

- Архангельский Д. Б. 1985. Что такое естественная система современных цветковых растений?//В Всесоюз. палинол. конф. М. Курбатский В. И. 1988. К происхождению однодольных//Деп., Р Ж. № 7. Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М. Тахтаджян Армен. 1987 Система магнолиофитов. Л. Тихомиров В. Н. 1985. О системе цветковых растений//Биол. науки. № 1. Шаталкин А. И. 1988. Биологическая систематика. М. Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Colombia University Press. N. Y Current concepts in plant taxonomy. 1984. Systematics association by Academic press. London. Dahlgren R. 1980. A revised system of classification of the angiosperms//Bot. J. Linn. Soc. Vol. 80. Henning W 1950. Grundzuge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin. Henning W 1975. Cladistic analysis or cladistic classification: A reply to Ernst Mayr//Syst. Zool. Vol. 24. Holmes S. 1983. Outline of plant classification. London, N. Y. Hutchinson J. 1926. The families of flowering plants. Vol. 1. London. Lam H. J. 1950. Stachyosporry and Phyllosporry as factors in the natural system of the Cormophyta//Svensk Bot. Tidsk. Vol. 44, N 3. Mayr E. 1985. Darwin and the definition of phylogeny//Syst. Zool. Vol. 34. Radford A. E. 1986. Fundamentals of plant systematics. N. Y. Sokal R., Sneath P. H. A. 1963. Principles numerical taxonomy. San Francisco. Thorne R. F 1983. Proposed new realignments in the angiosperms//Nord J. Bot. Vol. 3.

Поступила в редакцию  
28.02.89

## THE SYSTEM OF THE DICOTYLEDONS BASED ON THE DIVERGENCE LAW

*A. P. Khokhrjakov*

### Summary

The new system of the dicotyledons based on the divergence law is adduced. Eight subclasses are proposed, each of them being divided into four supraorders containing four orders each. Every order contains from 1 to 8 families.

*БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1990. Т 95, ВЫП. 5*

УДК 581.4 582.5

## МЕТАМОРФОЗ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

*Р. П. Барыкина, М. А. Гуленкова*

Исполняется 200 лет со времени опубликования работы J. W. Goethe (1790) «Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären», в которой он изложил учение о метаморфозе, положив начало развитию морфологии растений как самостоятельной науки. Термин «метаморфоз» предложен К. Linnaeus (1755 — цит по Potonié, 1912) для объяснения природы цветка и его элементов. Во второй половине XVIII в. идея метаморфоза органов нашла отражение и в работах С. F. Wolff (1764—1950); он ввел понятие о точке роста побега и исследовал заложение листьев, частей цветка. Однако высказанные автором положения не были достойным образом оценены современниками. Основоположником теории метаморфоза по праву считается J. W. Goethe. Он развивал представление о последовательном превращении листовидного органа («филлома», по терминологии С. Nägeli, 1884) в пределах растения под влиянием изменения питания, функций, условий жизни. «Образует ли растение побеги, цветет ли оно, или приносит плоды — все это, однако, те же самые органы, которые в многообраз-

ных условиях и часто меняющихся формах исполняют предписание природы» (§ 115). «Скрытое родство различных наружных частей растений, как листьев, чашечки, венчика, тычинок, развивающихся друг за другом ... и тот процесс, посредством которого один и тот же орган оказывается многообразно измененным, назвали метаморфозом растений» (§ 4) Метаморфоз Goethe трактовал в онтогенетическом плане, не претендуя «на раскрытие первых шагов природы» (§ 84).

В работах нашего времени метаморфозы рассматриваются нередко также в онтогенетическом аспекте или в онтогенетическом и филогенетическом одновременно (Серебряков, 1952; Troll, 1973; Серебрякова, 1974, 1984; и др.). Насколько правомерен такой подход к оценке метаморфоза? Этот вопрос был освещен в обстоятельных статьях М. М. Лодкиной (1983) и Т. И. Серебряковой (1984). Представление о метаморфозе как категории онтогенетической обусловлено тем, что он реализуется в ходе индивидуального развития организма и при этом нередко выступает в качестве этапа органогенеза (так называемая временная разнокачественность органа — Барыкина, Гуленкова, 1983, 1985). Все это определило понимание его как процесса, затрагивающего лишь конкретный онтогенез. Но такое представление о метаморфозе, по справедливому замечанию М. М. Лодкиной (1983), иллюзорно. Онтогенез, согласно Н. В. Тимофееву-Ресовскому с соавторами (1977), «является развитием, расшифровкой генетической информации, заложенной в гено tipe каждой особи, и с этой точки зрения должен рассматриваться как своеобразное развертывание информации, аккумулярованной в процессе филогенеза группы» (С. 180). Следовательно, независимо от масштаба, глубины, места и времени структурной и функциональной перестройки органа, системы органов или организма в целом любой метаморфоз — это результат изменений, совершающихся на генетическом уровне. Способность к образованию метаморфозированных органов наследуется в ряду поколений, и метаморфоз выступает в качестве категории исторической.

Каково же биологическое значение метаморфоза? Вслед за И. И. Шмальгаузенем (1982) мы склонны рассматривать его как одно из проявлений адаптивных свойств организма, определяющих выживание и преумножение особей в варьирующих условиях внешней среды. Длительная адаптивная специализация покрытосеменных выразилась в поразительном разнообразии метаморфозированных органов. Неисчерпаемость творчества природы сказалась здесь в полной мере. Наиболее многообразны изменения побега. В зависимости от степени и характера структурной перестройки можно выделить несколько вариантов метаморфоза побеговой системы.

1. Видоизменяется вся побеговая система растения, и настолько глубоко, что о происхождении органа удастся судить только на основе данных эмбриологии и результатов сравнительного морфологического анализа близких форм. Классический пример — рясковые, о морфологической природе фотосинтезирующих органов которых высказаны разные гипотезы. Одни ботаники (Schleiden, 1839; Hegelmaier, 1895) их вегетативное тело, именуемое по-разному (зеленая пластинка, листец, щиток, фитомер, фронд и т. д.) принимают за беслистный стебель, другие (Goebel, 1913, 1921) — за видоизмененный лист, третий (Engler, 1889; Arber, 1919) описывают его как комплексное образование, включающее лист и стебель — «листоветвь», по терминологии А. Engler, терминальная часть которой представлена разросшимся листом. В отечественной литературе этому вопросу уделено пристальное внимание С. И. Ростовцев (1905), разделяющий последнюю из

указанных точек зрения. На таких же позициях относительно плана строения тела рясковых стоит И. Е. Иванова (1973), развивая свое представление об эволюции структурной организации внутри данного семейства. Анализ приводимых С. И. Ростовцевым подробных описаний и иллюстраций процесса формирования и строения зародыша, а также особенностей прорастания семян у рясковых позволил нам сделать несколько иной вывод о морфологической природе их тела. В первую зеленую «пластинку», или первый фитомер, реализуется недифференцированная плюмула, точнее побеговый конус зародыша. Его основание относительно длительное время сохраняет эмбриональный характер и дает начало боковому «побегу», развитие которого заканчивается также на стадии меристематического бугорка (конуса). Это представление в известной мере подтверждается данными S. C. Maheshwari (1956) об отсутствии у рясок апикального роста; разрастание «пластинки» происходит за счет маргинальной меристемы. В эмбриональной зоне фитомера закладываются также придаточный корень или корни, репродуктивные органы и турiony. Таким образом, метаморфозу у рясковых подвергается побег на очень раннем этапе органогенеза.

2. В других случаях метаморфозируется также вся побеговая система растения, но степень и характер видоизменения отдельных побегов неодинаковы. Иллюстрацией к сказанному могут служить иглицевые и спаржевые. Им свойственна дифференциация побегов на удлиненные, ростовые с чешуевидными листьями и укороченные, листовидные брахибласты. Относительно происхождения и структурной организации последних, как и в случае с рясковыми, нет единого мнения. В долиннеевский период и во времена К. Линнея их принимали за листья. Эта точка зрения применительно к *Asparageae*, подкрепленная рядом аргументов, сохранялась до середины нашего столетия (Buscalioni, 1914; 1920—1921 — цит. по Arber, 1924; 1935; Stefanoff, 1932; Иванова, 1942). Однако начиная с XIX в. параллельно с перечисленными появились работы, в которых утверждается осевая природа рассматриваемых органов (Bravais L. et A., 1837; Wydler, 1845; Celakovsky, 1894; Reinke, 1898; Zweigelt, 1913; Goebel, 1932; Arber, 1935; Комар, 1962; Guttenberg, 1963; Таманян, 1975). Последнее представление получило наиболее широкое распространение. Генеративные филлокладии иглицевых, согласно M. J. Duval-Jouve (1877), Ph. van Thieghem (1884), A. Arber (1924), — продукт «срастания» осевой части соцветия с его разросшимся прицветником, стерильные же филлокладии — производные фертильных.

Предпринятое нами изучение фотосинтезирующих органов у спаржевых и иглицевых в процессе онтоморфогенеза на макро- и микроскопическом уровнях позволило предложить иное толкование их морфологической природы (Барыкина, Гуленкова, 1985, 1986). Было установлено, что в стерильный филлокладий преобразуется конус нарастания брахибласта. При наличии у видов *Ruscus* на удлиненном побеге терминального, всегда стерильного филлокладия в его формировании принимает участие наряду с видоизмененным конусом и стеблевая часть одного-двух ближайших к нему метамеров, на которых в свою очередь образуются боковые филлокладии. Стерильные филлокладии независимо от их положения в побеговой системе появляются на ранних этапах онтогенеза особи задолго до перехода ее в генеративное состояние, поэтому вряд ли могут быть признаны производными фертильных. Последние мы склонны рассматривать как результат сингении стерильного филлокладия с соцветием, которые

возникают из почек единого аксиллярного комплекса, закладывающегося по типу двойной извилины.

3. К третьему варианту следует отнести растения, у которых метаморфозируются лишь отдельные побеги. Так, параллельно с обычными невидоизмененными наземными побегами у *Paris quadrifolia* L. развиваются моноподиальные гипогеогенные корневища, обеспечивающие перенесение неблагоприятного периода, выполнение функции запасаения, возобновления и размножения растения, у видов *Crataegus* — колючки и т. д.

4. Наиболее распространен в растительном мире метаморфоз лишь части моноподиального побега. В процессе его органогенеза прослеживается поярусная смена групп метамеров, различающихся структурой и функцией. У многих травянистых многолетников ортотропной фотофильной и репродуктивной зонам предшествует или плагитропное корневище (виды *Anemone*, *Lathyrus*), или надземный стolon (виды *Fragaria*), или подземный стolon и клубень (*Trientalis europaea* L., *Solanum tuberosum* L.), или стolon и корневище (*Polygonum bistorta* L.), или стolon и луковица (*Scilla bifolia* L.), или луковица (виды *Lilium*) Возможно образование вслед за типичными фотосинтезирующими метамерами видоизмененных. У *Stellaria nemorum* L., например, во второй половине вегетационного сезона терминальная меристема вегетативного побега нередко возобновляет деятельность и формирует наземный стolon, который в дальнейшем, меняя направление роста и углубляясь в почву, преобразуется в малолетнее корневище.

5. Наконец, морфофункциональные перестройки могут затрагивать не только последовательно появляющиеся одноименные структуры, но и одни и те же метамеры побега и даже отдельные их элементы, на что обратил внимание еще К. Goebel (1908, 1932). Часто наблюдается превращение фотофильного побега в эпигеогенное корневище (Высоцкий, 1928; Du Rietz, 1931; И. Борисова, 1960; Серебряков, Серебрякова, 1965), запасающих семядолей зародыша в первые фотосинтезирующие органы проростка, срединных листьев в колючки (Барыкина, 1971) и т. д.

В двух первых из 5 названных вариантов, когда видоизменению подвергается вся побеговая система, метаморфоз глубокий и, как правило, выявляется на самых ранних фазах онто- и морфогенеза; картины рекапитуляции анцестральных форм наблюдаются крайне редко. При этом в одних случаях метаморфозы биологически полезны лишь до тех пор, пока сохраняются специфические условия жизни; при отсутствии последних растение погибает (например, виды рода *Lemna*) В других случаях структурные перестройки оказываются высокопотентными и обеспечивают жизнь растения в широком экологическом диапазоне. Так, согласно J. Vernatsky (1905) и Н. А. Ивановой (1942), исходная для *Asparagus* форма, генетически связанная с древними мезофильными представителями *Asparageae*, дала начало растениям, приспособленным к произрастанию в аридных условиях. В настоящее время виды спаржи распространены не только в районах засушливого, но и достаточно влажного климата (Морщихина, 1973; Иванова, 1982)

При метаморфозе отдельных побегов или их частей в зависимости от внешних и внутренних факторов возможно перераспределение соотношения между гомологичными структурами, что отражает повышенную лабильность организма. В онтогенезе в соответствии с условиями местообитания меняется, например, процентное соотношение между ортотропными и анизотропными (корневищными) побегами в

пределах парциального куста у *Bromus inermis* Leys. (М. Борисова, 1960), фертильными побегами, столонами и клубнями у *Solanum tuberosum*. Искусственное затенение наземного олиственного побега картофеля вызывает развитие пазушных почек в столоны и клубни; возможна трансформация в клубень даже верхушечной почки. Одна из причин таких изменений — отсутствие жесткой детерминированности в развитии органа. Нередки также случаи разворачивания зеленых листьев вместо колючек у дрока английского при благоприятном водоснабжении и повышенной влажности воздуха; образование листьев срединной формации вместо чешуйчатых при «преждевременном» разворачивании почек возобновления у многолетних травянистых растений после скашивания (Борисова-Гуленкова, 1959), при отрастании «ивановых» побегов у ели, дуба и т. д. Подобные перестройки, рассматриваемые обычно как возвращение к исходной форме, так называемый реметаморфоз, совершаются в процессе индивидуального развития особи и не оказывают влияния на изменение хода онтогенеза у последующего поколения в иных условиях.

Метаморфоз сопровождается сменой функций, присущих типичному побегу и корню, сокращением или увеличением их числа, компенсацией главной функции. Возникновение филлокладиев у видов спаржи коррелирует с редукцией листьев как фотосинтезирующих структур. При этом у некоторых из них с утратой функции ассимиляции лист приобрел наряду с защитной и функцию опоры при лазании; его основание преобразовалось в колючку

В процессе адаптивной эволюции возникали организмы с видоизмененными побегами, обладающими разной продолжительностью и интенсивностью верхушечного роста. Наряду с полиметамерными формировались побеги с ограниченным ростом, небольшим числом элементарных метамеров или даже полностью деметамеризированные. Пространственное и временное преобразование побега с ограниченным ростом характеризуется ранним «обрывом» развития, его преждевременным завершением, ускорением дифференциации. Это хорошо иллюстрируют колючки облепихи и боярышника, усики тыквенных и виноградовых, филлокладии спаржевых, иглицевых, рясковых и др. Морфогенетический анализ таких различных по структуре и функциям метаморфозов побегов показал, что в основе их организационных изменений лежит один и тот же механизм. Он проявляется в быстром прекращении деятельности верхушечной меристемы, в «перерождении» конуса нарастания. Специфика его дальнейших преобразований зависит от функциональной нагрузки видоизмененных структур, образа жизни растения, его систематического положения. Рост метаморфизованного органа осуществляется посредством маргинальной и интракалярной меристем. При этом возможны изменения в характере симметрии (с радиальной на билатеральную), частичная или полная деметамеризация побега.

Морфофункциональная дифференциация в побеговой системе, сопровождающаяся возникновением метаморфизованных органов, обычно приводит к усилению компенсаторных механизмов и степени интеграции. Возникающие перестройки в свою очередь служат основой дальнейшей специализации и интеграции на новом, более высоком уровне. Иллюстрацией к сказанному является преобразование в процессе эволюции у представителей тех же спаржевых аксиллярного комплекса и его производных. У одних видов спаржи (*Asparagus plumosus* Vak.) по сравнению с исходными произошло увеличение числа почек (до 10—15) в пределах узла, у других (*A. asparagoides* (L.)

Wight) — их сокращение (до 2—3), но при этом во всех случаях сохранялась индивидуальность формирующихся из них вегетативных и генеративных побегов (Барыкина, Гуленкова, 1985). Возникновение фертильных филлокладиев у иглицы и семелы — результат конгенитального срастания в пазушном комплексе стерильного филлокладия (или филлокладиев) с соцветием (или соцветиями) (Барыкина, Гуленкова, 1986)

Формирование на основе уже существующей метаморфизированной структуры новой можно легко обнаружить и у подземных органов. Наглядный пример — морфогенетические ряды в роде *Aconitum* (Барыкина и др., 1977). Так, короткокорневищные биоморфы борца (типа *A. decipiens* Worosch. et Anfalov) — производные короткостержневых — в лесных формациях, как равнинных, так и горных, в результате мощного клубневидного разрастания придаточных корней в базальной части каждого годичного фотопильного побега явились основой для форм, обладающих качественно новыми подземными органами сложной побегово-корневой природы, свойственными *A. nasutum* Fisch., *A. talassicum* M. Popov. От них при уменьшении размеров горизонтальной стеблевой части корневища возникли цепочковидные укороченные корневища с более обособленными клубнями, как, например, у *A. soongoricum* Stapf. Дальнейшая специализация клубневидно разросшихся корней в качестве основных запасующих органов растения, приуроченность их к почкам возобновления при одновременном укорочении соединяющих горизонтальных участков корневища привели к появлению клубнеобразующих форм с пучками многолетних клубней (*A. zerafshanicum* Steinb.) и далее замещающих двулетних (*A. villosum* Reichenb.) Данный эволюционный ряд прекрасно иллюстрирует усиление взаимозависимости между отдельными аналогичными органами в результате их метаморфоза и «перенос» функций с побега на корень.

Однако наряду с возрастающей интеграцией в системе вегетативных органов возможно развитие метаморфизированных структур, «нарушающих» пространственную целостность особи, но при этом обеспечивающих сохранность популяции. Специализированные диаспоры побегового происхождения, отделяясь от материнского организма, способны обеспечить не только размножение и расселение растения, но и омоложение вегетативного потомства, удлинение продолжительности большого жизненного цикла. Подобного рода «реинтеграция» организма — новый уровень преобразования в морфофункциональной организации растений, ведущих прикрепленный образ жизни. В качестве специализированного органа вегетативного размножения часто выступают пазушные луковички (*Dentaria bulbifera* L.) и клубни (*Solanum tuberosum*). Сходные диаспоры могут развиваться не только в системе вегетативных органов, но и в области соцветий (*Polygonum viviparum* L., *Poa bulbosa* L., виды *Allium* и др.). Компенсаторная роль этих образований, направленная на поддержание популяции и сохранение вида, особенно наглядно проявляется в условиях пониженного и тем более на какое-то время полностью подавленного семенного размножения. Усиление функции вегетативного размножения может достигаться формированием структур, состоящих из разных органов. Прекрасный пример — *Ficaria verna* Huds. Развивающиеся у чистяка весеннего пазушные образования имеют сложную морфологическую природу; большая часть их сформирована запасующим корнем, отходящим от основания почки. Местоположение такого почко-корневого клубня в побеговой системе растения, последовательность и время

развертывания каждой почки в аксиллярном комплексе обуславливают характер отрастающего побега (вегетативного либо цветоносного) или новой особи в случае обособления диаспоры.

Один и тот же тип видоизмененного органа обнаруживается у растений разных систематических групп, часто весьма различных по экологии, как это прекрасно проиллюстрировано М. В. Барановой (1981а, б) на примере луковичных. С другой стороны, у растений сходных местообитаний наблюдается широкий спектр структурных преобразований, благодаря чему достигается наиболее эффективное использование жизненного пространства. Отсюда становится очевидным, что к оценке метаморфизированных органов, в известной мере определяющих характер жизненной формы растения и повышающих его приспособительные свойства, необходимо подходить не только с позиции организменного и популяционного уровней, но и фитоценотического. Высокая видовая насыщенность растительного сообщества нередко сопряжена с разнообразием биоморф. Наличие специализированных вегетативных органов способствует усилению консолидации видов и повышению устойчивости фитоценоза. Следует подчеркнуть, что адаптивное значение каждого метаморфизированного органа проявляется в сочетании с другими морфофункциональными особенностями организма, в совокупности обеспечивающими его существование в конкретных условиях среды.

Подводя итог, считаем необходимым еще раз отметить, что всякий метаморфоз — результат перестройки генома и имеет адаптивную направленность. Характер структурных преобразований, будучи исторически обусловленным, проявляется через механизм индивидуального развития особи. Биологически полезные для растения видоизменения могут быть исходными для последующих эволюционных преобразований. Оценка биологической значимости метаморфизированных структур должна проводиться с учетом растения как целостной системы. Следует изжить бытующие (особенно в учебной практике) подходы к изучению метаморфоза органов вне связи с морфофункциональными свойствами всего организма. Метаморфизированные органы оказывают влияние на стратегию поведения особи и играют большую роль в поддержании нормального уровня жизнедеятельности популяции вида, находящегося в сложных взаимодействиях с другими компонентами фитоценоза.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова М. В. 1981а. О связи структуры лукович с экологическими условиями//Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. Баранова М. В. 1981б. Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (Liliaceae)//Бот. журн. Т. 66, № 10. Барыкина Р. П. 1971. Анатомическое исследование *Caragana frutex* (L.) С. Koch.//Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед. № 6. Барыкина Р. П. и др. 1977. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L.//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82, вып. 3. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. 1983. Элементарный метамер побега цветкового растения//Там же. Т. 88, вып. 4. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. 1985. Онторморфогенез, анатомия и природа листовидных органов *Asparagus sprengeri* (Asparagaceae)//Бот. журн. Т. 70, № 3. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. 1986. О природе ассимилирующих органов у иглицевых//Источники информации в филогенетич. систематике растений. М. Борисова И. В. 1960. Основные жизненные формы двудольных многолетних растений степных фитоценозов северного Казахстана//Бот. журн. Т. 45, № 1. Борисова М. А. 1960. Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области//Вопр. биологии растений. Учен. зап. каф. бот. МГПИ им. В. П. Потемкина. Т. 57, вып. 4. Борисова-Гуленкова М. А. 1959. Способы отрастания побегов после скашивания//Там же. Вып. 5. Вольф К. Ф. 1950. Теория зарождения (Theoria generationis, 1759). М. Высоккий Г. Н. 1928. О сим-

подиально-корневищных латочниках//Зап. Одес. о-ва естествоисп. Т. 44. Иванова Л. И. 1982. Семейство спаржевые (Asparagaceae)//Жизнь растений. Т. 6. М. Иванова И. Е. 1973. К систематике семейства Lemnaceae S. Gray//Бот. журн. Т. 58. № 10. Иванова Н. А. 1942. Ассимилирующие органы триб Asparageae и Rusceae//Там же. Т. 27, № 3. Комар Г. А. 1962. К вопросу о природе филлокладиев иглицы подлистной (*Ruscus hypophyllum* L.)//Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 7, вып. 5. Лодкина М. М. 1983. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза//Журн. общ. биол. Т. 44, № 2. Морщихина С. С. 1973. Семейство Asparagaceae Juss.//Тропич. и субтропич. растения в органическом мире. М. Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.; Л. Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 70, вып. 2. Серебрякова Т. И. 1974. Метаморфоз//БСЭ. Т. 16. М. Серебрякова Т. И. 1984. Метаморфоз у растений: онтогенетический и эволюционный аспекты//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89, вып. 5. Таманян К. Г. 1975. К анатомическому исследованию кладодиев некоторых представителей рода *Asparagus* L.//Биол. журн. Армении. Т. 28, № 5. Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. 1977. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М. Шмальгаузен И. И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М. Арбер А. 1919. The Vegetative Morphology of Pistia and the Lemnaceae//Proc. Roy. Soc. Bot. Vol. 91. Arber A. 1924. *Danae*, *Ruscus* and *Semele*: a morphological study//An. Bot. Vol. 38, N 152. Arber A. 1935. The «needles» of *Asparagus* with special reference to *A. sprengeri* Rgl.//Ibid. Vol. 49, N 191. Bernatsky J. 1905. Das *Ruscus-Phyllocladium* Bot. Jahrb. Bd 34, H. 2. Bravais L. et A. 1837. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences//An. Sci. Nat. Bot., Ser. 2. Vol. 7. Celakovsky L. J. 1894. Ueber die Kladdien der Asparageen//Bot. Jahrb. Bd 18, H. 1. Du Rietz G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. Uppsala Duval-Jouve M. J. 1877. Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L.//Bull. Soc. Bot. de France. Vol. 24. Engler A. 1889. Lemnaceae (Goebel K. 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig—Berlin. Goebel K. 1913. Organographie der Pflanzen. Teil I. Jena. Goebel K. 1921. Organographie der Lemnaceae//Flora. Bd 114, H. 2. Goebel K. 1932. Organographie der Pflanzen. Teil 3. Jena. Goethe J. W. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha. Guttenberg H., von. 1963. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin. Hegelmaier Fr. 1895. Systematische Uebersicht der Lemnaceen//Engler's Bot. Jahrb. Bd 21. Maheshwari S. C. 1956. The endosperm and embryo of *Lemna* and systematic position of the Lemnaceae//Phytomorphology. Vol. 6, N 1. Nägeli C. 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München—Leipzig. Potonié H. 1912. Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaontologie. Jena. Reinke J. 1898. Die Assimilationsorgane der Asparageen//Jahrb. Wiss. Bot. Bd 31, H. 1. Schleiden M. J. 1839. Prodromus monographiae Lemnacearum oder Conspectus generum atque specierum//Linnaea. Bd 13. Stefanoff B. 1932. Ueber das morphologische Wesen der Phyllokladien bei *Asparagus* L.//Bul. Soc. Bot. Bulgarie. Bd 5, N 63. Troll W. 1973. Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichendbiologischer Grundlage. Stuttgart. Van Thieghem Ph. 1884. Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danae*, *Ruscus* et *Semele*//Bull. Soc. Bot. de France. Vol. 31. Wolff C. F. 1764. Theorie von der Generation. Berlin. Wydler H. 1845. Morphologische Beiträge. Ueber die sogenannten Blätterbüschel von *Asparagus*//Flora. Bd 2. H. 30. Zweigelt F. 1913. Was sind die Phyllokladien der Asparageen?//Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd 63, N 6.

Поступила в редакцию  
13.02.90

## METAMORPHOSIS AND ITS ROLE IN THE PLANT LIFE

R. P. Barykina, M. A. Gulenkova

### Summary

Five types of the shoot system metamorphoses in the flowering plants are distinguished. In some cases formation of the altered organs is shown to arise from the earliest stages of onto- and morphogenesis independently of the external and internal factors. In other cases dealing with lack of strict determination in development of one or several structures «remetamorphosis» may occur as well as variations in correlation rates between homologous organs. So arised alterations in plant development may constitute a basis for the following transformation in the process of the adaptive evolution. The need for the system approach to the metamorphoses interpretation is ascertained.