

11. Е. А В Е Т И С Я Н

КОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ КАРПОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ
КРЕСТОЦВЕТНЫХ (сем. Brassicaceae)

Нами, а также и другими исследователями семейства Brassicaceae отмечалось, что эволюционно наиболее пластичным органом является плод (Аветисян, 1976, 1980, 1983). Предлагаемая интерпретация особенностей эволюции плодов крестоцветных возникла под влиянием работ С.Г. Тамамшян (1958, 1965), в которых со всей яркостью отражена широкая профессиональная эрудиция и оригинальный ход научного мышления, столь присущие их автору.

Рассматривая пути эволюции чашечки сложноцветных, Тамамшян (1965), как это было сделано ею и в отношении некоторых генеративных органов представителей порядка Santalales (1958), обращается к теории "псевдоциклической эволюции" Н. Gaussen (1953), звитой им в ряде работ. В названных статьях Тамамшян приводит широкую литературу о предтечах этой теории, ее обосновании и использовании. Суть теории Gaussen заключается в том, что автор в различных примерах в развитии отдельных фил устанавливает и стадии эволюции отдельных признаков: 1) примитивные, 2) эволюционировавшие с усложненной структурой, 3) эволюционировавшие с чертами прогрессивной редукции, напоминающие примитивный тип (вторичное упрощение) - "сверхэволюционная" стадия, завершающая псевдоцикл (цикл ложный, поскольку конец его не идентичен началу). Третья стадия может привести к эволюционному тупику или послужить основой для нового псевдоцикла, сверхэволюционная стадия которого, в свою очередь, может породить следующий псевдоцикл и т.д.

С.Г. Тамамшян (1965), применив для своих объектов положения Gaussen о псевдоциклическом характере эволюции, предложила новый вариант графического изображения последовательности псевдоциклов, вскрыв при этом философскую суть самой теории. Рассматривая сменяющие друг друга псевдоциклы в виде спирали (эволюция по спирали), она помещает ее по диагонали между двумя осями

(вертикальная и горизонтальная), отражающими соответственно факторы времени и пространства. Согласно Тамамшян (1965:172) "при таком построении будет ясно, что, во-первых, цикл не замыкается, во-вторых, сверхэволюционный тип будет всегда на более высокой ступени (скачок!) чем исходный, в-третьих, новый отрезок спирали (псевдоцикл), начинающийся из сверхэволюционной стадии будет занимать большее пространство, чем предыдущий". Последнее, правда, нам представляется несколько спорным. Адаптивный характер морфогенеза подрывает аксиоматичность утверждения, что новый псевдоцикл должен занимать большее пространство, чем предыдущий.

Приступая к изложению своего материала в свете рассмотренной теории, хочу отметить, что термин Gaussen "сверхэволюционный" несколько озадачивает, более образным представляется "псевдопримитивный", предложенный Magenot (см. Тамамшян, 1958).

Пути карпологической эволюции в семействе Brassicaceae хорошо отражены в работах Rytz (1936), Janchen (1942), Zohary (1948), В.Ф.Войтенко (1968 и др., в связи с гетерокарпией), Eigner (1973). Эволюция плодов крестоцветных четко характеризуется чертами прогрессивной редукции — от длинных раскрывающихся многосемянных стручков к мало-односемянным нераскрывающимся орешковидным стручкам, т.е. биологическая тенденция, направленная на экономию "стройматериалов", обеспечивает в то же время, благодаря нераскрываемости плодов, большую сохранность семян и способность их прорастания в различных, в том числе экстремальных условиях. В процессе эволюции широко выраженная в семействе гетерокарпия наиболее емко реализует этот прогрессивный структурный потенциал. Однако, как известно, редукция массы плода у крестоцветных осуществляется двумя путями. В одних случаях эволюируют более примитивные простые плоды (трибы *Sisymbrieae* s.l., *Thelypodieae* s.l. в понимании Аветисян, 1983), в других (триба *Brassiceae*) орешковидные стручки являются производными гетеромерикарпных двучленных плодов. Последние, присущие лишь средиземноморской трибе *Brassiceae*, по сравнению с одночленными плодами остальных представителей семейства (первая стадия по Gaussen) эволюционно более продвинутые и соответствуют второй стадии — эволюционирование с усложнением структуры. Наконец, орешковидные плоды в трибе *Brassiceae*, возникшие путем укорочения нераскрывающейся верхней "носиковой" части двучленного стручка и частичной или полной редукции его нижней раскрывающейся створковой части (*Stambe*, *Calapi-na*), соответствуют третьей "сверхэволюционной" стадии. Они ана-

ЛОГИЧНЫ, НО НЕ ГОМОЛОГИЧНЫ ОРЕШКОВИДНЫМ ПЛОДАМ ОСТАЛЬНЫХ ТРИБ (первая стадия), т.е. цикл не замыкается, образуется псевдоцикл.

Таким образом, псевдоциклический характер эволюции плодов крестоцветных является еще одним примером, подкрепляющим теорию Gaussen, дополненную и развитую С.Г.Тамамшян.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян В.Е. Некоторые модификации системы семейства Brassicaceae.- Бот.журн., 1976, т.61, № 9, с.1198-1203.
- Аветисян В.Е. Некоторые особенности расселения крестоцветных (Brassicaceae) в связи с их эволюцией.- Бот.журн., 1980, т.65, № 6, с.825-829.
- Аветисян В.Е. Система семейства Brassicaceae.- Бот.журн., 1983, т.68, № 10, с.1297-1304.
- Войтенко В.Ф. Формы гетерокарпии в сем. Brassicaceae Burm. и их эволюционная оценка.- Бот.журн., 1968, т.53, № 10, с.1428-1439.
- Тамамшян С.Г. Santalales в системе Spermatophyta.- В кн.: Пробл.бот., 1958, вып.3, с.67-96.
- Тамамшян С.Г. "Сверхэволюционные" формы чашечки и их значение для филогенетической проблемы Asteraceae Link.- Тр.МОИП, 1965, т.13, с.161-174.
- Eigner J. Zur Stempel- und Fruchtentwicklung ausgewählter Brassicaceae (Cruciferae) unter neuern Gesichtspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik.- Beitr.Biol.Pflanz., 1973, v.49, p.359-427.
- Gaussen H. La seurevolution chez les Araucaricees.- Phytomorphologie, 1953, v.3, N 3, p.237-242.
- Janchen E. Das System der Cruciferen.- Österr.Bot.Zeitschr., 1942, N 91, s.1-28.
- Rytz W. Systematische, ökologische und geographische Probleme bei der Brassiceen.- Ber.Schweiz.Bot.Ges., 1936, N46, s.517-544.
- Zohary M. Carpological studies in Cruciferae.- Palest.J.Bot., 1948, v.4, N 3, p.158-165.

Վ.Ե.ԱՎԵՏԻՍԻԱՆ

ԿԱՂԱՄԲԱԳԻՆԵՐԻ /Brassicaceae / ԿԱՐԳՈՂՈԳԻԱՆԱՆ ԵՎՈԼՅՈՒՑԻԱՑԻԱՑԻ
ՈՐՈՇ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԱԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Հոդվածում շարադրված է H.Gaussen -ի ,,պսևդոցիկլիկ եվոլյու-
իալի,, տեսությունը, որի հիման վրա վերանայվել է կաղամբագիներին
սականող բուսատեսակների պոուլներին եվոլյուցիան: