УДК 575.8:582.671.1

О НЕКОТОРЫХ МОДУСАХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОНТО-, ОРГАНО- И ГИСТОГЕНЕЗА В СОМАТИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE*

Р.П. Барыкина

Семейство лютиковых представляет собой таксон, в котором воспроизведены почти все известные основные направления соматической эволюции преимущественно травянистых покрытосеменных. Оно прошло длительный эволюционный путь и широко иррадиировало в разных направлениях. Важнейшим фактором, определившим структурное многообразие лютиковых, их высокие эволюционные возможности, следует считать олигоксильность семейства. Присущая травянистым формам пластичность, онтогенетическая изменчивость вегетативных органов, дающая богатый материал для отбора, а также интенсивная адаптивная специализация обусловили широкое распространение лютиковых в зонах умеренного климата и освоение ими разных экотопов, включая водные.

Анализ накопленного нами большого материала по структурным изменениям, происходящим в онтогенезе у 145 видов из 32 родов семейства, позволяет в известной мере судить об общих тенденциях, механизмах и модусах эволюционных преобразований с позиций теории "филэмбриогенеза" (Северцов, 1939; Тахтаджян, 1964), имевших место в процессе морфологической дифференциации лютиковых.

Как в редукционном морфогенетическом ряду кустарниковая лиана → полукустарник → травянистый поликарпик (род *Clematis*), так и при становлении основных типов жизненных форм трав доминирующим модусом трансформации онтогенеза выступает акцелерация. Она сопровождается миниатюризацией растений, некоторым упрощением структуры надземного побега (выпадение розеточной фазы у ломоносов), постепенным увеличением размера отмирающих и возобновляющихся его частей, тенденцией к более быстрой смене побеговых и корневых систем, сокращением длительности жизни монокарпических побегов возрастающих порядков (возникновение ди- и моноциклических побегов из полициклических), геофитизацией растений (перемещение зоны возобновления в почву) и ее усилением. Фиксация этих процессов на разных стадиях онтогенеза определила формирование в пределах семейства широкого спектра биоформ. Ускоренное отмирание старых проксимальных участков корневищ, формирование столонов, сокращение периода функционирования многолетних клубней до двух лет, их быстрое обновление могли привести к появлению вегетативных малолетников (столонные, столонно-клубневые и клубневые виды родов *Aconitum, Delphinium, Ranunculus* и др.).

Происхождение однолетников — типичный пример прогенезиса (Gould, 1977); ювенильная морфология при этом выступает как следствие ускорения развития. Однолетники в семействе лютиковых не представляют собой единой структурно-экологической группы и возникали независимыми путями в его разных эволюционных ветвях. Становление их осуществлялось по принципу максимальной экономии, на основе существующего уровня организации у исходных многолетних растений. В пределах конкретного рода исходными формами для однолетников могли быть, судя по особенностям онтогенетических преобразований в макро- и микроструктурной организации растения, наличию ди-, тетра- и гексаплоидов, как непосредственно анцестральные травянистые многолетники — род *Aconitum, Adonis* (Серебрякова, Полынцева, 1974; Барыкина и др., 1977а; Серебрякова, 1977), так и эволюционно подвинутые вегетативные малолетники — род *Ranunculus* (Барыкина, 1992).

Трансформация многолетних форм в однолетние сопровождалась ускорением формирования и развертывания боковых почек, уменьшением их емкости, образованием силлептических побегов, сокращением срока и интенсивности работы васкулярного камбия и в стебле и корне (за исключением стержнекорневых растений), ослаблением меристематической активности перицикла, проявляющимся, в частности, в утрате способности к образованию феллогена, перенесением функции запасания от корня к фотофильному побегу и др.

Ведущим модусом преобразования онто- и морфогенеза при становлении княжиков (*Atragene*) и некоторых высокогорных ломоносов (типа *Clematis tangutica* (Maxim.) Korsh.) была, как показали обстоятельные исследования Н.В. Чубатовой (1991а, 1991б), ретардация — растяжение малого жизненного цикла побегов первого и последующего порядков, увеличение продолжительности розеточной фазы морфогенеза главного побега до нескольких лет. Результатом ее стали дифференциация побегов на два специализированных типа (вегетативные и генеративные), формирование у княжиков многолетней системы генеративных побегов, гомологич-

ной однолетней системе побегов в соцветиях ломоносов, и усиление интенсивности кущения в связи с адаптацией к короткому вегетационному сезону, низким температурам и резким суточным их колебаниям. Такие структурные преобразования позволяют накопить в зоне кущения большой запас жизнеспособных почек, обеспечить цветение и плодоношение в наиболее благоприятное время года. Ретардация способствовала продвижению княжиков далеко на север, а ломоносов — высоко в горы.

В структурной адаптации лютиковых значительную роль играли многочисленные пролонгации (типа надстроек, анаболии), которые обусловили выработку разных жизненных стратегий растений, способствующих их успеху в борьбе за существование. Так, развитие на определенных этапах онтогенеза длинных гипогеогенных корневищ на основе эпигеогенных, а также разветвленных столонов, корневых отпрысков, укореняющихся плагиотропных побегов, приводящих к формированию обширных клонов, образование вегетативных диаспор типа выводковых почек (клубневидные пазушные почки на корневище *Anemone flaccida* Fr. Schmidt, почко-корневые клубни в аксиллярном комплексе розеточных и стеблевых листьев фотофильного монокарпического побега *Ficaria verna* Huds.) существенно изменяют форму и стратегию поведения растений в различных условиях обитания (от вегетативно неподвижных к вегетативно подвижным), усиливают интенсивность вегетативного размножения как важнейшего резерва существования вида (Хохряков, 1975; Левина, 1981).

К числу надстроек у лиан можно отнести приобретение черешком в качестве приспособления к лазанию нутационной способности и последующее распространение ее на рахис сложного листа при одновременной редукции верхних листочков, что завершилось возникновением усиков (*Clematis fusca* Turcz.). Другим примером может служить присущий большинству видов лютиковых переход от аллоризии через аллогоморизию к вторичной гоморизии, создавший возможность регулярного интенсивного обновления корневой системы (Воронин, 1964). Базальная пролонгация в органогенезе семядолей привела к формированию семядольной трубки (виды *Aconitum, Delphinium* и др.).

Среди модусов морфологической эволюции лютиковых определенное место занимает неотения. Результатом частной неотении (по классификации И.Т. Васильченко, 1965), согласно Н.В. Чубатовой (1991а), можно считать образование прямостоячих форм в роде *Clematis*. За исходную жизненную форму принимается аэроксильный лианоидный кустарник. На ранней стадии онтогенеза как у лиан, так и у прямостоячих растений побег ортотропный с некоторыми чертами лианоидности в его верхней части у первых. При возникновении прямостоячих жизненных форм исходная лианоидность побега была утрачена на ранней стадии его морфогенеза, когда он еще не приобрел способности к лазанию, что, видимо, связано с приспособлением к жизни на открытых пространствах в крайне суровых ксеротермических условиях (степи, полупустыни) и на верхней границе высотного распространения. Таким образом, прямостоячие побеги у родственных видов можно рассматривать как результат структурных перестроек в малом жизненном цикле, сопровождающихся растягиванием ортотропной зоны и выпадением конечной лианоидной. Примечательно, что прямостоячими формами роста представлены, в частности, виды, обладающие обычно цельными листьями, которые, возможно, представляют собой крайние члены в ряду неотенического упрощения. Продуктом неотенического преобразования И.Т. Васильченко (1982) считает простые цельные листья и у видов *Ranunculus*, удерживающие во взрослом состоянии инфантильную ранневозрастную форму листа; в качестве древнейшего типа листа в роде автором принимаются листья раздельные или рассеченные. Эту концепцию поддерживает и японский ботаник М. Тамура (Tamura, 1967).

Характерные для подавляющего большинства исследованных однолетников трехлакунные трехпучковые узлы в зоне образования всех листьев срединной формации независимо от ярусного положения их на побеге, видимо, следует трактовать как результат фиксации трехлакунной нодальной структуры, свойственной многолетнему предку в ювенильной фазе его развития. Во взрослом состоянии последний обладал пяти-, многолакунными узлами. Подобные неотенические преобразования нодальной анатомии в процессе становления однолетних видов люпина были описаны М.А. Гуленковой (1981).

Ряд важных структурных изменений связан с терминальными аббревиациями в органогенезе, имеющими место, например, при развитии сегментированных и петиолярных с единственным центральным проводящим пучков цилиндрических подводных листьев у гомо- и гетерофилльных водных лютиков, представляющих собой видоизмененную "юношескую" стадию органогенеза. В первом случае (*Ranunculus circinatus* Sibth.) редукция структурных элементов листа обусловлена задержкой развития пластинок на стадии колонки с последующим ветвлением по способу три-, ди- и пентаномии без образования или при крайне слабой деятельности маргинальной меристемы, во втором (*R. polyphyllus* Waldst. et Kit.) — недоразвитием самих пластинок (Барыкина, 1988).

Терминальная аббревиация, определившая преждевременное завершение роста придаточного корня в

результате быстрого прекращения деятельности верхушечной меристемы, привела к формированию в процессе гемморизогенеза (по терминологии Т.Б. Батыгиной, 1991) новой интегрированной структуры с гипертрофированной функцией запасания — почко-корневого клубня (*Ficaria verna*).

Развивающаяся при прорастании зародыша у ряда геофитов (*Anemone bucharica* (Regel) Fin. et Gagnep., *A. caucasica* Willd. ex Rupr.) семядольная трубка, наделенная нетрадиционными для листового органа функциями: закрепление растения в субстрате, обеспечение его водой и минеральными веществами, извлечение семядольных пластинок из покровов семени и перикарпия — яркий пример резкого изменения начальной стадии дифференциации семядолей (архаллаксис, по А.Н. Северцову); уклонение в органогенезе затронуло оновременно с морфогенезом и гистогенез органа (Барыкина, Потапова, 1994; Барыкина, 1995). На поверхности нижней, положительно геотропичной части семядольной трубки дифференцируются клетки эпидермы, образующие, подобно эпиблеме корня, всасывающие волоски. Стенки плотносомкнутых клеток субэпидермального слоя, как и экзодермы некоторых корней, несут утолщения, подобные пояскам Каспари. В основной паренхиме трубки находятся два проводящих пучка, каждый из которых представляет своеобразную монархную стелу с одним тяжем экзархной первичной ксилемы и двумя радиальными тяжами флоэмы; проводящие ткани отграничены от паренхимы однослойной эндодермой в первой стадии дифференциации, регулирующей перемещение растворов в радиальном направлении, и прилегающим к ней изнутри слоем мелких клеток, подобных перициклу.

Изогнутая верхняя часть трубки обладает отрицательным геотропизмом и в структурном отношении аналогична гипокотилю: в ней осуществляется постепенный переход от стелы корневого строения к листовому коллатеральному типу проводящих пучков с эндархной первичной ксилемой. Хорошо развитая паренхима трубки служит местом временного отложения питательных веществ, поглощенных из эндосперма.

К числу ранних девиаций можно отнести, вероятно, и возникновение у видов *Anemone* (*A. caucasica, A. flaccida*), *Eranthis, Ficaria, Thalictrum (Th. sultanabadense* Stapf.) и др. псевдомонокотилии зародыша путем либо недоразвития одного из двух семядольных зачатков, либо не исключено и сингении, признаки которой выражены, например, в семядолях проростков у некоторых видов аконитов и дельфиниумов.

Проявление лианоидности верхними метамерами побега у видов *Aconitum,* удаленных от исходных близкородственных форм, имеющих прямостоячие побеги, может рассматриваться как иллюстрация терминальной девиации, повлекшей изменение элементарных метамеров на более поздних этапах онто- и морфогенеза. Так, у *A. villosum* Rchb. и *A. sczukinii* Turcz. лианоидность обнаруживается только в самой верхней части вегетативного побега или исключительно в области соцветия (Барыкина и др., 1977б; Барыкина, Гуленкова, 1983).

Базальная девиация в сочетании с базальной аббревиацией в малом жизненном цикле имела место в эволюции многолетних видов рода *Adonis.* При освоении суровых и засушливых мест обитания важное адаптивное значение приобрело ускорение темпов развития побега при уменьшении слагающих его метамеров в укороченной базальной части и одновременной трансформации зеленых розеточных листьев в почечные чешуи. Модусы таких превращений, приведших к появлению удлиненных побегов с укороченным основанием, показаны Т.И. Серебряковой (1977) на примере представителей сибирско-среднеазиатского ряда *Appeninae* Bobr. и евразиатского ряда *Vernales* Bobr.

В роде *Aconitum* преобразование полурозеточных полициклических побегов в безрозеточные моноциклические, связанное со значительным ускорением малого цикла и, видимо, растяжением почти всех междоузлий исходной розетки (Серебрякова, 1977), обусловлено формированием в основании почки возобновления собственного клубневидно утолщенного запасающего корня (базальная девиация). Моноциклические розеточные побеги некоторых клубненосных аконитов секций *Aconitum* и *Anthora* DC. возникли на основе уже существующей моноцикличности в результате медиальной аббревиации в малом цикле, сокращения числа вегетативных метамеров, которая обеспечила их более раннее зацветание.

Ускорение в малом цикле отдельных побегов может совмещаться с терминальной аббревиацией в гистогенезе их вторичных проводящих тканей. Так, при развитии жизненной формы подушки у *Paraquilegia grandiflora* (Fisch.) Drumm. et Hutch., произрастающей в открытых сообществах скальных и каменисто-россыпных комплексов альпийского и субальпийского поясов, немаловажное значение имели особенности микроструктуры вегетативных органов, закономерности ее преобразования в ходе их органогенеза, в том числе сохранение в зрелой вторичной ксилеме инфантильных черт ранних стадий ее дифференциации (Барыкина и др., 1991).

Установлено, что формирование общей слегка выпуклой поверхности подушки достигается, с одной стороны, синхронным развитием и ветвлением одновозрастных побегов, для которых характерна резкая редукция роста, а с другой — их контрактильностью и своеобразием анатомического строения, возникающего в ходе вторичного утолще-

ния центрального цилиндра. Стебли *P. grandiflora* имеют хорошо развитую крупноклеточную сердцевину, кольцо открытых проводящих пучков, разделенных широкими сердцевинными лучами. Камбий откладывает преимущественно вторичную флоэму, в которой преобладает паренхима. Вторичная ксилема также сильно паренхиматизирована, без механических элементов. Сосуды в основном спиральные, реже лестничные, оболочки клеток лучевой и осевой паренхимы остаются целлюлозными. Закрепление в качестве дефинитивных инфантильных черт организации в зрелой вторичной ксилеме (относительно слабая лигнификация оболочек трахеальных элементов, среди которых преобладает спиральный тип утолщения боковых стенок, отсутствие ксилемных волокон) имеет важное биологическое значение; наряду с сильной паренхиматизацией скелетных осей это обусловливает их контрактивность, активное погружение в субстрат и уплотнение подушки.

Приведенные примеры отражают далеко не весь спектр возможных модусов морфологических преобразований в семействе лютиковых, однако и они достаточно хорошо иллюстрируют широкую гамму способов структурной трансформации онто- и органогенеза, направленных на повышение адаптивных свойств организма, имевших место в соматической эволюции этого древнего семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р.П. Особенности структуры и развития водных лютиковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 134—144.

Барыкина Р.П. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетников семейства лютиковых // Там же. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 68—80.

Барыкина Р.П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Дис... докт. биол. наук в виде научн. доклада. М., 1995. 46 с.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977а. Т. 82. Вып. 3. С. 114—119.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Там же. 1977б. Т. 82. Вып. 1. С. 132—148.

Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Там же. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 114—124.

Барыкина Р.П., Потапова Н.Ф. Биоморфологический анализ видов рода *Anemone* L. флоры бывшего СССР в ходе онтогенеза // Там же. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 124—136.

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В., Алгадаева Г.О. Структурная адаптация подушковидных растений к условиям высокогорья на примере *Paraquilegia grandiflora (Ranunculaceae)* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1991. № 1. С. 47—54.

Батыгина Т.Б. О репродуктивных стратегиях цветковых растений // Общебиологические аспекты филогении растений. Материалы 8-го Моск. совещания по филогении растений. М., 1991. С. 12—14.

Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Учен. записки Калужск. гос. пед. ин-та им. К.Э. Циолковского, вып. 13. Калуга, 1964. С. 3—179.

Васильченко И.Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л., 1965.

Васильченко И.Т. О некоторых аспектах эволюции рода *Ranunculus* L. // Филогения высших растений. Материалы 6-го Моск. совещания по филогении, посвященного 100-летию со дня рожд. К.И. Мейера, декабрь 1981. М., 1982. С. 22—25.

Гуленкова М.А. Структура узла у некоторых видов рода *Lupinus* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Т. 56. М., 1981. С. 104—111.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М., 1939.

Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* // Там же. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 112—128.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964.

Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975.

Чубатова Н.В. Онтогенез и морфологическая эволюция ломоносов флоры СССР // Дис... канд. биол. наук. М., 1991а.

Чубатова Н.В. Модусы структурных преобразований в эволюции рода *Clematis* L. s.l. (*Ranunculaceae*) // Филогения и систематика растений. Материалы 8-го Моск. совещания по филогении растений. М., 1991б. С. 130—132.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. 7. // Sci. Rep. Osaka Univ. 1967. Vol. 16, № 2. P. 21—43.

Биологический ф-т МГУ,
кафедра высших растений
119899, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию
29.06.97

ON SOME TRANSFORMATION MODA OF ONTOGENESIS, ORGANOGENESIS AND HISTOGENESIS IN SOMATIC EVOLUTION OF THE FAMILY *RANUNCULACEAE*

R.P. Barykina

Summary

A lot of material on ontogeny, organogenesis and histogenesis was analyzed and several paths and moda of structural transformations of great importance for the somatic evolution of the family *Ranunculaceae* were revealed on that ground. Acceleration was found to be the dominating modus of ontogeny transformation for the formation of the basic types of life forms. Acceleration of the development is often accompanied by numerous prolongations (terminal, medial, basal). Neoteny also occupies the certain position in morphological differentiation of the family. A number of important transformations are conditional upon terminal (rarely — basal) abbreviations as well as early deviations in organogenesis and histogeny.