

УДК 581.671

**МОРФОЛОГИЯ ПРОРОСТКОВ, СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ
И ПРИРОДА РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
СЕМЕЙСТВА HYDATELLACEAE (NYMPHAEALES)**

**М.В. Ремизова¹, Д.Д. Соколов¹, Б.Г. Бриггс², Т.Д. Макфален³, А.С. Беэр¹,
П.Дж. Рудалл⁴**

¹ Московский государственный университет, Москва, Россия

² Королевские Ботанические Сады, Сидней, Австралия

³ Отдел охраны окружающей среды, Манджимап, Австралия

⁴ Королевские Ботанические Сады, Кью, Ричмонд, Великобритания

Строение проростков и побеговых систем гидателловых, а также морфологическое разнообразие их репродуктивных структур до последнего времени были изучены слабо. Приведены современные данные по этим вопросам в контексте представлений о родственных связях между гидателловыми и кувшинковыми.

Небольшое семейство Hydatellaceae представлено в мировой флоре 12 видами, относящимися к единственному роду *Trithuria* [16]. Представители семейства распространены в основном в Австралии (10 видов), один вид встречается в Новой Зеландии и один вид - в Индии. Традиционно виды, относимые сейчас к роду *Trithuria*, помещали в семейство Centrolepidaceae. Позднее они были выделены в отдельное семейство Hydatellaceae [7]. Семейство Hydatellaceae долгое время рассматривали как изолированную группу однодольных, его родственные связи были неясны. Данные молекулярной филогенетики подтвердили традиционную точку зрения о родственных связях Centrolepidaceae и положении этого семейства в составе порядка Poales [1; 2]. Положение гидателловых на молекулярно-филогенетических деревьях оказалось неожиданным: родство с каким-либо порядком однодольных не было подтверждено. Hydatellaceae нашли свое место среди базальных двудольных, формируя кладу, сестринскую Sabombaseae и Nymphaeaceae [4]. Морфологические (строение и развитие плодolistиков), палинологические и эмбриологические данные также свидетельствуют в пользу родства Hydatellaceae с Nymphaeales, а не с Centrolepidaceae [10; 11; 13; 14]. Тем не менее строение побеговой системы гидателловых, которая на первый взгляд не имеет ничего общего с таковой у кувшиноцветных, изучено недостаточно. Кроме того, не ясны гомологии репродуктивных единиц Hydatellaceae, которые даже отдаленно не напоминают крупные цветки Nymphaeales.

Число семядолей у гидателловых до недавнего времени не было известно, и только после «революционного» перемещения гидателловых в Nymphaeales появились публикации, посвященные этому вопросу [15; 17]. *Trithuria lanterna*, единственный на данный момент вид из тропической Австралии с изученными проростками, имеет одну, редуцированную до гаустории, семядолю. У трех видов, распространенных в умеренном климате в южной части Австралии, развита семядольная трубка, охватывающая почечку со всех сторон. В дистальной своей части семядольная трубка разделена на две лопасти. Семядольная трубка соединена с гаусторием. По мнению Н.-J. Tillich et al. [17], строение проростков гидателловых принципиально не отличается от такового у однодольных и, следовательно, положение гидателловых должно быть пересмотрено. Мы полагаем, что наличие двух лопастей на верхушке семядольной трубки могло бы свидетельствовать о ее происхождении из двух сросшихся семядолей, гомологичных семядолям других кувшиноцветных [15]. Тем не менее, мы согласны с интерпретацией проростка гидателловых как односемядольного.

Односемядольный зародыш известен во многих группах двудольных растений, не связанных близким родством как между собой, так и с однодольными.

Представители семейства Hydatellaceae – однолетние или реже многолетние травянистые растения с базальной розеткой шиловидных листьев. При формировании побеговой системы у однолетних видов происходят многочисленные ветвления, при этом междоузлия остаются укороченными, что значительно затрудняет установление типа нарастания. Многолетние виды, в частности *Trithuria filamentosa*, распространенная на Тасмании, более удобны для изучения. Этот вид формирует симподиальные, толстые (относительно размера целого растения), удлинённые, вертикальные многолетние корневища. На корневище, в свою очередь, формируются листья и безлистные стебли (далее – цветоносы), заканчивающиеся репродуктивной единицей. Ось каждого порядка на корневище развивает 5 - 9 листьев в спиральной последовательности, причем направление спирали может быть любым (как по часовой стрелке, так и против). Первые два листа листовой серии (профиллы) расположены трансверзально с углом дивергенции, близким к 180°. Начиная с третьего листа, углы дивергенции между листьями приближаются к 137°. В пазухах верхних листьев закладываются 1 - 2 почки возобновления. Кроме того, в верхней части побега, продолжая спираль филлотаксиса, внепазушно формируются 1 - 3 цветоноса. Наличие двух трансверзально расположенных профиллов, характерное для двудольных, согласуется с исключением гидателловых из однодольных. Корневища многолетних представителей Hydatellaceae внешне напоминают корневища *Nymphaea* или *Nuphar* (Nymphaeaceae) в миниатюре. Однако и у *Nymphaea*, и у *Nuphar* корневища моноподиальные, а не симподиальные, как у *Trithuria filamentosa*. Тем не менее положение цветоносов (если мы правильно его интерпретируем) на корневищах *Trithuria filamentosa* похоже на положение цветоножек *Nuphar* и *Nymphaea*.

Репродуктивные единицы у представителей Hydatellaceae однополые или обоеполые. В обоеполых репродуктивных единицах центр занят 1 - 2 (редко до 6) тычинками. Тычинки окружены расположенными без видимого порядка плодолистиками. Заложение и дальнейшее развитие плодолистиков как в обоеполых, так и в однополых репродуктивных единицах центробежное [13]. Репродуктивные органы окружены оберткой из 2 или большего числа чешуек, расположенных кругами [13]. Предложено три возможных интерпретации строения репродуктивных единиц у гидателловых [13] (см. также: [3; 6]). 1) Каждая репродуктивная единица представляет собой некое «предцветковое» состояние. 2) Предки гидателловых имели цветки «нормального» строения с типичным для цветков взаимным расположением андрогцея и гинецея и с околоцветником. Репродуктивные единицы гидателловых сочетают как признаки «соцветия», так и признаки «цветка», что может быть связано с нарушением целостности программы морфогенеза цветка. Чешуйки обертки у *Trithuria submersa* сходны в своем заложении и развитии с элементами околоцветника у *Cabomba*. Как и лепестки у *Cabomba*, листочки внутреннего круга обертки у *Trithuria submersa* сильно запаздывают в своем развитии относительно наружных листочков. 3) Каждая репродуктивная единица представляет собой компактное соцветие из сильно редуцированных цветков (псевдантний). Согласно этой гипотезе, цветки, составляющие псевдантний, голые: мужские состоят из единственной тычинки, а женские – из единственного плодолистика. Интерпретация репродуктивных единиц у гидателловых как псевдантний, является традиционной (см.: [8]) и в настоящее время принята наиболее широко [4; 5; 14]. Наши данные по изменчивости структуры репродуктивных единиц у австралийского вида *T. submersa* заставляют усомниться в правильности их псевдантовой интерпретации [12]. Традиционная точка зрения о псевдантовой природе репродуктивных единиц гидателловых во многом основана на сравнении *Trithuria* с Centrolepidaceae, проведенном Hieronymus [9]. Согласно Hieronymus [9], главная ось соцветия у представителей *Centrolepis* несет брактей, в пазухах которых развиваются

парциальные соцветия – извилины. Та же самая интерпретация по аналогии была перенесена и на *Trithuria submersa*, обладающую еще более компактными, чем у *Centrolepis*, соцветиями и в то же время помещаемую вместе с ним в одно семейство. Там же указано, что чешуйки обертки гидателловых гомологичны брактеем на главной оси соцветия у *Centrolepis* и каждая чешуйка несет в пазухе компактное парциальное соцветие - извилину. Извилины, расположенные в пазухах наружных чешуек обертки, имеют как мужские, так и женские цветки, причем начинается извилина мужским цветком (состоящим из единственной тычинки). Извилины, расположенные в пазухах чешуек внутреннего круга обертки, состоят только из женских цветков (см. также [13]). Согласно нашим наблюдениям [12], взаимное расположение тычинок, плодolistиков и чешуек обертки у *Trithuria* гораздо более вариабельно, чем предписывает схема Hieronymus; положение гидателловых на филогенетических деревьях препятствует проведению гомологий между соцветием *Centrolepis* и репродуктивными единицами Hydatellaceae. Наши данные показывают, что чешуйки обертки у гидателловых не имеют расположенных при них пазушных структур и больше напоминают чашечковидный простой околоцветник.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 06-04-48113).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. Melbourne, 2000. P. 661 – 671.
2. Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Ronsted 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. VI. 22. P. 63 – 75.
3. Doyle J.A. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower // Int. Journ. Plant Sci. 2008. V. 169: P. 816 – 843.
4. Endress P.K. Perianth biology in the basal grade of extant angiosperms // Int. Journ. Plant Sci. 2008. V. 169. P. 844 – 862.
5. Endress P.K., Doyle J.A. Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations // Amer. Journ. Bot. 2009. V. 96, № 1. (in press).
6. Friis E.M., Crane P. New home for tiny aquatics // Nature. 2007. V. 446. P. 269–270.
7. Hamann U. Hydatellaceae – a new family of Monocotyledoneae // New Zealand J. Bot. 1976. V. 14. P. 193 – 196.
8. Hamann U. Hydatellaceae // Families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants. 2. Monocotyledons. 2. Alismatanae and Commelinanae / ed. K. Kubitzki. Berlin, 1998. P. 231 – 234.
9. Hieronymus G. Centrolepidaceae // Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Teil 2, Abt. 4. S. 11 – 16.
10. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Macfarlane T.D., Yadav S.R., Prychid C.J., Rudall P.J. Comparative pollen morphology in the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae reveals variation at the infraspecific level // Grana. 2008. V. 47, № 2. P. 81 – 100.
11. Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., Macfarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D. Comparative ovule and

megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms // *Annals of Botany*. 2008. V. 101. P. 941 – 956.

12. Rudall P.J., Remizowa M.V., Prenner G., Prychid C.J., Tuckett R.E., Sokoloff D.D. Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower // *Amer. Journ. Bot.* 2009. V. 96, № 1. (in press).

13. Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M. V., Conran J.G., Davis J.I., Macfarlane T.D., Stevenson D.W. Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage // *American Journal of Botany*. 2007. V. 94, № 7. P. 1073 – 1092.

14. Saarela J. M., Rai H. S., Doyle J. A., Endress P. K., Mathews S., Marchant A. D., Briggs B. G., Graham S. W. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree // *Nature*. 2007. V. 446. P. 312 – 315.

15. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Macfarlane T.D., Tuckett R.E., Ramsay M.M., Beer A.S., Yadav S.R., Rudall P.J. Seedling diversity in Hydatellaceae: implications for the evolution of angiosperm cotyledons // *Annals of Botany*. 2008a. V. 101. P. 153 – 164.

16. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Macfarlane T.D., Rudall P.J. Classification of the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa // *Taxon*. 2008b. V. 57, № 1. P. 179 – 200.

17. Tillich H.-J., Tuckett R., Facher E. Do Hydatellaceae belong to the monocotyledons or basal angiosperms? Evidence from seedling morphology // *Willdenowia*. 2007. V. 37. P. 399 – 406.

SEEDLING STRUCTURE, SHOOT ARCHITECTURE AND MORPHOLOGICAL IDENTITY OF REPRODUCTIVE UNITS IN HYDATELLACEAE (NYMPHAEALES)

M.V. Remizowa¹, D.D. Sokoloff¹, B.G. Briggs², T.D. Macfarlane³, A.S. Beer, P.J.¹ Rudall⁴

Moscow State University, Moscow, Russia

¹ Royal Botanic Gardens, Sydney, New South Wales, Australia

² Department of Environment & Conservation, Manjimup, WA, Australia

³ Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, U.K.

Hydatellaceae, as recently circumscribed [16], is a family of 12 species in a single genus, Trithuria. Ten species of Trithuria occur in Australia, one in New Zealand and one in India. Traditionally, these plants were placed within the monocot family Centrolepidaceae. When segregated as a distinct family [7] Hydatellaceae were considered as taxonomically isolated monocots of unclear relationships. Molecular phylogenetic data support the traditional view that Centrolepidaceae are closely related to Restionaceae within the monocot order Poales [1; 2]. In contrast, molecular data unexpectedly place Hydatellaceae among early-divergent angiosperms as sister to Cabombaceae plus Nymphaeaceae, with strong support from two genomes [14]. The hypothesis that Hydatellaceae are closely related to waterlilies and not to Centrolepidaceae is supported by data from carpel structure and development [13], embryology (summarised in: [11]) and palynology (reviewed in: [16]). However, in terms of vegetative morphology and flower/inflorescence architecture, Hydatellaceae are, at least superficially, quite different from waterlilies.

Cotyledon number was not documented in Hydatellaceae until the publications of Tillich et al. [17] and Sokoloff et al. [15]. In Trithuria lanterna, the only tropical Australian species studied so far for seedling structure, there is a single, extremely reduced cotyledon consisting of a haustorium. In three temperate Australian species studied, there is a

sheathing, distally bilobed cotyledonary tube to which a haustorium is attached. Tillich et al. [7] interpreted seedling morphology as essentially the same as in monocots, and questioned current views on phylogenetic placement of the family. Sokoloff et al. [15] suggested that the sheathing tube could be homologous to two united cotyledons of waterlilies.

Hydatellaceae are annual or rarely perennial herbs with linear leaves in a basal rosette. Due to extensive branching and very short internodes it is difficult to interpret shoot architecture in annual species. On the other hand, we have made considerable progress in studies of shoot morphology of the perennial Tasmanian species *Trithuria filamentosa*. The rhizomes of *T. filamentosa* are thick, elongated, erect and perennial. They bear vegetative leaves and elongated leafless stalks, each bearing a reproductive unit. Rhizome growth is sympodial. Each shoot produces 5 – 9 vegetative leaves in a clockwise or anticlockwise spiral, and in its distal part 1 – 2 lateral shoots and 1 – 3 lateral peduncles. Each lateral shoot develops in the axil of a vegetative leaf. The two first leaves of each lateral shoot lie in a transversal plane, with divergence angle close to 180°; they are interpreted as prophylls. From the third leaf onwards, divergence angles are close to the Fibonacci pattern. Peduncles of reproductive units could be interpreted as the uppermost lateral extra-axillary organs that continue the shoot phyllotaxic spiral. The presence of two lateral prophylls supports removal of Hydatellaceae from the monocots. Rhizomes of perennial Hydatellaceae superficially resemble miniaturized rhizomes of *Nymphaea* or *Nuphar* (*Nymphaeaceae*), which are monopodial. However, rhizomes of perennial Hydatellaceae are sympodial. The pattern of arrangement of reproductive units in *T. filamentosa* resembles patterns of flower insertion in *Nuphar* and *Nymphaea*.

Reproductive units of Hydatellaceae are either unisexual or bisexual. In bisexual reproductive units, carpels lie at the periphery and stamens in the centre. Carpel initiation and development is centrifugal in both female and bisexual reproductive units [13]. Each reproductive unit is surrounded by an involucre of two or more bract-like phyllomes of whorled arrangement [13]. There are three possible morphological interpretations of reproductive units in Hydatellaceae [13] (see also: [3; 6]). 1) Each reproductive unit of Hydatellaceae could represent a “pre-floral state” – a step toward a true flower. 2) The unusual reproductive structures of Hydatellaceae, which show some inflorescence-like and some flower-like features, could have evolved through loss of flower identity. For example, there is an intriguing developmental similarity between the inner-whorl perianth members in *Cabomba* and the inner-whorl involucre bracts in *Trithuria submersa*. 3) Finally, each reproductive unit could represent a pseudanthium – a highly specialized aggregation of extremely reduced unisexual perianthless flowers. The latter interpretation is the traditional (e.g., [8]) and currently widely accepted view [4; 5; 14]. However, our data on patterns of spontaneous structural variation in reproductive units of the Australian species *T. submersa* [12] make a pseudanthium interpretation problematic. The traditional pseudanthial interpretation of the reproductive units in Hydatellaceae is largely based on comparisons between *Trithuria* and *Centrolepidaceae* made by Hieronymus [9]. He found that, in the inflorescence of *Centrolepis*, each primary bract subtends a cincinnus. By analogy, he extended the same view to *Trithuria submersa* hypothesizing that here each involucre bract also subtends a cincinnus. Cincinni located in the axils of the two outermost bracts each start with a unistaminate flower and continue with unicarpellate flowers (see also: [13]). However, the spatial arrangement of stamens, carpels and involucre bracts is more plastic in *Trithuria* than predicted by the model of Hieronymus, and the current phylogeny does not allow any comparison with *Centrolepidaceae*. Our data show that the phyllomes of the involucre do not subtend axillary structures in Hydatellaceae and the entire involucre in many respects resembles a floral perianth.