

АННА ИВАНОВА

О нектарниках лютиковых

Исследование нектарников, как известно, имеет важное значение для суждения о путях эволюции покрытосеменных растений. Во многих случаях они имеют и прямое отношение к практике пчеловодства. Насекомые содействуют опылению растений, питаясь их пыльцой и нектаром, в поисках за которыми они переносят пыльцу от цветка к цветку. Этот бессознательный со стороны партнеров процесс, как характеризует эти отношения Жуковский [1], сочетающий физиологию питания животных с половым процессом растений, является результатом филогенетического развития организмов в обстановке естественного отбора.

Таким образом, растения и насекомые связаны между собой глубокими взаимными жизненными отношениями, которые были замечены еще задолго до Дарвина. Так, Кельрейтеру (1761—66), а позднее Шпренгелю (1793—1871) уже была хорошо известна роль насекомых как опылителей. Они разгадали устройство цветка как орудие перекрестного опыления и подвели основу под учение о поле у растений. Однако же только Дарвином, как в ряде его более ранних работ, а особенно в его знаменитом сочинении „Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми“, ясно вырисовывается творческая роль взаимодействия насекомых-опылителей в создании приспособлений к перекрестному опылению и о биологической выгоде последнего для растений. Он доказал, что растения, развившиеся из семян, которые образовались в результате самоопыления, менее сильны и рослы по сравнению с растениями, полученными путем скрещивания, т. е. при перекрестном опылении получается более сильное потомство, дающее больше семян, чем при самоопылении. Перекрестное опыление, писал Дарвин, есть конечная цель строения цветка. Эта глубокая связь между растениями и насекомыми часто ведет и к тому, что ареал распространения отдельных растений не выходит за пределы ареала распространения опыляющей их энтомофауны. Так, строение цветка у рода *Aconitum* настолько приспособлено к строению тела и ротовых шмелей, и акониты с шмелями находятся в такой тесной зависимости друг от друга, что ареал рода *Aconitum* налегает на область распространения рода *Vombus*—шмелей.

Таким образом, характер нектароносности цветков есть исто-

рически сложившееся в ходе эволюции приспособление к более интенсивному привлечению насекомых-опылителей.

В примитивных группах покрытосеменных растений выделяющих мед органов или нектарников еще нет, и нектар может выделяться просто поверхностью различных частей растений, как-то: листьями, несущими небольшие железки, черешками листьев, филлодиями, прилистниками, цветоложем, тычиночными нитями и др.

Как специальные образования, нектарники происходят из покровов цветка или из тычинок. Они появляются, повидимому, независимо, в различных линиях развития, и испытывают видоизменения, характерные для различных групп растений [7].

Нектароносный аппарат у растений является тем фокусом, где сконцентрированы приспособления цветка и энтомофилии. С этой точки зрения порядок раналиевых, и в частности семейство лютиковых, представляет для нас особый интерес, где у представителей семейства можно наблюдать различную степень усложнения нектароносного аппарата—от самых примитивных его форм до высших. Эта приспособленность к перекрестному опылению получила свое дальнейшее развитие в различных линиях филогенетического дерева.

Нектарники в семействе лютиковых, будучи в основном тычиночного происхождения, достигают большого разнообразия.

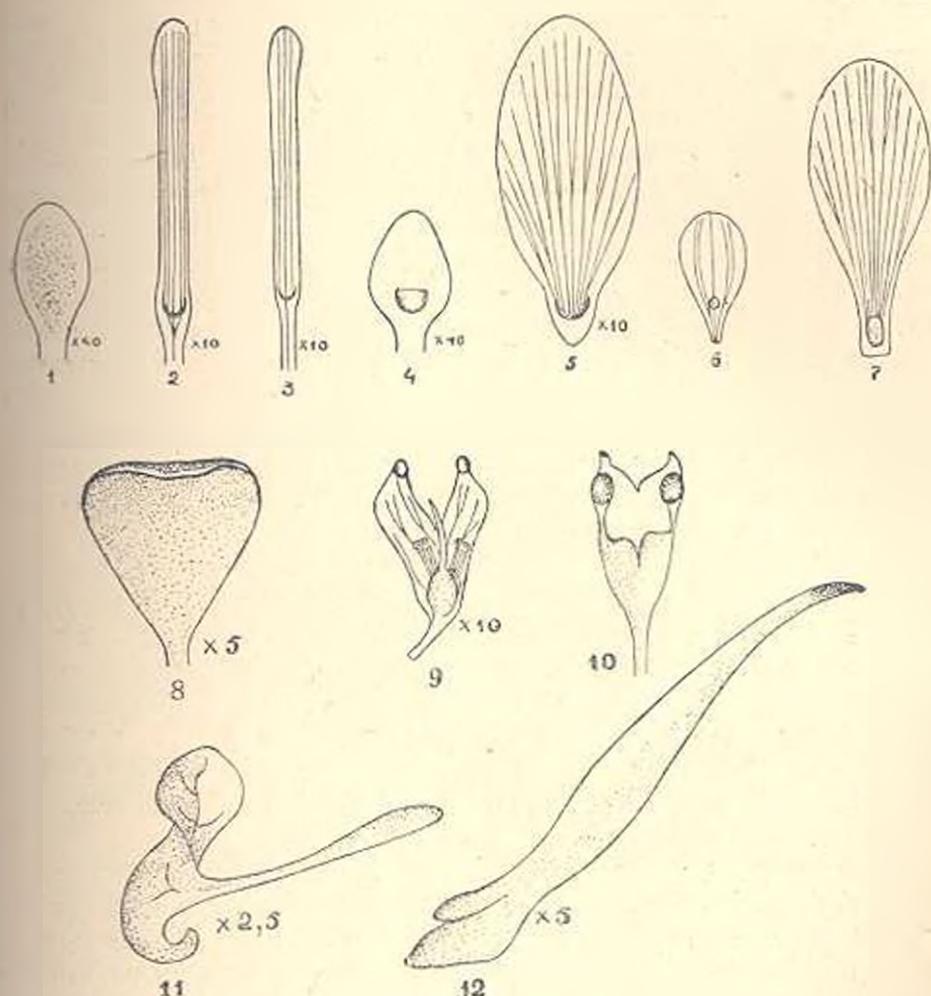
В пределах семени, наряду с немногочисленными представителями, у которых вовсе отсутствуют нектарники (*Callha*, *Alemone*, *Thalictrum*), большинство лютиковых имеют нектароносные приспособления различной степени эволюционной продвинутости (таблица 1).

Встречаются формы с примитивным типом выделения нектара, когда специальных органов еще нет, а имеется лишь выделяющая нектар, но еще не дифференцированная часть тычиночного цветка, как, например, у *Clematis vitalba*, у которого нектар в виде капелек сладкой жидкости выделяется тычиночными нитями. Примитивное приспособление для выделения нектара наблюдается и на стаминодийных пластинках представителей рода *Actaea*, выделяющих нектар всей или частью своей поверхности. Некоторые виды рода *Cimicifuga* имеют прикрытые или неприкрытые медовые ямки при основанной стаминодии или, как у *Coptis trifoliata*, в средней его части.

Кроме стаминодийного типа развития нектароносного аппарата, находящегося у разных видов на разном уровне специализации, в пределах семейства встречается образование нектароносных органов и на покровах цветка. У некоторых актиноморфных и зигоморфных представителей семейства нектароносный орган достиг высокой степени специализации в виде лишпорцев различной длины и конструкции как у *Aquilegia*, *Aconitum*, *Delphinium* и его ксерофильной ветви *Consolida*, или трудно доступных и своеобразно устроенных нектарников у различных видов *Nigella*.

В этом семействе в настоящее время можно также наблюдать и процесс смены стаминодийного нектарообразования, более высоко-

Таблица 1



1. *Actaea eritrocarpa*. Стаминодий-нектарник с нектароносной тканью, развитой по всей поверхности пластинки. 1—2. Стаминодий-нектарники с медовой ямкой; 2. *Trollius altaicus*; 3. *T. europaeus*; 4. *Coryis trifoliata*. Стаминодий-нектарник с кармашком у основания; 5. *Callianthemum isopyroides*. Лепесток с медовой ямкой у основания; 6—7. Лепестки с кармашком у основания; 6. *Ceratocephalus falcatus*; 7. *Ficaria vernalis*; 8—12. Нектарники; 8. *Helleborus abchasicus*; 9. *Nigella arvensis*; 10. *Eranthis stellata*; 11. *Aconitum napellus*; 12. *Delphinium flexuosum*.

организованным на покровах цветка. Изучение нектарников у цветков различных представителей семейства *Ranunculaceae* показало, что это семейство, в основном, имело два пути развития нектароносного аппарата, первый, более примитивный, образование на стаминодиях и второй, более специализированный — на чашелистиках.

Исходным типом первого «стаминодийного пути развития» явились стаминодии типа *Actaea*. У представителей этого рода (*A. acuminata*, *A. eritrocarpa*, *A. rubra*) стаминодий-нектарники довольно

однородны и лишь незначительно варьируют по размеру (от 2 до 7 мм длины) и форме, напоминая закругленную или заостренную лопаточку. У этих видов нектароносная ткань развита по всей поверхности стаминодийной пластинки, незначительно заходя и в ее кожу.

У близкого, в свое время выделенного от р. *Actaea* рода *Cimicifuga* можно видеть уже определенную тенденцию к усвершенствованию нектароносных образований на стаминодиях. Так, у *C. daurica* нектароносная ткань сосредоточена в средней и нижней части стаминодийной пластинки, а верхняя часть этой ткани лишена. У другого вида *Cimicifuga*—*C. heracleifolia*, нектароносная ткань, так же как и у *C. daurica*, в верхней части стаминодия отсутствует. Но у этого вида, в отличие от *C. daurica*, наблюдается ясно выраженное стремление к образованию на стаминодии углубления, хотя нектаря и этом углублении еще не удалось обнаружить. Хорошо оформленную медовую ямку можно видеть только у представителей третьего вида рода *Cimicifuga*—*C. simplex*.

Таким образом, у *C. daurica* нектароносная ткань заполняет среднюю и нижнюю части стаминодия без тенденции к ее дифференциации, у *C. heracleifolia*—стремление к углублению, в котором нектароносных клеток еще нет и, наконец, у *C. simplex* имеется не только медовая ямка, но и склонность эту ямку прикрыть заворачиванием краев стаминодия (таблица 2).

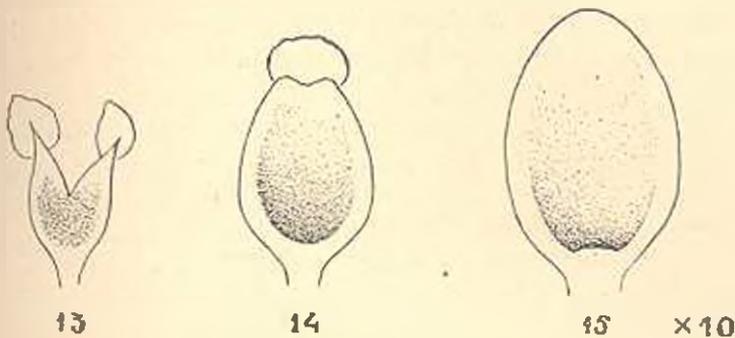
Таким образом, разные виды одного и того же рода имеют нектароносный аппарат различной степени усложнения, приспособленный к опыляющим их насекомым*.

Интересно было отметить—в какой зависимости находится строение нектарника лютиковых от морфологического строения цветка.

У близкого к *Hegemone* рода *Trollius* мы наблюдаем определенную корреляцию между строением цветка и строением нектароносного аппарата. Виды (*Trollius altaicus*, *T. asiaticus* и др.), имеющие большое и неопределенное число листочков околоцветника, имеют и примитивный нектарник в виде еще неприкрытой медовой ямки у основания стаминодия. Виды же с небольшим и более устойчивым числом листочков околоцветника имеют на стаминодиях хорошо выраженный и оформленный кармашек, прикрывающий вход к медовой

* Интересно отметить, что у некоторых лютиковых строение нектарников варьирует не только в пределах рода и вида, но даже отдельных экземпляров вида. Так, например, у многочисленно просмотренных экземпляров *Hegemone lilacina* мы не нашли идентичного строения их нектарников, т. к. в каждом цветке имелось различное соотношение более или менее эволюционно продвинутых нектароносных приспособлений. У одного экземпляра этого вида, из шести имеющихся в цветке стаминодиев четыре были с медовой ямкой при основании, а у остальных же двух была лишь шарообразная выпуклость. У другого—три стаминодия имели медовую ямку, а три были с шаровидным вздутием на месте медовой ямки; у третьих же—ни ямок, ни вздутий не было обнаружено, а нектар выделялся всей поверхностью стаминодийной пластинки, как и у видов рода *Actaea*.

Таблица 2



13—15. Стаминодии-нектарники; 13, *Cimicifuga daurica*. Нектароносная ткань сосредоточена в средней и нижней части стаминодийной пластинки; 14, *C. heracleifolia*. Намечаемое углубление без нектаропосной ткани при основании стаминодия; 15, *C. simplex*. Медовая ямка при основании стаминодия.

янке. Следовательно, у *Trollius*, чем примитивнее общее устройство цветка, тем проще устроен и нектарник. Однако такая корреляция не является характерной для всего семейства и часто у отдельных его представителей можно наблюдать, наряду с признаками относительно примитивными, и признаки более специализированные. Так у *Nigella* синкарпный гинецей и сложного устройства нектарники сочетаются с неопределенным числом спирально расположенных тычинок. Роды *Aconitum* и *Delphinium* имеют зигоморфные цветки со сложным нектарником, в виде шпорцев, что является признаком специализации, но гинецей у них остается в то же время апокарпным.

У большинства представителей лютиковых прикрытые или неприкрытые карманом медовые ямки располагаются у основания стаминодия, но иногда, как, например у *Trollius euroraes*, в средней ее части, где она помещается в полуоткрытом желобке; у *Ceptris trifoliata** хорошо оформленный кармашек, приращенный с боков и основания к стаминодийной пластинке, помещается также в средней ее части, у последнего вида стаминодии в цветке располагаются ниже пыльников, так что насекомые в погоне за нектаром невольно соприкасаются с пыльниками и уносят на себе пыльцу.

Таким образом, у некоторых родов лютиковых мы проследили образование нектарников на стаминодийной пластинке. В процессе дальнейшей эволюции нектароносные образования совершенствовались, вследствие чего появились приспособления к накоплению и лучшему сохранению нектара.

Если нектарники типа *Actaea* явились исходным типом более совершенствованных нектароносных образований на стаминодиях,

* К. Prantl для этого вида указывает наличие специального нектароносного органа в виде воронки.

то род *Trollius* с его мясистыми лепестками является исходным для второй линии эволюции—именно разнотия нектароносного аппарата на чашелистиках. Вместе с тем у *Trollius* наблюдаются, как указывалось, и хорошо развитые стаминодии, играющие роль нектарников. Многие представители рода *Trollius* имеют развитую нектароносную ткань главным образом у основания чашелистиков, но размещение этой ткани не носит еще строго локализованного характера. Большей частью у *Trollius* встречается только первая стадия образования нектарника—замкнутая полость без кармана.

Процесс перемещения нектароносных образований со стаминодия на чашелистики в дальнейшем процессе эволюции привел у некоторых лютиковых в одних случаях к полной редукции стаминодиев, а в других—к образованию усовершенствованных нектарников. В первом случае с редуцируемыми стаминодиями наблюдаем хорошо развитые нектарики на листочках околоцветника, а стаминодии за ненадобностью уже отмерли или находятся в последней стадии редукции, которая происходит постепенно: сначала исчезает нектароносная ткань, затем они обеспечиваются и вместе с тем уменьшаются в размере.

Примером этого могут служить *Leptopyrum lunarioides*, *Pulsatilla violaceae*, у которых еще имеются очень мелкие, бесцветные стаминодии, но уже без следов нектароносной ткани. Впоследствии исчезнут и эти стаминодии, т. к. известно, что органы, не упражняемые и не выполняющие какой-либо функции, постепенно редуцируются и вовсе исчезают. И действительно, у близкого к *Leptopyrum* рода *Eupemion gaddeanum* изредка, не в каждой цветке, еще встречаются единичные стаминодии, близкие по строению и размеру к нектарникам *Leptopyrum*, но и они не имеют нектароносной ткани. В роде *Pulsatilla* другой ее вид *P. argentea* не имеет и таких редуцированных нектарников.

Таким образом, усовершенствование нектароносного аппарата на чашелистиках в отдельных группах растений привело к полной редукции стаминодиев*.

Усовершенствование нектарников на чашелистиках происходит также постепенно и имеет различные градации сложности нектароносного аппарата. Так, в обширном роде *Rapunculus* нектарные железки представляют небольшое углубление различных очертаний, которое помещается у основания лепестка. В огромном большинстве случаев железка бывает прикрыта так называемой чешуйкой. Последняя, по нашим и П. Д. Ярошенко данным, имеет у лютиковых следующие формы: у *R. caucasicus*, *R. lomatocarpus*, *R. muricatus*, *R. arvensis* имеет вид расширенной сверху пленки, у *R. lingua* в

* У некоторых растений (*Delphinium Buschianum*, *D. Brunonianum*, *D. elatum*, *D. crispulosum*, *D. flexuosum* и др.) окрашенные в темнотурецкого тона стаминодии остаются у растений и при наличии специализированного органа, по видимому темной окраской способствуют привлечению насекомых.

виде кармашка, у *R. Puschii*—в виде овально-округлой пленки, прикрывающей овальной же формы медовую ямку. Чешуйка прирастает к лепестку либо лишь своим основанием, либо как основанием, так и боковыми краями, при этом получается кармашек, в котором спрятана железка.

У представителей рода *Gallianthemum*, так же как и у лютиковых, у одних видов—*G. isopyroides*—имеется еще неприкрытая, вдавленная медовая ямка у основания лепестков, а у других—*G. angustifolia*—медовая ямка прикрыта хорошо развитым карманом.

У представителей рода *Ceratocephalus* у основания лепестка медовая ямка сверху прикрыта тоненькой овальной пленкой, так же как и у некоторых лютиковых, приросших к лепестку своим основанием. Если у *Ceratocephalus* пленка приросла лишь своим основанием, то у видов рода *Ficaria* нектарная ямка прикрыта карманом, где как основание, так и боковые части срастаются с лепестком.

Таким образом, и на покровах цветка в одном и том же роде наблюдаются нектароносные образования, стоящие на разных уровнях специализации.

Следующей стадией усложнения нектарников является приобретение специальных нектароносных органов, с одной стороны, для защиты нектара от неблагоприятных внешних воздействий, с другой—от различных расхитителей. Общеизвестно, что если нектарники лежат открыто, они доступны как ветру (иссушающему нектар), так и действию воды (вымывающей его). Концентрация же сахара в нектаре, в частности, зависит от условий погоды: во влажную он ниже, в сухую—выше. Доступен нектарник также и разнообразным насекомым, мало эффективным в перекрестном опылении. Лишь с целью рационального расходования нектара, в процессе эволюционных преобразований выработались приспособления, связанные с морфологией цветка, ведущие к лучшей его защите. Так, например, у нектарников рода *Helleborus* можно видеть специальные приспособления, служащие для его защиты от воздействия внешней среды. Эти защитные приспособления заключаются в самой конструкции нектарников, у которых внешняя по отношению к тычинкам стенка расположена выше внутренней и, загибаясь, образует подобие крышечки, прикрывающей вход в нектарник. У разных видов „крышка“ имеет различную форму и, в частности, у *Helleborus niger* она овально-округлая.

Большая степень усложнения нектароносного аппарата наблюдается у *H. purpurescens*, где вход в нектарник затруднен узкой щелью или маленьким округлым отверстием с бахромчатыми краями.

Количество нектарников в цветках не является строго постоянным, варьируя в пределах вида. Так, у одного экземпляра *H. odorus* мы насчитали их 10, у другого—13, у третьего их было 11.

У различных видов рода эти числа также варьируют в зависимости от ряда причин. В частности было замечено, что чем луч-

ше защищен нектар от нежелательных посетителей, чем совершеннее конструкция самого нектарника, тем число нектарников в цветке становится более определенным. Таким образом, в пределах рода наблюдается различная степень усвершенствования нектароносных приспособлений.

Нектарники *Helleborus* располагаются в цветке между кругом тычинок и лепестков. В одних случаях по форме они напоминают бокал, в других—воронку с тоненькой ножкой. Интересно, что так называемой „крышечки“ в молодых цветочных бутонах, обычно, не бывает. Она появляется только к моменту раскрытия цветка. Нектароносной ткани в цветочных бутонах также нет, а в самых молодых отсутствуют даже ее зачатки. Типичная нектароносная ткань обнаружена нами лишь во вполне зрелых цветках, т. е. у нектарников с крышечкой.

Цветки *Helleborus*, обладая высокими декоративными свойствами, после опыления их насекомыми быстро теряют свою привлекательность. Но в первые дни цветения, когда рыльце цветка обладает наибольшей чувствительностью к восприятию пыльцы, крупные белые, желтые или пурпуровые лепестки особенно хороши и еще издали привлекают насекомых. Опыленные рыльца теряют тургор, верхушки их сморщиваются и, выполнив свою функцию, нектарники опадают. Корнер указывает, что после их опадения у *H. niger* его белые чашелистики остаются, но получают другую функцию—в них образуется хлорофилл, приводящий к замене белого цвета зеленым, и образования, которые раньше привлекали насекомых своей окраской, после оплодотворения функционируют как обыкновенные листья*.

Таким образом, в пределах семейства такие роды как *Trollius*, *Hegemone*, *Actaea*, *Cimicifuga*, *Xanthorisa*, *Coptis* имеют примитивный тип нектарника, в виде стаминодийных пластинок. Тенденция перемещения нектароносных образований со стаминодия на чашелистики в дальнейшем процессе эволюции привела у некоторых родов лютиковых (*Ranunculus*, *Gallianthemum*) к полной редукции стаминодиев и у таких родов как *Pulsatilla*, *Eupemion* еще до сих пор можно наблюдать остатки стаминодийных нектарообразований в виде уменьшенных щетинок. Роды *Ranunculus*, *Ceratoccephalus*, *Ficaria* имеют хорошо выраженные нектароносные приспособления в виде неприкрытой медовой ямки или уже образованных кармашков у основания листочков околоцветника. Роды *Helleborus*, *Nigella*, *Eranthis*, *Delphinium*, *Consolida*, *Aquilegia*, *Aconitum* имеют специальный нектароносный орган, приспособленный к опыляющей их энтомофауне.

* По мнению Баруна [7], своеобразные нектарники р. *Helleborus* можно себе представить как удвоенные нектарники р. *Ulligera* из сем. *Hernandiaceae*. Но эти данные не дают основания усматривать прямую филогенетическую связь между этими семействами. Тем не менее это сходство все же, возможно, свидетельствует о связях между сем. *Hernandiaceae* порядка *Laurales* и лютиковыми.

Итак, изучая строение нектарников у ряда активоморфных лютиковых, мы видим, что у растений с тенденцией к зигоморфии, образование специальных нектароносных органов привело к редукции стаминодиев. У зигоморфных растений эволюция нектарников идет по пути приспособления к опылению цветка определенным видом насекомого, вследствие чего они обладают наиболее совершенными и эффективными приспособлениями для перекрестного опыления, выработавшимися путем естественного отбора.

Ботанический институт
АН Арм. ССР

Поступило 13 II 1953 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Жуковский. П. М. Ботаника, 1949.
2. Анна Иванова. О систематическом значении нектарников и пильцы у *Delphinium Aconitum* и близких родов. ДАН Арм. ССР, 2, 1947.
3. Анна Иванова. К эволюции нектарников у активоморфных лютиковых. ДАН Арм. ССР, IX, 5, 1948.
4. Кернер. Жизнь растений, т. I и II, 1903.
5. Ярашенко П. Д. О филогении лютиковых в связи с эволюцией фитоценозов, Известия АН Арм. ССР, 6, 1947.
6. Флора СССР, т. VII, сем. Ranunculaceae Tuss., 1937.
7. William H. Brown. The Bearing of Nectaries on the Phylogeny of Flowering Plants. Proceedings of the American Philosophical Society Vol. 79, 1, November, 1938.
8. Prantl. K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien com. Ranunculaceae, III, 2, 1891.



ԳՈՐՏՆՈՒԿԱՅԻՆՆԵՐԻ ՆԵԿՏԱՐԱՆՈՑՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Հեղինակն այս աշխատության մեջ ուսումնասիրել է գորտնուկայինների ընտանիքի մեջ մտնող տարբեր ներկայացուցիչների նեկտարանոցների մորֆոլոգիական կառուցվածքը:

Ընտանիքի ներսում այն ներկայացուցիչների կողքին, որոնք բուրբուխի չունեն նեկտարանոցներ (*Calltha, Anemone, Thalictrum*) գորտնուկայինների մնացած զգալի մասն օժտված է լինում էփուրացիոն ստաֆիազացման տարբեր սատիճանի վրա կանգնած նեկտարանոցներով: Այստեղ հանդիպում են թև աշնդիսի տեսակներ, որոնք ունեն նեկտար արտադրելու պրիմիտիվ ձև, ստանց հատուկ նեկտարակիր օրգանների (*Clematis Actaea, Cimicifuga* և այլ ցեղերի տեսակները), թև աշնդիսի ներկայացուցիչների, որոնց նեկտարակիր օրգանը հասել է մասնազիտացման բարձր սատիճանի, գանազան ձևի և կառուցվածքի շարքի ձևով (*Aquilegia, Aconitum, Delphinium, Consolida*) և թև յուրանատուկ կառուցվածքի (ցեղի գանազան տեսակների մտնել):

Ձեզոմորֆ ձագիկների մոտ նեկատրանոցների էվոլուցիան ընդհանուր է ալյալ ձագիկի որոշակի տեսակի միջատների փոշոտմանը հարմարվելու ճանապարհով, որի հետևանքով նրանք օժտված են խաչածե փոշոտման ալելի կատարյալ և արդյունավետ հարմարանքներով, որոնք ձեռք են բերվել րնական բնորոշյան ճանապարհով: