

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н. Г. ХОЛОДНОГО АН УКРАИНЫ

на правах рукописи



Аль-Талоб Муна

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРНАЯ
АНАТОМИЯ ЦВЕТКА ПОРТУЛАКОВЫХ (PORTULACACEAE)

03.00.05 - ботаника

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Киев - 1994

Институт ботаники
АН Украины



Ав 30.080

Работа выполнена на кафедре ботаники
Львовского государственного университета им. И. Франко

Научный руководитель - доктор биологических наук,
доцент С. А. Вблгин

Официальные оппоненты - доктор биологических наук,
профессор С. Н. Зиман,
кандидат биологических наук,
доцент Л. Г. Оляницкая

Ведущая организация - Институт экологии Карпат
АН Украины

Защита состоится "9" июня 1994 г. в 12⁰⁰
на заседании специализированного учёного совета
Д 016.52.01 в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного
АН Украины по адресу:
252601, г. Киев, ГСП-1, ул. Терещенковская, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины: г. Киев,
ул. Большая Литовская, 26.

Автореферат разослан "4" мая 1994 г.

Учёный секретарь
специализированного учёного совета,
кандидат биологических наук И. Л. Чавроцкая

Введение. Несмотря на бурное развитие молекулярно-биологических наук, значение систематики как синтезирующей дисциплины в последние десятилетия лишь возрастает (Тахтаджан, 1987). Особенно важно выявление закономерностей присущего биосфере разнообразия - задача, решаемая филогенетической систематикой. Сравнительная морфология, особенно репродуктивных органов, продолжает при этом оставаться основным источником информации в эволюционной систематике покрытосеменных.

Актуальность исследования. Хотя группа *Centropetrum* (Eichler, 1876) в последнее время стала объектом комплексных исследований ботаников всего мира (см. Ehrendorfer, 1976; Тихомиров, 1990), семейство портулаковых и близкие к нему таксоны практически не служат объектами специальных исследований. Интерпретация их цветка практически не претерпела изменений со времени (Eichler, 1876) и плохо согласуется с общепринятыми эволюционно-морфологическими концепциями (Волгин, 1990). Это делает невозможным обосновать "кодекс примитивности" признаков цветка в семействе (Carolin, 1987) и затрудняет разработку как системы семейства, так и всего подкласса *Caryophyllidae*, к которому оно относится, что и определяет актуальность данного исследования, необходимого для будущей ревизии филогении двудольных.

Цель и задачи исследования. Целью настоящего исследования стало установление морфологической природы частей цветка портулаковых и выделение основных эволюционных тенденций его специализации для дальнейшего использования в филогенетической систематике. В этой связи решались следующие задачи:

- с использованием современных методических подходов изучить морфологию и васкулярную анатомию представительно разнообразных, но не крайне специализированных цветков портулаковых;
- объяснить выявленное и известное из работ предшественников разнообразие строения цветка портулаковых и его проводящей системы с помощью эволюционных гипотез, наиболее соответствующих совокупности фактов;
- сравнить строение и тенденции специализации цветка портулаковых и близких таксонов с целью проверки гипотез родственных отношений семейства.

Научная новизна. Впервые с использованием современных сравнительно-морфологических подходов изучено строение андроея и гинецея портулаковых, а их цветок интерпретирован на основе современного варианта

та эвантовой теории. Полная пространственная реконструкция проводящей системы цветка, изучение её изменчивости с обнаружение цветков портулаковых со слабо редуцированной проводящей системой цветоноса позволили выявить тенденции специализации всех частей цветка в семействе.

Практическое значение. Результаты исследования носят фундаментально-теоретический характер. Они найдут применение при таксономических ревизиях портулаковых и центросеменных в целом, что важно для вовлечения в декоративное цветоводство новых таксонов портулаковых, а также для прогнозируемого поиска новых источников растительного сырья. Полученные данные могут быть использованы в преподавании курсов по морфологии и систематике растений и при написании учебных пособий по этим дисциплинам.

Апробация работы. Материалы исследования докладывались на отчетной конференции биологического факультета Львовского государственного университета (1991), на секции ботаники московского общества испытателей природы (1992), на заседании кафедры ботаники ЛГУ (1993), в отделе систематики и флористики высших растений Института ботаники имени М.Г.Холодного АН Украины (1994).

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Основной текст изложен на 148 страницах, включая 23 рисунка и подписи к ним, 2 таблиц, Список литературы включает 238 наименований, в том числе 199 на иностранных языках.

Положения, которые выносятся на защиту:

1. Двойной околоцветник портулаковых сформировался в результате включения в состав цветка прицветных листьев, их венчик гомологичен простому околоцветнику предковой формы.
2. Исходным для портулаковых следует считать многотычинковый андроцей. Основной тенденцией эволюции андроеца в семействе - алигомеризация, стабилизация числа и положения тычинок в цветке.
3. Гинецей портулаковых синкарпный, с синасцидиатной, симпликатной и апокарпной зонами. В его эволюции происходит прогрессивная редукция синасцидиатной зоны и угловых плацентов, алигомеризация семизачатков.
4. Эволюция проводящей системы цветка портулаковых связана с редукцией проводящей системы цветоноса и общей конденсацией, связанной со слиянием пучков членов разных кругов и одного круга.

5. Наиболее тесные родственные отношения портулаковых показывают с *Basellaceae*, *Caryophyllaceae*, *Didiereaceae*, *Stegnospermataceae*.

Глава I. ПОЛОЖЕНИЕ PORTULACACEAE В СИСТЕМЕ ДВУДОЛЬНЫХ

Тенденция объяснить строение цветка определённого таксона исходя из его положения в системе в последние годы практически полностью вытеснена более логической практикой определения положения таксона в системе на основе эволюционно-морфологического анализа цветка (наряду со всеми иными признаками). Однако задача разграничить те взгляды на цветок портулаковых, которые сформировались на основе непредвзятого анализа, от тех, которые являются лишь данью традиций, требует анализа взглядов на положение семейства в системе.

§ 1. Положение портулаковых в естественных системах

Одна из наиболее ранних тенденций в естественной систематике связана со сближением *Portulacaceae* по внешнему сходству околоцветника и андроея с кактусовыми и айзоновыми (Jussieu, 1789; De Candolle 1813, 1819). Не отрицая некоторой близости этих семейств С.Эндлихер (Endlicher, 1836, 1840) уже указывает на тесную связь портулаковых с гвоздичными, при этом считая цветок портулаковых более "примитивным". Но уже Ж.Бентам и Ж.Гукер (Bentham, Hooker, 1862) трактовали степень продвинутости цветков этих семейств в противоположном смысле.

Для большой группы естественных систем характерен отказ от интерпретации безлепестных цветков как упрощённых (Brongniart, 1843), а цветок портулаковых оценивается по степени своей сложности их помещением в ряду семейств *Chenopodiaceae* - *Amaranthaceae* - *Caryophyllaceae* - *Portulacaceae* - *Aizoaceae* - *Cactaceae*. Подобных взглядов придерживался и А.Браун (1864). Сохранив тот же взгляд на тенденции в усложнении цветка, А.Е.Эихлер (Eichler, 1876) возвратился к идее о близости *Portulacaceae* к *Aizoaceae* и *Cactaceae*, а также *Phytolaccaceae*, несколько обособив их от *Caryophyllaceae*.

§ 2. Положение портулаковых в филогенетических системах

Филогенетическая систематика во многом продолжила традиции естест-

венной, переведа её понятия о родстве и примитивности на эволюционный язык. Из гвоздичных портулаковне выводил Дж.Хатчинсон (Hutchinson, 1926), а в последнее время О.Роведер и П.К.Эндресс (Rohwedder, Endress 1983).

Ряд исследователей продолжил традиции Эйхлера (Engler, 1886, 1903), помещая, однако, между маревыми и портулаковыми семейство *Phytolaccaceae*. В этом ряду исходными рассматриваются либо маревые (Wettstein, 1901, 1908; Кузнецов, 1914; Emberger, 1960), либо лаконосные (Рах, 1889; Кузнецов, 1936). Интересно, что в рамках этого направления укладываются взгляды на филогении центросемянных Н.А.Буша (1959) и М.И.Голенина (1937), которые разделяли прямо противоположный мнению предшествующих авторов тезис о примитивности многоплодниковых. Признавая примитивность многоплодниковых, Г.Галлир (Hallier, 1905, 1907) впервые располагает установленный ещё в системе Броньяра ряд семейств в противоположном порядке.

В современной филогенетической систематике абсолютно доминирует идея об исходности *Phytolaccaceae* для порядка *Caryophyllales*. При этом А.Л.Тахтаджян (1954, 1959, 1966, 1980, 1987) подчёркивает родство портулаковых с *Aizoaceae* и *Cactaceae*, не отрицая общего происхождения от *Phytolaccaceae*, что близко ко взглядами Букобаума (Buxbaum, 1961) и В.Экардта (Eckardt, 1964). Более определённо связывают портулаковне с лаконосными А.Кронквист (Cronquist, 1957, 1968, 1981), Р.Торн (Thorne, 1976), Р.М.Т.Дальгрэн (Dahlgren 1980). В последних системах отразилась тенденция к отделению *Caryophyllaceae* от *Portulacaceae*, связанная с открытием у *Caryophyllaceae* и *Molluginaceae* специфических пигментов беталаинов (Mabry, 1976). Последнее семейство связывает с предковой формой центросемянных Ф.Эрендорфер (Ehrendorfer, 1976, 1983). Но определённо отказывают лаконосным в роли предкового семейства центросемянных лишь Роведер и Эндресс (Rohwedder, Endress, 1983). Эта точка зрения впервые доказана экспериментальными исследованиями С.А.Волгина (Volgin, 1988), который сблизил *Portulacaceae* с *Didiereaceae*, *Caryophyllaceae*, *Basellaceae*, *Stegnospermataceae*.

Таким образом, в большинстве филогенетические системы сохраняют варианты положения портулаковых среди семейств *Caryophyllales*, предложенные в естественных системах.

Глава 2. ПРОБЛЕМА МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ЦВЕТКА PORTULACACEAE.

Цветки портулаковых собраны в цимозные соцветия (*Frantz* 1908; *Troll*, 1922; *Nilsson*, 1966, 1970, 1971; *Carolin*, 1987), иногда одиночны в результате редукции последних (*Rax, Hoffmann*, 1934; *Geesink*, 1969). Они обоеполе (лишь у *Portulacaria* раздельнополе), актиноморфные (редко слегка зигоморфные). Чашелистиков в типе 2 (5-8), лепестков 5 (2-16). Тычинок неопределённое, иногда очень большое число, или андроцей моноциклический, 4-5-членный, иногда число тычинок редуцируется до 1. Плодолистиков в типе 3 (2-8). Гинецей синкарпный с лизурующимися перегородками в завязи.

§ I. Общие теории цветка и интерпретация цветка *Portulacaceae* в систематике двудольных.

Побеговая теория цветка (*Wolf*, 1777; *Batsch*, 1787; *Goethe*, 1790) возникла как чисто сравнительно-морфологическая (*Gray*, 1879; *Bancroft*, 1935; *Arber*, 1937, 1950; *Первухина*, 1970). Поэтому рассуждения о примитивности цветков в естественных системах основывались на близости их организации к абстрактному симметричному плану (*De Gandolle*, 1819, 1844) или к наиболее простой диаграмме (*Bichler*, 1875). Отсюда следовала и интерпретация положения портулаковых в естественных системах. Те же принципы оценки примитивности цветка сохранились и во многих филогенетических системах (*Bessey*, 1897, 1915; *Engler*, 1892). Эволюционно идея эволюционного усложнения диаграммы цветка обоснована лишь псевдантовой теорией (*Wettstein*, 1901, 1908; *Karsten*, 1918; *Jandeu*, 1950).

Большинство современных систем покрытосеменных основывается на эвантовой теории (*Hallier*, 1902; *Arber*, *Parkin*, 1907) в её ортодоксальном варианте (*Тахтаджян*, 1948; *Hutchinson*, 1969; *Cogner*, 1966), который в последнее время, однако, претерпел существенные уточнения (*Первухина*, 1970; *Endress*, 1986 и др.). Среди филогенетических систем лишь в системе Галлира (*Hallier*, 1912) эволюционные отношения портулаковых объяснены на основе эвантовой теории. И только С. А. Волгин (1990) предпринял попытку подойти к объяснению строения цветка центральных и портулаковых в частности с точки зрения современного её варианта. Высказанные последним гипотезы подлежали проверке в нашей работе.

§ 2. Специальные исследования цветка *Portulacaceae*

Пейе (Payer 1857) впервые изучил развитие цветка у *Portulaca oleracea*, *Montia fontana*, *Calandrinia meuziesu*, *Talinum patens* и пришёл к выводу об осевой природе плаценты. Эйхлер (Eichler 1878) исправил некоторые ошибки Пейе и признал исходной для семейства типичную диаграмму с медианным расположением чашелистиков, латеральным положением первого и второго, задним - третьего и пятого, передним - четвёртого лепестка и гапlostеионным андроцеом. Пахс (Pax, 1889) поддержал идею о листовой природе чашечки портулаковых, но исходным из чисто типологических соображений признал диплостеионный гинецей.

Гомологичность чашечки прицветным листьям подтверждена в специальных исследованиях Франца (Franz, 1908) и получила широкое признание (Stebbins, 1974; Eckardt, 1976). Только Х.П. Шарма (Sharma, 1954) впервые изучил цветки *Portulaca granifida*, *P. oleracea*, *P. grandiflora* и *Talinum paniculatum* на сериях анатомических срезов, но ошибочно связал идею о листовой природе чашечки с концепцией унисериальности околоцветника, высказал идею об исходной димерности кругов цветка.

Последнее не подтвердили данные о васкулярной анатомии цветка *Claytonia virginica* (Milby, 1960), но при их анализе связь проводящих пучков тычинок и лепестков рассматривалась в пользу стаминодиальной природы последних. С.Соетиарто и Э.Балл (Soetiarto, Ball, 1969) детально описали развитие цветка *Portulaca grandiflora* без каких-либо сравнительно-морфологических спекуляций.

В объяснении строения цветка портулаковых, таким образом, решительно преобладает типологический подход, а специальные исследования цветка слишком малочисленны и фрагментарны. Они проведены почти исключительно на видах со специализированной нижней завязью или на видах, имеющих очень мелкие цветки с небольшим числом членов. Поэтому актуально изучить цветки представителей этого семейства с большим числом тычинок и верхней завязью, используя для анализа фактов современный вариант эвантовой доктрины.

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами изучена морфология и васкулярная анатомия цветка *Calandrinia grandiflora* Lindl., *C. compressa* Schrad., *Lewinlia nevadensis* Robins., *L. columbiana* (Howell) Robins., *Montia perfoliata* Howell, а также *Basella alba* L. из семейства *Basellaceae*.

Подбирая материалы для исследования, мы стремились охватить малоизученные неспециализированные внутрисемейственные таксоны, а в двух родах (*Calandrinia* и *Lewisia*) исследовать виды с разным числом членов в цветке. В соответствии с последней системой семейства (Куопапуо, 1990) нашими предшественниками и нами изучены представители 5 триб, при этом не изучены лишь высокоспециализированные группы. Это позволяет считать материал достаточно репрезентативным для суждения об общих тенденциях специализации цветка в семействе. Материал собран в ботанических садах Львовского и Московского государственных университетов, а также университетов городов Лейпцига и Галле-Виттенберга (Германия). Цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси ЖАА (по Sasse, 1951). Васкулярную анатомию и тонкую морфологию цветков изучали на изготовленных по стандартной методике (Прозина, 1960) постоянных препаратах серий поперечных и продольных срезов толщиной 10-15 мкм, окрашенных гематоксилином по Деляфильду и сафранином. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата фирмы Karl Zeiss (Jena) для микроскопа "AMPLIVAL".

При описании структуры цветка в основном использована стандартная терминология (Федоров, Артюшенко, 1975). При описании структуры гинецея и плацентации - терминология и методика С. А. Волгина и М. М. Тихомирова (1980).

Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРНАЯ СИСТЕМА ЦВЕТКА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ PORTULACACEAE, BASELLACEAE

Calandrinia grandiflora

Цветки 3 - 3,5 см в диаметре. Их околоцветник имеет типичное для семейства строение, но встречаются цветки с зеркальной диаграммой, с отклонениями в сложении лепестков в бутоне. Иногда в цветке 6 лепестков, тогда два из них занимает положение третьего члена венчика. Около 80 тычинок, более или менее правильно чередуясь, располагаются в 3-4 неотчётливых кругах без строгой закономерности. Они объединены с лепестками короткой массивной трубкой. Гинецей состоит из 3 плодоложников, синкарпный. Завязи можно выделить синасцидиатную и симпликатную зону. Обе они фертильны, т.е. в гинецее представлены и угловые и паритальные плаценты. Стерильна нижняя часть синасцидиатной и верхняя симпликатной зоны. Верхнюю часть завязи составляет зона апикальных перегородок. Соотношение отдельных зон завязи приведены в таблице I.

Таблица I.

Доля зон гинецея в высоте завязи у изученных видов *Portulacaceae*.

Название вида	Доля зоны в общей высоте завязи (%)				
	Синасцидиатная		Симпликатная		
	Стерильная	Фертильная	Фертиль- ная	Стериль- ная	Апикаль- ных пере- городок
<i>C. grandiflora</i>	10	50	35	3	2
<i>C. compressa</i>	5	10	30	40	15
<i>L. nevadensis</i>	10	25	30	30	5
<i>L. columbiana</i>	33	-	53	-	14
<i>M. perfoliata</i>	-	10	-	88	2

Столбик принадлежит симпликатной, а лопасти рыльца - апокарпной зоне гинецея. В основании рыльца предсталена короткая гемисимпликатная зона.

Проводящий цилиндр цветоножки к нижней части цветоложа представлен многочисленными ветвящимися и анастомозирующими коллатеральными пучками. К каждому чашелистику ниже следов других частей цветка отходит центральная, две боковые и один-два добавочных боковых жилки. Пары боковых жилок и центральный пучок оставляют четкие замыкающиеся лакуны, иногда одна из боковых жилок слита с боковой жилкой соседнего чашелистика.

Пучки к венчику и андроцею отходят почти на одном уровне. Лепестковые следы в основании однопучковые, при вхождении в лепесток сразу ветвятся на 3 пучка. При отхождении они самостоятельные и оставляют собственную или общую с пучками следов других членов цветка лакуну, но чаще сливаются в комплексные ствольные пучки с тычиночными следами.

К андроцею непосредственно от проводящей системы цветоложа или от лепестково-тычиночных стволов ответвляются 7-13 ствольных пучков, которые разветвляются на 5-15 следов тычинок разных кругов каждый. Реже тычиночный след самостоятельно отчленяется от проводящей системы цветоложа. В числе и расположении пучков, отходящих к андроцею никакого постоянства не наблюдается.

Дорзальные жилки плодолистиков отходят на одном уровне с последними тычиночными стволами, оставляя собственные лакуны.

Оставшиеся под завязью пучки сливаются в треугольный в поперечном сечении тяж с центральной и периферической группами трахеальных элементов. Вокруг трёх периферических групп обособляется три плацентарных пучка синасцидиатной зоны гинецея. Элементы центральной группы слегка оканчиваются в цветоложе. В верхней части синасцидиатной зоны плацентарные пучки раздваиваются, а ветви соседних пар сливаются в три пучка паритальных плацент симпликатной зоны гинецея.

Calandrinia compressa

Цветки 5-8 мм в диаметре, структурно отличаются от цветков *C. grandiflora* наличием короткой трубки чашечки, пропорциями частей, числом тычинок. Последних 8-II, из них 6-8 принадлежат внутреннему кругу. В расположении тычинок обоих кругов относительно диаграммы цветка закономерностей нет. Гинецей в общих чертах устроен как у *C. grandiflora*, но симпликатная часть завязи и зона апикальных перегородок развиты сильнее (см. табл. I). Пергородки в завязи не лизируются.

В цветоножке проходит 4-5 пучков. От проводящего цилиндра цветоложа почти одновременно отходит 7-8 проводящих тяжей, оставляющих быстрозамыкающиеся лакуны. Медианные тяжи отходят несколько ниже остальных. Из них задних непосредственно проходит в чашелистик, а от переднего перед тем отчленяется след чевёртого лепестка и тычинки. Тяжи, лежащие на радиусах лепестков - ствольные, распадающиеся на след лепестка и 1-3 следа тычинок. Оставшиеся 1-2 тяжа - тычиночные следы или стволы. Их положение не зафиксировано. Проводящая система чашелистиков и лепестков формируется из подошедших к ним пучков по типу *C. grandiflora*.

В основании завязи формируется трёхлучевой сплошной проводящий тяж с тремя периферическими группами трахеальных элементов. От его лучей отходят пучки к семязпочкам синасцидиатной зоны завязи, при переходе в её симпликатную часть он распадается на 3 пучка паритальных плацент. Дорзальные жилки ответвляются от лучей радиально-симметричной группы пучков, возникающей до образования сплошного трёхлопастного тяжа, не оставляя лакун.

Lewisia nevadensis

Цветки 2-3 см в диаметре. Они отличаются от цветков *C. grandiflora* большим числом лепестков (7-12), из которых лишь три (боковые и медианные) занимают фиксированные и типичное положение.

Тычинок 13-18, из них 10-13 относятся к внутреннему, а 1-7 к внешнему кругу, не занимая в диаграмме определённого положения. Плодолистиков 6-7, без определённого места в диаграмме. Принципиальный план строения гинецея тот же, что у *C. grandiflora*, но доля фертильной синасцидиатной части завязи в два раза меньше, тогда как доля стерильной симпликатной части примерно в десять раз больше (см. табл. I). Перегородки лизируются, причём в верхнем стерильном отрезке иногда включая и их дистальные части.

В цветоножке проходит 8-12 пучков, число которых к основанию цветоложа почти удваивается. Пучки, непосредственно проходящие к чашелистикам, и стволы, давшие начало таким пучкам, отходят от центрального цилиндра цветоложа незначительно ниже остальных. План проводящей системы чашелистики примерно соответствует таковому у *C. grandiflora*, но к чашелистику может подходить 2-5 пучков (часть пучков чашелистика в нижней части не причленяются к проводящей системе цветоложа), которые редко самостоятельны, а чаще возникает в результате расщепления чашелистика-лепестково-тычиночных стволов.

Следы лепестков также лишь очень редко имеют собственные лакуны, возникают, как правило, в результате ветвления чашелистико-лепестковых, чашелистико-лепестково-тычиночных или лепестково-тычиночных стволов.

Следы тычинок исключительно редко отходят от проводящей системы цветоложа самостоятельно. В большинстве случаев они возникают за счёт расщепления комплексных стволов. Уровень стхождения от тычиночного следа, характер его образования и местоположения иннервируемой им тычинок никак не связаны и крайне вариателны.

Под гинецеем образуется кольцо проводящих тканей, от которого отходят дорзальные жилки. Выше формируется центральная группа и кольцо периферических пучков. От последнего в основном иннервируются семязпочки синасцидиатной завязи, а следы париетальных плацент образуются обеими группами пучков.

Lewisia columbiana

Цветки 1-1,5 см в диаметре. Их строение в основном соответствует таковому у *L. nevadensis*, но лепестков 6-9, а 6-8 тычинок размещаются одним кругом и слегка срастаются основаниями своих нитей. Плодолистиков 3 (иногда 2). Детали строения гинецея существенно отличаются этот вид от *L. nevadensis* (табл. I): доля симпликатного отрезка завязи больше, а зона апикальных перегородок охватывает примерно в 3 раза большую часть высот завязи. В типе развивается столько же семе-

зачатков, сколько и плодолистиков, прикрепляясь в самом основании симпликатной зоны, т.е. плацентация париетальна, но на плаценте располагается 1, очень редко 2 семезачатка, из-за чего симпликатную часть завязи целесообразно подразделять на фертильный и стерильный отрезки.

В основании цветоножки обычно проходит 6-7 пучков. Практически все пучки следов частей цветка образуют комплексные проводящие стволы, являются непосредственными разветвлениями вошедших в цветок пучков, иногда не образующими замыкающиеся лакуны. Правильности ветвления этих пучков не наблюдается.

От вошедших в цветок пучков и центру отходит 2-3 мелкие, одна из которых очень редко имеет двойные "корни", ограничивая замыкающуюся таким образом лакуну. От них к периферии отходят дорзальные жилки. В центральную колонку продолжается 3-5 пучков, которые после отхождения следов семезачатков ещё в синасцидиатной зоне оканчиваются слепо.

Montia perfoliata.

Цветки 5-6 мм в диаметре. Диаграмма цветка полностью соответствует типичной для семейства при обгапlostемонном андрэе. В отличие от описанных ранее видов, тычинки в основании срастаются с лепестками. Синасцидиатная часть завязи (см. табл. I) незначительна, а зона апикальных перегородок почти не выражена. Единственный семезачаток каждого плодолистика прикрепляется на границе синасцидиатной зоны с симпликатной.

В цветоножке проходит 4-5 пучков, в расположении которых нет постоянства. Но в основании цветоножки они, иногда ветвясь, дают начало отклоняющимся к периферии проводящим стволам, число, расположение и характер ветвления которых на нашем материале практически не показали изменчивости. При этом говорить о наличии лакун в проводящей системе цветка не возможно. Задний медианный ствол последовательно отчленяет одну из боковых жилок чашелистика, лепестково-тычиночный ствол, центральный и второй боковой пучки чашелистика. Ко второму заднему и обоим боковым лепесткам отходят лепестково-тычиночные стволы. Передний медиальный ствол распадается на боковой пучок чашелистика и пучок далее распадающийся на лепестково-тычиночный ствол, медианную и вторую латеральную жилку чашелистика. В центре цветка остаётся два латеральных и медианный пучок, продолжающийся как дорзальная жилка заднего плодолистика. Два оставшихся пучка дают начало двум дорзальным жилкам передних плодолистиков и следам трёх семезачатков.

Семейство Basellaceae

Поскольку существующие описания цветков базелловых (Payer, 1857; Eckardt, 1955; Sharma, 1961) содержат много неясных формулировок, для сравнительного анализа нами изучен цветок одного представителя этого чрезвычайно гомогенного семейства.

Basella alba

Цветки 3-5 мм в диаметре, сидят на очень коротких цветоножках. Их диаграмма совпадает с диаграммой цветка, при этом члены чашечки, венчика и андроея объединены короткой мясистой трубкой. Пестик их трёх плодolistиков. Полость завязи в основании трёхгнездная. Стенки, ограничивающие полость заднего плодolistика выше стенки между гнёздами диагональным плодolistиком. В вершине образованного ими угла к верхнему краю перегородок прикреплён единственный семезачаток. На этом уровне завязь двугнездная. В остальном строение гинеcea соответствует таковому у описанных портулаковых.

Мы не обнаружили описанного в литературе (Sharma, 1961) фиксированного числа пучков в цветоножке. Между ними возникает не описанный ранее кольцевой анастомоз, от которого, не оставляя лакун, отходят следы членов цветка. Почти одновременно ответвляются шесть стволовых пучков. Задний из них даёт начало трём пучкам чашелистика, ещё два латеральных пучка возникают за счёт ветвления двух задних диагональных стволов. Передний медианный ствол даёт начало средней жилке чашелистика, 2-5 боковых пучков которого слиты в основании в боковыми пучками переднего лепестка. Оставшиеся отводы функционируют как комплексные лепестково-тычиночные проводящие тяжи.

Выше кольцевого анастомоза шесть периферических пучков и центральный проводящий тяж. Из первых три соответствуют дорзальным жилкам, а последний - следу семезачатка.

Таким образом, особенности цветка однообразно построенного цветка базелловых (Eichler, 1878; Ulbrich, 1938; Eckardt, 1955; Sharma, 1961), либо укладываются в интервал изменчивости цветка портулаковых, либо могут рассматриваться как результат эволюционной специализации.

Глава 5. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ЦВЕТКА PORTULACACEAE.

В главе оцениваются существующие и высказываются собственные гипотезы о природе и тенденциях эволюции частей цветка портулаковых и его проводящей системы.

§ 1. Околоцветник

Околоцветник портулаковых следует считать двойным вне зависимости от происхождения его кругов (Carolin, 1967). Гомологичность чашелистиков в семействе прицветным листьям доказывается не только их сходством, но и данными по тератологии соцветий (Franz, 1908) и описанный нами васкулатурой чашечки.

В соответствии с наиболее распространёнными взглядами на происхождение лепестков (Eames, 1961; Тахтаджян, 1954, 1964) обычно признают стаминодиальную природу венчика портулаковых (Eckardt, 1964). Тогда следует признать, что предковый для семейства цветок был лишён докровок. Необоснованность такого предположения заставила Экардта (Eckardt, 1976) высказать гипотезу о гомологии венчика портулаковых простому околоцветнику, природу которого по Волгину (1990) определить невозможно. Центрипетальность развития венчика и центрифугальность развития андроея (Payer, 1857; Soetarto, Ball, 1969), по нашему мнению, подтверждает её, как и наличие трёх основных жилок лепестков, обнаруженная нами.

В цветках с числом лепестков большим пяти не наблюдается спиральности в их расположении, что не подтверждает их примитивности. Соответствие положения двух наружных и внутреннего лепестков типичному для диаграммы портулаковых, позволяет считать такие венчики вторичными, а стабилизацию типичной диаграммы околоцветника портулаковых очень ранним эволюционным событием.

§ 2. Андроец

Все типы андроея портулаковых обычно сводят к диплостемонному (Pax, Hoffmann, 1934; Sharma, 1954) или абгаплостемонному (Eichler, 1878; Milby, 1980), признавая ведущей тенденцией эволюции андроея в семействе умножение числа тычинок за счёт расщепления. Доказательством такой концепции могло бы служить только обнаружение следов первичной правильной организации в строении либо васкуляризации многотычинковых андроеев портулаковых. У всех изученных нами видов (кроме *Montia perfoliata* с абгаплостемонным андроеем) тычинки вне зависимости от их нефиксированного числа и числа кругов андроея располагаются по принципу наиболее плотной упаковки без какого-либо порядка и не повторяя передаваемого исходного положения немногих тычинок диплостемонного либо абгаплостемонного андроея.

Расположение тычинок в цветках изученных портулаковых хорошо согласуется с идеей первичного полиморфизма андроея центростемонных

(Волгин, 1990) с нефиксированным числом и положением членов, который теряется в эволюции при стабилизации числа и положения тычинок в высокоинтерпретированных цветках.

§ 3. Гинецей

Синкарпный гинецей портулаковых имеет синасцидиатную, симпликатную, апокарпную и факультативную гемисимпликатную зоны. Доля синасцидиатной зоны в сложении завязи падает в ряду видов *S. grandiflora*, *L. nevadensis*, *L. columbiana*, *S. compressa*, *M. perfoliata*.

По аналогии с *Caryophyllaceae* (Rohwedder, 1965, 1967, 1970) этот ряд можно трактовать эволюционно. В этом же ряду уменьшаются размеры цветка, число тычинок и семязачатков в завязи, что подтверждает принятую интерпретацию.

Наличие зоны апикальных перегородок отличает гинецей портулаковых от гинецея гвоздичных. При этом в парах видов *S. grandiflora*, *S. compressa*, *L. nevadensis* - *L. Columbiana*, наблюдается параллельная редукция синасцидиатной зоны и увеличение зоны апикальных перегородок. Это можно рассматривать как проявление обнаруженной и в других семействах эволюционной тенденции (Lepper, 1984). Но у *Montia perfoliata* зона апикальных перегородок очень короткая, что, по-видимому, связано со спецификой эволюционной ветви, к которой принадлежит этот вид.

Идеи о неплодолистиковой природе плацент портулаковых (Payer, 1857; Hagerup, 1936; Pankow, 1962; Moellono, 1970) не подтверждаются фактами. Исходно в гинецее портулаковых имелись и угловые и паристальные плаценты. Существование двух типов плацент в одном гинецее норма, а не исключение, что делает невозможным использование для анализа его строения классификации гинецеев А.Л. Тахтаджяна (1942).

§ 4. Васкулярная анатомия цветка

Только при наличии в проводящей системе цветоложа замыкающихся лакун часть её пучков можно определённо квалифицировать как осевые. Собственно редукция осевых пучков цветоложа и приводит к такому строению проводящей системы оси цветка, когда проходящие в ней пучки разветвляются на пучки следов аппендикулярных органов, не формируя сети.

Нами впервые обнаружены портулаковые с развитой системой осевых пучков цветоложа. Лучше всего она выражена у *S. grandiflora*, хорошо различима у *S. compressa* и *L. nevadensis*, лишь зачаточна у некоторых цветков *L. columbiana* и всегда отсутствует у *Montia perfoliata*.

В этом же ряду проявляется тенденция к конденсации проводящей системы цветка вдоль продольной его оси: уровни отхождения пучков к частям цветка разных кругов сближаются до полного совпадения. Кроме того, пучки следов аппеидулярных частей цветка, принадлежащих разным кругам, начинают сливаться в общие комплексные проводящие стволы. Такое же явление характерно и для филломов одного круга, а также для пучков следа одного филлома.

Проводящие системы венчика и андроеца более конденсированы друг с другом, чем с проводящей системой чашечки, а следы лепестков более специализированы, чем следы чашелистиков. Это подтверждает нашу гипотезу о возникновении двойного околоцветника портулаковых и свидетельствует об относительно позднем времени его возникновения.

Наличие стловых пучков андроеца обычно считают свидетельством вторичности его многотычинковости (Ronse Decrae, Smets, 1992). Но у *Calandrinia grandiflora*, *C. compressa*, *Lewisia nevadensis* иногда встечаются и одиночные тычиночные следы, а также "чистые" стловые тычиночные пучки. В расположении пучков проводящей системы многотычинковых андроецев не наблюдается ни постоянства, ни правильности. Поэтому наличие стловых пучков андроеца не свидетельствует о его происхождении от диплостимонного или об апгаллостимонного. Образование стловых пучков целесообразней связывать со слиянием отдельных следов тычинок при их большом числе и ограниченности объема тканей, где происходит их дифференциация. Приведенный в начале параграфа ряд видов по степени редукции осевых пучков цветоложа и возрастания конденсации проводящей системы совпадает и с рядом уменьшения и стабилизации числа тычинок в цветке, который необходимо интерпретировать как эволюционный.

Проводящая система гинецея портулаковых отличается от классической схемы. Плодолистики имеют дорзальные жилки, ответвления которых образуют проводящую систему стенки завязи, но вентральные жилки отсутствуют. Проводящую систему центральной колонки составляет комплекс в разной степени слитья пучков, возникших из вентральных жилок и пучков цветоложа. Таким образом, васкулярная анатомия полностью подтверждает высказанные выше сравнительно-морфологические гипотезы.

Глава 6. РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПОРТУЛАКОВЫХ ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ЦВЕТКА

§ I. Семейство Basellaceae

Цветки *Basella alba* несут черты специализации на основе общего

с портулаковыми плана строения: наличие цветочной трубки, похожие на лепестки чашелистики, единственной семизачаток. Ещё Экардт (Eckardt 1955) доказал угловую природу плаценты в семействе. Отличия от цветков базелловых не противоречат близости семейства к портулаковым, а специфические особенности диаграммы цветка и его васкуляризации подтверждают их близкое родство.

§ 2. Семейство Didiereaceae

Цветки представителей этого семейства исследованы Рау и Шолхем (Rauh, Scholch, 1965). Приведённые этими авторами факты показывают глубокое сходство диаграммы, общей организации и васкуляризации цветка у *Didiereaceae* и *Portulacaceae*. Тетрамерность венчика объясняется результатом редукции. Гинецей построен по тому же, что и у

типу.

§ 3. Семейство Caryophyllaceae

Несмотря на большое разнообразие цветков гвоздичных (Biehler, 1878; Raх, Hoffmann, 1934) и отличие их диаграмм от диаграмм цветков портулаковых, их тонкое строение и васкулярная анатомия (Rohwedder 1965, 1967, 1970 и др.) показывают на общность морфологической природы и тенденций специализации цветков гвоздичных и портулаковых (Волгин, 1990). Специфическое строение гинецея и лизис перегородок свидетельствует о непосредственных родственных связях этих семейств.

По тому же, что и у гвоздичных плану построен и цветок *Stegnospermataceae* (Suvarta, Narajan, 1981). Ультраструктурные полилогические (Bortenschlager, 1939; Skvarla, Nowicke, 1976) и анатомические (Behnka, 1976; Bedel, 1980) подтверждают близость *Stegnospermataceae* и *Caryophyllaceae*.

Таким образом, наше исследование подтверждает гипотезу Волгина (1990) об объединении *Portulacaceae*, *Basellaceae*, *Didiereaceae*, *Caryophyllaceae*, *Stegnospermataceae* в особый подпорядок *Caryophyllineae* порядка *Caryophyllales*.

ВЫВОДЫ

I. Двойной околоцветник портулаковых сформировался в результате включения в состав цветка, имевшего простой околоцветник, прицветных листьев. Последним гомологична чашечка, а исходному простому околоцветнику - венчик

2. Исходным для портулаковых следует считать многотычинковый андроцей с нефиксированным числом членов и положением тычинок. Гипотеза о вторичном увеличении числа тычинок и происхождении многотычинковых андроцеев от малотычинковых с фиксированным числом и положением членов для портулаковых не подтверждается фактами. Основная тенденция эволюции андроеца в семействе - олигомеризация, которая сопровождается фиксацией числа и стабилизацией положения тычинок в цветке.

3. Гинецей портулаковых синкарпный, с исходно фертильными синасцидиатной и симпликатной, более или менее выраженной в основании рыльца гемисимпликатной и апокарпной зонами. Его отличительная от близких семейств особенность - наличие зоны апикальных перегородок и медианных ребер на адаксиальной поверхности у части представителей.

4. В эволюции гинецея портулаковых проявляются тенденции к прогрессивному сокращению синасцидиатной зоны (с угловыми плацентами), прогрессивному увеличению симпликатной зоны (с парietальными плацентами) и зоны апикальных перегородок. Олигомеризация числа семязачатков сопровождается сохранением парietальных, а возможно, и угловых плацент.

5. Эволюция проводящей системы цветка портулаковых связана с прогрессивной редукцией осевых проводящих пучков цветоложа, конденсацией за счёт сближения уровней отхождения и слияния следов членов разных кругов, а в меньшей степени - за счёт слияния проводящих пучков членов одного круга или редукцией части пучка следа одного органа. Для проводящей системы плодolistиков характерно исчезновение типичных вентральных жилок.

6. Сравнительный анализ морфологии и васкулярной анатомии цветка *Portulacaceae* и других *Caryophyllales* свидетельствует о более тесном родстве этого семейства с *Caryophyllaceae*, *Basellaceae*, *Didiereaceae*, *Stegnospermataceae* и подтверждает справедливость их объединения в особый подпорядок *Caryophyllineae*.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Волгин С.А., Аль-Талеб М. Морфология и васкулярная анатомия цветка *Calandrinia grandiflora* Lindl., *Calandrinia compressa* Schrad., *Portulacaceae* - Львов, 1993. - 25 с. - Деп. в УкрИНТОИ, 08.10.93 г., № 1954 - Укр93.
2. Волгин С.А., Аль-Талеб М. Сравнительная морфология цветка и родственные связи *Basella alba* Lindl. (*Basellaceae*). - "Бюл. Моск. об-ва испытат. природы". Отд. биологич. - 1994 (з. печ.).

457502

АВ 30.080

АВ 30.080

Подписано к печати 20.04.94. Формат 60x84/16. Бум. тип. № I.
Печ. офсет. Усл. печ. л. I, I. Усл. кр.-от. I, I. Уч.-изд. л. I.
Тираж 100. Зак. IIО.
Машинно-офсетная лаборатория Львовского государственного
университета, 290602, Львов, ул. Университетская, I.

454502