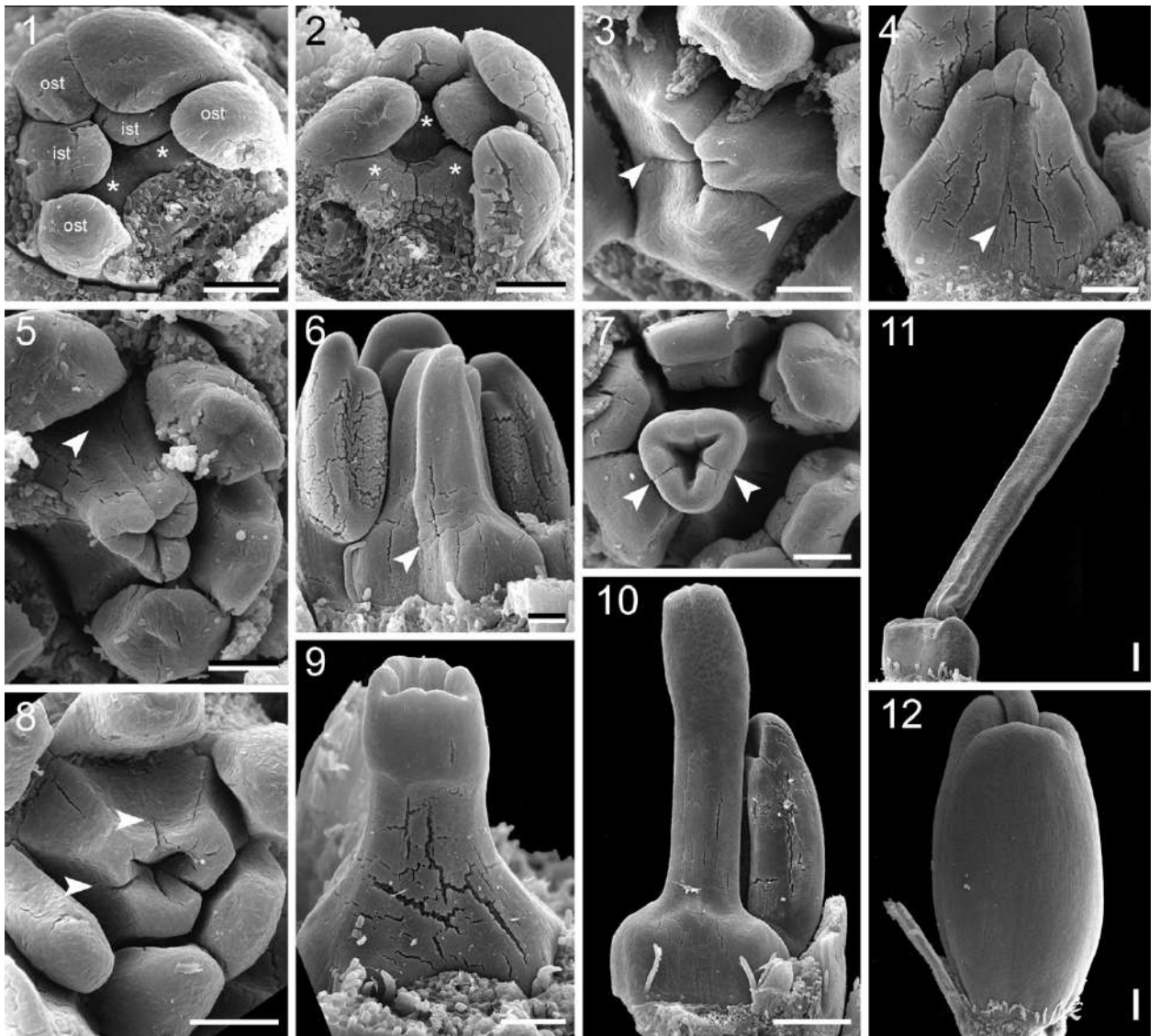


Рис. 88. Развитие гинецея *Duckea flava* (Rapateoideae). 1 – появление трех примордиев плодолистиков. 2 – заложение общей части гинецея под свободными верхушками плодолистиков. 3 – гинецей с длинной асимпликатной зоной, удлинение асимпликатной зоны. 4 – гинецей с длинной асимпликатной зоной, плодолистики постгенитально срослись в асимпликатной зоне. 5-6 – гинецеи с длинной асимпликатной зоной, линии постгенитального срастания между плодолистиками почти неразличимы. 7 – стадия немного позже (6), столбик с открытым каналом на верхушке. 8 – гинецей с короткой асимпликатной зоной, стадия соответствует изображенной на (3). 9-11 – последовательные стадии удлинения столбика и завязи, линии постгенитального срастания неразличимы. 12 – зрелая завязь. ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, \* – плодолистик. Стрелками показаны нижняя видимая граница асимпликатной зоны и линии постгенитального срастания между плодолистиками. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-5, 7-8) и 300 мкм (6, 9-12).

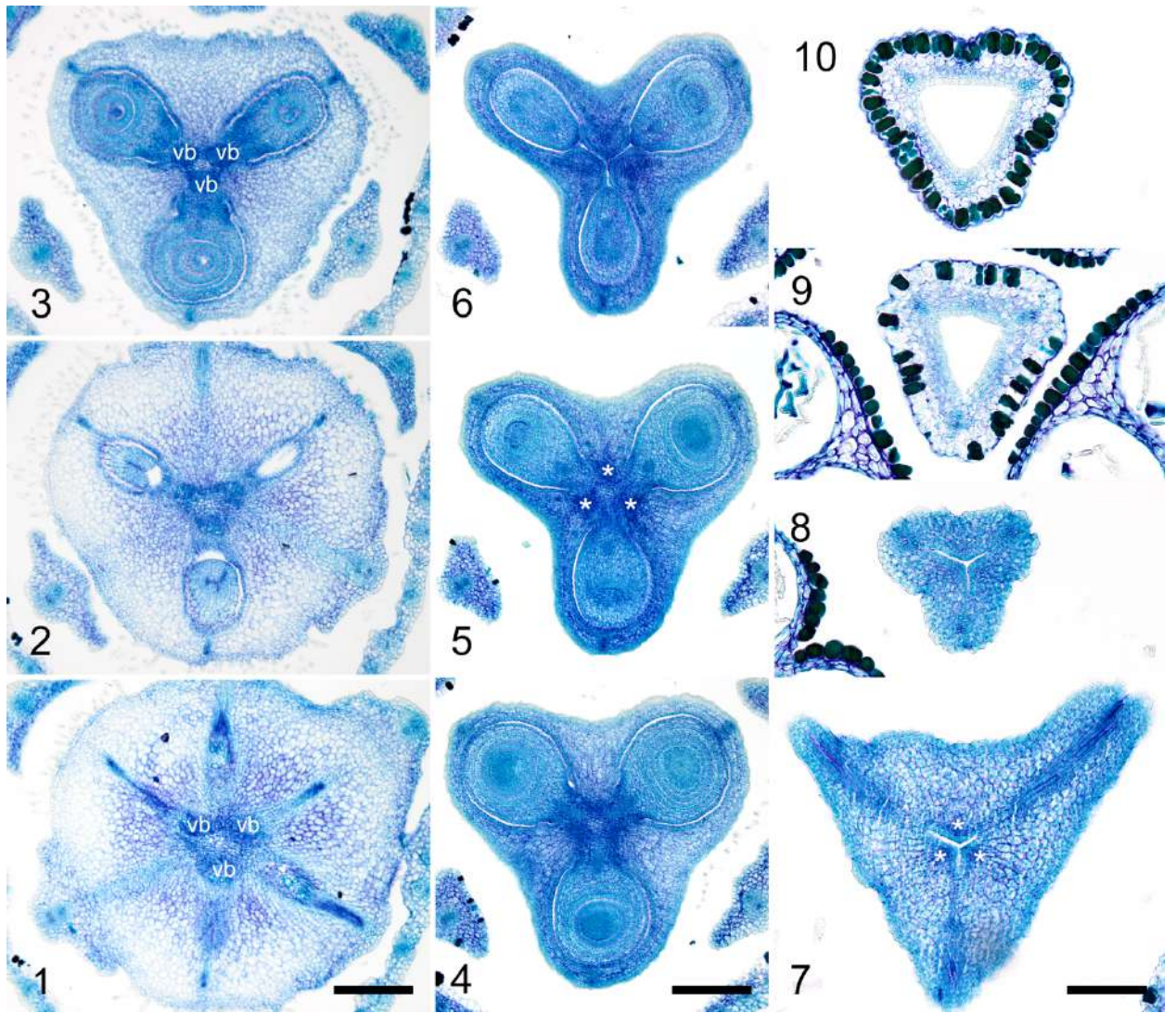


Рис. 89. Строение гинецея *Potarophytum riparium* на серии поперечных срезов. 1 – срез под основанием завязи. 2 – основание завязи, синасцидиатная зона ниже плацент. 3-5 – завязь, синасцидиатная зона, уровень плацент. 6 – завязь, симпликатная зона непосредственно выше плацент, брюшные швы открытые. 7 – крыша завязи, симпликатная зона. 8 – столбик в базальной части, симпликатная зона. 9-10 – столбик в дистальной части, асимпликатная зона. vb – вентральный пучок, \* – гетерокарпеллятный вентральный пучок, маркер симпликатной зоны. Масштабные отрезки – 200 мкм (1-6) и 100 мкм (7-10).

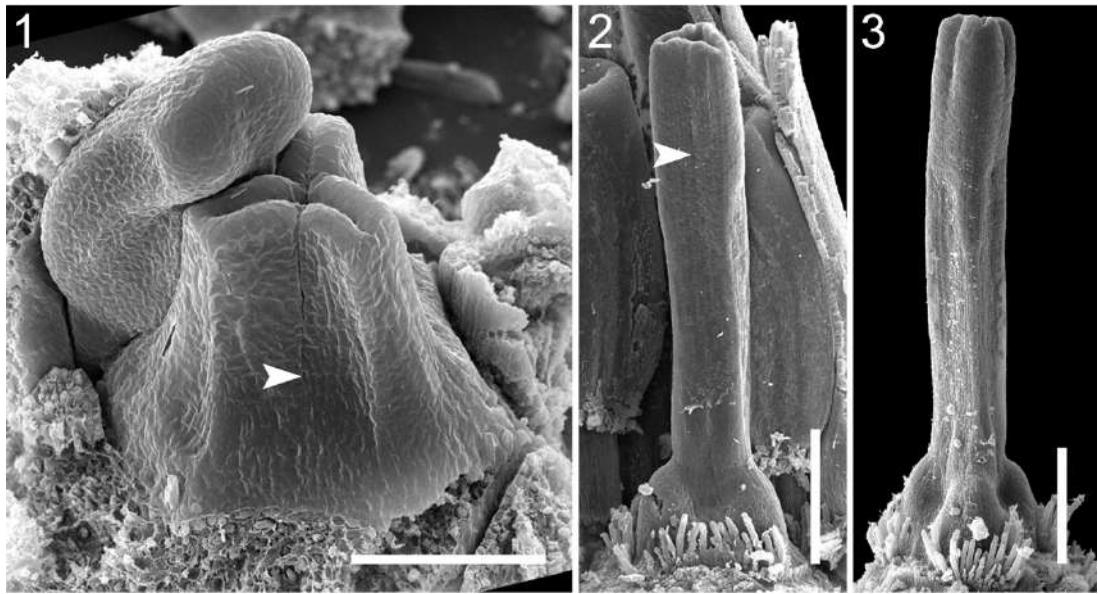


Рис. 90. Развитие гинецея *Potarophytum riparium*. 1 – молодой гинецей в начале срастания плодолистиков в асимплекатной зоне, линии срастания различимы до границы столбика и завязи. 2-3 – гинецеи на стадии удлинения столбика, линии постгенитального срастания между плодолистиками почти не видны. Стрелками показаны видимые нижние границы срастания между плодолистиками в асимплекатной зоне. Масштабные отрезки – 50 мкм (1) и 300 мкм (2-3).

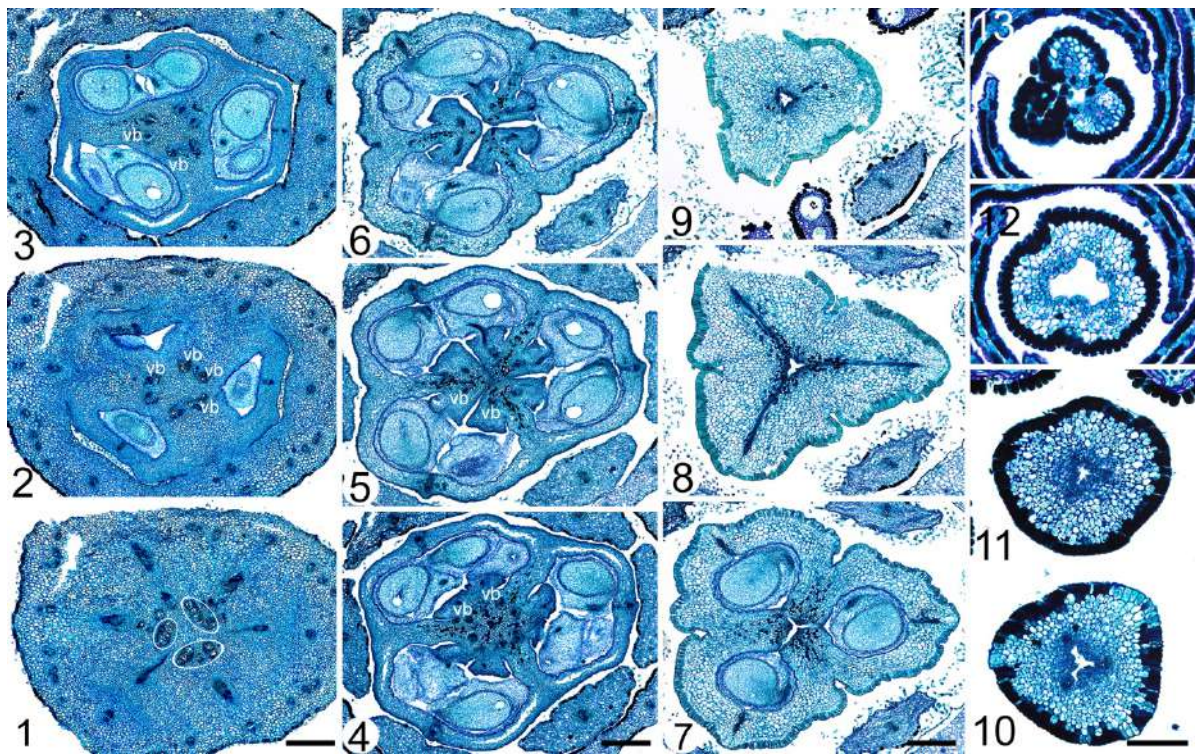


Рис. 91. Строение гинецея *Saxofridericia compressa* (Saxofridericioideae-Saxofridericieae) на серии поперечных срезов. 1 – цветоложе под основанием гинецея, видны три группы вентральных пучков (обведены белой линией). 2-3 – основание завязи, синасцидиатная зона, семязпочки свешиваются из симплекатной зоны. 4-6 – завязь, симплекатная (4) и гемисимплекатная (5-6) зоны с плацентами, вдоль областей постгенитального срастания в септах видны клетки с таннинами. 7-8 – крыша завязи, асимплекатная зона. 9-13 – столбик, асимплекатная зона. vb – вентральный пучок. Масштабные отрезки – 400 мкм (1-9) и 200 мкм (10-13).

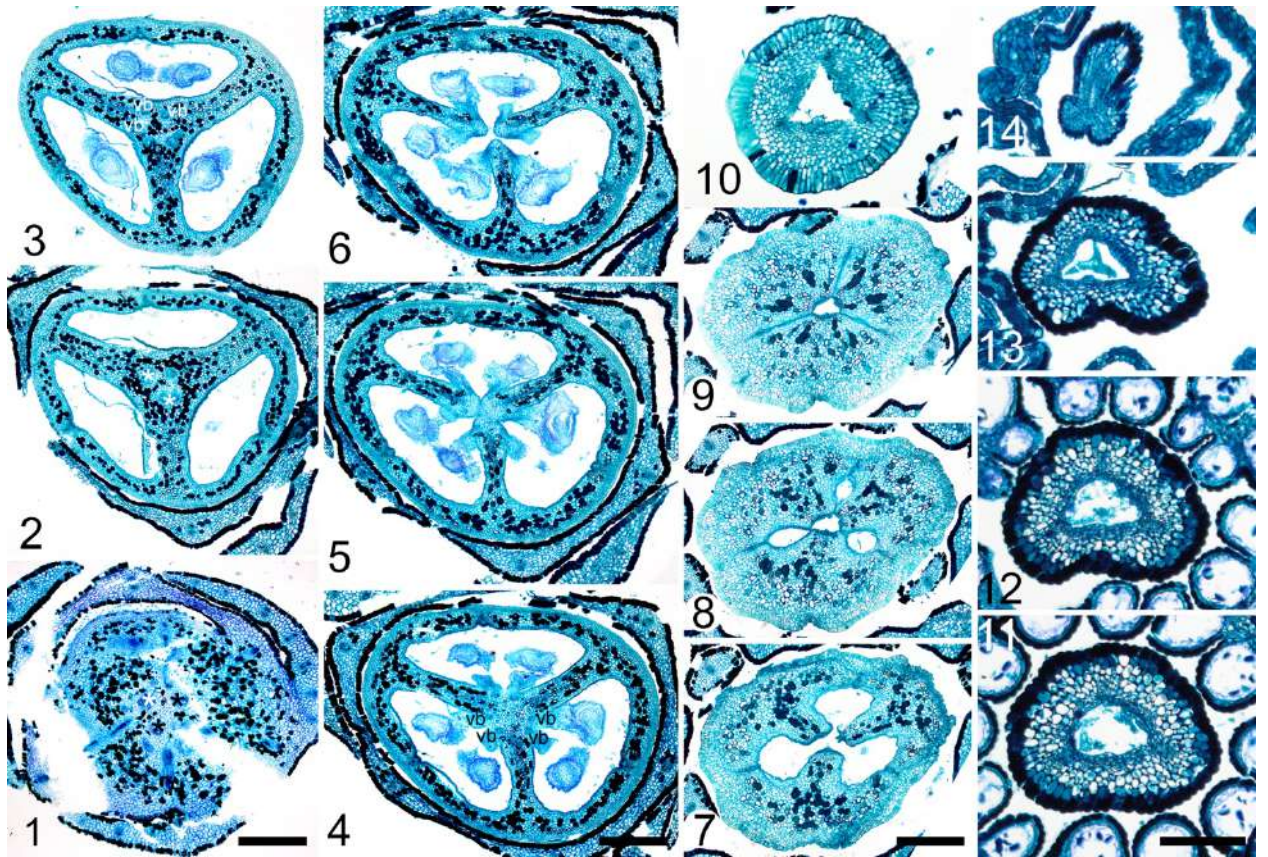


Рис. 92. Строение гинецея *Stegolepis cardonae* (Saxofridericioideae-Stegolepideae) на серии поперечных срезов. 1 – цветоложе под основанием гинецея. 2 – основание завязи, синасцидиатная зона. 4-6 – завязь, симпликатная и гемисимпликатная зоны с плацентами, 7-9 – крыша завязи. 10-13 – столбик с каналом внутри, асимпликатная зона. 14 – рыльце, отверстие на верхушке столбика постгенитально замкнуто. vb – ventральный пучок, \* – гетерокарпеллятный ventральный пучок, маркер синасцидиатной зоны. Масштабные отрезки – 400 мкм (1-10) и 100 мкм (11-14).

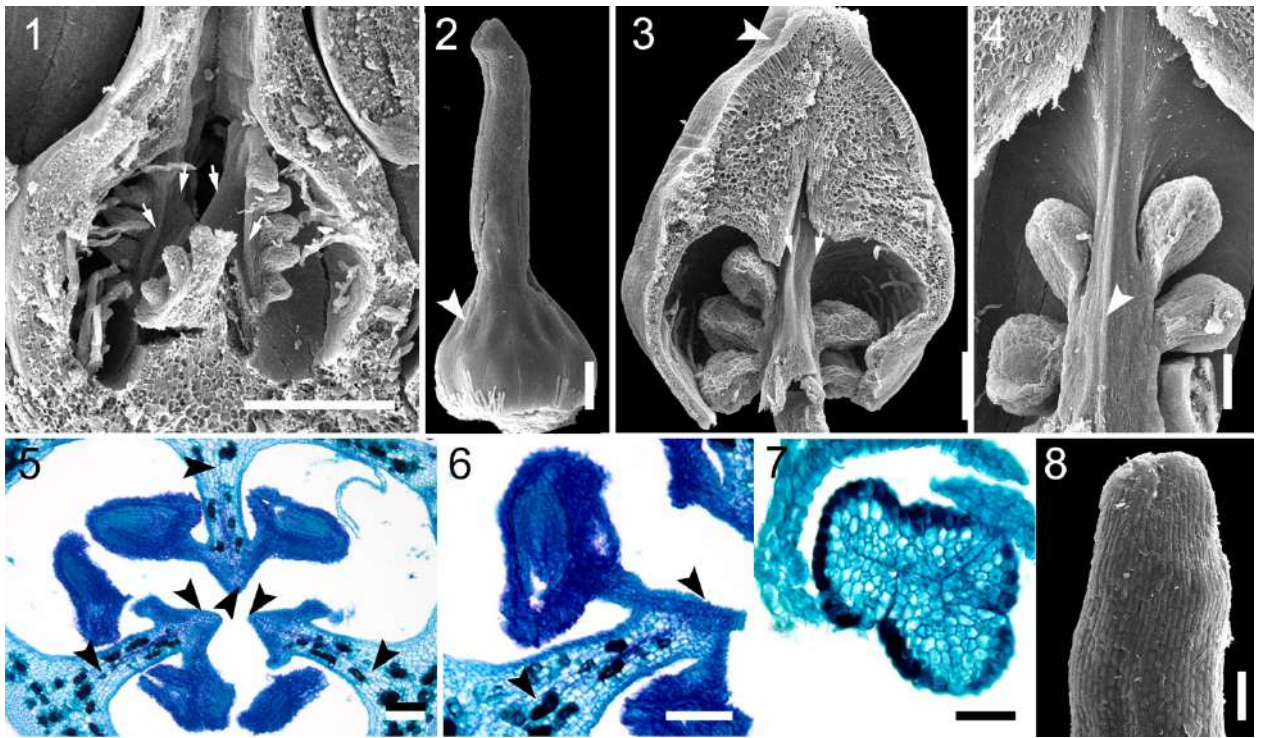


Рис. 93. Развитие гинецея *Stegolepis cardonae* (Saxofridericioideae-Stegolepidae). 1 – продольный разрез завязи до постгенитального срастания краев плодолистиков в гемисимплектической зоне. 2 – внешний вид гинецея, стадия, как на (1), линии постгенитального срастания видны от крыши завязи до верхушки столбика. 3 – продольный разрез завязи со свободными краями плодолистиков в гемисимплектической зоне, стадия позднее (1). 4 – продольный разрез завязи с полностью сросшимися краями плодолистиков в гемисимплектической зоне. 5 – поперечный срез завязи, стадия, как на (4), черные стрелки показывают линии постгенитального срастания в гемисимплектической зоне. 6 – участок септы, увеличено с (5). 7 – поперечный срез через верхушку столбика. 8 – верхушка столбика с заросшим отверстием. Стрелками показаны линии постгенитального срастания между плодолистиками, мелкими стрелками – свободные края плодолистиков в гемисимплектической зоне. Масштабные отрезки – 300 мкм (1-4), 100 мкм (5, 7-8) и 50 мкм (6).

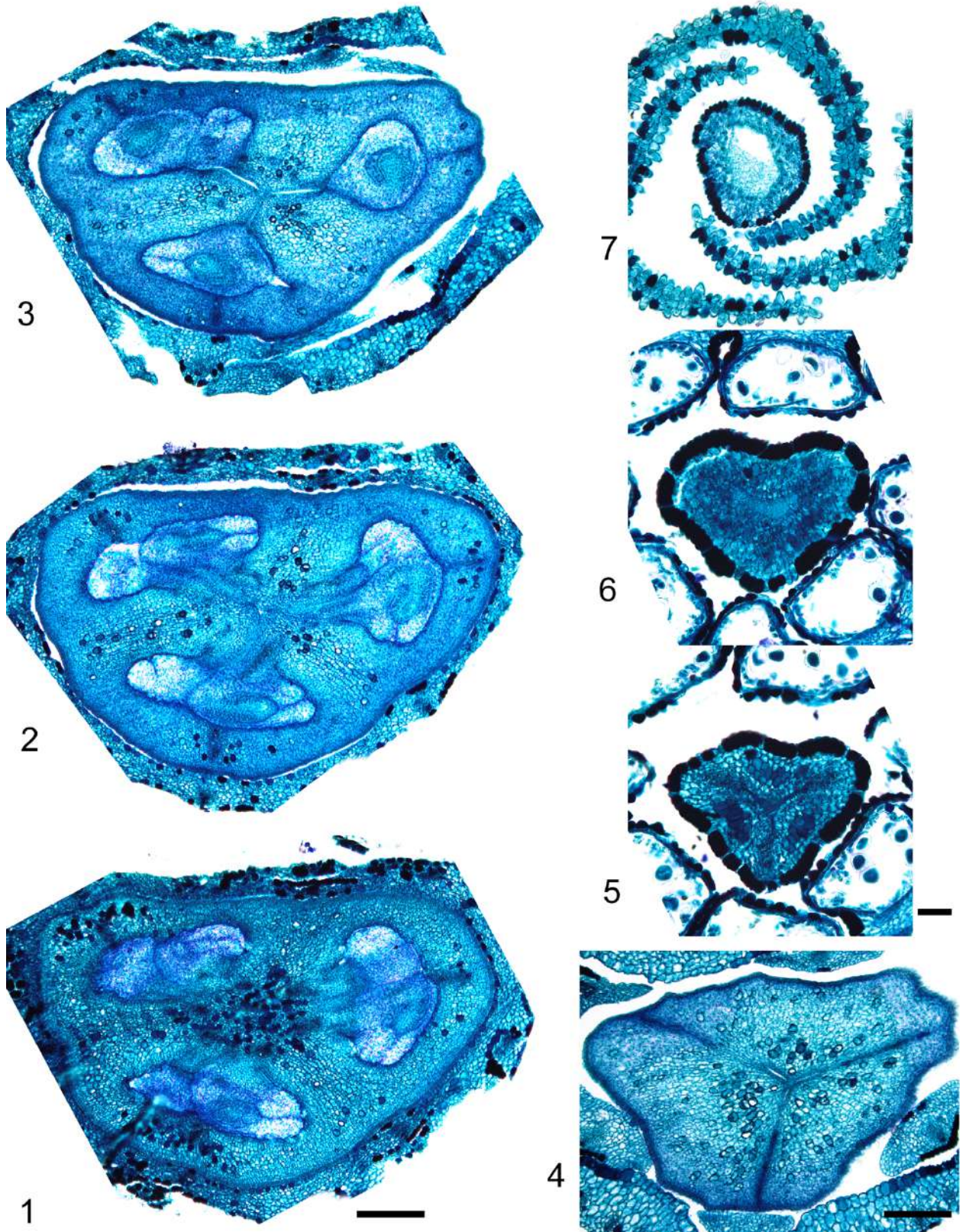


Рис. 94. Строение гинецея *Guacamaya superba* (Saxofridericioideae-Schoenocephalieae) на серии поперечных срезов. 1 – завязь немного выше синасцидиатной зоны. 2-3 – завязь, симпликатная зона с плацентами. 4 – крыша завязи, симпликатная зона. 5-7 – полый столбик, симпликатная зона. Масштабные отрезки 400 мкм на 1-4 и 100 мкм на 5-7.

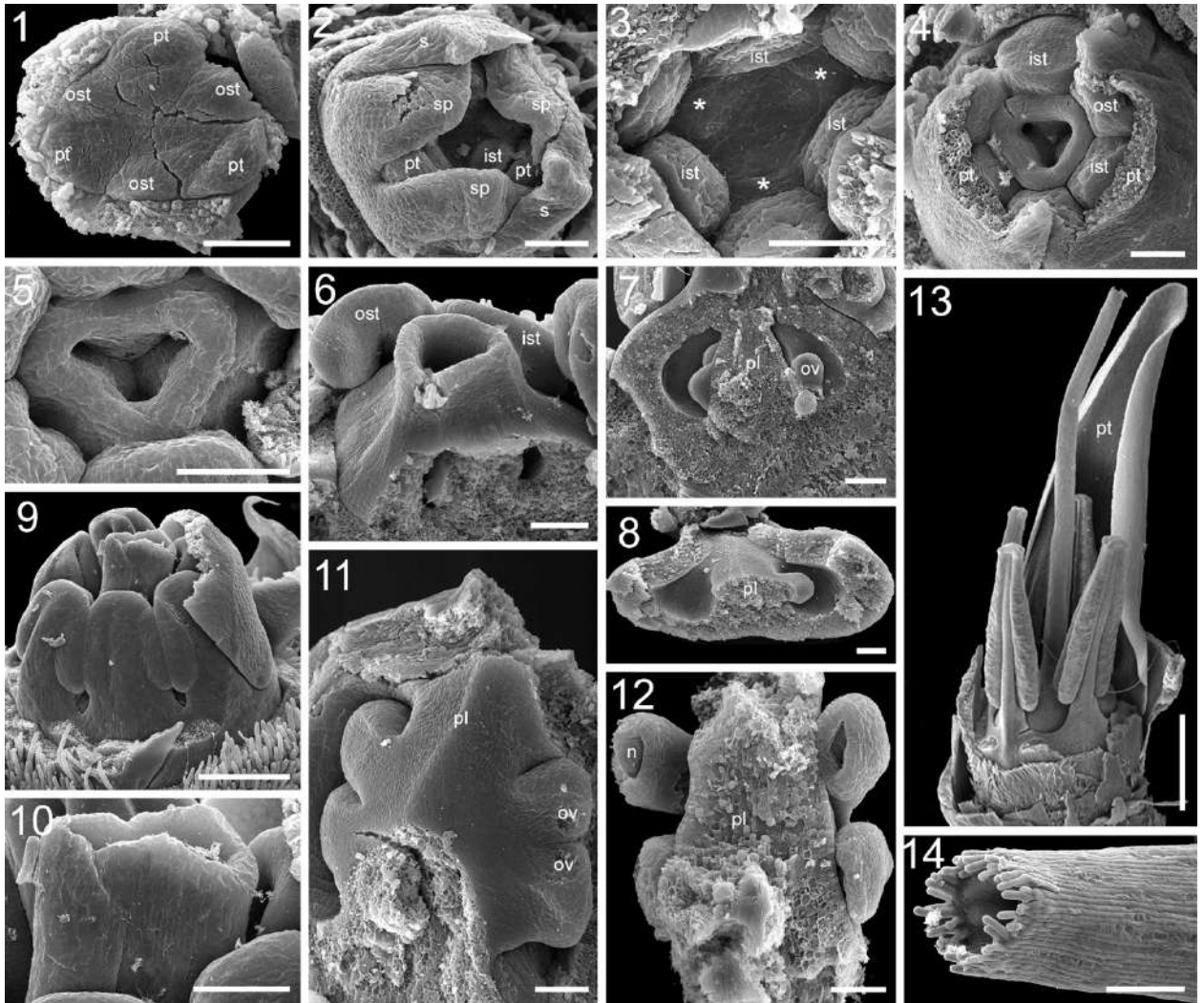


Рис. 95. Развитие цветка *Guacamaya superba* (Saxofridericioideae-Schoenocephalieae). 1 – заложение лепестков и тычинок. 2 – цветок на стадии заложения гинецея. 3 – заложение гинецея тремя отдельными примордиями. 4-5 – молодой гинецей с растущей симпликатной зоной и плацентами. 6 – гинецей на стадии заложения семян. 7-8 – плаценты с недавно заложившимися семечками. 9 – молодой цветок с формирующейся тычиночной трубкой. 10 – верхушка столбика с открытым каналом. 11-12 – плаценты с развивающимися семечками, стадия соответствует изображенной на (9). 13 – почти зрелый цветок, околоцветник удален. 14 – верхушка зрелого столбика. ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, n - нуцеллус, ov – семечка, pl – плацента, pt – лепесток, s – филлом на оси колоска, sp – чашелистик, \* – плодолистики. Масштабные отрезки –100 мкм (1-8, 10-12, 14), 300 мкм (9) и 1 мм (13).

### Семейство Xyridaceae

#### Род *Xyris* (*X. grandis*) – рис. 96-98

##### Строение цветков и соцветий

Соцветие *Xyris* – терминальный короткий брактеозный открытый колос. Цветки расположены по спирали в пазухах жестких пленчатых брактеев. Брактеолы отсутствуют. Брактеев в нижней части соцветия стерильные, в их пазухах нет цветков.



Цветки актиноморфные, тримерные, пентациклические, с двойным околоцветником (рис. 96, 98). Чашелистики свободные. Из трех чашелистиков один медианно-абаксиальный и два трансверзально-адаксиальные. Медианный чашелистик имеет небольшие размеры, он не жесткий, колпачковидный и в бутоне скрыт за крупными жесткими килеватыми боковыми чашелистиками, которые и выполняют функцию защиты бутона, а после цветения защищают формирующийся плод. При раскрытии цветка медианный чашелистик отрывается от основания удлиняющимся венчиком и сбрасывается. Боковые чашелистики слегка расходятся. В раскрытых цветках в чашечке помещаются ноготки лепестков. Лепестки свободные и состоят из узкого ноготка и широкого отгиба. Андроцей состоит из трех тычинок и трех стаминодиев. Стаминодии образуют наружный круг андроеца и расположены напротив чашелистиков. Дистальная часть стаминодия покрыта двумя пучками однорядных многоклеточных волосков. Тычинки расположены напротив лепестков и срастаются с ними при основании. В бутоне каждый лепесток оборачивается вокруг тычинки, также захватывая по пучку волосков от двух соседних стаминодиев. Тычинки вскрываются еще в бутоне, пыльцевые зерна оказываются на стаминодиях, откуда их и забирают опылители.

Гинецей состоит из трех сросшихся плодолистиков, сидящих на небольшом гинофоре (рис. 96). Завязь верхняя, в основании трехгнездная и выше по всей длине одногнездная. Полость завязи продолжается в тонкий столбик. На верхушке столбика находятся три длинных тонких стилодия, завершающихся небольшим головчатым рыльцем. Стилодии без канала внутри, но с бороздкой на адаксиальной стороне. В очертаниях на поперечных срезах завязь имеет вид треугольника со срезанными вершинами-ребрами. Напротив ребер завязи находятся стаминодии, напротив граней – лепестки и тычинки. Плодолистики *Xyris* состоят из очень короткой стерильной асцидиатной и длинной пликатной зон. Гинецей состоит из синасцидиатной (стерильная базальная часть завязи), симпликатной (фертильный участок завязи и столбик) и асимпликатной (стилодии) зон.

Плаценты интрузивные, париетальные и расположены при основании симпликатной зоны. Многочисленные ортотропные, битегмальные семязпочки направлены микропиле вверх, к столбику. Септальные нектарники отсутствуют (рис. 96, 98).

#### Развитие цветков и соцветий

Цветки закладываются в акропетальной последовательности в пазухах уже достаточно крупных брактеев, которые с самого начала целиком закрывают формирующийся цветок (рис. 97). Флоральные примордии слегка вытянуты в трансверзальной плоскости. Перед заложением чашелистиков флоральная меристема

становится ромбовидной. Чашелистики закладываются одновременно. Первыми по бокам флоральной меристемы отделяются треугольные примордии боковых (трансверзально-адаксиальных) чашелистиков. Медианный абаксиальный чашелистик появляется позднее, его примордий имеет вид валика (рис. 97). Все три примордия полностью охватывают флоральную меристему по окружности. Боковые чашелистики растут гораздо быстрее медианного. После заложения чашелистиков флоральная меристема принимает форму треугольника, вершины которого направлены в промежутки между чашелистиками. Далее одновременно появляются 6 примордиев. Три крупных общих СА-примордия лепестков и тычинок формируются на вершинах флоральной меристемы, чередуясь с чашелистиками, а между ними напротив чашелистиков выделяются три небольших примордия стаминодиев. Несмотря на то, что лепестки и тычинки закладываются одновременно, органы, расположенные абаксиально, немного запаздывают в развитии. СА-примордии увеличиваются в радиальном направлении, затем появляется поперечное углубление, которое разделяет общий примордий на примордий лепестка и тычинки. Начальные стадии развития стаминодиев и лепестков сходны – примордии обоих органов увеличиваются в тангентальном направлении, затем происходит их рост в длину, формируются ламинарные структуры с закругленным верхним краем. Верхушка формирующихся элементов андрогенеза становится двулопастной, намечая две теки. Начиная с этой стадии развитие стаминодиев и тычинок идет разными путями. У тычинок формируется пыльник. У стаминодиев теки остаются плотными небольшими образованиями, на которых развиваются многочисленные длинные волоски (рис. 97, 98).

После заложения венчика и андрогенеза в центре цветка остается достаточно большое треугольное в очертаниях пространство, предназначенное для заложения гинецея. Гинецей сначала увеличивается в размерах как единый треугольный примордий, формируя гинофор (рис. 97). Затем по краям появляются три округлые примордия, соответствующие свободным верхушкам плодолистиков (асимплекатной зоне). Примордии плодолистиков становятся подковообразными, между ними появляются перемычки, так закладывается симплекатная зона. На цветоложе внутри гинецея образуются три углубления, их появление связано с началом формирования синасцидиатной зоны. Все три зоны появляются в развитии гинецея очень рано, еще до начала его роста в длину. Далее начинается резкое удлинение асимплекатной и симплекатной зон, рост их происходит синхронно, на стадии заложения семян длина их примерно одинакова. Синасцидиатная зона также несколько увеличивается в размерах. Мощные интрузивные плаценты закладываются в основании завязи напротив лепестков,

каждая из трех плацент является общей для двух соседних плодолистиков. Семяпочки по несколько на плаценту еще до заложения интегументов сильно увеличиваются в длину, занимая почти всю полость завязи. Ко времени заложения интегументов у семяпочек уже имеется длинный фуникулус (рис. 98).

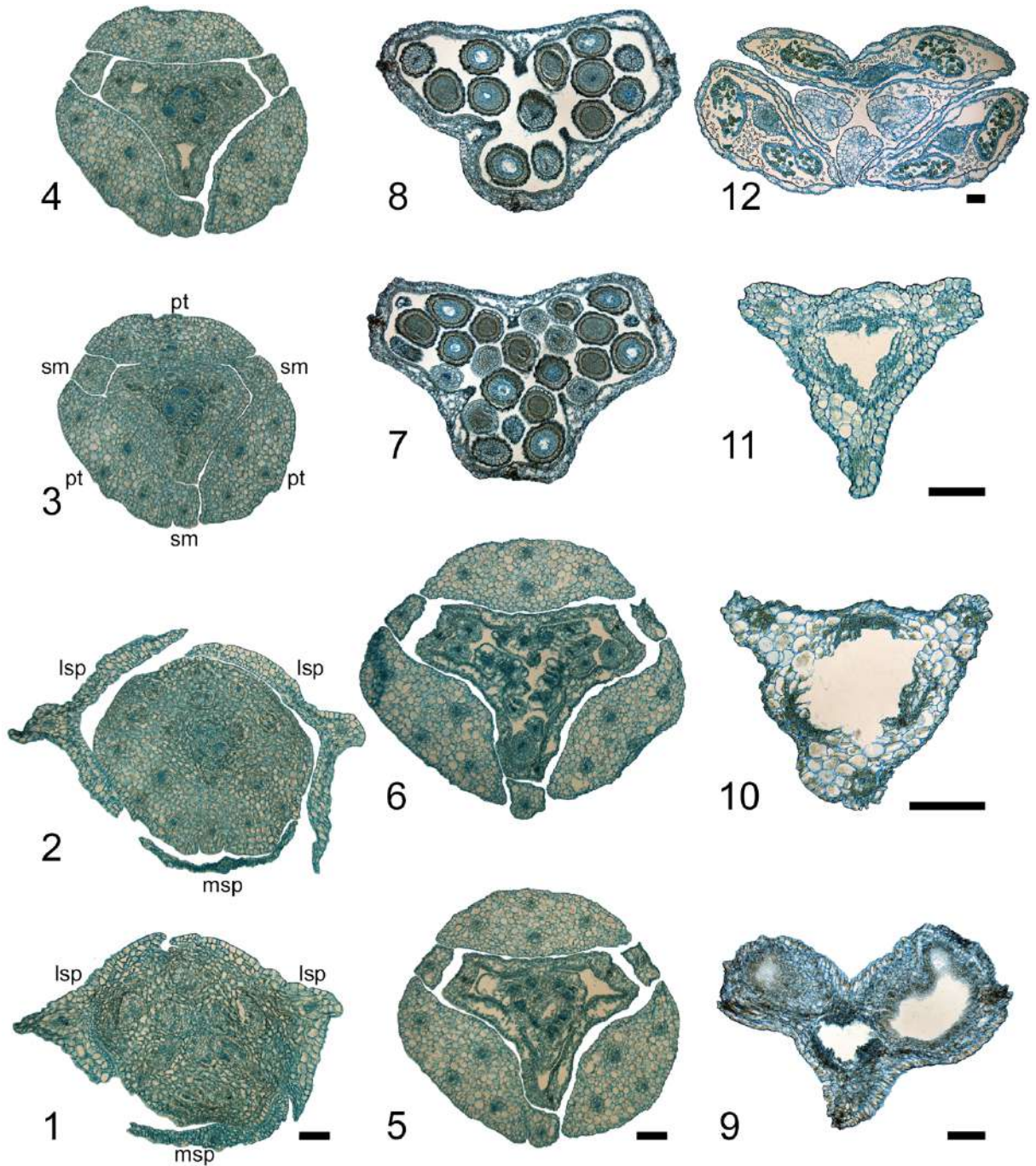


Рис. 96. Строение цветка *Xyris grandis* на серии поперечных срезов. 1 – цветоложе на уровне прикрепления чашелистиков. 2 – средняя часть цветоложа, под основаниями лепестков, андроеца и гинецея. 3 – гинофор, тычинки приросшие к лепесткам, выше этого среза чашелистики не показаны. 4-5 – основание завязи, синасцидиатная зона. 6 – завязь, симпликатная зона с плацентами. 7-8 – симпликатная зона выше плацент, семяпочки располагаются под крышей завязи. 9 – крыша завязи, симпликатная зона. 10-11 – столбик, симпликатная зона. 12 – стилодии, асимпликатная зона. lsp – боковой чашелистик, msp – медианный чашелистик, pt – лепесток, sm – стаминодий. Масштабные отрезки – 100 мкм (1-8 в одном масштабе).

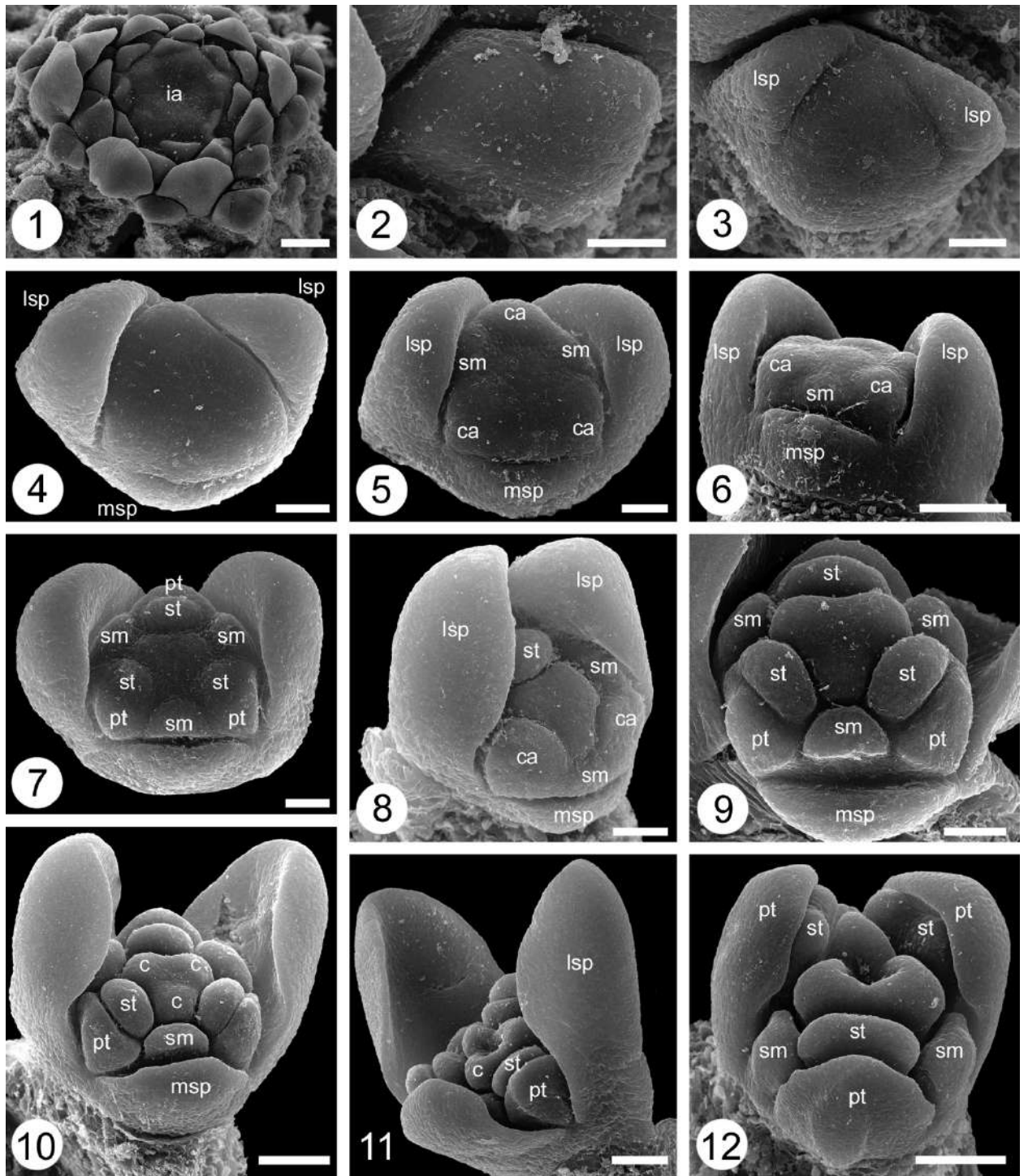


Рис. 97. Развитие цветка *Xyris grandis*, ранние стадии. 1 – заложение брактей на оси соцветия. 2 – флоральный примордий. 3 – заложение боковых чашелистиков. 4 – заложение медианного абаксиального чашелистика. 5-6 – заложение лепестков и андроеца, лепестки и тычинки закладываются общими СА-примордиями. 7-9 – разделение общих СА-примордиев на примордии лепестка и тычинки, на (9) в центре цветка виден зачаток гинецея. 10 – заложение плодолистиков округлыми примордиями. 11-12 – удлинение симпликатной зоны под свободными верхушками плодолистиков. ia – ось соцветия, с – плодолистик, ca – общий СА-примордий, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный чашелистик, pt – лепесток, sm – стаминодий. Масштабные отрезки – 200 мкм (1), 50 мкм (2-5, 7-9) и 100 мкм (6, 10-12).

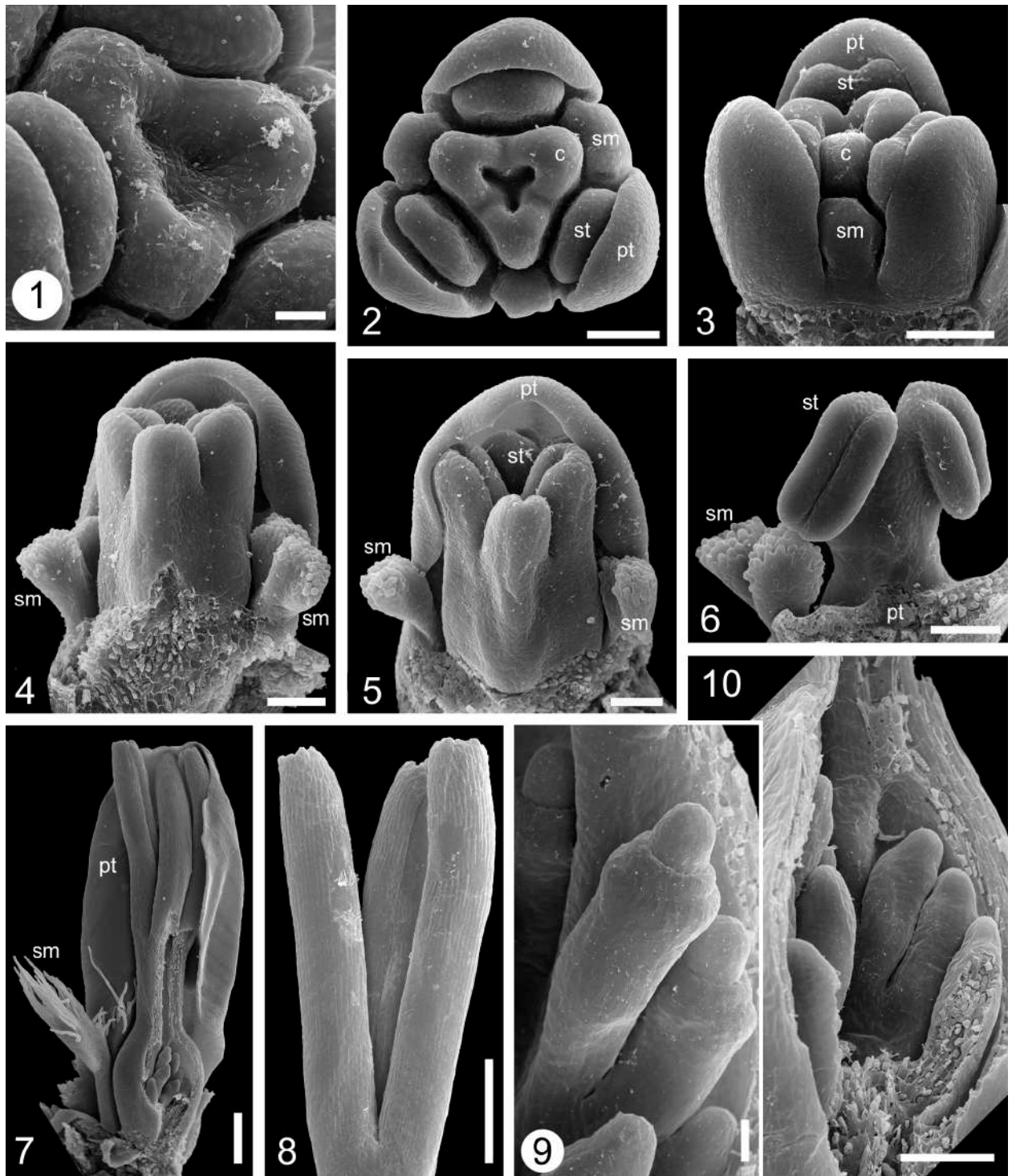


Рис. 98. Развитие цветка *Xyris grandis*, поздние стадии. 1 – заложение синасцидиатной зоны, она видна как три углубления в центре гинецея. 2-3 – удлинение стилодиев. 4-5 – последовательный стадии удлинения стилодев и симпликатной зоны. 6 – тычинка и стаминодий, стадия, как на (5). 7 – бутон с полностью сформированным гинецеем, под стилодиями обособился столбик. 8 – стилодии, на заднем видна бороздка на брюшной стороне. 9-10 – семяпочки на стадии заложения интегументов, плаценты в симпликатной зоне. с – плодolistик, pt – лепесток, sm – стаминодий. Масштабные отрезки – 30 мкм (1), 100 мкм (2-6, 10), 300 мкм (7-8) и 30 мкм (9).

## Семейство Eriocaulaceae

Род *Eriocaulon* (*E. dalzellii*, *E. xeranthemum*, *E. redactum*) – рис. 99-104

### Строение цветков и соцветий

Многочисленные мелкие цветки *Eriocaulon* собраны в компактные открытые брактеозные соцветия на верхушке безлистных цветоносов. Соцветия в литературе обычно описывают как головки, но к ним более применим термин «корзинка». На плоском расширенном ложе соцветия по спирали расположены многочисленные чешуи. По периферии соцветия находятся стерильные чешуи, выше располагаются чешуи, в пазухах которых расположены цветки. Брактеолы отсутствуют.

Цветки раздельнополые, почти актиноморфные, тримерные, по традиции принято считать, что с двойным околоцветником. Из трех чашелистиков один медианно-адаксиальный и два строго трансверзальные. Число кругов органов (полнота цветка) зависят от вида растения и от типа цветка. У *E. dalzellii* и *E. xeranthemum* и женские, и мужские цветки имеют хорошо развитый околоцветник (рис. 100, 101). Чашелистики сростаются при основании в трубку, более короткую у женских цветков. Лепестки свободные, лентовидные, с нектарной железкой в верхней части лепестка. У *E. redactum* лепестки у женских цветков отсутствуют, а у мужских короткие по сравнению с другими видами и не имеют нектарников (рис. 103, 104).

В женских цветках у всех изученных нами видов андроцей представлен различимыми только под микроскопом стаминодиями. Гинецей состоит из трех сросшихся плодолистиков, сидящих на гинофоре. Завязь верхняя, с выпирающими гнездами, почти на всем протяжении, кроме самой дистальной части, трехгнездная. Самая верхушка завязи одногнездная, полость завязи продолжается в тонкий столбик. На верхушке столбика находятся три длинных тонких стилодии с бороздкой на адаксиальной стороне. Плодолистики *Eriocaulon* состоят из асцидиатной и пликатной зон, из которых пликатная несколько длиннее. Гинецей состоит из синасцидиатной (большая часть завязи), симпликатной (верхушка завязи и столбик) и асимпликатной (стилодии) зон. Анатропные битегмальные семяпочки по одной на гнездо завязи прикрепляются в поперечной зоне и свисают в гнезда завязи. Септальные нектарники отсутствуют.

В мужских цветках развиты два круга тычинок, наружные тычинки короче внутренних. Рудименты гинецея у мужских цветков также, как и рудименты андроцея в женских цветках, можно увидеть только под микроскопом. У изученных нами видов почти все многочисленные цветки в соцветии были женскими, и только 5-6 цветков в средней части соцветия были мужскими.

### Развитие цветков и соцветий

На плоской и широкой меристеме соцветия по спирали закладываются сначала стерильные внешние чешуи, а затем – брактей (кроющие листья цветков). Флоральные меристемы появляются в пазухах брактей почти сразу после их заложения – флоральный примордий становится виден в пазухе брактей еще до появления в этом секторе меристемы следующей брактей (рис. 99, 101, 102). Таким образом новообразованный флоральный примордий с абаксиальной стороны граничит с брактеей, а с адаксиальной – примыкает непосредственно к апексу соцветия. Флоральные примордии имеют почти такую же ширину основания, как и брактей, и сильно вытянуты трансверзально. Брактей растут очень быстро и еще до начала заложения органов в цветке полностью его закрывают. Флоральные примордии увеличиваются в размерах, становятся треугольными в очертаниях, вершина «треугольника» направлена к центру соцветия. После этого, еще до заложения органов, цветок сильно увеличивается в вертикальном направлении – растут цветоножка и цветоложе (рис. 99, 102). Одновременно с ростом цветка увеличивается и размер брактей, которая на всех стадиях развития нависает над цветком в виде крыши.

Развитие женских и мужских цветков несколько различается, хотя у них закладывается одинаковый набор органов, характерный для типичного тримерного пентациклического цветка однодольных (рис. 99-102, 103). Чашелистики закладываются по бокам и в основании сильно вытянутого цветоложа, чтобы увидеть заложение чашечки необходимо рассматривать развивающиеся цветки сбоку. Развитие цветка начинается с одновременного заложения двух трансверзальных чашелистиков, угол между ними составляет  $180^\circ$ . Затем адаксиально закладывается медианный чашелистик. Молодые чашелистики находятся достаточно далеко друг от друга, рост их на начальных стадиях развития цветка незначителен, и защитную функцию они не выполняют. В дальнейшем у женских цветков трансверзальные чашелистики синхронно удлиняются, так, что их верхушки дорастают почти до основания гинецея. Медианный чашелистик сильно отстает в развитии от боковых и в зрелых цветках всегда короче. На дистальной части каждого чашелистика появляются длинные многоклеточные однорядные волоски, особенно многочисленные у боковых чашелистиков. Эти волоски целиком закрывают собой бутон. Короткая трубка чашечки появляется путем зонального роста ко времени формирования стенки завязи. В мужских цветках свободные части чашелистиков короче, а трубка чашечки значительно длиннее, чем в женских. При этом с абаксиальной стороны трубка чашечки значительно короче, чем с адаксиальной, но все же хотя бы в некоторых цветках ее длины хватает, чтобы закрыть междуузлие между чашелистиками и лепестками.

Следом за чашелистиками сбоку на сильно вытянутом цветоложе закладываются лепестки и андроцей. На цветоложе можно увидеть три вытянутых вертикально крупных общих СА-примордия лепестков и внутренних тычинок и три небольших округлых примордия наружных тычинок (рис. 99, 102). Все шесть примордиев равномерно распределены по окружности цветка. На видах сверху хорошо различимы только СА-примордии (рис. 102). Так как цветоложе кверху расширяется, то СА-примордии имеют в очертании форму груши – с более широкой дистальной частью. Из-за давления окружающих структур проксимальная часть СА-примордиев выражена слабее дистальной, расположенной ближе к апексу цветка. СА-примордии разделяются на примордий тычинки и примордий лепестка. Тычинки несколько увеличиваются в размерах, но вскоре рост их у женских цветков останавливается и на всех последующих стадиях развития тычинки видны как округлые образования. Лепестки несколько задерживаются в развитии.

После заложения околоцветника и андроеца апекс цветка становится сильно выпуклым. По его склонам на радиусах наружных тычинок появляются три округлых примордия, обозначаются верхушки плодолистиков (рис. 99-101, 103, 104). По периферии апекса формируется треугольный в очертаниях валик, соединяя три изначальные примордия в единую структуру. Формируется стенка завязи, которая кольцом опоясывает массивную центральную часть гинецея. Ковнутри от верхушек плодолистиков образуются небольшие углубления, намечая будущие гнезда завязи. Начиная с этой стадии развитие мужских и женских цветков идет различно.

Далее рост гинецея мужских цветках останавливается, а в женских начинает удлиняться стенка завязи, обрастая собой центр гинецея. Изначально свободные верхушки плодолистиков вытягиваются в стилодии, между ними и завязью образуется столбик (рис. 101, 103). Так формируются симпликатная и асимпликатная зоны. Рост гинецея в базальном направлении приводит к формированию синасцидиатной зоны. Гнезда завязи выпирают, обозначая очертания крупных семязпочек. Цветоножка и цветоложе продолжают вытягиваться во время развития органов цветка. Еще в бутоне удлиняется междоузлие между чашелистиками и лепестками, при распускании цветка сильно удлиняется междоузлие под гинецеем, кроме *E. dalzellii*, а также видно небольшое удлинение цветоложа между лепестками и внутренними тычинками (рис. 100, 103, 104). У *E. dalzellii* и *E. xeranthemum* лепестки женских цветков вырастают в длинные лентовидные образования с нектарником и волосками на верхушке (рис. 100, 101). У *E. reductum* лепестки женских цветков не достигают значительного размера, их длина едва превышает тычинки, нектарник не закладывается (рис. 104).



Все шесть тычинок в мужских развивают пыльник и тычиночную нить (рис. 100, 101, 104). Лепестки мужских цветков *E. dalzellii* не отличаются от таковых у женских. У *E. xeranthemum* на лепестках мужских цветков нет волосков (рис. 101). У *E. reductum* лепестки в мужских цветках развиты гораздо сильнее по сравнению с женскими цветками, в бутоне верхушки лепестков полностью закрывают нити внутренних тычинок (рис. 104). Они с волосками на верхушке, но без нектарника.

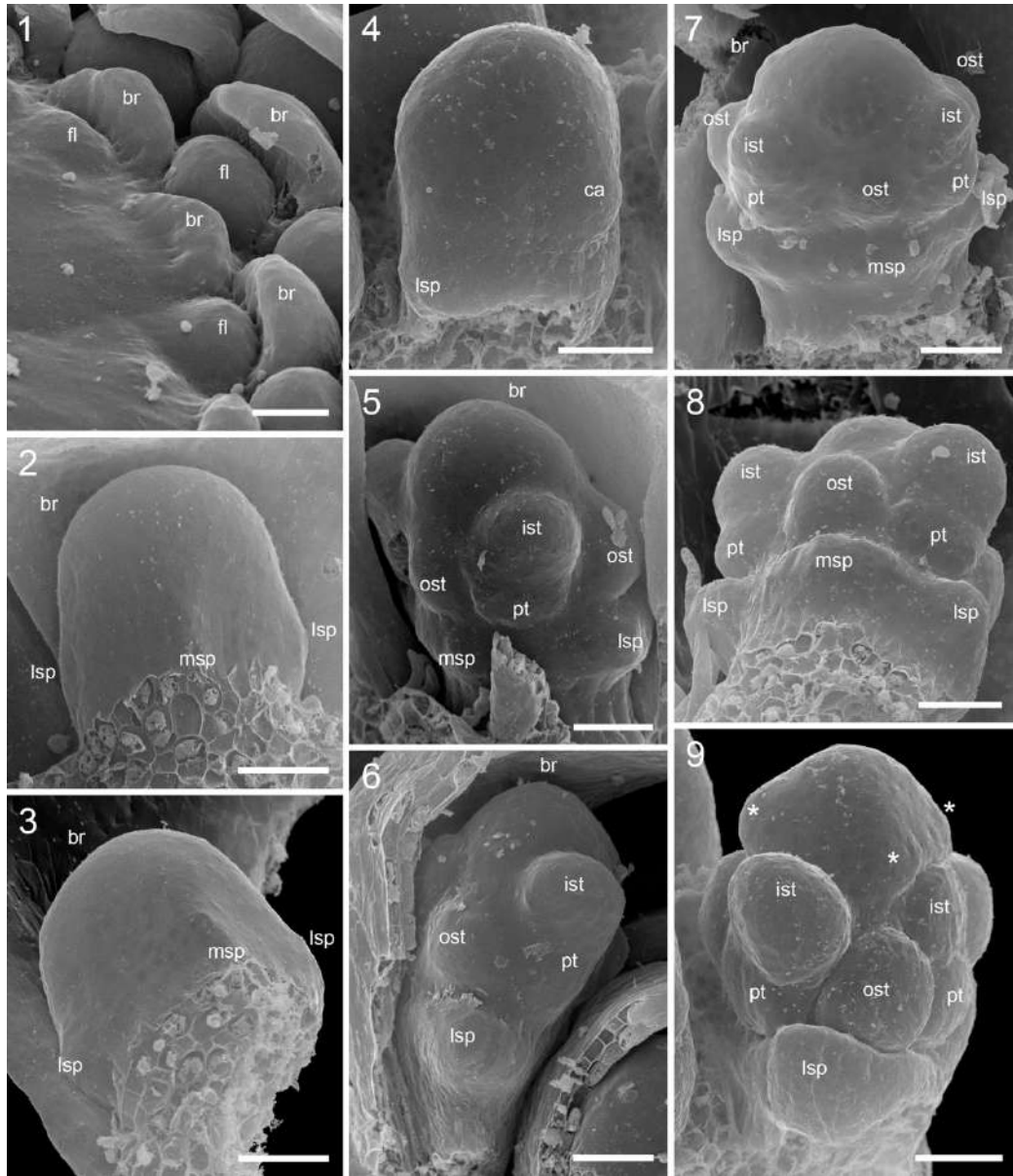


Рис. 99. Развитие цветка *Eriocaulon dalzellii*. Мужские и женские цветки неразличимы на изображенных стадиях развития. 1 – заложение цветков в пазухах брактей. 2-3 – заложение чашелистиков, вид с адаксиальной стороны. 4 – заложение лепестков и андроеца, лепестки и внутренние тычинки закладываются общими СА-примордиями, примордии наружных тычинок не видны. 5-7 – разделение общих примордиев на примордии лепестка и тычинки, лепестки запаздывают в развитии. 8 – начало формирования трубки чашечки. 9 – появление примордиев плодolistиков. br – брактя, ca – общий СА-примордий, fl – флоральный примордий, ia – ось соцветия, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, \* – плодolistик. Масштабные отрезки – 30 мкм.

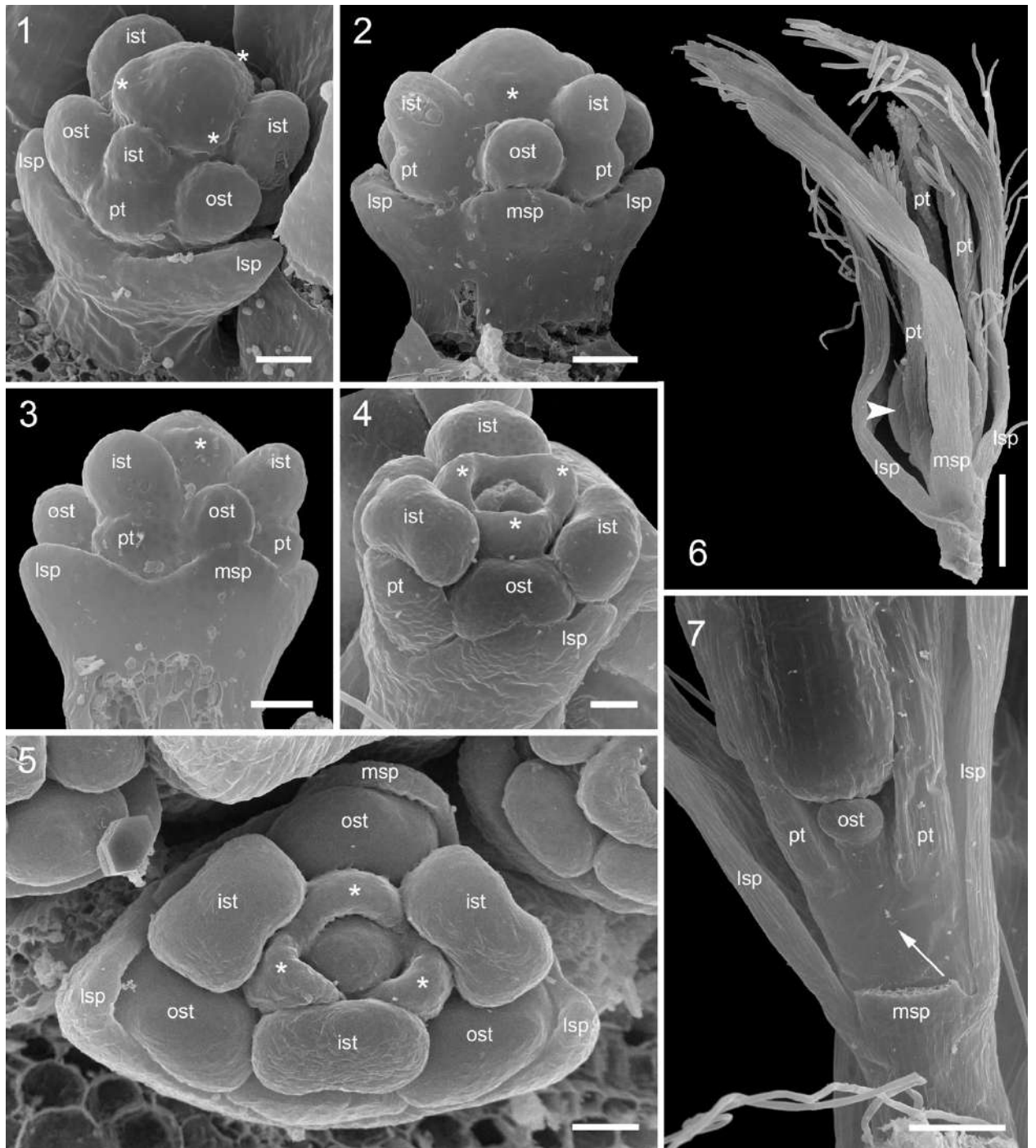


Рис. 100. Развитие цветка *Eriocaulon dalzellii*. 1-3 – увеличение размеров трубки чашечки, тычинок и лепестков, формирование стенки завязи, соединяющей изначально свободные верхушки плодолистиков, на этих стадиях мужские и женские цветки неразличимы. 4-5 – мужские цветки, у тычинок формируются теки, гинецей остановился в росте. 6 – женский цветок, стрелкой показан гинецей. 7 – основание женского цветка, тычинки остановились в развитии до формирования тек и представлены округлыми стаминодиями, тонкой стрелкой показано междоузлие между чашечкой и венчиком. lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, \* – плодолистик. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-5), 300 мкм (6) и 100 мкм (7).

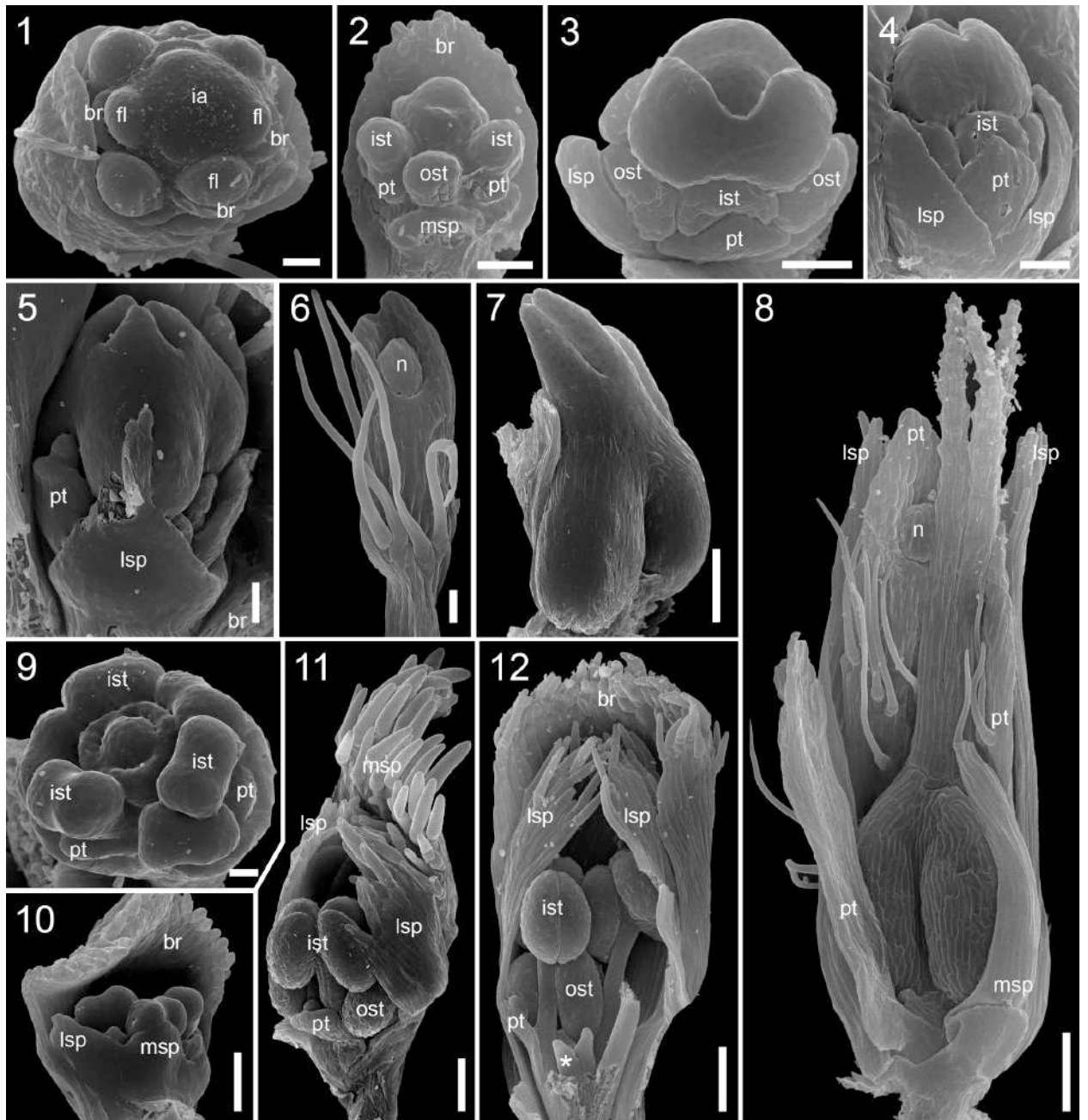


Рис. 101. Развитие цветка *Eriocaulon xeranthemum*. 1 – заложение цветков в пазухах брактеей. 2 – цветок на стадии, когда мужские цветки неотличимы от женских. 3–4 – женские цветки, стенка завязи обрастает верхушку плаценты, тычинки остановились в росте. 5 – женский цветок до начала удлинения стилодиев, лепестки сильно увеличились в размере, на лепестках образовалась нектарная железа. 6 – лепесток с нектарником из женского цветка. 7 – гинецей на стадии удлинения стилодиев и столбика. 8 – зрелый женский цветок. 9–10 – молодые мужские цветки, у тычинок формируются теки, гинецей остановился в росте. 11 – мужской цветок, поздний бутон. 12 – мужской цветок незадолго до цветения, \* – пестиллодий. br – брактеей, fl – флоральный примордий, ia – ось соцветия, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, n – нектарная железа, pt – лепесток, \* – плодolistик. Масштабные отрезки – 30 мкм (1–7), 100 мкм (8), 20 мкм (9) и 50 мкм (10–12).

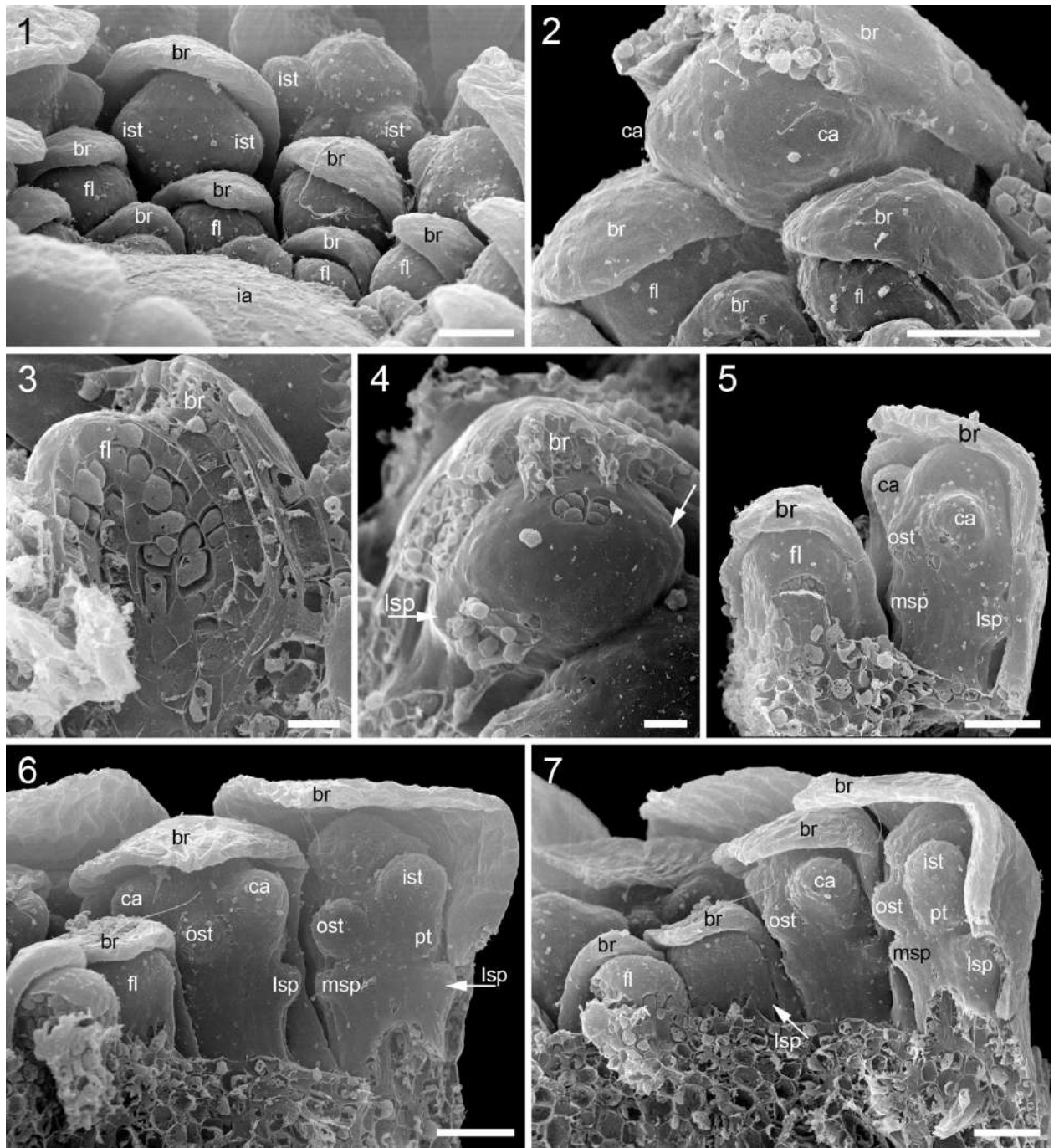


Рис. 102. Развитие цветка *Eriocaulon redactum*. Мужские и женские цветки неразличимы на изображенных стадиях развития. 1-2 – заложение цветков в пазухах брактей. 3 – продольный разрез вытянутой вертикально флоральной меристемы перед заложением чашелистиков. 4 – заложение боковых чашелистиков, вид сверху. 5-6 – заложение лепестков и андроцея, лепестки и внутренние тычинки закладываются общими СА-примордиями. 7 – продольный разрез соцветия с цветками на разных стадиях развития. br – брактя, ca – общий СА-примордий, fl – флоральный примордий, ia – ось соцветия, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-2, 5-7) и 10 мкм (3-4).

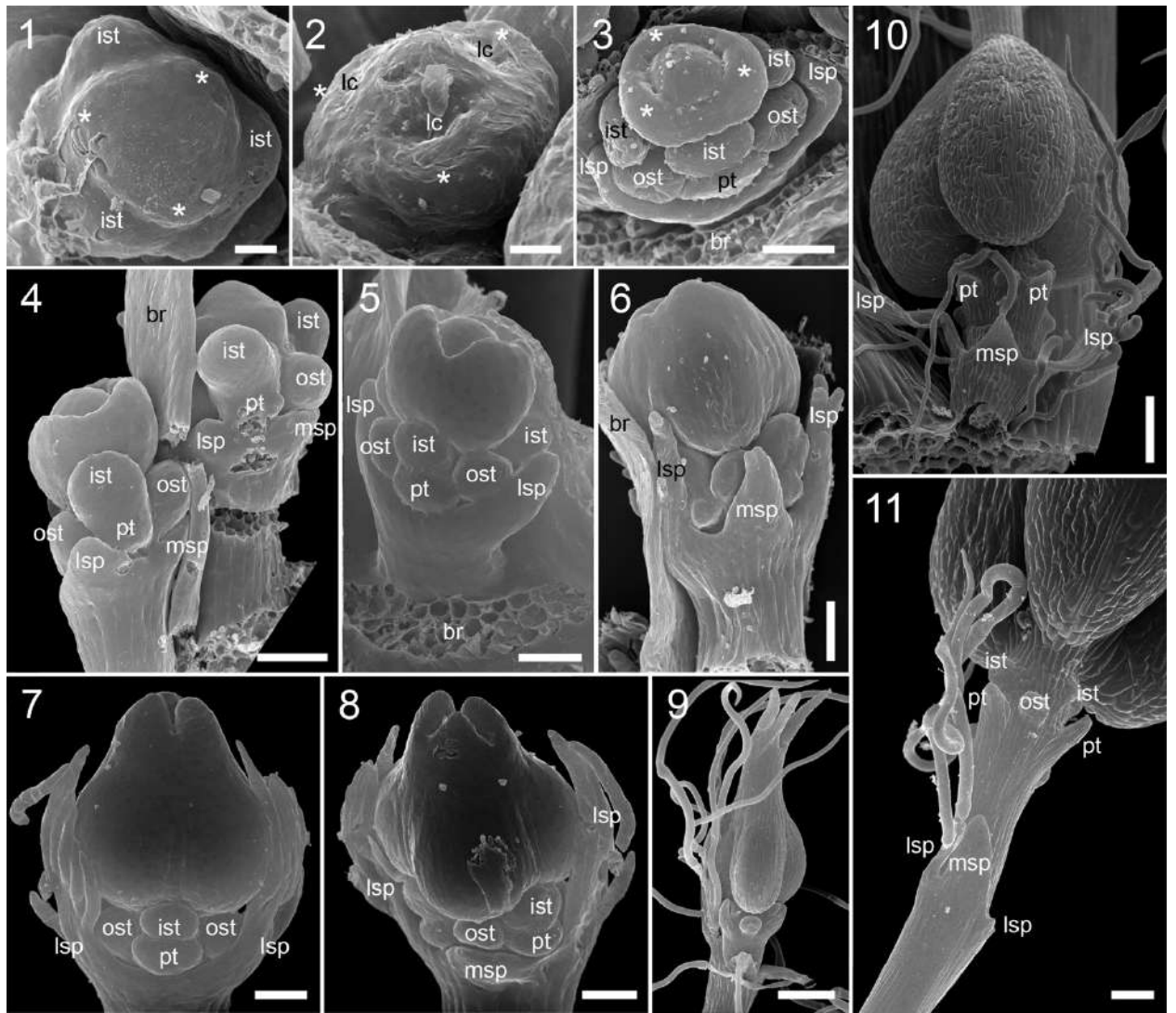


Рис. 103. Развитие женского цветка *Eriocaulon redactum*. Мужские и женские цветки неразличимы на стадиях, изображенных на (1-3). 1 – заложение плодолистиков. 2 – формирование гнезд завязи. 3 – образование кольцевой внешней стенки завязи. 4-6 – стенка завязи обрастает верхушку плаценты, тычинки остановились в росте, на (6) хорошо различима трубка чашечки. 7-8 – женский цветок до начала удлинения стилодиев, виды с абаксиальной и адаксиальной сторон. 9 – гинецей на стадии удлинения столбика и стилодиев. 10 – основание зрелого цветка, видны короткие лепестки и округлые стаминодии. 11 – основание молодого плода с длинным междуузлем между чашечкой и венчиком. br – брактя, са – общий СА-примордий, fl – флоральный примордий, ia – ось соцветия, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, \* – плодолистик. Масштабные отрезки – 10 мкм (1-2), 30 мкм (4-8), 100 мкм (9-11).

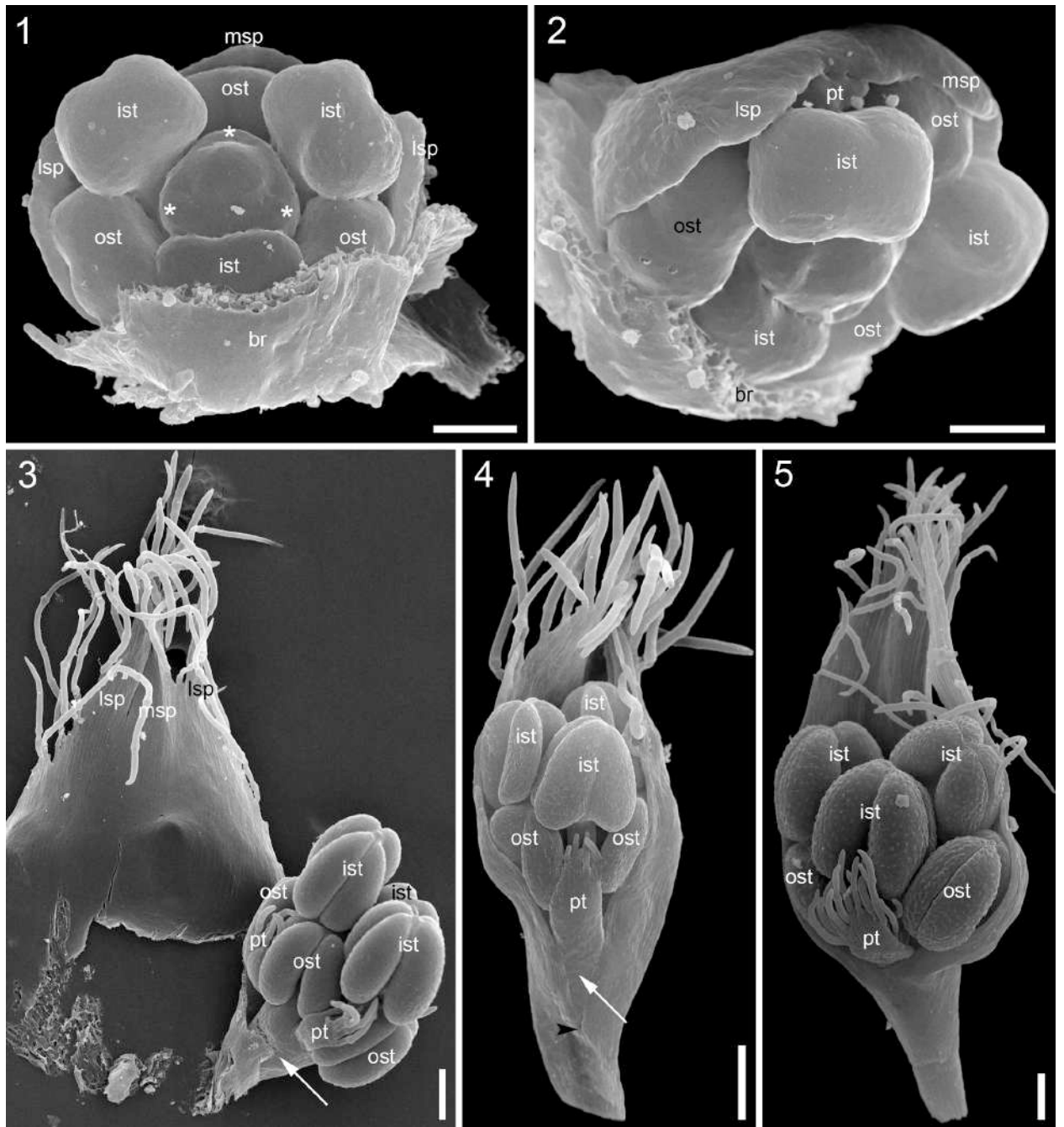


Рис. 104. Развитие мужского цветка *Eriocaulon redactum*. 1-2 – мужской цветок на стадии формирования тек у тычинок, виды с абаксиальной стороны и сверху, трубка чашечки разомкнута на абаксиальной стороне. 3 – цветок с удаленной чашечкой, на лепестках появились волоски, стрелкой показано междуузлие между чашечкой и венчиком. 4 – поздний бутон, стадия, как на (3), белой стрелкой показано междуузлие между чашечкой и венчиком, черной стрелкой – уровень прикрепления чашечки. 5 – цветок незадолго до цветения, вид с абаксиальной стороны. br – брактя, lsp – боковой чашелистик, msp – медианный адаксиальный чашелистик, ist – внутренняя тычинка, ost – наружная тычинка, pt – лепесток, \* – плодолистик. Масштабные отрезки – 30 мкм (1-2) и 100 мкм (3-5).

## ОБСУЖДЕНИЕ

**ГЛАВА 4. СУЩЕСТВУЮЩИЕ ДАННЫЕ ПО СТРУКТУРЕ И МОРФОГЕНЕЗУ  
ЦВЕТКА У ИЗУЧЕННЫХ РОДОВ в сравнении с данными, полученными в  
настоящей работе**

Общие сведения по морфологии цветков и соцветий у изученных родов можно найти в обобщающих таксономических сводках, например, А. Кронквиста (Cronquist, 1981), Р. Дальгрена с соавт. (Dahlgren, Clifford, Yeo), А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997, 2009), К. Кубицкого (Kubitzki, 1998a,b). Более подробные сведения для семейств, традиционно включаемых в порядок, Alismatales, Triuridaceae и Petrosaviaceae представлены в монографии П. Томлинсона (Tomlinson, 1982). К сожалению, на диаграммах цветков в работе Р. Томлинсона (1982) не обозначены кроющий лист и ось соцветия. Прекрасные описания строения цветков и соцветий, сопровождаемые диаграммами представлены в непревзойденной работе А. Эйхлера (Eichler, 1875). Наши данные не противоречат ни одному из описаний А. Eichler (1875). Среди изученных нами объектов в работе А. Eichler (1875) представлены данные по *Tofieldia*, *Potamogeton*, *Triglochin*, *Dioscorea*, *Burmannia*, *Xyris* и *Eriocaulon*. Ниже мы приводим и сравнением с полученными нами данными сведения из работ, посвящённых более детальному исследованию цветков и соцветий.

**ПОРЯДОК ALISMATALES**

**Семейство Tofieldiaceae**

**Род *Tofieldia***

Анатомия цветка *Tofieldia* изучена достаточно подробно. В литературе имеются детальные описания для *T. calyculata* и *T. pusilla* (Eie, 1972; Utech, 1978a; Sterling, 1979). Все авторы согласны в том, что плодолистики *Tofieldia* имеют свободные ножки, между которыми находится трехлучевой нектарник. Р. Rudall (2002) отмечает, что у *T. calyculata* нектарник в виде трехлучевой полости заходит в цветоножку до уровня прикрепления листочков околоцветника, что указывает на срастание ножек плодолистиков с околоцветником и полунижний характер завязи у этого вида. Открывается такой нектарник на уровне отхождения листочков околоцветника. В области завязи плодолистики срастаются. В работе С. Sterling (1979) изучено 16 представителей Tofieldiaceae, из них семь принадлежат роду *Tofieldia* – *T. calyculata*, *T. coccinea*, *T. divergens*, *T. glabra*, *T. iridacea*, *T. nutans* и *T. yunnanensis*, микрофотографии срезов представлены только для *T. glabra* (у этого вида нектарник начинается из цветоложа). Из приведенной автором сравнительной таблицы можно сделать вывод, что одногнездный

участок завязи имеется у *T. calyculata*, *T. divergens* и *T. yunnanensis*, у остальных видов завязь на всем протяжении трехгнездная. Завязь *T. pusilla* (Eie, 1972) одногнездная в средней части и трехгнездная в верхней и нижней части. По мнению S. Eie (1972), плодолистики *T. pusilla* только выглядят сросшимися. На самом деле они только плотно прилегают друг к другу, так как даже в зрелом гинецее хорошо различимы эпидермы соседних плодолистиков. Поэтому гинецей *T. pusilla* следует признать апокарпным (Eie, 1972). Интерпретация гинецея *Tofieldia* как апокарпного и состоящего из раскрытых плодолистиков была принята в дальнейшем А.Л. Тахтаджяном (1982). А. Игерсгейм с соавт. (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001) в обзоре, посвященном разнообразию строения гинецея у примитивных однодольных, вслед за W. Leinfellner (1969) и W.A. van Heel (1988), определили плодолистик *T. calyculata* как почти целиком пликатный, но все же имеющий короткую асцидиатную зону. Плаценты приурочены к пликатной зоне. Брюшные швы закрыты на всем протяжении пликатной зоны, завязь трехгнездная. Срастание плодолистиков в основании завязи (по-видимому, в асцидиатной зоне) авторы определяют как конгенитальное, выше плодолистики срастаются постгенитально.

Подробные данные о морфогенезе цветка *Tofieldia* отсутствуют. Более или менее детально изучено только развитие гинецея у *T. calyculata*. По данным Н. Ваум (1949) и W.A. van Heel (1988), плодолистики *T. calyculata* изначально открытые и свободные, затем в области завязи они срастаются постгенитально на очень поздней стадии развития гинецея. После срастания плодолистиков в гинецее образуются две апокарпные зоны – при основании гинецея, где формируется нектарник, и в области стилодиев.

Наличие подчашия, особенностям его строения авторы, изучающие строение цветка, обычно уделяют мало внимания. В некоторых работах оно даже не упоминается как ключевой признак семейства (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Тахтаджян, 1982). Обычно указывают, что подчашие *Tofieldia* состоит из трех сросшихся листочков, расположенных у большинства видов непосредственно под цветком (Utech, 1978; Cruden, 1991; Zomlefer, 1997). Статья W. Leinfellner (1962) – практически единственная работа, где подробно изучено строение соцветия на примере *T. calyculata*. Автор показал большую степень variability как в строении подчашия, так и самого цветка. Число листочков подчашия варьирует от 2 до 6 независимо от строения околоцветника, при этом листочки подчашия всегда расположены в один круг, трубка подчашия может быть разомкнута с абаксиальной стороны. Гомологии листочков подчашия редко являются предметом обсуждения. Обычно их описывают как брактеолы (Utech, 1978a; Zomlefer, 1997). *T. pusilla* – единственный представитель семейства с отклоняющимся устройством соцветия. Подчашие, столь характерное для всех представителей семейства, отсутствует, при



основании цветоножки находится крупная трехлопастная брактя с более крупной центральной лопастью (например, Цвелев, 1979; Zomlefer, 1997).

Нами впервые изучен морфогенез соцветий и цветков *Tofieldia* (*T. calyculata*, *T. coccinea*, *T. pusilla*). Получены данные по строению цветка у ранее не изученных видов *T. cernua* и *T. nuda*. Наше исследование подтверждает большинство данных литературы о строении гинецея *Tofieldia*. Изученные нами виды различаются длиной асцидиатной зоны плодолистика, наличием одногнездного участка в завязи и степенью «заглубления» нектарника в цветоложе. Мнение о наличии конгенитального срастания в асцидиатной зоне (Igersheim, Vuzgo, Endress, 2001) следует признать ошибочным. В зоне контакта плодолистиков в основании завязи явно видны эпидермы, образующие трехлучевой узор, что было замечено еще S. Eie (1972). Кроме того, под предполагаемой синасцидиатной зоной находятся свободные ножки плодолистиков. Формирование гинецея подобной конструкции невозможно с участием конгенитального срастания, что и доказывают данные по морфогенезу цветка. Нами впервые показано, что плодолистки в асцидиатной зоне могут срастаться постгенитально, что, вероятно, является очень редким для покрытосеменных явлением (нам не удалось обнаружить в литературе примеров такого рода).

Нами показана вариабельность не только в строении, но и в особенностях заложения листочков подчашия. Обычно подчашие закладывается двумя примордиями – боковые листочки подчашия закладываются единым серповидным примордием, на котором впоследствии появляются примордии боковых лопастей подчашия; затем появляется примордий медианного листочка подчашия (Remizowa et al., 2006a). Боковые листочки подчашия, таким образом, срастаются конгенитально, а само подчашие является результатом двух последовательных конгенитальных срастаний – раннего (боковых листочков) и позднего (при формировании трубки подчашия путем зонального роста) (о терминологии см. Sokoloff et al., 2018). Реже, при очень плотном расположении флоральных примордиев, каждый листочек подчашия закладывается отдельным примордием. Иногда не закладывается медианный листочек. Исходя из особенностей заложения боковых листочков подчашия можно было бы предположить, что подчашие *Tofieldia* представляет собой видоизмененный двулопастной предлист. Однако у однодольных со спиральным расположением цветков в соцветии предлистия (брактеолы) в генеративной сфере расположены трансверсально и не бывают двулопастными (Remizowa et al., 2006a, 2013) и кроме того, неясно, что тогда представляет собой медианная лопасть подчашия. Трием отдельными брактеолами подчашие у *Tofieldiaceae* также признать невозможно, так как в пазухах листочков подчашия никогда не бывает

дополнительных цветков, и самое главное – у *Harperocallis flava* единственный терминальный цветок тоже имеет подчашие, а у *Triantha* помимо подчашия имеются несомненные брактеолы, в пазухах которых находятся цветки. Тем не менее подчашие не является и дополнительным кругом околоцветника, так как часто отделено от цветка заметным междоузлем и вариации в строении подчашия никак не влияют на строение самого цветка.

Соцветия *T. pusilla*, на наш взгляд, следует признать эбрактеозными. Подчашие у этого вида не отсутствует, а смещено к основанию цветоножки и разомкнуто на адаксиальной стороне. Спектры структурных типов подчашия, выявленные нами у *T. pusilla* и видов с типичным строением соцветий, заметно перекрываются (Ремизова, Соколов, Москвичева, 2005; Remizova, Sokoloff, 2003; Remizowa et al., 2006a), что позволяет признать их подчашия гомологичными друг другу.

### **Род *Triantha***

В литературе род *Triantha* ранее часто рассматривали в составе рода *Tofieldia*, отмечая, что у представителей *Triantha* цветки в узлах соцветия собраны по 3 (например, Zomlefer, 1997). Работ, посвященных строению цветка именно у *Triantha*, мало. С. Sterling (1979) изучены 6 представителей рода – *T. glutinosa*, *T. intermedia*, *T. japonica*, *T. occidentalis*, *T. pubens* и *T. racemosa*. У всех видов завязь по всей длине трехгнездная. Для *T. glutinosa*, видимо в результате опечатки, сообщается, что плодолистки по всей длине сросшиеся (судя по представленной микрографии среза, под именем *T. glutinosa* показан вид из рода *Harperocallis*). Для всех перечисленных видов характерен нектарник на ножках плодолистиков (микрография представлена только для *T. racemosa*).

Нами подробно изучено строение соцветия *Triantha*, которое представляет собой закрытый тирс из дихазиев, описано взаимное расположение бракетей, брактеол и цветков. Установлено, что у плодолистиков изученного нами вида *Triantha* отсутствует асцидиатная зона, в завязи может присутствовать одногнездный участок. Плодолистки срастаются постгенитально в области завязи, у части цветков постгенитальное срастание затрагивает также верхнюю треть ножек, при этом ножки срастаются только брюшными поверхностями. С адаксиальной стороны ножки вдоль ее медианы проходит желобок. Из-за наличия желобка нектарник формирует узор в виде шестилучевой звезды, где короткие лучи (желобки) чередуются с длинными лучами (щели между плодолистиками). Ранее для *Triantha* желобки на ножках не были отмечены. Подобное строение основание гинецея из изученных ранее представителей *Tofieldiaceae* характерно только для *Pleea* (Utech, 1978a; Sterling, 1979).

### Род *Harperocallis*

Виды рода сильно различаются по структуре соцветия. Традиционно *Harperocallis* считали монотипным родом, единственный вид которого *H. flava* имеет одиночные терминальные цветки (Zomlefer, 1997). Позднее в род включили всех представителей *Isidrogalvia* (Campbell, Dorr, 2013), соцветие которых является кистью и цветки расположены в пазухах брактеей (Cruden, 1991). У всех видов *Harperocallis* подчашие состоит из свободных листочков, расположенных непосредственно под цветком. Плодолистики видов, ранее относимых к *Isidrogalvia* срастаются по всей длине, нектарников при основании гинецея нет (Sterling, 1979; Cruden, 1991). Завязь трехгнездная у *H. duidae*, *H. falcata* и *H. schomburgkiana* (Sterling, 1979). Данные по строению гинецея *H. flava* отрывочны (Utech, 1993; Zomlefer, 1997). Плодолистики срастаются только при основании, формируя синкарпный участок, выше плодолистики свободные. Признаком рода *Isidrogalvia* R. Cruden (1991) считает наличие короткой трубки околоцветника, в то время как у *Harperocallis* ее нет.

Наши данные по структуре соцветия подтверждают имеющиеся в литературе. Из изученных нами представителей рода трубка околоцветника (с приросшими к ней тычинками) была развита только у *H. falcata*. У *H. robustior* листочки околоцветника и тычинки полностью свободны, у *H. flava* к основанию свободных листочков околоцветника прирастают тычиночные нити. Нами впервые подробно описано строение гинецея у *Harperocallis*. У всех трех изученных нами видов плодолистики срастаются на большую часть своей длины. Длина участка завязи со свободными плодолистиками *H. flava* в литературе сильно преувеличена, но все же короткие стилодии у этого вида присутствуют. Наши данные показывают, что у плодолистиков *Harperocallis* хорошо выражена асцидиатная зона, в основании гинецея плодолистики срастаются конгенитально, что резко отличает *Harperocallis* от других родов Tofieldiaceae.

### Семейство Scheuchzeriaceae

#### Род *Scheuchzeria*

*Scheuchzeria*, единственный представитель семейства Scheuchzeriaceae, один из немногих родов Alismatales с типичными для однодольных тримерными пентациклическими цветками. Гинецей *Scheuchzeria* часто описывают как апокарпный, а развивающийся плод – как трёхлистовку (Цвелёв, 1982; Cronquist, 1981; Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Posluszny, 1983; Tomlinson, 1982; Takhtajan 1997, 2009). Более детальные анатомические исследования показали, что в гинецее *Scheuchzeria* имеется очень короткий базальный паракарпный участок, который при внешнем осмотре практически незаметен,

так как скрыт за основаниями тычинок и листочков околоцветника (Ремизова, Соколовб 2014; Eames, 1931; Eber, 1934; Serbanescu-Jitariu, 1966; Uhl, 1947). На рисунках из работы А. Имса (Eames, 1931) в самом основании завязи под паракарпным участком изображен стерильный синкарпный участок, в тексте эта особенность не обсуждается. А. Игерсгейм с соавт. (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001) определили плодолистики *Scheuchzeria* как целиком пликатные с открытым при основании брюшным швом (одногнездный участок) и подтвердили наличие срастания плодолистиков при основании гинецея, но не указали тип срастания. Строение и развитие соцветия и цветка на материале из Северной Америки представлено в работе U. Posluszny (1983). Цветки, кроме терминального, закладываются в пазухах кроющих листьев. Удивительно постоянство числа цветков в соцветии, их всегда 6. Флоральные меристемы становятся в очертаниях треугольными, после чего по углам меристемы происходит одновременное заложение всех трех наружных листочков околоцветника. Следующими над примордиями наружных листочков околоцветника появляются примордии наружных тычинок, а между ними – примордии внутренних листочков околоцветника. Затем очень быстро вслед за внутренними листочками околоцветника закладываются внутренние тычинки. Пары листочек околоцветника + тычинка на ранних стадиях развития цветка явно расположены в два круга, но по мере развития цветка «выстраиваются» в один круг. Плодолистики закладываются тремя округлыми примордиями, которые вскоре становятся подковообразными. Как только начинается рост плодолистика в длину, при его основании закладываются две краевые семязпочки. Брюшные швы плодолистиков долгое время остаются открытыми. О срастании плодолистиков U. Posluszny (1983) не упоминает.

Наши данные по строению цветка и соцветия согласуются с имеющимися в литературе. Мы подтверждаем срастание плодолистиков при основании гинецея с образованием одногнездного участка завязи и указываем тип срастания (оно конгенитальное). Синкарпного участка при основании завязи на нашем материале не было. Цветки из изученной нами подмосковной популяции *Scheuchzeria* продемонстрировали большую вариабельность в строении гинецея, а число цветков в соцветии варьировало от 4 до 6, большая часть растений развивали кисть из 5 цветков.

Полученные нами данные по развитию цветка расходятся с данными U. Posluszny (1983) по ряду признаков. По нашим данным развивающиеся боковые цветки долгое время остаются моносимметричными, так как они зажаты между осью соцветия и брактеей. Заложение органов у боковых цветков задерживается с абаксиальной стороны, что влияет на общий порядок заложения органов цветка. Но мы согласны с мнением U. Posluszny (1983) о том, что листочки околоцветника и тычинки закладываются

отдельными примордиями. Микрографий, в явном виде иллюстрирующих представления автора о порядке заложения органов не представлено. В работе имеются микрофотографии с тремя только что заложившимися наружными листочками околоцветника, а затем – те, на которых уже имеются все элементы околоцветника и андроеца. На единственной микрофотографии, показывающей по мнению U. Posluszny (1983) промежуточную стадию после заложения наружных пар листочков околоцветника+тычинка и перед заложением таких же внутренних пар и полученной с помощью СЭМ, явно видны общие примордии, которыми закладываются внутренние листочки околоцветника и тычинки (но автор не отмечает их наличие в описании). U. Posluszny (1983) делает вывод о заложении внутренних тычинок после заложения внутренних листочков околоцветника, экстраполируя данные о наружных листочках околоцветника и тычинках. Однако мы установили, что внутренние листочки околоцветника и тычинки закладываются одновременно. На нашем материале мы наблюдали формирование короткой трубки околоцветника. Ранее такой особенности цветков *Scheuchzeria* не указывали.

### **Семейство Juncaginaceae**

#### **Род *Triglochin***

Соцветия и цветки *Triglochin* достаточно подробно описаны в литературе (Hill, 1900; Eber, 1934; Uhl, 1947, Singh, 1973). Наиболее изучены *T. maritima*, *T. palustris* и *T. striata*. Цветки *Triglochin* имеют 6 плодолистиков, расположенных в два круга. В зависимости от вида, либо все 6 из них фертильные, либо только три внутренних. В последнем случае стерильные плодолистики представляют собой плотные образования без рыльцевых папилл. Гинецей *T. bulbosa*, по данным N. Uhl (1947), состоит только из трех плодолистиков, стерильные плодолистики не были найдены. Плодолистики *Triglochin* большинство авторов признают сросшимися через вырост цветоложа, так называемый «флоральный центр». А. Игерсгейм с соавт. (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001) обращают внимание на то, что из-за особенностей срастания строение плодолистика и гинецея *Triglochin* можно интерпретировать как минимум двумя разными способами. Плодолистики можно признать свободными и целиком пликатными, но с сильно скошенным основанием или сросшимися и асцидиатными. В последнем случае весь гинецей представлен синасцидиатной зоной.

Морфогенез цветка достаточно подробно изучен только у двух видов *Triglochin*. T. Hill (1900) и M. Buzgo et al. (2006) описали развитие цветка *T. maritima* вплоть до ранних стадий развития гинецея. Округлые флоральные примордии на оси соцветия закладываются акропетально. Наружные листочки околоцветника, согласно M. Buzgo et

al. (2006), закладываются почти одновременно, но на образование медианного абаксиального листочка расходуется значительно больший объем меристемы. T. Hill (1900) полагает, что первым закладывается наружный медианный листочек околоцветника. Медианный наружный листочек околоцветника растет быстрее боковых и закрывает собой апекс формирующегося цветка. В последующих трех кругах органы (внутренние листочки околоцветника и тычинки) закладываются одновременно, круги возникают поочередно один над другим. Затем поочередно закладываются два круга плодолистиков. Данные M. Buzgo et al. (2006) противоречат сообщению V. Singh (1973), который указывает, что плодолистики закладываются по спирали и в зрелом цветке располагаются в один круг. Примордии плодолистиков из округлых становятся кольцевыми. Кольцевой примордий на вентральной стороне утолщается, образуя примордий семяпочки. Поздние стадии развития гинецея ни M. Buzgo et al. (2006), ни V. Singh (1973) не исследовали. Дальнейшее развитие гинецея *T. maritima*, а также *T. palustris* на сериях продольных срезов изучено E. Eber (1934). По ее данным, после заложения семяпочек начинается рост гинецея в длину. При этом плодолистики конгенитально срастаются с удлиняющимся цветоложем, но не друг с другом, семяпочки остаются при основании гинецея. Ось цветка заканчивается непосредственно под рыльцами.

S. Lieu (1979) изучил развитие цветка у *T. striata*. В цветках *T. striata* обычно нормально развита только наружная медианно-абаксиальная тычинка, остальные тычинки превращены в стаминодии. В гинецее фертильны только внутренние плодолистики. Цветки на оси соцветия закладываются акропетально округлыми примордиями. Околоцветник закладывается по спирали. Первым на абаксиальной стороне флоральной меристемы появляется примордий наружного медианного листочка околоцветника. Затем поочередно закладываются два других наружных листочка околоцветника. Медианный примордий крупнее боковых, но развивающийся из него листочек не опережает в своем развитии другие элементы околоцветника. Примордии внутренних листочков околоцветника также появляются в спиральной последовательности, чередуясь с наружными листочками околоцветника. После поочередно закладываются два круга тычинок и два круга плодолистиков. Развитие фертильного плодолистика, как и у других видов, начинается со стадии кольцевого примордия. В дальнейшем весь гинецей растет как единая структура (включая и центр цветка).

Нами изучено развитие соцветий и ранние стадии развития цветка у 4-х видов рода, включая *T. maritima*. Показано, что порядок заложения и развития наружных листочков околоцветника различаются у исследованных видов. Ни у одного из исследованных видов мы не наблюдали заложения органов по спирали. Нами показано, что *T. bulbosa* и *T.*

*barrelieri*, как и другие представители рода, имеют по 6 плодолистиков, но стерильные плодолистики короткие и не участвуют в срастании через «флоральный центр». Наши данные подтверждают наблюдения о заложении плодолистиков кольцевым примордием и отнесение их к асцидиатному типу. Однако по нашим наблюдениям, на поздних стадиях развития спинная часть фертильных плодолистиков у всех видов несколько вытягивается, свободные края срастаются постгенитально, полость плодолистика становится изолированной от внешней среды.

## Семейство *Maundiaceae*

### Род *Maundia*

Имеющиеся в литературе данные по строению соцветия и цветка *Maundia* достаточно противоречивы (см. von Mering, Kadereit, 2010). Не вызывает дискуссий только набор органов – большая часть цветков *Maundia*, кроме самых верхних в соцветии, имеют при основании две чешуйки, 6 тычинок и 4 плодолистика. Не ясно, есть ли у цветков околоцветник, и если есть, то сколько в нем листочков околоцветника, как расположены тычинки, сколько плодолистиков и устроен ли гинецей так же, как у представителей *Juncaginaceae*, семейства, в которое ранее помещали *Maundia* (см. Nakai 1943; Cronquist, 1981; Thieret, 1988; Aston, 2011). Под цветком имеются две чешуйки, которые рассматривают как околоцветник (Buchenaу 1903; Buzgo et al., 2006; Haynes, Les, Holm-Nielsen, 1998; Takhtajan, 2009), как брактей (Aston, 2011; Uhl, 1947) или как выросты связника (Eckardt, 1964; Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Markgraf, 1936). Согласно F. Markgraf (1936) 6 тычинок *Maundia* расположены в два круга – 4 в наружном и 2 во внутреннем, чешуйки развиваются при внутренних тычинках. Цветки *Maundia* F. Markgraf (1936) считает тетрамерными, из 4-х наружных тычинок две трансверзальные и две медианные, плодолистики чередуются с наружными тычинками. Диаграмма цветка, которую предложил F. Markgraf (1936), имеет существенный недостаток: в ней нарушено правило чередования кругов – тычинки внутреннего круга расположены напротив плодолистиков. Чтобы избежать этого недостатка F. Markgraf (1936) предположил, что гинецей исходно состоял из двух кругов плодолистиков, и наружный круг полностью исчез. N. Uhl (1947) и T. Eckardt (1964) воспроизвели диаграммы F. Markgraf (1936), но с некоторыми изменениями. На диаграмме цветка из работы N. Uhl (1947) изменено положение плодолистиков так, что они противолежат наружным тычинкам. На диаграмме T. Eckardt (1964) изображено 8 тычинок и 4 листочка околоцветника. В некоторых работах цветки *Maundia* считают димерными (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Haynes, Les, Holm-Nielsen, 1998).

Мы впервые исследовали строение цветка *Maundia* на сериях поперечных и продольных срезов, а также с помощью СЭМ. Наши данные поддерживают точку зрения о природе чешуек при основании цветка как листочков околоцветника. Интерпретация чешуек как брактеев предполагает, что цветки *Maundia* являются компактными соцветиями-псевдантиями. Гитотеза о псевдантливой природе цветков алисматид широко обсуждалась в литературе и была, в конечном итоге, отвергнута (Endress, 1995; Lieu, 1979; Buzgo et al., 2006). Интерпретации чешуек как брактеол препятствует тот факт, что у ближайших родственников брактеол нет, кроме того, наличие брактеол невозможно без наличия брактеев (Remizowa et al., 2013), а ее у *Maundia* с очевидностью нет. Интерпретация листочков околоцветника как выростов связника была предложена для многих тепалоидных алисматид, но этой интерпретации противоречат данные по развитию цветка, в частности, у *Potamogeton* (Nunes et al., 2012; Posluszny, 1981; Posluszny, Sattler, 1973, 1974; Sattler, 1965; Sun, Zhang, Chen, 2000) и *Triglochin* (Buzgo et al., 2006; Lieu, 1979; Remizowa et al., 2013; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Для *Maundia* развитие цветка нам изучить не удалось, но нет никаких оснований полагать, что околоцветник *Maundia* имеет иную природу, чем у ближайших родственников. Поэтому выростом связника эти чешуйки быть никак не могут.

Наши данные не согласуются ни с одной из предложенных ранее диаграмм цветка. Плодолистики расположены в один круг, из 4-х плодолистиков – два медианные и два трансверзальные. Тычинки расположены двумя тримерными кругами. Листочки околоцветника расположены напротив нижних внутренних тычинок. В целом, по нашему мнению, цветки *Maundia* очень похожи на цветки *Aponogeton* за исключением мерности гинецея (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Singh, Sattler, 1977; Tomlinson, 1982). Когда в цветках *Aponogeton* возникает дополнительный плодолистик, положение гинецея такое же, как у *Maundia* (Tomlinson, 1982).

При основании гинецея нами был обнаружен короткий участок, где плодолистики срастаются не только брюшными, но и боковыми сторонами. Этот участок безоговорочно можно интерпретировать как синасцидиатную зону. Конгенитальное срастание плодолистиков при основании гинецея среди алисматид характерно еще только для *Scheuchzeria*, но у нее плодолистики целиком пликатные и при основании гинецея находится симпликатная зона.

## **Семейство Potamogetonaceae**

### **Род *Potamogeton***



Строение соцветий и цветков *Potamogeton* неоднократно привлекали внимание исследователей (Miki, 1973; Singh, 1965; Uhl, 1947), хотя внешне они устроены очень просто. Цветки состоят из четырех чешуек, традиционно называемых листочками околоцветника, и приросших к ним тычинок. Четыре свободных плодолистика чередуются с парами листочек околоцветника + тычинка. Плодолистки *Potamogeton* интерпретируют как почти целиком асцидиатные (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Ни N. Uhl (1947), ни V. Singh (1965) не упоминают о наличии у рдестов брактей. А. Eichler (1875) считает, что соцветия *Potamogeton* обычно эбрактеозные, но в исключительных случаях у цветков имеются небольшие кроющие листья.

Морфогенез цветка изучен у нескольких видов *Potamogeton* – *P. richardsonii* (Sattler, 1965; Posluszny, Sattler, 1974), *P. zosteriformis* (Posluszny, 1981), *P. densus* (= *Groenlandia densa*) (Posluszny, Sattler, 1973), *P. distinctus* (Sun et al., 2000), *P. illinoensis*, *P. polygonus* и *P. pusillus* (Nunes et al., 2012). Цветки на оси соцветия закладываются акропетально. У *P. distinctus*, *P. richardsonii* и *P. zosteriformis* брактя и находящийся в ее пазухе цветок развиваются из одного примордия, у других видов брактей отсутствуют. У *P. distinctus* и *P. richardsonii* брактя обособляется до заложения первых листочков околоцветника, а у *P. zosteriformis* – одновременно с ними. У всех изученных видов кроме *P. densus* первыми закладываются трансверзальные листочки околоцветника, после них – медианные. У *P. densus* первым закладывается медианный абаксиальный, затем трансверзальные, и только после этого – медианный адаксиальный листочек околоцветника. Затем появляются примордии тычинок. Каждая тычинка может закладываться одним крупным, либо двумя примордиями. В последнем случае каждый из примордиев соответствует одной из тек, по мере дальнейшего роста эти примордии объединяются в один. Плодолистки закладываются одновременно по углам квадратного апекса цветка, чередуясь с тычинками. У *P. zosteriformis* весь апекс цветка расходуется на образование единственного крупного плодолистика. Развитие плодолистиков начинается со стадии кольцевого примордия. Вскоре на вентральной стороне появляется примордий семяпочки. Стенки плодолистика, удлиняясь, закрывают собой семяпочку. На верхушке плодолистика остается отверстие, ведущее в полость завязи. Вокруг него появляются рыльцевые папиллы. У *P. illinoensis* непосредственно над семяпочкой стенка плодолистика не удлиняется, выше места прикрепления семяпочки в результате роста стенки завязи образуются длинные свободные края, которые срастаются постгенитально. Вдоль этих краев образуются рыльцевые папиллы.

О филлотаксисе соцветий *Potamogeton* нет общепринятой точки зрения. А. Eichler (1875) без указания видов пишет, что чаще всего цветки расположены мутовками или

декуссатно. N. Uhl (1947) описала цветки всех изученных ей 22 видов как расположенные по спирали. V. Singh (1965) поддерживает эту точку зрения, но в некоторых изученных им соцветиях они были расположены мутовками. Согласно работам, где изучали развитие многоцветковых соцветий, цветки у изученных видов были всегда расположены чередующимися мутовками (Sattler, 1965; Posluszny, Sattler, 1974; Posluszny, 1981, Sun et al., 2000). E. Nunes et al. (2012) описывают филлотаксис соцветий у трех изученных ими видов как спиральный, однако на представленных микрографиях у одного из видов цветки расположены декуссатно, у другого – двурядно, соцветия третьего вида не показаны. На нашем материале цветки всегда были расположены накрест супротивно или чередующимися мутовками. У двух изученных нами видов (*P. lucens* и *P. natans*) соцветия брактеозные, брактей закладываются одновременно с цветком и из одной с ним меристемы. Наличие брактей у этих видов не было отмечено другими исследователями. В остальном строение и развитие цветков согласуется с опубликованными ранее данными. Наличие брактей у *P. octandrus* варьируемо, они формируются после заложения околоцветника. У *P. crispus* плодолисточки при основании сростаются через вырост цветоложа, такая особенность строения отмечена нами для *Potamogeton* впервые.

Дискуссии о строении цветка *Potamogeton*, как и других тепалоидных алисматид, затрагивали следующие вопросы – 1) гомологии филломов внутри цветка (листочки околоцветника, выросты связника, брактей) и 2) природа самого цветка (настоящие цветки или псевдантии). Многие авторы приняли псевдантievую гипотезу (Мавродиев, Соколов, 1998; Burger, 1977; Miki, 1937; Posluszny, Charlton, 1993; Posluszny et al., 2000; Rudall, 2003; Uhl, 1947), при этом состав «элементарного цветка», из которого построены цветки алисматид, разные авторы интерпретировали по-разному. Работы по морфогенезу цветка, включая нашу, однозначно показывают, что рассматривать листочки околоцветника как выросты связника неправомерно, так как закладываются они отдельно друг от друга. Мы поддерживаем мнение Р.К. Endress (1995), что от псевдантievой интерпретации цветка *Potamogeton* и других алисматид следует отказаться, так как однодольным вообще свойственна тесная секторальная ассоциация органов, особенно пар из элементов околоцветника и противоположащих им тычинок. Видеть в таких парах «элементарные цветки» не оправданно.

## **Семейство Posidoniaceae**

### **Род *Posidonia***

Р. Tomlinson (1982) справедливо отметил, что ни одно из семейств алисматид не вызывает столь противоречивых интерпретаций строения его репродуктивных структур.

Так, соцветие *Posidonia* некоторые авторы считают целиком (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; den Hartog, 1970; den Hartog, Kuo, 2006) или частично цимозным (Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009). Согласно другой точке зрения, цветки собраны в малоцветковые колоски, которые в свою очередь собраны в разветвленное рацемозное соцветие (Kuo, McComb, 1998; Markgraf, 1936; Ostenfeld, 1916; Tomlinson, 1982). Соцветия пазушные (Kuo, McComb, 1998; Tomlinson 1982). Брактеи в большинстве описаний не упоминаются. F. Markgraf (1936), чьи описания в остальном очень точные, также не упоминает брактеей и каких-либо структур под цветком. A. Cronquist (1981) и A. Takhtajan (2009) в явном виде описывают соцветия как эбрактеозные. Некоторые авторы обратили внимание, что под цветком имеется небольшое пленчатое образование. P. Tomlinson (1982) полагает, что это брактеея, а C. den Hartog (1970) ту же структуру интерпретирует как сросшиеся интравагинальные чешуйки. Сами цветки споров не вызывают – они, по мнению большинства авторов, состоят из трех листовидных тычинок и единственного плодолистика; актиноморфные (Kuo, McComb, 1998). Наличие околоцветника из трех небольших листочков указывает только A. Cronquist (1981). Положение единственной семечки в плодолистике обычно не обсуждают, но судя по диаграмме из работы F. Markgraf (1936), она прикрепляется с адаксиальной стороны (брюшная сторона плодолистика обращена к оси соцветия).

Нами впервые исследован морфогенез соцветий и цветков *Posidonia* и проведено анатомическое их исследование. По нашим данным, соцветие терминальное. Мы поддерживаем интерпретацию парциальных соцветий как колосков. Пленчатое образование под цветком мы, вслед за P. Tomlinson (1982), считаем брактеей. Интерпретация C. den Hartog (1970) не верна, так как интравагинальные чешуйки всегда развиваются в пазухе листа и никогда у других алисматид не срастаются друг с другом. Кроме того, если у алисматид в соцветии имеются брактеей, то в их пазухе интравагинальных чешуек не бывает. Полученные нами данные по строению и развитию цветка свидетельствуют, что цветки моносимметричные, чешуйка под цветком является именно брактеей, а не листочком околоцветника – она имеет широкое основание, охватывая весь цветок, и не ассоциирована ни с одной из тычинок, в то время как листочки околоцветника у ближайших родственных тепалоидных алисматид имеют узкое основание, к которому прирастает противоположащая тычинка. Околоцветник отсутствует. Строение и развитие тычинки *Posidonia* уникально для Alismatales. Внешне тычинки *Posidonia* похожи на ламинарные тычинки магнолиид, однако теки на самом деле прикрепляются по краю широкого связника (который выше места прикрепления тек продолжается в надсвязник), а края пластинки, выступающие за края тек, являются

вторичными. Наши данные показали, что семяпочка внутри асцидиатного плодолистика *Posidonia* прикрепляется со стороны брактей. Таким образом, если принять, что прикрепление семяпочки вентральное, как у других алисматид, то брюшная сторона плодолистика обращена в противоположную, чем предполагает F. Markgraf (1936), сторону. Сравнивая строение цветка *Posidonia* с ближайшими родственниками, мы предположили, что у предков *Posidonia*, вероятно, был гинецей из трех плодолистиков, чередующихся с тычинками. Из трех исходных плодолистиков сохранился только медианный. Если принять эту точку зрения, то медианный плодолистик находится в адаксиальном положении, что необычно для большинства однодольных. Такой «перевернутый» на 180° гинецей из ближайших родственников характерен только для *Tofieldia* (Eichler, 1875) и некоторых *Agaceae* (Buzgo, 2001).

## ПОРЯДОК PETROSAVIALES

### Семейство *Petrosaviaceae*

#### Род *Petrosavia*

Соцветие *Petrosavia* описывают как терминальную кисть или зонтик с брактями и брактеолами (Groom 1895; Tomlinson, 1982), последние иногда отсутствуют (Tamura, 1998). Брактеолы, по Р. Tomlinson (1982), прикрепляются при основании цветоножки в трансверсальной позиции. На диаграмме цветка *Petrosavia*, представленной в работе Н. Melchior (1964), брактеола занимает промежуточное трансверсально-адаксиальное положение и находится напротив наружного листочка околоцветника, другой наружный листочек околоцветника лежит напротив брактей. Детальное описание анатомии цветка *P. stellaris* впервые дано в работе П. Грума (Groom, 1895; см. также Sterling, 1978; Rudall, 2002). Автор указывает на диморфизм листочков околоцветника, особенности прикрепления тычинок. По мнению Р. Groom (1895), в образовании бокала нижней части полунижней завязи у *Petrosavia* принимают участие не только ткани плодолистиков и вогнутого цветоложа, но и листочки околоцветника, которые примерно наполовину своей длины прирастают к завязи. Гинецей переходного от апокарпного к синкарпному типа. Плодолистики срастаются в нижней части завязи, формируя три ее гнезда. Выше плодолистики свободны, их завязи постепенно переходят в короткие стилодии, завершающиеся головчатыми рыльцами. Септальные нектарники *Petrosavia*, по данным Р. Groom, представляют собой три полости, выстланные однослойным секреторным эпителием и открывающиеся напротив внутренних листочков околоцветника на уровне отхождения их свободных частей. Нектарники имеют ту же длину, что и синкарпный участок завязи. Р. Groom выдвигает две гипотезы о происхождении апокарпии у

*Petrosavia*. Согласно первой из них, строение завязи *Petrosavia* показывает, что этот род произошел от растений, имевших верхнюю завязь и почти свободные плодолистики, таких как, например, *Veratrum* и *Tofieldia*. По второй гипотезе, наличие хорошо развитых септальных нектарников, которые у однодольных присутствуют в типично синкарпных гинецеях, в свою очередь, может свидетельствовать о вторичности апокарпии у *Petrosavia* в связи с переходом к бесхлорофилльному образу жизни.

А.Л. Тахтаджян (1982) при описании цветков *Petrosavia* сообщает, что нектарники у представителей этого рода тепальные и расположены при основании внутренних широких листочков околоцветника. Все шесть тычинок, по данным А.Л. Тахтаджяна, прикрепляются к сегментам околоцветника. Плодолистики почти свободны и срастаются только при основании. Рыльца обычно головчатые, но *P. stellaris* имеет избегающие рыльца. Образование полунижней завязи, по мнению автора, происходит посредством прирастания околоцветника к гинецею. В последующих работах строение цветка *Petrosavia* было пересмотрено, в частности указано наличие септальных нектарников (Takhtajan, 1997, 2009).

Полученные нами данные подтверждают представления о строении соцветия *Petrosavia* (кроме Тахтаджян, 1982). Нами было уточнено взаимное расположение цветка и окружающих его филломов – напротив брактеолы, как и у других изученных нами растений с единственной брактеолой, находится внутренний листочек околоцветника, а ориентация относительно материнской оси варьирует в зависимости от положения брактеолы. Нами была установлена зональность плодолистика и гинецея, показано что плодолистики в основном пликатные, но все же с короткой асцидиатной зоной. Срастание плодолистиков в асцидиатной зоне конгенитальное, что резко отличает *Petrosavia* от помещаемого с ней в один порядок *Japonolirion*, для которого характерна постгенитальная синкарпия. Мы поддерживаем мнение Р. Groom (1895) о вторичности признаков апокарпии в гинецее *Petrosavia*.

### **Род *Japonolirion***

Соцветие *Japonolirion* в литературе описывают как пазушную кисть с брактями, но без брактеол (Тахтаджян, 1982; Takhtajan, 2009; Tamura, 1998; Utech, 1984). Пазушное положение соцветий определяется тем, что цветонос расположен снаружи от розетки листьев (Tamura, 1998). Наиболее подробно анатомическое строение цветка *Japonolirion* дано в работе Ф. Utech (1984). Гинецей описан как трехгнездный со свободными стилодиями. Плодолистики срастаются слабо, они объединены между собой посредством тесного контакта клеток с папиллами, расположенными вдоль узкой области по краям плодолистиков. Нектарники не были найдены (см. также Tamura, 1998). Их наличие было

показано позднее (Cameron, Chase, Rudall, 2003; Rudall, 2002). Сравнивая строение и вакулатуру цветков *Japonolirion* и *Tofieldia*, F. Utech (1984) признал эти роды достаточно сходными и сделал вывод о близком родстве этих растений (также Tamura, 1998). Апокарпная интерпретация строения гинецея затем была принята во всех монографиях А.Л. Тахтяджяна (Takhtajan, 1997, 2009). По другим данным плодолистики *Japonolirion* сростаются, но лишь на небольшом протяжении в базальной части гинецея (Cameron, Chase, Rudall, 2003). Нектарник расположен при основании гинецея под гнездами завязи и очень похож на нектарник *Tofieldia*, он трехлучевой на поперечных срезах и открыт на всем своем протяжении. Сходства в строении цветков *Japonolirion* и *Tofieldiaceae* являются симплезиоморфиями или даже результатом параллельной эволюции (Cameron, Chase, Rudall, 2003).

Наши данные не подтверждают пазушного положения соцветий *Japonolirion*. Цветоносный побег *Japonolirion* развивается обычно за два года – в первый год образуется розетка листьев, которые на зиму отмирают, а на второй год развивается цветонос с мелкими чешуевидными листьями под соцветием. Соцветие действительно расположено сбоку от розеток, но эти розетки принадлежат другим осям. В год цветения в пазухах чешуевидных листьев при основании цветоноса закладываются почки возобновления, из которых развиваются дочерние розетки. При основании цветоножек нами обнаружена брактеола, которую ранее, видимо, просматривали, так как она расположена при основании цветоножки и полностью скрыта за брактеей. Плодолистики *Japonolirion*, по крайней мере иногда, имеют асцидиатную зону (судя по описанию и иллюстрациям F. Utech (1984), у изученных им цветков асцидиатной зоны у плодолистиков не было). Сростание плодолистиков в области завязи (асимпликатная зона) постгенитальное. То, что ранее описывали как папиллы, «удерживающие плодолистики вместе», представляет собой характерное взаимодействие клеток при постгенитальном сростании (Verbeke, 1992). Наши данные подтверждают наличие нектарника, который расположен на внутренней поверхности ножек плодолистиков.

## ПОРЯДОК DIOSCOREALES

### Семейство *Nartheciaceae*

#### Род *Narthecium*

В большинстве систематических сводок соцветия *Narthecium* описывают как терминальные кисти с брактеей и брактеолами, но расположение цветка относительно филломоов соцветия обсуждают редко. Единственная работа, где описана ориентация цветка относительно оси соцветия, – это работа Х. Тобе с соавт. (Tobe et al., 2018). Эта

статья появилась после публикации нами серии работ, посвященных строению соцветий и цветков *Nartheciaceae* и во многом повторяет наши данные (Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2008; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006a,b). Согласно Н. Tobe et al. (2018), у *N. asiaticum* один из наружных листочков околоцветника расположен на одном радиусе с брактеей, об ориентации цветка относительно оси соцветия авторы судили по поперечным срезам, на которых присутствуют верхушки брактей и брактеолы (но не место их прикрепления) и нет оси соцветия. Насколько этот паттерн постоянен, из цитируемой статьи не ясно. На приведенных микрографиях брактя не лежит строго на одном радиусе с наружным листочком околоцветника.

Данные по строению гинецея *Narthecium* (изучены *N. americanum*, *N. californicum* и *N. ossifragum*) представлены в работах и Ф. Utech (1978b), и С. Sterling (1979). Гинецей *Narthecium* С. Sterling (1979) определяет как синкарпный, брюшные швы плодолистиков в области завязи ко времени цветения полностью зарастают, однако в столбике они остаются несросшимися.

Нами изучено строение, включая ранее изученный *N. ossifragum*, и развитие цветков и соцветий у двух видов рода. Показан характер ориентации цветка относительно оси соцветия и окружающих филломов. У всех изученных цветков трансверзальная или почти трансверзальная брактеола находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника. Ориентация цветка относительно брактей и оси соцветия варьирует вследствие непостоянного положения брактеолы и не является постоянной, как это следует из работы Н. Tobe et al. (2018). Наши данные подтверждают существующие представления о строении гинецея *Narthecium*. Нами определены зональность гинецея и установлен тип срастания плодолистиков (для представителей рода характерна конгенитальная синкарпия).

### **Род *Aletris***

Строение цветков и соцветий тех же видов, что изучены нами, изложено в уже упомянутой выше работе Н. Tobe et al. (2018). Согласно интерпретации авторов, у цветков один из наружных листочков околоцветника адаксиальный. На всех представленных изображениях срезов брактя занимает промежуточное положение между спинкой плодолистика и перегородкой в завязи, что не соответствует описанию в тексте статьи. Согласно Н. Tobe et al. (2018), у *A. spicata* завязь нижняя, а у *A. foliata* полунижняя, трехгнездная (см. также Sterling, 1980). Столбик трехгнездный в нижней его части. Септальные нектарники расположены в верхней половине завязи (*A. spicata*) или в средней ее части (*A. foliata*). С. Sterling (1980) считает полости в септах *A. foliata*

несекреторными, так как они не сообщаются с окружающей средой и не имеют эпителиальной выстилки. Гинецей состоит из двух зон – синасцидиатной и симпликатной (Tobe et al., 2018). Морфогенез гинецея изучен у *A. foliata* (представлены срезы, начиная от стадии заложения интегументов у семяпочек). Положение завязи в ходе развития меняется с нижней на почти верхнюю. Синасцидиатная зона закладывается последней. Плодолистики срастаются постгенитально – у самого молодого цветка стилодии выше завязи свободны, а также свободны вентральные и боковые стороны плодолистиков на уровне плацент в нижнем участке завязи (именно этот участок авторы определяют как симпликатный, включая в него и область с будущими нектарниками). Линии постгенитального срастания в зрелом гинецее отсутствуют.

Согласно нашим данным, ориентация цветка относительно оси соцветия такая же, как у *Narthecium*. Завязь у обоих видов полунижняя, но протяжённость нижнего участка, действительно, больше у *A. spicata*, столбик трезгнездный по всей его длине, а не только при основании. Зональность гинецея описана Н. Tobe et al. (2018) неверно. Отсутствие линий постгенитального срастания не означает, что зону с таким типом постгенитального срастания правомерно определять как симпликатную. По типу срастания плодолистиков эта зона – асимпликатная. По нашим данным, симпликатная зона гинецея с конгенитальным срастанием плодолистиков между собой в гинецее обоих видов отсутствует. Над синасцидиатной зоной расположена гемисимпликатная зона. Следует отметить, что гинецеи с нижней завязью и септальными нектарниками описывать в терминах W. Leinfellner (1950) достаточно сложно, так как их конструкцию однозначно интерпретировать по предложенной терминологии удастся с трудом. Так, при нижней завязи у любого растения практически невозможно определить, где находится граница плодолистика по отношению к внешней стенке завязи, другими словами, участвуют ли ткани плодолистика в образовании этой стенки. Если принять, что на всем протяжении нижнего участка завязи *Aletris* спинки плодолистиков участвуют в построении стенки завязи, то выше синасцидиатной зоны расположена гемисимпликатная зона, в которой края плодолистиков, но не их боковые стороны, срослись постгенитально (там, где нет срастания, расположен нектарник). Выше уровня прикрепления околоцветника находится уже асимпликатная зона. Сам W. Leinfellner, никогда не применял разработанную им терминологию к гинецею такого типа. Согласно его представлениям, края плодолистиков в гемисимпликатной зоне должны быть свободны. Если же принять, что внешняя стенка нижнего участка завязи образована без участия спинных частей плодолистиков, а сами плодолистики прикреплены очень косо на сильно вогнутом цветоложе, то над



синасцидиатной зоной расположена асимпликатная зона, в которой срастание краев плодолистиков в центре гинецея вполне ожидаемо.

### **Род *Metanarthecium***

Соцветие *Metanarthecium* в систематических сводках описывают как терминальный колос или кисть с брактеей и брактеолами. На приведенной в статье F. Utech (1978b) диаграмме цветка брактеей, брактеолой и один из наружных листочков околоцветника находятся на одном радиусе, т.е. все три структуры занимают медианное абаксиальное положение. Согласно интерпретации Н. Tobe et al. (2018), у цветков один из наружных листочков околоцветника адаксиальный, на одном радиусе с брактеей находится внутренний листочек околоцветника, положение брактеол в этой работе не обсуждают. Как и для других объектов, в работе Н. Tobe et al. (2018) на срезах показаны только верхушки брактеей и брактеолы и их положение на срезе несколько отличается от описания в тексте. Анатомия цветка *Metanarthecium* детально исследована в нескольких работах (Utech 1978b; Sterling, 1980; Tobe et al., 2018). Завязь верхняя. По F. Utech (1978b), при основании и в средней части завязи гинецей трехгнездный, дистальный участок завязи и столбик одногнездные. С. Sterling (1980) обозначает гинецей *Metanarthecium* как в основном трехгнездный, кроме небольшого участка под крышей завязи. Описание строения гинецея в работе Н. Tobe et al. (2018) отличается непоследовательностью – авторы считают гинецей трехгнездным на всем его протяжении, и в то же время указывают, что брюшные швы открыты в дистальной части завязи и в столбике. В перегородках между гнездами завязи расположены септальные нектарники, которые открываются напрямую тремя отверстиями при основании завязи, нектар скапливается в цветочной трубке (Utech 1978b; Tobe et al., 2018). С. Sterling (1980) полости в септах, как и для *Aletris foliata*, считает несекреторными, изолированными от внешней среды «септальными карманами». Н. Tobe et al. (2018) сделали попытку описать гинецей *Metanarthecium* по терминологии W. Leinfellner (1950): он состоит из двух зон – синасцидиатной (до верха завязи) и симпликатной (дистальная часть завязи и столбик). В то же время авторы сообщают, что в развитии верхние части плодолистиков свободны. В описании строения гинецея Н. Tobe et al. (2018) делают те же ошибки, что описаны выше для *Aletris*.

Цветки у изученных нами растений имели короткие цветоножки с брактеолой в верхней ее части. Положение брактеолы и характер ее взаимодействия с цветком такие же, как у других представителей семейства – брактеола занимает трансверзальное или близкое к нему положение и находится на одном радиусе с одним из внутренних листочков околоцветника, что особенно хорошо заметно в развитии цветка. Одногнездного участка в

гинецею у изученных нами растений не было. Сложности, возникающие при описании зональности гинецея по W. Leinfellner (1950), характерны и для *Metanartheceum*. Если подходить к терминам формально, то гинецей *Metanartheceum* состоит из синасцидиатной, гемисимпликатной (до отверстий нектарников) и асимпликатной зон. Протяженность асимпликатной зоны больше, чем у *Aletris*. Нектарники *Metanartheceum* расположены в гемисимпликатной и асимпликатной зонах и открываются, как и указывали другие авторы, при основании гинецея. Мнение С. Sterling (1980) о «септальных карманах» следует признать ошибочным. Устройство нектарников уникально для Nartheciaceae и редко встречается у других однодольных (см. van Heel, 1988). Нами был обнаружен канал без секреторной выстилки, осуществляющий отток нектара из секреторной полости. Такое устройство нектарника описано нами для *Metanartheceum* впервые.

## **Семейство Dioscoreaceae**

### **Род *Dioscorea***

*Dioscorea* – единственный род в семействе с функционально однополыми цветками (Knuth 1924; Huber, 1998; Wilkin et al. 2005). Строение соцветий в литературе подробно не обсуждается, но известно, что мужские соцветия цимозные, более разветвленные по сравнению с женскими соцветиями, которые описывают как колос или кисть, иногда эбрактеозные (Грушвицкий, 1981; Huber, 1998). Диаграмма цветка представлена в монографии А. Eichler (1875). Гинецей состоит из короткой синасцидиатной, симпликатной и асимпликатной зон (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Завязь нижняя. Асимпликатной зоне соответствуют столбик и стилодии. Стилодии полые, заполненные слизью. Каналы, идущие в стилодиях, в столбике сливаются в один общий трехлучевой канал. Завязь в симпликатной зоне трехгнездная, так как зарастают брюшные швы. В каждом гнезде завязи находятся две свисающие семяпочки, прикрепляющиеся в симпликатной зоне одна над другой. Септальные нектарники присутствуют. Согласно E. Daumann (1970), они идут в септах от основания завязи и открываются в основании столбика. Особенности внешнего строения и поздние стадии развития цветка были изучены у 25 видов *Dioscorea* (Caddick, Rudall, Wilkin, 2000). Заложение околоцветника и андроцея авторы статьи не изучали. Плодолистики закладываются тремя отдельными примордиями в цветках обоих половых типов, но в мужских цветках их развитие скоро останавливается. В женских цветках изначально свободные части плодолистиков формируют столбик и стилодии, виды различаются соотношением длин столбика и стилодиев. У изначально свободных стилодиев края заворачиваются на внутреннюю сторону, и в базальной части стилодии срастаются друг с другом, образуя полый столбик.

Выше столбика у каждого стилодия зарастает брюшной шов. Развитие завязи детально не описано. В мужских цветках стилодии не срстаются и завязь не образуется. Септальные нектарники имеются не у всех видов, но если имеются, то в женских цветках они открываются на верхушке завязи. Размер нектарников и их локализацию авторы не обсуждают, но сообщают, что в мужских цветках они «крупнее».

Нами подробно изучено строение и развитие соцветий у *D. tokoro*. Показано, что мужские соцветия следует описывать как тирсы из извилин. Переход между мужскими тирсами и женскими рацемозными соцветиями-кистями достигается за счет редукции извилины до единственного цветка, у которого сохраняется брактеола на цветоножке. Наши данные по ориентации цветка относительно оси соцветия и взаимному расположению брактей и брактеолы полностью согласуются с диаграммой А. Eichler (1875). Полученные нами данные о строении гинецея, в целом, согласуются с описанием А. Игерсгейма с соавт. (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Различия в том, что у изученного нами вида *Dioscorea* дистальный участок завязи одногнездный. Септальные нектарники, по нашим данным, расположены в неполных септах в дистальном одногнездом участке завязи и открываются, как и описывали ранее, при основании столбика. Формально этому участку соответствует гемисимпликатная зона.

## ПОРЯДОК PANDANALES

### Семейство Triuridaceae

#### Род *Sciaphila*

Соцветия *Sciaphila*, как и других представителей семейства Triuridaceae, – терминальные брактеозные кисти из однополых цветков без брактеол, женские и мужские цветки располагаются в одном соцветии (Maas-van de Kamer, 1995; Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Tomlinson, 1982). Околоцветник состоит из 6 сросшихся при основании листочков. Листочки околоцветника, в почкосложении створчатые, мономорфные или диморфные, в зрелом цветке выглядят расположенными в один круг. Из-за этой особенности в литературе нет общепринятой точки зрения о числе кругов околоцветника (Gandolfo, Nixon, Crepet, 2002; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Takhtajan, 2009). Была даже предложена точка зрения, что листочки околоцветника формируют так называемые псевдокруги, т.е. располагаются по спирали (Rübsamen-Weustenfeld, 1991). Если рассматривать околоцветник как двухкруговой с диморфными листочками, то непонятно, какие из листочков наружные, а какие – внутренние. У представителей рода *Sciaphila* андроцей состоит из 3 или 6 тычинок. В женских цветках развиты многочисленные плодолистики, формирующие полимерный апокарпный гинецей

(Maas et al., 1986; Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Merckx et al., 2013; Rübssamen-Weustenfeld, 1991; Rudall, 2008). Расположение плодолистиков относительно околоцветника неизвестно. Считается, что внутри гинецея плодолистики расположены кругами или нерегулярно (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). Плодолистики почти целиком пликатные, но в их развитии можно увидеть асцидиатную зону (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Rübssamen-Weustenfeld, 1991). Стилodium гинобазический, без канала внутри, в поперечном сечении округлый. В плодолистике расположена единственная базальная семязпочка. В развитии плодолика она появляется очень рано и долгое время остается открытой (Rübssamen-Weustenfeld, 1991; Rudall, 2008). Некоторые данные по развитию цветка были получены Т. Rübssamen-Weustenfeld (1991) для *S. arfakiana*. В развитии мужского цветка видно, что листочки околоцветника формируют два круга. Их заложение было интерпретировано как спиральное (на наш взгляд, оно одновременное, «спиральность» возникла из-за деформации при препарировании). Цветок относительно брактеей ориентирован так, что медианный наружный листочек околоцветника находится в абаксиальном положении, на одном радиусе с брактеей. Три тычинки закладываются напротив наружных листочков околоцветника, внутренний круг андроеца полностью редуцирован.

Нами изучено развитие цветка у трех видов *Sciaphila*, включая *S. arfakiana*. Полученные нами данные по развитию цветка подтвердили выводы Т. Rübssamen-Weustenfeld (1991) о двукруговом околоцветнике и характере ориентации цветка относительно оси соцветия. Наружные листочки околоцветника при диморфизме листочков более крупные. В пределах круга листочки околоцветника закладываются одновременно, что противоречит идее псевдокругов. Паттерн заложения внутренних листочков очень своеобразен – их свободные верхушки закладываются на уже сформированной трубке околоцветника между наружными листочками. Для наружных листочков характерно позднее конгенитальное срастание, а для внутренних – раннее. Мы поддерживаем точку зрения (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001) о наличии у плодолика *Sciaphila* короткой асцидиатной зоны. Семязпочка *Sciaphila* прикрепляется не базально, к дну завязи, а вентрально – к поперечной зоне. Данные по развитию цветка также позволили уточнить характер филлотаксиса в гинецее. Нами были обнаружены несколько вариантов, но все же плодолистики имеют тенденцию располагаться чередующимися кругами. Из-за особенностей формы цветоложа четкое чередование кругов может нарушаться. Изученные нами виды различаются числом плодолистиков в первом круге гинецея, что зависит от наличия стаминодиев. Стаминодии для *S. densiflora* были описаны нами впервые.

## ПОРЯДОК LILIALES

### Семейство Melanthiaceae

#### Род *Chamaelirium*

Изученный нами вид *Ch. japonicum* ранее относили к роду *Chionographis* (Tanaka, 2017). Соцветие бывших *Chionographis* обычно описывают как терминальный эбрактеозный колос или кисть с поникающими зигоморфными цветками, нижние 2-4 листочка околоцветника которых в разной степени редуцированы (например, Tamura, 1998). Положение цветка относительно оси соцветия в известных нам источниках не обсуждается. С. Sterling (1980) описывает гинецей *Chionographis* как синкарпный, в котором в каждом гнезде завязи расположено по 2 семяпочки. Короткий столбик венчают три длинные стилодия. У двух из трех изученных видов (*C. chinensis* и *C. japonica*) завязь неполностью трехгнездная, одногнездный участок находится на уровне плацент или немного ниже.

Нами установлено, что у цветков *Ch. japonicum* имеются мелкие брактей. На нашем материале два нижних листочка околоцветника редуцированы, но никогда не отсутствуют полностью. Цветок относительно оси соцветия ориентирован так, что маленькие листочки околоцветника располагаются с абаксиальной стороны цветка по обе стороны от брактей, один из них внутренний и один – наружный. Таким образом, цветок *Ch. japonicum* из всех ранее изученных растений без брактеол уникален тем, что ни один из листочков околоцветника не расположен строго медианно. Строение гинецея, в целом, соответствует описанию С. Sterling (1980), однако столбика на нашем материале мы не обнаружили. Нами установлено, что для *Chionographis* характерно конгенитальное срастание плодолистиков (завязь представлена синасцидиатной и симпликатной зонами, стилодии свободны), показана вариабельность строения завязи, связанная со стерильностью одного из гнезд.

#### Род *Paris*

Строение и развитие цветка у представителей *Paris* более подробно исследовано для безлепесткового *P. tetraphylla* и обладающего типичными цветками *P. verticillata* (Narita, Takahashi, 2008; Uthech, Kawano, 1980). Было показано, что за исключением отсутствия лепестков, цветки изученных видов не отличаются друг от друга. Плодолистики срастаются в области завязи и в коротком столбике, завязь четырехгнездная практически по всей своей длине, однако самый верхний участок завязи

– одногнездный. Тип гинецея авторы определяют как синкарпный. Строение цветка других видов *Paris* с применением анатомических методов не исследовано. Развитие цветка происходит следующим образом (Narita, Takahashi, 2008). У обоих изученных видов чашелистики закладываются по углам квадратной в очертаниях флоральной меристемы. Примордии чашелистиков имеют вид валиков, которые занимают  $\frac{1}{4}$  часть окружности флоральной меристемы. Затем одновременно появляются округлые примордии лепестков и наружных тычинок. У *P. tetraphylla* лепестки прекращают своё развитие сразу после заложения. Внутренние тычинки закладываются позднее наружных. В последнюю очередь на флоральной меристеме появляются округлые примордии плодолистиков, которые быстро становятся подковообразными и начинают удлиняться, формируя стилодии. Завязь образуется позднее путем постгенитального срастания плодолистиков.

Нами изучено строение цветка 6 видов, а развитие – у трех видов *Paris*, включая безлепестковые *P. tetraphylla* и *P. incompleta*. Полученные нами данные подтверждают общие представления о строении цветка. Однако наши данные по развитию цветка не согласуются с полученными ранее. Так, согласно полученным нами данным, лепестки и весь андроцей закладываются одновременно, причем внутренние тычинки и лепестки закладываются общими СА-примордиями. Одновременное заложение лепестков и внутренних тычинок можно увидеть и в цитируемой выше работе, о наличии общих примордиев судить сложнее, но они видны по крайней мере на некоторых приведенных микрографиях на видах сбоку. Строение гинецея авторами работы интерпретировано неверно. Завязь и столбик образуются в результате конгенитального срастания. Одновременно с удлинением свободных верхушек плодолистиков под их основаниями образуется сплошное кольцо меристематической ткани. С этого момента рост гинецея происходит в двух направлениях – удлинение свободных частей в стилодии, и образование завязи посредством зонального роста.

У обоих изученных нами безлепестковых *Paris* – *P. tetraphylla* и *P. incompleta* – потеря лепестков происходит через абортирование (супрессию). У *P. tetraphylla* в зрелых цветках всегда нет лепестков, что соответствует данным литературы. Однако у *P. incompleta* были обнаружены цветки, имеющие лепестки разной степени развития, в том числе в одном и том же цветке, их размер варьирует от совсем коротких до примерно равных чашелистикам. При этом в некоторых из природных популяций, из которых был взят материал для исследования, такие цветки встречались не единично. В связи с этим можно отметить, что признак наличия или отсутствия лепестков, по которому обычно разграничиваются виды *P. quadrifolia* и *P. incompleta* в определителях (например,

Гроссгейм, 1949; Зернов, 2006), следует использовать с осторожностью и пользоваться для точности определения другими признаками (размеры цветков, число листьев в мутовке).

### Семейство *Liliaceae*

#### Род *Tricyrtis*

Соцветия *Tricyrtis* в литературе описывают как тирсы или тирсоиды без указания числа и положения брактеол. Анатомия цветка была подробно исследована у *T. pilosa* (Vaikos, Pai, 1986). Авторы показали наличие небольшого гинофора, завязь описана как одногнездная от основания и только у небольшого числа цветков при основании гинецея имеется небольшой трехгнездный участок. С. Sterling (1978) описывает гинецей *Tricyrtis* как синкарпный у всех 9-ти изученных в данной работе видов, включая *T. pilosa*. Одногнездный участок в завязи присутствует только у некоторых видов при переходе к столбику. О наличии гинофора С. Sterling (1978) не упоминает. Р. Rudall (2002) приводит изображения поперечного и продольного срезов цветка *Tricyrtis*, однако описание этих срезов в тексте работы автор не дает, указывая только, что септальные нектарники у представителей рода отсутствуют. Подробных данных по строению соцветия и развитию цветка *Tricyrtis* в литературе нет. Н. Ваум (1949) в работе, посвященной вопросам перехода от апокарпного к ценокарпному гинецею, упоминает, что гинецей *Tricyrtis*, по видимому, развивается из кольцевого примордия.

Нами изучено строение и развитие соцветий. Показано, что число брактеол на цветоножке – видоспецифичный признак. В зависимости от числа брактеол боковыми элементами соцветия являются монохазии или дихазии. Полученные нами данные по строению цветка, в целом, соответствуют имеющимся в литературе. Различия наших данных и имеющихся в литературе (Sterling 1978; Vaikos, Pai 1986) можно объяснить возрастными особенностями цветков, взятых для изучения. Нами показано, что плодолистики *Tricyrtis* срастаются между собой только конгенитально, как и предполагала Н. Ваум (1949). Завязь на большем ее протяжении представлена симпликатной зоной, которая остается одногнездной достаточно продолжительное время. Затем перегородки с плацентами постепенно растут по направлению к центру гинецея, и в месте контакта срастаются постгенитально, разделяя полость гинецея на три гнезда.

#### Род *Scoliopus*

Анатомия цветка обоих видов рода – *S. bigelovii* и *S. hallii* – была подробно изучена Ф. Utech (1979, 1992). Автор определяет цветки как тримерные, тетрациклические.

Изменение в полноте цветка связано с полной потерей трех внутренних тычинок. F. Utech (1979, 1992) обращает внимание на необычное строение завязи *Scoliopus* – она одногнездная на всем протяжении с париетальной плацентацией. Выступающие внутрь перегородки септ отсутствуют, по углам треугольного в сечении гинецея расположены плаценты, а не спинки плодolistиков, как у других однодольных. Роль конгенитального и постгенитального срастаний в формировании гинецея F. Utech (1979, 1992) не определял.

Нами впервые было отмечено наличие у *S. bigelovii* внутреннего круга андроцея, представленного нитевидными стаминодиями. Вероятно, наличие или отсутствие стаминодиев входит в диапазон внутривидовой изменчивости *S. bigelovii* или связано с выращиванием в культуре. Наши данные подтверждают представления об общей архитектуре гинецея *Scoliopus*. Нами установлено, что для *Scoliopus* характерно конгенитальное срастание плодolistиков, весь гинецей, кроме стилодиев, представлен симпликатной зоной, показано наличие короткого гинофора.

## ПОРЯДОК ASPARAGALES

### Семейство Asparagaceae

#### Род *Ledebouria*

Анатомия цветка *L. socialis* изучена О. Дыка (Дика, 2011). Автор изучила только цветок, кратко описав соцветие, которое представляет собой кисть. О наличии филломов в соцветии О. Дика (2011) не упоминает. Гинецей состоит из трех сросшихся плодolistиков, завязь верхняя. В основании завязи находится короткая стерильная синасцидиатная зона. Над синасцидиатной зоной в перегородках между гнездами завязи появляются щелевидные нектарники. Эту зону автор определяет как гемисинасцидиатную. Гемисинасцидиатная зона фертильна, раздвоенные плаценты, несущие по два семязачатка, расположены в дистальном участке этой зоны. Нектарники продолжают выше в гемисимпликатную зону, которая, по определению автора, фертильна частично (на 1,9% от общей длины гинецея). Выше уровня открытия нектарников расположена асимпликатная зона, она формирует крышу завязи и столбик. О. Дыка (Дика, 2011) утверждает, что установленная зональность не противоречит особенностям развития гинецея из работы R. Sattler (1973). R. Sattler (1973) изучил развитие цветка *Ledebouria* с помощью световой эпифлюоресцентной микроскопии. Эта методика позволяет сделать исследование быстрее и дешевле, чем при использовании СЭМ, но качество изображений значительно хуже из-за бликов и небольшой глубины резкости. Развитие цветка начинается с одновременного заложения наружных листочков околоцветника, но иногда наружные листочки закладываются по спирали, направление



которой может быть как по часовой стрелке, так и против. Внутренние листочки околоцветника закладываются одновременно. Околоцветник увеличивается в размерах, полностью закрывая собой цветок. Тычинки закладываются уже под защитой листочков околоцветника все 6 одновременно в одном круге. Плодолистики закладываются тремя отдельными серповидными примодиями, которые почти с самого начала соединены друг с другом по периферии гинецея. Плодолистики из серповидных становятся подковообразными, их края растут по направлению к центру гинецея. Одновременно с ростом краев плодолистиков апекс цветка слегка удлиняется, цветоложе становится выпуклым. Свободные части плодолистиков удлиняются, формируя столбик и завязь. Постгенитальное срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшного шва завершают формирование гинецея. Семяпочки по две на гнездо закладываются на подвернутых внутрь плодолистика краях еще до начала постгенитальных срастаний. В описании развития цветка не обсуждается строение соцветия и наличие каких-либо филломов вокруг цветка, не упоминаются септальные нектарники.

Нами изучено строение и развитие цветков и соцветий *Ledebouria* под СЭМ. Показано, что цветки находятся в пазухах небольших брактей, а на цветоножке имеется маленькая брактеола, установлен характер ориентации цветка относительно оси соцветия. Наличие брактеолы установлено нами впервые. На нашем материале заложение как наружных, так и внутренних листочков околоцветника происходит по спирали, направление которой зависит от того, с какой стороны цветка прикреплена брактеола. Нам не удалось достоверно проследить последовательность заложения тычинок, но они явно формируют два круга хотя бы потому, что внутренние листочки околоцветника, а значит и внутренние тычинки, расположены ближе к центру цветка. Последовательность событий при формировании гинецея, в целом, соответствует установленной R. Sattler (1973). Обращает на себя внимание характер заложения семяпочек – они закладываются по краям в пликатной зоне плодолистика, во время заложения семяпочек подковообразные плодолистики по периферии гинецея соединены валиком, поэтому фертильна гемисимпликатная, а не гемисинасцидиатная, как считает О. Дыка (Дика, 2011), зона гинецея. Нам также представляется странным подход с описанием частичной фертильности гемисимпликатной (да и какой-либо другой) зоны – ведь в данном случае речь идет о размещении на плаценте всего двух семяпочек. На нашем материале мы не обнаружили типичной синасцидиатной зоны, так как нектарники начинаются еще в гинофоре и идут через всю асцидиатную зону плодолистика. Описать гинецей *Ledebouria* в стандартных терминах W. Leinfellner (1950) достаточно сложно. Согласно W. Leinfellner (1950), в синасцидиатной зоне плодолистики срастаются конгенитально, как боковыми,

так и брюшными поверхностями, а в гемисинасцидиатной зоне – только боковыми, оставляя полость в центре гинецея. Для признания области с септальными нектарниками гемисинасцидиатной зоной (хотя и нетипичной) необходимо, чтобы плодолистики в центре гинецея были постгенитально сросшимися. Однако срастание их конгенитальное. Поэтому в нашем описании мы приняли решение охарактеризовать область срастания асцидиатных зон плодолистика как синасцидиатную зону, основываясь на том, что срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное.

## ПОРЯДОК ARECALES

### Семейство *Dasypogonaceae*

#### Род *Dasypogon*

Единственной работой по строению и развитию цветка *Dasypogonaceae* на настоящий момент является публикация П. Рудалл и Дж. Конрана (Rudall, Conran, 2012). Цветки всех трех видов *Dasypogon* собраны в шарообразные плотные соцветия, которые состоят из 4-цветковых кластеров, размещающихся в пазухах спирально расположенных жестких брактеей. В каждом кластере два цветка медианные и два трансверзальные, по бокам кластера развиты две брактеолы. Считается, что все цветки кластера боковые. В пределах кластера все цветки развиваются и распускаются одновременно. Авторы признают, что соцветие *Dasypogon* уникально, особенности его строения трудно вывести из соцветия *Kingia*, другого рода с внешне похожими соцветиями. У *Kingia* цветки одиночные в пазухах брактеей, с двумя трансверзальными брактеолами. Существует и другое мнение о строении соцветия: кластеры представляют собой цимы (Clifford, Keighery, Conran, 1998). Цветки имеют типичное для однодольных строение. Органы в цветке закладываются в акропетельной последовательности и одновременно в пределах круга. Плодолистики закладываются отдельными примордиями и затем срастаются постгенитально, кроме небольшой области при основании гинецея, где расположены нектарники. Завязь обычно трехгнездная, но у *Dasypogon* септы часто неполные. Плацентацию авторы определяют как базальную. Септальные нектарники инфралокулярного типа (Rudall, Conran, 2012), расположенные под гнездами завязи и открытые с наружной стороны гинецея.

Нами было уточнено строение гинецея *Dasypogon*. Плодолистики состоят из короткой асцидиатной и длинной пликатной зон. Нектарники расположены на боковых в асцидиатной и основании пликатной зон плодолистика, несмотря на небольшую длину они имеют полностью интернализированный участок. При переходе к асцидиатной зоне нектарники открываются небольшими вертикальными щелями. Асцидиатные зоны

плодолистиков срастаются конгенитально, эту зону гинецея с оговорками можно описать как синасцидиатную (см. *Ledebouria*). Выше находится гемисимплекатная зона с плацентами и протяженная асимплекатная зона, на нашем материале она целиком одногнездная. Так как семяпочки прикрепляются в плекатной зоне, то собственно базальной такую плацентацию назвать нельзя.

Нами были изучены соцветия на более ранней стадии, чем в работе П. Рудалл и Дж. Конрана (Rudall, Conran, 2012). Цветки в пределах «кластера-квартета» разновозрастные, хотя стадии развития различаются незначительно. Возраст цветков, взаимное их расположение и ориентация относительно филломов позволили уточнить тип соцветия. Кластер представляет собой закрытую головку из терминального и трех боковых цветков, в которой кроющие листья есть только у двух нижних боковых цветков. Похожие соцветия, но без терминального цветка, описаны для некоторых пальм (Uhl, Dransfield, 1984). В состав 4-цветковых кластеров у пальм входят только боковые цветки (два трансверзальные и два медианные), кроющие листья более крупные у боковых цветков кластера, у нижнего медианного цветка кроющего листа зачастую нет. Наличие терминального цветка позволяет связать соцветия *Dasypogon* и *Kingia*.

## ПОРЯДОК POALES

### Семейство Rapateaceae

Цветки представителей Rapateaceae тримерные, пентациклические, с двойным околоцветником (например, Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Stevenson, Colella, Boom, 1998; Takhtajan, 2009). Имеющиеся в литературе данные о строении соцветия рапатеевых противоречивы. В первую очередь, это касается структуры соцветий. Соцветия Rapateaceae обычно пазушные, кроме представителей трибы Schoenocephaliae подсемейства Saxofridericiodeae. Обычно соцветие окружено оберткой, состоящей из двух или более прицветных листьев, в разной степени сросшихся между собой. Чаще всего соцветия описывают как головчатые или однобокие рацемозные, состоящие из «колосков» (Cronquist, 1981; Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Berry, 2004; Colella-Franco, 1999; Ferrari, Oriani, 2017; Takhtajan, 2009). Каждый колосок состоит из единственного терминального цветка, под которым расположено несколько стерильных чешуй. «Колоски», таким образом, представляют собой парциальные соцветия. В.И. Трифонова (1982а) в целом поддерживает рацемозную интерпретацию соцветий рапатеевых, но рассматривает «колоски» как отдельные цветки, на цветоножке которых расположены многочисленные прицветнички (см. также Rosa, 2006). Д. Стивенсон с соавт. (Stevenson, Colella, Boom, 1998) предлагают иную версию строения соцветий рапатеевых, согласно которой соцветия

представляют собой открытые или закрытые тирсы. «Колосок» в этом случае представляет собой цимозную группировку цветков – завиток, в котором все цветки кроме самого последнего редуцированы. M. Colella-Franco (1999) выдвигает гипотезу, что колосок произошел в результате «конденсации» цимозного парциального соцветия, но в настоящее время признаков симподиального нарастания оси колоска не получается обнаружить даже в развитии. Гинецей рапатеевых состоит из трех целиком (вплоть до рыльца) сросшихся плодолистиков. Его описывают как в основном трехгнездный с базальной (Rapateoideae и Monotremoideae) или центрально-угловой плацентацией (Colella-Franco, 1999; Stevenson, Colella, Boom, 1998; Oriani, Scatena, 2013). Септальные нектарники открытого типа были обнаружены у *Spathantus unilateralis* (Rapateoideae) (Venturelli, Bouman, 1988), но последующее исследование не подтвердило их наличие (Oriani, Scatena, 2013). Исходя из орнитофильного облика цветков предполагали, что септальные нектарники должны присутствовать у представителей трибы Schoenocerphaliae подсемейства Saxofridericioideae (Berry, 2004), выделение нектара их цветками подтверждено полевыми наблюдениями. Детальные анатомические исследования показали, что септальных нектарников у представителей этой трибы нет (Oriani, Scatena, 2013), по крайней мере в привычном понимании термина (Colella, 1999). Морфогенез цветка был исследован только у *Saxofridericia aculeata* (Saxofridericioideae) (Ferrari, Oriani, 2017). Плодолистики закладываются отдельными примордиями. Под основаниями свободных частей плодолистиков (асимпликатная зона) возникает область конгенитального срастания. Посредством зонального роста сначала формируется симпликатная зона с плацентами, которая значительно удлиняется. В основании гинецея самой последней закладывается короткая синасцидиатная зона. В асимпликатной зоне плодолистики срастаются постгенитально, причем срастание начинается от верхушек плодолистиков. В зрелом гинецее следы постгенитального срастания между плодолистиками почти незаметны. Признаки, характерные для подсемейства Saxofridericioideae, в частности несколько семяпочек на гнездо завязи, центрально-угловая плацентация и массивность соцветия, интерпретированы как плезиоморфии, в то время как одна семяпочка на гнездо завязи, базальная плацентация и уменьшение размеров брактеей, наблюдаемые в Rapateoideae и Monotremoideae, признаются апоморфиями (Stevenson, Colella, Boom, 1998).

Нами изучены строение и развитие цветков и соцветий у представителей всех трех подсемейств. Для всех изученных нами объектов данные по строению гинецея и по морфогенезу цветка получены впервые. Полные последовательности развития цветка под СЭМ получены для *Duckea* и *Guacamaya*. Наши данные говорят в пользу рацемозного

строения соцветия рапатеевых, о котором сообщали многие исследователи (например, Cronquist, 1981; Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Трифонова, 1982а). Интерпретация колоска как завитка, предложенная Д. Стивенсоном с соавт. (Stevenson, Colella, Boom, 1998), не подтверждается нашими наблюдениями – в морфогенезе колосок развивается как одноосная структура без каких-либо признаков перевершинивания. Предположение М. Colella (1999) о «конденсации» завитка в колосок также сомнительно, поскольку тип соцветия – признак характеризующий крупные группы однодольных (Remizowa et al., 2013), а смену цимозного соцветия на рацемозное трудно предположить даже теоретически. Цветок рапатеевых отчетливо терминальный – чашелистики чередуются с тремя последними филломами на оси «колоска», цветок невозможно «приписать» к пазухе ни одного из окружающих филломов. Васкулатура колоска также свидетельствует в пользу терминального положения цветка (Rosa, 2006). Ориентация цветка относительно главной оси соцветия зависит от расположения трех последних филломов. Рацемозная интерпретация соцветий рапатеевых хорошо согласуется с имеющимися филогенетическими данными, поскольку для большинства Poales характерны именно рацемозные, обычно открытые, соцветия (например, Takhtajan, 2009), зачастую с парциальными соцветиями в виде колосков. В отличие от «колоска» рапатеевых, настоящие колоски у Poales не имеют терминального цветка, все цветки в них боковые (даже если цветок один). У рапатеевых единственный цветок колоска – терминальный, что отличает основную единицу соцветия рапатеевых от прочих Poales с колосками.

Морфологическая природа филломов в составе «колоска» рапатеевых, однако, менее однозначна. В пазухах филломов «колоска» мы не обнаружили каких-либо даже зачаточных или тератологических структур, что могло бы свидетельствовать о наличии боковых цветков в прошлом. Это останавливает нас от интерпретации их как брактеол. Из всех имеющихся филломов в качестве брактеол можно рассмотреть с некоторой натяжкой только первые два трансверзальных филлома, что иногда встречается у однодольных (Remizowa et al., 2013). Последние три филлома схожи по положению с листочками подчашия *Tofieldiaceae*, поскольку они чередуются с чашелистиками, однако пластохрон между заложением последнего филлома на оси колоска и заложением чашечки существенно длиннее, чем таковой между листочками подчашия и околоцветником *Tofieldiaceae* (Remizowa et al., 2006), филломы подчашия имеют тенденцию располагаться одним кругом, в то время как в колоске рапатеевых они расположены по спирали и число их более трех.

Гинецей рапатеевых устроен по единому плану, но представители разных подсемейств различаются по целому ряду признаков. В целом, в гинецее обязательно

присутствуют синасцидиатная и симпликатная зоны, наличие и длина асимпликатной зоны варьируют. Основное отличие между подсемействами *Saxofridericioideae* и *Rapateoideae* + *Monotremoideae* заключается в положении плацент – в этих двух группах они приурочены к разным зонам плодолистика, пликатной и асцидиатной, соответственно. Ранее варианты прикрепления семян в короткой синасцидиатной зоне описывали как «базальную» плацентацию (Colella-Franco, 1999; Stevenson, Colella, Boom, 1998). Наши данные показывают, что плацентацию у *Rapateoideae* и *Monotremoideae* нельзя рассматривать как истинно базальную, т.е. с прикреплением семян ко дну завязи. В каждом исследованном нами случае ниже места прикрепления семян в поперечной зоне находится короткий, но заметный участок, сформированный синасцидиатной зоной гинецея, поэтому плацентацию у представителей этих двух подсемейств правильнее считать центрально-угловой. Д. Стивенсон с соавт. (Stevenson, Colella, Boom, 1998) также несколько неверно определяют тип плацентации *Saxofridericioideae* как центрально-угловой, так как на нашем материале и по данным литературы (Ferrari, Ogiani, 2017) в завязи представителей семейства имеется и одногнездный участок, плацентацию в котором следует считать париетальной. Плаценты *Saxofridericioideae* приурочены к симпликатной или гемисимпликатной зоне гинецея, плацентация в которой может быть описана как центрально-угловая или париетальная в зависимости от числа гнезд завязи. По всей вероятности, Д. Стивенсон с соавт. ошибались, считая предковым состоянием в семействе центрально-угловую в их понимании плацентацию с многочисленными семяпочками у *Saxofridericioideae*, а состояние с «базальной» плацентацией и малым числом семян, как у *Rapateoideae*, – продвинутым. *Rapateoideae* на молекулярно-филогенетических деревьях занимает базальное положение (Givnish et al., 2000, 2004), поэтому можно предположить, что именно у представителей этого подсемейства сохранилось исходное для семейства строение гинецея. *Monotremoideae* также сохранили эту особенность. У представителей *Saxofridericioideae* произошло удлинение пликатной зоны плодолистика, что повлекло за собой расположение семян именно здесь, а в синасцидиатной зоне семяпочки исчезли. Септальные нектарники отсутствуют у всех изученных нами объектов, включая *Schoenoserphalieae*. Однако при основании гинецея изученного представителя *Schoenoserphalieae* имеется зона из, вероятно, секреторных клеток с густой цитоплазмой. Таким образом у *Schoenoserphalieae* развиваются нектарники при гинецее, но они не септальные (см. также Colella-Franco, 1999). Несептальные нектарники, ассоциированные с гинецеем – очень редкое для однодольных явление. Ранее похожий тип нектарников был отмечен для *Tupistra squalida* (Daumann, 1970), для этого растения характерна

конгенитальная синкарпия без каких-либо желобков или щелей по границам срастания плодолистиков, нектар выделяют клетки эпидермы завязи.

## Семейство Xyridaceae

### Род *Xyris*

Соцветие представителей рода *Xyris* – короткий брактеозный открытый колос, цветки расположены по спирали, двурядно или накрест супротивно (Kral, 1998). Цветки *Xyris* имеют двойной околоцветник со своеобразным почкосложением, лепестки с ноготком и отгибом, три стаминодия и три фертильные тычинки (Kral, 1998; Sajo, Wanderley, de Menezes, 1997). Виды рода различаются типом плацтации, которая в зависимости от вида может быть центрально-угловой, базальной или париетальной (Doust, Conn, 1994; Kral, 1998). Несмотря на то, что *Xyris* является самым крупным родом в своем семействе, данные по анатомии цветка удивительно скудны. Завязь обычно описывают как трехгнездную с дистальным одногнездным участком или целиком одногнездную, полость завязи продолжается в тонкий длинный столбик, на верхушке которого имеются три трубчатых или желобчатых стилодия (Oriani, Scatena, 2012; Rudall, Sajo, 1999; Sajo et al., 2017; Sajo, Wanderley, de Menezes, 1997). Определение завязи как одногнездной часто противоречит типу плацтации, которую часто описывают как центрально-угловую (см., например, Rudall, Sajo, 1999), руководствуясь при этом продольными срезами через цветок. Изучение поперечных срезов завязи из других работ (Sajo, Wanderley, de Menezes, 1997) показывает, что одногнездные гинецеи с так называемой центрально-угловой плацтацией следует считать лизикарпными с колончатой плацтацией (см. также Трифонова, 1982б). Данных по развитию цветка *Xyris* очень мало, были описаны только некоторые стадии развития для американского вида с париетальной плацтацией *X. jupicae* (Stützel, 1984). Поскольку работа Т. Stützel (1984) посвящена не *Xyris* (он был нужен только для сравнения), то детальные описания развития цветка не представлены, но из микрографий и подписей к ним можно заключить, что цветки закладываются по спирали в пазухах уже развитых брактеей. Первыми закладываются боковые чашелистики, а затем – медианный. Медианный чашелистик задерживается в развитии, но позднее перерастает боковые и закрывает цветок полностью. Последовательность заложения лепестков и тычинок неясна, но лепестки и противоположащие им тычинки закладываются общим примордием. Гинецей в начале развития представляет собой плоский треугольный в очертаниях массив меристемы, потом его периферии единым валиком появляется стенка завязи. Более поздние стадии развития гинецея не прослежены.

Нами впервые было изучено развитие цветка и соцветия на примере азиатского вида *Xyris* с париетальной плацентацией. После публикации нашей работы развитие цветка *Xyris* было изучено у представителей с базальной и колончатой плацентацией (Sajo et al., 2017; Nardi, Campbell, Oriani, 2021). В целом, развитие цветка у разных *Xyris* происходит по единому плану за исключением заложения семян. Нами впервые установлена роль конгенитальных и постгенитальных срастаний при формировании гинецея *Xyris*, завязь и столбик образуются как результат конгенитального срастания плодолистиков. Показано наличие синасцидиатной зоны (стерильной у изученного нами вида). Внимательное изучение срезов из других работ позволяет признать наличие трехгнездного участка завязи и у других представителей рода, завязь которых принято считать целиком одногнездной. Между массивной плацентой в центре гинецея и тонкой стенкой завязи при основании гинецея видны (в том числе и в развитии) короткие септы, обычно просматриваемые большинством исследователей. По нашему мнению, так называемая базальная или колончатая плацентация большинства детально исследованных в литературе видов с одногнездным гинецеем является производной от центрально-угловой плацентации в синасцидиатной зоне. Развитие завязи у этих растений, как и у видов с типичной центрально-угловой плацентацией в трехгнездной завязи, начинается с формирования трехгнездного участка (синасцидиатной зоны) (см. Sajo et al., 2017; Nardi, Campbell, Oriani, 2021). У видов с париетальной плацентацией в симпликатной зоне, в том числе и у изученного нами вида, развитие завязи начинается именно с этой зоны, а синасцидиатная зона формируется позднее. Таким образом, последовательность заложения зон гинецея коррелирует с типом плацентации, а точнее – с расположением семян в синасцидиатной или симпликатной зоне. Первой в развитии завязи формируется фертильная зона.

## **Семейство Eriocaulaceae**

### **Род *Eriocaulon***

Головчатые соцветия *Eriocaulon* заканчивают собой безлистный цветонос и, по мнению Т. Stützel (1984, 1998), представляют собой открытый брактеозный колос. Брактеи на оси соцветия расположены спирально (Govil, Lavania, 1982). Снаружи соцветие окружено многочисленными брактями, которые составляют обертку. Однополые цветки *Eriocaulon* чрезвычайно мелкие, с двойным околоцветником. В тримерных цветках медианный чашелистик находится в адаксиальной позиции (Hamann, 1964; Stützel, 1984, 1998). В цветках *Eriocaulon* в развитии присутствует весь набор репродуктивных органов – 6 тычинок и гинецей из 3-х плодолистиков (Smith, 1910; Stützel, 1984). Позднее в



мужских цветках абортируется гинецей, а в женских – андроцей. Завязь трехгнездная, переходящая на верхушке в полый столбик, который завершается, в свою очередь, стилодиями (Govil, Lavania, 1982; Rosa, 2006; Rosa, Scatena, 2003). Многие авторы отмечают наличие в цветках *Eriocaulon* удлинённых междуузлий между кругами органов (Smith, 1910; Stützel, 1984, 1998). Для некоторых видов указывают, что околоцветник, особенно у женских цветков, состоит из одного круга элементов (Govil, Lavania, 1982).

Нами изучено развитие соцветия и цветка у 3 ранее не исследованных видов *Eriocaulon*, для одного из которых – *E. reductum* – характерны женские цветки без лепестков. Ранее развитие цветка под СЭМ изучали только для одного вида и без установления полной последовательности развития (Stützel, 1984). Цветки всех изученных нами видов тримерные, в развитии пентациклические – закладываются оба круга околоцветника и андроцея и гинецей. Наши данные подтверждают стабильность типа ориентации цветка *Eriocaulon* (и *Eriocaulaceae*), который отличает эти растения практически от всех остальных однодольных с рацемозными парциальными соцветиями и цветками без брактеол. Полученные нами данные по начальным стадиям развития цветка позволяют приблизиться к пониманию морфогенетических закономерностей, лежащих в основе необычной ориентации цветка *Eriocaulaceae*. Латеральные чашелистики *Eriocaulon* расположены строго трансверзально, а не трансверзально-абаксиально, как можно было бы ожидать в тримерном цветке с адаксиальным положением медианного чашелистика. Такое смещение затрагивает только чашелистики. Еще одна выявленная нами характерная особенность – это появление примордия цветка очень близко к верхушке соцветия, на стадии, когда между ним и апексом соцветия еще не появились новые брактей. Это сильно отличает *Eriocaulaceae* от предположительно родственного семейства *Xyridaceae* с близким типом развития соцветия. Мы предполагаем, что изменение ориентации цветка *Eriocaulon* связано с переходом двух чашелистиков в строго латеральное положение и с отсутствием давления каких-либо структур с адаксиальной стороны цветка. Наиболее характерная особенность развития цветка у изученных нами видов – очень раннее и сильное удлинение оси цветка еще до заложения каких-либо органов. Органы, кроме гинецея, закладываются на боковых поверхностях цилиндрического цветоложа. Вопреки мнению Т. Stützel (1984), мы считаем, что лепестки и тычинки внутреннего круга закладываются общими примордиями, но развитие лепестков задерживается. Для изученных нами *Eriocaulon* характерны разные паттерны удлинения междуузлий внутри цветка. В целом, нередко наблюдаемое у *Eriocaulaceae* удлинение более чем одного междуузлия в цветке – исключительно редкое явление у покрытосеменных. Нами установлена зональность гинецея по W. Leinfellner (1950) и порядок появления зон в

развитии – сначала формируется симпликатная зона, затем асимпликатная и синасцидиатная.

## ГЛАВА 5. СОЦВЕТИЯ И ИХ МОРФОГЕНЕЗ

### Структурное разнообразие соцветий базальных однодольных

Цветки покрытосеменных растений, в том числе и однодольных, очень редко бывают расположены одиночно (Кузнецова, Тимонин, 2017; Weberling, 1989). Соцветия изученных нами базальных однодольных достаточно разнообразны. Из изученных нами объектов рацемозные брактеозные соцветия без брактеол в виде кистей имеют *Tofieldia* (кроме *T. pusilla*), *Harperocalis* (кроме *H. flava*), *Scheuchzeria*, *Chamaelirium*, *Sciaphila*, в виде колосьев, початков или головок – *Potamogeton*, *Posidonia*, *Dasypogon*, *Xyris*, *Eriocaulon*. Брактеозные соцветия с брактеями и брактеолами в виде кистей характерны для *Japonolirion*, всех изученных нами представителей *Nartheciaceae*, *Ledebouria*, в виде зонтика или щитка – для *Petrosavia*, в виде колоса – *Dioscorea* (женские соцветия). *Trianta*, *Tricyrtis*, *Dioscorea* (мужские растения) имеют тирсы. У *Trianta* они брактеозные закрытые из дихазиев, у *Tricyrtis* брактеозные или фрондозные, также закрытые из монохазиев или дихазиев. У *Dioscorea* тирс фрондозный, открытый, с длительно нарастающей главной осью. У *T. pusilla*, *Triglochin*, *Potamogeton crispus*, *Maundia* формируются эбрактеозные соцветия-колосья, у *Triglochin* колос ко времени созревания плодов сменяется кистью. Соцветия у большей части изученных нами однодольных терминальные. Насколько позволяет судить анализ литературы, терминальные соцветия – это, вероятно, преобладающий у однодольных тип (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Takhtajan, 1997, 2009). Соцветия различаются не только длиной междоузлий, цветоножек и степенью разветвленности, но и филлотаксисом, наличием и расположением филломов соцветия, т.е. их разнообразие гораздо выше, чем представляется на первый взгляд.

Степень вариабельности структуры соцветия разная у разных таксонов базальных однодольных. К примеру, у представителей *Potamogetonaceae* в зависимости от толщины оси соцветия развиваются обычно открытые початки или колосья (Charlton, Posluszny, 1991; Nunes et al., 2012; Posluszny, 1981; Posluszny, Sattler, 1973, 1974; Sattler, 1965; Sokoloff, Rudall, Remizowa, 2006; Sun et al., 2000), у *Triglochin* – в зависимости от длины цветоножек закрытые колос или кисть (Buzgo et al., 2006; Charlton, 1980; Sokoloff, Rudall, Remizowa, 2006), *Scheuchzeria* всегда развивает закрытую кисть (Posluszny, 1983; Volkova и др., 2016). У *Tofieldiaceae* встречаются одиночный терминальный цветок, открытый и закрытый тирсы, открытая и закрытая кисти (Cruden, 1991; Remizowa et al., 2011; Zomlefer, 1997), у *Nartheciaceae* – кисти и тирсы (Tamura, 1998; Tobe et al., 2018), у

Petrosaviaceae – кисти и зонтик/щиток (Cameron, Chase, Rudall, 2003; Remizowa et al., 2017; Tamura, 1998).

Вариабельность, связанная со степенью разветвленности соцветия, выше в тех группах, где на цветоножках имеются брактеолы. По нашим данным, наличие/отсутствие брактеол является стабильным признаком на уровне родов и даже семейств, может характеризовать крупные клады, выявляемые на молекулярно-филогенетических деревьях (Remizowa et al., 2013a). К сожалению, в литературе (особенно в сводках) наличие брактеол, их положению относительно цветка уделяют мало внимания, иногда опубликованные данные просто не верны. Наличие профилла на цветоножке — это важный структурный признак, так как предоставляет возможность (и является необходимым условием) для размещения цветка в его пазухе, тем самым обеспечивая переход к тирсу (Remizowa et al., 2013a). Переход к тирсу возможен даже на внутривидовом уровне. Так, на нашем материале в мощных многоцветковых соцветиях у *Petrosavia stellaris* в нижних узлах соцветия часто находятся не одиночные цветки а 2-цветковые монохазии, у второго вида этого рода – *P. sakurarii* – эта особенность выражена сильнее, и цимы могут даже состоять из трех цветков (Remizowa et al., 2017), т.е. нижняя часть соцветия представляет собой тирс. Монохазии в основании кисти также изредка встречаются у *Methanarthecium*. Для большей части видов *Tricyrtis* характерен тирс из монохазиев, но в плохих условиях верхняя часть соцветия «обедняется» до кисти. У *Dioscorea* женские соцветия представляют собой кисть, а мужские – тирс из монохазиев (Грушвицкий, 1981; Huber, 1998; Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2010). Более обычна ситуация, когда виды одного рода или роды одного семейства различаются степенью разветвленности соцветий. Например, в пределах Nartheciaceae кисть имеют *Narthecium*, *Metanarthecium* и *Aletris*, тирсы развиваются у *Lophiola* и *Nietneria* (Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2008; Remizowa et al., 2013a; Tamura, 1998; Tobe et al., 2018). Таким образом, у однодольных рацемозные соцветия с брактеолами тесно связаны с тирсами, так как существует возможность перехода от одного типа к другому и обратно. Несмотря на некоторую лабильность типа соцветия, связанного с наличием брактеол и возможностью развития цветков в их пазухах у некоторых видов с рацемохными соцветиями, следует признать, что тип соцветия закреплен на уровне рода или семейства. Для растений, которые типично развивают тирсы, важно, чтобы брактеолы закладывались упорядоченно – всегда только с одной стороны от цветоножки или попеременно слева и справа. Например, у *Dioscorea* и женские (колосья), и мужские соцветия (тирсы) целиком либо «правые», либо «левые».

Тесная связь тирсов с рацемозными соцветиями характерна также для некоторых базальных двудольных (Endress, 2010a; Endress, Doyle, 2009). Так, у *Hedyosmum* (Chloranthaceae) женские цветки собраны в тирсы, а мужские – в колосья (Endress, 1987). Для целей морфологического кладистического анализа эти авторы предпочли разделять соцветия по принципу наличия терминального цветка, а не филломов на цветоножке, т.е. открытые и закрытые тирсы, открытые и закрытые кисти представляют собой два противоположных состояния признака (Endress, Doyle, 2009). На наш взгляд, такое разделение для однодольных не оправдано, так как наличие терминального цветка достаточно лабильный признак, по крайней мере у базальных групп (Remizowa et al., 2013a; Sokoloff, Rudall, Remizowa, 2006). Например, среди Tofieldiaceae терминальные цветки присутствуют у *Harperocallis* и отсутствуют у *Tofieldia*, у *Triantha* соцветие может быть как открытым, так и закрытым даже у растений одного вида. Среди core-Alismatales с рацемозными соцветиями *Triglochin* и *Scheuchzeria* в типе обладают терминальным цветком, морфология которого часто отличается от боковых цветков. Виды *Triglochin* различаются степенью разнообразия структуры терминального цветка. У представителей *Potamogeton* некоторые соцветия развивают терминальные структуры (Lock et al., 2009; Sokoloff, Rudall, Remizowa, 2006). Частота встречаемости терминальных образований и их структура варьируют как между видами, так и на внутривидовом уровне.

Среди растений, не имеющих брактеол, вариабельность связана с наличием кроющих листьев цветков и особенностями их заложения. Среди изученных нами базальных групп однодольных эбрактеозные соцветия наиболее часто встречаются у «тепалоидных», т.е. имеющих простой околоцветник, представителей core-Alismatales, хотя отмечены и в других таксонах, например, у *Acorus* и Araceae (Buzgo, 2001; Buzgo et al., 2006; Mayo, Vogner, Boyce, 1998). В целом, у изученных нами Alismatales с простым околоцветником тип соцветия (брактеозное, эбрактеозное) непостоянен даже иногда в пределах вида. *Scheuchzeria* (Scheuchzeriaceae) и *Posidonia* (Posidoniaceae) как единственные представители своих семейств отличаются «постоянством» и всегда развивают брактеозные соцветия. У богатого видами рода *Potamogeton* s.l. встречаются представители как с брактеозными, так и с эбрактеозными соцветиями (см. также Charlton, Posluszny 1991; Lock et al., 2009; Posluszny 1981, 1982; Posluszny, Sattler, 1974; Remizowa et al., 2006; Sattler, 1965; Sokoloff et al. 2006 Sun et al., 2000; Tomlinson, 1982). У *Triglochin* (Juncaginaceae) и *Maundia* (Maundiaceae) соцветия эбрактеозные, как и у Aponogetonaceae, Ruppiaceae, и, по-видимому, Zosteraceae (Charlton, Posluszny, 1991; Lieu, 1979; Uhl 1947; Posluszny, Sattler, 1973; Singh, Sattler, 1977; Soros-Pottruff, Posluszny, 1995a,b). За пределами Alismatales эбрактеозные соцветия редки, брактеозные соцветия без брактеол

среди изученных нами растений характерны для *Chamaelirion* (Melanthiaceae), *Xyris* (Xyridaceae) и *Eriocaulon* (Eriocaulaceae).

В особую группу следует поместить представителей Tofieldiaceae и Rapateaceae. На цветоножке у представителей этих семейств развиты филломы, которые невозможно однозначно гомологизировать ни с элементами околоцветника, ни с брактеолами (Ремизова, Соколов, Москвичева, 2005; Koblova et al., 2022; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa et al., 2010).

### **Влияние филломов соцветия на морфогенез цветка**

У изученных нами представителей однодольных развитие цветка в большой степени зависит от окружающих цветков структур. Для растений, цветки которых собраны в соцветия, этими структурами являются ось соцветия, на которой расположен цветок, кроющий лист цветка и филломы на цветоножке. Важную роль играет и филлотаксис в соцветии (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa et al., 2013a). Для растений с цимозными группировками цветков роль оси соцветия играет цветоножка цветка предыдущего порядка.

**Рацемозные соцветия с брактеями и без брактеол.** При отсутствии брактеол у большей части изученных нами объектов с типичными для однодольных тримерными цветками один из наружных элементов околоцветника занимает медианное абаксиальное положение, т.е. находится на одном радиусе с кроющим листом (рис. 105). Из изученных нами растений в эту группу попадают *Scheuchzeria*, *Sciaphila* и *Xyris*. В развитии цветка у этих растений флоральный примордий оказывается расположен между кроющим листом и осью соцветия. При достаточно плотном расположении брактей и/или значительном их развитии ко времени заложения цветков флоральные примордии вытянуты в трансверсальной плоскости. При этом, чем крупнее брактеи и чем раньше они появляются относительно цветков, тем сильнее давление брактей на флоральный примордий, тем заметнее «сдавленная» форма флорального примордия. Брактея, таким образом, создает некий градиент ингибирования, возрастающий по направлению к ней. Ингибирующее влияние брактей приводит к неодновременному развитию элементов околоцветника в пределах круга, в первую очередь наружного. Анализ литературы позволяет сделать предположение, что выявленная закономерность универсальна. Такое же расположение цветка относительно кроющего листа и сходные особенности его развития имеют, например, *Veratrum*, все орхидные и часть других базальных Asparagales, многие представители Poales с тримерными цветками – Xyridaceae, Bromeliaceae, Thurniaceae и Mayacaceae (Endress, 1995; Carvalho, Nakamura, Sajo, 2009; Kirchoff, Kunze, 1995; Косыан,

Endress, 2001a; Kocyan, Endress, 2001b; Nardi, Campbell, Oriani, 2021; Nogueira et al., 2021; Oriani, Scatena, 2019; Silva, Alves, Coan, 2020; Sousa, Lapa Wanderley, Alves, 2008). Итак, в условиях, задаваемых взаимным влиянием только оси соцветия и брактей, логичным выглядит заложение первых элементов околоцветника (двух боковых наружных листочков околоцветника или чашелистиков) в адаксиально-трансверзальной или даже просто трансверзальной позиции – в местах, наиболее удаленных от влияния окружающих структур. Следующий примордий появляется в медианной позиции. Если ингибирующее воздействие кроющего листа ко времени появления этого примордия невелико, то в медианно-адаксиальной позиции формируется наружный (третий) элемент околоцветника. В случае, если ингибирующее влияние брактей сохраняется и после заложения первых двух элементов околоцветника, то несмотря на близость недавно сформированных примордиев двух боковых наружных листочков околоцветника следующий примордий появляется медианно-адаксиально и является примордием листочка околоцветника внутреннего круга.

Этот феномен ранней асимметрии развития цветка вдоль медианной плоскости в литературе часто называют «однонаправленным развитием». Чем крупнее брактя (или ее примордий), тем ярче выражено неодновременное заложение (а часто и последующее развитие) органов околоцветника с задержкой со стороны брактей. Насколько можно судить, ингибирующее влияние брактей в большинстве случаев снимается после заложения наружного круга околоцветника и все остальные органы закладываются в пределах своих кругов одновременно. Интересно отметить, что, по-видимому, случаи одновременного заложения всех трех наружных элементов околоцветника отдельными примордиями у пазушных цветков очень редки.

Исключениями из рассмотренной выше закономерности являются *Chamaelirion*, *Dasypogon* и *Eriocaulon*. Брактей *Chamaelirion* очень мелкие и представляют собой небольшой бугорок на вершине ребра, «подпирающего» цветок, при этом они васкуляризованные. Цветки этого растения зигоморфные, поникающие на очень короткой цветоножке, и ни один из листочков околоцветника не расположен строго медианно (рис. 105). Развитие цветка нам изучить не удалось, но, вероятно, расположению брактей и листочка околоцветника на одном радиусе «мешает» поникание цветка – листочки околоцветника вынужденно располагаются по обе стороны от брактей, один из них внутренний и один наружный. У *Eriocaulon* и *Dasypogon* цветок «перевернут» на 180° относительно описанного выше стандартного для однодольных расположения – наружный медианный листочек околоцветника находится в адаксиальной позиции (рис. 105). Среди однодольных сходное с *Eriocaulon* и *Dasypogon* положение цветка

относительно материнской оси отмечено у представителей *Tofieldiaceae* (см. ниже) и *Araceae* с тримерным цветком (Buzgo, 2001). У *Tofieldiaceae* такое расположение цветка вызвано наличием подчашия (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa et al., 2013a). Для *Eriocaulon* объяснение, вероятно, кроется в особенностях взаимного расположения частей соцветия в момент заложения околоцветника – адаксиальная часть цветка свободна от давления каких-либо структур и там «удобно» разместить третий чашелистик (Sokoloff et al., 2020). Для *Dasypogon* подходит несколько иного рода объяснение – наиболее компактная упаковка в кластере из 4 цветков достигается, если каждый из боковых цветков к центру кластера обращен одним листочком околоцветника, но чем объясняется ориентация терминального цветка в данном случае, не совсем понятно. Чем определяется ориентация цветка у ароидных, не ясно, так как их цветки не имеют ни брактеол, ни брактей (Mayo, Vogner, Boyse, 1998).

Билатеральная симметрия, характерная для флорального примордия бокового цветка, и «однонаправленный» порядок заложения органов не обязательно приводят к соответствующему типу симметрии зрелого цветка. У многих однодольных с таким паттерном развития зрелые цветки актиноморфные (см. также Endress, 1995). Терминальные цветки, если соцветие закрытое, с самого начала радиально симметричные, например, у *Scheuchzeria*.

Представителей семейства *Tofieldiaceae* (кроме *Trianta* и *Tofieldia pusilla*) также можно причислить к группе растений с брактеозными соцветиями без брактеол. Подчашие, которое расположено сразу под собственно цветком, по своему положению соответствует наружному кругу околоцветника типичных цветков без подчашия (Ремизова, Соколов, Москвичева, 2005; Leinfellner, 1962; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006a; Remizowa et al., 2010). Подчашие состоит из трех листочков (медианно-абаксиального и двух боковых), чередующихся с наружными листочками околоцветника (рис. 105). Развитие цветка у *Tofieldia* начинается с заложения боковых листочков подчашия. Чем крупнее брактей, тем позже в развитии цветка закладывается медианно-абаксиальный листочек подчашия, вплоть до того, что у *T. calyculata* он не закладывается вообще. У *Tofieldia* околоцветник и андроцей закладываются общими РА-примордиями. В нижней части соцветия, где брактей крупнее, медианно-абаксиальный РА-примордий (из него развиваются внутренние листочек околоцветника и тычинка) появляется позднее всех остальных РА-примордиев. До его формирования в цветке можно провести только одну плоскость симметрии – медианную.

У *Rapateaceae*, по крайней мере изученных нами, положение цветка относительно главной оси соцветия нестабильно и зависит расположения трех последних филломонов на

оси «колоска», а их расположение определяется общим числом филломов под цветком (Koblova et al., 2021).

Отдельного внимания заслуживает феномен одновременного заложения брактей и цветков в их пазухе. Обычно принято считать, что флоральные примордии появляются в пазухах уже несколько развитых брактей (Prenner, Vergara-Silva, Rudall, 2009). Однако одновременное заложение брактей и цветка можно наблюдать у изученных нами объектов из порядка Alismatales. Это – виды *Tofieldia*, *Potamogeton natans* и *P. lucens*, *Posidonia*. У *T. coccinea*, *P. lucens* и *Potamogeton natans* брактей и цветков закладываются даже из общей меристемы. У последнего брактей обособляются одновременно с заложением боковых листочков околоцветника. Развитие брактей и цветков из общей меристемы тем более примечательно, что это – структуры разных порядков ветвления. Однако особенности заложения никак не сказываются на дефинитивном устройстве соцветий – внешний вид и васкулатура соцветий одинаковы у видов с общими примордиями брактей-цветков и без оных (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa et al., 2013b; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Если принять во внимание опубликованные в литературе данные по морфогенезу цветков и соцветий алисматид, одновременное заложение цветков и их кроющих листьев оказывается достаточно обычным явлением для тепалоидных Alismatales с рацемозными соцветиями, этот феномен часто упоминают или иллюстрируют, хотя ему и не придают особенного значения. У петалоидных алисматид с тирсоидными соцветиями это явление тоже известно и широко обсуждается в литературе, так как возникают немалые трудности в интерпретации строения этих соцветий, особенно при двурядном филлотаксисе (Charlton, 1991; Charlton, 2000a; Charlton, 2000b; Charlton, 2004; Wilder, 1975). Для многих алисматид характерно также одновременное заложение вегетативного побега и его кроющего листа (Charlton, 1973; Charlton, Posluszny, 1999). Вероятно, феномен одновременного заложения цветка и его кроющего листа гораздо более распространен и не ограничивается только алисматидами. Так, одновременное и из одной меристемы развитие цветка и его брактей обнаружено у некоторых двудольных, например у *Lotus* (Sokoloff et al., 2007), некоторых Asteraceae (Claßen-Bockhoff, 2016; Claßen-Bockhoff, Bull-Hereñu, 2013). На наш взгляд, с большей вероятностью этот паттерн реализуется в рацемозных соцветиях, чаще плотных и многоцветковых.



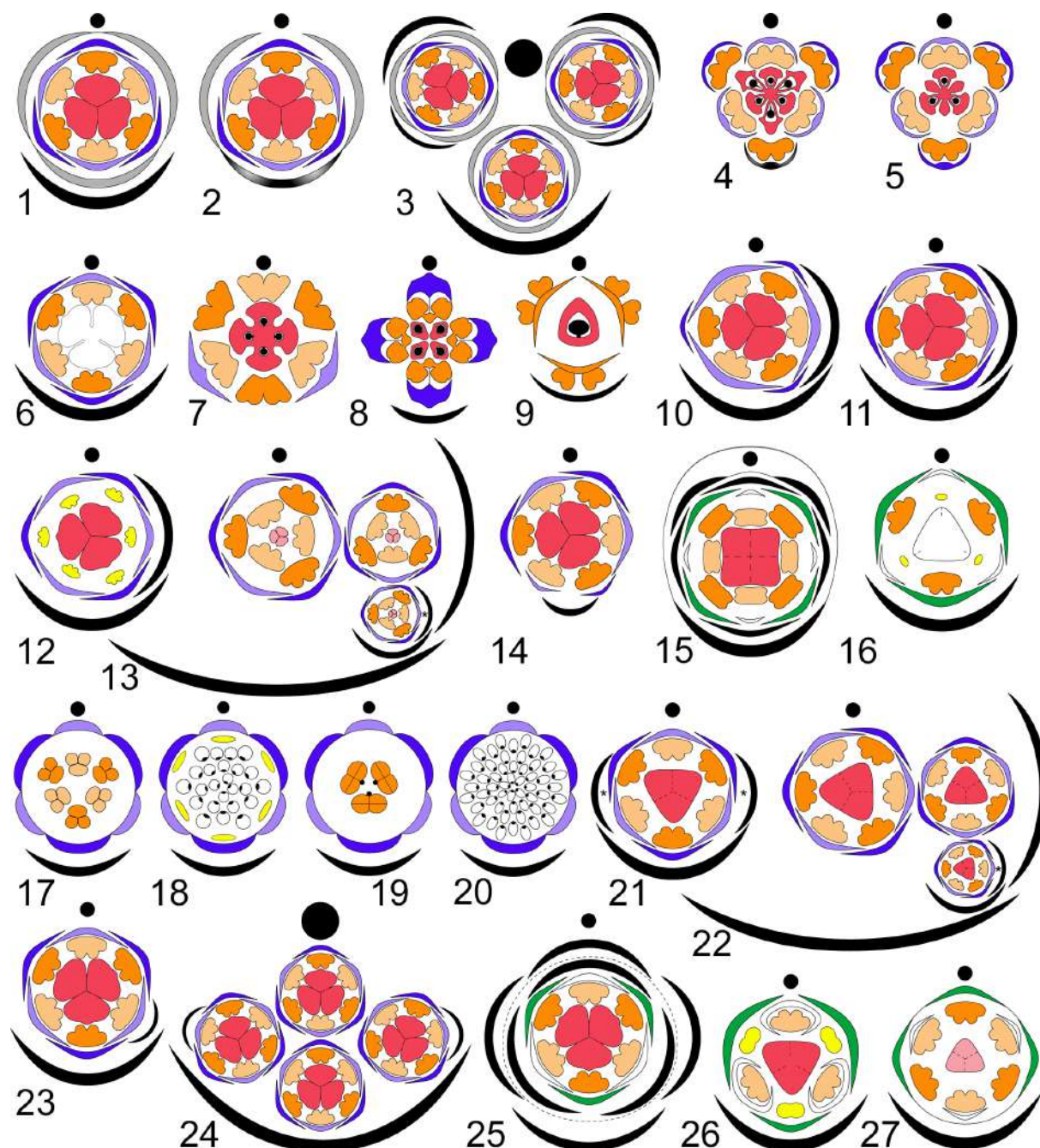


Рис. 105. Взаимное расположение органов в цветках и соцветиях у изученных объектов. 1 – *Tofieldia calyculata*, *T. cernua*, *T. coccinea*. Представители *Harperocallis robustior* и *H. falcata* отличаются свободными листочками подчашья. 2 – *Tofieldia pusilla*. 3 – *Triantha*. 4 – *Triglochin maritima*. 5 – *Triglochin barrelieri*, *T. bulbosa*, *T. palustris*. 6 – *Scheuchzeria*. 7 – *Maundia*. 8 – *Potamogeton natans*, *P. lucens*. У *P. crispus* брактя отсутствует. 9 – *Posidonia*. 10 – *Petrosavia*. 11 – диаграмма подходит для *Japonolirion*, *Aletris* и *Metanarthecium*. 12 – женский цветок *Dioscorea*. 13 – мужской цветок *Dioscorea*, показана часть извилины. 14 – *Chamaelirium*. 15 – *Paris quadrifolia*, у *P. tetraphylla* отсутствуют лепестки. 16 – *Scoliopus*. 17 – мужской цветок *Sciaphila densiflora*. 18 – женский цветок *Sciaphila densiflora*. 19 – мужской цветок *Sciaphila arfakiana* и *S. nana*. 20 – женский цветок *Sciaphila arfakiana* и *S. nana*. 21 – *Tricyrtis hirta*. 22 – *Tricyrtis formosana*, показана часть извилины. 23 – *Ledebouria*. 24 – *Dasyopogon*. 25 – *Rapateaceae*, показаны только самые первые и самые последние филломы под цветком. 26 – *Xyris*. 27 – мужской цветок *Eriocaulon*, в женских цветках развит полноценный гинецей, андроцей представлен стаминодиями. Фиолетовый – наружные листочки околоцветника, сиреневый – внутренние листочки околоцветника, зеленый – чашелистики, белый – лепестки, оранжевый – наружные тычинки, бледно-оранжевый – внутренние тычинки, желтый – стаминодии, красный – гинецей, розовый – пистиллодий. Сплошные линии внутри гинецея показывают растения с постгенитальным срастанием между плодолистиками в пликатной зоне (в завязи). Пунктирные линии внутри гинецея – конгенитальное срастание между плодолистиками в пликатной зоне (в завязи). У растений с отчетливо паракарпным гинецеем заливка красным отсутствует. Семяпочки показаны только в плодолистиках с единственной семяпочкой в поперечной зоне. Гибридные органы – черно-белый градиент.

**Рацемозные соцветия с брактеей и брактеолой.** Как правило, у однодольных развита одна брактеола (например, Arber, 1925; Eichler, 1875; Tomlinson, 1970). Брактеозные растения с единственной брактеолой на цветоножке из изученных нами объектов можно наблюдать у обоих родов *Petrosaviaceae*, представителей *Nartheciaceae*, *Dioscorea* (женские соцветия) и *Ledebouria* (рис. 105). При спиральном филлотаксисе брактеола расположена сбоку от цветка, занимая трансверзальную или близкую к ней позицию, но никогда не бывает расположена медианно (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa et al., 2013a). В этом случае позиция ее часто не зафиксирована строго, и в пределах одного и того же соцветия брактеола может быть расположена как слева, так и справа от цветка в абаксиально-трансверзальной, трансверзальной или абаксиально-трансверзальной позиции. Цветок ориентирован так, что на одном радиусе с брактеолой находится один из внутренних листочков околоцветника. Формирование цветка у однодольных с единственной брактеолой, таким образом, происходит в окружении трех структур – оси соцветия, кроющего листа и брактеолы. Форма флоральной меристемы перед заложением околоцветника треугольная. Взаимодействие ингибирующего влияния брактеей и брактеолы приводит к спиральному заложению наружных элементов околоцветника на вершинах треугольника. При этом первым закладывается наружный листочек околоцветника, расположенный строго напротив брактеолы. Следующий примордий в зависимости от силы воздействия кроющего листа появляется между брактеолой и осью соцветия или между брактеолой и брактеей. Элементы внутреннего круга околоцветника также могут закладываться по спирали, ориентируясь уже на наружные листочки околоцветника – первый внутренний листочек околоцветника закладывается тогда напротив третьего наружного. Тот же паттерн развития можно наблюдать у *Lilium* (Greller, 1969; Grellер, Matzke, 1970).

Те же закономерности присущи латеральным цветкам в составе тирсов, например, спиральное заложение наружных листочков околоцветника характерно для изученных нами *Tricyrtis formosana* и мужских соцветий *Dioscorea*.

Наличие двух брактеол на цветоножке – достаточно редкое для однодольных явление (Arber, 1925; Eichler, 1875; Rüter, 1918; Tomlinson, 1970), из изученных нами объектов две брактеолы имеются у *Trianta* и *Tricyrtis hirta* (рис. 105). У этих родов брактеолы расположены трансверзально, и в их пазухах идет ветвление с образованием тирсов. У *Trianta* тирсы состоят из дихазиев, причем две брактеолы имеются только у центрального цветка и расположены они на одном уровне. У *Tricyrtis hirta* у всех цветков две брактеолы, но ветвление идет только из пазухи одной из них. Несмотря на наличие трех структур, окружающих флоральную меристему, все эти структуры расположены

симметрично вдоль медианной плоскости, что делает «расклад сил» похожим на случай с наличием только брактей и оси соцветия, и цветки ориентированы так же, как в соцветиях без брактеол на цветоножке – из трех наружных листочков околоцветника – два трансверзально-адаксиальные и один медианно-абаксиальный. Развитие органов цветка может задерживаться со стороны кроющего листа (показано нами только для *Tricyrtis hirta*).

Наличие двух трансверзальных брактеол (флоральных профиллов) рассматривали как возврат к предкому состоянию (Rüter, 1918) от типичного для однодольных двукилевого адаксиального профилла. Очевидно, что это правомерно не во всех случаях. Так, две брактеолы *Tricyrtis hirta* расположены не на одном уровне и закладываются не одновременно. В случае расщепления двукилевой брактеолы тогда следовало бы ожидать две одновременно закладывающиеся брактеолы в одном узле. Кроме того, расположение брактеол во многом определяется филлотаксисом соцветия. Так, двукилевые медианные брактеолы характерны только для соцветий с двурядным филлотаксисом (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013), например, у Iridaceae (Bergmans et al., 1993; Fukai, Goi, 1998). У растений со спиральным филлотаксисом в соцветии они не бывают двукилевыми и расположены в трансверзальной или близкой к ней позиции, но не строго медианно. Тем не менее, для флоральной меристемы, приступающей к формированию околоцветника, случаи с единственной медианно-адаксиальной брактеолой и двумя отдельными трансверзальными брактеолами принципиально сходны. Окружающие цветок структуры (ось соцветия, брактя и медианная брактеола или трансверзальные брактеолы) расположены симметрично относительно медианной плоскости, цветки ориентированы так, что на одном радиусе с кроющим листом находится наружный медианно-абаксиальный листочек околоцветника, который в развитии цветка появляется позднее трансверзально-адаксиальных наружных листочков.

Таким образом, структуры, окружающие флоральную меристему, определяют ориентацию цветка относительно материнской оси и влияют на последовательность развития элементов околоцветника. Во всех случаях, когда окружающие цветок структуры расположены симметрично вдоль медианной плоскости на одном радиусе с брактеей обычно находится один из наружных элементов околоцветника, а развитие органов в разной степени задерживается с абаксиальной, ближней к брактее, стороны цветка. В соцветиях, где цветки развиваются в окружении оси соцветия, брактей и единственной трансверзальной брактеолы, ориентация цветка относительно материнской оси определяется брактеолой, элементы околоцветника, по крайней мере, наружного круга закладываются по спирали, начиная с позиции строго с противоположной стороны от

брактеолы. Некоторое разнообразие в порядке заложения органов у цветков, имеющих одинаковый план строения, является проявлением эквивинальности морфогенеза. Зная характер расположения цветков в соцветии, можно достаточно достоверно предсказать последовательность заложения органов цветка (Ремизова, Локк, 2012).

Интересно, что Р. Endress (1995) основную роль в закономерностях заложения органов цветка однодольных (в первую очередь наружных элементов околоцветника) объясняет формой флорального примордия, которая может быть симметричной и асимметричной в зависимости от конфигурации пространства, доступного для развивающегося цветка. Он вводит понятие импринтной формы, которую развивающиеся органы цветка принимают из-за давления окружающих структур (Endress, 2008; см. также Bull-Hereñu et al., 2022; Ronse De Craene, 2018). Асимметричные флоральные примордии, согласно П. Эндрессу, характерны для цимозных соцветий, но наши данные показывают, что они часты и в рацемозных соцветиях, если на цветоножке присутствует трансверзальная брактеола. При этом форма флоральной меристемы здесь меняется на самых ранних стадиях развития цветка – перед заложением брактеолы флоральные примордии вытянуты трансверзально, они билатерально симметричные, а после ее заложения – треугольные «асимметричные». П. Эндресс как будто не замечает (кроме случая асимметричных примордиев), что форма флорального примордия определяется не им самим и конфигурация пространства вокруг развивающегося цветка складывается не сама по себе, а определяется окружающими флоральную меристему структурами, в первую очередь филломами соцветия. Сама по себе форма флорального примордия не является «гарантией» развития по определенному типу – например, у *Scheuchzeria* (данные Posluszny, 1983) и *Tofieldia calyculata* флоральные примордии могут быть вытянутыми трансверзально, но наружные листочки околоцветника закладываются одновременно. На наш взгляд, важнее учитывать взаимное расположение структур, окружающих цветок, а форма флорального примордия – лишь следствие их наличия.

### **Эбрактеозные соцветия**

Из изученных нами объектов эбрактеозные соцветия характерны для представителей порядка Alismatales – *Tofieldia pusilla*, *Triglochin*, *Maundia*, *Potamogeton crispus*. У всех этих растений соцветия рацемозные.

Среди изученных нами родов, в которых встречаются эбрактеозные соцветия, только у *Triglochin* и *Maundia* все виды рода не имеют брактеей в соцветии. Среди *Potamogeton* встречаются виды как с брактеозными, так и с эбрактеозными соцветиями, а

у *P. octandrus* наличие брактей варьируемо на внутривидовом уровне даже в пределах соцветия. *Tofieldia pusilla* – единственный представитель Tofieldiaceae без брактей.

**Пути перехода к эбрактеозным соцветиям.** Исчезновение брактей – явление достаточно необычное, но до последнего времени феномен эбрактеозных соцветий не был достаточно изучен. Дело в том, что расположение пазушных цветков в соцветии определяется расположением филломов на осях соцветия (Гатцук, 1974; Кузнецова, Тимонин, 2017; Claßen-Bockhoff, Bull-Hereñu, 2013; Endress, 2010a; Prenner, Vergara-Silva, Rudall, 2009; Prenner, Vergara-Silva, Rudall, 2009; Prusinkiewicz et al., 2007). Поэтому переход в эбрактеозное состояние без сохранения позиционной информации филломов, по-видимому, невозможен (Чуб, 2010). Ранее для *Arabidopsis* была предложена гипотеза, объясняющая механизм перехода к эбрактеозному соцветию через морфологическую супрессию брактей и их переход в «криптическое» состояние (см.: Чуб, Пенин, 2004; Baum, Day, 2004). Явление криптобрактей и ее влияние на окружающие органы подробно изучено только у *Arabidopsis*.

Сохранение позиционной информации от исчезнувшей, а точнее морфологически неоформленной, брактей предполагает, что она оказывает на цветок такое же влияние, как и обычная «нормально» развитая брактя. Это влияние должно проявляться как в особенностях ориентации цветка относительно оси соцветия, так и в особенностях его развития. Подобные явления можно наблюдать на примере представителей рода *Triglochin*. Тримерные цветки *Triglochin* собраны в эбрактеозные кисти, относительно оси соцветия цветки ориентированы так же, как и у однодольных с брактеозными соцветиями без брактеол (рис. 105).

Полученные нами данные показывают, что у представителей рода *Triglochin* в соцветиях реализуются два состояния брактей, отражающие направления ее редукции: криптобрактя и брактя, участвующая в формировании «гибридной» структуры (рис. 106).

У изученных нами *T. bulbosa*, *T. barrelieri* и *T. palustris* все три наружных листочка околоцветника закладываются одновременно или развитие цветка начинается с заложения двух боковых листочков. В последнем случае можно говорить о задержке заложения органов с абаксиальной стороны флоральной меристемы. Задержка в заложении развития наружного медианно-абаксиального листочка околоцветника в брактеозных соцветиях вызвана наличием брактей и ее давлением на развивающийся цветок. У *T. bulbosa*, *T. barrelieri* и *T. palustris* брактей нет, а развивающиеся цветки расположены на достаточном друг от друга расстоянии, что исключает их давление друг на друга. Задержку развития околоцветника с абаксиальной стороны можно объяснить тем, что брактя присутствует

на физиологическом уровне, однако визуально она не проявляется даже при заложении цветков. Таким образом, вышеупомянутым видам *Triglochin* свойственна супрессированная брактея, или криптоическая брактея. У предковых форм в медианно-абаксиальном положении, вероятно, изначально находились два примордия – брактеи и листочка околоцветника. Размеры примордия брактеи постепенно уменьшались вплоть до полного его исчезновения, тем не менее, на физиологическом уровне брактея сохранилась (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013).

Развитие цветка *Triglochin maritima* демонстрирует иной паттерн развития. У этого вида медианный наружный листочек околоцветника у боковых цветков на ранних стадиях развития цветка крупнее остальных элементов околоцветника, закладывается первым и закрывает собой формирующийся бутон (см. также Buzgo et al., 2006; Hill, 1900). У *T. striata* медианный наружный листочек околоцветника также закладывается первым, однако на всех последующих стадиях развития цветка его размер такой же, как у боковых наружных листочков околоцветника (Lieu, 1979).

Природа наружных медианно-абаксиальных филломов цветка *Triglochin maritima* и ранее привлекала внимание исследователей. Так, М. Buzgo et al. (2006) считают, что в наружном круге околоцветника в медианном абаксиальном положении *T. maritima* находится брактея, которая в результате рекаулесценции находится на том же уровне, что и околоцветник и замещает собой исчезнувший листочек околоцветника. Эту точку зрения авторы считают возможным распространить не только на всех представителей рода *Triglochin*, но также на *Acorus*, где развитие околоцветника идет по похожему пути, на большую часть алисматид с эбрактеозными соцветиями, и даже на *Arabidopsis*. Отправной точкой рассуждений здесь служит наблюдение о задержке развития абаксиальных органов цветка у растений с крупными брактеями. К рекаулесценции и полной потере наружного медианного листочка околоцветника, по мнению авторов, привело ускорение темпов морфогенеза цветка. Признаки листочка околоцветника у брактеи, «вошедшей в состав околоцветника», авторы объясняют смещением зон экспрессии генов, отвечающих за развитие листочков околоцветника. По этой гипотезе смещение зон экспрессии флоральных генов происходит от соседних листочков околоцветника. L. Ronse De Craene (2010, 2022) считает, что из трех гипотез – 1) брактея вошла в состав околоцветника, лежащий с ней на одном радиусе листочек околоцветника исчез, 2) брактеи нет, но медианный абаксиальный листочек околоцветника закладывается первым, 3) в медианном абаксиальном положении развивается промежуточный орган – следует выбрать первую, так как похожие случаи имеются у *Saururaceae*, а третья слишком сложна. Почему следует отвергнуть гипотезу о раннем заложении медианного

абаксиального листочка, L. Ronse De Craene (2010, 2022) не обсуждает. R. Sattler (1973) на примере *Acorus*, наоборот, описывает морфогенез цветка так, что брактеей нет, но есть «ранний» листочек околоцветника.

Как показывают наши данные, распространение данных по *Triglochin maritima* на всех представителей рода неравномерно, так как у представителей *Triglochin* наблюдаются два паттерна развития цветка, и обнаруженный нами паттерн с задержкой развития/заложения наружного медианного листочка околоцветника встречается чаще. Согласиться с гипотезой о включении брактеей в состав цветка у *Triglochin maritima* мы также не можем. Saururaceae, приводимые L. Ronse De Craene (2010, 2022) в качестве примера, таковым служить не могут, так как брактеей (пусть и ярко, как околоцветник, окрашенные) имеются только у нижних цветков в соцветии, других листовидных филломонов в соцветиях представителей Saururaceae просто нет, их цветки не имеют околоцветника, поэтому утверждение, что брактеей заместила собой исчезнувший листочек околоцветника для Saururaceae не имеет смысла. Брактеи у алисматид, если присутствуют, сильно отличаются от листочков околоцветника. Даже при условии смещения зон экспрессии флоральных генов (Buzgo et al., 2006) нельзя ожидать, что брактеей в составе околоцветника совершенно потеряет все исходно присущие ей внешние признаки. Дополнительным аргументом против гипотезы M. Buzgo et al. (2006) служит характер иннервации брактеей в группах с тенденцией к их редукции (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). У многих тепалоидных алисматид брактеей хотя и присутствуют, но не васкуляризованы (*Potamogeton*, *Posidonia*). В этом случае васкулатура соцветия устроена так же, как и у представителей с эбрактеозными соцветиями (Ремизова, Локк, 2012). Характерно, что у алисматид, исчезновение васкулатуры брактеей предшествует исчезновению самого органа. Медианный листочек околоцветника у *T. maritima* никак по характеру иннервации не отличается от остальных. Если бы в состав цветка входила васкуляризованная брактеей, то в цветоложе и цветоножке картина распределения проводящих тканей выглядела бы иначе – след брактеей должен оставлять лауну, чего у *Triglochin* опять же не наблюдается (Ремизова, Локк, 2012). Мы согласны с M. Buzgo et al. (2006) в том, что к появлению новой структуры может приводить ускорение морфогенеза цветка, в результате чего в медианном абаксиальном положении развивается только один примордий. Наша гипотеза заключается в том, что не один примордий заменяется на другой, а происходит их объединение, и гены, ответственные за развитие медианно-абаксиального листочка околоцветника, экспрессируются «на своем месте», но в том же примордии реализуется и программа развития не васкуляризованной брактеей (о наложении программ развития см., например,

Лодкина, 1983). Таким образом, орган, развивающийся у *T. maritima* в медианно-абаксиальном положении, представляет собой «гибридную» структуру, сочетающую в себе признаки брактей и медианного листочка околоцветника (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Признаками брактей являются появление в морфогенезе перед остальными органами цветка и выполнение защитной функции, а признаки листочка околоцветника проявляются позднее – внешний вид в зрелом цветке у гибридного органа такой же, как у остальных листочков околоцветника. У терминального цветка «гибридных» органов, по-видимому, или не образуется, или все наружные элементы околоцветника являются «гибридными», так как при формировании терминального цветка такого же устройства, как боковые, все три наружных элемента околоцветника имеют одинаковую скорость развития.

Для представителей семейства Potamogetonaceae мы можем предположить те же механизмы редукции брактей, что выявлены нами для *Triglochin* (рис. 107). У изученных нами видов рода *Potamogeton* брактей могут как присутствовать (*P. natans*, *P. lucens*), так и отсутствовать (*P. crispus*). Изучение последовательности развития листочков околоцветника *Potamogeton* показывает, что первыми закладываются трансверзальные листочки околоцветника, затем – медианные. Такая же последовательность заложения листочков околоцветника характерна и для других видов рдестов (например, Posluszny, Sattler, 1974; Posluszny, 1981). Отсутствие брактей не влияет на ориентацию цветка относительно материнской оси соцветия, что позволяет предположить наличие у *P. crispus* криптической брактей (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). У другого представителя семейства Potamogetonaceae – *Groenlandia densa* (= *Potamogeton densus*) – брактей в сформированном соцветии отсутствуют, а цветки имеют то же строение, что и у *Potamogeton* (Posluszny, Sattler, 1973). Изучение развития цветка *Groenlandia* показало, что в ее двухцветковом колосе еще до оформления флорального примордия в медианном положении под будущим цветком появляется слегка серповидный примордий, который можно принять за примордий брактей. Однако дальнейший ход развития цветка показывает, что из него развивается наружный листочек околоцветника. Следующими появляются трансверзальные листочки, последним закладывается медианный абаксиальный листочек околоцветника. Трансверзальные листочки околоцветника в своем развитии опережают медианные. На наш взгляд, последовательность развития цветка показывает, что у *Groenlandia* в медианно-абаксиальном положении имеется «гибридная» структура. Таким образом, в соцветиях *Potamogeton* (рис. 107) реализованы три состояния брактей: 1) нормально развитая («настоящая») брактей, 2) криптическая брактей и 3) брактей в составе «гибридного» органа (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013).



При морфологически оформленной брактее она закладывается одновременно с цветком из одного с ним общего примордия, как у изученных нами *P. natans* и *P. lucens*, или отдельным примордием, который появляется одновременно или несколько позже флорального примордия, как у *P. zosteriformis* и *P. richardsonii* (Posluszny, Sattler, 1974; Posluszny, 1981). Брактея после заложения несколько задерживается в своем развитии и скрыта за формирующимися молодыми цветками. Так, у изученных нами *P. natans* и *P. lucens* ее рост происходит уже после формирования всех органов цветка. Формирование «гибридной» структуры у *Groenlandia* происходит по той же схеме, что и у *Triglochin maritima*, для осуществления этого сценария необходима стадия общего примордия цветка и брактей (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013).

*Tofieldia pusilla* – единственный представитель семейства с эбрактеозными соцветиями. Все три листочка подчашия *T. pusilla* обычно закладываются единым примордием с абаксиальной стороны флоральной меристемы. На общем примордии сначала появляется более крупный примордий медианной лопасти подчашия, а вслед за ним – небольшие примордии боковых лопастей. Впоследствии подчашие (точнее, его медианный листочек) прикрывает развивающийся цветок, как брактее (Ремизова, Соколов, Москвичева, 2005; Remizova, Sokoloff, 2003). Своеобразна и васкуляризация подчашия у этого вида (Remizowa et al., 2010). В медианный листочек подчашия непосредственно из оси соцветия входит единственный проводящий пучок, как у видов с брактееми, а боковые листочки не васкуляризованы. Таким образом, мы можем предположить, что у *T. pusilla* имеется орган «гибридной» природы, сочетающий признаки брактей и листочка подчашия (рис. 105, 108). Однако редукции подвергается не брактее, а следующий за ней медианный абаксиальный филлом – листочек подчашия. Брактея для *T. pusilla*, очевидно больше важна: подчашие «спускается» к основанию цветоножки, васкулатура брактей сохраняется, а васкулатура подчашия исчезает (Remizowa et al., 2010; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013).

*T. pusilla* – единственный представитель рода с гибридным органом. У остальных *Tofieldia* редукция медианного абаксиального листочка подчашия происходит через его супрессию (рис. 108). Так, у изученных нами *T. calyculata* и *T. coccinea* развивается настоящая брактее, которая закладывается одновременно с цветком, у *T. coccinea* из общего с цветком примордия (Remizowa et al., 2006a, 2010). Следующими закладываются боковые листочки подчашия. Характер их заложения разный в зависимости от вида и от плотности расположения флоральных примордиев. Медианный листочек подчашия отстает в своем заложении, развитии и размерах от боковых, иногда он не закладывается

совсем. На анатомическом уровне редукция медианного листочка подчашья приводит к исчезновению его проводящего пучка (Remizowa et al., 2010).

Таким образом, наши данные показывают, что в соцветиях *Tofieldia* реализуются два состояния брактей: 1) нормально развитая брагтея и 2) брагтея в составе «гибридной» структуры (рис. 108).

Удивительно, что почти все приведенные примеры эбрактеозных соцветий, включая наличие «гибридных» органов, сосредоточены в основном в пределах порядка Alismatales. Если сравнивать степень участия брактей в «гибридном» органе, то она разная у всех растений, которые демонстрируют этот феномен. Признаки брактей в «гибридном» органе у *T. pusilla* выражены гораздо сильнее, чем признаки листочка подчашья, что проявляется в особенностях его заложения, морфологии, иннервации и положении при основании цветоножки. Следующую ступень занимает *Triglochin maritima*, у которого признаки брактей в «гибридном» органе проявляются только на начальных стадиях развития цветка (закладывается первым, опережает в развитии боковые листочки околоцветника, некоторое время прикрывает развивающийся цветок), в зрелом цветке «гибридный» орган никак не отличается от листочков околоцветника. Сходные особенности развития цветка характерны и для *Acorus* (Acorales), для которого также можно предполагать наличие «гибридного» органа (Buzgo, Endress, 2000). У *Triglochin striata* (Lieu, 1979) и *Groenlandia densa* (Posluszny, Sattler, 1973) признаки брактей у «гибридного» органа проявляются только во времени его заложения до формирования примордиев остальных органов цветка. Так или иначе, но при образовании «гибридных» структур редукции подвергается орган, не являющийся непосредственно частью цветка, наличие которого напрямую не связано с репродуктивным успехом.

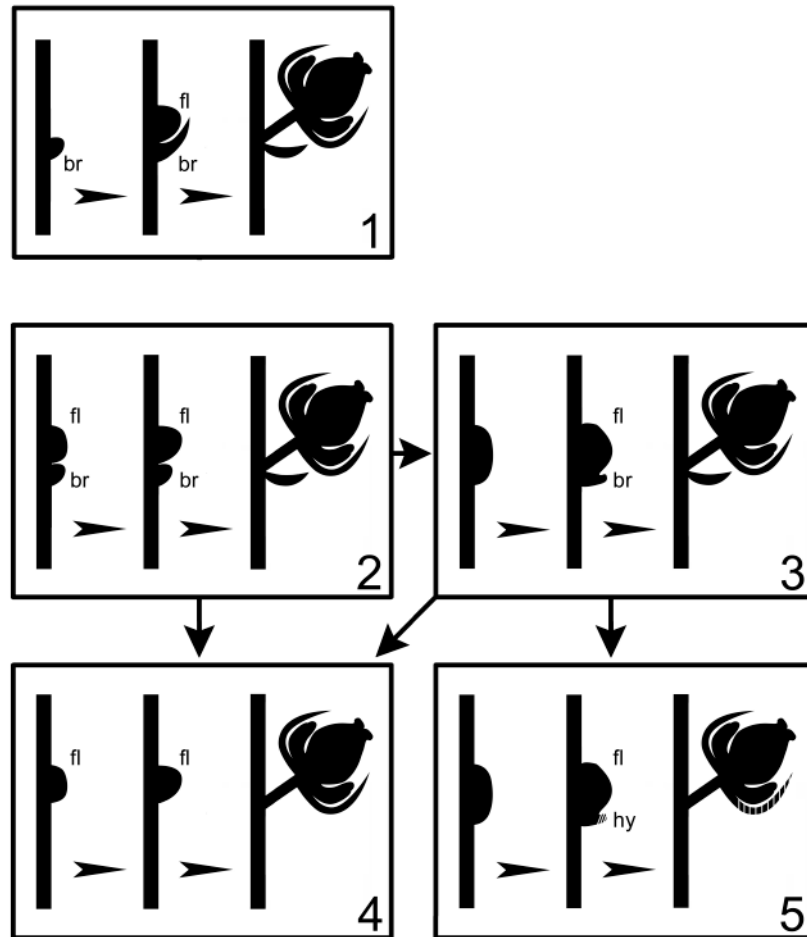


Рис. 106 Возможные пути перехода к эбрактеозным соцветиям в роде *Triglochin*. 1 – гипотетическое предковое состояние, сначала закладывается брактя, затем – цветок в ее пазухе. 2 – гипотетическое состояние, брактя и цветок закладываются одновременно отдельными примордиями. 3 – гипотетическое состояние, брактя и цветок закладываются одновременно общим примордием. 4 – брактя не закладывается, соцветие эбрактеозное, *T. bulbosa*, *T. palustris*, *T. barrelieri*. 5 – цветок с гибридным медианно-абаксиальным филломом, сочетающим признаки брактей и листочка околоцветника, соцветие эбрактеозное, *T. maritima*. Стрелки внутри квадратов показывают стадии морфогенеза, между квадратами – возможные эволюционные преобразования. br – примордий брактей, fl – флоральный примордий, hy – гибридный филлом (заштрихован).

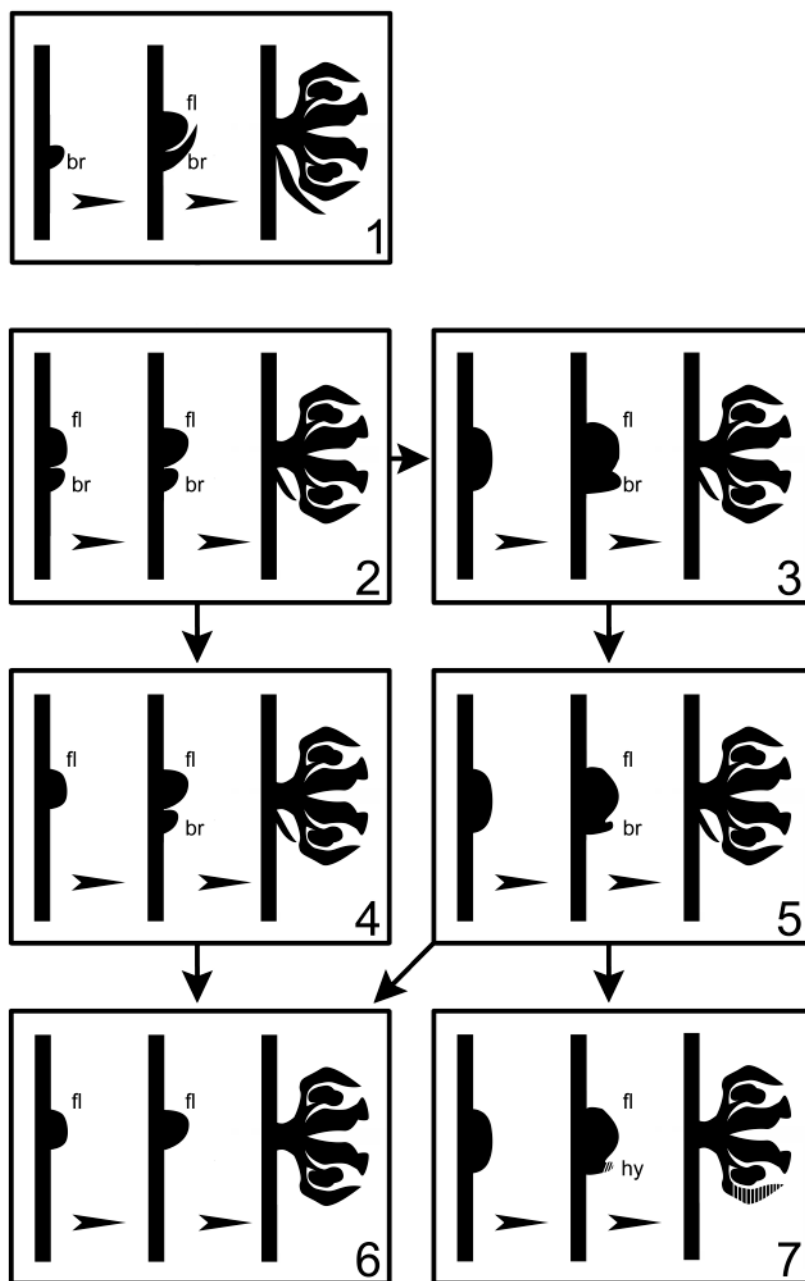


Рис. 107. Возможные пути перехода к эбрактеозным соцветиям в роде *Potamogeton*. 1 – гипотетическое предковое состояние, сначала закладывается брактя, затем – цветок в ее пазухе. 2, 4 – брактя и цветок закладываются отдельными примордиями, одновременно или брактя несколько позже цветка, *P. zosteriformis*, *P. richardsonii* и *P. octandrus*. 3, 5 – брактя и цветок закладываются одновременно общим примордием, случаи различаются размером брактей, *P. natans*, *P. lucens*. 6 – брактя не закладывается, соцветие эбрактеозное, *P. crispus*. 7 – цветок с гибридным медианно-абаксиальным филломом, сочетающим признаки брактей и листочка околоцветника, соцветие эбрактеозное, (*P. densus* = *Groenlandia densa*). Стрелки внутри квадратов показывают стадии морфогенеза, между квадратами – возможные эволюционные преобразования. br – примордий брактей, fl – флоральный примордий, hy – гибридный филлом (заштрихован).

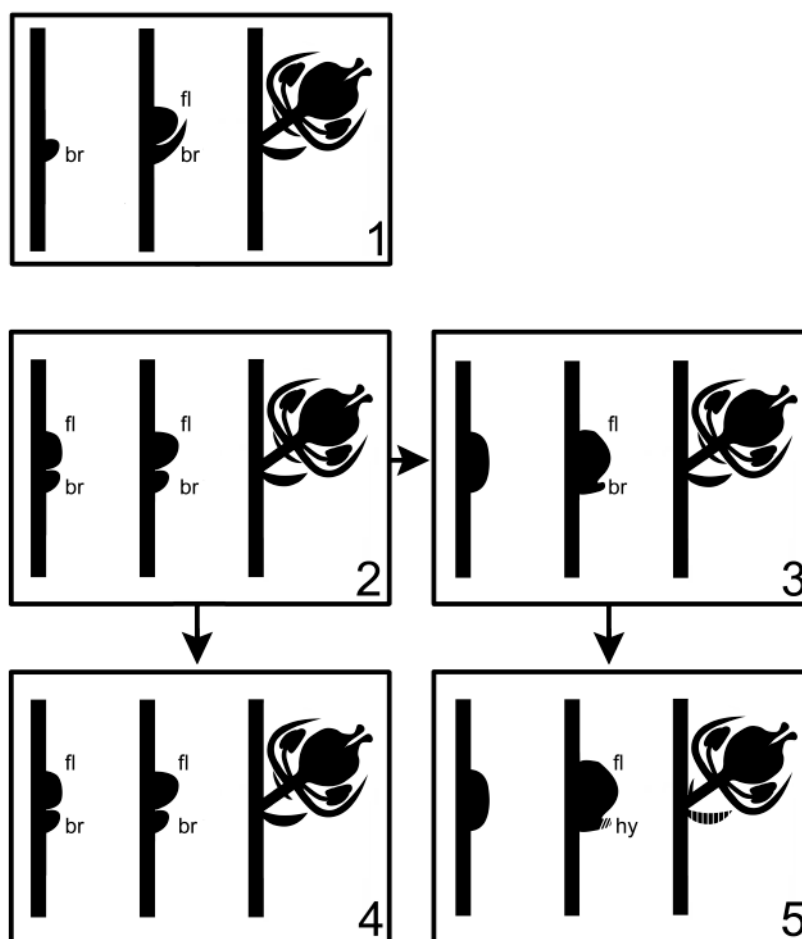


Рис. 108. Возможные пути перехода к эбрактеозным соцветиям в роде *Tofieldia*. 1 – гипотетическое предковое состояние, сначала закладывается брактя, затем – цветок с подчашием в ее пазухе. 2, 4 – брактя и цветок закладываются одновременно отдельными примордиями, различия в размере медианно-абаксиального листочка подчашия, *T. calyculata*. 3 – брактя и цветок закладываются одновременно общим примордием, *T. coccinea*. 4 – брактя не закладывается, соцветие эбрактеозное, *T. bulbosa*, *T. palustris*, *T. barrelieri*. 5 – цветок с гибридным медианно-абаксиальным филлом подчашия, сочетающим признаки брактей и листочка подчашия, подчашие смещено к основанию цветоножки, соцветие эбрактеозное, *T. pusilla*. Стрелки внутри квадратов показывают стадии морфогенеза, между квадратами – возможные эволюционные преобразования. br – примордий брактей, fl – флоральный примордий, hy – гибридный филлом (заштрихован).

**Адаптивный смысл редукции брактей.** Кроющие листья цветков (брактей), помимо самих цветков, являются одним из основных структурных компонентов соцветия (например, Endress, 2010a; Prenner, Vergara-Silva, Rudall, 2009). Функцией брактей обычно считают защиту молодых пазушных цветков. Тем не менее, наличие брактей значительно увеличивает время формирования соцветия (от его заложения до собственно распускания цветков), а защитную функцию с успехом могут выполнять и другие структуры. Увеличение времени формирования соцветия обусловлено тем, что флоральные меристемы появляются в пазухах уже достаточно хорошо сформированных брактей, на развитие которых уже было потрачено некоторое время и ресурсы. Кроме того, наличие

крупных брактеей обычно «тормозит» заложение и развитие флоральных органов со стороны брактеей, приводя к асимметрии в развитии цветка, для процессов опыления брактеей редко бывают нужны. Выходом из сложившейся ситуации для растений, которым по тем или иным причинам необходимо быстрое развитие соцветий, могло бы стать сокращение времени, отведенного на развитие брактеей, и как следствие – формирование эбрактеозных соцветий. Эта картина, хотя и логична, наталкивается на существенное препятствие – данных по скоростям развития соцветий у близких видов одного рода с брактеозными и эбрактеозными соцветиями нет. Но можно попытаться сопоставить неродственные таксоны. У *Triglochin maritima* развитие эбрактеозных соцветий начинается летом за год до цветения, но *T. palustris*, обитающий в том же климате, способен развить соцветие за «один прием», однолетние *Triglochin* вынуждены поступать так же. Все изученные нами *Tofieldia*, включая *T. pusilla*, закладывают соцветие с предыдущего лета. Все *Potamogeton* развивают соцветие в год цветения. Впрочем, у *Tofieldia* и *Potamogeton* наличие брактеей не должно сказываться на скорости развития соцветий, так как брактеей закладываются одновременно с цветками. Рекордсменом по темпам развития соцветия является *Scheuchzeria*: несмотря на наличие крупных брактеей, закладывающихся перед цветком, от заложения соцветия до цветения проходит всего 2,5–3 недели (см. также Posluszny, 1983). Все эти данные не укладываются в гипотезу «ускорения темпов морфогенеза» как причины перехода к эбрактеозным соцветиям.

Если исключить временную составляющую, то адаптивным смыслом формирования эбрактеозных соцветий можно признать экономию пластического материала, отведенного на морфогенез соцветия.

Полная элиминация брактеей невозможна, так как брактеей являются важными элементами в системе координат соцветия – именно они несут позиционную информацию для развития боковых цветков, определяя филлотаксис цветоносных осей (Чуб, 2010; Remizowa et al., 2013a,b; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Поэтому брактеей исчезают, сохраняя позиционную информацию, и переходят в криптическое состояние. Началом редукционного процесса является уменьшение физического размера брактеей и/или смещение заложения флоральных меристем на все более ранние стадии. У ряда растений с некрупными брактееями они закладываются одновременно с цветком и часто из одной с ним меристемы. При одновременном заложении брактеей и ее пазушного цветка в ходе дальнейшей редукции стадия формирования примордия брактеей элиминируется, но позиционная информация от брактеей сохраняется на уровне разметки, происходит морфологическое подавление (супрессия) брактеей. Второй возможный, но реже встречающийся, вариант – формирование «гибридного» органа, сочетающего признаки

брактей и лежащего с ней на одном радиусе филлома. цветка Относительная редкость этого паттерна, по-видимому, связана со сложностью реализации двух программ развития в одном примордии. Предпосылкой к формированию «гибридного» органа является заложение брактей и цветка из одной меристемы. В этом случае в медианной абаксиальной позиции происходит слияние двух примордиев. Позиционная информация сохраняется от обоих филломов, входящих в состав «гибридного» органа. Таким образом, оптимизация морфогенеза у разных эбрактеозных соцветий происходит по-разному. Добавим, что при любом способе редукции брактей исчезновение васкулатуры брактей приводит к иннервации бокового цветка единственным проводящим пучком (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013).

## ГЛАВА 6. РАСПОЛОЖЕНИЕ ОРГАНОВ В ЦВЕТКАХ ОДНОДОЛЬНЫХ

У однодольных спиральные цветки отсутствуют (Endress, 1995; Remizowa et al., 2010). Циклическим цветкам однодольных доступны изменение числа органов, их взаимное расположение, включая отсутствие некоторых органов и замену одних органов другими. Органы одного типа в цветке располагаются ярусами – околоцветник, тычинки, плодолистики. Такая последовательность нашла свое отражение даже в «описательных» определениях цветка. Перестановка ярусов друг относительно друга практически невозможна, но достаточно часто встречается исчезновение тех или иных органов, причем разноименные типы органов редуцируются, по-видимому, независимо друг от друга. В целом отклонения от типичного тримерного пентациклического цветка у однодольных редки (Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Среди изученных нами объектов отклонения в типичном плане строения цветка сосредоточены, в основном, у алисматид. Также цветки необычного плана строения характерны для *Sciaphila* и двух из изученных нами представителей порядка Liliales – *Paris* и *Scoliopus* (рис. 105).

Строение цветка алисматид, в особенности *Triglochin*, привлекало исследователей из-за своеобразного расположения листочков околоцветника. В зрелых цветках *Triglochin* внутренние листочки околоцветника расположены между кругами тычинок, т.е. наблюдается перестановка части околоцветника внутрь цветка (Buzgo et al., 2006; Hill, 1900). Заложение околоцветника у всех изученных нами видов *Triglochin* соответствует типичному – на ранних стадиях развития цветка оба круга околоцветника расположены снаружи от тычинок. Примордии внутренних листочков околоцветника расположены немного ниже примордиев наружных тычинок. Смещение соответствующих органов друг относительно друга происходит позднее.

Наиболее ярко у алисматид выражены изменения в мерности и числе кругов (Endress, 1995; Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Так, у тримерных цветков *Triglochin* присутствует дополнительный круг плодолистиков, цветки *Potamogeton* тетрамерные трициклические (в них по одному кругу листочков околоцветника, тычинок и плодолистиков), у *Maundia* – два листочка околоцветника, 6 тычинок в двух кругах и 4 плодолистика, цветки *Posidonia* состоят их трех тычинок и одного плодолистика. Таким образом, у тепалоидных алисматид, к которым относятся все перечисленные выше растения, увеличение числа органов характерно только для *Triglochin* и отчасти для *Maundia*, у остальных представителей число органов уменьшено по сравнению со стандартным для однодольных набором, наиболее подвержен редуцированным тенденциям околоцветник. Обычно он у тепалоидных алисматид исчезает целиком, например, у *Ruppia* (Локк, Соколов, Ремизова, 2011; Kaul, 1993; Lacroix, Kemp, 1997; Posluszny, Sattler, 1974b) и *Posidonia* (Remizowa et al., 2012b; Tomlinson, 1982), но изученной нами *Maundia*, а также многим *Aponogeton* (Buzgo et al., 2006; Singh, Sattler, 1977a) свойственна частичная редукция околоцветника – в сравнении с типичным цветком остаются только два трансверзально-абаксиальных внутренних листочка околоцветника.

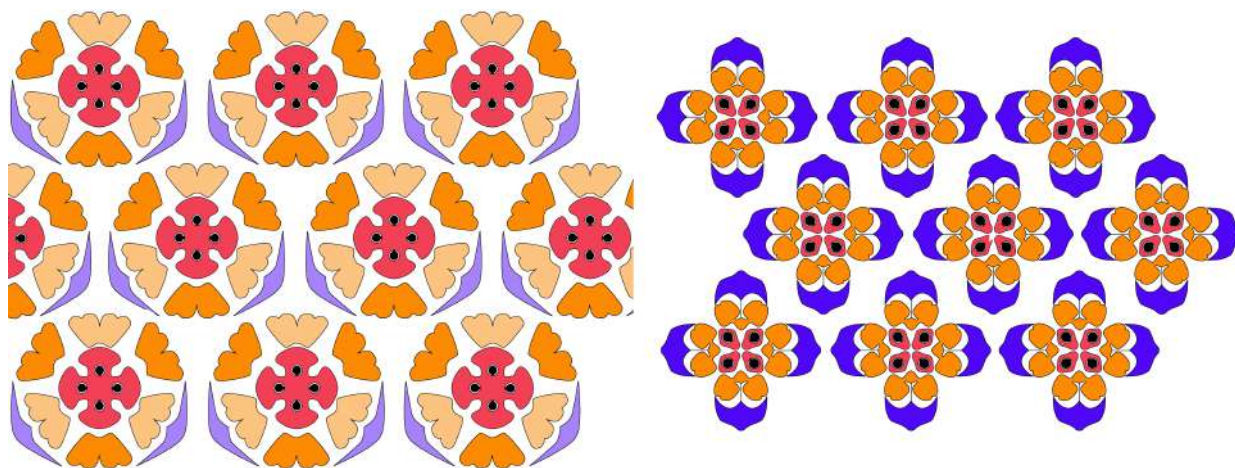


Рис. 109. Расположение цветков в соцветиях *Maundia* (слева) и *Potamogeton* (справа), диаграммы-развертки.

Сходство в строении цветков *Maundia* и *Aponogeton*, по-видимому, не случайно, хотя они не являются близкими родственниками (Givnish et al., 2018; Iles, 2013; Les, Tippery, 2013; Mering, 2014). По нашему мнению, сходство в строении цветков здесь обусловлено особенностями филлотаксиса в соцветии (рис. 109). У обоих родов цветки собраны в колос (или початок) и располагаются очень плотно чередующимися мутовками. Мутовчатый филлотаксис – очень редкое для однодольных явление (Remizowa et al., 2013). Соцветия с мутовчатым расположением цветков у алисматид зачатую эбрактеозные (Remizowa et al., 2013a, b). Расположение органов, как у *Maundia* и *Aponogeton*, позволяет



наиболее экономно, не оставляя промежутков, разместить цветки на оси соцветия (Sokoloff et al., 2013). Другой вариант мерности цветка, реализуемый в плотных соцветиях с мутовчатым филлотаксисом – тетрамерные цветки (рис. 109). Так, тетрамерные цветки при расположении их чередующимися мутовками характерны для таких неродственных растений как *Potamogeton* и некоторых Cyclanthaceae и Pandanaceae (Miki, 1937; Sokoloff et al., 2013).

Петалоидным алисматидам, наоборот, свойственно увеличение числа органов, для них характерны полимерные гинецей и андроцей (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Kaul, 1967; Kaul, 1968, 1969; Leins, Stadler, 1973; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Salisbury, 1926; Sattler, Singh, 1978). Особенно многочисленными тычинки и плодолистики получаются у растений с однополыми цветками.

У *Sciaphila* (Pandanales), околоцветник которой состоит из 6 сросшихся листочков в двух кругах, в женских цветках плодолистики располагаются несколькими кругами, мерность которых кратна трем, а в мужских цветках могут отсутствовать внутренние тычинки. Строение женских цветков *Sciaphila*, да и других представителей семейства Triuridaceae, очень похоже на строение женских цветков петалоидных алисматид с поправкой, что околоцветник простой из сросшихся листочков (Ambrose et al., 2006; Espinosa-Matías et al., 2012; Nuraliev, Remizowa, Sokoloff, 2020). У однодольных растений с полимерным андроцеом и/или гинецеом число плодолистиков всегда значительно превышает число тычинок, что отличает их от высших двудольных, где преобладают паттерны с многочисленными тычинками и относительно небольшим числом плодолистиков (Ремизова, 2019). Также у однодольных очень редки случаи полимерного ценокарпного гинецея. Гинецеи из более чем трех сросшихся плодолистиков отмечены у тех же Alismatales, например, у Hydrocharitaceae (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001), некоторых пальм (Uhl, Moore, 1971), а среди таксонов, включающих только представителей со сросшимися плодолистиками, полимерный гинецей отмечен только у *Centrolepis* (Centrolepidaceae, Poales) (Sokoloff et al., 2009, 2015).

По нашему мнению, разнообразие паттернов строения цветка у алисматид и представителей порядка Pandanales (рис. 105) связано с переходом к апокарпии (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Потеря срастания (конгенитального) между плодолистиками «распатывает» весь цветок, теряется тесная секторальная ассоциация органов, так характерная для цветков однодольных. Это открывает возможности для относительно независимого изменения числа органов разных категорий, числа кругов и их мерности. Апокарпия, несомненно, вторична у однодольных, и переход к гинецею со свободными плодолистиками неоднократно происходил в разных группах однодольных.

Характерно, что при потере срастания между плодolistиками в разных группах однодольных происходят одинаковые изменения плана строения цветка, особенно заметные у растений с однополыми цветками. Цветки, отклоняющегося от типичного «однодольного» плана строения, описаны также у представителей порядка *Arecales* (Rudall, Ryder, Baker, 2011; Uhl et al., 1988; Uhl, Moore, 1977, 1980).

Таким образом, на наш взгляд, эволюция цветка однодольных шла в противоположном традиционным представлениям направлении. Группы с апокарпным гинецеем не являются базальными, поэтому не было «стабилизации» апокарпных форм в типичный цветок (см. например, Тахтаджян, 1966). Наоборот, переход к апокарпии привел к «дестабилизации» типичного однодольного цветка, что породило многообразие паттернов строения именно у апокарпных форм.

Среди изученных нами растений с ценокарпным гинецеем изменение типичного плана строения цветка связано с исчезновением одного из кругов околоцветника или андроцея, а также с изменением мерности цветка. Исчезновение одного круга околоцветника и одновременно изменение мерности цветка из изученных нами объектов имеет место у *Paris incompleta* и *Paris tetraphylla*. Изменение мерности цветка у однодольных с ценокарпным гинецеем связано с добавлением или исчезновением целых секторов цветка. Например, цветки бывших *Trilliaceae* с разной мерностью друг от друга конструкционно, кроме числа секторов, принципиально не отличаются. Обычно в литературе обсуждают только редуциционные тенденции, связанные с исчезновением целых секторов цветка (Endress, 1995; Ronse Decrane, Smets, 1994), но вполне возможно и добавление сектора (Чуб, 2010; Ronse De Craene, 2016). Редукция внутреннего круга околоцветника осуществляется у видов *Paris* через супрессию. Лепестки закладываются, но не развиваются (см. также Narita, Takahashi, 2008). При этом у *Paris tetraphylla* редукция внутренних элементов околоцветника более полная. У *Paris incompleta* в большей части цветков можно обнаружить небольшие нитевидные лепестки. Привлекая данные литературы, можно заключить, что во всех известных немногочисленных случаях исчезновения одного из кругов околоцветника у однодольных с ценокарпным гинецеем подвергается редукции именно внутренний круг. Однодольных с исчезнувшим наружным кругом околоцветника при сохранении внутреннего, кроме некоторых алисматид (*Maundia*, *Aponogeton*), нет (но имеются цветки совсем без околоцветника), что отличает однодольные от высших двудольных, где распространены все возможные паттерны редукции околоцветника (Ремизова, 2019; Endress, 1990, 1996; Leins, Erbar, 2010).

При исчезновении тычинок редукции может подвергаться как наружный, так и внутренний круг. Так, внутренние тычинки отсутствуют у изученных нами *Sciaphila nana*

и *S. arfakiana* и *Scoliopus*, у последнего на нашем материале вместо внутренних тычинок были развиты нитевидные стаминодии. У *Xyris* в стаминодии превращены наружные тычинки.

Паттерны редукции круга андрцея, как нам представляется, связаны с наличием общих примордиев. Так, у видов с заложением внутренних тычинок и противоположных им лепестков общими примордиями, исчезает наружный круг тычинок. Например, у изученного нами *Xyris* наружные тычинки превращены в стаминодии, а у *Burmannia* – полностью отсутствуют (Yudina et al., 2022). Сравнение наших данных с данными по другим таксонам позволяет распространить эту закономерность и на других представителей однодольных. Исключением, на первый взгляд, являются представители семейства Iridaceae. Но их три тычинки закладываются общими примордиями с наружными элементами околоцветника (Bergmans et al., 1993; Fukai, Goi, 1998; Pande, Singh, 1981). Таким образом, обзор паттернов развития цветка с исчезнувшим кругом андрцея показывает, что редукции подвергаются «свободные», закладывающиеся индивидуальными примордиями тычинки, а тычинки, закладывающиеся в составе общих примордиев, сохраняются. При отсутствии общих примордиев редуцируется внутренний круг андрцея. Редукция внутреннего круга андрцея характерна из изученных нами объектов для *Scoliopus* и *Sciaphila*. У ближайших родственников этих растений тычинки обоих кругов закладываются отдельными примордиями (Greller, Matzke, 1970; Nuraliev, Remizowa, Sokoloff, 2020).

## ГЛАВА 7. ОБЩИЕ ПРИМОРДИИ И ГЕТЕРОХРОНИИ В РАЗВИТИИ ЦВЕТКА

### Общие примордии

Высказывая мысль об общих примордиях как одной из общих закономерностей развития цветка однодольных, П. Эндресс (Endress, 1995) предлагает дословно следующее определение: «если примордий органа дает начало более чем одному органу или, другими словами, группа органов возникает из общего примордия». Пользоваться этим определением несколько затруднительно, даже если отвлечься от некоторой странности формулировок. Так, предлагаемое определение не уточняет, принадлежат ли органы одной категории или разным. Под это определение попадают, например, заложение чашечки кольцевым примордием, комплексная полиандрия (как появление на первичном примордии вторичных примордиев), раннее конгенитальное срастание плодолистиков. Все же в научной практике установилось, что общим примордием закладываются органы разных типов, обычно этот термин применяют по отношению к листочку околоцветника или лепестку и противоположащей ему тычинке.

Мы предлагаем рассматривать общие примордии как вариант одновременного заложения разноименных органов, лежащих на одном радиусе и принадлежащих одному сектору флоральной меристемы. Для визуального выявления общих примордиев необходимо, чтобы органы в составе общего примордия развивались из единого массива меристематической ткани.

У изученных нами объектов бывают только общие примордии элементов околоцветника (обычно внутренних) и тычинок. РА-примордии (общие примордии листочка околоцветника и тычинки) можно наблюдать у *Tofieldia* и *Dioscorea*, а СА-примордии (общие примордии лепестка и тычинки) – у *Paris*, *Xyris* и *Eriocaulon*. Общие примордии могут формироваться на плоской поверхности флоральной меристемы и тогда они хорошо видны сверху (*Paris*). Или же они располагаются по склонам флоральной меристемы и тогда их лучше рассматривать сбоку (*Tofieldia*, *Dioscorea*, *Xyris*, *Eriocaulon*). Таким образом, цветоложе во время образования общих примордиев не обязательно плоское, как указывал Р. Endress (1995). Даже на нашей относительно небольшой выборке видно, что часто общие примордии находятся по бокам от флоральной меристемы, а оставшееся после формирования примордиев пространство – выпуклое, хотя и не очень большого размера. У *Eriocaulon* картина развития еще более удивительная: перед заложением органов апикальная меристема имеет цилиндрическую форму, листочки околоцветника и андроцей закладываются по бокам цилиндра, оставляя незанятой верхнюю выпуклую часть, которая на этой стадии занимает примерно 1/3 молодого цветка (Sokoloff et al., 2020; Lima Silva et al., 2021). При «боковом» формировании общих примордиев наблюдаемая картина очень сильно зависит от угла зрения. Например, у *Tofieldia* можно увидеть весь континуум от заложения листочка околоцветника и противолежащей ему тычинки отдельными примордиями до явно различимых РА-примордиев.

Под выдвинутой нами критерий «органы развиваются из общего массива меристематической ткани» попадают две принципиально разные ситуации: 1) на общем примордии с изначально ровной поверхностью по мере его роста появляется горизонтальное углубление, разделяющее формирующиеся органы (например, у *Xyris*) и 2) у общего примордия с самого начала присутствует углубление или ложбинка, разделяющая примордий на части. Эти варианты можно выделить в качестве типов. Вариант 1 равнозначен появлению на первичном примордии вторичных примордиев. Вариант 2 можно интерпретировать как два «слипшихся» примордия, именно этот паттерн вызывает наибольшие проблемы, поскольку бывает довольно трудно решить, видны ли два отдельных или два слившихся примордия.

L. Ronse De Craene (2018) считает, что к формированию общих примордиев (он рассматривает явление для двудольных) приводят два эволюционных обстоятельства, действующих как независимо, так и в сочетании: 1) задержка в развитии лепестков как проявление гетерохронии и 2) уменьшение высоты флоральной меристемы. Уменьшение высоты флоральной меристемы (само по себе или в силу изменения ритмов развития) может приводить к сближению кругов органов и слиянию примордиев, расположенных на одном радиусе. Вторая гипотеза перекликается с наблюдением П. Эндресса (Endress, 1995) о корреляции общих примордиев и формы апекса перед заложением гинецея. П. Эндресс заметил, что после формирования общих примордиев внутренних элементов околоцветника и тычинок цветоложе слегка вогнутое и пространство апекса, не занятое органами, очень маленькое. Сами общие примордии как бы лежащие, расположенные на верхней поверхности плоского апекса. Такую картину, действительно, удастся наблюдать для многих, но далеко не всех однодольных с общими примордиями. Несомненно, наличие общих примордиев – это проявление гетерохроний в развитии цветка. Но никак нельзя согласиться с утверждением, что у однодольных их причиной является задержка развития внутренних элементов околоцветника. Однодольных с общими примордиями и сильной, сравнимой с высшими двудольными, задержкой развития внутренних элементов околоцветника пока не обнаружено. Вторая точка зрения с некоторыми оговорками более правдоподобна, но из выделенных нами типов общих примордиев объясняет только формирование общих примордиев второго типа.

В целом можно согласиться с П. Эндрессом (Endress, 1995), что наличие тримерного цветка является предпосылкой к образованию общих примордиев как одного из проявлений синорганизации в цветках с небольшой мерностью. Обычно под синорганизацией подразумевают срастание органов (например, Endress, 2006, 2008, 2010b). Нам представляется возможным рассмотреть общие примордии в контексте конгенитального срастания (Sokoloff et al., 2018). Первый тип общих примордиев, несомненно, можно отнести к раннему конгенитальному срастанию, так как сначала появляется общая часть, на которой затем закладываются свободные верхушки органов. Второй тип общих примордиев из-за того, что изначально видны верхушки развивающихся органов, больше похож на позднее конгенитальное срастание. Отличие общих примордиев от прочих случаев конгенитального срастания (когда срастаются органы в пределах круга) состоит в том, что общая часть зачастую остается очень короткой и в зрелом цветке практически неразличима.

Удивительно, что «сближению» кругов с образованием общих примордиев чаще подвержены примордии именно внутренних тычинок и листочков околоцветника, но не

допустим плодолистиков и наружных тычинок или каких-либо иных элементов цветка. Более того, гинецей вообще исключен из подобных преобразований. Вероятно, гинецей – более автономная часть цветка. Плодолистики более синорганизованы, развитию этой важной части цветка не должны мешать другие органы. Единственное исключение – *Lacandonia* (Triuridaceae, Pandanales), у которой общими примордиями закладываются тычинки и часть плодолистиков (Ambrose et al., 2006; Rudall, Alves, Sajo, 2016). Кроме того, *Lacandonia* принадлежит единственному семейству покрытосеменных растений, у представителей которого отмечена полигиния (Ремизова, 2019).

На наш взгляд, одним из необходимых условий для формирования общих примордиев является одинаковая ширина оснований образующихся из них органов. Так, общие примордии обычно овальной формы, они не бывают треугольными. Если примордий элемента околоцветника значительно шире, чем примордий тычинки (или наоборот), то общего примордия не образуется, и органы в данном секторе флоральной меристемы закладываются отдельно и обычно последовательно, но это не мешает им срастись позднее. Именно по этой причине общие примордии наружных элементов околоцветника и тычинок очень редки. Наружные элементы околоцветника у однодольных обычно шире, чем внутренние, именно они несут основную протективную нагрузку. У многих растений с внутренними РА- или СА-примордиями наружные элементы околоцветника имеют широкое основание, сильно превышающее размер примордия тычинки, поэтому наружные тычинки на их радиусе закладываются независимо. Если примордии всех элементов околоцветника шире примордиев тычинок, то общие примордии не образуются, как у *Triglochin* или *Duckea*. У *Potamogeton* ситуация обратная – примордии тычинок значительно шире примордиев листочков околоцветника, общих примордиев также нет.

Еще один немаловажный фактор – одновременность заложения органов в пределах круга. По-видимому, флоральная меристема в состоянии контролировать одновременное заложение органов по радиусам только в том случае, если развитие органов, принадлежащих одному кругу, также происходит одновременно. Так, у растений с общими примордиями внутренних элементов околоцветника и тычинок наружные элементы околоцветника практически никогда не закладываются одновременно, неодновременность их заложения вызвана ингибирующим воздействием структур, окружающих цветок (Remizowa et al., 2013a). Это воздействие, как правило, снимается ко времени заложения внутренних листочков околоцветника. В случае, если и внутренние листочки околоцветника закладываются неодновременно, то общие примордии не

образуются даже при одинаковой ширине листочков околоцветника и тычинок. Например, так происходит у изученных нами *Nartheceum* и *Metanartheceum*.

Таким образом, предпосылками для формирования общих примордиев, на наш взгляд, в первую очередь являются одинаковые тангентальные размеры органов и одновременное заложение органов в пределах круга (для органов, которые будут развиваться из общих примордиев). Гетерохрония в развитии цветка, связанная с формированием общих примордиев, может проявиться только при соблюдении этих двух условий.

### **Последовательность заложения органов, гетерохронии**

Основным фактором, определяющим разнообразие паттернов развития цветка, является время. Органы могут закладываться в разной последовательности и развиваться с разными скоростями (например, Sattler, 1973; Erbar, 2010).

Здесь необходимо сделать очень важную оговорку – изучая морфогенез, обычно оперируют относительным, а не абсолютным временем (Hill, Lord, 1990; Lamoreaux, Chaney, Brown, 1978; Meicenheimer, 2014). Происходит это из-за того, что развитие цветка очень сложно наблюдать напрямую в режиме реального времени. Поэтому порядок заложения органов и длина пластохронов – это во многом результат интерпретации. Исследователь восстанавливает картину развития, пользуясь микрографиями цветков, собранных на разных стадиях (хорошо еще если в разные даты). Поскольку конечный результат известен, обычно удается выстроить последовательность развития. Помимо очевидного, что на ранней стадии развития присутствует меньше органов, чем на поздней, часто пользуются относительным размером примордиев и развивающихся органов. В общем считается, что чем крупнее зачаток органа, тем он старше. Однако это не всегда так – на тот или иной орган может «отводиться» разный объем флоральной меристемы и сами примордии по форме также различны. Наиболее надежный, на наш взгляд, критерий – наличие или отсутствие тех или иных примордиев по стадиям. В циклических цветках с определенным набором и расположением органов достаточно легко установить, какие органы уже заложены, а какие еще нет.

План строения цветка, очевидно, генетически закреплен. Развитие же цветка больше зависит от целого ряда случайных явлений. Так, наличие относительно крупных прицветников и их давление на флоральный примордий может приводить к большей или меньшей степени выраженности моносимметрии в раннем развитии цветка, степень задержки в заложении органов со стороны брактей может быть различна даже в пределах одного соцветия (Endress, 2008; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013; Ronse De Craene, 2018).

У однодольных с брактеей и боковой брактеолой элементы околоцветника закладываются поочередно по спирали, брактеола может находиться как справа, так и слева от цветка, направление заложения элементов внешнего круга околоцветника может быть как по часовой стрелке, так и против, внутренний круг околоцветника и последующие органы могут закладываться одновременно или поочередно – и все это также можно наблюдать в пределах одного соцветия (Remizowa, Sokoloff, Kondo, 2008; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2013). Несколько вариаций морфогенеза могут «обслуживать» формирование одного и того же плана строения. Трудно предположить, что все вариации развития «прописаны» в геноме, часть их них, скорее всего, определяется взаимным расположением и размером филломов и осей, окружающих развивающийся цветок. Таким образом, у однодольных, как и у высших двудольных с циклическими цветками можно наблюдать эквивинальность морфогенеза – один и тот же план строения цветка обеспечивается несколько разным морфогенезом (например, Ajani et al., 2016; Erbar, Leins, 1997; Erbar, 2010). Интересно отметить, что у однодольных одновременность или неодновременность заложения элементов околоцветника (и других органов) почти никак не влияет на возможность их срастания друг с другом. Одновременность заложения до какой-то степени важна только при постгенитальном срастании органов одного круга, так как при слипании эпидерм важно, чтобы срастающиеся участки соседних органов пространственно соответствовали друг другу, располагались на одном уровне (см. Endress, 2006 – явление синорганизации).

У большинства покрытосеменных органы в цветке закладываются акропетально – от околоцветника к гинецею. Отклонения достаточно редки, примеры приведены в нескольких обобщающих работах, в которых рассматривается в первую очередь встречаемость базипетальных паттернов заложения у разных таксонов, в том числе перечислены и некоторые однодольные (Rudall, 2010; Rudall, 2011; Sattler, 1973). Само же явление базипетального заложения органов в этих работах не рассмотрено, просто перечислены варианты у той или иной группы растений. Нам представляется важным попытаться понять, с какими паттернами строения цветка коррелируют выявленные отклонения от строго акропетального порядка заложения органов у однодольных и насколько они распространены именно в этой группе растений. Все разнообразие отклонений, на наш взгляд, следует рассматривать по двум параметрам – акропетальное/базипетальное заложение совокупностей органов (ярусов: околоцветник-андроцей-гинецей) и акропетальное/базипетальное заложение одноименных органов в пределах яруса (Ремизова, 2019). Наиболее частые варианты у высших двудольных – базипетальное заложение элементов околоцветника в олигомерных цветках и



базипетальное развитие андроеца в цветках с комплексной полиандрией. Вариантов с нарушением акропетального порядка заложения целых ярусов очень мало, обычно они связаны с андроецем – часть тычинок закладывается после плодолистиков, но в пределах андроеца заложение органов акропетальное.

У всех изученных нами однодольных заложение органов цветка начинается с околоцветника и почти всегда заканчивается гинецеем. В пределах каждой категории органов заложение органов также акропетальное. Всегда акропетальное развитие двукругового околоцветника отличает однодольных от высших двудольных, где есть немало случаев базипетального заложения околоцветника – чашелистики после лепестков (Rudall, 2010; Rudall, 2011; Sattler, 1973). Это можно объяснить тем, что у ододольных при любом типе околоцветника функцию защиты бутона обычно выполняет наружный его круг. Однодольных с маленькими наружными и крупными, защищающими бутон, внутренними листочками околоцветника очень мало. Среди изученных нами объектов – это *Petrosavia*. Развитие ее цветка нам полностью изучить не удалось, но у самых молодых из рассмотренных нами бутонов наружные листочки околоцветника крупнее внутренних, что, вероятно, свидетельствует о заложении их перед внутренними. У неродственных *Petrosavia* микогетеротрофных растений из рода *Thismia* наружные листочки околоцветника также маленькие и не защищают бутон, но в случае *Thismia* все листочки околоцветника закладываются одновременно и на ранних стадиях развития имеют одинаковые темпы роста (Nuraliev et al., 2021). У обоих родов внутренние листочки околоцветника обгоняют по размерам наружные на более поздних стадиях развития цветка.

Отклонения от строго акропетального заложения органов у изученных нами объектов связаны с наличием общих примордиев элемента околоцветника и тычинки (рис. 110). Р. Rudall (2010, 2011) в обзорах, посвященных базипетальным паттернам развития цветка, рассматривает их как проявления базипетального развития. Здесь, на наш взгляд, говорить о базипетальном развитии некорректно, так как наличие общего примордия является свидетельством того, что элементы околоцветника закладываются одновременно с противолежащими им тычинками.

Общие примордии для внутренних элементов околоцветника и тычинок обнаружены нами у *Dioscorea*, *Paris*, *Xyris*, *Eriocaulon* (см. выше). У этих растений внутренние элементы околоцветника сильно отличаются от наружных, они гораздо уже, а у *Xyris* имеют другую окраску. Этот тип общих примордиев наиболее распространен у однодольных (см. Vox, Rudall, 2006; Endress, 1995; Hardy, Stevenson, 2000; Kirchoff, 1988; Kirchoff, 2017; Kirchoff, Kunze, 1995; Narita, Takahashi, 2008; Remizowa, Sokoloff, Rudall,

2010; Remizowa et al., 2012a; Yudina et al., 2022). Последовательность развития цветка у перечисленных растений такая: после заложения наружных элементов околоцветника одновременно появляются примордии наружных тычинок и общие примордии. Таким образом, внутренние элементы околоцветника и андроцея закладываются одновременно. Для некоторых Commelinaceae в литературе имеются сообщения о базипетальном развитии андроцея – наружные тычинки закладываются позднее появления общих примордиев лепестков и внутренних тычинок (Hardy, Stevenson, 2000). Эту точку зрения уже подвергали сомнению (Endress, 2010b). У коммелиновых после заложения чашелистиков флоральная меристема становится треугольной. Затем наиболее заметными структурами становятся расположенные по углам флоральной меристемы общие примордии лепестков и внутренних тычинок (СА-примордии). Сайты напротив чашелистиков можно хорошо рассмотреть, только удалив последние, чего авторы статьи не сделали. Наружные тычинки из-за давления крупных чашелистиков несколько задерживаются в развитии, их примордии меньше по размеру, что создает видимость позднего их заложения. Наши данные и анализ литературы, в том числе и по двудольным растениям, позволяют сделать заключение, что во всех случаях заложения внутренних элементов околоцветника и тычинок общими примордиями внутренние тычинки никогда не закладываются раньше тычинок, расположенных напротив наружных элементов околоцветника (Endress, 1995, 2010b; Ronse Decraene, Clinckemillie, Smets, 1993; Ronse Decraene, Smets, 1993, 1995), заложение всего андроцея происходит одновременно с заложением внутренних элементов околоцветника.

У изученных нами *Tofieldia* и внешние, и внутренние листочки простого околоцветника почти одинаковые и закладываются общими примордиями с тычинками. Все шесть общих примордиев появляются практически одновременно (наружные лишь немного ранее внутренних) и одновременно же разделяются на индивидуальные примордии листочков околоцветника и тычинок (рис. 110). Такой же паттерн развития был обнаружен у *Allium* (Amaryllidaceae: Asparagales) (Kodaira, Fukai, 2005; Sattler, 1973) и *Thismia* (Thismiaceae: Burmanniales) (Nuraliev et al., 2021). Таким образом, заложение околоцветника и андроцея происходит одновременно.

Таким образом, и у однодольных, и у высших двудольных наличие общих примордиев элемент околоцветника/тычинка приводит к одновременному заложению по крайней мере части околоцветника и всего андроцея.

С чем связано наличие общих примордиев с эволюционной точки зрения, в чем его адаптивный смысл не совсем понятно. У двудольных общие примордии лепестков и тычинок отмечены только у растений с верхней завязью. У однодольных наличие общих

примордиев не коррелирует, как кажется, ни с чем – они встречаются у «стандартных» для однодольных тримерных пентациклических цветков, отмечены при любом положении завязи и любом типе околоцветника. Архитектура цветков с общими примордиями весьма разнообразна и может быть достигнута и без их наличия. Синдромы опыления также самые разные. Можно было бы предположить, что в силу одновременного заложения большого числа органов сокращается абсолютное время развития цветка, но и это предположение не находит подтверждения. Так, например, у *Dioscorea* и *Allium* полный цикл развития соцветия завершается в год цветения, а *Tofieldia* для этого требуется 2, а в самых суровых условиях и 3 вегетационных сезона.

Одновременное заложение части органов возможно и без формирования общих примордиев, но такие случаи более редки. Так, у *Triglochin* внутренние листочки околоцветника и наружные тычинки появляются практически одновременно; у изученных нами представителей *Rapateaceae* одновременно закладываются лепестки и андроцей. Определенно можно сказать, что развитие околоцветника всегда начинается с наружного круга, а развитие андроцея – заканчивается внутренним кругом.

Итак, случаев несомненного базипетального заложения одноименных органов у однодольных в отличие от высших двудольных очень мало (они рассмотрены в обзоре литературы и связаны с нетипичным для однодольных планом строения цветка). Наиболее распространенный паттерн не строго акропетального развития цветка у однодольных связан с наличием общих примордиев, что в олигомерных цветках приводит к одновременному заложению листочков околоцветника и тычинок.

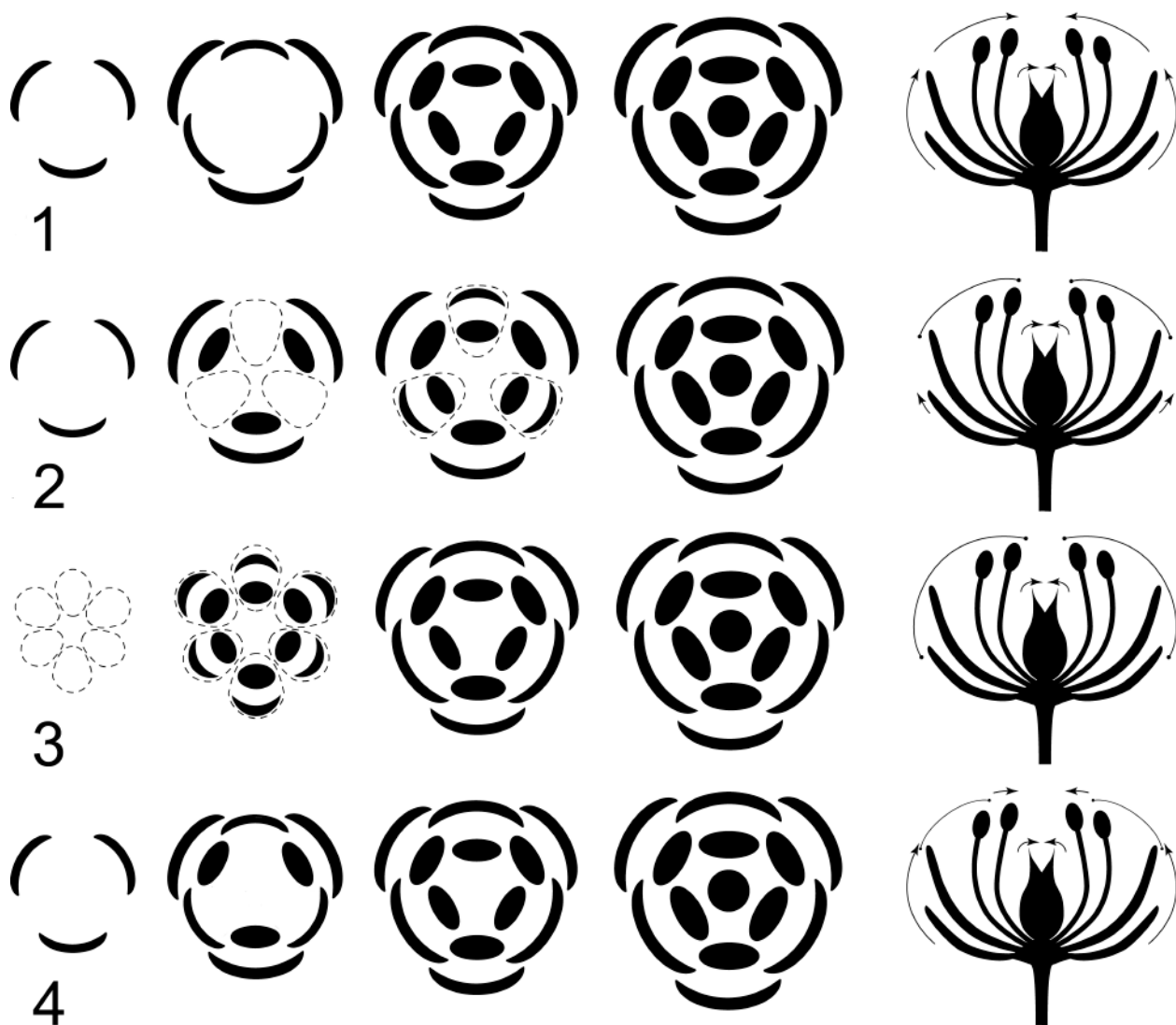


Рис. 110. Порядок заложения органов цветка у изученных объектов. 1 – типичный цветок, круги органов закладываются последовательно. 2 – цветок с тремя общими РА- или СА-примордиями, одновременно закладываются внутренние элементы околоцветника и андроцей, у *Rapateaceae* этот паттерн реализуется без образования общих примордиев. 3 – цветок с шестью общими РА-примордиями, одновременно закладываются околоцветник и андроцей. 4 – одновременное заложение внутренних листочков околоцветника и наружных тычинок у *Triglochin*. В каждом ряду на диаграммах показаны последовательные стадии морфогенеза. На схемах продольных разрезов линиями без стрелок показаны органы, заложившиеся одновременно. Скобками обозначены элементы околоцветника, овалами – тычинки, кругом – гинецей, пунктирные линии – границы общих примордиев.

## ГЛАВА 8. СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ ПЛОДОЛИСТИКОВ

Сложность строения гинецея во многом обусловлена сложностью самих структурных элементов, его составляющих, т.е. плодolistиков. Плодolistик, неважно, когда он появился в ходе эволюции и какие морфологические преобразования были вовлечены в его становление, является той структурой, которая обеспечивает ключевое эволюционное приобретение цветковых растений – покрытосемянность.

Плодолистики могут быть целиком асцидиатные, с асцидиатной и пликатной зонами разной длины и целиком пликатные, что покрывает все наблюдаемое разнообразие (Endress, 1996; Cresens, Smets, 1989; Leinfellner, 1950; Leins, Erbar, 2010). Согласно представлениям П. Эндресса с соавторами, плодолистики у большинства однодольных «пликатные», поскольку семяпочки располагаются именно вдоль длинных свободных краев плодолистика, т.е. фертильной является именно прикатная зона (Endress, Doyle, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017). От неоправданного изменения терминологии у читателей создается ложное впечатление, что у большей части однодольных плодолистики целиком пликатные, а это далеко не так. Среди изученных нами объектов полностью пликатными плодолистиками обладают только *Triantha*, *Scheuchzeria* и *Scoliopus*, у всех остальных при внимательном рассмотрении обнаруживается асцидиатная зона, иногда очень короткая. Таким образом, у однодольных растений преобладают плодолистики с выраженными асцидиатной и пликатной зонами (van Heel, 1981, 1983, 1988).

Семяпочки у однодольных с фертильной пликатной зоной могут быть расположены и в асцидиатной зоне, в этом случае плаценты U- или Y-образные (например, у изученных нами представителей *Nartheciaceae*). По нашему мнению, решающее значение, размещать ли в асцидиатной зоне семяпочки, имеет глубина асцидиатной зоны. Как правило, семяпочки прикреплены в поперечной зоне (границе асцидиатной и пликатной зон) и свешиваются в асцидиатную зону. У *Tofieldia*, например, глубина асцидиатной зоны недостаточна для размещения семяпочки и будущего семени, а у *Harperocallis* из того же семейства – асцидиатная зона очень хорошо выраженная и фертильная. У обоих родов *Petrosaviaceae* короткая асцидиатная зона всегда стерильна. Среди изученных нами *Rapateaceae* для представителей подсемейства *Saxofridericioideae* характерна короткая стерильная асцидиатная зона и длинная фертильная пликатная зона, вмещающая несколько семяпочек; у представителей подсемейств *Rapateoideae* и *Monotremoideae* пликатная зона стерильна, и семяпочки, обычно по одной на плодolistик, размещаются в асцидиатной зоне (Koblova et al., 2021).

Целиком асцидиатные плодолистики у однодольных встречаются относительно редко. Из изученных нами объектов целиком асцидиатные плодолистики мы обнаружили только у алисматид – *Triglochin*, *Potamogeton* и *Posidonia*, у этих растений гинецей апокарпный. Плодолистики с фертильной асцидиатной и стерильной пликатной зонами из изученных нами объектов характерны для *Duckea* и *Potarophytum* (*Rapateaceae*) и *Eriocaulon* (*Eriocaulaceae*) с ценокарпным и *Sciaphila* (*Triuridaceae*) с апокарпным гинецеом. Как правило, эволюционные преобразования асцидиатного плодolistика рассматриваются на примере «двудольных» растений – базальных покрытосеменных. В

применении к асцидиатному плодолистiku его исходным типом, по-видимому, является плодолистик с сидячим рыльцем и свисающей с верхнего края семяпочкой (Endress, Igersheim, 2000; Endress, Doyle, 2015; Sauquet et al., 2017). Отверстие на верхушке такого плодолистика «запечатано» при помощи слизи и дополнительно закрыто рыльцевыми папиллами (при их наличии) (Endress, 1996, 2001, 2011). Семяпочки в развитии такого плодолистика появляются поздно (иногда их более 1), и только после того, как стенка завязи полностью сформирована – имеет место «раннее закрытие плодолистика» (Endress, 2015).

Асцидиатные плодолистики исходного типа с поздним заложением семяпочек и запечатанные слизью у однодольных известны только у *Araceae* (Buzgo, 2001). Изученные нами целиком асцидиатные плодолистики алисматид демонстрируют совершенно иной характер развития. Семяпочка у них закладывается очень рано, сразу же после формирования кольцевого примордия плодолистика, ее можно видеть в раннем развитии до замыкания краев плодолистика. Выше места прикрепления семяпочки имеется массив тканей, т.е. в основании стилодий кажется образованным асцидиатной зоной. Эта особенность асцидиатных плодолистиков алисматид известна, но не получила должного внимания и осмысления. Если принять, что положение семяпочки в поперечной зоне краевое, т.е. на образование плаценты расходуеться именно край плодолистика, а не субмаргинальные ткани, то приходится признать, что над поперечной зоной формируется вторичный край плодолистика. Образование вторичного края над поперечной зоной известно у магнолиид и высших двудольных (Cresens, Smets, 1989; Endress, 2015; van Heel, 1981), но никогда не достигает такой степени выраженности, как у однодольных. В морфогенезе стенки плодолистика как бы обрастают семяпочку со всех сторон, в том числе и над поперечной зоной. В подобных случаях вторичный край над поперечной зоной наряду с краями в пликатной зоне участвует в образовании брюшного шва, который оказывается смещен на верхушку плодолистика. Таким образом, кажущаяся граница асцидиатной зоны оказывается выше ее истинной (исходной) границы. Постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, а не запечатывание его слизью, и полная изоляция полости плодолистика от внешней среды отличают асцидиатные плодолистики алисматид от таковых у базальных покрытосеменных. Примером, кроме изученных нами *Triglochin*, *Posidonia* и *Potamogeton*, могут служить также *Ruppia*, *Najas*, *Althenia* и *Zostera* (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Lacroix, Kemp, 1997; Posluszny, Sattler, 1974b; Posluszny, Tomlinson, 1977; Soros-Pottruff, Posluszny, 1994, 1995). Характерно, что большая часть этих растений – целиком погруженные в воду и даже цветут под водой. Поэтому

постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, которое у всех вышеперечисленных растений представляет собой щель, носит адаптивный характер.

Плодолистки с асцидиатной зоной могут развиваться двумя разными способами (Cresens, Smets, 1989). При «первичной пельтации» плодолистик закладывается кольцевым примордием, у него с самого начала развития присутствует поперечная зона. У плодолистиков со «вторичной пельтацией» асцидиатная зона появляется в развитии позднее (см. также Erbar, 1983). Следовательно, и поперечная зона в плодолистиках с разной пельтацией имеет разное происхождение. Авторы полагают, что именно первично пельтатные плодолистки являются исходными для покрытосеменных. Варианты вторичной пельтации в развитии достаточно разнообразны (Cresens, Smets, 1989), но на наш взгляд, их все объединяет то, что асцидиатная зона так или иначе формируется путем зонального роста под пликатной зоной.

У всех изученных нами растений с ранним заложением единственной семязпочки в поперечной зоне – *Triglochin*, *Potamogeton*, *Posidonia*, *Sciaphila* – первой в развитии плодолистика появляется асцидиатная зона, а пликатная формируется позднее, если она вообще есть. Насколько можно судить, такой тип развития плодолистика чаще всего можно наблюдать в апокапном гинецее (Charlton, 1991; Posluszny, Tomlinson, 1977; Sattler, Singh, 1978; Singh, Sattler, 1973, 1977b; van Heel, 1983) и очень редко в ценокарпном (van Heel, 1988). Заложение асцидиатной зоны перед пликатной без раннего заложения семязпочки – по-видимому, достаточно редкое явление у однодольных. Среди изученных нами объектов этот паттерн развития характерен для *Eriocaulon* (конгенитальная синкарпия) и отчасти для *Tofieldia* (постгенитальная синкарпия). Анализ литературы позволяет сделать заключение, что в гинецеях с конгенитальной синкарпией развитие плодолистика начинается с асцидиатной зоны также у некоторых Poales, некоторых пальм и представителей Asparagales (Decraene, Linder, Smets, 2002; Fomichev et al., 2019; Sokoloff et al., 2009; Uhl, Dransfield, 1984; Uhl et al., 1988; van Heel, 1988). *Tofieldia* представляет особый интерес, так как в пределах одного цветка можно увидеть как типичное для этого рода заложение плодолистиков подковообразным примордием, так и заложение плодолистиков чашевидным примордием. С чем связано такое разнообразие, не ясно, в зрелом гинецее все плодолистки одинаковые, с короткой асцидиатной зоной. В целом же тип заложения плодолистика и порядок возникновения зон представляются консервативными признаками, закрепленными, по крайней мере, на уровне рода.

У всех остальных изученных нами объектов развитие плодолистика начинается с пликатной зоны, а семязпочки, не важно в какой зоне они расположены, закладываются уже после того, как стенка завязи достигла значительной длины – без специальных

манипуляций заложение семязпочек снаружи не видно. Даже у растений с фертильной и/или мощно развитой синасцидиатной зоной ее развитие происходит «во вторую очередь» – как у *Harperocallis*, представителей *Nartheciaceae* и *Rapateaceae*. Если асцидитная зона короткая и стерильная, то она появляется на самых последних стадиях развития цветка и при исследовании молодых бутонов может просматриваться, например, у представителей *Petrosaviaceae*. Привлекая данные литературы, можно заключить, что этот тип развития плодолистика наиболее часто встречается у однодольных (см., например, Sattler, 1973; van Heel, 1988).

Стабильность паттернов строения гинецея, связанных со срастанием плодолистиков и положением завязи, разная. У большей части наших объектов гинецей эусинкарпный, с конгенитальным срастанием плодолистиков хотя бы при основании гинецея (как правило, в синасцидиатной зоне). Такой гинецей характерен для *Scheuchzeria*, *Harperocallis*, *Petrosavia*, представителей *Nartheciaceae*, *Dioscorea*, *Paris*, *Tricyrtis*, *Scoliopus*, *Ledebouria*, *Dasypogon*, *Eriocaulon*, *Xyris*, всех *Rapateaceae*. У *Scheuchzeria* и *Petrosavia* – длина участка с конгенитальным срастанием плодолистиков незначительна, на большем протяжении плодолистика свободны. Положение завязи и протяженность асимпликатной зоны могут быть самые разнообразные. У *Tofieldia* и *Japonolirion* гинецей состоит из постгенитально сросшихся плодолистиков, завязь верхняя. Эти два рода примечательны тем, что плодолистки у них срастаются постгенитально не только в пликатной зоне, но и в асцидиатной. Постгенитальное срастание в асцидиатной зоне ранее не было описано, считается, что если плодолистки в асцидиатной зоне срастаются, то срастание всегда конгенитальное (Leinfellner, 1950).

Разнообразие паттернов строения гинецея не имеет четкой таксономической приуроченности. Единственное, что можно заметить, – в некоторых семействах и порядках строение гинецея более стабильно. Так, привлекая данные литературы, можно сделать вывод, что, например, у всех представителей семейств *Potamogetonaceae* (Nunes et al., 2012; Posluszny, Sattler, 1973; 1974a) или *Eriocaulaceae* (Hare, 1950; Lima Silva et al., 2021) гинецей в целом устроен одинаково. Большее разнообразие в строении гинецея наблюдается в тех таксонах, где все или часть представителей имеют септальные нектарники, а также в семействах, занимающих в своих порядках базальное положение (о полиморфизме в базальных таксонах см. также Ю.В. Мамкаев, 1966, 1968). Например, среди представителей *Nartheciaceae* (*Dioscoreales*) гинецей эусинкарпный без постгенитальных срастаний между плодолистами (*Narthecium*) или с ними, если развиты септальные нектарники (*Aletris*, *Metanarthecium*); завязь верхняя (*Narthecium*) или



почти верхняя (*Metanartheceium*) или полунижняя (*Aletris*). У представителей Rapateaceae завязь всегда верхняя, но сильно варьируют длина зон гинецея и положение семязпочек.

## ГЛАВА 9. СЕПТАЛЬНЫЕ НЕКТАРНИКИ

Септальные нектарники – одно из ключевых эволюционных приобретений однодольных (Dahlgren, Clifford, Yeo, 1985; Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Важнейшая структурная особенность септальных нектарников – их связь с плодолистиками, они приурочены к завязи и обычно представляют собой три отдельные полости или открытые снаружи щели, иногда вместо трех полостей развита одна трехлучевая (Daumann, 1970; Hartl, Severin; 1981; Schmid; 1985; van Heel, 1988; Smets, Cresens, 1988; Smets et al., 2000).

Так как нектарники не всегда расположены именно в септах, то был предложен новый термин, снимающий это противоречие – «гиноплевральные нектарники» (Smets, Cresens, 1998). Авторы термина особо подчеркивают, что нектарник – это не орган, а часть поверхности плодолистика (Smets, Cresens, 1988; Smets et al., 2000). Секретируют, впрочем, не только специальные клетки эпидермы, но зачастую и клетки подлежащей паренхимы, а часть клеток (например, выстилка отводящих нектар каналов) могут быть несекреторными (Daumann, 1970). На наш взгляд, введение нового термина оправдано только для снятия семантических противоречий. Вместо введения нового термина, который, к слову, не прижился, более полезным было бы в явном виде отделить «септальные» нектарники, от других типов нектарников, приуроченных к гинецею. Но эта работа была уже проделана E. Daumann (1970).

Анализ работы E. Daumann (1970) позволяет сделать парадоксальный вывод – нектарники в гинецее у однодольных, кроме как септальными почти не бывают. За все время изучения однодольных понятие «септальные нектарники» сложилось, можно сказать, из практики исследований. Под «септальными» понимают любые нектарники у однодольных, расположенные на боковых и/или вентральной поверхностях плодолистиков примерно в области завязи, иногда немного ниже или немного выше (см. также Simpson, 1998). Редко встречающиеся у однодольных нектарники, ассоциированные с другими частями гинецея, например, расположенные на спинках плодолистиков, на столбике или рыльце, «септальными» никто не называет. В то же время базальные покрытосеменные и высшие двудольные не демонстрируют тот тип нектарников, который принято называть «септальными», даже при похожей конструкции гинецея – можно найти щели между плодолистиками или даже полости в септах, но они несекреторные (Endress, 1995; Smets et al., 2000; van Heel, 1988).

Поскольку септальные нектарники не являются органами, а представляют собой выделяющие секрет поверхности, то для установления принадлежности нектарника к той или иной зоне плодолистика не нужно устанавливать тип гинецея в целом, а более логично рассмотреть, где в плодолистике эти поверхности расположены. В то же время можно временно оставить в стороне спорные вопросы интерпретации структуры гинецея, например, при нижней завязи, так как для установления зоны плодолистика нужно обращать в первую очередь внимание на вентральную и боковые его стороны, которые не задействованы в образовании внешней стенки завязи и связанных с ней проблемах гомологизации. Для описания септальных нектарников помимо приуроченности к зонам плодолистика можно учитывать и все остальные, традиционно используемые признаки: положение завязи, изолированность нектарников друг от друга (раздельные и объединенные типы по R. Schmid 1985), степень интернализации (наружные-внутренние по E. Daumann 1970).

Итак, в собственно столбике септальных нектарников не бывает, секреторные поверхности, если они имеются, находятся в области завязи и/или на ножках плодолистиков. В силу того, что плодолистик состоит из двух зон, логично выделить септальные нектарники, ассоциированные преимущественно с пликатной преимущественно с асцидиатной и с обеими зонами гинецея. Указание «преимущественно» существенно, так как часто нектарники в пликатной зоне проксимальным участком «заходят» в асцидиатную зону. И наоборот, нектарники ассоциированные с асцидиатной зоной, открываются при переходе к пликатной зоне или в ее основании (рис. 111, 112).

Среди изученных нами объектов септальные нектарники в пликатной зоне найдены у *Petrosavia*, *Aletris*, *Metanartheceum* и *Dioscorea*. У первых трех родов они интерлокулярные, а у *Dioscorea* – супралокулярные. У *Petrosavia* при полунижней завязи плодолистика срastaются не по всей их длине, а только при основании. Отверстия септальных нектарников у *Petrosavia stellaris* расположены ниже уровня отхождения околоцветника. Нектар, как в чаше, скапливается между плодолистиками в нижнем участке завязи. Устройство интерлокулярных септальных нектарников у *Aletris* и *Metanartheceum* во многом определено положением завязи. У *Aletris* завязь полунижняя, нектарные полости с ровными стенками вытянуты продольно и открываются тремя отверстиями при основании столбика. Это наиболее простой тип устройства септальных нектарников (Daumann, 1970; Schmid; 1985; Smets, Cresens, 1988; Smets et al., 2000). У *Metanartheceum* завязь почти верхняя, сама нектарная полость имеет такое же устройство,

как у *Aletris*, однако нектарники, по нашим данным, открываются с помощью специального отводящего канала, идущего от верхней части полости к основанию гинецея, где канал оканчивается небольшим отверстием. И у *Aletris*, и у *Metanartheceium* нектар скапливается в пространстве между гинецеом и цветочной трубкой.

У *Dioscorea* завязь нижняя, нектарники в виде трех отдельных полостей расположены в дистальной стерильной половине завязи и открываются при основании столбика. Особенность *Dioscorea* в том, что участок завязи с нектарниками – паракарпный, полость завязи выше продолжается в канал внутри столбика. *Dioscorea* – не единственный представитель *Dioscoreales* с супралокулярными нектарниками в паракарпном участке завязи. Такой тип нектарников характерен также для некоторых *Burmannia* (*Burmanniaceae*) (Caddick, Rudall, Wilkin, 2000; Maas et al., 1986; Yudina et al., 2022).

У *Tofieldia*, *Triantha* и *Japonolirion* инфралокулярные септальные нектарники расположены на ножках плодолистиков и в основании асцидиатной зоны (рис. 111, 112), кроме *Triantha*, у которой асцидиатная зона отсутствует. Инфралокулярные нектарники *Japonolirion* наименее специализированы – они открыты по всей их длине, специального места для хранения нектара нет. У *Tofieldia* и *Triantha* в результате инвагинации цветоложа основания ножек плодолистиков становятся скошенными, а нектарник приобретает наружную стенку. Сам нектарник при этом на некотором протяжении представляет собой трехлучевую или 6-лучевую в случае *Triantha* полость. Иногда инвагинация цветоложа настолько сильная, что на поперечных срезах через нектарник кажется, что он погружен в ткани цветоножки, что иногда приводило к неверной интерпретации нектарника как принадлежащего флоральной оси, а не плодолистикам (см.: Utech, 1978a). Такой интернализированный инфралокулярный нектарник открывается тремя щелями на уровне отхождения околоцветника. Нектар у *Tofieldia* скапливается в короткой цветочной трубке. У *Dasypogon* септальные нектарники можно описать как интернализированные инфралокулярные. Они приурочены к асцидиатной и пликатной зонам плодолистика, открываются небольшим отверстием при переходе к асимплекатной зоне. У *Ledebouria* интерлокулярные нектарники приурочены к ножке плодолистика, асцидиатной и пликатной зонам. И у *Ledebouria*, и у *Dasypogon* плодолистики в асцидиатной зоне в центре гинецея стащаются конгенитально, для интернализации нектарников на этом участке не требуется постгенитальное срастание.

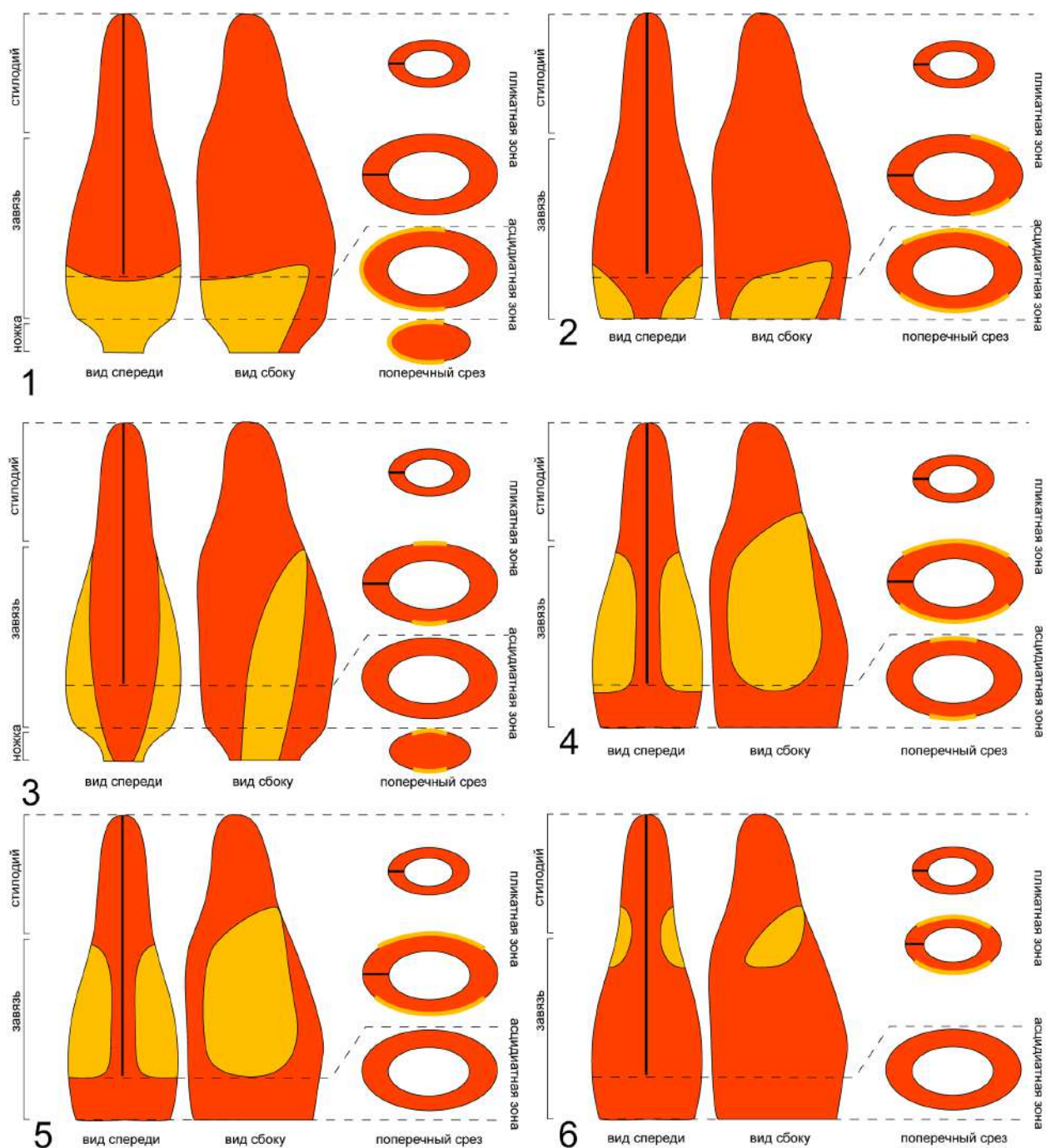


Рис. 111. Приуроченность нектарников к зонам плодолистика у изученных объектов. 1 – *Tofieldia*, *Japonolirion*, у *Triantha* с похожим типом нектарников нет асцидиатной зоны и нектарник расположен только на ножке, у *Dioscorea* в мужских цветках – нет полостей внутри карпеллодиев. Нектарник трехлучевой, в области нектарника срастание плодолистиков в центре гинецея отсутствует. 2 – *Dasypogon*, отдельные нектаники, в области нектарников срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное в асцидиатной зоне и постгенитальное в пликатной. 3 – *Ledebouria*, отдельные нектарники, в области нектарников срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное в гинофоре и асцидиатной зоне и постгенитальное в пликатной. 4 – *Petrosavia*, *Aletris foliata*, *Metanarthecium*, отдельные нектаники, в области нектарников срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное в асцидиатной зоне и постгенитальное в пликатной. 5 – *Aletris spicata*, отдельные нектаники, в области нектарников срастание плодолистиков в центре гинецея постгенитальное. 6 – *Dioscorea*, женский цветок, отдельные нектаники, в области нектарников срастание плодолистиков в центре гинецея постгенитальное. Нектарные поверхности показаны желтым.

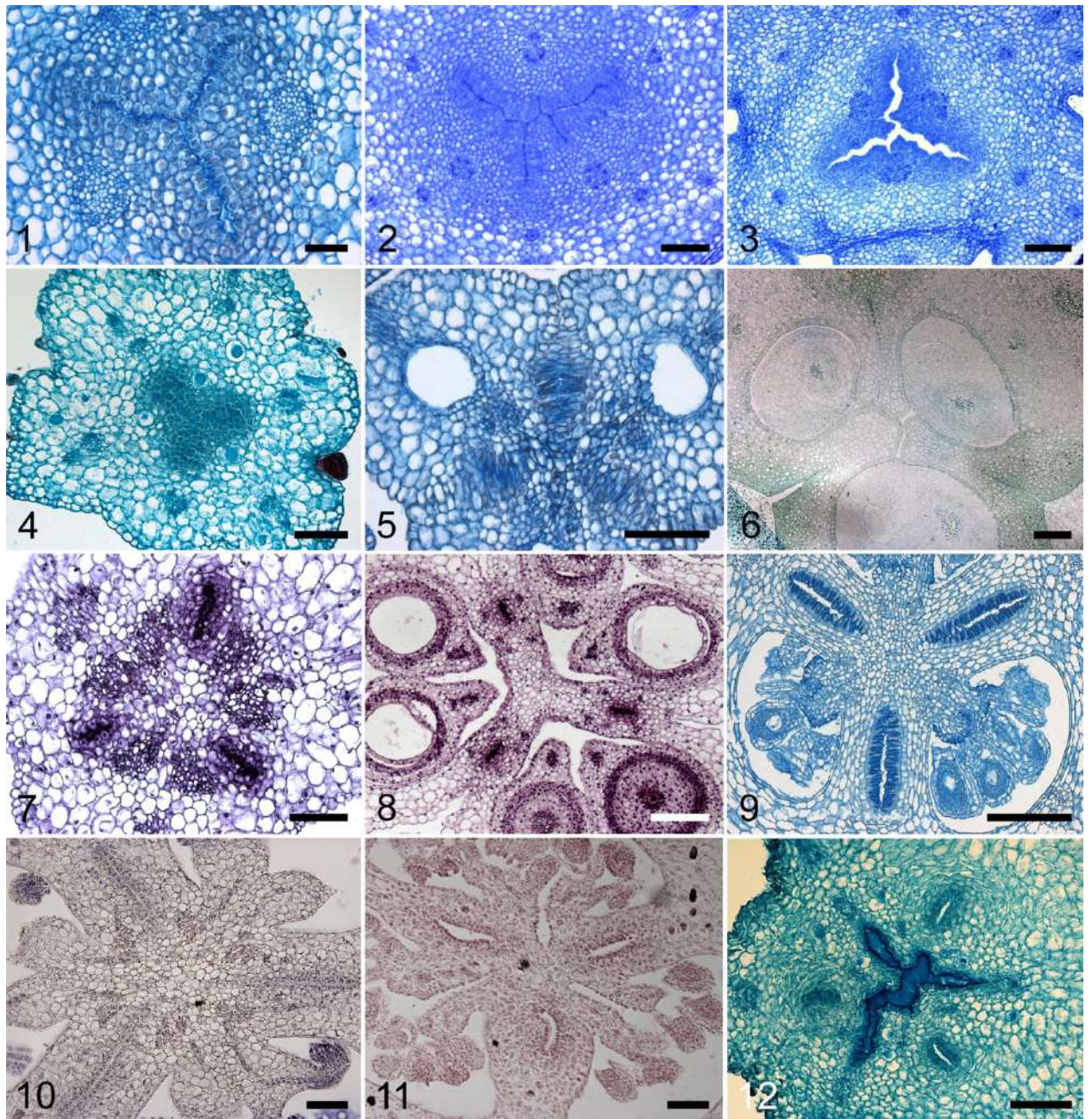


Рис. 112. Разнообразие септальных нектарников у изученных объектов. 1-3 – трехлучевые инфралокулярные нектарники на ножках плодолистиков, показан участок в цветоложе, завязь верхняя, *Tofieldia cernua*, *Tofieldia nuda*, *Triantha japonica*. 4 – трехлучевой нектарник между карпеллодиями мужского цветка, *Dioscorea tokoro*. 5 – инфралокулярные нектарники в асцидиатной зоне, завязь верхняя, *Japonolirion osense*. 6 – *Dasyopogon*, инфралокулярные в асцидиатной и пликатной зоне. 7 – инфралокулярные нектарники в гинофоре, завязь верхняя, *Ledebouria socialis*. 8 – интерлокулярные нектарники в пликатной зоне, завязь верхняя, *Ledebouria socialis*. 9 – интерлокулярные нектарники в пликатной зоне, завязь нижняя, *Petrosavia stellaris*. 10 – интерлокулярные нектарники в пликатной зоне, завязь верхняя, *Metanarthecium luteo-viride*. 11 – интерлокулярные нектарники в пликатной зоне, завязь нижняя, *Aletris spicata*. 12 – супралокулярные нектарники в пликатной зоне, завязь нижняя, *Dioscorea tokoro*. Масштабные отрезки – 50 мкм (1, 7, 10), 100 мкм (2, 4-6, 11-12) и 200 мкм (3, 8-9).

Итак, в пликатной зоне нектарники расположены на боковых поверхностях плодолистика, они никогда не затрагивают район брюшного шва и спинку плодолистика

(рис. 111). Нектарники в пликатной зоне, если плодолистики срастаются, могут быть интер- и супралокулярными, а положение завязи – любым. Нектарники всегда в виде отдельных полостей по числу плодолистиков. Изнутри каждый из них отграничен постгенитально сросшимися краями плодолистиков, а снаружи – более или менее высокой внешней стенкой завязи (безотносительно ее происхождения). Интересная особенность, на которую ранее не обращали внимания, – растений с септальными нектарниками и целиком пликатными плодолистиками крайне мало. Помимо исследованной нами *Triantha*, единственный пример, который удалось найти в литературе, – это *Butomus* (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Singh, 1966; Wilder, 1974). *Triantha* и *Butomus* различаются по положению нектарников – у *Triantha* они на ножках плодолистиков, а у *Butomus* – на их боковых поверхностях. Гинецей похожего на *Butomus* строения с неинтернализированными нектарниками можно увидеть у *Limnocharis* и *Hydrocleis*, но интерпретация их плодолистиков как целиком пликатных спорна (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Kaul, 1967; Kaul, 1968). Во всех остальных случаях наличие нектарника в пликатной зоне коррелирует с наличием синасцидиатной зоны.

В асцидиатной зоне нектарники могут быть расположены как на боковых, так и на вентральной поверхностях плодолистика (рис. 111). Если у плодолистика есть ножка, то также и на ней. Целиком асцидиатные плодолистики нектарников лишены. Наличие нектарников в асцидиатной зоне коррелирует с наличием (асим)пликатной зоны, отверстия нектарников расположены именно там. По наличию секреторных поверхностей на брюшной поверхности плодолистика можно выделить два структурные типа гинецея с септальными нектарниками в асцидиатной зоне.

Если вентральные поверхности являются секреторными, то нектарники «объединены» в центре гинецея, образуется единый трехлучевой (если плодолистиков 3) нектарник. Обычно выше уровня нектарника плодолистики срастаются, по крайней мере своими краями в центре гинецея, постгенитально, т.е. в пликатной зоне. У плодолистиков с ножками и/или с короткой асцидиатной зоной нектарники будут инфралокулярными, а завязь – верхней или почти верхней (как у изученных нами *Tofieldia*, *Triantha* и *Japonolirion*). Такие нектарники снаружи отграничены внешней стенкой завязи либо не отграничены ничем и открыты по всей их длине. Примером инфралокулярных трехлучевых интернализированных нектарников при верхней завязи служат представители *Naemodoraceae* и *Palmae*, у представителей этих семейств нектарники мощные лабиринтовидные (Simpson, 1993; Stauffer et al., 2003, 2004; Stauffer, Barfod, Endress, 2009; Stauffer, Endress, 2003; Stauffer, Rutishauser, Endress, 2002; Uhl, Moore, 1971).

Плодолистики с трехлучевыми нектарниками в асцидиатной зоне могут быть и интерлокулярными, в этом случае асцидиатная зона относительно длинная, а завязь, как правило, нижняя или полунижняя, у некоторых растений в базальной части асцидиантой зоны полость завязи выклинивается, трехлучевой нектарник выглядит как бы погруженным в цветоложе, эта область соответствует ножкам плодолистиков. Нектарник представляет собой крупную трехлучевую полость, которая снаружи отграничена стенкой завязи. При переходе к пликатной зоне нектарник распадается на три отдельные щели. Среди изученных нами объектов гинецея с таким нектарником нет, но подобная конструкция широко представлена у растений с высокой продукцией нектара, например у Bromeliaceae и многих Zingiberales (Hartl, Severin, 1981; Kirchoff, 1992, 1997; Sajo, Rudall, Prychid, 2004; Schmid, 1985). Так, асцидиатная зона у всех изученных Bromeliaceae с нижней завязью стерильная, главное ее предназначение – образование нектарника. В асцидиатной зоне плодолистики Bromeliaceae объединены только за счет образования «бокала» нижнего участка завязи, который отграничивает нектарник снаружи (гемисинасцидиатная зона). Конструктивно гинецей с трехлучевыми интерлокулярными нектарниками Bromeliaceae совсем не похож на гинецеи с интерлокулярными нектарниками в пликатной зоне, хотя их предполагается относить к одному типу как по М. Simpson (1993), так и по А. Одинцовой (2013), что на наш взгляд, не совсем оправданно.

У изученного нами *Dasypogon*, а также некоторых аспарагоидных однодольных и пальм секреция нектара на ножках и/или в асцидиатной зоне ограничена только боковыми поверхностями плодолистика, образуются три отдельных нектарника. В центре гинецея плодолистики брюшными поверхностями срастаются конгенитально (Косчан, Endress, 2001a; Rudall, 2002; Rudall, Ryder, Baker, 2011; Simpson, 1998; Smets et al., 2000; van Heel, 1988). У аспарагоидных однодольных в развитии такие нектарники недостаточно изучены, но на конгенитальный характер срастания указывает наличие синвентральных пучков. В зависимости от протяженности секреторной поверхности нектарники могут быть описаны как инфралокулярные, так и как интерлокулярные. Инфралокулярными можно считать те варианты, в которых нектарники приурочены к ножкам плодолистиков, основанию асцидиатной зоны или даже всей асцидиатной зоне, если она короткая. Такие нектарники могут быть почти открытые, ничем не отграниченные снаружи, или интернализированные. Вариации, которые могут быть описаны как «интерлокулярные», встречаются в гинецеях с относительно протяженной асцидиатной зоной плодолистиков. В некоторых случаях нектарные поверхности продолжают выше в пликатную зону, особенно часто такой вариант строения встречается при верхней завязи (Ремизова, 2022; Дюка, 2013; Hartl,

Severin, 1981; Rudall et al., 2002; Vaikos, Pai, 1982; van Heel, 1988; Zuraw et al., 2009). Интерлокулярные нектарники в синасцидиатной зоне всегда интернализированы. В терминологии W. Leinfellner (1950) участок с интернализированными нектарниками в асцидиатной зоне невозможно описать однозначно. Эту зону нельзя назвать ни типичной синасцидиатной, так как боковые поверхности плодолистиков свободны, ни типичной гемисинасцидиатной, так как плодолистики в центре гинецея срослись конгенитально (Ремизова, 2022).

Изучение разнообразия септальных нектарников показывает, что они чаще всего хотя бы частично скрыты внутри гинецея, т.е. интернализированы. Даже у растений с апокарпным гинецеом присутствует та или иная степень интернализации. Например, у *Butomus* (нектарник в пликатной зоне в нижней трети плодолистика) и *Alisma* (нектарник в асцидиатной зоне) нектарники интернализированы вследствие объединения спинок плодолистиков, т.е. в месте расположения нектарников присутствует некая внешняя стенка, и гинецей не совсем апокарпный (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001; Smets et al., 2000; van Heel, 1988). Природа этой стенки не совсем ясна. Некоторые авторы рассматривают ее как вырост цветоложа под гинецеом, и тогда прикрепление плодолистиков косое. Вторая интерпретация – конгенитальное срастание плодолистиков, но только в области спинок – гемисимплекатная зона в случае *Butomus* и гемисинасцидиатная в случае *Alisma*.

Наши данные позволяют уточнить последовательность развития гинецея с разными типами септальных нектарников в зависимости от того, к какой зоне они приурочены. Многие авторы указывают, что в ходе морфогенеза септальные нектарники образуются путем неполного срастания между плодолистиками (Daumann, 1970; van Heel, 1988; Smets, Cresens, 1998; Smets et al., 2000; Rudall, 2002). W.A. van Heel (1988) постулировал, что в развитии гинецея предпосылкой к возникновению нектарников является их заложение отдельными примордиями с последующим постгенитальным срастанием вдоль свободных краев плодолистика. W.A. van Heel многое сделал для понимания процессов формирования гинецея с септальными нектарниками, но он в явном виде не разделял нектарники по положению в завязи и приуроченности к зоне плодолистика. Главным образом в его работу попали растения с верхней завязью и с интерлокулярными нектарниками в пликатной зоне. Действительно, у изученных нами растений с нектарниками в пликатной зоне развитие гинецея происходит согласно представлениям W.A. van Heel (1988). Так, у *Metanartheceum* и *Dioscorea* плодолистики закладываются тремя отдельными подковообразными примордиями, т.е. развитие плодолистика начинается с пликатной зоны. Постепенно молодые плодолистики удлиняются.



Образование внутренней стенки нектарника происходит на достаточно поздних стадиях развития гинецея путем постгенитального срастания краев плодолистиков.

Появление наружной стенки нектарника у растений с верхней завязью, как и указывает W.A. van Heel (1988), связано с развитием наружной стенки завязи. Развитие гинецея с нижней завязью отличается только тем, что интернализация нектарника снаружи происходит путем образования нижнего участка завязи. В случае верхней завязи зональный рост, приводящий к образованию внешней стенки завязи и интернализации нектарника, расположен под спинками плодолистиков, а при нижней завязи – под спинками плодолистиков, основаниями тычинок и листочков околоцветника. W.A. van Heel (1988) специально не оговаривает, но у всех растений с подобным типом нектарников развитие гинецея заканчивается образованием синасцидиатной зоны. Такая последовательность развития гинецея характерна для всех изученных к настоящему времени растений с интер- и супралокулярными септальными нектарниками в пликатной зоне, включая и исследованные нами роды. Во всех случаях плодолистики закладываются отдельными примордиями и в течение значительного времени остаются свободными. Срастаясь, они формируют трехгнездную, как правило, завязь.

В ходе развития гинецея с инфралокулярными нектарниками на боковых и вентральной поверхности ножек и переходящими на основание асцидиатной зоны, как у *Tofieldia* и *Japonolirion*, плодолистики закладываются отдельными примордиями, нектарники появляются очень поздно, так как ножки у плодолистиков удлиняются в последнюю очередь. Срастание плодолистиков только постгенитальное, так как осуществить конгенитальное срастание выше остающихся свободными оснований плодолистиков невозможно. Такой же тип развития характерен для гинецея *Borya* (Косман, Endress, 2001a; Rudall, 2002; Smets et al., 2000). В гинецее, как у *Tofieldia*, нет ограничения на строение завязи выше нектарника – она может быть как синкарпной, так и паракарпной. Интерлокулярное положение нектарников при протяженной асцидиатной зоне у представителей Bromeliaceae и Zingiberales с похожим типом нектарников достигается только вследствие образования нижней завязи, боковые и вентральная стороны у плодолистиков в асцидиатной зоне свободны, так как заняты нектарником, в пликатной зоне плодолистики срастаются постгенитально (Hartl, Severin, 1981; Kirchoff, 1992, 1997; Sajo, Rudall, Prychid, 2004; Schmid, 1985).

У изученного нами *Dasypogon* и аспарагоидных однодольных с верхней завязью, в том числе *Ledebouria*, где секреция нектара приурочена к боковым поверхностям конгенитально сросшихся ножек плодолистиков и/или к синасцидиатной зоне, нектарники формируются относительно рано. Особенностью этих однодольных растений является

раннее начало постгенитальных срастаний в гинецее, поэтому в гинецее зрелых цветков линии срастания между плодолистиками и линии зарастания брюшных швов зачастую плохо различимы или неразличимы вообще. Без обращения к развитию цветка эта особенность затрудняет правильную интерпретацию структуры гинецея, особенно при описании его строения по W. Leinfellner (1950).

Плодолистики закладываются отдельными подковообразными примордиями. Затем очень быстро под основанием свободных их частей закладывается синасцидиатная зона, в которой плодолистики соединены только ближе к центру гинецея и по его периферии. Внешняя стенка завязи, отграничивающая нектарники снаружи, растет несколько быстрее, из-за чего в зрелом гинецее выделяется область, которую формально описывают как гемисимплекатную зону. В пликатной зоне плодолистики сильно удлиняются и срастаются постгенитально, рост гинецея возможен даже после того, как произошло постгенитальное срастание. У *Dasypogon*, имеющего инфралокулярные нектарники, гинецей выше нектарника паракарпный. Можно предположить, что расположение нектарника в короткой асцидиатной зоне позволяет сформировать выше в асимплекатной зоне как трехгнездный, так и одногнездный участок завязи.

Самым сложным для интерпретации оказывается паттерн развития, в котором развитие плодолистиков начинается с асцидиатной зоны. Такие случаи, видимо, немногочисленны. В работе W.A. van Heel (1988) они проиллюстрированы представителями Asparagales и Arecales. Автор настаивает, что и в этом случае плодолистики закладываются отдельными примордиями. Действительно, такие асцидиатные плодолистики расположены по краям апекса цветка отдельно друг от друга, между ними есть видимые промежутки, края плодолистика с вентральной стороны хорошо заметны, приподнимаются над поверхностью цветоложа. Промежутки между боковыми поверхностями плодолистиков предназначены для формирования нектарника. При дальнейшем росте сильно удлиняется пликатная зона, а промежутки между плодолистиками в центре гинецея становятся менее выраженными, рост плодолистиков в длину выше поперечной зоны останавливается, но под основаниями плодолистиков происходит зональный рост, так как необходимо предоставить место для свисающих семязпочек. На срезах через зрелый цветок плодолистики обычно воспринимаются конгенитально сросшимися брюшными частями, что соответствует синасцидиатной зоне (с несросшимися боковыми поверхностями плодолистиков). На самом деле такой гинецей, если убрать необходимую для интернализации нектарника внешнюю стенку завязи, удобно сравнить с гинецеем алисматид, например, *Triglochin* или *Maundia*. Принято считать, что гинецей у алисматид в этом случае апокарпный, но плодолистики

объединены через узкий и длинный вырост цветоложа – «флоральный центр» (Igersheim, Buzgo, Endress, 2001). У *Triglochin* плодолистики закладываются отдельными кольцевидными примордиями, затем под основаниями плодолистиков начинается зональный рост таким образом, что плодолистики получаются соединенными своими брюшными частями, но боковые их поверхности совершенно свободны. Между плодолистиками в зрелом гинецее *Triglochin* и *Maundia* можно наблюдать щели, которые по конфигурации пространства очень похожи на неинтернализированные нектарники.

Такие же секреторные или несекреторные щели можно обнаружить в синасцидиатной зоне у многих однодольных, развитие плодолистиков которых начинается с заложения пликатной зоны. Но в данном случае ни у кого не возникает сомнений, что щели принадлежат синасцидиатной зоне, т.е. гинецей эусинкарпный. Например, глубокие несекреторные щели в синасцидиатной зоне очень характерны для *Acorus*, у которого синасцидиатная зона появляется в развитии гинецея после симпликатной зоны (Buzgo, 2001; Buzgo, Endress, 2000). Вообще, очень сложно оценить степень участия тканей цветоложа в гинецеях со сросшимися брюшными частями, особенно если боковые поверхности плодолистиков свободны (см. также Волгин, Тихомиров, 1980; Имс, 1964; Weberling, 1981). В каждом конкретном случае интерпретация гинецея является результатом «устоявшейся практики». Так, гинецей *Triglochin* «договорились» считать апокарпным, а гинецей *Allium* эусинкарпным, хотя разница между ними только в наличии длинной пликатной зоны и внешней стенки завязи до отверстия нектарников у *Allium*.

Наличие септальных нектарников уже достаточно давно ассоциируется с наличием постгенитальных срастаний в гинецее (Endress, 1995; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010; Smets et al., 2000; van Heel, 1988). Это действительно так. Но при этом для формирования области с нектарниками наличие постгенитального срастания не всегда необходимо (Одинцова, 2013; Ремизова, 2022; Sokoloff et al., 2018). Так, постгенитальные срастания в той области гинецея, где расположены нектарники, наблюдаются только при образовании нектарников в пликатной зоне. В этом случае постгенитально срастаются вентральные края плодолистиков, отграничивая нектарник изнутри. Как правило, зарастают и брюшные швы, но это не всегда необходимо. Поэтому гинецей с септальными нектарниками в пликатной зоне не всегда синкарпный (трехгнездный), он вполне может быть паракарпным, как, например, у *Dioscorea*. При расположении нектарников на ножках плодолистиков/в асцидиатной зоне для формирования нектарника и его интернализации постгенитальные срастания не задействованы, но присутствуют выше в пликатной зоне, где нектарников нет.

Считается, что эволюционная утрата септальных нектарников приводит к конгенитальному срастанию плодолистиков (van Heel, 1988). Здесь важно уточнить, что не в пределах всего гинецея, а только на том участке, где у родственных форм находится нектарник. Примером могут служить виды *Harperocallis*, у которых плодолистики срастаются конгенитально в области ножек и в асцидиатной зоне, т.е. там, где у родственных *Tofieldia* расположены инфралокулярные нектарники (Remizowa et al., 2011). Это умозаключение справедливо и для Rapateaceae – в асцидиатной зоне у рапатеевых плодолистики срастаются конгенитально, в то время как у представителей Bromeliaceae, влижайшего семейства с нектарниками, они ассоциированы именно с асцидиатной зоной (Koblova et al., 2021). В обоих случаях – и у Rapateaceae, и у Tofieldiaceae без нектарников – плодолистики в пликатной зоне хотя бы частично срастаются постгенитально. Интересно отметить, что у *Dasypogon* и аспарагоидных однодольных при, в целом, такой же, как у *Harperocallis* и представителей Rapateaceae, конструкции гинецея с конгенитально сросшимися при основании плодолистиками нет запрета на наличие септальных нектарников в синасцидиатной зоне, они расположены на боковых поверхностях плодолистиков.

В целом, у родов с конгенитальным срастанием плодолистиков в той области, где у родственных таксонов находятся септальные нектарники, функцию привлечения опылителей и/или выделения нектара выполняют другие структуры. Так, у изученного нами *Narthecium* главную роль в привлечении опылителей играют однорядные многоклеточные волоски на тычиночных нитях. Эти волоски не выделяют нектар и служат кормом для опылителей. Подобные волоски имеются и у многих Commelinaceae (Faden, 1998; Takhtajan, 2009). У *Harperocallis* нектар могут выделять многоклеточные железки, расположенные по всей поверхности плодолистика в области завязи. У *H. falcata*, кроме железок, нектар, возможно, выделяют основания тычиночных нитей (Remizowa et al., 2011). У всех представителей Liliales септальные нектарники отсутствуют (Rudall et al., 2000) кроме, возможно, *Zigadenus* (см. Daumann, 1970). У изученных нами *Tricyrtis* нектар выделяется в полых выростах или шпорцах при основании наружных листочков околоцветника. У *Paris* мы не нашли каких-либо структур, выделяющих нектар. А.Л. Тахтаджян (1982) указывает, что цветки *Paris* опыляют мухи, которых привлекает темная окраска цветка, цветом напоминающая гнилое мясо. Впрочем, не у всех *Paris* цветки темного цвета. У *Paris tetraphylla*, например, они совершенно зеленые, заметного запаха также нет. Вознаграждением опылителю, вероятно, является пыльца. Представители трибы Schoenocephalieae семейства Rapateaceae уникальны тем, что сохранили секрецию нектара гинецеом при потере септальных

нектарников, их трубчатые цветки опыляют птицы. У остальных Rapateaceae вознаграждением опылителю служит обильная пыльца (Koblova et al., 2021).

Наиболее дискуссионный момент в развитии гинецея с септальными нектарниками – природа наружной стенки завязи, наличие которой приводит к интернализации нектарника. W.A. van Heel (1988) не обсуждает прямо морфологическую природу наружной стенки завязи, вместо этого он использует термин «меристематическая непрерывность (или слитность)», стараясь избежать проблем гомологии частей гинецея. Термины «асцидиатный» и «пликатный» van Heel (1988) старается использовать только для свободных (в том числе в развитии) частей плодолистиков.

На наш взгляд, введение понятия «меристематической непрерывности» не позволяет установить гомологии частей гинецея у растений с септальными нектарниками. Попробуем составить непротиворечивую картину. Рассмотрим сначала возможные варианты для нектарников в пликатной зоне. Если завязь нижняя, то наружная стенка завязи может быть образована спинками плодолистиков, конгенитально сросшихся с гипантием рецептакулярного или аппендикулярного происхождения (например, Eames, 1931). На срезах этот участок завязи в терминологии W. Leinfelner описывают как гемисимпликатную зону. Вторая интерпретация состоит в том, что внешняя стенка завязи сформирована только тканями сильно вогнутого цветоложа, т.е. ткани плодолистиков не участвуют в построении внешней стенки завязи ниже уровня прикрепления околоцветника (например, Leins, Erbar, 2010). По существу здесь мы сталкиваемся с вопросом об участии цветоложа и аппендикулярных компонентов цветка в формировании нижней завязи, который очень широко обсуждается в литературе (Тахтаджян, 1980; Соколов, 2015; Carlquist, 1969; Eames, 1931; Gustafsson, Albert, 1999; Leins, Erbar, 2010; Mogensen, 1969; Puri, 1951; Ronse De Craene, 2010). Проблема в том, что чаще всего отграничить ткани цветоложа от тканей аппендикулярных органов, в том числе плодолистиков, не представляется возможным.

Данные по развитию цветка свидетельствуют в пользу того, что в нижней и полунижней завязи спинки плодолистиков прикрепляются на одном уровне с околоцветником (см. Leins, Erbar, 2010), т.е. внешняя стенка нижнего участка завязи образована сильно вогнутым цветоложем, а прикрепление плодолистиков косое. Принять такую интерпретацию очень заманчиво. Сложности начинаются при рассмотрении гинецея с верхней завязью. Здесь внешнюю стенку завязи, отграничивающую нектарник снаружи (до отверстия нектарника), также можно признать выросом цветоложа. Безоговорочному принятию рецептакулярной гипотезы о природе внешней стенки завязи мешает проблема интерпретации эусинкарпных гинецеев с верхней завязью и без

септальных нектарников. Во многих случаях при отсутствии нектарников плодолисточки закладываются конгенитально сросшимися, т.е. гинецей сразу возникает как единое целое, как, например, у изученных нами *Narthecium* и *Tricyrtis*, иногда даже нет стилодев. Получается, что, придерживаясь идеи рецептакулярной внешней стенки завязи, весь гинецей с верхней завязью из конгенитально сросшихся плодолисточков за исключением плацент представляет собой сложноустроенный вырост цветоложа. Выходом из этого затруднения может служить предположение о том, что ткани цветоложа вовлечены только в формирование гинецеев с септальными нектарниками, поскольку за счет цветоложа происходит интернализация нектарника, образование его наружной стенки. В гинецеях без септальных нектарников ткани цветоложа задействованы только при образовании нижней завязи, выше уровня прикрепления околоцветника внешняя стенка завязи построена тканями плодолисточков.

Проблемы гомологии частей гинецея при интернализации нектарников в асцидиатной зоне такие же, как и в пликатной. Но здесь интернализацию нектарников как инфра- так и интерлокулярных сравнительно проще объяснить косым прикреплением плодолисточков на вогнутом цветоложе (при приуроченности нектарника к свободным ножкам плодолисточков или при нижней завязи) или посредством выроста цветоложа при верхней завязи.

В целом возможны три интерпретации гинецея однодольных с септальными нектарниками: 1) в образовании внешней стенки завязи при любом положении завязи принимают участие только ткани плодолисточков, 2) в образовании внешней стенки завязи при любом положении завязи принимают участие ткани цветоложа и 3) в гинецеях с нижней завязью в образовании внешней стенки завязи принимает участие цветоложе, а в гинецеях с верхней завязью – ткани плодолисточков. Выбор между этими интерпретациями затруднителен, но более обоснованной оказывается вторая из них – рецептакулярная. Косвенно в ее пользу свидетельствует то, что большая часть гинецеев с септальными нектарниками имеют нижнюю завязь, а без нектарников – верхнюю. Септальные нектарники при верхней завязи относительно редки, так как их интернализацию с наружной стороны, вероятно, труднее контролировать. Для некоторых растений была убедительно показана вторичная природа верхней завязи с нектарниками в асцидиатной зоне (Simpson, 1993, 1998).

Как было сказано выше, важным этапом в морфогенезе большинства гинецеев с септальными нектарниками является их интернализация, т.е. формирование наружной стенки нектарника, в результате чего секреторные поверхности оказываются внутри завязи. Про интернализацию нектарников можно говорить и с эволюционной точки

зрения, так как предполагается, что изначально нектарники не были интернализированы (Daumann, 1970; Имс, 1964; Тахтаджян, 1982). В начале этого эволюционного ряда традиционно помещают формы с более или менее открытыми нектарниками, а в конце – с истинно септальными (гинецей явно синкарпный, с синасцидиатной зоной).

Для установления исходного для однодольных строения гинецея с септальными нектарниками важно учесть приуроченность нектарников к той или иной зоне плодолистика, положение завязи, степень интернализации, наличие постгенитальных сростаний. Мы полагаем, что при рассуждении об эволюции септальных нектарников надо учесть: 1) септальные нектарники были исходным для однодольных признаком и потом многократно терялись в ходе эволюции, 2) нектарники приурочены преимущественно к одной из зон гинецея, но при этом небольшая их часть при внимательном рассмотрении заходит в другую зону, 3) интернализация нектарника любого типа происходит через образование нижней завязи или вырост цветоложа при верхней завязи, 4) в гинецеях с септальными нектарниками плодолистки обязательно имеют пликатную зону, целиком асцидиатные плодолистки не имеют нектароносных поверхностей, 5) в гинецеях с септальными нектарниками любого типа в пликатной зоне плодолистки обычно постгенитально сростаются друг с другом брюшными сторонами, 6) целиком пликатные плодолистки редки у однодольных и у покрытосеменных в целом и не являются исходным типом, 7) для однодольных, вероятно, исходным типом является плодолистик с короткой асцидиатной и длинной пликатной зонами и 8) апокарпия вторична у однодольных (см. обзор литературы).

В свете этих положений эволюция гинецея с септальными нектарниками (да и гинецея однодольных вообще) представляется нам следующим образом. Для однодольных исходным типом был гинецей с плодолисками, имеющими и асцидиатную, и пликатную зоны. Плодолистки, по крайней мере, в асцидиатной зоне были конгенитально сростшиеся. Септальные нектарники располагались в основном в пликатной зоне в области завязи, небольшой участок нектарников располагался и в синасцидиатной зоне. Предположительно, завязь была верхняя, а нектарники были открытые с внешней стороны. Интернализация нектарников происходила путем перехода к нижней завязи преимущественно через инвагинацию цветоложа. При необходимости сохранения верхней завязи интернализация нектарника происходила также за счет тканей цветоложа. Так образовались интерлокулярные нектарники, расположенные преимущественно в пликатной зоне. Исчезновение секреторных поверхностей в проксимальной части завязи привело к возникновению супралокулярных нектарников. Примечательно, что они встречаются в основном у растений с нижней или полунижней завязью. У растений с верхней завязью

«сползание» нектарников к основанию гинецея привело к возникновению инфралокулярных нектарников в синасцидиатной зоне. Этот процесс, вероятно, мог происходить как до интернализации, так и после. Постгенитальное срастание плодолистиков в пликатной зоне сохранилось.

Дальнейшее увеличение размеров инфралокулярных нектарников связано с увеличением длины асцидиатной зоны. При этом асцидиатная зона у растений с нектарниками остается в основном стерильной, ниже поперечной зоны семяпочек нет или их мало. С увеличением длины асцидиатной зоны, несущей нектароносные поверхности, могло произойти разъединение плодолистиков в синасцидиатной зоне с образованием трехлучевого нектарника. В гинецеях с трехлучевым нектарником плодолистики в асцидиатной зоне объединены только по периферии за счет образования внешней стенки нектарника или совершенно свободны, в пликатной зоне срастание постгенитальное. Такое строение гинецея очень близко к апокарпному состоянию, особенно при открытых снаружи нектарниках. При расположении трехлучевого нектарника в относительно протяженной асцидиатной зоне интернализация происходит, в основном, через переход к нижней завязи. Получившийся в результате нектарник в литературе описывают как интерлокулярный, но это совершенно другой структурный тип интерлокулярного нектарника. Нектарники подобного строения оказываются самыми «производительными» - у них значительная протяженность и увеличенная секреторная поверхность, именно они бывают лабиринтовыми, т.е. не с гладкой, а со складчатой секреторной поверхностью (Hartl, Severin, 1981; Kirchoff, 1992, 1997; Sajo, Rudall, Prychid, 2004; Schmid, 1985). В таксонах с интерлокулярными нектарниками в асцидиатной зоне и нижней завязи описаны возвраты к верхней завязи, в этом случае нектарники считают инфралокулярными (Simpson, 1993, 1998).

Асцидиатная зона, будучи стерильной, при расположении в ней нектарников, в сущности, нужна только для размещения секреторных поверхностей. Поэтому в некоторых линиях однодольных полость завязи редуцировалась, образовались плотные ножки плодолистиков. Ножки с секреторными поверхностями можно обнаружить при верхней или полунижней завязи. Сами ножки либо конгенитально сросшиеся с образованием гинофора (нектарники отдельные), либо свободные (нектарник общий трехлучевой). При верхней завязи трехлучевые нектарники на ножках интернализированы через прикрепление на вогнутом цветоложе или через вырост цветоложа. Трехлучевые нектарники на свободных ножках плодолистиков очень редки и встречаются сразу в нескольких группах однодольных – у части *Tofieldiaceae*, *Japonolirion* (*Petrosaviaceae*), у аспарагоидных однодольных известным примером служит *Borya* (Косман, Endress, 2001a;



Rudall, 2002; Smets et al., 2000). Следующий шаг – переход к полностью свободным плодolistикам и исчезновение септальных нектарников, часто с переходом к полимерному апокарпному гинецею. По-видимому, септальные нектарники при апокарпном гинецее не очень выгодны, так как хранить нектар, в сущности, негде – у значительной части насекомоопыляемых растений с апокарпным гинецеем цветки широко открытые.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные закономерности в строении и развитии цветков носят универсальный для однодольных характер. Одни и те же паттерны развития с разной частотой повторяются практически у всех порядков однодольных. Большее разнообразие паттернов строения и развития можно наблюдать у базальных для порядков семейств. Можно сказать, что эволюция морфологических признаков отличается крайней гомопластичностью. Таксоны однодольных различаются частотой встречаемости того или иного паттерна (о частотной природе таксона см. также С.В. Мейен, 2001). Некоторые паттерны строения и развития оказываются, часто по непонятным причинам, более предпочитаемыми в том или ином таксоне и все или почти все его представители обладают цветками сходного строения. В этом случае можно говорить о стабильности плана строения цветка в данной группе.

Большой вклад в разнообразие соцветий вносит наличие филломов на осях соцветия. Разнообразие типов соцветия выше в тех семействах, где все или только некоторые представители имеют брактеолы. Наличие/отсутствие брактеол является стабильным признаком на уровне родов и даже семейств, может характеризовать крупные клады, выявляемые на молекулярно-филогенетических деревьях. Наличие профилла на цветоножке — это важный структурный признак, так как предоставляет возможность (и является необходимым условием) для размещения цветка в его пазухе, тем самым обеспечивая переход к тирсу, как в эволюции, так и в пределах внутривидовой изменчивости. Таким образом, у однодольных рацемозные соцветия с брактеолами тесно связаны с тирсами, так как существует возможность перехода от одного типа соцветия к другому и обратно.

Среди растений, не имеющих брактеол, вариабельность связана с наличием кроющих листьев цветков и особенностями их заложения. Среди изученных нами *Alismatales* с простым околоцветником тип соцветия (брактеозное, эбрактеозное) непостоянен даже иногда в пределах вида.

Развитие цветка в большой степени зависит от окружающих цветков структур. Для растений, цветки которых собраны в соцветия, этими структурами являются ось соцветия, на которой расположен цветок, кроющий лист цветка и филломы на цветоножке. Для растений с цимозными группировками цветков роль оси соцветия играет цветоножка цветка предыдущего порядка. Важную роль играет и филлотаксис в соцветии. При отсутствии брактеол у большей части изученных нами объектов с типичными для однодольных тримерными цветками один из наружных элементов околоцветника занимает медианное абаксиальное положение, т.е. находится на одном радиусе с кроющим листом. Брактя создает некий градиент ингибирования, возрастающий по направлению к ней. Ингибирующее влияние брактеи приводит к неодновременному развитию элементов околоцветника в пределах круга, в первую очередь наружного. В тримерных цветках первыми закладываются боковые наружные элементы околоцветника, медианный закладывается позднее. Чем крупнее брактя (или ее примордий), тем ярче выражено неодновременное заложение (а часто и последующее развитие) органов околоцветника с задержкой со стороны брактеи. Билатеральная симметрия, характерная для флорального примордия и задержка заложения и развития органов на абаксиальной стороне цветка не обязательно приводят к соответствующему типу симметрии зрелого цветка.

У некоторых представителей *Alismatales* происходит дновременное заложение брактеи и цветка. Развитие брактеи и цветка из общей меристемы тем более примечательно, что это – структуры на разных порядках ветвления. Однако особенности заложения никак не сказываются на дефинитивном устройстве соцветий – внешний вид и васкулатура соцветий одинаковы у видов с общими примордиями брактя-цветок и без таковых. На наш взгляд, с большей вероятностью этот паттерн реализуется в рацемозных соцветиях, чаще плотных и многоцветковых.

В цветках с единственной брактеолой на цветоножке при спиральном филлотаксисе брактеола расположена сбоку от цветка, занимая трансверзальную или близкую к ней позицию, но никогда не бывает расположена медианно, как в соцветиях с двурядным филлотаксисом (Ремизова, Локк, 2012; Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2006; Remizowa et al., 2013a). Цветок ориентирован так, что на одном радиусе с брактеолой находится один из внутренних элементов околоцветника. Формирование цветка у однодольных с единственной брактеолой, таким образом, происходит в окружении трех структур – оси соцветия, кроющего листа и брактеолы. Форма флоральной меристемы перед заложением околоцветника треугольная. Взаимодействие ингибирующего влияния брактеи и брактеолы приводит к спиральному заложению наружных элементов

околоцветника на вершинах треугольника. При этом первым закладывается наружный листочек околоцветника, расположенный строго напротив брактеолы. Следующий примордий в зависимости от силы воздействия кроющего листа появляется между брактеолой и осью соцветия или между брактеолой и брактеей. Элементы внутреннего круга околоцветника также могут закладываться по спирали, ориентируясь уже на наружные листочки околоцветника – первый внутренний листочек околоцветника закладывается тогда напротив третьего наружного.

Наличие двух брактеол на цветоножке – редкое для однодольных явление. Несмотря на наличие трех структур, окружающих флоральную меристему, все эти структуры расположены симметрично вдоль медианной плоскости, что делает «расклад сил» похожим на случай с наличием только брактей и оси соцветия, и цветки ориентированы так же, как в соцветиях без брактеол на цветоножке – из трех наружных листочков околоцветника – два трансверзально-адаксиальные и один медианно-абаксиальный. Развитие органов цветка может задерживаться со стороны кроющего листа.

Таким образом, структуры, окружающие флоральную меристему, определяют ориентацию цветка относительно материнской оси и влияют на последовательность развития элементов околоцветника. Во всех случаях, когда окружающие цветок структуры расположены симметрично вдоль медианной плоскости на одном радиусе с брактеей обычно находится один из наружных листочков околоцветника, а развитие органов в разной степени задерживается с абаксиальной, ближней к брактее, стороны цветка. В соцветиях, где цветки развиваются в окружении оси соцветия, брактей и единственной трансверзальной брактеолы, ориентация цветка относительно материнской оси определяется брактеолой, листочки околоцветника, по крайней мере, наружного круга закладываются по спирали, начиная с позиции строго с противоположной стороны от брактеолы.

Исчезновение брактей – это достаточно необычное и до последнего времени слабо изученное явление. Расположение пазушных цветков в соцветии определяется расположением филломов на осях соцветия, поэтому переход в эбрактеозное состояние без сохранения позиционной информации от брактей, по-видимому, невозможен (Чуб, 2010). Сохранение позиционной информации от исчезнувшей, а точнее морфологически неоформленной, брактей предполагает, что она оказывает на цветок такое же влияние, как и обычная «нормально» развитая брактеея. Это влияние должно проявляться как в особенностях ориентации цветка относительно оси соцветия, так и в особенностях его развития. Подобные явления можно наблюдать на примере представителей порядка *Alismatales* в родах *Tofieldia*, *Triglochin* и *Potamogeton*. Полученные нами данные

показывают, что у представителей рода *Alismatales* в соцветиях реализуются два состояния брактей, отражающие направления ее редукции: криптоическая брагтея и брагтея, участвующая в формировании «гибридной» структуры.

Началом редукционного процесса является уменьшение физического размера брагтей и/или смещение заложения флоральных меристем на все более ранние стадии. У ряда растений с некрупными брагтеями они закладываются одновременно с цветком и часто из одной с ним меристемы. При одновременном заложении брагтей и ее пазушного цветка в ходе дальнейшей редукции стадия формирования примордия брагтей элиминируется, но позиционная информация от брагтей сохраняется на уровне разметки, происходит морфологическое подавление (супрессия) брагтей. Формирование «гибридного» органа, сочетающего признаки брагтей и лежащего с ней на одном радиусе филлома – реже встречающийся вариант. Относительная редкость этого паттерна, по-видимому, связана со сложностью реализации двух программ развития в одном примордии. Эволюционной предпосылкой к формированию «гибридного» органа является заложение брагтей и цветка из одной меристемы. В этом случае в медианной абаксиальной позиции происходит слияние двух примордиев – брагтей и расположенного над ней филлома цветка. Позиционная информация сохраняется от обоих филломов, входящих в состав «гибридного» органа. Адаптивным смыслом формирования эбрактеозных соцветий можно признать экономию пластического материала, отведенного на морфогенез соцветия.

Цветки с нетипичным для однодольных планом строения наиболее разнообразны у представителей порядков *Alismatales* и *Pandanales*. По нашему мнению, это разнообразие связано с переходом к апокарпии (Remizowa, Sokoloff, Rudall, 2010). Потеря конгенитального срастания между плодолистиками «расшатывает» весь цветок, теряется тесная секторальная ассоциация органов, так характерная для цветков однодольных. Это открывает возможности для относительно независимого изменения числа кругов и их мерности. Характерно, что при потере срастания между плодолистиками в разных группах однодольных происходят одинаковые изменения плана строения цветка, особенно заметные у растений с однополыми цветками. Переход к полимерному андроцею и особенно гинецею возможен у однодольных только при переходе к апокарпии, при этом плодолистки в цветках однодольных зачастую более многочисленны, чем тычинки, что отличает однодольные от высших двудольных и базальных покрытосеменных.

Среди изученных нами растений с ценокарпным гинецеом изменение типичного плана строения цветка связано с исчезновением одного из кругов околоцветника или андроцея, и реже с изменением мерности цветка. Редукция внутреннего круга

околоцветника осуществляется у изученных нами объектов через супрессию. Привлекая данные литературы, можно заключить, что во всех известных немногочисленных случаях исчезновения одного из кругов околоцветника у однодольных с ценокарпным гинецеем подвергается редукции именно внутренний круг. Однодольных с исчезнувшим наружным кругом околоцветника при сохранении внутреннего, кроме некоторых Alismatales, нет (но имеются цветки совсем без околоцветника), что отличает однодольные от высших двудольных, где распространены все возможные паттерны редукции околоцветника (Endress, 1990, 1996; Leins, Erbar, 2010; Ремизова, 2019).

При исчезновении тычинок редукции может подвергаться как наружный, так и внутренний круг андроцея. Паттерны редукции круга андроцея, как нам представляется, связаны с наличием общих примордиев. Так, у видов с заложением внутренних тычинок и противоположащих им лепестков общими примордиями, исчезает наружный круг тычинок – редукции подвергаются «свободные», закладывающиеся индивидуальными примордиями тычинки, а тычинки, закладывающиеся в составе общих примордиев, сохраняются. При отсутствии общих примордиев редуцируется внутренний круг андроцея.

Общие примордии являются причиной одновременного заложения разноименных органов, лежащих на одном радиусе и принадлежащих одному сектору флоральной меристемы. Для визуального выявления общих примордиев необходимо, чтобы органы в составе общего примордия развивались из единого массива меристематической ткани. Под выдвинутый нами критерий выявления общих примордиев попадают две принципиально разные ситуации: 1) на общем примордии с изначально ровной поверхностью по мере его роста появляется горизонтальное углубление, разделяющее формирующиеся органы и 2) у общего примордия с самого начала присутствует углубление или ложбинка, разделяющая примордий на части. Вариант 1 равнозначен появлению на первичном примордии вторичных примордиев. Вариант 2 можно интерпретировать как два «слипшихся» примордия. На наш взгляд, одним из необходимых условий для формирования общих примордиев является одинаковая ширина оснований образующихся из них органов. Так, общие примордии обычно овальной формы, они не бывают треугольными. Именно по этой причине общие примордии наружных элементов околоцветника и тычинок очень редки. Наружные элементы околоцветника у однодольных обычно шире, чем внутренние. У *Potamogeton* ситуация обратная – примордии тычинок значительно шире примордиев листочков околоцветника, общих примордиев также нет. Еще один немаловажный фактор – одновременность заложения органов в пределах круга. По-видимому, флоральная меристема в состоянии

контролировать одновременное заложение органов по радиусам только в том случае, если развитие органов, принадлежащих одному кругу, также происходит одновременно.

Отклонения от строго акропетального заложения органов у изученных нами объектов связаны с наличием общих примордиев элемента околоцветника и тычинки. Последовательность развития цветка у растений с общими примордиями внутреннего элемента околоцветника и тычинки такая: после заложения наружных элементов околоцветника одновременно появляются примордии наружных тычинок и общие примордии, заложение всего андроеца происходит одновременно с заложением внутренних элементов околоцветника. Реже и наружные, и внутренние листочки простого околоцветника закладываются общими примордиями с тычинками. Все шесть общих примордиев появляются практически одновременно и одновременно же разделяются на индивидуальные примордии листочков околоцветника и тычинок. Таким образом, заложение околоцветника и андроеца происходит одновременно.

Для большей части однодольных характерны плодолистики с асцидиатной и пликатной зонами. Целиком пликатные плодолистики без асцидиатной зоны редки и встречаются только в пределах тех семейств, где плодолистики других представителей имеют обе зоны, причем асцидиатная зона, как правило, стерильна. Развитие плодолистиков с пликатной зоной начинается обычно с формирования пликатной зоны, кроме случаев расположения единственной семяпочки в поперечной зоне. В плодолистиках с единственной семяпочкой в поперечной зоне развитие плодолистика, если гинецей апокарпный, начинается с заложения асцидиатной зоны. Целиком асцидиатные плодолистики у однодольных редки, встречаются только у представителей порядка *Alismatales*, где их развитие отличается от типичного. Семяпочка в них закладывается очень рано, сразу же после формирования кольцевого примордия плодолистика. Выше места прикрепления семяпочки над поперечной зоной формируется вторичный край плодолистика. Образование вторичного края над поперечной зоной известно у магнолиид и высших двудольных (van Heel, 1981; Cresens, Smets, 1989; Endress, 2015), но никогда не достигает такой степени выраженности, как у однодольных. В морфогенезе стенки плодолистика обрастают семяпочку со всех сторон, в том числе и над поперечной зоной. В подобных случаях вторичный край над поперечной зоной наряду с краями в пликатной зоне участвует в образовании брюшного шва, который оказывается смещен на верхушку плодолистика. Постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, а не запечатывание его слизью, и полная изоляция полости плодолистика от внешней среды отличают асцидиатные плодолистики алисматид от таковых у базальных покрытосеменных. Характерно, что большая часть этих растений – целиком

погруженные в воду и даже цветут под водой. Поэтому постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика, носит адаптивный характер.

В целом же тип заложения плодолистика и порядок возникновения зон представляются консервативными признаками, закрепленными, по крайней мере, на уровне рода. Разнообразие паттернов строения гинецея не имеет четкой таксономической приуроченности. Единственное, что можно заметить, – в некоторых семействах и порядках строение гинецея более стабильно. Больше разнообразие в строении гинецея наблюдается в тех таксонах, где все или часть представителей имеют септальные нектарники, а также в семействах, занимающих в своих порядках базальное положение.

Септальные нектарники – одно из ключевых эволюционных приобретений однодольных. Поскольку септальные нектарники не являются органами, а представляют собой выделяющие нектар поверхности, то логично рассмотреть, где в плодолистике эти поверхности расположены. Это дает возможность оставить в стороне спорные вопросы интерпретации структуры гинецея, например, при нижней завязи и связанных с ней проблемах гомологизации и установления зональности по W. Leinfellner (1950).

В пликатной зоне нектарники расположены на боковых поверхностях плодолистика, они никогда не затрагивают район брюшного шва и спинку плодолистика, они, если плодолистики срастаются, могут быть интер- и супралокулярными, а положение завязи – любым. Нектарники всегда в виде отдельных полостей по числу плодолистиков. Изнутри каждый из них отграничен постгенитально сросшимися краями плодолистиков, а снаружи – более или менее высокой внешней стенкой завязи (безотносительно ее происхождения). В асцидиатной зоне нектарники могут быть расположены как на боковых, так и на вентральной поверхностях плодолистика. Если у плодолистика есть ножка, то также и на ней. Целиком асцидиатные плодолистики нектарников лишены. Наличие нектарников в асцидиатной зоне коррелирует с наличием (асим)пликатной зоны, отверстия нектарников расположены именно там. По наличию секреторных поверхностей на брюшной поверхности плодолистика можно выделить два структурные типа гинецея с септальными нектарниками в асцидиатной зоне. Если вентральные поверхности являются секреторными, то нектарники «объединены» в центре гинецея, образуется единый трехлучевой (если плодолистиков 3) нектарник.

В ходе развития гинецея с нектарниками на боковых и вентральной поверхностях ножек и переходящими на основание асцидиатной зоны плодолистика закладываются отдельными примордиями, нектарники появляются очень поздно, так как ножки у плодолистиков удлиняются в последнюю очередь. Срастание плодолистиков только постгенитальное, так как осуществить конгенитальное срастание выше остающихся

свободными оснований плодолистиков в принципе невозможно. У растений с нектарниками на боковых поверхностях плодолистика вне зависимости от зоны плодолистика закладываются отдельными подковообразными примордиями, срастание плодолистиков в асцидиатной зоне конгенитальное в центре гинецея (даже если там расположен нектарник), в пликатной зоне – постгенитальное. Интернализация нектарников по периферии гинецея достигается путем инвагинации цветоложа/перехода к нижней или полунижней завязи или, если гинецей ценокарпный с верхней завязью, то посредством выроста цветоложа, формирующего внешнюю стенку завязи ниже асимпликатной зоны.

При рассуждении об эволюции гинецея с септальными нектарниками (да и вообще гинецея однодольных) необходимо учесть, что: 1) септальные нектарники в эволюции однодольных возникли один раз как способность к секреции через абаксиальную эпидерму плодолистика и потом многократно терялись в ходе эволюции, 2) нектарники приурочены преимущественно к одной из зон гинецея, но при этом небольшая их часть при внимательном рассмотрении заходит в другую зону, 3) для однодольных, вероятно, исходным типом является плодолистик с короткой асцидиатной и длинной пликатной зонами и 4) апокарпия вторична у однодольных. При утрате септальных нектарников способ срастания плодолистиков менялся на конгенитальный в той зоне, где были расположены нектарники. В линиях эволюции с септальными нектарниками происходили разнообразные преобразования, связанные со смещением нектарных поверхностей в базальном или дистальном направлениях и с разным способом интернализации и положением завязи. Трехлучевые нектарники с расположением секреторных поверхностей не только на боковых, но и на брюшной стороне плодолистика в асцидиатной зоне/ножке плодолистика являются более продвинутым типом. В гинецее с трехлучевыми нектарниками больше признаков апокарпии, при потере постгенитального срастания между плодолистиками в центре гинецея плодолистики становятся целиком свободны.

## **ВЫВОДЫ**

1. Выявленные закономерности в строении и развитии цветков носят универсальный для однодольных характер. Одни и те же паттерны развития повторяются практически у всех порядков однодольных.
2. У однодольных как в рацемозных, так и в цимозных соцветиях ориентация пазушного цветка относительно материнской оси и характер заложения органов цветка определяются филлотаксисом в соцветии, наличием, числом и взаимным расположением



филломов, окружающих цветков. В эбрактеозных соцветиях сохраняется позиционная информация от морфологически неоформленной брактей.

3. Изменение исходного для однодольных тримерного пентациклического плана строения цветка с переходом к полиандрии и полигинии связано с эволюционной потерей срастания плодолистиков. При сохранении срастания между плодолистиками наиболее распространенный вариант – уменьшение или увеличение мерности цветка и/или исчезновение кругов органов.

4. Изменение строго акропетального порядка заложения органов цветка у однодольных связано, в основном, с наличием общих примордиев, что приводит к одновременному заложению органов, лежащих на одном радиусе.

5. Стабильность строения гинецея разная в разных группах однодольных. Разнообразие типов гинецея у исследованных однодольных определяется степенью и способом срастания плодолистиков, а также относительными размерами и фертильностью асцидиатной и пликатной зон плодолистика, положением завязи.

6. Вариации строения септальных нектарников определяются приуроченностью секреторных поверхностей к асцидиатной или пликатной зоне плодолистика, что накладывает определенные ограничения на способ срастания плодолистиков, но не на положение завязи.

7. Больше разнообразие паттернов строения и развития можно наблюдать у базальных для порядков семейств.

8. Более «стабильным» цветком обладают таксоны с гинецеом из конгенитально сросшихся плодолистиков и особенно без септальных нектарников, так как конгенитальное срастание предполагает большую синорганизацию плодолистиков.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85. – №. 6. – С. 63-74.
2. Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1974. – Т. 79. – №. 1. – С. 100-113.
3. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1967. 747 с.
4. Грушвицкий И. В. Семейство Диоскорейные (Dioscoreaceae) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 228–244.
5. Дика О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae) // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2011. – Т. 56. С. 60–64.
6. Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
7. Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
8. Иоганнсен В.Л. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности с основами вариационной статистики. М.-Л.: Сельхозгиз, 1933. 410 с.
9. Камшилов М. М. Фенотип и генотип в эволюции // Проблемы эволюции. Том II. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 28-45.
10. Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов) // М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017.
11. Лодкина М. М. Особенности морфологической эволюции растений, связанные с их онтогенезом // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44. – С. 239-253.
12. 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.
13. Лутова Л. А. Современные аспекты генетики развития растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2015. – Т. 17. – № 4/2. – С. 1003-1016.
14. Мавродиев Е. В., Соколов Д. Д. О морфологии европейских видов Zannichelliaceae, Ruppiaceae и Zosteraceae // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1998. – Т. 103. – №. 5. – С. 49-50.
15. Мамкаев Ю. В. Морфологическое многообразие как показатель примитивности группы // Научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения А.Н. Северцова. Тезисы докладов. – М.: Наука, 1966. – С. 18-20.
16. Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журнал общей биологии. – 1968. – Т. 29. – С. 48-56.
17. Медников Б. М. Гомологическая изменчивость и ее эволюционное значение // Развитие эволюционной теории в СССР. – Л.: Наука, 1983. – С. 129-138.
18. Мейен С. В. Листья на камне. Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. – М.: Геос, 2001. – 493 с.
19. Одінцова А. В. Два основних типи септальних нектарників однодольних // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2013. – С. 41-50.

20. Проханов Я.И. Класс однодольных, его таксономическая обоснованность и положение в системе цветковых растений // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 75–104.
21. Ремизова М. В. Строение и развитие гинецея *Ledebouria socialis* (Asparagaceae) как ключ к пониманию эволюции септальных нектарников в порядке Asparagales // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107. – № 7. – С. 672-679.
22. Ремизова М. В. Шаг вверх, два шага вниз: порядок заложения органов цветка // Онтогенез. – 2019. – Т. 50. – № 6. – С. 407-423.
23. Ремизова М. В. Структура цветка у *Japonolirion* и *Petrosavia* (Petrosaviales) // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – № 2. – С. 198-214.
24. Ремизова М. В., Локк И. Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных как отражение филогенетических и морфогенетических процессов // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 2. – С. 183-202.
25. Ремизова М. В., Соколов Д. Д. О строении плода *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae, Alismatales) // Мемориальный каденский сборник / Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. – М.: Макс Пресс, 2014. – С. 191-202.
26. Ремизова М. В., Соколов Д. Д., Москвичева Л. А. Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (Tofieldiaceae) // Ботанический журнал. 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 840-853.
27. Соколов Д. Д. Корреляции между типом гинецея и положением завязи в цветках покрытосеменных растений: роль морфогенетических и терминологических запретов // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – № 2. – С. 146-160.
28. Тахтаджян А. Л. Семейство Мелантиевые (Melanthiaceae) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 50–69.
29. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с.
30. Тахтаджян А. Л. Плодолистики, или карпеллы // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1980. – С. 30-33.
31. Тахтаджян А. Л. Происхождение цветковых растений // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1980. – С. 103-112.
32. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
33. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 438 с.
34. Трифонова В. И. Семейство Рапатеевые (Rapateaceae) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982а. – С. 311-314.
35. Трифонова В. И. Семейство Ксирисовые (Xyridaceae) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982б. – С. 314-316.
36. Хохряков А. П. О некоторых закономерностях эволюции цветка // Проблемы филогении высших растений. – М.: Наука, 1974. – С. 163-172.
37. Цвелёв Н. Н. 1982. Семейство Шейхцериевые (Scheuchzeriaceae) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 26-28.
38. Чуб В. В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М: Бином. Лаборатория знаний, 2010. 263 с.

39. Чуб В. В., Пенин А. А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh: разметка положения органов // Онтогенез. – 2004. – Т. 35. – С. 280-284.
40. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука, 1982. 383 с.
41. Ajania Y., Bull-Hereñu K., Classen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae–Apioidae // *Flora*. – 2016. – V. 221. – P. 38-45.
42. Ambrose B. A., Espinosa-Matías S., Vázquez-Santana S., Vergara-Silva F., Martínez E., Márquez-Guzmán J., Alvarez-Buylla E. R. Comparative developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual reproductive axes of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae) // *American Journal of Botany*. – 2006. – V. 93. – N 1. – P. 15-35.
43. Angiosperm Phylogeny Website [Электронный ресурс]. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (дата обращения: 04.04.2022).
44. APG. An Ordinal classification for the families of flowering plants // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1998. – V. 85. – N 4. – P. 531-553.
45. APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2016. – V. 181. – N 1. – P. 1-20.
46. Arber A. R. *Monocotyledons: a morphological study*. – Cambridge: Cambridge University Press, 1925.
47. Aston H. I., Wilson A. *Juncaginaceae* // *Flora of Australia*. Volume 39. Alismatales to Arales. – Melbourne: ABRIS/CSIRO Australia, 2011. – P. 53-84.
48. Barton M. K. Twenty years on: The inner workings of the shoot apical meristem, a developmental dynamo // *Developmental Biology*. – 2010. – V. 341. – N 1. – P. 95-113.
49. Baum D. A., Day C. D. Cryptic bracts exposed. Insights into the regulation of leaf expansion // *Developmental Cell*. – 2004. – Vol. 6. – P. 318-319.
50. Baum H. Postgenitale Verwachsung in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen. Sitzungsber // *Österr. Acad. Wiss. mathem.-naturw. Kl. Abt. I*. – 1948. – Bd. 157. – S. 2-38.
51. Baum H. Zur Frage des schrittweisen Überganges vom apokarpen zum coenocarpen Gynözeum // *Österreichische Botanische Zeitschrift*. – 1949. – Bd. 95. – S. 470-474.
52. Bergmans A., de Boer D., van Bel A., van der Schoot Ch. The initiation and development of *Iris* flowers: permeability changes in the apex symplasm // *Flowering Newsletter*. – 1993. – V. 16. – P. 19-26.
53. Berry P. E. *Rapateaceae* // *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 8. Poaceae–Rubiaceae. – St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2004. – P. 413–472.
54. Bowman J. L., Smyth D. R., Meyerowitz E. M. The ABC model of flower development: then and now // *Development*. – 2012. – V. 139. – N 22. – P. 4095-4098.
55. Box M. S., Rudall P. J. Floral structure and ontogeny in *Globba* (Zingiberaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2006. – V. 258. – N 1–2. – C. 107-122.
56. Buchenau F. *Scheuchzeriaceae, Alismataceae und Butomaceae* // *Das Pflanzenreich*. Heft 16. – Leipzig: W. Engelmann, 1903. – S. 1-20.
57. Bull-Hereñu K., dos Santos P., Toni J. F. G., El Ottra J. H. L. et al. Mechanical forces in floral development // *Plants*. – 2022. – V. 11. – N 5. – P. 661.
58. Burger W.C. The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers // *Botanical Review*. – 1977. – V. 43. – P. 346-393.

59. Buzgo M. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2001. – V. 136. – N 4. – P. 393-425.
60. Buzgo M., Endress P. K. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms // International Journal of Plant Sciences. – 2000. – V. 161. – N 1. – P. 23-41.
61. Buzgo M., Soltis D. E., Soltis P. S., Kim S. et al. Perianth development in the basal monocot *Triglochin maritima* (Juncaginaceae) // Aliso. – 2006. – V. 22. – N 1. – P. 107–125.
62. Buzgo M., Soltis D. E., Soltis P. S., Ma H. Towards a comprehensive integration of morphological and genetic studies of floral development // Trends in Plant Science. – 2004. – V. 9. – N 4. – P. 164-173.
63. Caddick L. R., Rudall P. J., Wilkin P. Floral morphology and development in Dioscoreales // Feddes Repertorium. – 2000. – V. 111. – N 3–4. – P. 189-230.
64. Cameron K. M., Chase M. W., Rudall P. J. Recircumscription of the monocotyledonous family Petrosaviaceae to include *Japonolirion* // Brittonia. – 2003. – V. 55. – N 3. – P. 214.
65. Campbell L. M., Dorr L. J. A synopsis of *Harperocallis* (Tofieldiaceae, Alismatales) with ten new combinations // PhytoKeys. – 2013. – N 21. – P. 37-52.
66. Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy // Phytomorphology. – 1970. – V. 19. – N 4. – P. 332-362.
67. Carvalho M. L. S. de, Nakamura A. T., Sajo M. das G. Floral anatomy of Neotropical species of Mayacaceae // Flora. – 2009. – V. 204. – N 3. – P. 220-227.
68. Chandler J. W. Floral meristem initiation and emergence in plants // Cellular and Molecular Life Sciences. – 2012. – V. 69. – N 22. – P. 3807-3818.
69. Charlton W. A. Features of inflorescences of *Triglochin maritima* // Canadian Journal of Botany. – 1980. – V. 59. – P. 2108-2115.
70. Charlton W. A. Studies in the Alismataceae. II. Inflorescences of Alismataceae // Canadian Journal of Botany. – 1973. – V. 51. – N 4. – P. 775-789.
71. Charlton W. A. Studies in the Alismataceae. IX. Development of the flower in *Ranalisma humile* // Canadian Journal of Botany. – 1991. – V. 69. – N 12. – P. 2790-2796.
72. Charlton W. A. Studies in the Alismataceae. XI. Development of the inflorescence and flowers of *Wiesneria triandra* (Dalzell) Micheli // Canadian Journal of Botany. – 2000a. – V. 77. – N 11. – P. 1569-1579.
73. Charlton W. A. Studies in the Alismataceae. X. Floral organogenesis in *Luronium natans* (L.) Raf. // Canadian Journal of Botany. – 2000b. – V. 77. – N 11. – P. 1560-1568.
74. Charlton W. A. Studies in the Alismataceae. XII. Floral organogenesis in *Damasonium alisma* and *Baldellia ranunculoides*, and comparisons with *Butomus umbellatus* // Canadian Journal of Botany. – 2004. – V. 82. – N 4. – P. 528-539.
75. Charlton W. A., Ahmed A. Studies in the Alismataceae. IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the Butomaceae, *Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus* // Canadian Journal of Botany. – 1973. – V. 51. – N 5. – P. 899-910.
76. Charlton W. A., Posluszny U. Meristic variation in *Potamogeton* flowers // Botanical Journal of the Linnean Society 1991. – V. 106. – P. 265–293.
77. Charlton W. A., Posluszny U. Morphological traffic between the inflorescence and the vegetative shoot in helobial monocotyledons // Botanical Review. – 1999. – V. 65. – N 4. – P.

370-384.

78. Chase M. W., Fay M. F., Devey D. S., Maurin O., Rønsted N et al. Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary // *Aliso*. – 2006. – Vol. 22. – P. 63-75.
79. Chen J.-M., Chen D., Gituru W.R., Wang Q.-F., Guo Y.-H. Evolution of apocary in Alismatidae using phylogenetic evidence from chloroplast *rbcL* gene sequence data // *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. – 2004. – V. 45. – P. 33-40.
80. Chickarmane V. S., Gordon S. P., Tarr P. T., Heisler M. G., Meyerowitz E. M. Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical–basal axis of the growing *Arabidopsis* shoot meristem // *PNAS*. – 2012. – V. 109. – N 10. – P. 4002-4007.
81. Choob V. Prophyll in Monocots: The starting point of lateral shoot phyllotaxis // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – e803.
82. Choob V. V. On the problem of homologization of prophylls and cotyledons // *Wulfenia*. – 2002. – V. 9. – P. 73-76.
83. Claßen-Bockhoff R. The shoot concept of the flower: Still up to date? // *Flora*. – 2016. – V. 221. – P. 46-53.
84. Claßen-Bockhoff R., Bull-Hereñu K. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity // *Annals of Botany*. – 2013. – V. 112. – N 8. – P. 1523-1542.
85. Clifford H. T., Keighery G. J., Conran J. G. *Dasygongonaceae* // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 190-194.
86. Colella-Franco M. I. Systematics and Placement of the Rapateaceae (Commelinales). Unpublished Thesis. New York, NY: City University of New York, 1999. 370 p.
87. Cresens E. M., Smets E. F. The carpel: a problem child of floral morphology and evolution // *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België*. – 1989. – V. 59. – N 3/4. – P. 377-409.
88. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p.
89. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Bronx: The New York Botanic Garden, 1988. 555 p.
90. Cruden R.W. A revision of *Isidrogalvia* (Liliaceae): recognition of Ruiz and Pavón's genus // *Systematic Botany*. – 1991. – V. 16. – P. 270-282.
91. Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy*. Berlin: Springer Science & Business Media, 1985. 531 p.
92. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // *Feddes Repertorium*. – 1970. – Bd. 80. – S. 463-590.
93. Davis J. I., Stevenson D. W., Petersen G., Seberg O et al. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values // *Systematic Botany*. – 2004. – V. 29. – P. 467-510.
94. Denay G., Chahtane H., Tichtinsky G., Percy F. A flower is born: an update on *Arabidopsis* floral meristem formation // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2017. – V. 35. – P. 15-22.
95. Donoghue M. J., Sanderson, M. J. Complexity and homology in plants // *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. – San Diego: Academic Press, 1994. – P. 393–421.

96. Doust A. N., Conn B. J. *Xyris* L. section *Xyris* (Xyridaceae) in Australia // Australian Systematic Botany. – 1994. – V. 7. – N 5. – P. 455-484.
97. Dyka O. Morphology and vascular anatomy of *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae) flower // Studia Biologica. – 2013. – V. 7. – P. 123-130.
98. Eames A. J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism // American Journal of Botany. – 1931. – V. 18. – N 3. – P. 147-188.
99. Eber E. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae // Flora. – 1934. – Bd. 127. – S. 273-330.
100. Eckardt Th. Reiche Helobiae // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2. – Berlin: Bornträger, 1964. – S. 499-512.
101. Eichler A. W. Blüthendiagramme. Leipzig: Engelmann, 1875. 357 s.
102. Eie S. Floral anatomy in *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. with special reference to the gynoecium // Norwegian Journal of Botany. – 1972. – V. 19. – P. 31-36.
103. Endress P. K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Advances in Botanical Research. – 2006. – V. 44. – P. 1-61.
104. Endress P. K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // Journal of Systematics and Evolution. – 2010a. – V. 48. – N 4. – P. 225-239.
105. Endress P. K. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 530 p.
106. Endress P. K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // American Journal of Botany. – 2011. – V. 98. – N 3. – P. 370-396.
107. Endress P. K. Floral phyllotaxis and floral evolution // Botanische Jahrbucher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. – 1987. – Bd. 108. – S. 417-438.
108. Endress P. K. Major evolutionary traits of monocot flowers // Monocotyledons: Systematics and Evolution. – Kew, London: Royal Botanic Gardens, 1995. – P. 43-79.
109. Endress P. K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Botanical Review. – 2002. – V. 68. – N 4. – P. 545-570.
110. Endress P. K. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2015. – V. 178. – N 4. – P. 556-591.
111. Endress P. K. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny // Biological Journal of the Linnean Society. – 1990. – V. 39. – N 2. – P. 153-175.
112. Endress P. K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // International Journal of Plant Sciences. – 1999. – V. 160. – N S6. – P. S3-S23.
113. Endress P. K. Synorganisation without organ fusion in the flowers of *Geranium robertianum* (Geraniaceae) and its not so trivial obdiplostemony // Annals of Botany. – 2010b. – V. 106. – N 5. – P. 687-695.
114. Endress P. K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // International Journal of Plant Sciences. – 2001. – V. 162. – N 5. – P. 1111-1140.
115. Endress P. K. The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2019. – V. 189. – N 3. – P. 201-227.

116. Endress P. K. The Whole and the Parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussions on the interpretation of fragmentary floral fossils // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2008. – V. 95. – N 1. – P. 101-120.
117. Endress P. K., Doyle J. A. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms // *Taxon*. – 2015. – V. 64. – N 6. – P. 1093-1116.
118. Endress P. K., Doyle J. A. Floral phyllotaxis in basal angiosperms: development and evolution // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2007. – V. 10. – N 1. – P. 52-57.
119. Endress P. K., Doyle J. A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations // *American Journal of Botany*. – 2009. – V. 96. – N 1. – P. 22-66.
120. Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // *International Journal of Plant Sciences*. – 2000. – V. 161. – N S6. – P. S211-S213.
121. Erbar C. Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution // *International Journal of Plant Developmental Biology*. – 2010. – V. 4. – P. 1-6.
122. Erbar C. Zum Karpellbau einiger Magnoliiden // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. – 1983. – Bd. 104. – S. 3-31.
123. Erbar C., Leins P. Different patterns of floral development in whorled flowers, exemplified by Apiaceae and Brassicaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 1997. – V. 158. – P. S49-S64.
124. Erbar C., Leins P. Distribution of the character states “early” and “late sympetaly” within the “Sympetalae Tetracycliae” and presumably related groups // *Botanica Acta*. – 1996. – V. 109. – P. 427-440.
125. Espinosa-Matías S., Vergara-Silva F., Vázquez-Santana S., Martínez-Zurita E., Márquez-Guzmán J. Complex patterns of morphogenesis, embryology, and reproduction in *Triuris brevistylis*, a species of Triuridaceae (Pandanales) closely related to *Lacandonia schismatica* // *Botany*. – 2012. – V. 90. – N 11. – P. 1133-1151.
126. Faden R. B. Commelinaceae // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 109-128.
127. Fahn A., Benouaiche P. Ultrastructure, development and secretion in the nectary of banana flowers // *Annals of Botany*. – 1979. – V. 44. – N 1. – P. 85-93.
128. Ferrari R. C., Oriani A. Floral anatomy and development of *Saxofridericia aculeata* (Rapateaceae) and its taxonomic and phylogenetic significance // *Plant Systematics and Evolution*. – 2017. – V. 303. – N 2. – P. 187-201.
129. Fomichev C. I., Briggs B. G., Macfarlane T. D., Sokoloff, D. D. Structure and development of female flowers in early-diverging restiids, *Anarthria*, *Lyginia* and *Hopkinsia* (Restionaceae sl.): further evidence of multiple pathways of gynoecium reduction in wind-pollinated lineages of Poales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2019. V. 190. – N 2. – P. 117-150.
130. Fukai S., Goi M. Floral initiation and development in *Freesia* // *Technical Bulletin of Faculty of Agriculture, Kagawa University*. – 1998. – V. 50. – N 2. – P. 69-72.
131. Gaillochet C., Daum G., Lohmann J. U. O Cell, where art thou? The mechanisms of shoot meristem patterning // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – V. 23. – P. 91-97.
132. Gandolfo M. A., Nixon K. C., Crepet W. L. Triuridaceae fossil flowers from the Upper Cretaceous of New Jersey // *American Journal of Botany*. – 2002. – V. 89. – N 12. – P. 1940-1957.



133. Givnish T. J., Evans T. M., Zjhra M. L., Patterson T. B. et al. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhF* sequenes and morphology // *Evolution*. – 2000. – V. 54. – N 6. – P. 1915-1937.
134. Givnish T. J., Millam K. C., Evans T. M., Hall J. C. et al. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American–African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndh F* sequence data // *International Journal of Plant Sciences*. – 2004. – V. 165. – N S4. – P. S35-S54.
135. Givnish T. J., Pires J. C., Graham S. W., McPherson M. A. et al. Phylogenetic relationships of monocots based on the highly informative plastid gene *ndhF* // *Aliso*. – 2006. – V. 22. – N 1. – P. 28-51.
136. Givnish T. J., Zuluaga A., Spalink D., Soto Gomez M. et al. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots // *American Journal of Botany*. – 2018. – V. 105. – N 11. – P. 1888-1910.
137. Gottsberger G. The structure and function of the primitive angiosperm flower – a discussion // *Acta Botanica Neerlandica*. – 1974. – V. 23. – N 4. – P. 461-471.
138. Govil G. M., Lavania S. Floral vasculature of *Eriocaulon* L. // *Journal of Indian Botanical Society*. – 1982. – V. 61. – P. 371-376.
139. Greller A. M. Spiral developmental patterns in the stem and inflorescence of *Lilium tigrinum* // *American Journal of Botany*. – 1969. – V. 56. – N 6. – P. 575-583.
140. Greller A. M., Matzke E. B. Organogenesis, aestivation, and anthesis in the flower of *Lilium tigrinum* // *Botanical Gazette*. – 1970. – V. 131. – N 4. – P. 304-311.
141. Groom P. On a new saprophytic monocotyledon // *Annals of Botany*. – 1895. – V. 9. – N 33. – P. 45-58.
142. Guédès M., Schmid R. The peltate (ascidiate) carpel theory and carpel peltation in *Actinidia chinensis* (Actinidiaceae) // *Flora*. – 1978. – V. 167. – N 6. – P. 525-543.
143. Gustafsson M. H. G., Albert V. A. Inferior ovaries and Angiosperm diversification // *Molecular Systematics and Plant Evolution*. – London: Taylor and Francis, 1999. – P. 403-431.
144. Hamann U. Reihe Commelinales // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2. – Berlin: Bornträger, 1964. – S. 549-561.
145. Hardy C.R., Stevenson D.W. Floral organogenesis in some species of *Tradescantia* and *Callisia* (Commelinaceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 2000. – V. 161. – P. 551-562.
146. Hare C. L. The structure and development of *Eriocaulon septangulare* With // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1950. – V. 53. – N 354. – P. 422-448.
147. Hartl D., Severin I. Verwachsungen im Umfeld des Griffels bei *Allium*, *Cyanastrum* und *Heliconia* und den Monocotylen allgemein // *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*. – 1981. – Bd. 55. – S. 235-260.
148. Hartog C. den, Kuo J. Taxonomy and biogeography of seagrasses // *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2006. – P. 1-23.
149. Hartog C. den. The sea-grasses of the world // *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde*. – 1970. – V. 59. – P. 1-275.

150. Haynes R. R., Les D. H., Holm-Nielsen L. B. Juncaginaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatales and Commelinales (except Gramineae). – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 260-263.
151. Heisler M. G., Ohno C., Das P., Sieber P., Reddy G. V., Long J. A. Meyerowitz E. M. Patterns of auxin transport and gene expression during primordium development revealed by live imaging of the arabidopsis inflorescence meristem // *Current Biology*. – 2005. – V. 15. – N 21. – P. 1899-1911.
152. Hill J. P., Lord E. M. A method for determining plastochron indices during heteroblastic shoot growth // *American Journal of Botany*. – 1990. – V. 77. – N 11. – P. 1491-1497.
153. Hill T. G. The structure and development of *Triglochin maritimum* L. // *Annals of Botany*. – 1900. – V. 14. – N 53. P. 83-107.
154. Huber H. Dioscoreaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 216-235.
155. Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2001. V. 136. N 1. P. 1–65.
156. Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2001. – V. 136. – N 1. – P. 1-65.
157. Iles W. J. D. The phylogeny and evolution of two ancient lineages of aquatic plants: дис. – University of British Columbia, 2013.
158. Irish V. F. The ABC model of floral development // *Current Biology*. – 2017. – V. 27. – N 17. – P. R887-R890.
159. Irish V. F. The flowering of *Arabidopsis* flower development // *The Plant Journal*. – 2010. – V. 61. – N 6. – P. 1014-1028.
160. Iwamoto, A., Nakamura, A., Kurihara, S., Otani, A., Ronse De Craene, L. P. Floral development of petaloid Alismatales as an insight into the origin of the trimerous Bauplan in monocot flowers // *Journal of Plant Research*. – 2018. – V. 131. – N 3. – P. 395-407.
161. Jaklitsch W., Baral H. O., Lücking R., Lumbsch H. T., Frey W. Syllabus of plant families, A. Engler's syllabus der Pflanzenfamilien part 1/2. – 2016. 495 p.
162. Kaul R. B. Conduplicate and specialized carpels in the Alismatales // *American Journal of Botany*. – 1976. – V. 63. – P. 175-182.
163. Kaul R. B. Floral Development and vasculature in *Hydrocleis nymphoides* (Butomaceae) // *American Journal of Botany*. – 1968. – V. 55. – N 2. – P. 236-242.
164. Kaul R. B. Meristic and organogenetic variation in *Ruppia occidentalis* and *R. maritima* // *International Journal of Plant Sciences*. – 1993. – V. 154. – N 3. – P. 416-424.
165. Kaul R. B. Morphology and development of the flowers of *Boottia cordata*, *Ottelia alismoides* and their synthetic hybrid // *American Journal of Botany*. – 1969. – V. 56. – P. 951-959.
166. Kaul R. B. Ontogeny and anatomy of the flower of *Limnocharis flava* (Butomaceae) // *American Journal of Botany*. – 1967. – V. 54. – P. 1223–1230.
167. Kaul R.B. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae // *Phytomorphology*. – 1968. – V. 18. – P. 13-35.
168. Kirchoff B. K. Inflorescence and flower development in *Costus scaber* (Costaceae) // *Canadian Journal of Botany*. – 1988. – V. 66. – N 2. – P. 339-345.
169. Kirchoff B. K. Inflorescence and flower development in *Musa velutina* H. Wendl. &

- Drude (Musaceae), with a consideration of developmental variability, restricted phyllotactic direction, and hand initiation // *International Journal of Plant Sciences*. – 2017. – V. 178. – N 4. – P. 259–272.
170. Kirchoff B. K. Inflorescence and flower development in the Hedychieae (Zingiberaceae): *Hedychium* // *Canadian Journal of Botany*. – 1997. – V. 75. – N 4. – P. 581-594.
171. Kirchoff B. K. Ovary structure and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales) // *Canadian Journal of Botany*. – 1992. – V. 70. – N 12. – P. 2490-2508.
172. Kirchoff B. K., Kunze H. Inflorescence and floral development in *Orchidantha maxillarioides* (Lowiaceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 1995. – V. 156. – N 2. – P. 159-171.
173. Knuth R. Dioscoreaceae // *Das Pflanzenreich*. Heft 87. – Leipzig: Engelmann, 1924. – S. 1–387.
174. Koblova S. D., Rudall P. J., Sokoloff D. D., Stevenson D. W., Remizowa, M. V. Flower and spikelet construction in Rapateaceae (Poales) // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 12. – e3331.
175. Kocyan A., Endress P. K. Floral structure and development and systematic aspects of some «lower» Asparagales // *Plant Systematics and Evolution*. – 2001a. – V. 229. – N 3. – P. 187-216.
176. Kocyan A., Endress P. K. Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other Orchidaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2001b. – V. 162. – N 4. – P. 847–867.
177. Kodaira E., Fukai S. Floral initiation and development in three field-grown *Allium* species belonging to different sub-genera // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2005. – V. 80. – N 6. – P. 765-773.
178. Kral R. Xyridaceae // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 461-469.
179. Kramer E. M., Hall J. C. Evolutionary dynamics of genes controlling floral development // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2005. – V. 8. – N 1. – P. 13-18.
180. Kubitzki K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998a.
181. Kubitzki K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae)*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998b.
182. Kuo J., McComb A. J. Posidoniaceae // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 404-408.
183. Kwiatkowska D. Flowering and apical meristem growth dynamics // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – V. 59. – N 2. – P. 187-201.
184. Lacroix C. R., Kemp J. R. Developmental morphology of the androecium and gynoecium in *Ruppia maritima* L.: considerations for pollination // *Aquatic Botany*. – 1997. – V. 59. – N 3. – P. 253-262.
185. Lamoreaux R. J., Chaney W. R., Brown K. M. The plastochron index: a review after two decades of use // *American Journal of Botany*. – 1978. – V. 65. – N 5. – P. 586-593.

186. Landau U., Asis L., Williams L. E. The ERECTA, CLAVATA and class III HD-ZIP pathways display synergistic interactions in regulating floral meristem activities // PLOS ONE. – 2015. – V. 10. – N 5. – e0125408.
187. Leebens-Mack J. H., Barker M. S., Carpenter E. J., Deyholos M. et al. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants // Nature. – 2019. – V. 574. – N 7780. – P. 679-685.
188. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österreichische Botanische Zeitschrift. – 1950. – Bd. 97. – S. 403-436.
189. Leinfellner W. Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österreichische Botanische Zeitschrift. – 1951. – Bd. 98. – N 3. – S. 338-358.
190. Leinfellner W. Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata*. III. Zusammenfassende Übersicht der vorgefundenen Abweichungen // Österreichische Botanische Zeitschrift. – 1962. – Bd. 109. – N 4/5. – S. 395-430.
191. Leinfellner W. Über peltate Karpelle, deren Schlauchteil außen vom Ventralspalt unvollkommen aufgeschlitzt ist // Österreichische Botanische Zeitschrift. – 1969. – Bd. 117. – N 3. – S. 276-283.
192. Leins P., Erbar C. Flower and Fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart science publishers, 2010. 439 p.
193. Leins P., Stadler P. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Androeceum der Alismatales // Österreichische Botanische Zeitschrift. – 1973. – Bd. 121. – N 1/2. – S. 51–63.
194. Les D. H., Tippery N. P. In time and with water... the systematics of alismatid monocotyledons // Early events in monocot evolution. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013. – P. 118-164.
195. Lieu S. M. Organogenesis in *Triglochin striata* // Canadian Journal of Botany. – 1979. – V. 57. – N 13. – P. 1418-1438.
196. Lima Silva A. de, Trovó M., Stützel T., Rudall P. J. et al. Floral development and vasculature in *Eriocaulon* (Eriocaulaceae) provide insights into the evolution of Poales // Annals of Botany. – 2021. – V. 128. – N 5. – P. 605-626.
197. Litt A., Kramer E. M. The ABC model and the diversification of floral organ identity // Seminars in Cell & Developmental Biology. – 2010. – V. 21. – N 1. – P. 129-137.
198. Lock I., Ashurkova L. D., Belova O. A., Kvasha I. G., Chashkina N. B., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales) // Wulfenia. – 2009. – V. 16. – P. 33–50.
199. Lorch J. The Discovery of nectar and nectaries and its relation to views on flowers and insects // Isis. – 1978. – V. 69. – N 4. – P. 514-533.
200. Love, A.C. Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences // Biology & Philosophy. – 2007. – V. 22. – P. 691–708.
201. Maas P. J., M. Maas-Van De Kamer, H., Van Benthem J., Snelders H. C. M., Rübsamen, T. Burmanniaceae [Monograph 42] // Flora Neotropica. – 1986. – V. 40/42. – P. 1-189.
202. Maas-Van De Kamer H. M., Weustenfeld T. Triuridaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 452-458.
203. Maas-Van De Kamer H. Triuridiflorae: Gardner's delight? // Monocotyledons: Systematics and Evolution. – Kew, London: Royal Botanic Gardens, 1995. – P. 287–301.

204. Markgraf F. Blütenbau und Verwandtschaft bei den einfachsten Helobiae // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1936. – Bd. 54. – S. 191-228.
205. Mayo S. J., Bogner J., Boyce P. C. Araceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatales and Commelinales (except Gramineae). – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 26-74.
206. Meicenheimer R. D. The plastochron index: Still useful after nearly six decades // American Journal of Botany. – 2014. – V. 101. – N 11. – P. 1821-1835.
207. Melchior H. Reihe Liliiflorae (Liliales) // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2. – Berlin: Bornträger, 1964. – S. 513-543.
208. Merckx V. S. F. T., Freudenstein J. V., Kissling J., Christenhusz M. J. et al. Taxonomy and Classification // Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi. – New York, NY: Springer, 2013. – P. 19-101.
209. Mering S. V. Systematics, phylogeny and biogeography of Juncaginaceae: дис. – Mainz, Univ., Diss., 2013.
210. Mering S. von, Kadereit J. Phylogeny, systematics, and recircumscription of Juncaginaceae - a cosmopolitan wetland family // Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons. – Copenhagen: Aarhus university press, 2010. – P. 55-79.
211. Miki S. The origin of *Najas* and *Potamogeton* // Botanical Magazine, Tokyo. – 1937. – V. 51. – P. 472-480.
212. Mogensen H. L. Floral ontogeny and an interpretation of the inferior ovary in *Agave parryi* // Canadian Journal of Botany. – 1969. – V. 47. – P. 23-26.
213. Nardi K. de O., Campbell L. M., Oriani A. Inferences on gynoecium evolution in *Xyris* (Xyridaceae, Poales) based on floral anatomy and development // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2021. – V. 197. – N 3. – P. 396-419.
214. Narita M., Takahashi H. A comparative study of shoot and floral development in *Paris tetraphylla* and *P. verticillata* (Trilliaceae) // Plant Systematics and Evolution. – 2008. – V. 272. – N 1. – P. 67-78.
215. Nicolson S. W., Nepi M., Panini E. (ed.) Nectaries and nectar. Dordrecht: Springer, 2007. 395 p.
216. Nogueira F. M., Palombini F. L., Kuhn S. A., Rua G. H., Mariath J. E. The inflorescence architecture in Nidularioid genera: understanding the structure of congested inflorescences in Bromeliaceae // Flora. – 2021. – V. 284. – P. 151934.
217. Nunes E. L. P., Lima M. C., Chiara Moco M. C., Coan A. I. Floral development in *Potamogeton* (Potamogetonaceae, Alismatales) with emphasis on gynoecial features // Aquatic Botany. – 2012. – V. 100. – P. 56-61.
218. Nuraliev M. S., Yudina S. V., Shepeleva E. A., Truong B. V., Do T. X., Beer A. S., Remizowa M. V. Floral structure in *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales): new insights from anatomy, vasculature and development // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2021. – V. 195. – N 3. – P. 501-531.
219. Nuraliev M. S., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // PeerJ. – 2020. – V. 8. – e10205.
220. Oriani A., Scatena V. L. Floral Anatomy of *Xyrids* (Poales): Contributions to their reproductive biology, taxonomy, and phylogeny // International Journal of Plant Sciences. 2012. V. 173. N 7. P. 767-779.

221. Oriani A., Scatena V. L. Floral organogenesis and vasculature in Mayacaceae, an enigmatic family of Poales // *Plant Systematics and Evolution*. – 2019. – V. 305. – N 7. – P. 549-562.
222. Oriani A., Scatena V. L. The taxonomic value of floral characters in Rapateaceae (Poales-Monocotyledons) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2013. – V. 299. – N 2. – P. 291-303.
223. Ostenfeld C. H. Contributions to West Australian botany. I. // *Dansk Botanisk Arkiv*. – 1916. – V. 2. – P. 1-44
224. Pande P. C., Singh V. Floral development of *Iris decora* Wall. (Iridaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1981. – V. 83. N 1. – P. 41-56.
225. Posluszny U. Re-evaluation of certain key relationships in the Alismatidae: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae) // *American Journal of Botany*. – 1983. – V. 70. – N 6. – P. 925-933.
226. Posluszny U. Unicarpellate floral development in *Potamogeton zosteriformis* // *Canadian Journal of Botany*. – 1981. – V. 59. – N 4. – P. 495-504.
227. Posluszny U., Charlton W. A. Evolution of the helobial flower // *Aquatic Botany*. – 1993. – V. 44. – N 2. – P. 303-324.
228. Posluszny U., Charlton W. A., Les D. H. Modularity in helobial flowers // *Monocots: systematics and evolution*. – Collingwood: CSIRO. 2000. – P. 63-74.
229. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton densus* // *Canadian Journal of Botany*. 1973. – V. 51. – N 3. – P. 647-656.
230. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton richardsonii* // *American Journal of Botany*. – 1974. – V. 61. – N 2. – P. 209-216.
231. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Ruppia maritima* var. *maritima* // *Canadian Journal of Botany*. – 1974b. – V. 52. – N 7. – P. 1607-1612.
232. Posluszny U., Tomlinson P. B. Morphology and development of floral shoots and organs in certain Zannichelliaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1977. – V. 75. – N 1. – P. 21-46.
233. Prenner G., Vergara-Silva F., Rudall P. J. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture // *Trends in Plant Science*. – 2009. – V. 14. – N 6. – P. 302-309.
234. Prusinkiewicz P., Erasmus Y., Lane B., Harder L. D., Coen E. Evolution and development of inflorescence architectures // *Science*. – 2007. – V. 316. – N 5830. – P. 1452-1456.
235. Puri V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems // *Botanical Review*. – 1951. – V. 17. – N 7. – P. 471-552.
236. Remizova M., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s.str. // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. – 2003. – V. 124. – N 3. – P. 255-271.
237. Remizowa M. V., Graham S. W., Rudall P. J. Editorial: Monocot Phylogenetics and Trait Evolution // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – e1076169.
238. Remizowa M. V., Kuznetsov A. N., Kuznetsova S. P., Rudall P. J., Nuraliev M. S., Sokoloff D. D. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (Xyridaceae, Poales); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2012a. – V. 170. – N 1. – P. 93-111.

239. Remizowa M. V., Nuraliev M. S., Averyanov L. V., Kuznetsov A. N., Kuznetsova S. P. A revision of the family Petrosaviaceae in Vietnam // *Nordic Journal of Botany*. – 2017. – V. 35. – N 3. – P. 262–271.
240. Remizowa M. V., Rudall P. J., Choob V. V., Sokoloff D. D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // *Annals of Botany*. – 2013a. – V. 112. – N 8. – P. 1553-1566.
241. 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*. – Copenhagen: Aarhus university press, 2010. – P. 81-99.
242. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Calvo S., Tomasello A., Rudall P. J. Flowers and inflorescences of the seagrass *Posidonia* (Posidoniaceae, Alismatales) // *American Journal of Botany*. – 2012b. – V. 99. – N 10. – P. 1592-1608.
243. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W., Rudall, P. J. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): Evidence from comparative floral morphology // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – N 4. – P. 1076-1094.
244. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Kondo K. Early flower and inflorescence development in *Dioscorea tokoro* (Dioscoreales): shoot chirality, handedness of cincinni and common tepal-stamen primordia // *Wulfenia*. – 2010. – V. 17. – P. 77-97.
245. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Evolutionary history of the monocot flower // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – V. 97. – N 4. – P. 617-645.
246. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Patterns of bract reduction in racemose inflorescences of early-divergent monocots // *Early Events in Monocot Evolution*. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013b. – P. 185-207.
247. Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2008. – V. 158. – N 1. – P. 1-18.
248. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // *Plant Systematics and Evolution*. – 2006b. – V. 258. – N 3–4. – P. 183-209.
249. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* // *Aliso*. – 2006a. – V. 22. – N 1. – P. 159-171.
250. Ronse De Craene L. Meristic changes in flowering plants: How flowers play with numbers // *Flora*. – 2016. – V. 221. – P. 22-37.
251. Ronse De Craene L. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective // *Journal of Plant Research*. – 2018. – V. 131. – N 3. – P. 367-393.
252. Ronse De Craene L. P. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. – Cambridge: Cambridge Unoversity Press, 2010. – 441 p.
253. Ronse De Craene L. P. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Second edition. – Cambridge: Cambridge Unoversity Press, 2010. – 534 p.
254. Ronse De Craene L. P. R., Linder H. P., Smets E. F. Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoecium // *Plant Systematics and Evolution*. – 2002. – V. 231. – N 1. – P. 225-258.

255. Ronse De Craene L. P., Soltis P. S., Soltis D. E. Evolution of floral structures in basal angiosperms // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – V. 164. – N S5. – P. S329-S363.
256. Ronse Decraene L.-P., Smets E. F. Merosity in flowers: definition, origin, and taxonomic significance // *Plant Systematics and Evolution*. – 1994. – V. 191. – P. 83-104.
257. Ronse Decraene L.P., Clinckemaiïlle D., Smets E. Stamen-petal complexes in Magnoliatae // *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België*. – 1993. – V. 62. – N 1/4. – P. 97-112.
258. Ronse Decraene L. P. R., Smets E. F. Complex polyandry in the Magnoliatae: definition, distribution and systematic value // *Nordic Journal of Botany*. – 1992. – V. 12. – N 6. – P. 621-649.
259. Ronse Decraene L. P. R., Smets E. F. Dédoubléement revisited: towards a renewed interpretation of the androecium of the Magnoliophytina // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1993b. – V. 113. – N. 2. – P. 103-124.
260. Ronse Decraene L.P., Smets E. The distribution and systematic relevance of the androecial character oligomery // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1995. – V. 118. – P. 193-247.
261. Ronse Decraene L.P., Smets E. The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1993a. – V. 113. P. 285-350.
262. Rosa M. M. Anatomia floral de espécies de Eriocaulaceae e de *Cephalostemon riedelianus* Koern. (Rapateaceae). Unpublished Thesis. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brazil, 2006. 78 p.
263. Rosa M. M., Scatena V. L. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae) // *Flora*. – 2003. – V. 198. – N 3. – P. 188-199.
264. Rübsamen-Weustenfeld T. Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Triuridiaceae. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1991. 113 S.
265. Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons // *International Journal of Plant Sciences*. – 2002. – V. 163. – N 2. – P. 261-276.
266. Rudall P. J. All in a spin: centrifugal organ formation and floral patterning // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2010. – V. 13. – N 1. – P. 108-114.
267. Rudall P. J. Centrifugal stamens in a modern phylogenetic context: was Corner right? // *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special volume. Series*. 2011. V. 80. P. 142–155.
268. Rudall P. J. Fascicles and filamentous structures: comparative ontogeny of morphological novelties in Triuridaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2008. – V. 169. – N 8. – P. 1023-1037.
269. Rudall P. J. Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – V. 164. – N S5. – P. S307-S320.
270. Rudall P. J., Alves M., Sajo M. G. Inside-out flowers of *Lacandonia brasiliiana* (Triuridaceae) provide new insights into fundamental aspects of floral patterning // *PeerJ*. – 2016. – V. 4. – e1653.



271. Rudall P. J., Bateman R. M. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypotheses of floral evolution // *Systematic Botany*. – 2006. – V. 31. – N 2. – P. 223-238.
272. Rudall P. J., Bateman R. M., Fay M. F., Eastman A. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers // *American Journal of Botany*. – 2002. – V. 89. – N 12. – P. 1867-1883.
273. Rudall P. J., Conran J. G. Systematic placement of Dasypogonaceae among commelinid monocots: evidence from flowers and fruits // *Botanical Review*. – 2012. – V. 78. – N 4. – P. 398-415.
274. Rudall P. J., Manning J. C., Goldblatt P. Evolution of floral nectaries in Iridaceae // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2003. – V. 90. – N 4. – P. 613-631.
275. Rudall P. J., Ryder R. A., Baker W. J. Comparative gynoeceum structure and multiple origins of apocarpy in coryphoid palms (Arecaceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 2011. – V. 172. – N 5. – P. 674-690.
276. Rudall P. J., Sajo M. G. Systematic position of *Xyris*: flower and seed anatomy // *International Journal of Plant Sciences*. – 1999. – V. 160. – N 4. – P. 795-808.
277. Rudall P. J., Stobart K. L., Hong W. P., Conran J. G. et al. Consider the lilies: systematics of Liliales // *Monocots: Systematics and Evolution*. V. 1. – Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 347-359.
278. Rüter E. Über Vorblattbildung bei Monocotylen // *Flora*. – 1918. – Bd 110. – S. 193-261.
279. Sajo M. D. G., Wanderley M. D. G. L., de Menezes N. L. Observações anatômicas sobre a vascularização floral em *Xyris* L. (Xiridaceae) // *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*. – 1997. – V. 16. – P. 15-19.
280. Sajo M. G., Oriani A., Scatena V. L., Rudall P. J. Floral ontogeny and vasculature in Xyridaceae, with particular reference to staminodes and styler appendages // *Plant Systematics and Evolution*. – 2017. – V. 303. – N 9. – P. 1293-1310.
281. Sajo M. G., Rudall P. J., Prychid C. J. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots // *Plant Systematics and Evolution*. – 2004. – V. 247. – № 3-4. – P. 215-231.
282. Salisbury E. J. Floral construction in the Helobiales // *Annals of Botany*. – 1926. – V. 40. – N 158. – P. 419-445.
283. Sattler R. "Fusion" and "continuity" in floral morphology // *Notes R. Bot. Gard. Edinb.* – 1978. – V. 36. – P. 397-405.
284. Sattler R. Organogenesis of flowers. A photographic text-atlas. Toronto: University of Toronto Press, 1973. 207 p.
285. Sattler R. Perianth development of *Potamogeton richardsonii* // *American Journal of Botany*. – 1965. – V. 52. – N 1. – P. 35-41.
286. Sattler R. Petal inception and the problem of pattern detection // *Journal of Theoretical Biology*. – 1967. – V. 17. – N 1. – P. 31-39.
287. Sattler R., Singh V. Floral development of *Hydrocleis nymphoides* // *Canadian Journal of Botany*. – 1973. – V. 51. – N 12. – P. 2455-2458.
288. Sattler R., Singh V. Floral organogenesis of *Echinodorus amazonicus* Rataj and floral construction of the Alismatales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1978. – V. 77. – N 3. – P. 141-156.

289. Sattler R., Singh V. Floral organogenesis of *Limnocharis flava* // Canadian Journal of Botany. – 1977. – V. 55. – N 9. – P. 1076-1086.
290. Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S. et al. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // Nature Communications. – 2017. – V. 8. – N 1. – P. 16047.
291. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries // Acta Botanica Neerlandica. – 1985. – V. 34. – N 1. – P. 125-128.
292. Schmid R. Reproductive versus extra-reproductive nectaries—historical perspective and terminological recommendations // Botanical Review. – 1988. – V. 54. – N 2. – P. 179-227.
293. Scotland R. W., Olmstead R. G., Bennett J. R. Phylogeny reconstruction: the role of morphology // Systematic Biology. – 2003. – V. 52. – N 4. – P. 539-548.
294. Serbanescu-Jitariu G. Considérations sur le gynécée et le fruit de *Scheuchzeria palustris* L. // Revue Roumaine de Biologie, Série de Botanique. – 1966. – V. 11. – P. 435-439.
295. Shi B., Vernoux T. Patterning at the shoot apical meristem and phyllotaxis // Current Topics in Developmental Biology. – 2019. – V. 131. – P. 81-107.
296. Silva A. de L., Alves M. V. S., Coan A. I. Comparative floral morphology and anatomy of Thurniaceae, an early-diverging family in the cyperids (Poales, Monocotyledons) // Plant Systematics and Evolution. – 2020. – V. 306. – N 3. – P. 1-14.
297. Simpson M. G. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny // International Journal of Plant Sciences. – 1998. – V. 159. – N 3. – P. 466-479.
298. Simpson M. G. Septal nectary anatomy and phylogeny of the Haemodoraceae // Systematic Botany. – 1993. – V. 18. – N 4. – P. 593-613.
299. Singh V. Development of gynoecium in *Triglochin* in three dimensions // Current Science. – 1973. – V. 42. – N 23. – P. 813-815.
300. Singh V. Morphological and anatomical studies in Helobiae // Proceedings of the Indian Academy of Sciences. – 1966. – V. 63. – N 6. – P. 313-320.
301. Singh V. Morphological and anatomical studies in Helobiae II. Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae // Botanical Gazette. – 1965. – V. 126. – N 2. – P. 137-144.
302. Singh V., Sattler R. Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata* // Canadian Journal of Botany. – 1977a. – V. 55. – P. 1087-1105.
303. Singh V., Sattler R. Floral development of *Alisma triviale* // Canadian Journal of Botany. – 1972. – V. 50. – P. 619-627.
304. Singh V., Sattler R. Floral development of *Aponogeton natans* and *A. undulatus* // Canadian Journal of Botany. – 1977. – V. 55. – N 9. – P. 1106-1120.
305. Singh V., Sattler R. Floral development of *Butomus umbellatus* // Canadian Journal of Botany. – 1974. – V. 52. – P. 223-230.
306. Singh V., Sattler R. Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia* // Canadian Journal of Botany. – 1973. – V. 51. – P. 1093-1095.
307. Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution // Monocots: Systematics and Evolution. Melbourne: CSIRO, 2000. P. 230–240.
308. Smith R. W. The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare* // Botanical Gazette. – 1910. – V. 49. – N 4. – P. 281-289.
309. Sokoloff D. D., Degtjareva G. V., Endress P. K., Remizowa M. V. et al. Inflorescence

- and early flower development in Loteae (Leguminosae) in a phylogenetic and taxonomic context // *International Journal of Plant Sciences*. – 2007. – V. 168. – N 6. – P. 801-833.
310. Sokoloff D. D., Remizowa M. V. The use of plant ontologies in comparative and evolutionary studies should be flexible // *American Journal of Botany*. – 2021. – V. 108. – N 6. – P. 909-911.
311. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Bateman R. M., Rudall P. J. Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // *American Journal of Botany*. – 2018. – V. 105. – N 1. – P. 5-15.
312. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Barrett M. D., Conran J. G., Rudall P. J. Morphological diversity and evolution of Centrolepidaceae (Poales), a species-poor clade with diverse body plans and developmental patterns // *American journal of Botany*. – 2015. – V. 102. – N 8. – P. 1219-1249.
313. Sokoloff D. D., von Mering S., Jacobs S. W., Remizowa M. V. Morphology of *Maundia* supports its isolated phylogenetic position in the early-divergent monocot order Alismatales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2013. – V. 173. – N 1. – P. 12-45.
314. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Linder H. P., Rudall P. J. Morphology and development of the gynoeceum in Centrolepidaceae: the most remarkable range of variation in Poales // *American Journal of Botany*. – 2009. – V. 96. – N 11. – P. 1925-1940.
315. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Timonin A. C., Oskolski A. A., Nuraliev M. S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots) // *Biologia Serbica*. – 2018. – V. 40. – P. 16-46.
316. Sokoloff D. D., Yadav S. R., Chandore A. N., Remizowa M. V. Stability despite reduction: flower structure, patterns of receptacle elongation and organ fusion in *Eriocaulon* (Eriocaulaceae: Poales) // *Plants*. – 2020. – V. 9. – N 11. – e1424.
317. Sokoloff D., Rudall P. J., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – V. 57. – N 13. – P. 3517-3530.
318. Soros-Pottruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix* (Zosteraceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 1994. – V. 155. – N 4. – P. 405-420.
319. Soros-Pottruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Zostera* and a reconsideration of *Heterozostera* (Zosteraceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 1995. – V. 156. – N 2. – P. 143-158.
320. Sousa G. M., de Lapa Wanderley M. D. G., Alves M. Inflorescence architecture in Brazilian species of *Aechmea* subgenus *Chevaliera* (Bromeliaceae – Bromelioideae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2008. – V. 158. – N 4. – P. 584-592.
321. Stauffer F. W., Asmussen C. B., Henderson A., Endress P. K. A revision of *Asterogyne* (Arecaceae: Arecoideae: Geonomeae) // *Brittonia*. – 2003. – V. 55. – N 4. – P. 326-356.
322. Stauffer F. W., Baker W. J., Dransfield J., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics of *Pelagodoxa* and *Sommieria* (Arecaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2004. – V. 146. – N 1. – P. 27-39.
323. Stauffer F. W., Barfod A., Endress P. K. Floral structure in *Licuala peltata* (Arecaceae: Coryphoideae) with special reference to the architecture of the unusual labyrinthine nectary // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2009. – V. 161. – N 1. – P. 66-77.
324. Stauffer F. W., Endress P. K. Comparative morphology of female flowers and systematics in Geonomeae (Arecaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2003. – V. 242. –

N 1. – P. 171-203.

325. Stauffer F. W., Rutishauser R., Endress P. K. Morphology and development of the female flowers in *Geonoma interrupta* (Arecaceae) // *American Journal of Botany*. – 2002. – V. 89. – N 2. – P. 220-229.
326. Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Hewardieae, Petrosavieae, and Tricyrteae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1978. – V. 77. – N 2. – P. 95-106.
327. Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Tofieldieae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1979. – V. 79. – N 4. – P. 321-332.
328. Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Helonieae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1980. – V. 80. – N 4. – P. 341-356.
329. Stevenson D. W., Colella M., Boom B. Rapateaceae // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. – P. 415-424.
330. Stützel T. Blüten und Infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen // *Dissertationes Botanicae*. – 1984. – Bd. 71. – S. 1-108.
331. Stützel T. Eriocaulaceae // *The families and genera of vascular plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin: Springer, 1998. – P. 197-207.
332. Sun K., Zhang Z.-Y., Chen J.-K. Floral organogenesis of *Potamogeton distinctus* A. Benn. (Potamogetonaceae) // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2000. – V. 38. – N 6. – P. 528-531.
333. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1997. 643 p.
334. Takhtajan A. Flowering Plants. New York: Springer Science & Business Media, 2009. 906 p.
335. Tamura M. N. Nartheciaceae // *The Families and Genera of Vascular Plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. P. 381-392.
336. Tanaka N. A synopsis of the genus *Chamaelirium* (Melanthiaceae) with a new infrageneric classification including *Chionographis* // *Taiwania*. – 2017. – V. 62. – N 2. – P. 157-167.
337. Thorne R. An Updated phylogenetic classification of the flowering plants // *Aliso*. – 1992. – V. 13. – N 2. – P. 365-389.
338. Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae // *Evolutionary biology*. – Boston MA: Springer, 1976. – P. 35-106.
339. Tobe H., Huang Y. L., Kadokawa T., Tamura M. N. Floral structure and development in Nartheciaceae (Dioscoreales), with special reference to ovary position and septal nectaries // *Journal of Plant Research*. – 2018. – V. 131. – N 3. – P. 411-428.
340. Tomlinson P. B. Monocotyledons – towards an understanding of their morphology and anatomy // *Advances in Botanical Research*. – 1970. – Vol. 3. – P. 208-290.
341. Tomlinson P. B. Anatomy of the Monocotyledons. Volume VII. Helobiae (Alismatidae), including the Sseagrasses. Oxford, Clarendon Press, 1982. 559 p.
342. 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.

343. Uhl N. W. Floral organogenesis in palms // Aspects of floral development. – Berlin: Cramer, 1988.– P. 25-44.
344. Uhl N. W., Dransfield J. Development of the inflorescence, androecium, and gynoecium with reference to palms // Contemporary problems in plant anatomy. – 1984. – P. 397–449.
345. Uhl N. W., Moore H. E. Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms // Annals of Botany. – 1980. – V. 45. – N 1. – P. 57-75.
346. Uhl N. W., Moore H. E. Centrifugal stamen initiation in phytelephantoid palms // American Journal of Botany. – 1977. – V. 64. – N 9. – P. 1152-1161.
347. Uhl N. W., Moore Jr. H. E. The palm gynoecium // American Journal of Botany. – 1971. – V. 58. – N 10. – P. 945-992.
348. Utech F. Floral vascular anatomy of *Harperocallis flava* McDaniel and its systematic relationship within the Tofieldieae (Liliaceae) // Abstr. XV Int. Bot. Congr. Yokogama, 1993. P. 207.
349. Utech F. Floral vascular anatomy of *Japonolirion osense* Nakai (Liliaceae) and its tribal relationship // Annals of Carnegie Museum. – 1984. – V. 53. – P. 447-461.
350. Utech F. Floral vascular anatomy of *Pleea tenuifolia* Michx. (Liliaceae-Tofieldieae) and its reassigment to Tofieldia // Annals of Carnegie Museum. – 1978a. – V. 47. – P. 423-454.
351. Utech F. Floral vascular anatomy of the monotypic Japanese *Metanarthecium luteoviride* Maxim. (Liliaceae-Melanthioideae). // Annals of Carnegie Museum. – 1978b. – V. 47. – N 19. – P. 455-477.
352. Utech F. H. Biology of *Scoliopus* (Liliaceae) I. Phytogeography and systematics // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1992. – V. 79. – N 1. – P. 126-142.
353. Utech F. H. Floral vascular anatomy of *Scoliopus bigelovii* Torrey (Liliaceae-Parideae-Trilliaceae) and tribal note // Annals of Carnegie Museum. – 1979. – V. 48. – P. 43-71.
354. Utech F. H., Kawano S. Vascular floral anatomy of the Japanese *Paris tetraphylla* A. Gray (Liliaceae-Parideae) // The journal of phytogeography and taxonomy (The Journal of Geobotany). – 1980. – V. 28. – N 1. – P. 17-23.
355. Vaikos N. P., Pai R. M. The floral anatomy of *Gloriosa superba* L. and *Tricyrtis pilosa* Wall. (Liliaceae) // Proceedings of the Indian Academy of Sciences. – 1986. – V. 96. – N 3. – P. 233-239.
356. Vaikos N. P., Pai R. M. The floral anatomy of *Kniphofia uvaria* Hook. (Liliaceae: Kniphofieae) // Proceedings of the Indian Academy of Sciences. – 1982. – V. 91. – N 4. – P. 351-356.
357. Van Heel W. A. A SEM-investigation on the development of free carpels // Blumea. – 1981. – V. 27. – N 2. – P. 499-522.
358. Van Heel W. A. On the development of some Gynoecia with septal nectaries // Blumea. – 1988. – V. 33. – N 2. – P. 477-504.
359. Van Heel W. A. The ascidiform early development of free carpels // Blumea. – 1983. – V. 28. – N 2. – P. 231-270.
360. Venturelli M., Bouman F. Development of ovule and seed in Rapateaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1988. – V. 97. – N 3. – P. 267-294.
361. Verbeke J. A. Fusion Events During Floral Morphogenesis // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1992. – V. 43. – N 1. – P. 583-598.

362. Volkova O. A., Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Severova E. E. A developmental study of pollen dyads and notes on floral development in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2016. – V. 182. – N 4. – P. 791-810.
363. Vrijdaghs A., Goetghebeur P., Smets E. F., Muasya A. M. The floral scales in *Hellmuthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study // Annals of Botany. – 2006. – V. 98. – N 3. – P. 619-630.
364. Weberling F. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart: Ulmer, 1981. 391 S.
365. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge: Cambridge University Press, 1989.
366. White P. R. Studies on the banana. An investigation of the floral morphology and cytology of certain types of the genus *Musa* L // Zeitschrift fuer Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. – 1928. – V. 7. – N 5. – P. 673-733.
367. Wiens J. J. The role of morphological data in phylogeny reconstruction // Systematic Biology. – 2004. – V. 53. – N 4. – P. 653–661.
368. Wilder G. J. Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledoneae) // Botanical Gazette. – 1975. – V. 136. – P. 159-170.
369. Wilder G. J. Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (Butomaceae) and *Limnocharis flava* (Limnocharitaceae) // American Journal of Botany. – 1974. – V. 61. – N 4. – P. 379-394.
370. Wilkin P., Schols P., Chase M. W., Chayamarit K. et al. A plastid gene phylogeny of the yam genus, Dioscorea: roots, fruits and Madagascar // Systematic Botany. – 2005. – V. 30. – N 4. – P. 736-749.
371. Wolpert L. Positional information and pattern formation // Current topics in developmental biology. – 1971. – V. 6. – P. 183-224.
372. World Checklist of Selected Plant Families: Royal Botanic Gardens, Kew [Электронный ресурс]. URL: <https://wcsp.science.kew.org/home.do> (дата обращения: 01.02.2022).
373. Yudina S. V., Kocyan A., Truong B. V., Vislobokov N. A., Lyskov D. F., Nuraliev M. S., Remizowa M. V. Structure and development of flowers and inflorescences in *Burmannia* (Burmanniaceae, Dioscoreales) // Frontiers in Plant Science. – 2022. – V. 13. – e849276.
374. Zagórska-Marek B. Phyllotaxic diversity in *Magnolia* flowers // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 1994. – V. 63. – P. 117-137.
375. Zagórska-Marek B., Szpak M. Virtual phyllotaxis and real plant model cases // Functional Plant Biology. – 2008. – V. 35. – N 10. – P. 1025-1033.
376. Zomlefer W. B. The genera of Tofieldiaceae in the Southeastern United States // Harvard Papers in Botany. – 1997. – V. 2. – P. 179-194.
377. Zuraw B., Weryszko-Chmielewska E., Laskowska H., Pogroszewska E. The structure of septal nectaries and nectar presentation in the flowers of *Allium aflatanense* B. Fedtsch. // Acta Agrobotanica. – 2009. – V. 62. – N 2. – P. 31-41.

## СПИСОК СТАТЕЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ремизова М. В. Строение и развитие гинцея *Ledebouria socialis* (Asparagaceae) как ключ к пониманию эволюции септальных нектарников в порядке Asparagales // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107. – № 7. – С. 672-679.
2. Ремизова М. В. Шаг вверх, два шага вниз: порядок заложения органов цветка // Онтогенез. – 2019. – Т. 50. – № 6. – С. 407-423.
3. Ремизова М. В. Структура цветка у *Japonolirion* и *Petrosavia* (Petrosaviales) // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – № 2. – С. 198-214.
4. Ремизова М. В., Локк И. Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных как отражение филогенетических и морфогенетических процессов // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 2. – С. 183-202.
5. Ремизова М. В., Соколов Д. Д. О строении плода *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae, Alismatales) // Мемориальный каденский сборник / Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. – М.: Макс Пресс, 2014. – С. 191-202.
6. Ремизова М. В., Соколов Д. Д., Москвичева Л. А. Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (Tofieldiaceae) // Ботанический журнал. 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 840-853.
7. Koblova S. D., Rudall P. J., Sokoloff D. D., Stevenson D. W., Remizowa, M. V. Flower and spikelet construction in Rapateaceae (Poales) // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 12. – e3331.
8. Nuraliev M. S., Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // *PeerJ*. – 2020. – V. 8. – e10205.
9. Remizowa M., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s.str. // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. – 2003. – V. 124. – N 3. – P. 255-271.
10. Remizowa M. V., Graham S. W., Rudall P. J. Editorial: Monocot Phylogenetics and Trait Evolution // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – e1076169.
11. Remizowa M. V., Kuznetsov A. N., Kuznetsova S. P., Rudall P. J., Nuraliev M. S., Sokoloff D. D. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (Xyridaceae, Poales); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2012a. – V. 170. – N 1. – P. 93-111.
12. Remizowa M. V., Rudall P. J., Choob V. V., Sokoloff D. D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // *Annals of Botany*. – 2013a. – V. 112. – N 8. – P. 1553-1566.
13. 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*. – Copenhagen: Aarhus university press, 2010. – P. 81-99.
14. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Calvo S., Tomasello A., Rudall P. J. Flowers and inflorescences of the seagrass *Posidonia* (Posidoniaceae, Alismatales) // *American Journal of Botany*. – 2012b. – V. 99. – N 10. – P. 1592-1608.

15. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W., Rudall P. J. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): Evidence from comparative floral morphology // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – N 4. – P. 1076-1094.
16. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Kondo K. Early flower and inflorescence development in *Dioscorea tokoro* (Dioscoreales): shoot chirality, handedness of cincinni and common tepal-stamen primordia // *Wulfenia*. – 2010. – V. 17. – P. 77-97.
17. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Evolutionary history of the monocot flower // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – V. 97. – N 4. – P. 617-645.
18. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Patterns of bract reduction in racemose inflorescences of early-divergent monocots // *Early events in monocot evolution*. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013b. – P. 185-207.
19. Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2008. – V. 158. – N 1. – P. 1-18.
20. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // *Plant Systematics and Evolution*. – 2006b. – V. 258. – N 3-4. – P. 183-209.
21. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* // *Aliso*. – 2006a. – V. 22. – N 1. – P. 159-171.
22. Sokoloff D. D., Remizowa M. V. The use of plant ontologies in comparative and evolutionary studies should be flexible // *American Journal of Botany*. – 2021. – V. 108. – N 6. – P. 909-911.
23. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Bateman R. M., Rudall P. J. Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // *American Journal of Botany*. – 2018. – V. 105. – N 1. – P. 5-15.
24. Sokoloff D. D., von Mering S., Jacobs S. W., Remizowa M. V. Morphology of *Maundia* supports its isolated phylogenetic position in the early-divergent monocot order Alismatales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2013. – V. 173. – N 1. – P. 12-45.
25. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Timonin A. C., Oskolski A. A., Nuraliev M. S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots) // *Biologia Serbica*. – 2018. – V. 40. – P. 16-46.
26. Sokoloff D. D., Yadav S. R., Chandore A. N., Remizowa M. V. Stability despite reduction: flower structure, patterns of receptacle elongation and organ fusion in *Eriocaulon* (Eriocaulaceae: Poales) // *Plants*. – 2020. – V. 9. – N 11. – e1424.
27. Sokoloff D., Rudall P. J., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – V. 57. – N 13. – P. 3517-3530.
28. Volkova O. A., Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Severova E. E. A developmental study of pollen dyads and notes on floral development in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2016. – V. 182. – N 4. – P. 791-810.