

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Авва Иванова

**К эволюции нектарников у активноморфных лютиковых**

(Представлено Л. А. Тахтаджяном 1 IX 1948)

Изучая нектарники у актиноморфных цветков различных представителей семейства *Ranunculaceae*, мы пришли к выводу, что это семейство имело два пути развития нектароносного аппарата: первый, наиболее распространенный, это развитие нектарников на стаминодиях и второй, более специализированный, на чашелистиках.

Исходным типом первого, т. е. стаминодийного пути развития явились стаминодии типа *Actaea*. У *Actaea spicata* имеются хорошо развитые стаминодии, которые выделяют нектар всей поверхностью своей пластинки. На внутренней стороне последней просвечивает буроватая, рыхлая нектароносная ткань, приуроченная в основном к краям и основанию стаминодия. В процессе дальнейшей эволюции нектароносные образования изменялись и усовершенствовались, появились приспособления к накоплению и сохранению нектара.

Исследованный нами род *Trollius* и близкие к нему роды *Hegemone*, *Callianthemum* и *Eranthis* в отношении нектарников не однородны. Так, в роде *Trollius* мы наблюдали формы с многолистковыми и немногочисленно-листковыми цветками, причем можно было проследить, что все виды, имеющие большое и неопределенное количество листков околоцветника, имеют и примитивный нектарник в виде еще неприкрытой медовой ямки у основания стаминодия. Виды же с небольшим и более устойчивым количеством листков околоцветника имеют на стаминодиях хорошо выраженный и оформленный кармашек, прикрывающий вход к медовой ямке. Следовательно, в данном случае чем примитивнее общее устройство цветка, тем проще устроен и нектарник.

Из рассмотренных нами 14 видов и разновидностей рода *Trollius* примерно  $\frac{2}{3}$  от общего числа их (*T. patulus*, *T. Riederianus*, *T. japonicus*, *T. chinensis*, *T. sibiricus*, *T. americanus* и др.) имеют второй, т. е. менее примитивный тип цветка. Виды: *T. altaicus*, *T. asiaticus* и близкий род *Hegemone* (*H. lilacina*) имеют более примитивные цветки и соответственно обладают менее специализированным устройством нектарников.

Интересно, что разделяя виды *Trollius* на 1) имеющие большое и неопределенное число листочков околоцветника и 2) небольшое и более устойчивое их число, а в связи с этим имеющие в первом случае менее и во втором—более специализированные нектарники, мы видим, что все виды с многолистковыми цветами и менее специализированными нектарниками по своему географическому ареалу приурочены к Сибири и Дальнему Востоку.

Итак, у *Trollius* строение цветка и строение нектарников находятся между собою в строгой корреляции. Однако, общее строение цветка не координируется с числом стаминодиев. Как многолистковые, так и немногочисленно-листочковые цветы имеют неопределенное и большое число стаминодиев-нектарников. Строение последних у *Trollius* неодинаковое: от вытянутой закругленной (*T. chinensis*) и заостренной (*T. Ledebourii*) пластинки до укороченных лопаточек у *T. sibiricus* и *T. americanus*.

*T. altaicus*, *T. asiaticus* и *Hegemone lilacina*, имеющие многолистковые цветы, имеют просто устроенные стаминодии-нектарники в виде вытянутых узких пластинок с медовыми ямками у основания. Нектароносная ткань развита у них в самой ямке и чуть выше.

*T. eugoraicus* имеет медовую ямку уже в средней части стаминодия—нектарника.

*T. jaronicus* имеет форму стаминодия в виде вытянутой пластинки с хорошо выраженной глубокой медовой ямкой у основания и с чуть-чуть завороченными краями. Стаминодии этого типа характерны тем, что являются, очевидно, зачаточной формой стаминодия далее развившегося у *T. dschungaricus*. Последний вид имеет уже более сложно устроенный нектарник, представляющий из себя мясистую пластинку с завороченными вверху краями. В средней части эта пластинка выпрямляется, а к основанию она загибается снова, но только уже с внутренней стороны, и переходит в хорошо выраженный кармашек с медовой ямкой посредине. Верхняя часть стаминодия сообщается с основанием при помощи желобка, что хорошо видно на анатомическом срезе. Эта часть, очевидно, и является вырабатывающей нектар, который затем стекает по желобку и скопляется в медоносной ямке.

*T. chinensis*—единственный из всех видов этого рода имеет с внешней стороны стаминодия хорошо выраженный киль.

*T. patulus* var. *alpinus*, собранный на высокогорьях Тибета,—один из самых низкорослых представителей этого рода. Стаминодии-нектарники имеют у него форму расширенной кверху лопаточки. Нектароносная ткань, как и у *Actaea spicata*, расположена с боков в верхней части стаминодия. У основания же мы видим зачаток кармашка, получивший у других видов уже полное развитие.

Итак, какую бы форму не имел стаминодий-нектарник\*, медовая ямка, прикрытая или неприкрытая кармашком, располагается у ос-

\* Рисунки нектарников и пыльцы выполнены Е. М. Аветисян.

нования его, ниже которого находится ножка. Исключение из этого правила представляет *T. europaeus*, имеющий медовую ямку в средней части стаминодия, где она помещается в полуоткрытом желобке.

Если стаминодии-нектарники *Actaea* являются исходным типом более усовершенствованных нектароносных образований на стаминодиях, то род *Trollius* с его мясистыми лепестками является исходным для второй линии эволюции именно развития нектароносного аппарата на чашелистиках. Вместе с тем *Trollius* имеет, как указывалось, хорошо развитые стаминодии, играющие роль нектарников. Многие представители *Trollius*: *T. Ledebouri*, *T. europaeus*, *T. asiaticus*, *T. dschungaricus*, *T. japonicus* имеют хорошо развитую нектароносную ткань, главным образом, у их основания, где часто мясистость углубляется еще и складчатостью. Однако размещение этой ткани не носит еще строго локализованного характера. Так, например, у *Trollius patulus* мы наблюдали вздутие у основания чашелистика вследствие развития полости между эпидермисом и паренхимой. Вздутие наполнено очень рыхлой и нежной нектароносной тканью. В редких случаях вздутие имеет боковую щель наподобие кармашка, но большей частью мы встречали у *Trollius* только первую стадию образования нектарника — замкнутую полость еще без кармашка.

Тенденция перемещения нектароносных образований со стаминодия на чашелистики, в дальнейшем процессе эволюции, привела у некоторых родов лютиковых (*Callianthemum*, *Ranunculus*) к полной редукции стаминодиев. У видов этих родов мы наблюдаем хорошо развитые нектарники на листочках околоцветника, а стаминодии за ненужностью уже отмерли. Роды: *Ranunculus*, *Ceratocephalus* *Ficaria*, *Callianthemum* и др. имеют хорошо выраженные нектароносные приспособления в виде еще неприкрытых

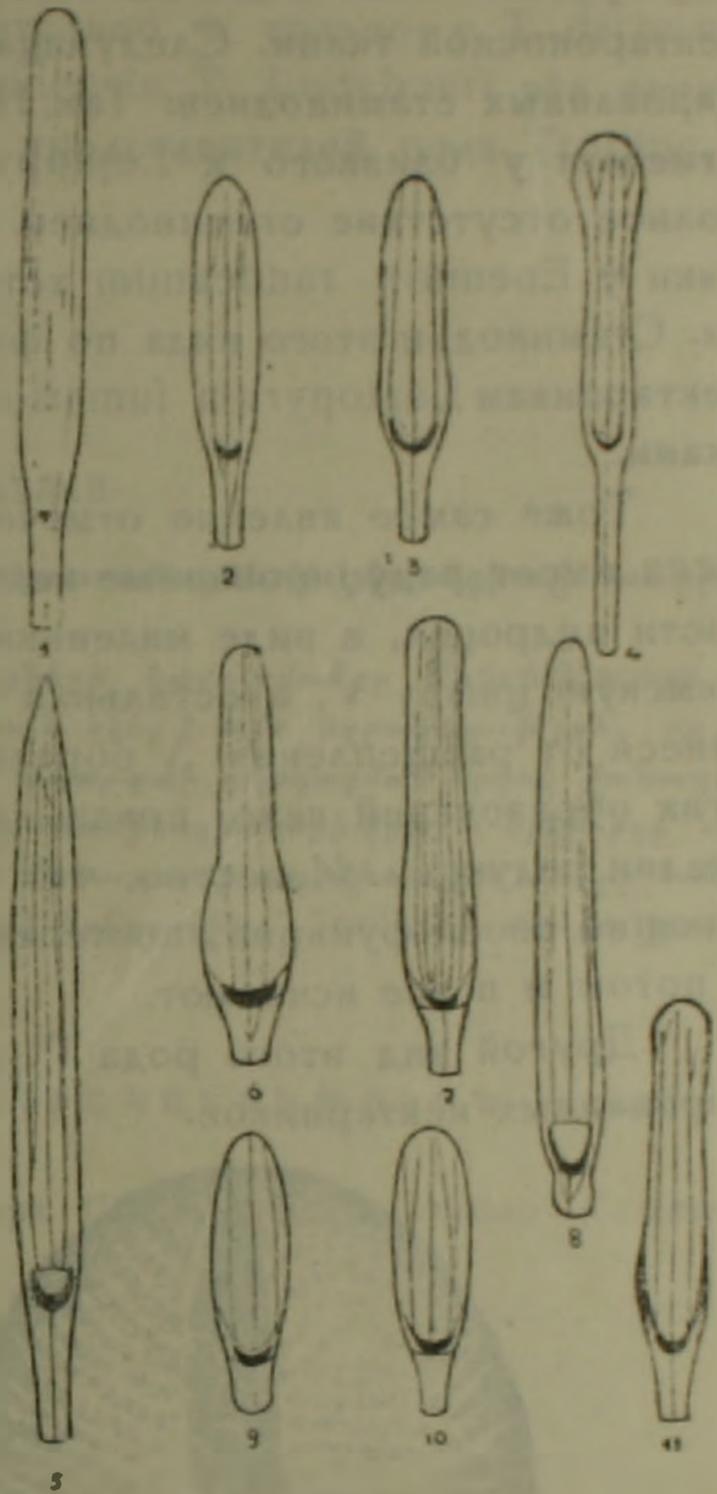


Табл. I. 1—4 Стаминодии-нектарники с медовой ямкой:

1. *Trollius asiaticus*; 2. *T. altaicus*; 3. *T. japonicus*; 4. *T. europaeus*;  
5—11. Стаминодии-нектарники с кармашками у основания:  
5. *T. Ledebouri*; 6. *T. Riederianus*; 7. *T. patulus*; 8. *T. chinensis*; 9. *T. sibiricus*;  
10. *T. americanus*; 11. *T. dschungaricus*.

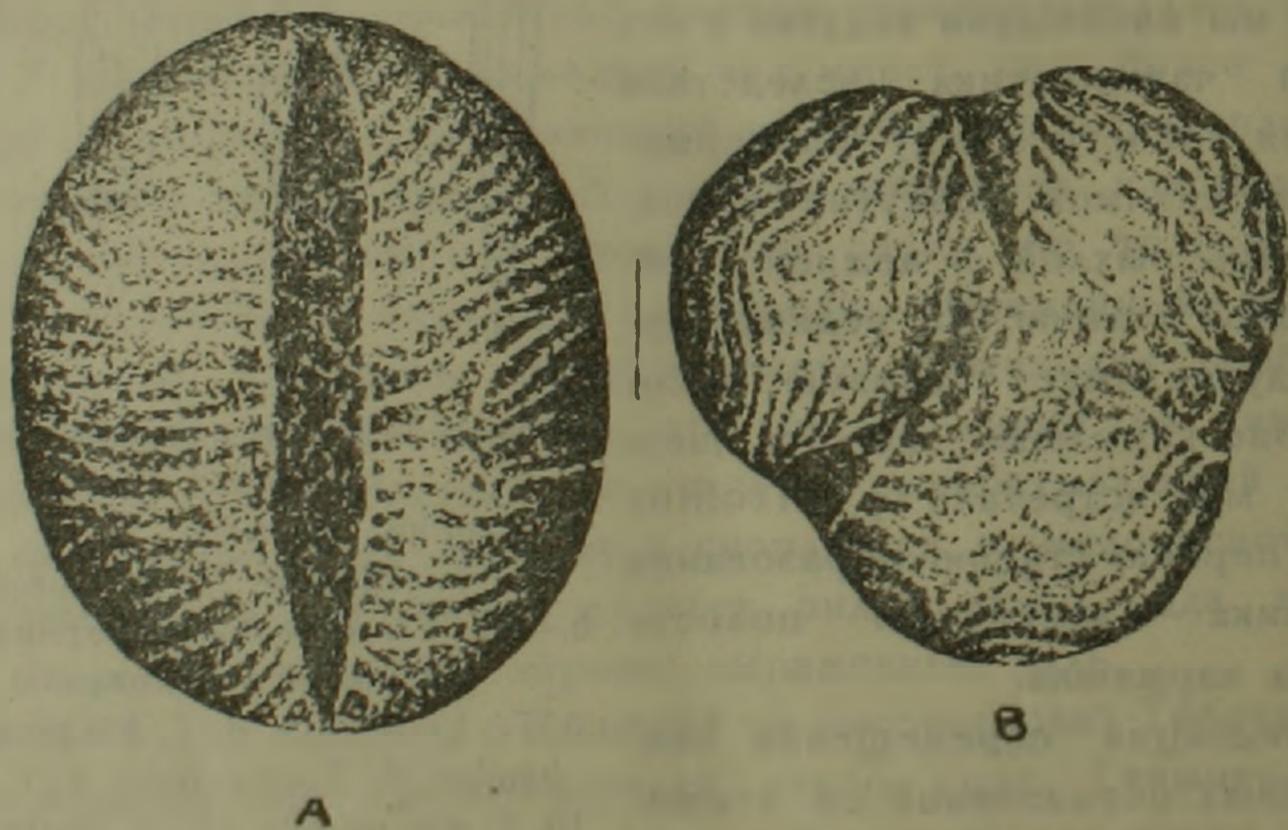
×5

медовых ямок или уже образованных кармашков у основания листочков околоцветника.

Процесс редукции стаминодиев происходит постепенно, и поэтому у некоторых родов можно еще и сейчас проследить их остатки. Так, *Leptopyrum fumaroides* имеет стаминодии, но они очень мелкие и без нектароносной ткани. Следующая стадия—исчезновение и этих редуцированных стаминодиев. Так, Н. В. Шипчинский во „Флоре СССР“ отмечает у близкого к *Leptopyrum* рода *Eremion raddeanum* уже полное отсутствие стаминодиев. По нашим же наблюдениям нектарники у *Eremion raddeanum* хотя редко и единично, но еще встречаются. Стаминодии этого вида по форме, строению и размеру идентичны нектарникам *Leptopyrum fumaroides* и также не имеют нектароносной ткани.

Тоже самое явление отмечено и для рода *Pulsatilla*. Так, *P. violacea* имеет редуцированные нектарники, расположенные в наружной части андроея, в виде маленьких щетинок, часть которых напоминает римскую цифру V, а остальная часть щетинок—единичные, получившиеся от расщепления V образных щетинок. Незначительный размер этих образований ясно показывает, что они находятся в последней стадии редукции. Известно, что органы, не упражняемые и не выполняющие своей функции, постепенно превращаются в рудиментарные, а потом и вовсе исчезают.

Другой вид этого рода *P. armena* уже не имеет и таких редуцированных нектарников.



Таб. II. Пыльцевое зерно *Trollius dschungaricus*

А. вид сбоку;

В. вид с полюса.

×3000

Попутно с изучением нектарников мы просмотрели пыльцевые зерна 12 видов *Trollius* (*T. altaicus*, *T. asiaticus*, *T. sibiricus*, *T. dschungaricus*, *T. Riederianus*, *T. Ledebouri*, *T. japonicus*, *T. americanus*, *T. europaeus*, *T. chinensis*, *T. patulus*, *T. patulus* var. *alpinus*).

Пыльцевые зерна у всех изученных нами представителей этого рода более или менее округлой формы с неглубокими и довольно узкими тремя бороздками (такой тип пыльцевых зерен Кумазава считает примитивным в пределах семейства Ranunculaceae). Как по размеру, так и по скульптуре экзины, напоминающей отпечаток большого пальца, эти виды отличались незначительно и только у *T. dschungaricus*, *T. americanus*, *T. patulus*, *T. chinensis*, *T. Ledebourii* эта скульптура выражена резче, чем у других представителей рода *Trollius*.

Ботанический Институт  
Академии Наук Армянской ССР  
Ереван, 1948, июнь.

#### ԱՆՆԱ ԻՎԱՆՈՎԱ

#### Ակթրնումբոճ: գորտնուկազգիների մոտ ցեղատեսակների էվոլյուցիայի առթիվ

Հեղինակն ուսումնասիրել է հեկտարանոցների կառուցվածքը Ranunculaceae ընտանիքի ակտրնումբոճ ներկայացուցիչների մոտ և եկել է այն եզրակացույթյան, որ այդ ներկայացուցիչներն ունենցել են հեկտարաներ ապարատի զարգացման երկու ճանապարհ:

Առաջինը՝ հեկտարանոցների զարգացումը ստամինոդիանների վրա, և երկրորդը՝ մասնագիտացած բաժակատերևների վրա: Առաջին ճանապարհի ելակետային ձևերը հանդիսացել են *Actaea* տիպի ստամինոդիաները, իսկ երկրորդինը՝ *Trollius*-ի մասլից պսակաթերթիկները:

#### ЛИТЕРАТУРА — Գ Ր Ա Վ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

1. Н. В. Шипчинский. *Енемиян*. Флора СССР, 1957, 2. Masao Kumazawa. *Japanese Journal of Botany*, 8, 1937.