

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Анна Иванова

О систематическом значении нектарников и пыльцы у
Delphinium, *Aconitum* и близких родов

(Представлено А. Л. Тахтаджяном 6 V 1947)

Исследование нектарников имеет, как известно, определенное значение для выяснения путей эволюции покрытосеменных растений (¹). В более примитивных группах покрытосеменных растений иногда еще не бывает специальных приспособлений для выделения нектара, и последний выделяется просто поверхностью самых различных частей цветка: чашелистиков, лепестков, тычиночных нитей. Как специальные образования нектарники появляются, очевидно, независимо в различных линиях развития и испытывают видоизменения, характерные для различных групп растений (¹). Очень интересна эволюция нектарников в семействе *Ranunculaceae*, где мы встречаем у одних представителей полное отсутствие специальных органов выделения нектара, а у других, наоборот, очень сложно устроенные нектарники. У зигоморфных *Ranunculaceae* эволюция нектарника идет по пути усовершенствования в смысле приспособления к опылению цветка уже постоянным видом насекомого с определенной длиной хоботка.

Целью нашего исследования является, во-первых, уточнение родственной связи между *Delphinium* и *Consolida*, основываясь на строении нектарников, а кроме того, внесение корректив к вопросу о родстве *Delphinium* и *Consolida* с недавно выделенным Кемулярия-Нагадзе (²) родом *Aconitopsis* и этого последнего с *Aconitum*. Мы также задались целью проследить, как усовершенствовался простой кармашек лютиковых и как из него могли возникнуть сложные нектарники со шпорцами как у *Delphinium* и *Consolida*.

Вероятнее всего переход от простого кармашка к усовершенствованным нектарникам *Delphinium* и *Consolida* произошел сначала путем образования шпорца в нижней части плоского стаминодия, снабженного карманом. Таким путем, из нектарника, близкого к типу *Trollius* (таб. I, рис. 1) мог произойти нектарник типа *Delphinium* (рис. 2—5). Путем разрастания кармашка по направлению вверх образовались мешковидные нектарники типа *Consolida* (рис. 6—9) и *Aconitopsis*.



Таблица I

1. *Trollius patulus*. Стаминодии-нектарники с кармашками (к) у основания.
2. Нектарник *Delphinium foetidum*; справа его же стаминодий без нектароносной ткани.
- 3—14. Нектарники:
3. *Delphinium crispulum*; 4. *D. szovitsianum*; 5. *D. quercetorum*; 6. *Consolida orientalis*; 7. *C. divaricata*; 8. *C. persica*; 9. *C. rugulosa*. Виден язычок (я).
10. *Aconitopsis barbata*; 11. *A. Hohenackeri*; справа нектарник с разорванной вдоль лепестковидной частью, чтобы был лучше виден поперечный валик (в).
12. *Aconitum nasutum*; 13. *A. orientale*; 14. *A. anthora*.

(рис. 10—11). У *Aconitum* нектарники имеют кармашек, однако, не столь характерный, как у *Delphinium*, представляя переход к мешочку.

У всех трех рассмотренных нами видов: *Aconitum orientale*, *A. nasutum* и *A. anthora*, нектарник, кроме того, имеет длинный, торчащий вверх придаток (рис. 12—14), с помощью которого он прикреплен к цветоложу, так что нектарник как бы подвешен на упомянутом придатке в виде урночки. Наличие длинного придатка на нектарнике ставит род *Aconitum* особняком не только от *Delphinium* и *Consolida*, но и от *Aconitopsis*. Последний род по строению нектарников значительно ближе к *Delphinium* и *Consolida*, чем к *Aconitum*.

Очевидно, существовал какой-то предок, ныне вымерший, который совмещал в себе черты *Delphinium*, *Consolida*, *Aconitopsis* и *Aconitum*. От этого предка эволюция пошла по разному пути развития. Так, у *Delphinium* нижняя часть нектароносного стаминодия превратилась во вместилище нектара—шпорец, вход в который сохранился в виде кармашка, тогда как верхняя часть всего нектарника развилась незначительно. Нектарник *Aconitum* имеет, как было упомянуто, длинный придаток, с помощью которого он прикрепляется к цветоложу, а кроме того, нектарник *Aconitum* имеет флагообразно расширенную верхнюю часть, служащую опорой насекомому, когда оно достает нектар из улиткообразно закрученного шпорца. В результате приспособления к длинному хоботку насекомого образовались длинные (до 2,7 см) нектарники *Consolida*, в то время как нектарники *Delphinium* и отчасти *Aconitum* пригодны как для длинного, так и для короткого хоботка насекомых.

Рассмотрим теперь более подробно строение нектарников у всех четырех родов.

У рассмотренных нами 12 видов рода *Delphinium* общее строение и очертание нектарников очень сходное. Так, у всех имеется шпорец с кармашком и сравнительно развитая верхняя часть нектарника (флажок). Виды отличаются друг от друга: 1) длиной шпорца по отношению к общей длине нектарника; 2) загнутостью шпорца. Последний представляет постепенные переходы от загнутого крючка до почти совершенно прямого. Примерами видов с загнутыми шпорцами являются: *D. foetidum*, *D. caucasicum*, *D. elatum*; со слабо загнутыми: *D. szovitsianum*, *D. flexuosum*, *D. Freynii*, *D. bitematum* и, наконец, почти совсем прямой шпорец у *D. buschianum*, *D. crispulum* и *D. ochroleucum*.

Несколько особняком стоит *D. quercetorum*. Он в основном имеет такой же вытянутый прямой шпорец, как и представители третьей группы, но только у основания шпорца наблюдается выпуклость. Характерно, что виды с загнутыми шпорцами являются более мезофильными представителями субниваального пояса (*D. foetidum*) или же высокотравий (*D. flexuosum*, *D. elatum*, *D. caucasicum*), а виды с прямыми или почти прямыми шпорцами являются ксерофитами.

Интересно отметить, что при просмотре нектарников *Delphinium* из бутонов, было замечено, что почти все они имеют слегка загнутый шпорец; это относится и к тем, у которых вполне развитой нектарник

имеет шпорец прямой. Здесь, очевидно, имеет место проявление биогенетического закона, подтверждающее то предположение, что общий предок всех четырех видов имел загнутый шпорец, что особенно усилилось по линиям развития *Aconitum* и *Aconitopsis*, где шпорец бывает улиткообразно закрученным. Однако, и некоторые виды *Delphinium* имеют хотя и не улиткообразный, но все же сильно загнутый шпорец даже у зрелых нектарников, причем, это виды более мезофильные, что говорит в пользу их примитивности по сравнению с ксерофильными видами, имеющими нектарники с прямым шпорцем.

Переходя к характеристике нектарников у *Aconitopsis*, нужно сказать, что здесь мы видим совершенно своеобразный нектарник, не похожий ни на один из нектарников родов *Delphinium*, *Consolida* и *Aconitopsis*. Общими признаками для всех изученных нами видов *Aconitum* является, как уже было сказано, наличие длинного придатка, причем, у *A. anthora* длина его достигает у вполне развитого цветка 2,5 см. В основном нектароносная ткань сосредоточена в улиткообразно-завитом шпорце, заполняя все его основание. У всех видов шпорец вверху ограничивается широким кармашком, выше которого развита лепестковидная часть. Наличие кармашка сближает *Aconitum* с *Delphinium* и, наоборот, отдаляет его как от *Consolida*, так и от *Aconitopsis*. Впрочем, кармашек у *Aconitum* выражен не всегда так отчетливо, как у *Delphinium*. У *Consolida* же вход в шпорец имеет вид не кармашка, а просто щелевидного входа в мешковидный нектарник. Отличие между нектарниками *Consolida* и *Aconitopsis* заключается прежде всего в меньшей длине шпорца и его закрученности у *Aconitopsis*. Кроме того, у *Consolida* характерным признаком нектарников является наличие пленки-язычка у входа в нектарник (табл. I, рис. 6—9). Формы и размеры язычка у разных видов варьируют, но в общем его длина не превышает 4 мм. У *Consolida* и *Aconitopsis* в цветке имеется только один нектарник, а у *Delphinium* и *Aconitum* всегда два.

Нектарники *Aconitopsis* по своему строению, как было сказано, стоят ближе всего к нектарникам *Consolida*, так как у обоих родов вход к нектароносной ткани не имеет характера кармашка в противоположность *Aconitum* и особенно *Delphinium*. Таким образом, нектарник *Aconitopsis* по своему строению значительно ближе к нектарнику *Consolida*, чем к нектарнику *Aconitum*. Единственный признак, сближающий с *Aconitum*—это закрученность шпорца, но с одной стороны сильно загнутые шпорцы наблюдаются и у некоторых *Delphinium* (а в бутонах возможно у всех), а с другой стороны существуют и *Aconitopsis* со слабо загнутыми шпорцами, как например, *A. barbata*. Однако, при всем сходстве с *Consolida*, нектарник *Aconitopsis* имеет помимо загнутости шпорца еще характерную черту, не находимую у *Consolida*—это наличие валика на внутренней поверхности мешковидного нектарника. Валик находится как раз там, где шпорец переходит в верхнюю лепестковидную часть. Этот валик мы считаем ничем

иным, как остатком кармашка, который имелся у предкового типа, имевшего плоский не мешковидный нектарник.

Другое отличие нектарников *Consolida* и *Aconitopsis*—это уже упомянутый язычок у *Consolida*, который не найден ни у одного из двух, исследованных нами видов *Aconitopsis*, т. е. *A. Hohenackeri* и *A. barbata*.

Резюмируя все сказанное, отметим следующие основные выводы:

1. По строению нектарников, *Consolida* и *Delphinium* настолько различны, что нужно присоединиться к мнению тех авторов, которые признают их за отдельные роды.

2. *Aconitopsis* по строению нектарников значительно ближе к *Consolida*, чем к *Aconitum*. Тем не менее имеются и весьма характерные отличия, позволяющие признавать *Aconitopsis* за отдельный род.

3. В процессе эволюции предком *Aconitopsis* вряд ли мог явиться *Aconitum* с его чрезвычайно специализированными нектарниками. Скорее надо думать, что у всех четырех родов был какой то общий, ныне вымерший предок, от которого развитие пошло в одну сторону с тенденцией к улиткообразному шпорцу (*Aconitum*, *Aconitopsis*) и в другую

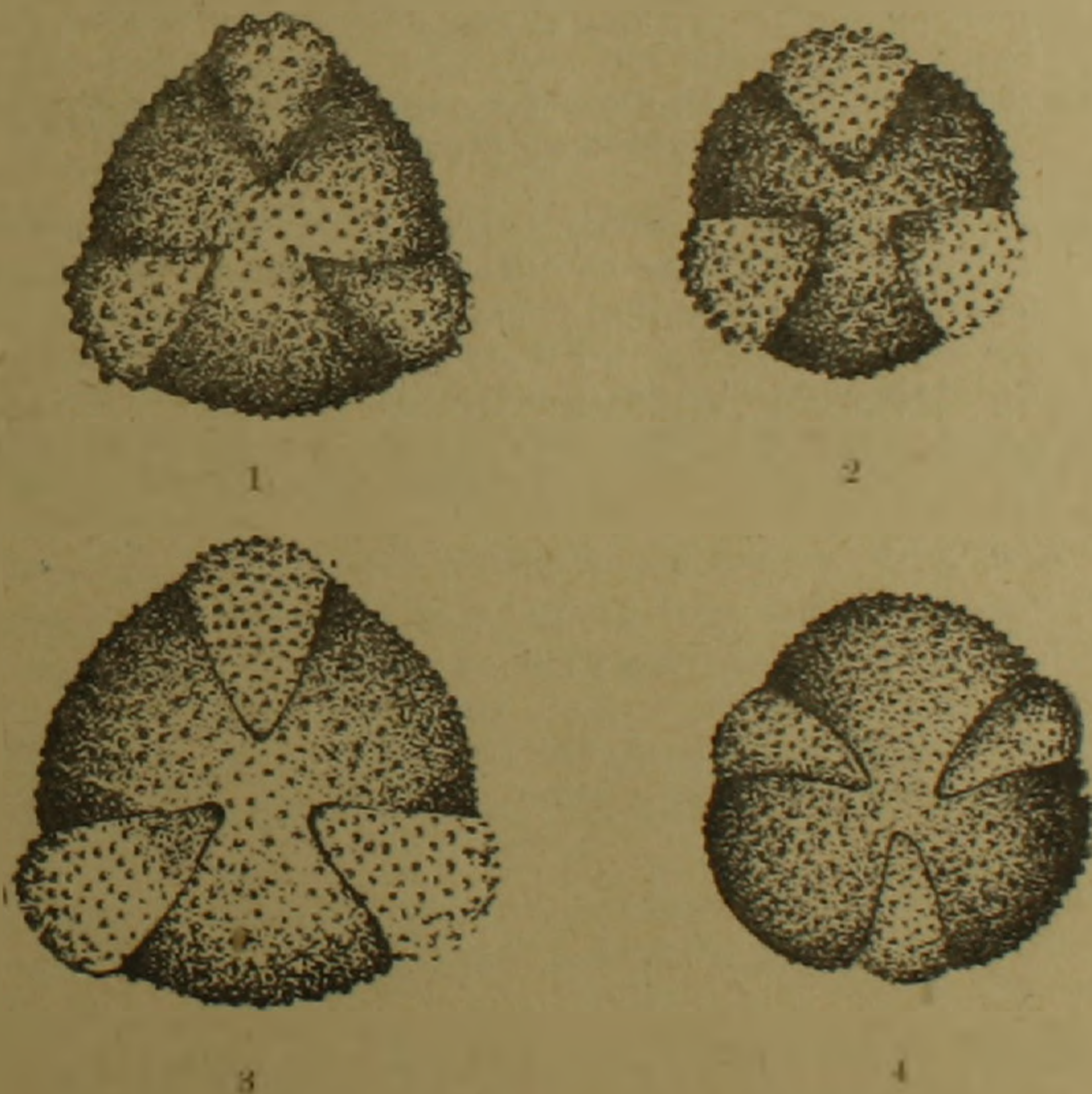


Таблица II

Пыльцевые зерна ($\times 1500$)

1. *Aconitum anthora*, 2. *Delphinium flexuosum*,
3. *Consolida orientalis*, 4. *Aconitopsis Hohenackeri*.

к прямому шпорцу (*Delphinium*, *Consolida*). Но и в этой второй линии развития имеются слегка загнутые шпорцы, свойственные с одной стороны более древним, мезофильным видам *Delphinium* и с другой — молодым стадиям развития цветка и тех видов этого рода, у которых во вполне развитых цветках шпорец становится прямым.

Для проверки сделанных нами выводов мы изучили пыльцу трех видов *Aconitum* (*A. anthora*, *A. orientalis*, *A. nasutum*), пяти видов *Delphinium* (*D. foetidum*, *D. flexuosum*, *D. szovitsianum*, *D. quercetorum*, *D. Freynii*), трех видов *Consolida* (*C. divaricata*, *C. orientalis*, *C. persica*) и двух видов *Aconitopsis* (*A. Hohenackeri*, *A. barbata*).

У всех четырех родов пыльца оказалась очень сходной. У всех изученных нами видов этих родов, пыльца оказалась более или менее округлой, трехбороздчатой (табл. II) и сделать вывод, что пыльца хотя бы у одного из этих родов более примитивна, чем у других, не представляется возможным. Это подтверждает наше предположение о том, что все четыре рода имели общего предка.

Ботанический институт
Академии Наук Арм. ССР
Ереван, 1947, апрель

ԱՆՆԱ ԻՎԱՆՈՎԱ

Delphinium, *Aconitum* եւ մերձավոր ցեղերի նեկտարանոցների ու
փոսու սիսեմաիկական նեոմուկուրյան մասին

Հեղինակն ուսումնասիրել է *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida* և *Aconitopsis* ցեղերի (նոր ցեղ՝ անջատված *Կեմուլյարիա-Նատաձեի* կողմից 1940 թ. *Consolida*) նեկտարանոցները և փոսու հատիկները:

Հստ փոշեհատիկների բնույթի բոլոր 6 ցեղերը ղգալի տարբերություններ չեն ներկայացնում: Հստ նեկտարանոցների կառուցվածքի *Consolida* և *Delphinium* ցեղերն այնքան տարբեր են, որ անպայման պետք է դիտվեն որպես առանձին ցեղեր: Այդպիսի ցեղ պետք է համարել *Aconitopsis* ցեղը, որը շատ ավելի մոտ է կանգնած *Consolida*-ին, քան *Aconitum*-ին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Brown. Proceedings of the American Philosophical Society, 79 4, 1938.
2. Л. М. Кемулария-Наатадзе. Тр. Тбилиссь. Бот. Ин-та. 7, 1940