

УДК 582.555

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА РЕПРОДУКТИВНЫХ ЕДИНИЦ
И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СОЦВЕТИЙ В СЕМЕЙСТВЕ
CENTROLEPIDACEAE (POALES)**

Д.Д. Соколов¹, М.В. Ремизова¹, Х.П. Линдер², П.Дж. Рудалл³

¹Московский государственный университет

²Институт систематической ботаники, университет г. Цюрих, Швейцария

³Королевские ботанические сады Кью, Ричмонд, Великобритания

Изучение соцветий представителей преимущественно австралийского семейства Centrolepidaceae позволяет сделать вывод о том, что репродуктивные единицы центролеписовых, которые обычно описывают как соцветия, представляют собой цветки. Цветки видов Centrolepis имеют очень своеобразное строение гинецея, и в этом отношении род уникален не только среди представителей порядка Poales, но и вообще среди покрытосеменных растений.

Семейство Centrolepidaceae включает три рода и около 35 видов, распространенных преимущественно в Австралии [8; 9]. Это небольшое семейство относится сейчас к порядку Poales (APG II, 2003). В пределах данного порядка центролеписовые ближе всего к представителям австралийского семейства Anarthriaceae s.l. и преимущественно австралийского и южноафриканского семейства Restionaceae s.str. [3; 4; 6; 17; 18; 19], причем по одним данным центролеписовые и рестиевые представляют собой сестринские группы, а по другим – центролеписовые произошли от рестиевых. Если верной окажется вторая точка зрения, то в системах, основанных на принципах кладизма, семейство Centrolepidaceae будет объединено с Restionaceae. Рестиевые и центролеписовые близки по целому ряду морфологических признаков. В частности, синапоморфией этой группы являются биспорангиатные пыльники с единственной текой.

Цветки рестиевых и анартриевых легко «вывести» из цветков, характерных для большинства групп однодольных растений, а именно из пятикруговых тримерных цветков. Основное отличие – наличие у рестиевых и анартриевых лишь одного круга тычинок; у ряда представителей цветки не тримерные, а димерные. Эти и другие черты редукции в эволюции цветка легко связать с присущим представителям анартриевых и рестиевых ветроопылением. Редукция цветка характерна и для многих других групп ветроопыляемых покрытосеменных растений. Несмотря на тенденцию к редукции цветка, у представителей семейств анартриевые и рестиевые цветки представляют собой достаточно ясно очерченные структуры, и их вычленение в пределах соцветия, как правило, производится однозначно (например, [16]). Совершенно иначе обстоит дело в семействе Centrolepidaceae. Дискуссия о том, что следует считать цветками у центролеписовых, идет со второй половины XIX в. [12; 15]. «Камнем преткновения» в этой дискуссии стала морфологическая интерпретация крайне своеобразного типа строения гинецея, характерного для видов рода *Centrolepis*.

Мы используем оригинальные данные по сравнительной морфологии и морфогенезу репродуктивных структур для анализа их морфологической природы у представителей всех трех родов Centrolepidaceae.

Гинецей *Centrolepis* состоит из (1) 2 – 30 плодолистиков, расположенных в один круг. Асцидиатные зоны плодолистиков срастаются между собой конгенитально и образуют многогнездную завязь. У некоторых видов рода развит столбик. Сформированные пликатной зоной рыльца свободны у всех видов *Centrolepis*. Из-за сильного интеркалярного роста, локализованного под одной из сторон гинецея, весь

гинецей неравномерно изгибается и разрастается таким образом, что плодолисточки оказываются расположенными в два ряда вдоль общей ножки (рисунок).

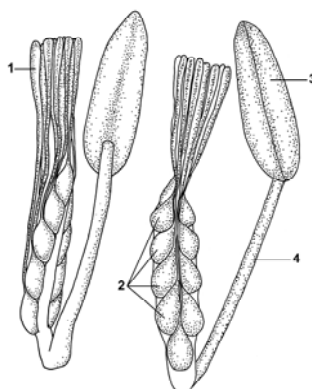


Рисунок М.В. Ремизовой. Гинецей и андроцей *Centrolepis racemosa* с двух сторон

1 – рыльце, 2 – гнезда завязи, 3 – пыльник, 4 – тычиночная нить

Figure drawn by M.V. Remizowa. Androecium and gynoecium of *Centrolepis racemosa* in two different views

1 – stigma, 2 – ovarian locules, 3 – anther, 4 – stamen filament.

Гинецей *Gaimardia* состоит из двух плодолистиков, расположенных на одном уровне. Он имеет хорошо развитую синасцидиатную зону. В каждом из двух гнезд завязи расположено по одной семяпочке, прикрепленной в поперечной зоне. Симплекатная зона короткая, в ней находится компитум. Рыльца свободные, образованы пликатной зоной.

У *Aphelia* развит одиночный свободный плодолистик. Его завязь образована асцидиатной зоной, а рыльце – пликатной зоной. Нет никаких свидетельств псевдомономерии гинецея *Aphelia*.

Многие авторы интерпретировали каждый плодолистик центролеписовых как отдельный женский цветок без околоцветника, а весь гинецей – как псевдангий или синангий [1; 4; 8; 10; 11; 12; 13; 20; 23]. Согласно Cooke [7], женский цветок *Centrolepis* редуцирован до единственного, обычно имеющего ножку плодолистика с единственной свисающей семяпочкой; завязи разных цветков в пределах каждого псевдангия объединены и чередуются в двух рядах вдоль ложной оси, в которую инкорпорированы проводящие пучки к каждой завязи и нижние части столбиков. По мнению А.Л. Тахтаджяна [23], синангий представляет собой колосковидное цимозное соцветие (spikeletlike cyme). Kircher [16] предложил еще более сложную морфологическую интерпретацию. По его гипотезе, каждый плодолистик *Centrolepis*, возможно, представляет собой не просто редуцированный женский цветок, но и целый редуцированный одноцветковый колосок. Наши данные согласуются с точкой зрения Негонумус [14], по которой репродуктивные единицы *Gaimardia* и *Centrolepis*, включающие дву- или многоплодолистиковые структуры и 2 или 1 тычинки, представляют собой цветки, а не парциальные соцветия (псевдангии или синангии). Наиболее важный аргумент в пользу этой точки зрения – циклическое расположение плодолистиков в репродуктивных единицах *Gaimardia* и *Centrolepis*, очень характерное для плодолистиков в цветках однодольных, но совершенно необычное для цветков в соцветиях представителей Poales. Кроме того, гинецей из двух

плодолистиков у *Gaimardia* во всех существенных чертах (включая наличие компитума) похож на ценокарпные гинецеи множества других покрытосеменных растений.

У *Aphelia* и многих видов *Centrolepis* с репродуктивными единицами ассоциированы чешуйки, напоминающие листочки околоцветника или прицветни(ч)ки. Для установления морфологической природы этих чешуек необходимы дополнительные исследования, но имеющиеся на настоящий момент данные не противоречат гипотезе о том, что они представляют собой листочки околоцветника.

Спорным является и вопрос об интерпретации характера расположения репродуктивных единиц (т. е. цветков в нашем понимании) в пределах синфлоресценции у *Aphelia* и *Centrolepis*. Согласно одной интерпретации, они собраны в сложный колос. С другой точки зрения соцветие может быть описано как колос из завитков (т.е. как открытый тирс). Данные по выявленному нами новому виду *Centrolepis racemosa* [22] лучше согласуются с первой интерпретацией. Обоеполые репродуктивные единицы (в нашем понимании – цветки) *Gaimardia* не имеют околоцветника и собраны в простой колос.

Какой бы ни была морфологически корректная интерпретация репродуктивных структур *Centrolepis*, устройство гинецея представителей этого рода крайне своеобразно. Мы не знаем других примеров сильного одностороннего разрастания цветоложа, приводящего к расположению на разных уровнях плодолистиков, морфологически принадлежащих к одному кругу. Несколько напоминают ситуацию у *Centrolepis* случаи одностороннего разрастания оси соцветия, описанные у *Spathicarpa* (Araceae) [24] и у некоторых видов *Anthyllis* (Leguminosae) [21]. Как у *Spathicarpa*, так и у *Anthyllis* spp. (например, *A. vulneraria*) соцветие выглядит как имеющее относительно длинную ось, но удлинение стебля идет в плоскости, перпендикулярной морфологической оси, что напоминает одностороннее удлинение цветоложа у *Centrolepis*. В цветках односторонний рост можно наблюдать у растений с изогнутым гипантием, изогнутой трубкой околоцветника или тычиночной трубкой; так, у многих бобовых тычиночная трубка на верхушке скошенная.

Работа первого автора была поддержана грантом Президента РФ (МД-1056.2007.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987.
2. APG II [Angiosperm Phylogeny Group II] . An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. Journ. Linn. Soc. 2003. V. 141. P. 399 – 436 .
3. Bremer K. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales) // Evolution. 2002. Vol. 56. P. 1374 – 1387.
4. Briggs B.G., Johnson L.A.S. Hopkinsiaceae and Lyginiaceae, two new families of Poales in Western Australia, with revisions of *Hopkinsia* and *Lyginia* // Telopea. 2000. V. 8. P. 477 – 502.
5. Briggs B.G., Marchant A.D., Gilmore S., Porter C.L. A molecular phylogeny of Restionaceae and allies // Monocots: Systematics and Evolution / eds. K. L. Wilson, D. A. Morrison. Melbourn, 2000. P. 661 – 671.
6. Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Rønsted N., Davies J., Pillon Y., Petersen G., Seberg O., Tamura M.N., Asmussen C.B., Hilu K., Borsch T., Davis J.I., Stevenson D.W., Pires J.C., Givnish T.J., Sytsma K.J., McPherson M.M., Graham S.W., Rai

- H.S. Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary // *Aliso*. 2006. V. 22. P. 63 – 75.
7. *Cooke D.A.* A taxonomic revision of *Centrolepis* (Centrolepidaceae) in Australia // *Journ. Adelaide Bot. Gard.* 1992. V. 15. P. 1 – 63.
 8. *Cooke D.A.* Centrolepidaceae. // The families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants – Monocotyledons – Alismatanae and Commelinanae / ed. K. Kubitzki. Berlin, 1998. P. 106 – 109.
 9. *Cooke D.A.* A flora treatment of Australian Centrolepidaceae. [Electronic resource] Mode of access: <http://members.ozemail.com.au/~davcooke/centrlep.htm>. Accessed 23 Mar. 2008.
 10. *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981.
 11. *Dahlgren R., Clifford H.T., Yeo P.E.* The families of the monocotyledons. Berlin, 1985.
 12. *Eichler A.W.* Blüthendiagramme. Leipzig, 1875.
 13. *Hamann U.* Beitrag zur Embryologie der Centrolepidaceae mit Bemerkungen über den Bau der Blüten und Blütenstände und die systematische Stellung der Familie // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1962. B. 75. S. 153 – 171.
 14. *Hieronymus G.* Beiträge zur Kenntniss der Centrolepidaceen // *Abh. Naturf. Ges. Halle.* 1873. B. 12. S. 115 – 222.
 15. *Hieronymus G.* Über Blüte and Blütenstand der Centrolepidaceen // *Bot. Jahrb.* 1886. B. 7. S. 319 – 330.
 16. *Kircher P.* Untersuchungen zur Blüten- und Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien // *Dissertationes Botanicae.* 1986. B. 94. S. 1 – 219.
 17. *Linder H.P., Briggs B.G., Johnson L.A.S.* Restionaceae: a morphological phylogeny // *Monocots: Systematics and Evolution* / eds. K. L. Wilson, D. A. Morrison. Melbourne, 2000. P. 653 – 660.
 18. *Linder H.P., Rudall P.J.* The megagametophyte in *Anarthria* (Anarthriaceae, Poales) and its implications for the phylogeny of the Poales // *Amer. Journ. Bot.* 1993. V. 80. P. 1455 – 1464.
 19. *Michelangeli F.A., Davis J.I., Stevenson D.W.* Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes // *Amer. Journ. Bot.* 2003. V. 90. P. 93 – 106.
 20. *Seberg O.* Centrolepidaceae // *Flowering plant families of the World* / eds. V.H. Heywood, R.K. Brummitt, A. Culham, O. Seberg. Kew: Royal Botanic Gardens, 2007. P. 358.
 21. *Sokoloff D.D., Degtjareva G.V., Endress P.K., Remizowa M.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M.* Inflorescence and early flower development in Loteae (Leguminosae) in a phylogenetic and taxonomic context // *Int. Journ. Plant Sci.* 2007. V. 168. P. 801 – 833.
 22. *Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J.* A new species of *Centrolepis* (Centrolepidaceae: Poales) from Northern Australia, with remarkable inflorescence architecture // *Бот. журн.* 2009. Т. 94, № 1 (в печати).
 23. *Takhtajan A.* Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.
 24. *Uhlarz H.* Typologische und ontogenetische Untersuchungen an *Spathicarpa sagittifolia* Schott (Araceae): Wuchsform und Infloreszenz // *Beitr. Biol. Pflanzen.* 1983. B.7. S. 389 – 429.

**MORPHOLOGICAL IDENTITY OF REPRODUCTIVE UNITS AND
INTERPRETATION OF INFLORESCENCES
IN CENTROLEPIDACEAE (POALES)**

D.D. Sokoloff¹, M.V. Remizowa¹, H.P. Linder², P.J. Rudall³

¹ Moscow State University

² Institute of Systematic Botany, University of Zurich, Switzerland

³ Royal Botanic Gardens, Kew, U.K.

Centrolepidaceae is a family of three genera and about 35 species with principal diversity in Australia [8; 9]. Within the order Poales, *Centrolepidaceae* are closely related to the Australian family *Anarthriaceae* s.l. and the southern (primarily Australian and South African) family *Restionaceae* s.str. [3; 4; 5; 6; 17; 18; 19]. Flowers of *Anarthriaceae* and *Restionaceae* are clearly evolutionarily derived from trimerous pentacyclic flowers (i.e., from flowers with a typical monocot groundplan). The flower-inflorescence boundary is relatively clear in those two families (e.g., [16]). In contrast, the question of flower identity in *Centrolepidaceae* has been under discussion since the 19th century [12 14; 15], primarily due to the highly unusual gynoeceum structure in *Centrolepis*.

We use data from comparative and developmental morphology to clarify the controversial issue of flower identity in the three genera of *Centrolepidaceae*.

The gynoeceum of *Centrolepis* consists of (1) 2 – 30 carpels in a single whorl; their ascidiate zones are congenitally united to form a plurilocular ovary. A common style is present in some species, but the plicate stigmas are always free. Strong intercalary growth below one side of the gynoeceum causes it to curve so that the carpels appear as two rows inserted along a common stalk. In *Gaimardia*, two united carpels remain at the same level. The gynoeceum has a large synascidiate zone, each locule possessing an ovule attached to a cross-zone, a short symplicate zone with a compitum, and free plicate stigmas. *Aphelia* has a free solitary carpel with an ovary formed by an ascidiate zone and a plicate stigma; there is no evidence of pseudomonomy. Many authors have interpreted each carpel as an individual naked female flower in all *Centrolepidaceae* [1; 4; 8; 10; 11; 12; 13; 20; 23]. According to Cooke [7], the female flower of *Centrolepis* is reduced to a solitary carpel, usually stipitate, unilocular with a single pendulous ovule; ovaries of different flowers within each pseudanthium are united, alternating in two rows on a false axis incorporating the vascular bundle to each ovary and the lower styles. Kircher [16] proposed an even more complex interpretation, that the single carpels of *Centrolepis* (reduced female flowers) could represent reduced single-flowered spikelets arranged in spikelet-like aggregations. Our data support the hypothesis of Hieronymus [14] that the reproductive units of *Gaimardia* and *Centrolepis* represent flowers rather than partial inflorescences (i.e., they are euanthial rather than pseudanthial). Associated with the reproductive units of *Aphelia* and many species of *Centrolepis* are bract-like or tepal-like phyllomes; their morphological interpretation is problematic, but current data do not reject the concept that they collectively represent a perianth. Morphological interpretation of the arrangement of the reproductive units (i.e., flowers according to our interpretation) is also problematic in *Aphelia* and *Centrolepis*. According to one interpretation, they are arranged in a double spike. Alternatively, the inflorescence could be described as a spike of cincinni (i.e., an open thyrses). Data on a newly discovered species, *Centrolepis racemosa* [22], apparently support the first interpretation. Bisexual reproductive units (flowers in our interpretation) of *Gaimardia* are perianthless and arranged in simple spikes. Regardless of its morphological interpretation (i.e., pseudanthial or euanthial), the structure of the gynoeceum in *Centrolepis* is highly unusual and has no obvious parallels among other Poales. We know no other examples of strong unequal receptacle growth resulting in carpel insertion at different levels in a single flower, though there are examples of one-sided growth in inflorescences in

Spathicarpa (Araceae) [21] and some species of Anthyllis (Leguminosae) [21]. In both Spathicarpa and Anthyllis spp. the inflorescence appears to have an elongate axis, but stem elongation takes place in a plane perpendicular to the axis. This condition is closely similar to the one-sided receptacle elongation in Centrolepis. In flowers, similar unequal growth occurs in species with a monosymmetric hypanthium, perianth or androecium tube; for example, in many legumes the end of the androecium tube is oblique.