

УДК 582.52

© М. В. Ремизова¹, Д. Д. Соколов¹, Л. А. Москвичева²**МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА И ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ
TOFIELDIA PUSILLA (*TOFIELDIACEAE*)**M. V. REMIZOVA, D. D. SOKOLOFF, L. A. MOSKVICHEVA.
MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF FLOWER
AND SHOOT SYSTEM IN *TOFIELDIA PUSILLA* (*TOFIELDIACEAE*)¹ Московский государственный университет
Кафедра высших растений, биологический факультет
119992 Москва
Факс (095) 939-18-27

E-mail: remizowa@herba.msu.ru

² Кандалакшский государственный заповедник
184040 Мурманская область, Кандалакша, ул. Линейная, 35
Поступила 30.12.2004

Tofieldia и близкие роды традиционно относили к *Liliaceae* или, при более узком понимании семейств, к *Melanthiaceae*. Эти растения считали примитивными представителями лилиоидных однодольных, в частности из-за своеобразного строения гинецея, который нередко признавали апокарпным. Данные молекулярной систематики позволили отнести *Tofieldiaceae* к пор. *Alismatales*. В статье обобщены оригинальные и литературные данные о морфологии и деталях развития цветка и побеговой системы одного из критических представителей *Tofieldiaceae* — *Tofieldia pusilla*. Подтверждено мнение о ценокарпии гинецея у *Tofieldia*. Некоторые морфологические особенности *Tofieldia* согласуются с включением сем. *Tofieldiaceae* в пор. *Alismatales*.

Ключевые слова: цветок, подчасие, гинецей, листорасположение, предлист, развитие, эволюция, *Tofieldiaceae*, *Alismatales*.

Исследования последних десятилетий, в том числе выполненные с привлечением молекулярно-филогенетических данных, заставили окончательно отказаться от очень широкой трактовки сем. *Liliaceae*, принятой в системе А. Engler (1888) и во многих других сводках. Широкое понимание этого семейства было во многом основано на едином плане строения цветка у его представителей. Современные данные, указывающие на необходимость дробной трактовки семейств, говорят и о гораздо большей, чем предполагали ранее, эволюционной лабильности признаков цветка у однодольных растений. Весьма актуально на новом уровне знаний переосмыслить данные по сравнительной морфологии цветка растений, которые ранее относили к лилейным. Анализ литературы показывает, что накопленных морфологических данных для этого пока недостаточно. Особенно фрагментарны данные по развитию цветка, которые мы хотим отчасти восполнить в этой работе. Помимо цветка, мы анализировали соцветие и побеговую систему в целом, что позволяет получить более целостную картину и, в частности, определить характер ориентации частей цветка.

Предлагаемая работа посвящена представителю небольшого сем. *Tofieldiaceae* — одного из наиболее загадочных семейств, выделенных из состава лилейных. Согласно молекулярно-филогенетическим данным, его следует помещать в пор. *Alismatales* рядом с сем. *Araceae*. Растения, относимые к *Tofieldiaceae*, и ра-

нее привлекали внимание ботаников главным образом из-за своеобразного строения гинецея, в котором видели черты глубокой примитивности. А. Takhtajan (1997) начинает изложение системы однодольных с этого семейства.

В составе сем. *Tofieldiaceae*, кроме *Tofieldia* Huds., принято выделять еще два рода — *Harperocallis* McDaniel и *Isidrogalvia* Ruiz et Pavon (см., например: Zomlefer, 1997, 1999). Некоторые авторы предлагают выделять из состава *Tofieldia* s. l. роды *Pleea* Michx. и *Triantha* (Nutt.) Baker и принимать в составе семейства 5 родов (Paker, 1993; Тахтаджян, 1994; Takhtajan, 1997).

Все представители сем. *Tofieldiaceae* — многолетние корневищные травы с прикорневой розеткой мечевидных листьев, обитающие во влажных (болотистых) местообитаниях. Соцветия большинства тофилдиевых — кисти разнообразного строения, кроме *Harperocallis*, цветки которого одиночные, терминальные. Цветки трехчленные, актиноморфные; околоцветник состоит из 6 листочков в двух кругах; тычинок 6 (*Tofieldia* s. str., *Triantha*, *Harperocallis*, *Isidrogalvia*) или 9 (*Pleea*) в двух кругах; гинецей из 3 плодолистиков (Тахтаджян, 1982; Dahlgren et al., 1985; Zomlefer, 1997; Takhtajan, 1997).

Важнейшим диагностическим признаком *Tofieldiaceae* является наличие на цветоножке особого образования, так называемого подчашия. Термин «подчашие» не совсем удачный, так как у всех представителей семейства околоцветник простой, и, следовательно, чашечка отсутствует. В иностранной литературе для этой структуры принято использовать термин «calyculus». Обычно подчашие состоит из 3 листочков, чередующихся с листочками околоцветника наружного круга. У большинства представителей рода *Tofieldia* s. l. листочки подчашия срастаются в трубку, тогда как у представителей родов *Isidrogalvia* и *Harperocallis* они полностью свободны (Cruden, 1991; Zomlefer, 1997).

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. по некоторым признакам сильно отличается от остальных представителей рода. Некоторые авторы считают, что подчашие у этого вида отсутствует (например, Леонова, 1966; Цвелёв, 1979), и цветки прикрыты лишь хорошо развитой трехлопастной брактеей; это позволило выделить вид в отдельную секцию *Unibracteatae* Леонова. Другие авторы придерживаются мнения, что подчашие у *T. pusilla* имеется, но в отличие от других представителей рода цветки *T. pusilla* не имеют брактеей (см.: Remizova, Sokoloff, 2003). По строению гинецея *T. pusilla* выделяется не только среди остальных видов рода *Tofieldia*, но и среди многих других представителей сем. *Tofieldiaceae*. По данным S. Eie (1972), гинецей *T. pusilla* можно рассматривать как апокарпный и состоящий из раскрытых, возвышающихся на ножках плодолистиков (см. также: Тахтаджян, 1982; Takhtajan, 1997). Степень открытости плодолистиков такова, что соприкасаясь краями в средней части, они формируют одногнездную завязь. У большинства остальных представителей семейства плодолистики замкнутые, а гинецей варьирует от гемисинкарпного из почти свободных плодолистиков (*Pleea*) до синкарпного, в котором они срослись по всей длине вплоть до рылец (*Isidrogalvia*) (Utech, 1978; Sterling, 1979). Мы считаем важным изучить особенности строения и развития соцветий и цветков именно у *T. pusilla* как у критического представителя сем. *Tofieldiaceae*.

Материал и методика

Материал был собран в естественных местообитаниях в Мурманской обл. и Карелии (см. таблицу) и зафиксирован в 70%-м спирте или фиксаторе FAA. При приготовлении препаратов для изучения под сканирующим электронным микроско-

Происхождение изученного материала

Место сбора	Дата	Собрал
Карелия, Лоухский р-н, окр. станции Пояконда, ББС МГУ	28.07.2002	Е. Н. Бубнова
Карелия, ББС МГУ	17.07.2000 16—17.07.2002	М. В. Ремизова
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, материковое побережье против о-ва Ряшков	7.06.2002 15.06.2002 25.06.2002 7.07.2002 14.07.2002 24.07.2002 5.08.2002	Л. А. Москвичева
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, Домашние тундры	15.06.2001	М. Ю. Плец
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, между Кандалакша и Княжая	14.06.2001	Л. А. Москвичева
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, дер. Ковда	Август 2001	Е. Г. Петраш и др.
Мурманская обл., Хибины в окр. г. Кировска	9.06.2001 13.06.2001	В. А. Костина
Карелия, ББС МГУ	10.06.2003	А. Д. Виталь
Карелия, ББС МГУ	12.06.2003	Е. Н. Бубнова
Карелия, ББС МГУ	16.07.2003	М. В. Ремизова

пом отпрепарированные части развивающихся соцветий и цветков для удаления остатков воды последовательно помещали в спирты возрастающей концентрации (96%-й, 100%-й спирт в двукратной повторности, материал выдерживали в течение 1 ч) и 100 % ацетон в двукратной повторности. Изучаемые части растений были высушены при критической точке в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ. После сушки материал изучали по стандартной методике на сканирующих электронных микроскопах HITACHI S-405A и Camscan 4DV в той же лаборатории. Напыление материала проводили тяжелыми металлами (Au, Ag, Pt, Pd в различных комбинациях).

Результаты исследования

Характеристика побеговой системы и ее формирование

T. pusilla — небольшое длиннокорневищное, розеткообразующее многолетнее растение с симподиальным возобновлением побегов. За исключением предлистьев, все листья имеют развитые пластинки. Базальные листья двурядные, линейные, унифациальные, мечевидные, с небольшими влагалищами, без язычка. Каждый год на растении развивается 1 терминальное неразветвленное соцветие.

Большинство побегов дициклические, розеточные или полурозеточные. За чешуевидным двукилевым предлистом следуют 6—10 двурядных листьев базальной розетки. Все они имеют линейную унифациальную мечевидную пластинку и короткое бифациальное влагалище; язычка нет. Дистальная удлиненная часть побега, завершающаяся эбрактеозной кистью, обычно неолиственная (цветонос), но иногда в ее нижней и (или) средней части развиваются 1—2 небольших листа без влага-

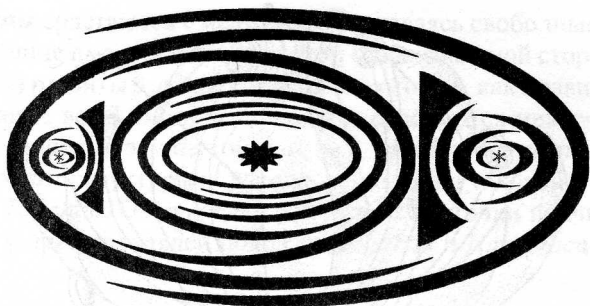


Рис. 1. Диаграмма типичного варианта строения побеговой системы *Tofieldia pusilla*.

Круглыми скобками отмечены мечевидные ассимилирующие листья, килеватыми скобками — предлистья, черной звездочкой — соцветие текущего года, маленькими звездочками — соцветия следующего года.

лица и с бифациальной вдоль сложенной пластинкой. В пазухе практически всех листьев розетки закладывается по одной пазушной почке, которая к осени содержит зачатки предлиста и 3—7 розеточных листьев. Из всех пазушных почек только 1—3, расположенные в основании или в середине розеточной части побега, на следующий год развиваются в дочерние побеги.

При дальнейшем развитии дочерних побегов весной происходит разворачивание из почек заложившихся прошлой осенью листьев розетки и продолжается процесс образования новых унифациальных листьев. Кроме этого, апекс может образовать еще 1—2 зачатка бифациальных листьев, но, как правило, он сразу приступает к формированию соцветия. К очередной осени оно оказывается почти полностью сформированным. На 2-й год цветонос вытягивается, соцветие выносятся над розеткой унифациальных листьев, цветки увеличиваются в размерах, вытягиваются их цветоножки и в начале—середине июля наступает цветение. В области соцветия междоузлия главной оси удлиняются неравномерно, часть из них остается укороченной, поэтому цветки выглядят собранными в мутовки.

Наряду с дициклическими у *T. pusilla* отмечены и полициклические побеги. Как правило, в первые годы жизни они имеют несколько удлиненные междоузлия (3—7 мм) и формируют удлиненные корневища. После зацветания полициклического побега в пазухах листьев последних 1—2 лет часто развиваются 1—3 дициклических побега, в результате чего формируется компактная группа побегов.

У всех изученных растений на боковых побегах двукилевой предлист и первый лист розетки находятся в адаксиальном положении (рис. 1).

Строение цветков и соцветий

Цветки *T. pusilla* в целом сходны с цветками других представителей *Tofieldiaceae*. Они актиноморфные, трехчленные с 6 листочками околоцветника в двух кругах, 6 тычинками в двух кругах и гинецеем из 3 плодолистиков (рис. 2). Тычинки с длинными, широкими нитями, основание тычиночной нити почти такой же ширины, как основание листочка околоцветника, к которому тычинка прикрепляется. Листочки околоцветника и тычинки почти полностью свободные, трубка околоцветника практически не развита (рис. 2).

По нашим данным, плодолистики *T. pusilla* срастаются в ценокарпный гинецей (табл. I, 3—5). Нижняя, меньшая, зона плодолистика пельтатная, верхняя — пликатная. Семязачатки расположены в пликатной зоне. Плодолистики свободны

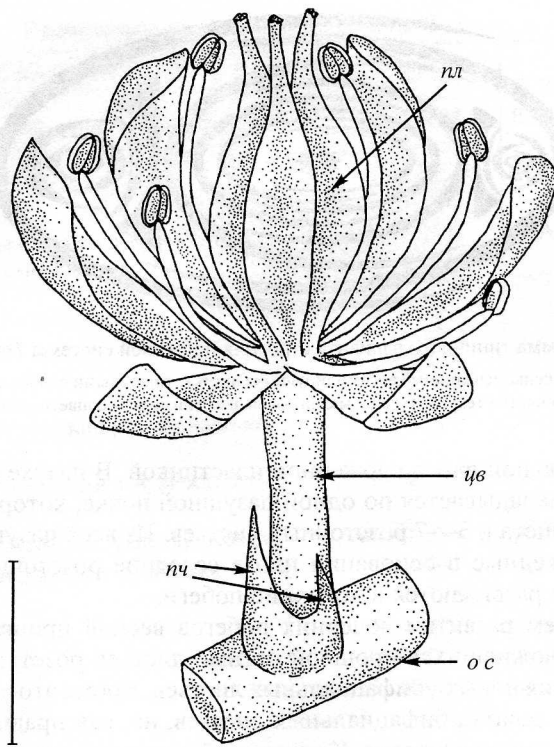


Рис. 2. Общий вид цветка *Tofieldia pusilla*.

пч — подчашие, пл — плодолистик, ос — ось соцветия, цвет — цветоножка. Масштабная линейка — 1 мм.

в основании и в области стилодиев. Рыльца верхушечные с развитыми папиллами. В молодых цветках стилодии и рыльца соприкасаются друг с другом (табл. I, 2), на более поздней стадии рыльца отогнуты назад так, что видны брюшные швы плодолистиков (табл. I, 6). Симпликатная зона гинецея в нижней и средней части 1-гнездная, а в верхней, стерильной, части — 3-гнездная. В пельтатной, не содержащей семязачатков, зоне гинецея завязь всегда 3-гнездная.

Несколько семязачатков прикреплены к субмаргинальной плаценте в один ряд. Семязачатки анатропные, битегмальные, с небольшим выростом на халазальном конце. Семязачатки, по терминологии Р. Endress (1994), синтропные, т. е. они загибаются в ту же сторону, что и край плодолистика. Микропиле обращено в сторону от брюшного шва и расположено очень близко к месту отхождения семяножки так, что оно почти касается плаценты.

Плод — септицидная коробочка, которая созревает в августе. Листочки околоцветника и тычиночные нити остаются при плоде. Нередко коробочки достаточно долгое время остаются нескрытыми, и даже летом следующего года можно встретить растения с невысыпавшимися семенами.

Соцветие *T. pusilla* — эбрактеозная открытая кисть. Подчашие располагается при основании цветоножки так, что между подчашием и собственно цветком имеется удлиненное междоузлие (рис. 2). Листочки подчашия, как и у всех других представителей семейства, чередуются с листочками околоцветника наружного круга (табл. I, 7), но боковые листочки смещены в трансверсальную плоскость. Структура подчашия *T. pusilla* отличается от таковой у остальных видов рода и сильно варьирует (см. подробнее: Remizova, Sokoloff, 2003). В типичном случае боковые

листочка подчашия срastaются с медианным, оставаясь свободными относительно друг друга. Подчашие имеет вид разомкнутой с адаксиальной стороны цветоножки трубки, на которой развиты 3 зубца, средний из которых, как правило, шире и длиннее боковых. Иногда все 3 листочка подчашия срastaются 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, как и у представителей родов *Isidrogalvia* и *Harperocallis*.

Развитие цветков и соцветий

К середине июля за год до цветения в цветке уже хорошо различимы все органы, а в августе цветки оказываются почти полностью сформированными. Брактеи не закладываются. Цветки закладываются акропетально на оси соцветия как полусферические примордии (табл. II, 1). Первым на примордии цветка с абаксиальной стороны закладывается единый примордий подчашия (табл. II, 1, 2). Вскоре после заложения он становится подковообразным, на нем становятся заметны 3 примордии зубцов подчашия, причем первым появляется медианный зубец (табл. II, 3—5). В редких случаях листочки подчашия могут закладываться отдельными примордиями. Трубка подчашия очень короткая, она образуется путем интеркалярного «зонального роста» (см.: Tucker, 1987) под основаниями примордиев листочков подчашия. Зональной меристемой продуцируются расположенные друг над другом клеточные слои, что приводит к увеличению длины трубки. В типичном случае трубка подчашия разомкнута с адаксиальной стороны (рис. 2). Реже трубка замкнута, т. е. зональная меристема представляет собой кольцо. Разные варианты развития подчашия отмечены не только в пределах одной популяции, но и в пределах одного соцветия.

Листочки околоцветника и тычинки в ряде случаев закладываются общим РА-примордием.¹ РА-примордии листочков околоцветника и тычинок наружного круга чередуются с примордиями листочков подчашия. После формирования подчашия сначала закладываются РА-примордии наружного и затем очень быстро вслед за ними — РА-примордии внутреннего круга.

РА-примордий разделяется на примордий тычинки и примордий листочка околоцветника. Примордии листочков околоцветника уплощаются, удлиняются, и на более поздних стадиях молодые листочки околоцветника наружного круга вместе с подчашием закрывают формирующиеся тычинки и гинецей. Примордии тычинок увеличиваются в размере, формируются связник, теки и на последних этапах развития — тычиночная нить.

Листочки околоцветника и тычинки могут закладываться и отдельными примордиями. В этом случае почти одновременно закладываются тычинки наружного круга и листочки околоцветника внутреннего круга, так как формирование примордия тычинки происходит почти сразу же за формированием примордия листочка околоцветника.

Полусферические примордии плодолистиков закладываются, чередуясь с примордиями тычинок внутреннего круга. Вскоре после возникновения примордии плодолистиков становятся подковообразными и начинают удлиняться (табл. II, 6—8).

¹ РА (= perigonium + androceum)-примордий, по аналогии с СА (= corolla + androceum)-примордием термин, который используется для описания заложения лепестков и тычинок общим примордием у некоторых *Helobiae* (см., например: Posluszny, Charlton, 1993).

Верхняя удлиняющаяся часть становится пликатной, после формирования пликанной части в основании плодолистика формируются пельтатная часть и ножка. В пликатной части на краях плодолистика формируется плацента с семязачатком (табл. I, 2, 3). У семязачатков сначала развивается внутренний интегумент, затем — наружный. Семязачатки изначально прямые (табл. I, 1), затем вследствие неравномерного роста становятся анатропными (табл. I, 2), позже с халазального коня на них формируется вырост.

Плодолистки долгое время остаются свободными и открытыми (табл. II, 8). Образование ценокарпного гинецея происходит на самых поздних этапах развития (часто растения зимуют со свободными плодолистиками). Формируя ценокарпный гинецей, плодолистки остаются открытыми (табл. I, 2, 3). Цветки сидячие почти во время всего развития, удлинение цветоножки происходит непосредственно перед цветением.

Обсуждение

Традиционно роды сем. *Tofieldiaceae* относили к сем. *Liliaceae* (подсем. *Melanthioideae*) (например, Engler, 1888; Melchior, 1964; Cronquist, 1988) или к сем. *Melanthiaceae* (триба *Tofieldieae*) (например, Utech, 1978; Тахтаджян, 1982, 1987; Dahlgren et al., 1985). До сравнительно недавнего времени в трибу *Tofieldieae* было принято включать некоторые другие роды, например *Narthecium* Huds., теперь относящиеся к сем. *Nartheciaceae*, или наоборот, роды, входящие в трибу *Tofieldieae* помещали в состав широко понимаемой трибы *Narthecieae* (см.: Utech, 1978; Zomlefer, 1997). Дальнейшие исследования выявили, что виды *Tofieldieae* s. str. представляют собой монофилетическую группу и достаточно далеки от других представителей сем. *Melanthiaceae* s. l. (см.: обзор в работе Zomlefer, 1997). Это позволило повысить ранг изучаемой группы до семейства — *Tofieldiaceae* (Тахтаджян, 1994). Это семейство было включено в пор. *Melanthiales* подкласса *Liliidae* (Takhtajan, 1997). W. Zomlefer (1997) принимает выделение сем. *Tofieldiaceae* и предлагает помещать его в особый пор. *Tofieldiales* подкласса *Liliidae* (Zomlefer, 1999; см. также Reveal, Zomlefer, 1998). R. Thorne (2002) принимает пор. *Nartheciales*, объединяющий *Nartheciaceae* и *Tofieldiaceae*.

Данные молекулярной систематики заставили существенно пересмотреть всю систему однодольных, в том числе и положение *Tofieldiaceae* (Chase et al., 2000; APG II, 2003; Chase, 2004). Согласно этим данным, *Acorus* (*Acoraceae*, *Acorales*) формирует сестринскую группу по отношению ко всем прочим однодольным. Следующая клада, отделяющаяся от молекулярно-филогенетического древа однодольных — пор. *Alismatales* s. l., включающий семейства *Araceae* и *Tofieldiaceae*, а также группу *Helobiae* (подкласс *Alismatidae* в системе А. Л. Тахтаджяна). Сем. *Nartheciaceae* в системе APG II (2003) помещено в неродственный *Alismatales* пор. *Dioscoreales*.

По строению листа, побеговой системе и жизненной форме *T. pusilla*, как и другие представители рода *Tofieldia* и сем. *Tofieldiaceae*, наиболее сходна с *Narthecium*, но проявляет определенное сходство и с некоторыми представителями *Alismatales* s. l. и *Acorales*. Как *Acorus*, так и многие представители *Alismatales* s. l. имеют двурядное листорасположение. По строению листа *Tofieldia* достаточно близка к *Acorus*. Однако у *Acorus*, как и у многих *Alismatales* (в том числе у всех представителей группы *Helobiae*), в пазухах листьев имеются так называемые внутривлагалищные чешуйки, чего не наблюдается у представителей рода *Tofieldia*. У боль-

шинства родов сем. *Araceae* пазушные чешуйки, как и у *Tofieldia*, отсутствуют, но представители семейства имеют обычно черешковые листья с широкими листовыми пластинками. Широкие листовые пластинки достаточно редки у однодольных растений, однако часто встречаются у представителей пор. *Alismatales* s. l., куда предложено помещать *Tofieldia*. Видимо, *Tofieldia* — единственный представитель этого порядка с унифациальными мечевидными листьями. Следует отметить, что мечевидные листья появлялись неоднократно в ходе эволюции однодольных и встречаются у представителей далеко не родственных по отношению к *Tofieldia* таксонов (см.: Rudall, Buzgo, 2002).

Важное отличие *Tofieldia* от *Narthecium* — ориентация второго листа на боковом побеге. У *Tofieldia* и предлист, и следующий за ним лист занимают адаксиальное или почти адаксиальное положение (ранее это было показано для *T. calyculata* — Rüter, 1918). Интересно, что сходный с *Tofieldia* характер листорасположения на боковых побегах выявлен у *Calla palustris* из родственного *Tofieldiaceae* сем. *Araceae* (Рудский, Титова, 2004).

Наличие подчашия на цветоножке — важнейший диагностический признак *Tofieldiaceae*. У видов секции *Tofieldia* подчашие расположено непосредственно под цветком, у *T. pusilla* (секция *Unibracteatae*) оно находится у основания цветоножки, и наружные листочки околоцветника отделены от подчашия удлиненным междоузлем. Листочки подчашия чередуются с листочками околоцветника наружного круга, что, по мнению некоторых авторов (Leinfellner, 1963), позволяет рассматривать его как дополнительный круг околоцветника. В этом случае подчашие представителей *Tofieldiaceae* можно было бы признать гомологом чашечки цветков представителей группы *Helobiae* с двойным околоцветником. Как с листочками подчашия у *Tofieldia*, так и с чашелистиками у *Helobiae* не ассоциированы тычинки, что в целом необычно для однодольных растений. Однако у *Tofieldia* имеются 2 круга элементов околоцветника, с которыми ассоциированы тычинки, а не один, как у тех *Helobiae*, которые имеют двойной околоцветник. Главный аргумент против признания подчашия дополнительным кругом околоцветника состоит в том, что у изученной нами *T. pusilla* и у *Pleea tenuifolia* (см.: Utech, 1978) выше места прикрепления подчашия находится удлиненное междоузлие, хотя, по нашим данным, у *T. pusilla* его рост происходит непосредственно перед цветением. Несомненно, подчашие обладает некоторыми признаками элементов околоцветника (и очень похоже на чашечку представителей *Helobiae* с двойным околоцветником), но его невозможно рассматривать как «полноправную» часть цветка. Подобная неопределенность в отношении принадлежности органа к «цветку» или «соцветию» существует и у некоторых *Helobiae* (Posluszny, Charlton, 1993).

Некоторые авторы рассматривают подчашие как один трехлопастной прицветничек (брактеоль) или 3 сросшихся прицветничка (Utech, 1978; Zomlefer, 1997). Такая интерпретация противоречит устройству соцветия у одного из родов *Tofieldiaceae* — *Harperocallis*. Единственный терминальный цветок *Harperocallis* обладает подчашием (Zomlefer, 1997), хотя прицветнички, по определению, могут присутствовать только на боковых осях (Лотова, 2000) и случаи присутствия на цветоножке 3 прицветничков очень редки.

Можно предположить, что листочки подчашия — это брактей 3 редуцировавшихся цветков, а исходным типом соцветия у *Tofieldia* была кисть из четырехцветковых плейохазиев (с одним терминальным и тремя пазушными цветками). Для сравнения у представителей *Alismataceae* брактей в цимозном соцветии собраны в круги по 3. Основной формой соцветия *Hydrocharitaceae* является соцветие с двумя супротивными брактями (Posluszny, Charlton, 1993); у *Elodea* эти брак-

теи срастаются и образуют покрывало (Dahlgren et al., 1985), которое несколько напоминает подчашие у *Tofieldiaceae* (Remizova, Sokoloff, 2003). Но в отличие от *Tofieldiaceae* у *Hydrocharitaceae* в пазухах лопастей покрывала могут располагаться боковые оси соцветия. В разветвленных соцветиях (кисти из дихазиев) некоторых представителей рода *Tofieldia* — *T. glutinosa*, *T. racemosa* (секция *Triantha*) — в пазухах подчашия цветки не обнаружены (Remizova, Sokoloff, 2002).

В отличие от подчашия видов типовой секции подчашие *Tofieldia pusilla* имеет обычно билатеральную, а не радиальную структуру и производит впечатление брактей благодаря свободным друг от друга боковым лопастям и тому, что оно находится у основания цветоножки. Некоторые авторы (например, Цвелёв, 1979) описывают подчашие *T. pusilla* как трехлопастную брактею, гомологичную цельной бракtee видов типовой секции (т. е. подчашие отсутствует). Спектры структурных типов подчашия, выявленные нами у *T. pusilla* и *T. coccinea* (секция *Tofieldia*), заметно перекрываются (Ремизова, 2004). Различия между видами по структуре подчашия сводятся не к наличию у каждого из видов свойственного ему типа структуры, а к существенно различной частоте встречаемости разных структурных типов у каждого из видов. Это позволяет нам признать подчашия *T. pusilla* и *T. coccinea* гомологичными друг другу. Наконец, был выявлен случай, когда на цветоножке одного из цветков *T. pusilla* находился двулопастной предлист, расположенный ниже места прикрепления подчашия (Remizova, Sokoloff, 2003). Все вместе это доказывает, что подчашие *T. pusilla* принадлежит боковой оси и не может рассматриваться как брактея существующего цветка.

Известно, что наличие дополнительных филломов на цветоножке (прицветничков, листочков подчашия) определенным образом влияет на ориентацию цветка относительно материнской оси. Эти признаки могут иметь некоторое таксономическое значение (Eichler, 1875; Engler, 1888; Rudall, Bateman, 2004; Remizowa et al., 2005). Так, у однодольных с прицветничком на цветоножке цветок ориентирован таким образом, что один из внутренних листочков околоцветника находится напротив прицветничка. Это можно наблюдать у видов рода *Narthecium*, представителей сем. *Petrosaviaceae* (*Petrosavia* и *Japonolirion*) (Remizowa et al., 2005), а также, например, у *Lilium* (Greller, Matzke, 1970). Положение прицветничка варьирует от трансверсального до почти адаксиального, соответственно меняется и ориентация цветка относительно материнской оси. В том случае, если прицветнички отсутствуют, один из листочков околоцветника наружного круга занимает медианное абаксиальное положение, как у *Veratrum* и многих других лилиоидных однодольных. В отличие от большинства однодольных медианный листочек наружного круга околоцветника *Tofieldia* из-за наличия листочков подчашия на цветоножке занимает адаксиальное положение. Следует отметить, что при этом у *Tofieldia* вариации в структуре подчашия мало влияют на строение и ориентацию цветка относительно оси (Ремизова, 2004). Сходная с *Tofieldia* ориентация цветка отмечена у тех представителей близкородственного по молекулярным данным сем. *Araceae*, которые имеют трехчленные цветки (Buzgo, 2001), и у представителей неродственного сем. *Eriocaulaceae* (Hamann, 1964). Однако у представителей этих семейств дополнительных филломов на цветоножке не обнаружено.

Настоящая брактея (кроющий лист цветка) у *T. pusilla* отсутствует, но подчашие по своему положению и структуре похоже на брактей других видов рода. Есть черты сходства и в развитии этих структур. Все 3 листочка подчашия *T. pusilla* обычно закладываются единым примордием с абаксиальной стороны развивающегося цветка. На этом примордии затем появляется более крупный примордий медианного зубца подчашия, а вслед за ним — небольшие примордии боковых зубцов.

На начальных стадиях развития единый абаксиальный примордий подчашия практически невозможно отличить от примордия брактей у изученного вида типовой секции (Remizowa, 2003). Крупный медианный листочек подчашия *T. pusilla* прикрывает развивающийся цветок как брактея. Подобная ситуация наблюдается у *Acorus*, *Juncaginaceae* (например, у *Triglochin maritimum*), *Aponogetonaceae* и некоторых видов *Potamogeton* (Posluszny, Sattler, 1973; Buzgo, Endress, 2000; Buzgo, 2001; Buzgo et al., 2005), у которых медианный абаксиальный листочек наружного круга имеет некоторые признаки брактей — закладывается первым и на ранних стадиях развития часто полностью закрывает формирующийся бутон. Во взрослом цветке этот листочек околоцветника ничем не отличается от остальных. Подобная структура сочетает признаки листочка околоцветника и брактей и, возможно, является комплексным органом. Такие структуры, сочетающие черты брактей и соответствующего листочка околоцветника, вероятно, являются результатом наложения программ развития этих двух структур (о подобных явлениях см., в частности: Лодкина, 1983). У *T. pusilla*, по всей вероятности, имеется комплексный орган, сочетающий признаки брактей и медианного листочка подчашия. Образование гибридных структур, как правило, коррелирует с асинхронностью заложения элементов цветка (например, у *Triglochin maritimum* и *Acorus*), чего не наблюдается у *T. pusilla*.

Тесная структурная и морфологическая связь листочков околоцветника и противлежащих им тычинок *Tofieldia* характерна для многих однодольных (Endress, 1995), в том числе и для представителей *Helobiae*, *Araceae* и *Acoraceae* (Singh, Sattler, 1972, 1974; Posluszny, 1983; Posluszny, Charlton, 1993, 2000; Buzgo, 2001). В цветках этих растений заметны не столько круги элементов околоцветника и андроеца, сколько чередующиеся пары листочков околоцветника (лепестков) + тычинка (тычинки). Это неоднократно давало повод для признания цветков представителей группы *Helobiae*, особенно цветков *Triglochin* и *Potamogeton*, псевдантиями (см. обзоры: Posluszny, Charlton, 1993, 2000; Мавродиев, Соколов, 1998; Rudall, 2003). «Цветок» *Triglochin* в этом случае, возможно, состоит из 6 мужских цветков, представленных одной тычинкой и кроющим листом, и (1—6) женских цветков. Цветок *Tofieldia* также можно было бы признать псевдантием, так как листочки околоцветника и тычинки сростаются основаниями и могут развиваться из общих примордиев, а при внимательном рассмотрении можно обнаружить, что в цветке чередуются пары листочков околоцветника + тычинка, а не круги этих органов. Но если принять эту точку зрения, то, вероятно, цветки всех однодольных придется рассматривать как псевдантии (например, Burger, 1977, цит. по: Dahlgren et al., 1985). Поэтому мы предпочитаем рассматривать цветки *Tofieldia* и большинства других представителей *Alismatales* s. l. именно как цветки, а не как псевдантии (см. также: Endress, 1995).

По строению гинецея *Tofieldia* ближе всего к *Petrosavia* и *Japonolirion* (*Petrosaviaceae*). Эти растения вместе с *Tofieldia* и *Nartheceium* ранее помещали в сем. *Melanthiaceae* (Тахтаджян, 1982). В системе APG II (2003) сем. *Petrosaviaceae* выделено в особый порядок. Большая часть плодолистика (или весь плодолистик) у *Tofieldia*, *Petrosavia* и *Japonolirion* — пликатная, семязачатки располагаются вдоль краев плодолистика в один ряд, синтропные. У *Tofieldia*, *Petrosavia* и *Japonolirion* обнаружен один и тот же тип нектарников, который коррелирует со свободными при основании плодолистиками (Rudall, 2002). Гинецей *Petrosavia* и *Japonolirion*, как и гинецей *Tofieldia*, неоднократно признавали почти апокарпным. Считается, что плодолистики *Tofieldia* если и сростаются, то только в пельтатной зоне (Eie, 1972; Utech, 1978, см. также: Тахтаджян, 1982; Takhtajan, 1997; Igersheim et al., 2001), а в

пликатной зоне — просто плотно прилегают друг к другу. Синтропные семяпочки, по мнению Р. Endress (1994), коррелируют со свободными плодолистиками. Плодолистики *Tofieldia* действительно свободны в течение большей части времени развития. Однако в конце концов они срastaются постгенитально в области завязи, как это иногда отмечали и ранее (например, Sterling, 1979). Представления об апокарпии у *Japonolirion* и *Petrosavia* также не подтверждаются (например, Rudall, 2002).

Трудности в определении типа гинецея у *Tofieldia* и некоторых других примитивных однодольных возникают, по-видимому, из-за позднего срастания плодолистиков. У многих однодольных при формировании синкарпного гинецея из плодолистиков с выраженной пликатной частью сначала зарастает брюшной шов плодолистиков и только после этого плодолистики срastaются между собой боковыми поверхностями. Плодолистики *T. pusilla*, как и у изученных ранее видов *T. calyculata* (Baum, 1948, цит. по: Sterling, 1979; van Heel, 1988) и *T. coccinea* (Remizowa, 2003), срastaются постгенитально, но при этом у *T. pusilla* сам плодолистик остается открытым (брюшной шов не зарастает), а края соседних плодолистиков срastaются между собой, в результате формируется паракарпный в фертильной области гинецей.

Как и у *Tofieldia*, плодолистики большинства *Helobiae* закладываются отдельными примордиями. В зрелом состоянии они могут либо тесно прилегать друг к другу либо срastaются постгенитально. У большинства видов *Helobiae* с двойным околоцветником, за исключением *Alismataceae*, плодолистики полностью пликатные (Posluszny, Charlton, 1993). У представителей *Helobiae* с простым околоцветником — *Scheuchzeriaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zosteraceae* и др. — плодолистики в своем развитии проходят пельтатную стадию, причем в этих семействах пликатная часть плодолистика формируется позже, чем пельтатная, или вовсе отсутствует (Posluszny, Charlton, 1993; Soross-Potruff, Posluszny, 1994, 1995, и др.). У *Tofieldia* первой возникает пликатная, а не пельтатная зона плодолистика. Таким образом, по архитектуре плодолистика *Tofieldia* занимает как бы промежуточное положение между несомненно родственными друг другу «тепалоидными» и «петалоидными» *Helobiae*.

У *Acorus* и *Araceae* (Buzgo, Endress, 2000; Buzgo, 2001), как и у *Tofieldia*, пельтатная часть плодолистика развивается после пликатной. Отличия состоят в том, что плодолистики *Acorus* и представителей *Araceae* срastaются конгенитально, а семязачатки, антитропные по терминологии Endress (1994), располагаются в синасцидиатной области гинецея.

В заключение можно сказать, что по некоторым признакам (например, строение побеговой системы и гинецея) *Tofieldia* очень близка к некоторым примитивным представителям бывшего сем. *Melanthiaceae* — *Japonolirion*, *Petrosavia*, *Narthecium*. Однако другие признаки говорят в пользу недавно признанного по данным молекулярной систематики сближения *Tofieldiaceae*, *Acoraceae*, *Araceae* и группы *Helobiae*. Вероятно, сходство *Tofieldia* с *Japonolirion*, *Petrosavia* и *Narthecium* следует отнести к симплезиоморфиям или проявлению параллелизмов в морфологической эволюции.

Благодарности

Мы благодарны Р. J. Rudall, А. К. Тимонину, М. Buzgo и В. В. Чубу за полезное обсуждение многих положений этой работы, Е. В. Бубновой, А. Д. Виталь,

В. А. Костиной, М. Ю. Плещу, Е. Г. Петраш за помощь в сборе материала, А. С. Корякину за содействие в работе. Нам приятно выразить признательность сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ Г. Н. Давидовичу, А. Г. Богданову, Н. А. Звонковой.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (03-04-48427) и президента Российской Федерации для поддержки ведущих научных школ (НШ-18.98.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Леонова Т. Г. Классификация видов *Tofieldia* Huds. флоры СССР // Новости систематики высших растений. 1966. С. 36—37.
- Лодкина М. М. Особенности морфологической эволюции растений, связанные с их онтогенезом // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. С. 239—253.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 526 с.
- Мавродиёв Е. В., Соколов Д. Д. О морфологии европейских видов семейств *Zannichelliaceae*, *Rupriaceae*, *Potamogetonaceae* и *Zosteraceae* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 49—60.
- Ремизова М. В. Морфология подчашья (calyculus) у видов рода *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) // Тез. докл. XI Межд. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004». Секция «Биология». М., 2004. С. 132—133.
- Рудский И. В., Титова Г. Е. Сравнительный анализ филлотаксиса на начальных этапах развития главного и бокового побегов у *Calla palustris* L. (*Araceae* Juss.) // Матер. X школы по теоретической морфологии растений, Конструкционные единицы в морфологии растений (Киров, 2—8 мая 2004 года). Киров, 2004. С. 212—213.
- Тахтаджян А. Л. Семейство Мелантиевые (*Melanthiaceae*) // Жизнь растений. Т. 6. М., 1982. С. 50—69.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.
- Тахтаджян А. Л. Новые семейства однодольных // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 65—66.
- Цвелёв Н. Н. Род 1. Тофельдия — *Tofieldia* Huds. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 205—206.
- APG II. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399—436.
- Buzgo M. Flower structure and development of *Araceae* compared with alismatids and *Acoraceae* // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 393—425.
- Buzgo M., Endress P. K. Floral structure and development of *Acoraceae* and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Pl. Sci. 2000. Vol. 161. P. 23—41.
- Buzgo M., Soltis D. E., Soltis P. S. et al. Perianth development in the basal monocot *Triglochin maritima* // Aliso. 2005 (in press).
- Chase M. W., Soltis D. E., Soltis P. S. et al. Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification // K. L. Wilson, D. A. Morrison (eds). Monocots: systematics and evolution. Melbourne, 2000. P. 3—16.
- Chase M. W. Monocot relationships: an overview // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1645—1655.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Bronx, 1988. 555 p.
- Cruden R. W. A revision of *Isidrogalvia* (*Liliaceae*): recognition of Ruiz and Pavón's genus // Syst. Bot. 1991. Vol. 16. P. 270—282.
- Dahlgren R. M., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the monocotyledons. Berlin, 1985. 520 p.
- Eichler A. W. Blüthendiagramme. Leipzig, 1875. 347 S.
- Eie S. Floral anatomy in *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. with special reference to the gynoecium // Norweg. J. Bot. 1972. Vol. 19. P. 31—36.
- Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, 1994. 511 p.
- Endress P. K. Major traits of monocot flowers // Monocotyledons: systematics and evolution. Wristable, Kent., 1995. Vol. 1. P. 43—79.
- Engler A., *Liliaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Teil 2. Abt. 5. S. 10—91.
- Greller A. M., Matzke E. B. Organogenesis, aestivation, and anthesis in the flower of *Lilium tigrinum* // Bot. Gaz. 1970. Vol. 131. N 4. P. 304—311.
- Hamann U. Reihe *Commelinales* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. S. 549—561.
- Heel W. A., van. On the development of some gynoecia with septal nectaries // Blumea. 1988. Vol. 36. P. 477—504.

- Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 1—65.
- Leinfellner W. Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata* III. Zusammenfassende Übersicht der vorgefundenen Abweichungen // Österr. Bot. Zeitschr. 1963. Bd 110. S. 395—430.
- Melchior H. Reihe *Liliiflorae (Liliales)* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. S. 513—543.
- Paker J. G. Two new combinations in *Triantha (Liliaceae)* // Novon. 1993. Vol. 3. P. 278—279.
- Posluszny U. Re-evaluation of certain key relationships in the *Alismatidae*: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris (Scheuchzeriaceae)* // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. P. 925—533.
- Posluszny U., Charlton W. A. Evolution of the helobial flower // Aquatic Bot. 1993. Vol. 44. P. 303—324.
- Posluszny U., Charlton W. A., Les D. H. Modularity in helobial flowers // K. L. Wilson, D. A. Morrison (eds). Monocots: systematics and evolution. Melbourne, 2000. P. 63—74.
- Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton densus* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 647—656.
- Remizowa M. V. Flower development in *Tofieldia coccinea (Tofieldiaceae)* // C. Bayer et al. (eds). Palmarum Hortus Francfurtensis. PHF 7. Abstr 16th Int. Symp. Biodiversity and evolutionary biology of the german botanical society (DGB). 17th Int. Senkenberg Conf. September 21—27, 2003. Frankfurt am Main, 2003. P. 220.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Floral and inflorescence morphology supports inclusion of *Tofieldiaceae* in expanded order *Alismatales* // J. Schoenenberger, M. von Baltazar, M. Matthews (eds) Flowers: diversity, development and evolution. Program and abstracts. Zürich, July 5—7. 2002. Zürich, 2002. P. 78.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia (Tofieldiaceae)* compared with *Araceae*, *Acoraceae* and *Alismatales* s. str. // Bot. Jahrb. Syst. 2003. Vol. 124. N 3. P. 255—271.
- Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Comparative patterns of floral orientation, bracts and bracteoles in some genera formerly placed in *Melanthiaceae* // Aliso. 2005 (in press).
- Reveal J. L., Zomlefer W. B. Two new orders for monocotyledonous plants // Novon. 1998. Vol. 8. P. 176—177.
- Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons // Int. J. Pl. Sci. 2002. Vol. 163. P. 261—276.
- Rudall P. J. Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family *Triuridaceae* // Int. J. Pl. Sci. 2003. Vol. 164. N 5 (Suppl.). P. S307—S320.
- Rudall P. J., Bateman R. M. Evolution of zygomorphy in monocot flowers: iterative patterns and developmental constraints // New Phytol. 2004. Vol. 162. P. 25—44.
- Rudall P. J., Buzgo M. Evolutionary history of the monocot leaf // Developmental genetics and plant evolution. London, 2002. P. 432—458.
- Rüter E. Über Vorblattbildung bei Monocotylen // Flora. 1918. Bd 110. S. 193—261.
- Singh V., Sattler R. Floral development of *Alisma triviale* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 619—627.
- Singh V., Sattler R. Floral development of *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 223—230.
- Soross-Potruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix (Zosteraceae)* // Int. J. Pl. Sci. 1994. Vol. 155. P. 405—420.
- Soross-Potruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Zostera* and reconsideration of *Heterozostera (Zosteraceae)* // Int. J. Pl. Sci. 1995. Vol. 156. P. 143—158.
- Sterling C. Comparative morphology of carpel in the *Liliaceae: Tofieldieae* // Bot. J. Linn. Soc. 1979. Vol. 79. P. 321—332.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.
- Thorne R. F. The classification and geography of the monocotyledon subclasses *Alismatidae*, *Liliidae*, and *Commelinidae* of the class *Angiospermae*. Claremont [Electronic resource], 2003. Mode of access: <http://www.monocots3.org/pdf/classif.pdf>.
- Tucker S. C. Floral initiation and development in legumes // C. H. Stirton (ed.). Adv. legume systematics. Part 3. Kew, 1987. P. 183—239.
- Utech F. H. Floral vascular anatomy of *Pleea tenuifolia* Michx. (*Liliaceae* — *Tofieldieae*) and its reassignment to *Tofieldia* // Ann. Carnegie Mus. 1978. Vol. 47. P. 423—453.
- Zomlefer W. B. The genera of *Tofieldiaceae* in the Southeastern United States // Harvard Papers in Botany. 1997. Vol. 2. P. 179—194.
- Zomlefer W. B. Advances in angiosperm systematics: examples from the *Liliales* and *Asparagales* // J. Torrey Bot. Soc. 1999. Vol. 126. P. 58—62.

Tofieldia and related genera were traditionally placed to *Liliaceae* s. l. or (in case of narrow family concept) to *Melanthiaceae*. Recently, these plants were segregated into separate family, *Tofieldiaceae* (Takhtajan, 1994). Molecular phylogenetic data (e. g., Chase et al., 2000) supported family rank of *Tofieldiaceae* and allowed to include it into the order *Alismatales*. The aim of this paper is to present data on morphology and development of flower and shoot system in *Tofieldia pusilla*. Our data may help to clarify relationships and diagnostic features of *Tofieldiaceae*.

In *T. pusilla* as well as in other *Tofieldia* species, two first leaves of lateral shoot (i. e., prophyll and the first foliage leaf) are in adaxial position. This is an important distinction from some other monocots with similar ensiform and distichous leaves (e. g., *Nartheceium*). Flower of *T. pusilla* has six sepals in two whorls, six stamens with broad filaments in two whorls, and three stipitate carpels. In NW Russia, inflorescences and flowers are initiated about 13—14 months before anthesis. Sepals and opposite stamens are initiated as common primordia or as separate but closely associated primordia. All primordia of the same whorl appear simultaneously. Carpels are initiated as separate horseshoeshaped primordia. All flower organs are well formed in August. During the winter, carpels are separate from each other and have open ventral sutures. Carpel fusion occurs shortly before anthesis, which takes place in late June and July. In anthetic flowers, the carpels are postgenitally fused to form a unilocular ovary. In contrast to some previous reports (e. g., Eic, 1972), we found no evidence of apocary in *T. pusilla*.

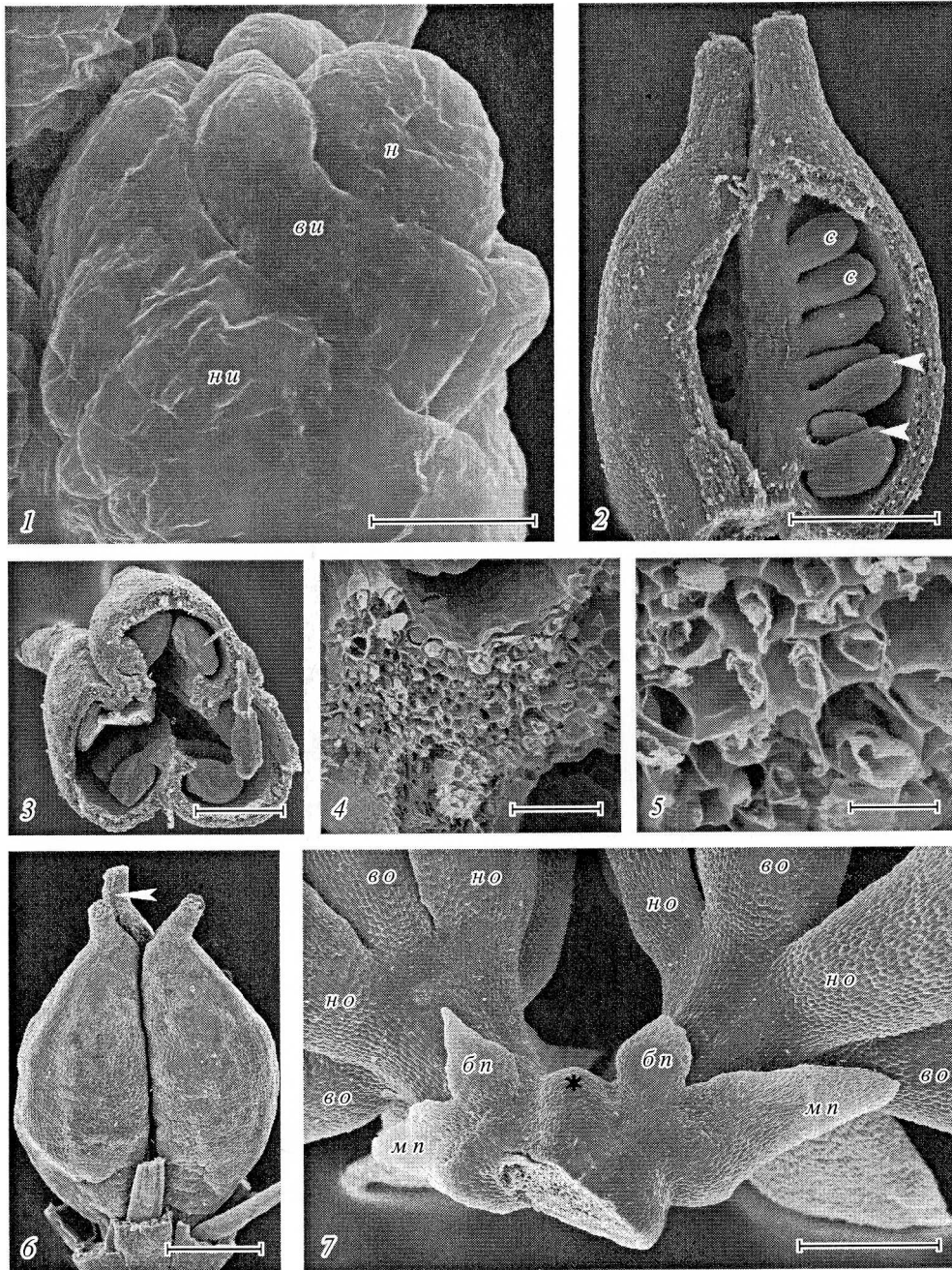


Таблица I. Строение гинецея и подчашья *Tofieldia pusilla*.

1 — развивающийся семязачаток; 2 — продольный срез гинецея (удален один из трех плодолистиков), стрелками отмечены халазальные выросты семязачатков; 3 — поперечный срез гинецея; 4, 5 — место срастания соседних плодолистиков; 6 — зрелый гинецей (стрелка показывает заросший брюшной шов на стилодии); 7 — подчашья двух верхних цветков в соцветии (звездочкой показана остаточная верхушечная меристема главной оси соцветия). бп — боковой листочек подчашья, ви — внутренний интегумент, во — внутренний листочек околоцветника, мп — медианный листочек подчашья, н — нуцеллус, ни — наружный интегумент, но — наружный листочек околоцветника, с — семязачаток. Масштабные линейки, мкм: 1 — 30, 2, 7 — 400, 3 — 300, 4 — 40, 5 — 10, 6 — 600.

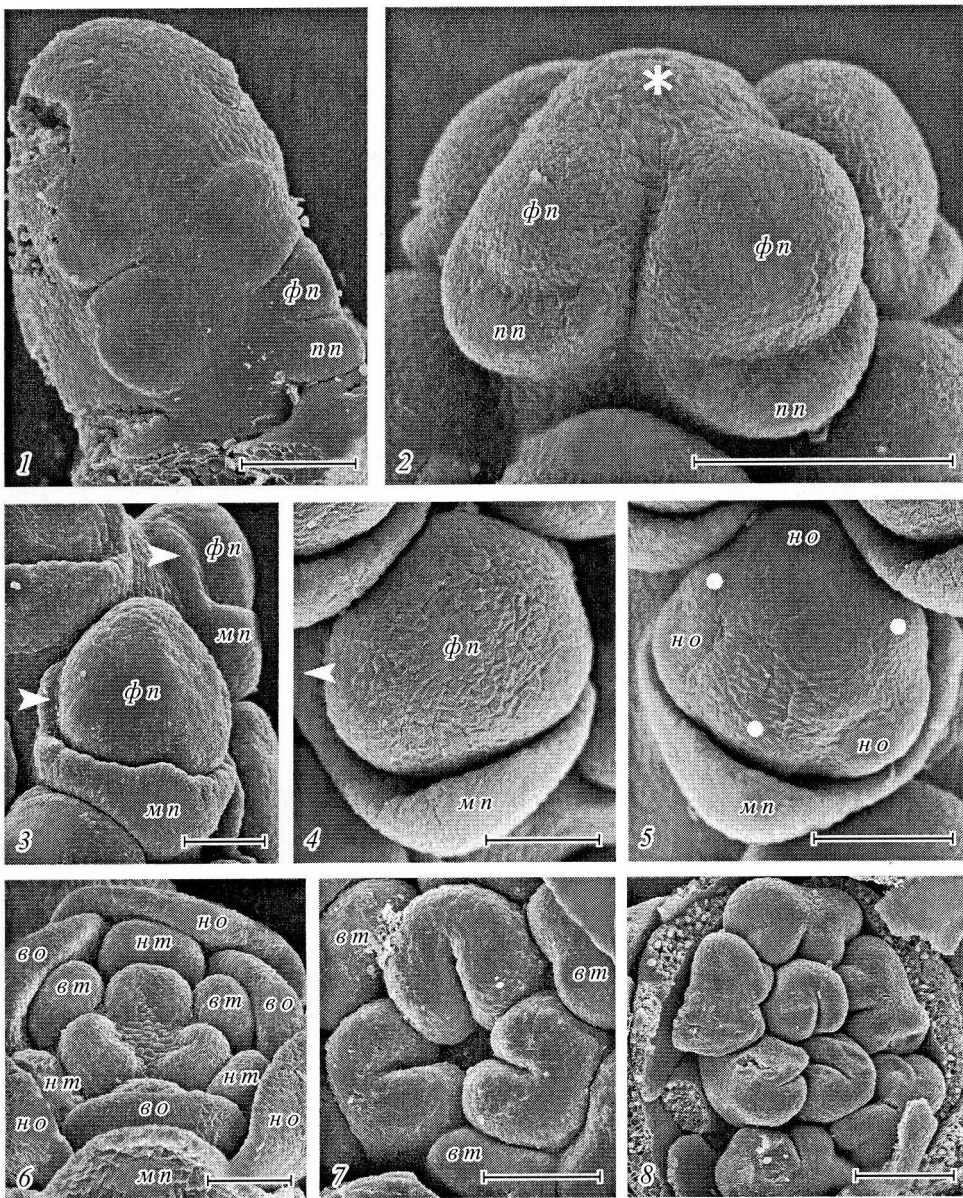


Таблица II. Ранние стадии развития цветка *Tofieldia pusilla*.

1 — заложение примордиев цветка и подчашья; 2 — заложение единого примордия подчашья; 3 — появление боковых лепестков подчашья (стрелка); 4 — то же, более поздняя стадия; 5 — заложение листочков околоцветника; 6—8 — последовательные стадии развития андроеца и гинецея. *во* — примордии внутренних листочков околоцветника, *вт* — примордии тычинок внутреннего круга, *мп* — примордий медианного листочка подчашья, *но* — примордии наружных листочков околоцветника, *нт* — примордии тычинок наружного круга, *пп* — единый примордий подчашья, *фп* — флоральный примордий. Белыми кружками отмечены примордии листочков околоцветника внутреннего круга. * — остаточная верхушечная меристема главной оси соцветия. Масштабные линейки, мкм: 1 — 120; 2, 8 — 150; 3 — 80; 4 — 75; 5 — 100; 6, 7 — 60.