

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Л. Тахтаджян, чл.-корресп. АН Арм. ССР

**Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению
происхождения зародыша однодольных**

(Представлено 14 XI 1945)

Одной из ведущих теорий современной эволюционной морфологии является теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова. Плодотворность этой теории в морфологии животных была с полной убедительностью доказана исследованиями школы Северцова, а также исследованиями ряда зарубежных морфологов. В 1943 году мною была сделана попытка доказать применимость теории филэмбриогенеза также к объяснению морфологической эволюции растительных организмов (¹). Дальнейшие исследования в этой области, произведенные в отделе эволюционной морфологии и палеоботаники Ботанического Института АН Арм. ССР, показали, что в морфологии растений применение теории Северцова является не менее плодотворным, чем в морфологии животных. С точки зрения теории филэмбриогенеза становится понятным многое в эволюции микроспор (²), эволюции жилкования листьев покрытосеменных, их древесины и пр. В настоящей статье мною делается попытка объяснить с точки зрения теории филэмбриогенеза происхождение зародыша однодольных растений.

По вопросу о происхождении зародыша однодольных в литературе господствует крайний разнобой. Многие авторы считают, что монокотилия возникла вследствие слияния двух семедоль. Особенно настойчиво защищала эту точку зрения мисс Сарджент (^{3,4}), которая на основании исследования анатомии проростков у ряда видов, высказалась за синкотильную природу семедоли однодольных. Однако, как показали позднейшие исследования, Сарджент имела дело со случайными фактами и неверно их истолковала. Поэтому теория синкотильного происхождения семедоли однодольных представляет в настоящее время лишь исторический интерес. Большой популярностью пользуется в наши дни гипотеза, высказанная Хегельмайером еще в 1878 году. Согласно этой гипотезе однодольность возникла в результате недоразвития одной из семедоль. Позднее сходные же мысли развивали Хенслоу (⁵), Винклер (⁶),

Меткаф (7) и др. С резкой критикой „теории недоразвития“ выступил в 1945 г. известный американский фитоэмбриолог Джохансен (8). Он указывает на то обстоятельство, что встречающиеся у большинства двудольных две симметрично расположенные по отношению к эмбриональной оси точки роста не имеют своих аналогов среди однодольных растений ни на одной стадии развития их зародыша. Точка роста единственной семедоли однодольных растений расположена точно на эмбриональной оси и никакой другой симметричной точки роста здесь нет. Из этого автор заключает, что не могло быть недоразвития второй точки роста, так как такой точки роста никогда и не было. Правда, недоразвитие одной из двух семедоль наблюдается у ряда двудольных растений (напр. у *Ficaria*), но развивающаяся семедоля является у таких „ложнооднодольных“ растений всегда латеральной по отношению к эмбриональной оси и никогда не бывает истинно терминальной, как у настоящих однодольных. Кроме того в отличие от настоящих однодольных, следы недоразвитой семедоли обычно обнаруживаются здесь на ранней стадии развития зародыша.

Таким образом, ни одна из существующих гипотез не в состоянии дать удовлетворительного объяснения происхождения зародыша однодольных растений. Это обстоятельство особенно резко подчеркнула Агнеса Арбер (9), высказавшая по этому поводу ряд весьма остроумных соображений. Отвергая все существующие гипотезы, она ставит вопрос: является ли неизбежным общепринятый постулат абсолютной эквивалентности семедольного аппарата однодольных и двудольных? Она приходит к выводу, что нет никакой логической необходимости в принятии этого постулата. Его считают верным только потому, что ботаники гипнотизированы собственной терминологией. Сочинив название „семедоля“, они стали смотреть на семедолю как на орган *sui generis* и забыли, что имеют дело просто с ранними листьями растения. Арбер думает, что желание открыть у однодольных вторую семедолю является просто следствием стремления рассматривать семедоли как особые органы. Но должна ли вообще быть у них эта вторая семедоля? Род *Paris* имеет четырехчленные мутовки листьев, а у близкого рода *Trillium* мутовки трехчленные; никто, однако, не скажет, что *Paris* произошел от *Trillium* посредством расщепления одного из его трех листьев, или, что *Trillium* возник из *Paris* через сращение двух листьев, или вследствие редукции одного из них и пр. Почему же мы не должны допустить, что однодольные растения имеют одну только семедолю не вследствие сращения двух семедоль или редукции одной из них, а просто в силу того, что ритм роста здесь таков, что на первом узле возникает лишь один лист? Ничего не может быть естественнее такого предположения по отношению к группе растений, у которых листовые основания имеют явственную тенденцию полностью обнимать ось — особенность, которая сама по себе исключает возникновение двух листьев на узле.

Агнеса Арбер не ставит, таким образом, вопроса о происхожде-

нии однодольного зародыша из двудольного. Однако, отвергая все высказанные до сих пор гипотезы происхождения однодольного зародыша, мы не должны отказаться от мысли вывести однодольный зародыш из двудольного, поскольку первый возник несомненно из второго. Теоретические же соображения Джохансена и Арбер дают нам возможность, отказавшись от всех высказанных ранее гипотез, совершенно по-новому подойти к интерпретации однодольного зародыша.

В настоящее время имеется вполне достаточное количество специальных исследований и точно проверенных фактов, необходимых для разрешения поставленного вопроса. Для решения вопроса нужны, поэтому, не столько новые факты, сколько новое их понимание. Главным недостатком старых гипотез происхождения однодольного зародыша является то, что эволюция зародыша рассматривалась ими как эволюция „дефинитивной“ его фазы. Однако, с точки зрения теории филэмбриогенеза морфологическая эволюция происходит не суммированием наследственных индивидуальных вариаций взрослых особей, как думали Геккель, Вейсман и многие другие, но путем изменения всего хода онтогенетического развития организмов. При этом чем крупнее наследственная вариация, тем на более ранней стадии она должна проявиться. Для ранних стадий особенно характерны всякого рода резкие, прерывистые изменения. Именно к такого рода прерывистым изменениям относится, с нашей точки зрения, превращение двудольного зародыша в однодольный. Переход двудольного зародыша в однодольный является частным случаем изменения числа симметрично расположенных, или антимерных структур. Число таких структур, например, число листьев в мутовке или число тычинок в андреее зависит от числа зачатков и их первоначальной дифференциации. Поэтому число таких структур может уменьшиться или путем уменьшения числа зачатков или же в результате срастания самих структур. В последнем случае природа структуры обычно легко выясняется изучением проводящей системы и истории развития. Детальные же исследования проводящей системы и истории развития семедоль однодольных ясно показывают, что они не имеют „двойной“ природы, т. е. не являются результатом срастания двух семедоль, как это предполагала Сарджент. Отсюда можно сделать вывод, что подобно тому, как число листьев в мутовке может изменяться лишь посредством резкого изменения на ранних стадиях, так и превращение зародыша с двумя латеральными семедолями в зародыш с одной терминальной семедолей мог осуществиться лишь на начальных фазах дифференциации. Иначе говоря, превращение двудольного зародыша в однодольный могло произойти лишь в результате наследственного изменения всего хода онтогенетического развития зародыша. Как же это могло произойти?

Как известно, первые фазы развития зародыша у двудольных и однодольных совершенно одинаковы. У обоих путем последовательных делений возникают предзародыш (*proembryo*) и подвесок. Предзародыш дает начало зародышу, развитие которого идет у двудольных и одно-

дольных неодинаково. У двудольных семедоли закладываются по бокам зачатка стебля, т. е. латерально, у однодольных же семедоля закладывается терминально, а зачаток стебля возникает сбоку. Отсюда можно сделать вывод, что превращение двудольного зародыша в однодольный произошло в результате замены двух боковых точек роста — одной верхушечной, т. е. не постепенно, а скачкообразно. Переход от двудольного зародыша к однодольному совершается путем заложения одной единственной точки роста, дающей начало лишь одной семедоле. Таким образом весь процесс превращения двудольного зародыша в однодольный определяется, с нашей точки зрения, теми изменениями, которые происходят в стадии предзародыша. При таком понимании происхождения однодольного зародыша легко объясняется отсутствие всяких следов второй семедоли даже у наиболее примитивных однодольных.

Изложенные выше соображения относятся лишь к происхождению зародышей однодольных растений. Что же касается происхождения зародышей „ложнооднодольных“ растений типа *Ficaria*, то здесь вполне применима, повидимому, „теория недоразвития“. В пользу такого предположения говорит то обстоятельство, что единственная семедоля ложнооднодольных растений является латеральной по отношению к эмбриональной оси.

Ботанический Институт
Академии Наук Арм. ССР
Ереван, 1945, ноябрь.

Ա. Լ. ԹԱԽՏԱԶՅԱՆ

Ֆիլէմբրիոգենեզի թեորիայի կիրառման փորձ՝ միաբաժնիավորների սաղմի ծագման բացատրության

Ժամանակակից էվոլուցիոն մորֆոլոգիայի առաջատար թեորիաներից է ֆիլէմբրիոգենեզի թեորիան։ Այդ թեորիայի արդյունավետութիւնը կենդանիների մորֆոլոգիայի մեջ միանգամայն համոզիչ կերպով ապացուցվել է մի շարք մորֆոլոգների հետազոտութիւններով։ 1943 թ. հեղինակը փորձել է ապացուցել ֆիլէմբրիոգենեզի թեորիայի կիրառելիութիւնը նաև բուսական օրգանիզմների մորֆոլոգիական էվոլուցիայի բացատրության նըկատմամբ։ Հետագա հետազոտութիւններն այդ բնագավառում, որ կատարվել են Հայկական ՍՍՌ Գիտութիւնների Ակադեմիայի Բուսաբանական Ինստիտուտի էվոլուցիոն մորֆոլոգիայի և պալեոբոտանիկայի բաժնում, ցույց տվին, որ բույսերի մորֆոլոգիայի մեջ այդ թեորիայի կիրառումն արդյունավետ է ոչ պակաս, քան կենդանիների մորֆոլոգիայի մեջ։

Ուսյն հոգվածում հեղինակը փորձել է ֆիլէմբրիոգենեզի թեորիայի տեսակետից բացատրել միաշաքիլ բույսերի սաղմի ծագումը։ Հեղինակը կարծիքով՝ երկու լատերալ շաքիլներով սաղմի փոխարկումը մեկ տերմինալ շաքիլով սաղմի՝ կարող է իրականանալ զիֆերենցիացիայի միայն սկզբնական ֆազերում։ Այդ փոխարկումը կատարվել է երկու կողային աճ-

ման կետերը մեկ դադաթնայինով փոխարինվելու հետևանքով, այսինքն ոչ աստիճանաբար, այլ թռիչքաձև, Այսպիսով, երկշաքիլային սաղմի անցումը միշաքիլայինի կատարվում է միակ աճման կետի հիմնադրման ճանապարհով միայն, որ սկիզբ է տալիս միմիայն մեկ շաքիլի:

A. I. Takhtajan

An Essay of Application of the Theory of Phylembryogenesis to the Interpretation of Monocotyledonous Embryo

The theory of phylembryogenesis is one of the leading theories in modern evolutionary morphology. The fruitfulness of this theory in the animal morphology has been demonstrated by the investigation of many morphologists. In 1943 the author attempted to demonstrate the applicability of the theory of phylembryogenesis to the {explanation of the morphological evolution of plants likewise. Further investigations in this field performed in the Department of the Evolutionary Morphology and Paleobotany of the Botanical Institute of the Armenian Academy of Sciences have shown that the fruitfulness of his theory in plant morphology is no less than in animal morphology. In the present article the author attempts to interpret the monocotyledonous embryo from the point of view of the theory of phylembryogenesis. The author assumes that the replacement of two lateral cotyledons by single terminal one may be realized on the initial phases of differentiation only. This conversion has been realized by the replacement of two lateral growing points by a single terminal one, that is the change of dicotyledony into monocotyledony realizes only by the alterations taking place at the proembryonic stage.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. А. Л. Тахтаджян. Тр. Ерев. Гос. Ун-та им. В. М. Молотова, 22, 1943.
2. А. Л. Тахтаджян и А. А. Яценко-Хмелевский. Печатается в Изв. АН Арм. ССР, № 1, 1946.
3. E. Sargent. New Phyt. 1, 1902.
4. E. Sargent. Ann. Bot. 17, 1903.
- Ann. Bot. 25, 1911.
6. H. Winkler. Beitr. Biol. Pfl. 90, № 1.
7. C. R. Metcalfe. Ann. Bot. 40, 1936.
8. D. A. Johansen. Bot. Rev. 11, № 2, 1945.
9. A. Arber. Monocotyledons, Cambridge, 1925.