

УДК 582.531

ЛАБИЛЬНОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales): ОТ ДВУХ ЛАТЕРАЛЬНЫХ ЦВЕТКОВ К ОДНОМУ ТЕРМИНАЛЬНОМУ

© 2011 г. И. Э. Локк, Д. Д. Соколов, М. В. Ремизова

Кафедра высших растений биологического факультета МГУ, 119991 Москва

E-mail: ingridlock@rambler.ru, sokoloff-v@yandex.ru, remizowa@yahoo.com

Поступила в редакцию 25.02.10

Окончательный вариант получен 16.11.10

Элементарное соцветие *Ruppia* обычно представлено открытым двухцветковым колосом, но изредка цветки конгенитально сростаются друг с другом, образуя единую терминальную цветкоподобную структуру. Данное отклонение от типичного для *Ruppia* хода морфогагенеза репродуктивных структур похоже на таковое у хорошо изученных мутантов модельных объектов генетики развития — *Arabidopsis* и *Antirrhinum*. Изучение *Ruppia* позволяет проследить лабильность морфогагенеза по данному признаку в естественных популяциях. Эти данные важны для понимания эволюционного перехода от открытых к закрытым соцветиям. В этой работе впервые приводятся данные о частоте встречаемости терминальных цветкоподобных структур в природных популяциях *Ruppia maritima* и об особенностях их морфогагенеза, впервые проведено сравнение васкулатуры соцветий со свободными и сростшимися цветками. Показано, что частота встречаемости соцветий со сростшимися цветками сильно варьирует от популяции к популяции. Данные о варьировании числа органов в цветках у растений из разных популяций позволяют предположить, что увеличение размера флоральных примордиев — один из факторов, способствующих их объединению в единый примордий терминальной структуры. Проводящая система соцветий *R. maritima* со сростшимися цветками устроена так же, как проводящая система одного цветка, причем ничто не противоречит гипотезе о терминальном положении этой структуры. В соцветиях *R. maritima* со сростшимися цветками в трансверсальном положении нередко встречаются тычинки с инвертированной полярностью. Возможно, это первый документально зафиксированный случай инверсии относительной полярности тычинок и плодолистиков у покрытосеменных растений.

Ключевые слова: морфогагенез, инверсия полярности, конгенитальное срастание, соцветие, терминальные цветкоподобные структуры, фасциация, цветок, *Ruppia*.

В последние десятилетия достигнут значительный прогресс в понимании генетических механизмов регуляции морфогагенеза соцветий у модельных представителей покрытосеменных растений. Традиционно при изучении морфологии соцветий большое внимание уделяют наличию или отсутствию терминальных цветков на осях различных порядков. Этот признак лежит в основе описательных классификаций соцветий, которые широко используются ботаниками (Troll, 1964; Weberling, 1989; Кузнецова, 1991; Кузнецова и др., 1992). Два классических объекта экспериментальных исследований генетической регуляции морфогагенеза репродуктивных органов растений — *Arabidopsis* и *Antirrhinum* — в диком типе имеют соцветия без терминальных цветков. Получены мутанты *Arabidopsis* и *Antirrhinum*, которые всегда или при определенных условиях развивают соцветия с терминальными цветками, выявлены и проанализированы со-

ответствующие регуляторные гены (Alvarez et al., 1992; Coen, Nugent, 1994; Bradley et al., 1996, 1997; Liljegren et al., 1999; Ежова, Пенин, 2001; Пенин и др., 2005), а отчасти — их ортологи у некоторых других покрытосеменных (Ordidge et al., 2005). Детальное изучение мутантов показало, что структура, развивающаяся у них на верхушке соцветия, может существенно отличаться по морфологии от латеральных цветков, характерных для данного вида (Пенин и др., 2005). Иногда ее можно интерпретировать как результат полного срастания самых верхних латеральных цветков. Поэтому для обобщения всего разнообразия структур, наблюдаемых у такого рода мутантов, целесообразно использовать более нейтральное понятие — терминальные цветкоподобные структуры (о термине см.: Sokoloff et al., 2006).

Терминальные цветкоподобные структуры выявлены — с большей или меньшей частотой — и при

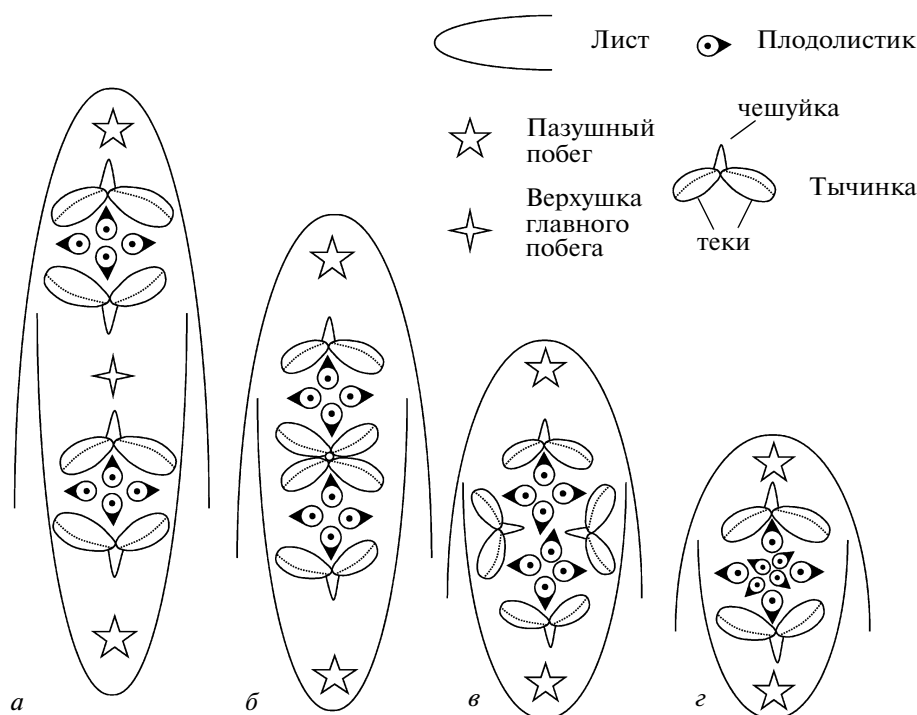


Рис. 1. Диаграммы, иллюстрирующие морфологический ряд, связывающий соцветия *Ruppia maritima* типичного строения и соцветия с терминальной цветкоподобной структурой. Рисунок в графически измененной форме воспроизведен из работы (Sokoloff et al. 2006); положение придатков тычинок на рисунке *в* указано по новым результатам данного исследования.

изучении естественной изменчивости структуры соцветий в природных популяциях различных однодольных и двудольных растений, которые в норме имеют соцветия без терминального цветка (Buzgo, Endress, 2000; Buzgo et al., 2004; Sokoloff et al., 2006; Lock et al., 2009). Анализ терминальных цветкоподобных структур у растений из природных популяций и их сравнение с таковыми у мутантов модельных организмов важны для понимания общих для покрытосеменных растений механизмов регуляции морфогенеза, а также для выявления возможных направлений эволюционных преобразований соцветий и конкретных сценариев таких преобразований (Sokoloff et al., 2006). Представители семейства Ruppiales, включающего один род (*Ruppia*), на наш взгляд, особенно перспективны как объект для исследований в данной области. У них отмечено не просто формирование терминальных цветкоподобных структур, а полное преобразование двухцветкового колоса (то есть соцветия с двумя сидячими латеральными цветками) в терминальную цветкоподобную структуру. Высказана гипотеза, что в ходе эволюции сходные преобразования привели к возникновению традиционно описываемых как терминальные цветки своеобразных репродуктивных структур у близкого к Ruppiales семейства Cymodoceaceae (Sokoloff et al., 2006).

Виды *Ruppia* — многолетние или однолетние водные растения, обитающие в солоноватых водоемах разной степени солености. Имея исключительно широкое географическое распространение, представители рода встречаются как в прибрежных водах и на литорали морей и океанов, так и во внутриматериковых водоемах. Когда растение переходит к формированию репродуктивных структур, побеги *Ruppia* сильно ветвятся и оси каждого порядка ветвления завершаются элементарным соцветием — двухцветковым колосом (Gamerro, 1968; Posluszny, Sattler, 1974; Dahlgren et al., 1985; Цвелев, 1982; Kaul, 1993; Мавродиев, Соколов, 1998). В колосе *Ruppia* один цветок расположен несколько выше другого. Цветки не имеют кроющих листьев, поэтому может возникнуть вопрос, не является ли верхний цветок морфологически терминальным. Латеральное положение верхнего цветка колоса доказывается его расположением под явственным углом (около 90 градусов) к оси соцветия, а также наблюдаемым иногда продолжением оси соцветия выше места прикрепления верхнего цветка (Gamerro, 1968; Цвелев, 1982; Tomlinson, 1982). Цветок *Ruppia* (см. рис. 1, *а*) имеет две тычинки в медианном положении, каждая с очень короткой нитью и широким связником. На верхушке связника, с его абаксиальной (т.е. удаленной от центра цветка) стороны, находится небольшая чешуйка. Согласно одной точке зрения — это

рудимент приросшего к тычинке листочка околоцветника, а согласно другой – вырост тычинки, не имеющий отношения к околоцветнику (Gamerro, 1968; Markgraf, 1936; Posluszny, Sattler, 1974; Цвелев, 1982; Kaul, 1993; Мавродиёв, Соколов, 1998). Гинецей состоит из свободных плодolistиков. Число плодolistиков в цветке варьирует в пределах рода от 2 до 19 (Kaul, 1993; Zhao, Wu, 2008), но часто их 4, в двух димерных кругах (рис. 1).

При предварительном изучении материала по *Ruppia maritima*, собранного на побережье Белого моря, были обнаружены соцветия, в которых два латеральных цветка колоса были в различной степени сросшимися между собой (Sokoloff et al., 2006). При небольшой степени срастания между цветками расположенные рядом друг с другом верхние тычинки двух соседних цветков срастались в единый орган (рис. 1, б). При значительной степени срастания двух цветков колоса формировалась структура, которая по своей морфологии напоминала единственный терминальный цветок (рис. 1, з). Такая терминальная цветкоподобная структура гомологична типичному соцветию из двух латеральных цветков, что доказывается наличием целого ряда переходных форм (например, рис. 1, в) среди соцветий, принадлежащих растениям из одной популяции (Sokoloff et al., 2006). В работе (Sokoloff et al., 2006) дано лишь краткое описание терминальных цветкоподобных структур у *Ruppia maritima*. В ней нет данных об анатомическом строении соцветий со сросшимися цветками, о частотах встречаемости таких соцветий и о некоторых деталях их морфологии. Ниже мы представляем данные о соцветиях *R. maritima* из других популяций с побережья Белого моря, восполняющие этот пробел. Следует отметить, что нам неизвестны работы других авторов, в которых было бы упомянуто явление срастания цветков у *Ruppia*, хотя цветкам и соцветиям представителей этого рода (в том числе – *R. maritima*) посвящено несколько детальных исследований (Gamerro, 1968; Posluszny, Sattler, 1974; Kaul, 1993; Lacroix, Kemp, 1997).

Формирование соцветий со сросшимися цветками у *Ruppia* – результат существенной модификации типичной для представителей данного рода программы морфогенеза репродуктивных структур. Срастание между цветками носит конгенитальный характер. Процесс конгенитального срастания как таковой в ходе морфогенеза не наблюдается, и о факте срастания можно судить лишь на основании построения морфологических рядов (Verbeke, 1992; Соколов и др., 2006). Поскольку процесс конгенитального срастания нельзя напрямую наблюдать в ходе морфогенеза, конгенитально сросшиеся структуры можно также рассматривать как “недоразделившиеся”. Поэтому процессы, ведущие к появлению терминальных цветкоподобных структур у *Ruppia* и ряда других расте-

ний, во многом близки к явлению фасциации (Sokoloff et al., 2006), которое связано со значительным увеличением объема апикальной меристемы.

Хотя анализ лабильности морфогенеза соцветий у беломорских растений *R. maritima* представляет очевидный интерес, его прямое изучение технически затруднено. Поскольку разные варианты морфогенеза могут реализовываться даже при развитии разных соцветий одного растения, невозможно предсказать судьбу каждого конкретного зачатка соцветия и, соответственно, выстраивать морфогенетические ряды из соцветий, зафиксированных на разных стадиях развития. Кроме того, ключевой этап морфогенеза – разметка положения органов цветка (Чуб, Пенин, 2004) – осуществляется, вероятно, у всех покрытосеменных, до того, как зачатки этих органов становятся заметны при изучении меристем с помощью сканирующего электронного микроскопа. О закономерностях морфогенеза можно судить ретроспективно – по числу и относительному расположению органов в дефинитивной структуре, а также – по пространственной организации проводящей системы. Тяжи прокампия, из которых позже развиваются проводящие пучки, появляются вблизи апекса побега или цветка, следуя направлениям потоков ауксинов; при этом распределение потоков ауксинов играет ключевую роль и в определении позиции заложения примордиев (Чуб, 2009). Поскольку у растений, для которых отмечены терминальные цветкоподобные структуры, строение верхушки варьирует от соцветия к соцветию, прямое изучение закономерностей транспорта ауксина на самых ранних стадиях морфогенеза даст мало информации, так как не будет известна дефинитивная структура верхушки соцветия. В этой ситуации анализ васкулатуры сформированного соцветия позволит дать ретроспективное представление о потоках ауксинов в развивающемся соцветии.

Целью данной работы было изучить морфогенез и изменчивость дефинитивной структуры цветков и соцветий *R. maritima* на материале из нескольких природных популяций на побережье Белого моря, а также сравнить васкулатуру соцветий со свободными и в разной степени сросшимися цветками.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Побеги с соцветиями *Ruppia maritima* L. собраны в июле 2006 и в июле 2008 гг. в четырех точках в окрестностях Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ (Лоухский район Республики Карелия, поселок Приморский): в соленом озере на Зеленом мысе, на верхней литорали острова Покормежный, на верхней лито-

рали Кислой губы и на верхней литорали Ермолинской губы.

Морфологическую изменчивость элементарных соцветий изучали с помощью стереомикроскопов МБР-1 и Olympus SZX-7; результаты оформляли путем зарисовки схем. По возможности для анализа использовали произвольно выбранные соцветия с разных экземпляров, хотя из-за густоты расположения разветвленных ползучих и укореняющихся побегов руппии трудно исключить возможность включения в анализ нескольких соцветий с одного экземпляра. Так как при раскрытии цветка руппии тычинки быстро опадают, а ножки плодолистиков сильно удлиняются, для изучения отбирали полностью сформированные соцветия на стадии непосредственно перед цветением. Для изучения морфогенеза и более наглядной документации дефинитивной структуры соцветий использован сканирующий электронный микроскоп CAMSCAN в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Для этого материал был проведен через две смены 96% спирта (по 30 мин каждая), три смены абсолютного ацетона (30 мин каждая) и высушен при критической точке с помощью аппарата Hitachi HCP-2. Материал смонтирован на столики для электронной микроскопии с помощью двусторонних дисков с клейкой поверхностью и напылен смесью платины и палладия с помощью установки Giko IB-3.

Для анатомических исследований сформированные соцветия на стадии непосредственно перед цветением заключали в парафин путем проводки через абсолютный спирт и хлороформ по стандартной методике (Барыкина и др., 2004), после чего также по стандартной методике (Барыкина и др., 2004) с помощью ротационного микротомы изготавливали серийные поперечные срезы соцветий толщиной 15 мкм. Окраску проводили пикроиндигокармином и карболовым фуксином (Аксенов, 1967). Окрашенные срезы заключали в среду Biount. Постоянные препараты изучали с помощью микроскопов Микромед-2 и Zeiss Axioplan-2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология соцветий со свободными цветками

Соцветие руппии состоит из двух противоположных друг другу цветков (рис. 1, а). Цветок состоит из двух сидячих тычинок, расположенных медианно, и четырех или большего числа плодолистиков. Тычинка имеет две широко разнесенные теки (пары сросшихся микроспорангиев), так что если связник не попадает в поле зрения (заслонен другими структурами), то каждую теку можно ошибочно принять за отдельную тычинку. На абаксимальной (наружной) стороне широкого связника у тычинки развит небольшой вырост. Плодолистики

составляют два или большее число димерных кругов: первая пара плодолистиков расположена трансверзально, вторая пара — медианно, следующие плодолистики возникают в косо расположенных кругах. Последний круг может иметь лишь один плодолистик. Плодолистики во время цветения почти сидячие, но при созревании плода у них образуются длинные ножки. Каждый плодолистик снабжен на спинной стороне под рыльцем небольшим выростом.

Среди 180 изученных соцветий типичного для данного вида строения (то есть с четко обособленными цветками) около 62% имели одинаковое число плодолистиков в двух цветках, а 38% — разное число плодолистиков (суммарные данные по всем популяциям, см. таблицу 1). Наряду с соцветиями, имеющими четыре плодолистика в каждом из двух цветков, встречались соцветия с 5 или 6 плодолистиками в двух цветках (см. таблицу 1). Из общего числа 360 цветков изученных соцветий с четко обособленными цветками почти половина (около 43%) имела 4 плодолистика, цветки с 5 и 6 плодолистиками встречались почти одинаково часто (около четверти цветков на каждый из случаев) и цветки с 7 плодолистиками были очень редки (см. таблицу 2). При этом цветки с разным числом плодолистиков были отмечены в разных популяциях с разной частотой (см. таблицу 2). Лишь в 2 из 4 изученных популяций чаще всего отмечали цветки с 4 плодолистиками. В популяции с острова Покормежной чаще всего отмечали цветки с 6 плодолистиками.

Морфология соцветий со сросшимися цветками

У части изученных экземпляров встречаются соцветия, в которых расположенные рядом друг с другом верхние медианные тычинки разных цветков конгенитально срастаются, образуя единую структуру (рис. 2–4). У такой сросшейся тычиночной структуры в одном пыльнике может быть три (например, рис. 3, А) или даже четыре (рис. 1, б) теки, а не две, как у нормальной тычинки, или, наоборот, только одна, но сильно увеличенная в размере тека. Если же “общая” для двух цветков тычинка имеет две теки, то каждая из этих тек нередко вскрывается двумя (а не одной, как в нормальной теке) продольными щелями (рис. 3, Б). Изредка верхняя тычинка нижнего цветка находится не в медианном, а в трансверзальном (или косом) положении (рис. 5, а).

Отмечены соцветия, в которых конгенитальное срастание цветков выражено еще сильнее. В них все плодолистики формируют единую группу, не разделенную тычинками, хотя по относительной ориентации брюшных и спинных сторон плодолистиков можно выявить их принадлежность к какому-либо из двух цветков (рис. 4, А–В). Плодоли-

Таблица 1. Встречаемость соцветий с одинаковым числом плодолистиков в двух цветках в популяциях *Ruppia maritima* из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ. В таблицу не включены соцветия со сросшимися цветками

	Соленое озеро на Зеленом мысе	Лагуна на литорали острова Покормежный	Кислая губа, литораль	Ермолинская губа, литораль	Всего по 4 популяциям	
					абс.	%
число плодолистиков в каждом из двух цветков одного соцветия						
4	32	0	12	17	61	33.9
5	3	2	12	6	23	12.8
6	3	13	3	7	26	14.4
7	0	1	0	0	1	0.6
всего соцветий с одинаковым числом плодолистиков в цветках	38	16	27	30	111	61.7
сумма соцветий с разным числом плодолистиков в цветках	20	9	23	17	69	38.3
плодолистиков больше в верхнем цветке	4	4	8	6	22	12.2
плодолистиков больше в нижнем цветке	16	5	15	11	47	26.1

Таблица 2. Встречаемость различного числа плодолистиков в цветках *Ruppia maritima* в популяциях из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ. В этой таблице цветки рассматриваются суммарно, без учета их положения в соцветии

	Соленое озеро на Зеленом мысе		Лагуна на литорали о-ва Покормежный		Кислая губа, литораль		Ермолинская губа, литораль		Всего по 4 популяциям	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
число плодолистиков в цветке										
4	77	63.4	4	8	34	34	42	44.7	157	43.6
5	23	19.8	9	18	42	42	28	29.8	102	28.3
6	15	12.3	33	66	21	21	24	25.5	93	25.8
7	1	0.9	4	8	3	3	0	0.0	8	2.2
среднее арифметическое	4.4		5.7		4.9		4.8		4.9	
всего цветков	116		50		100		94		360	

стики одного цветка ориентированы брюшными сторонами¹ друг к другу, то есть к центру цветка.

¹ Хотя плодолистик руппии – асцидиатный, то есть не имеет важнейшего маркера брюшной стороны – брюшного шва, полярность плодолистика легко установить по характерному выросту на спинной стороне. Именно на этом выросте размещены буквы “П” на рисунках 3 и 4. По данным R. В. Kaul (1993), этот вырост имеет на поверхности устьица, а образующиеся здесь пузырьки газа (предположительно кислорода) важны для поддержания плавучести соцветия во время цветения.

Иногда наблюдается конгенитальное срастание двух плодолистиков между собой (рис. 2, з, д). В соцветиях описываемого типа обычно 4 тычинки. Две из них по положению соответствуют нижним медианным тычинкам каждого цветка, а две другие расположены, чередуясь с ними, справа и слева от группы плодолистиков (рис. 1, в; 4, А–В). В тычинках, соответствующих нижним медианным тычинкам каждого из двух объединенных цветков, чешуйки на связнике расположены с наружной, то

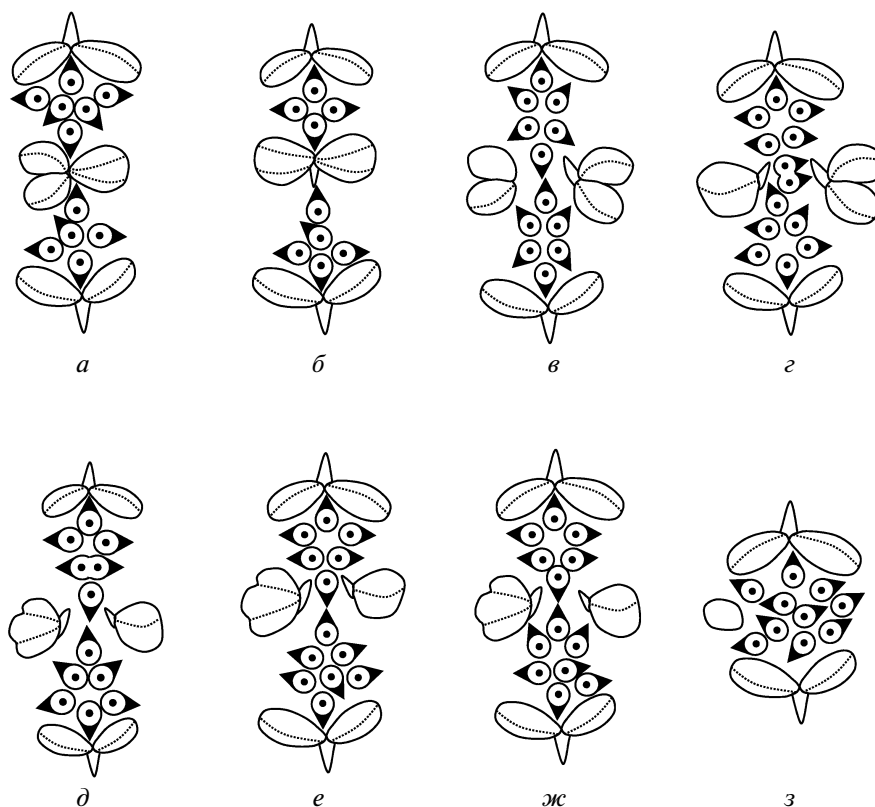


Рис. 2. Диаграммы некоторых из выявленных в данной работе соцветий *Ruppia maritima* с разной степенью срастания цветков (материал из популяции с острова Покормежный). Обозначения как на рисунке 1. Листья, предшествующие соцветию, не показаны.

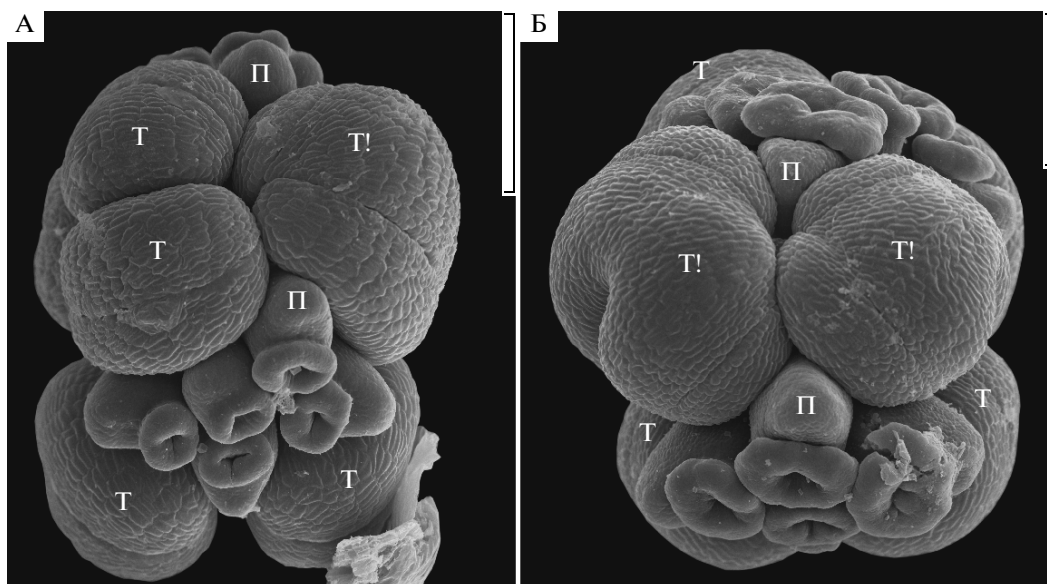


Рис. 3. Молодые соцветия *Ruppia maritima*, в которых верхние тычинки двух цветков формируют единую структуру, пространственно разделяющую гинецеи двух цветков (сканирующий электронный микроскоп). Материал из популяции с острова Покормежный. А — соцветие, в котором срастание верхних тычинок двух цветков захватило лишь по одной теке каждой из них; на переднем плане — нижний цветок в соцветии, имеющий 5 плодolistиков, связник его нижней тычинки не виден в данном ракурсе, и поэтому две ее теки производят впечатление обособленных друг от друга структур. Диаграмма этого соцветия дана на рис. 2, а. Б — соцветие, в котором срастание верхних тычинок двух цветков захватило обе теки, так что образовалась общая для двух цветков тычинка с двумя теками, каждая из которых будет вскрываться двумя щелями (а не одной, как тека нормального строения). Диаграмма этого соцветия дана на рис. 2, б. Масштабные отрезки соответствуют 300 мкм. Условные обозначения: П — плодolistик, Т — тека нормального строения, Т! — тека необычного строения, образованная за счет объединения двух тек, относящихся к тычинкам разных цветков.

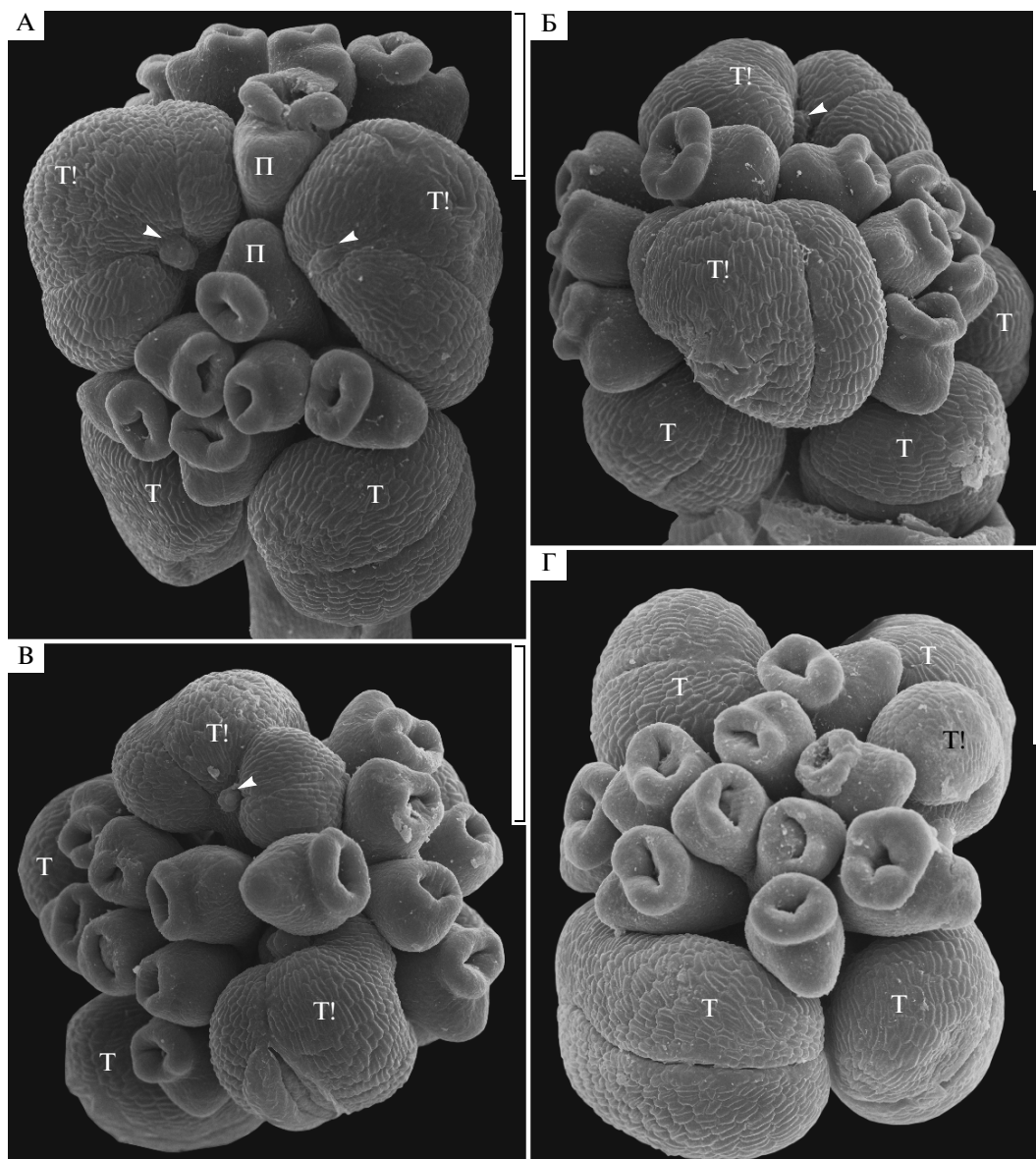


Рис. 4. Молодые соцветия *Ruppia maritima* с большей степенью срастания цветков, чем соцветия на рисунке 3 (сканирующий электронный микроскоп). Материал из популяции с острова Покормежный. Масштабные отрезки соответствуют 300 мкм. Стрелка указывает на придаток тычинки. Остальные обозначения – как на рисунке 3. Диаграмма соцветия с рис. 4, А изображена на рис. 2, е, с рис. 4, Б – на рис. 2, в, с рис. 4, В – на рис. 2, ж, с рис. 4, Г – на рис. 2, з.

есть морфологически абаксиальной, стороны (рис. 1, е). В трансверзальных тычинках часто удается наблюдать чешуйки на внутренней (обращенной к гинецею) стороне (рис. 4, А–В). Трансверзальные тычинки сильно варьируют по размерам. Большие тычинки имеют либо нормальное строение, либо у них только одна тека, но с тремя гнездами. У маленьких тычинок тека всегда одна и обычно состоит из одного микроспорангия, иногда у них может отсутствовать чешуйка (например, обозначенная как “Т!” тычинка на рисунке 4, Г состоит из одного микроспорангия и не имеет ни чешуйки, ни линии вскрывания).

Найдены случаи наиболее сильного конгенитального срастания двух цветков, когда все соцветие представлено фактически только одним “цветком” с числом плодolistиков 7 и более. Все плодolistики ориентированы к центру “цветка”, и их невозможно разделить на две группы (рис. 4, Г).

Частота встречаемости соцветий со сросшимися цветками в разных популяциях представлена в табл. 3. Частота встречаемости (50%) соцветий руппий со сросшимися цветками в популяции из лагуны на литорали острова Покормежный сильно отличается от частоты встречаемости таких соцветий во всех других изученных популяциях, где со-

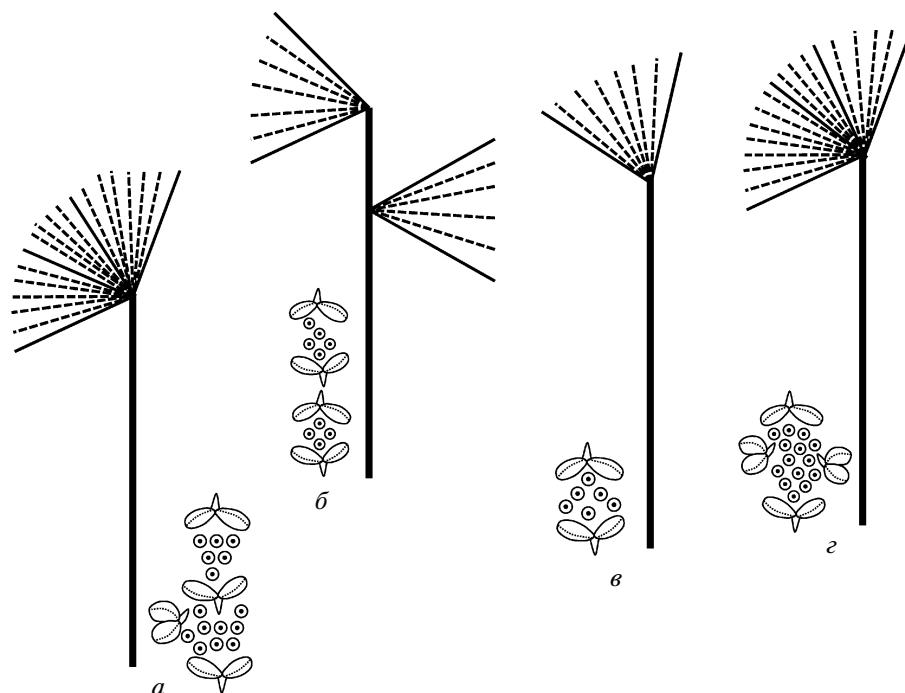


Рис. 5. Схемы васкулатуры соцветий *Ruppia maritima* со свободными и в разной степени сросшимися цветками. Рядом с каждой схемой изображена диаграмма соответствующего соцветия, зарисованная перед изготовлением микротомных срезов. Разделение единого пучка плодolistика на вентральный и дорзальный пучок не показано. Толстая сплошная линия – проводящий пучок оси соцветия, пунктир – проводящий пучок, идущий к плодolistику, тонкая сплошная линия – пучок тычиночки.

цветия со сросшимися цветками были очень редки или не отмечены вовсе.

Иногда в цветках руппии встречаются стерильные плодolistики. Их встречаемость не зависит от степени срастания цветков, они бывают и в цветках, совершенно нормальных во всех прочих отношениях. Стерильные плодolistики не имеют рыльца, не подразделены явно на спинную и брюшную стороны (у них нет выроста на спинной стороне), они также гораздо более узкие, чем обычные плодolistики. Фертильность, по крайней мере в большинстве случаев, плодolistиков в соцветиях со сросшимися цветками доказывается тем, что в таких соцветиях, по нашим наблюдениям, развиваются нормальные плоды.

Васкулатура соцветий со свободными цветками

Проводящая система цветоноса представлена гаплостелой с несколькими трахеидами ксилемы, окруженными кольцом флоэмы. На части длины цветоноса трахеиды ксилемы разрушаются и развивается ксилемная лакуна. В этом участке при созревании плодов имеет место сильное интеркалярное удлинение цветоноса. От оси соцветия практически перпендикулярно отходит пучок в нижний цветок. От этого пучка отходят тяжи, идущие в плодolistики и тычиночки. В связнике пучок тычиночки может раздваиваться или расширяться. В плодolistике проводящий пучок раздваивается, образуя спинной и брюшной проводящие пучки

Таблица 3. Соотношение нормальных и аномальных соцветий в популяциях *Ruppia maritima* из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ

	Соленое озеро на Зеленом мысе	Лагуна на литорали о-ва Покормежный	Кислая губа, литораль	Ермолинская губа, литораль
нормальные соцветия (цветки совершенно свободные)	58	25	50	47
соцветия со сросшимися в различной степени цветками	0	25	0	3
всего	58	50	50	50

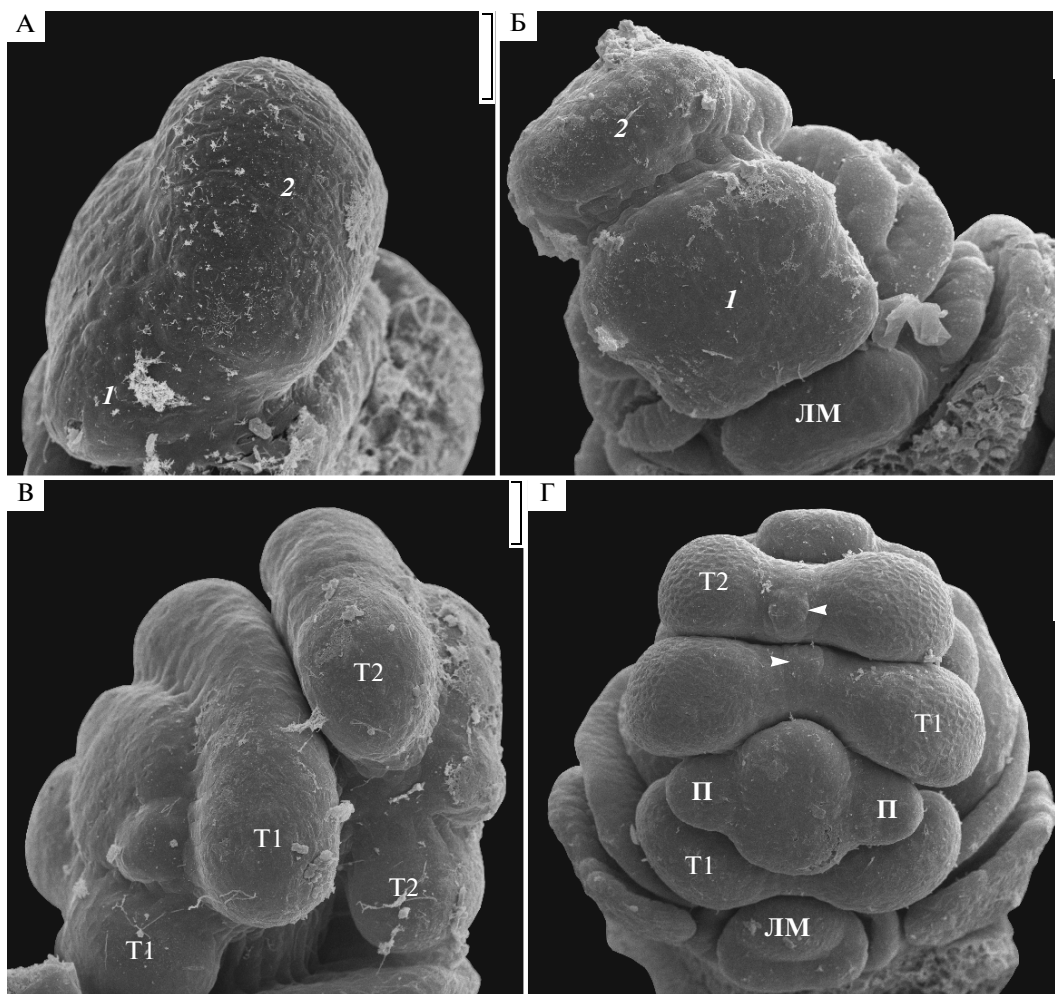


Рис. 6. Ранние стадии морфогенеза соцветий *Ruppia maritima* со свободными цветками (сканирующий электронный микроскоп). Материал из популяции с острова Покормежный. Масштабные отрезки соответствуют 30 мкм на А–В и 100 мкм на Г. Условные обозначения: 1 – нижний цветок соцветия, 2 – верхний цветок соцветия, ЛМ – апикальная меристема пазушного побега, Т1 – тычинка нижнего цветка соцветия, Т2 – тычинка верхнего цветка соцветия, стрелки – придатки тычинок, п - плодolistик.

плодolistика. Ось соцветия с проводящим пучком в центре продолжается выше места отхождения первого цветка и постепенно переходит в пучок, входящий в верхний цветок. Следов продолжения проводящей системы оси соцветия выше места отхождения второго цветка не отмечено. Васкуляризация верхнего цветка – такая же, как в нижнем цветке (рис. 5, б).

Васкулатура соцветий со сросшимися цветками

Во всех случаях, когда цветки в соцветии объединены друг с другом, проводящие пучки ко всем органам (тычинкам и плодolistикам) отделяются от общего проводящего пучка цветоноса на одном уровне (рис. 5, в, г). Это относится и к тем случаям, когда срастание захватывает цветки лишь в небольшой степени, и развита одна “общая” тычинка, расположенная между двумя соседними цветками. Особенность некоторых соцветий с одной

общей тычинкой состоит в том, что две теки этой тычинки сидят на отдельных ножках. В этом случае в каждую из таких ножек входит отдельный проводящий пучок. Впрочем, эту ситуацию можно интерпретировать как наличие двух сильно сближенных трансверсальных тычинок.

Данные по морфогенезу соцветий

На рис. 6 изображены ранние стадии морфогенеза соцветий со свободными цветками. На самой ранней из изображенных стадий (рис. 6, А) видны примордии нижнего и верхнего цветка. Судя по тому, что они достаточно хорошо отграничены друг от друга, далее из такой структуры должно развиваться соцветие со свободными цветками. Ни на этой, ни на более поздних стадиях нет никаких следов кроющихся листьев цветков. В соцветии, изображенном на рис. 6, Б, можно видеть стадию

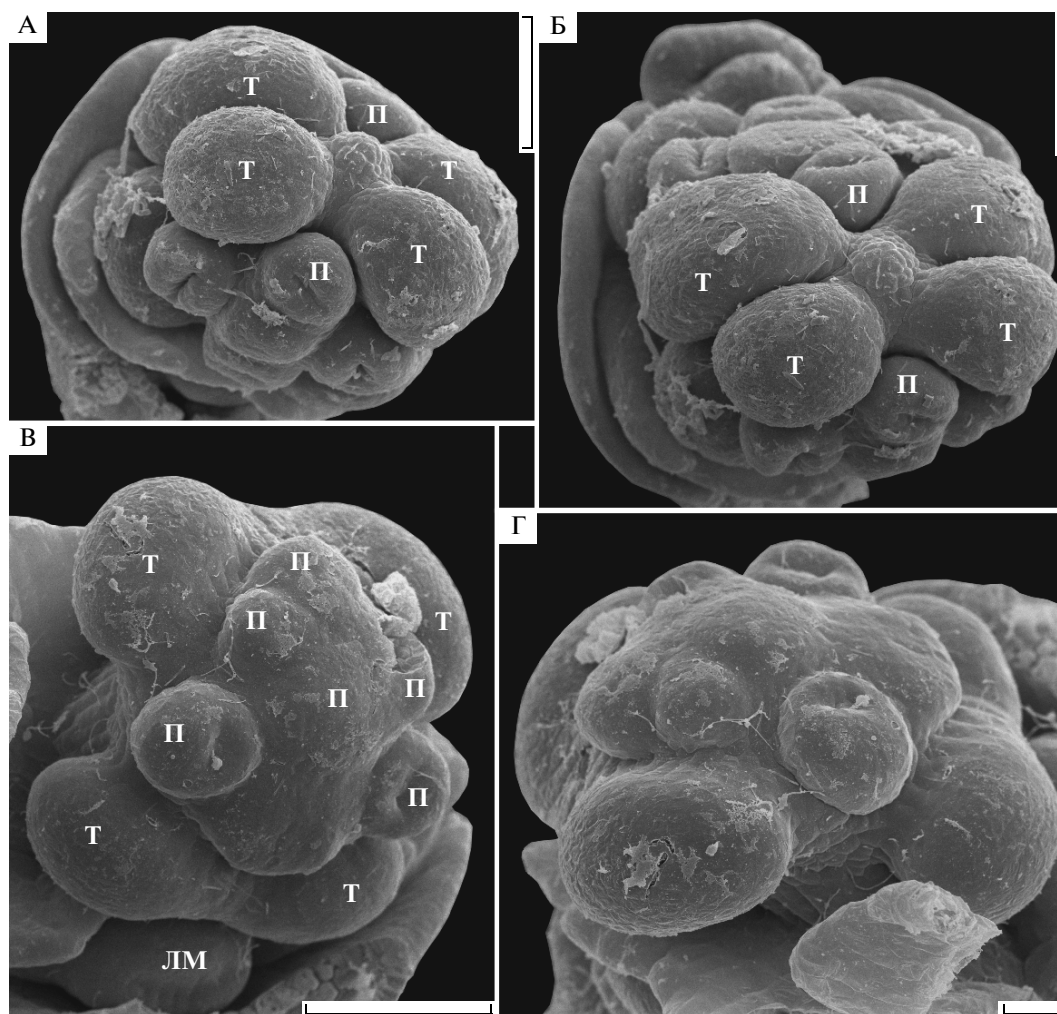


Рис. 7. Ранние стадии морфогенеза соцветий *Ruppia maritima* со сросшимися цветками (сканирующий электронный микроскоп). Материал из популяции с острова Покормежный. А и Б — разные виды одного и того же соцветия, в котором верхние тычинки двух цветков срослись только своими связниками и формируют единственный общий придаток в центре (теки при этом не срастаются). Не исключено, что такое соцветие на более поздней стадии развития, когда из-за увеличения размеров тек общий придаток и связник будут скрыты от наблюдателя, будет производить ложное впечатление типичного соцветия руппии со свободными цветками. В и Г — разные виды одного и того же соцветия с весьма полным срастанием двух цветков, каждый из которых имеет только одну, нижнюю тычинку. Масштабные отрезки соответствуют 100 мкм на А–В и 30 мкм на Г. Условные обозначения: ЛМ — апикальная меристема пазушного побега, П — пестик, Т — тека тычинки.

заложения тычинок. Молодой цветок на этой стадии имеет в плане почти четырехугольную форму. Примордии двух тычинок, которые пока еще только намечаются, расположены в медианной плоскости, сильно вытянуты в трансверзальном направлении и вместе занимают почти всю поверхность цветка. В соцветии, изображенном на рис. 6, В, тычинки уже ясно отграничены от других частей цветка. Здесь же видно заложение гинецея. Первыми закладываются два плодолостика, расположенные трансверзально (то есть, чередуясь с тычинками). В центре нижнего цветка находится еще не дифференцированная на примордии отдельных плодолостиков меристема цветка. На рис. 6, Г изображено соцветие, в котором тычинки диффе-

ренцированы на связник и две теки. У верхних тычинок с абаксиальной (наружной) стороны связника начал дифференцироваться придаток. У нижних тычинок на этой стадии придаток еще не заложен, он формируется немного позднее. На рис. 6, Г в гинецее нижнего цветка формируется 4 плодолостика. Два трансверзальных плодолостика находятся на более поздней стадии морфогенеза, чем два медианных плодолостика. Позже плодолостики принимают типично асцидиатную форму.

На рис. 7, А, Б изображено одно и то же молодое соцветие, в котором объединение двух цветков выражено только в частичном срастании их верхних тычинок. Это срастание особенно ярко проявляет-

ся в том, что у двух тычинок сформировался один общий придаток. Это соцветие по морфологии близко к изображенному на рис. 1, б. Соцветие, изображенное на рис. 7, В, Г, находится на немного более поздней стадии морфогенеза, чем соцветие на рис. 6, Г. В соцветии на рис. 7, В, Г два цветка почти полностью объединены друг с другом. У каждого из цветков развита только одна (нижняя) тычинка. На этой стадии морфогенеза тычинки еще не имеют придатков. В гинецее два плодолостика (принадлежащими разным цветкам!), судя по всему, заложились первыми. Во всяком случае, они находятся на относительно поздней стадии морфогенеза, так как их асцидиатная природа уже хорошо выражена. Отнесение этих плодолостиков к одному из двух цветков едва ли возможно. В верхней части микрографии на рис. 7, В (=в левой части на рис. 7, Г) намечаются еще 4 плодолостика, характер расположения которых близок к расположению 4 плодолостиков в наиболее типичных цветках руппии (например, рис. 6, Г). В нижней части микрографии на рис. 7, В (=в правой части на рис. 7, Г) виден участок меристемы, на котором, вероятно, позже появятся дополнительные плодолостики, относящиеся к другому цветку.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение с результатами других исследований Ruppia

Данные по морфогенезу и васкулатуре были ранее известны лишь для соцветий *Ruppia* со свободными цветками (Uhl, 1947; Singh, 1965; Posluszny, Sattler, 1974; Tomlinson, 1982; Kaul, 1993; Lacroix, Kemp, 1997). Наши данные не противоречат описаниям этих авторов. Наши данные по морфогенезу соцветий со сросшимися цветками подтверждают тот факт, что срастание цветков носит конгениальный характер. Изучение васкулатуры соцветий со сросшимися цветками показало высокую степень интеграции сросшихся цветков. Показательно, что даже в тех случаях, когда по внешней морфологии частичная обособленность сросшихся цветков была очевидна (например, выявлялась по ориентации плодолостиков, расположенных в двух группах), она не проявлялась в особенностях проводящей системы. В целом, проводящая система соцветий *R. maritima* со сросшимися цветками устроена так же, как проводящая система одного цветка, причем ничто не противоречит гипотезе о терминальном положении этой структуры. Соцветие, изображенное на рис. 5, в, как по набору, строению и относительному положению органов, так и по характеру васкулатуры вполне может быть интерпретировано как единственный терминальный цветок типичного для *Ruppia* строения.

В.Р. Kaul (1993) изучил на материале из природных популяций Северной Америки изменчивость числа и положения органов цветка у двух видов *Ruppia*, в том числе — у *R. maritima* var. *rostrata* Agardh. Он не встретил вариабельности в числе тычинок и их положении, константность этих признаков не зависела от числа и положения плодолостиков. Однако небольшую вариабельность в андроее выявили U. Posluszny и R. Sattler (1974), также работавшие с американским материалом (*R. maritima* var. *maritima*): в одном из изученных цветков они наблюдали abortивную теку тычинки, а в другом цветке тычиночная нить имела, по-видимому, раздвоенный вырост связника. По нашим данным, как и по данным Sokoloff et al. (2006), достаточно большая вариабельность в числе и строении тычинок, выявленная на беломорском материале, обусловлена степенью срастания цветков друг с другом.

Число плодолостиков варьирует у *Ruppia* в достаточно широких пределах. По данным В.Р. Kaul (1993), 72% изученных им цветков *R. maritima* имели 4 плодолостика, а все остальные — 3 плодолостика. Это существенно отличается от наших данных (табл. 1 и 2). Разброс в числе плодолостиков в цветках на нашем материале — от 4 до 7. В материале *R. maritima*, изученном В.Р. Kaul (1993), в 80% случаев оба цветка имели одинаковое число плодолостиков: из них в 78% соцветий каждый цветок имел по 4 плодолостика и в 22% — по 3 плодолостика. В 20% от общего числа изученных соцветий один цветок имел 4 плодолостика, а другой — 3. При этом примерно в двух третях случаев (68%), когда цветки имели разное число плодолостиков, цветок с 4 плодолостиками располагался ниже цветка с 3 плодолостиками (Kaul, 1993). По полученным нами результатам, около 62% изученных соцветий (суммарные данные по всем популяциям) имели одинаковое число плодолостиков в двух цветках. На нашем материале в случаях, когда цветки одного соцветия имели разное число плодолостиков, цветок с большим числом плодолостиков был чаще расположен ниже, чем цветок с меньшим числом плодолостиков. Как и в работе В.Р. Kaul (1993), таких соцветий оказалось 68%. Похожая тенденция отмечена и у *R. occidentalis* S. Watson (Kaul, 1993). По данным В.Р. Kaul (1993), внутри соцветия разница между числом плодолостиков у двух цветков не превышала 1 плодолостика у *R. maritima* и 2 плодолостиков у *R. occidentalis*. В нашем материале различие в числе плодолостиков между цветками одного соцветия достигает 3, хотя обычно разница именно в 1 плодолостик. По данным В.Р. Kaul (1993), среднее число плодолостиков в цветках *R. maritima* составило 3.7, а в цветках *R. occidentalis* — 6.0. В изученных нами популяциях *R. maritima* этот показатель варьировал от 4.4 до 5.7, а в среднем по всем популяциям составил 4.9.

V.R. Kaul (1993), хотя и выявил большую изменчивость структуры цветка у двух видов *Ruppia*, ни разу не наблюдал случаев срастания цветков. Насколько нам известно, срастание цветков у *Ruppia* было ранее описано только в работе Sokoloff et al. (2006). Возможно, эта особенность наблюдается только в некоторых популяциях руппии. В пользу такого предположения говорят установленные нами резкие различия в частотах встречаемости соцветий со сросшимися цветками в разных популяциях руппии. Требуется дальнейшие исследования для установления причин выявленных нами межпопуляционных различий (генетическая разнородность популяций, разные экологические условия и т.д.). Во всяком случае, мы не видим очевидных экологических факторов, объединяющих условия произрастания в популяции на острове Покормежный и в популяции на территории поселка Приморский, где терминальные структуры *R. maritima* были выявлены ранее (Sokoloff et al., 2006).

Сравнение данных по варьированию числа плодолистиков и частоте сросшихся цветков

Срастание цветков у руппии – конгенитальное. В процессе морфогенеза оно выражается в формировании объединенного зачатка двух цветков вместо обособленных примордиев цветков. Степень обособленности зачатков цветков зависит от 2 параметров: (1) расстояния между зачатками и (2) размера зачатка. Получить прямые количественные данные о варьировании размера флорального примордия непросто не только из-за большой трудоемкости такого исследования, но и из-за сложностей в подборе соцветий, находящихся на одной стадии морфогенеза. Об относительном размере зачатка цветка можно косвенно судить по числу развивающихся в нем плодолистиков. Следовательно, если размер примордиев цветков – ключевой фактор в их объединении, то увеличение размера примордиев должно способствовать их объединению. По нашим данным, среднее число плодолистиков в полностью обособленных цветках было максимальным в популяции с острова Покормежный (5.7), в то время как в других популяциях этот показатель варьировал от 4.4 до 4.9. Именно в этой популяции мы наблюдали большое число соцветий со сросшимися цветками. Не исключено, что в данной популяции средний размер флорального примордия выше, чем в других популяциях, и этот фактор действительно способствует объединению цветков. Однако это наблюдение носит предварительный характер и должно быть проверено на более обширном материале. Кроме того, очевидно, что срастание цветков зависит от целого комплекса факторов. Во всяком случае, у *R. occidentalis* с еще большим числом плодолистиков срастание цветков пока не отмечено.

Морфологический ряд, связывающий соцветия с разной степенью срастания цветков

На изученном нами материале выявляется достаточный полный ряд форм, связывающих соцветия со свободными цветками и соцветия с полностью объединенными цветками, которые вместе во всех отношениях соответствуют единственному терминальному цветку.

По степени срастания цветков можно построить следующий морфологический ряд: (1) два отдельных цветка (рис. 1, а), (2) два цветка с одной общей тычинкой (рис. 1, б), с большим числом гнезд, чем в нормальной тычинке; (3) два сросшихся цветка, у которых “общая” тычинка, по одной из интерпретаций (Sokoloff et al., 2006), “разделилась” на две части, располагающиеся трансверзально, плодолистики двух цветков составляют единую группу, но обращены к различным центрам своих цветков (рис. 1, в); (4) полностью сросшиеся цветки с двумя (или тремя, но тогда третья очень маленькая и абортивная) тычинками и плодолистиками, обращенными к единому центру (рис. 1, г).

Можно предложить другую интерпретацию морфологического ряда (рис. 8), которая не обсуждается в работе Sokoloff et al. (2006). Тычинки в трансверзальном положении у сросшихся цветков можно принимать за сместившиеся из медианного положения и уменьшившиеся в размере. Среди изученных нами соцветий есть такие, где верхний цветок имеет две обычные тычинки, в то время как нижний цветок имеет одну нормальную нижнюю тычинку и верхнюю тычинку, смещенную в трансверзальное положение. Поскольку морфологические ряды, изображенные на рис. 1 и 8, не интерпретируются нами как эволюционные, а представляют собой попытки упорядочить внутривидовую (в отдельных случаях – даже эндогенную) изменчивость, эти два ряда не следует противопоставлять. Напротив, они дополняют друг друга.

Инверсия тычинок в соцветиях со сросшимися цветками

Мы выявили необычную особенность трансверзальных тычинок в соцветиях *Ruppia* со сросшимися цветками. Если такие тычинки имеют придаток в виде чешуйки на связнике, то эта чешуйка расположена адаксиально (на внутренней стороне тычинки, обращенной к гинецею). В типичных тычинках руппии придаток связника находится с наружной (абаксиальной) стороны. Это позволяет говорить о своеобразной инвертированности трансверзальных тычинок. Данное наблюдение представляет, на наш взгляд, большой интерес, поскольку хорошо документированные случаи изменения полярности органов цветка

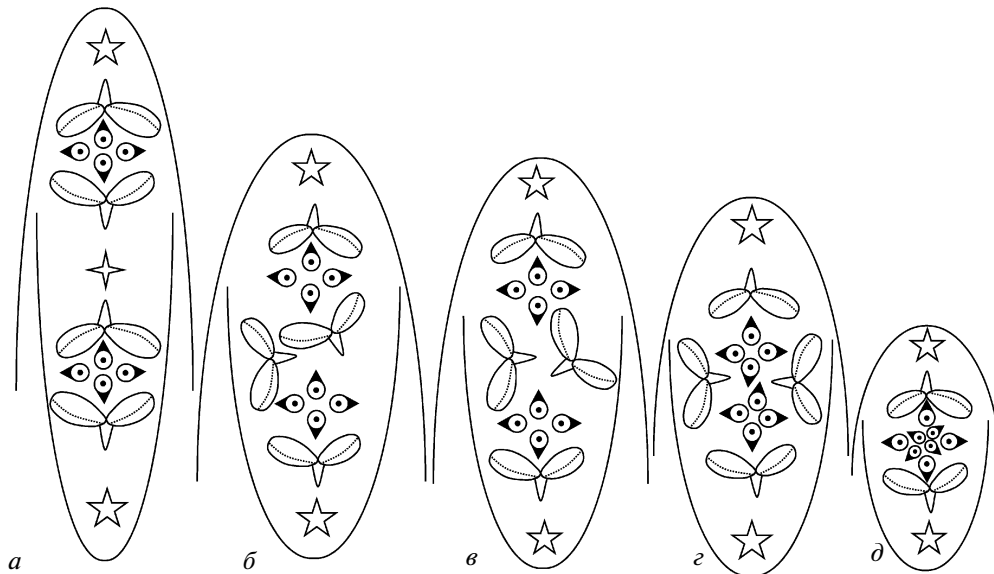


Рис. 8. Альтернативный вариант морфологического ряда, связывающего соцветия *Ruppia maritima* типичного строения и соцветия с терминальной цветкоподобной структурой. В отличие от морфологического ряда, изображенного на рисунке 1, этот ряд не включает соцветия, где объединены тычинки, принадлежащие к соседним цветкам.

исключительно редки у покрытосеменных растений в целом. Изучение этого вопроса отчасти осложняется тем, что в большинстве случаев тычинки покрытосеменных растений не имеют надежных морфологических маркеров их наружной и внутренней стороны (каковым в случае руппии можно считать придаток связника)². Как известно, пыльники покрытосеменных растений могут вскрываться как по направлению к центру цветка (интрорзные), так и по направлению наружу (экстрорзные), но эволюционный переход от одного типа вскрывания пыльников к другому не требует обязательного предположения об изменении их морфологической полярности, он вполне может быть постепенным и осуществляться через промежуточный вариант — латрорзные пыльники. Что касается плодолистиков покрытосеменных растений, то в большинстве случаев они имеют надежный маркер полярности — брюшной шов, который практически всегда направлен к центру цветка. Исключение составляют растения, у которых цветоложе имеет складчатое строение (немногие представители порядка Pandanales из однодольных растений и *Tupidanthus calyptratus* из семейства Agaliaceae — Ambrose et al., 2006; Sokoloff et al., 2007; Rudall, 2008). Складчатость цветоложа приводит, формально говоря, к “развороту” плодолистиков на угол до 90 градусов. Однако в обоеполых складчатых цветках *Tupidanthus* относительная ориентация плодолистиков и расположенных рядом с ни-

ми тычинок — такая же, как в типичных цветках. *Lacandonia* (Triuridaceae, Pandanales) широко известна как пример покрытосеменного растения с инвертированным положением плодолистиков и тычинок. Важно, что у *Lacandonia* полярность плодолистиков инвертирована на 180 градусов по отношению к их ориентации у родственных форм, и поэтому ориентация плодолистиков по отношению к тычинкам приближается к таковой у прочих покрытосеменных растений (Ambrose et al., 2006; Rudall, 2008). Таким образом, наш пример с *Ruppia* — чуть ли не единственный документально зафиксированный случай инверсии относительной ориентации тычинок и плодолистиков у покрытосеменных растений. Следует, однако, отметить, что, принимая морфологический ряд, изображенный на рис. 1, мы не должны считать трансверзальные тычинки в терминальных цветкоподобных структурах руппии вполне гомологичными обычным тычинкам. Скорее их следует рассматривать как сросшиеся попарно теки (т.е. половины) двух разных тычинок.

ВЫВОДЫ

1. Частота встречаемости соцветий со сросшимися цветками сильно варьирует у *Ruppia maritima* от популяции к популяции.
2. Не исключено, что предпосылкой к слиянию цветков служит увеличение размеров флоральных примордиев.
3. Проводящая система соцветий *R. maritima* со сросшимися цветками устроена так же, как проводящая система одного цветка, причем ничто не

² Представляет несомненный интерес изучение молекулярных маркеров абаксально-адаксиальной полярности латеральных структур, таких как ген INO (Bowman, 2000).

противоречит гипотезе о терминальном положении этой структуры.

4. В соцветиях *R. maritima* со сросшимися цветками в трансверзальном положении нередко встречаются “инвертированные” тычинки, у которых придаток расположен не на наружной, а на внутренней (обращенной к гинецею) стороне связника.

Благодарности. Авторы благодарны Р. J. Rudall за полезное обсуждение, сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за помощь в работе, руководству Беломорской биологической станции имени Н. А. Перцова МГУ за содействие в сборе материала. Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ № МД-2644.2009.4, гранта РФФИ № 09-04-01155 и Федеральной Целевой Программы “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (НК-541П/П314 от 07.05.2010).

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенов Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Биол. науки. 1967. № 11. С. 125–126.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 311 с.
- Ежова Т. А., Пенин А. А. Новый ген *BRACTEA* (*BRA*) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., отвечающий за формирование открытого абрактеезного соцветия // Генетика. 2001. Т. 37. № 7. С. 935–938.
- Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 12. М., 1991. С. 51–174.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб: Химико-фармацевтич. ин-т, 1992. 126 с.
- Мавродиев Е. В., Соколов Д. Д. О морфологии европейских видов *Zannichelliaceae*, *Ruppiceae* и *Zosteraceae* // Бюл. МОИП, отд. биол. 1998. Т. 103, Вып. 5. С. 49–50.
- Пенин А. А., Чуб В. В., Ежова Т. А. Принципы формирования терминального цветка // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 2. С. 92–95.
- Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Тимонин А. К., Осольский А. А. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Часть 1. Казань, 2006. С. 99–101.
- Цвелев Н. Н. Сем. *Ruppiceae* // Жизнь растений. Т. 6: Цветковые растения. М.: Просвещение, 1982. С. 34–35.
- Чуб В. В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов: дисс. ... док. биол. наук. М., 2009. 231 с.
- Чуб В. В., Пенин А. А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: разметка положения органов // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 4. С. 280–284.
- Alvarez J., Guki C. L., Yu X.-H., Smyth D. R. *TERMINAL FLOWER*: A gene affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // Plant Journ. 1992. V. 2. № 2. P. 103–116.
- Ambrose B. A., Espinosa-Matías S., Vázquez-Santana S. et al. Comparative floral developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual floral structures of *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae) // Amer. Journ. Bot. 2006. V. 93. P. 15–35.
- Bowman J. L. Axial patterning in leaves and other lateral organs // Curr. Opin. Genet. Devel. 2000. V. 10. № 4. P. 399–404.
- Bradley D., Carpenter R., Copsey L. et al. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum* // Nature. 1996. V. 379. P. 791–797.
- Bradley D., Ratcliffe O., Vincent C. et al. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis* // Science. 1997. V. 275. P. 80–83.
- Buzgo M., Endress P. K. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. 2000. V. 161. № 3. P. 23–41.
- Buzgo M., Soltis D. E., Soltis P. S., Ma H. Towards a comprehensive integration of morphological and genetic studies of floral development // Trends Plant. Sci. 2004. V. 9. P. 164–173.
- Coen E. S., Nugent J. M. Evolution of flowers and inflorescences // Development. 1994. V. 120. P. 107–116.
- Dahlgren R. M., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the monocotyledons. Berlin: Springer, 1985. 520 p.
- Gamerro J. C. Observaciones sobre la biología floral y morfología de la Potamogetonaceae “*Ruppia cirrhosa*” (Petag.) Grande (= “*R. spiralis*” L. ex Dum.) // Darwiniana. 1968. T. 14. № 4. P. 575–607.
- Kaul B. R. Meristic and organogeneitic variation in *Ruppia occidentalis* and *R. maritima* // Int. J. Plant Sci. 1993. V. 154. № 3. P. 416–424.
- Lacroix C. R., Kemp J. R. Developmental morphology of the androecium and gynoecium in *Ruppia maritima* L.: considerations for pollination // Aquatic Bot. 1997. V. 59. P. 253–262.
- Liljegren S. J., Gustafson-Brown C., Pinyopich A. et al. Interactions among *APETALA1*, *LEAFY*, and *TERMINAL FLOWER1* specify meristem fate // Plant Cell. 1999. V. 11. № 6. P. 1007–1018.
- Lock I. E., Ashurkova L. D., Belova O. A. et al. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales) // Wulfenia. 2009. V. 16. P. 33–50.
- Markgraf F. Blütenbau und Verwandtschaft der einfachen Helobiae // Ber. dt. Bot. Ges. 1936. Bd. 54. S. 191–229.
- Ordidge M., Chiurugwi T., Tooke F., Battey N. H. *LEAFY*, *TERMINAL FLOWER1*, and *AGAMOUS* are functionally conserved but do not regulate terminal flowering and floral determinacy in *Impatiens balsamina* // Plant Journ. 2005. V. 44. P. 1077–1082.

- Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Ruppia maritima* var. *maritima* // Can. J. Bot. 1974. V. 52. P. 1607–1612.
- Rudall P.J. Fascicles and filamentous structures: Comparative ontogeny of morphological novelties in Triuridaceae // Int. Journ. Plant Sci. 2008. V. 169. P. 1023–1037.
- Singh V. Morphological and anatomical studies in Helobiae. II. Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae // Bot. Gaz. 1965. V. 126, № 2. P. 137–144.
- Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Remizowa M.V., Nuraliev M.S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): An extreme case of polymery among asterids // Plant Syst. Evol. 2007. V. 268. P. 209–234.
- Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. 2006. V. 57, № 13. P. 3517–3530.
- Tomlinson P.B. Anatomy of the Monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae) (including the seagrasses). Oxford: Clarendon Press, 1982. 522 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: Fischer, 1964. 615 S.
- Uhl N.W. Studies in the floral morphology and anatomy of certain members of the Helobiae: Ph.D. dissertation. Ithaca: Cornell University, 1947. 137 p.
- Verbeke J.A. Fusion events during floral morphogenesis // Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. V. 43. P. 583–589.
- Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 423 p.
- Zhao L.-C., Wu Z.-Y. A review on the taxonomy and evolution of *Ruppia* // Journ. Syst. Evol. 2008. V. 46. P. 467–478.

Morphogenetic Lability of Reproductive Structures in *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales): From Two Lateral Flowers to a Terminal Flower

I. E. Lock, D. D. Sokoloff, M. V. Remizowa

Faculty of Higher Plants, Department of Biology, Moscow State University, Moscow, 119991 Russia
e-mail: ingridlock@rambler.ru, sokoloff-v@yandex.ru, remizowa@yahoo.com

Abstract—Flowers of *Ruppia* are normally arranged into an open two-flowered spike, but sometimes the two lateral flowers are congenitally united with each other and form a terminal flower-like structure. This developmental abnormality resembles those described in well-investigated mutants of model organisms of developmental genetics such as *Arabidopsis* и *Antirrhinum*. A study of *Ruppia* allows investigating morphogenetic lability of this feature in natural populations. These data will be important for understanding evolutionary transitions between open and closed inflorescences. This paper presents first data on frequencies of terminal flower-like structures in natural populations of *Ruppia maritima* and first observations of their development. Vascular supply of inflorescences with free and united flowers is compared for the first time. Strong differences in frequencies of occurrence of terminal flower-like structures among examined natural populations are revealed. Data on variation of organ numbers in flowers of plants from different populations allow hypothesizing that increased size of floral primordia is a factor that plays a role in their amalgamation into a joint primordium of a terminal structure. Vascular system of inflorescences of *R. maritima* with united flowers is quite similar to the vascular system of a flower and nothing contradicts a hypothesis on terminal position of this structure. Transversally inserted stamens in inflorescences with united flowers are usually of inverted polarity. This appears to be the first documented example of an inversion of relative polarity of stamens and carpels in angiosperms.

Keywords: development, inversion of polarity, congenital fusion, inflorescence, terminal flower-like structure, fasciation, flower, *Ruppia*