

УДК 582.683.2

**В.И. Дорофеев****V. Dorofeyev****ТЕРАТЫ КРЕСТОЦВЕТНЫХ: ИХ МЕСТО В ЭВОЛЮЦИИ  
И СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА****THE TERATES OF CRUCIFERAE: AN IMPORTANCE OF THEIR IN THE EVOLUTION  
AND THE TAXONOMY OF THE FAMILY**

Тератология как метод познания системы и эволюции таксонов различных рангов развивалась и развивается не очень активно, хотя результатами данной научной отрасли некоторые ученые пользуются довольно охотно. Само явление тератологии, несомненно, имеет значительную ценность для систематики и филогении в различных таксономических группах. В 20 веке оно было высоко оценено крупнейшими ботаниками, в том числе и нашей страны (Козо-Полянский, 1925; Комаров, 1931; Тихомиров, 1958; Маевский, 1975).

Каждый организм и его части в потенции имеют гораздо более широкие генетические возможности развития, чем это обычно проявляется в их морфологии. Когда условия среды отличаются от обычных, проявление нормы развития так же изменяется. Норма реакции, или развития, обладает достаточной специфичностью, при этом организм упорно направляет свое развитие по такому пути, в завершении которого образуется характерная форма. Под условиями среды в данном случае следует понимать широчайший спектр действующих на организм агентов от климатических факторов до патогенных микроорганизмов.

При изучении морфогенеза нельзя пренебрегать случаями аномального роста и развития (Sinnott, 1960). Они часто позволяют решить особенно сложные проблемы, связанные с появлением или развитием того или иного признака. Поэтому вопрос об аномальном росте представляет большой интерес для исследователей процесса морфогенеза растений, поскольку изучение морфогенеза таких необычных образований позволяет установить процессы их развития на различных уровнях организации. Этими вопросами занимается особая отрасль тератологии, она изучает различные отклонения от нормы в развитии живого организма, чем издавна вызывает постоянный интерес ботаников (Козо-Полянский, 1945, 1965; Тиходеев, 2001; Goethe, 1790; Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869; Worsdell, 1915; Penzig, 1921; Heslop-Harrison, 1952).

Heslop-Harrison J. выделяет три типа аномальных проявлений развития целого организма или его частей: 1) отклонения в росте, имеющее наибольшее морфологическое значение; 2) аномальности развития, вызываемые нарушением гормональных систем или других формообразующих факторов, и 3) небольшие аномальности, обусловленные генетическими факторами или действием условий окружающей среды.

Исследования большого материала показали, что многие части растений, и в первую очередь такие основные, как листья, стебли, корни, цветки и другие

органы, изменяются, причем иногда очень сильно. Как утверждает E. W. Sinnott (1960), одни тератологические изменения могут служить примером упрощения организации, другие же могут быть прогрессивными. Я бы здесь несколько поправил первую часть утверждения Sinnott, сказав, что происходит не заурядное упрощение организации, а создаются условия для возвращения различных частей растения к исходным формам.

Не так постоянно, но достаточно часто различные виды *крестоцветных* с той или иной периодичностью «производят» тератные формы. Причем замечено на обширном материале, что практически все тератные формы отличаются удивительным однообразием в строении цветка. Именно тератные цветки являются наиболее заметными для глаз исследователей и наиболее ценными для целей систематики объектами. Морфологически сходные тератные формы встречаются как у примитивных групп, так и у высоко специализированных. До недавнего времени мне было известно большое количество только европейских и кавказских видов *крестоцветных*, образующих тераты. Однако не так давно при изучении коллекций Национального гербария США (NA) мною было обнаружено, что подобным образом формируются тераты и у представителей *крестоцветных* Нового Света.

Как отмечалось ранее, особое внимание привлекают тераты генеративной сферы. Причем структурным изменениям могут подвергаться как весь цветок целиком, так отдельные его части. Анализ имеющегося материала показал, например, что чашелистики становятся «травянистыми». Морфологически каждый измененный чашелистик делится на оттянутую нижнюю часть и расширенную верхнюю. Таким образом, аномальные чашелистики приобретают листоватую форму, что почти с очевидностью доказывает листовую природу возникновения чашелистиков.

Метаморфозированные лепестки также изменяют свое строение, независимо от исходного строения у них появляется хорошо заметный ноготок и округлый, хорошо выраженный отгиб. Чаше такие лепестки меняют свой цвет на зеленый, а на их поверхности иногда появляются хорошо заметные волоски, сходные с волосками вегетативной сферы. Это обстоятельство роднит их с видоизмененными чашелистиками. Очевидно, лепестки у *крестоцветных* также листовой природы.

Как ни кажется это странным, особого изменения в морфологическом строении андроеца не отмечено, однако два варианта по строению цветка в связи с андроецем было обнаружено. В первом варианте тычинки присутствуют, а во втором цветок полностью лишен андроеца. Таким образом, тератный цветок может быть обоеполым или однополым (женским).

Аномальный гинецей в процессе своего формирования обязательно приобретает какие-то средние значения. Например, у чесночницы – *Alliaria petiolata* – завязь становится очень короткой, несколько овальной. У свербиги – *Bunias orientalis*, – наоборот она несколько вытягивается, а иногда значительно – в 3–4 раза. По поводу рода *Alliaria* следует вывод, что кавказский эндемик

*A. brachycarpa* в систематическом отношении является более древним типом по сравнению с *A. petiolata*, поскольку плоды у него заметно короче, а, кроме того, у большинства цветков кистевидного соцветия имеются хорошо выраженные листоватые прицветники.

Практически каждый обследованный терат показывает единое строение цветоложа, мы видим, что цветоложе между местом крепления частей андроцея и местом крепления пестика сильно изменяет свою форму. В этом месте цветоложе формирует известный у некоторых групп *Scuciferae* гинофор.

Большое количество модификаций частей цветка в наше время научились вызывать искусственно благодаря воздействию на отдельные участки генетического контроля цветочной меристемы (Лутова и др., 2000; Coen et al., 1991; Coen and Meyerowitz, 1991; Wiegel and Meyerowitz, 1994; Ma, 1994 и др.).

Во всех случаях появления тератов все вновь демонстрируемые признаки показывают нам какой-то эволюционный этап в формировании плода. Это утверждение становится более обоснованным, если мы проанализируем систему всего семейства.

Поиски подобного сочетания признаков приводят нас в известную систематическую группу – трибу *Thelypodieae* на примере *Macropodium*, *Lunaria* (Дорофеев, 1998), некоторых *Stanleya*. Именно в этой группе мы встречаемся с хорошо выраженным гинофором.

Достаточно долгое время мы полагали, что наличие гинофора являлось надежным признаком, показывающим большую древность изучаемого таксона. В некоторых последних работах появилось мнение противоположного направления. В них отмечается, что гинофор – это последнее эволюционное приобретение *крестоцветных*, своего рода форма приспособления, с одной стороны, предохраняющая самоопыление, а с другой – способствующая анемохории, что часто дополняется у некоторых родов узкими лепестками (лентовидными) и длинными тычинками (Аветисян, 1983).

Тезис о структуре лепестков и тычинок вполне укладывается в общие представления об эволюции *крестоцветных*, первый же постулат о новизне гинофора вызывает сомнение. Легко убедиться, пересмотрев не один десяток видов, что в разных группах, где этот орган ранее не был известен, не может вновь и вновь, независимо друг от друга возникать единая модель эволюционно продвинутого цветка с хорошо выраженным гинофором. Его появление, несомненно, связано с инверсией генетического аппарата, в результате которой определенные геномы, ранее закрытые, дают команду для «строительства», например, гинофора. То есть, это говорит о том, что когда-то эти признаки были «известны» представителям семейства *крестоцветных*, и некая группа древних видов опробовала этот признак в процессе своей эволюции.

Анализируя строение тератного цветка, можно прийти еще к одному очень важному выводу, а именно, что гинофор может возникать в эволюции *крестоцветных* вновь и вновь в различных таксономических группах и на разных эволюционных этапах. Так, мы помним, например, что как минимум в двух трибах

(*Sisymbrieae* и *Brassicaceae*), из которых особенно вторая является очень молодой и высокоспециализированной, появляются гиофоры вновь. В первой трибе хорошо известен род *Rorippa* (*R. brachycarpa*), а во второй роды *Erucastrum* (*E. armoracioides*, *E. cretaceum*) и *Diplotaxis* (*D. tenuifolia*, *D. cretaceum*). Триба *Alysseae*, также являясь достаточно высокоразвитой, тем не менее, имеет гиофорных представителей (*Lesquerella gracilis*).

При этом нет никаких оснований полагать, что признак наличия гиофора именно в этих группах первичен, поскольку данные представители по степени специализации или по степени продвинутости находятся не в последних рядах. Правда, мы можем также допустить, что указанные трибы возникли на заре эволюции семейства *Cruciferae*. Таким образом, в этом случае еще раз подтверждается точка зрения о широкой морфологической радиации всего семейства на первых этапах своей эволюции.

Хорошо заметный гиофор и признаки, ему сопутствующие, позволяют обосновать некоторые оригинальные воззрения на эволюционные тенденции в развитии плода, закладки семезачатков и других структур генеративной сферы. Основные закономерности, выявленные в процессе изучения, показывают стремление плода вернуть свои «средние» величины. Так, у *Bunias orientalis* мы видим, что плод, который может быть назван как орешковидный стручочек, имеющий максимум 2 семени, на тератных формах увеличивает, иногда значительно, свои размеры. У этого вида мы отмечаем общую тенденцию и к закладке большего количества семезачатков и увеличению самих размеров плода. Сходная тенденция возвращения к среднему значению в строении плода, только теперь уже со знаком минус отмечается у *Alliaria petiolata*, *Cardamine dentata* или у *Stanleya pinnata*. Размеры плода этих видов заметно уменьшаются. Кроме того, легко заметить на примере *C. dentata* из Малоземельской тундры, что исходно длинные и узкие плоды превращаются в короткие, но в 3–4 раза более широкие стручочки 6–7 мм длины и 3–4 мм ширины. Этот пример указывает на изначальные средние значения плода предковых форм не только по длине, но и по ширине.

Процессы значительно более молодой эволюции отмечены на примере некоторых тератных форм плода у *Crambe kotschyana* (триба *Brassicaceae*). Хорошо известна достаточно сложная структура плода у представителей трибы *Brassicaceae*, где морфологически выделяются две хорошо обособленные зоны. Одна из них – ростровая часть, или носик, очень часто превращается в многосеменное нескрывающееся образование. Также часто она бывает односеменной, например, у *Rapistrum*, *Hirschfeldia* и др. Другая часть – вальватная, – как известно, также может иметь различное число семезачатков. В предельном случае редукции семезачатков в вальватной части не развивается ни одного семени. Такие вальватные части известны в родах *Crambe* и *Raphanus*. У *Crambe* морфологически они напоминают небольшие подставки (ножки), на которых располагается шаровидный «плод». На самом деле шаровидное образование представляет собой только ростровую часть, и, следовательно, является

только частью (фрагментом) плода. Если внимательно исследовать ножку, то можно обнаружить супротивные, слегка выступающие образования, которые являются рудиментами створок. Кстати, такие же рудименты можно обнаружить в основании плода у *Raphanus raphanistrum*. Следовательно, это вальватная часть плода, которая находится в крайней степени редукции, она, разумеется, является хорошо морфологически и генетически закрепленным признаком. В Гербарии Еврейского университета (Иерусалим) в 1999 году мною были обнаружены экземпляры, на которых имелись плоды с развитой вальватной частью, внутри которой имелись развитые семена. Этот гербарный экземпляр демонстрирует нам одно из направлений эволюции плода в трибе *Brassicaceae* от многосеменного двучленного плода в сторону односеменного рострового орешковидного типа плода.

Подводя некоторые итоги сказанному, можно сделать в том числе выводы и о происхождении самого цветка и его частей. Например, изучая строение видоизмененных лепестков и чашелистиков, отмечая их сходное «поведение», приходишь к мысли, что венчик скорее мог возникнуть в результате эволюции листоподобных структур, нежели в результате стерилизации тычинок (микроспорофиллов). По всей видимости, формирующийся у древних форм цветковых генеративный побег или стробил мог состоять из двух зон: стерильной и фертильной. Из нижней стерильной зоны, которая выполняла защитную функцию, в процессе ее развития морфологически обособились чашелистики и лепестки. Верхняя зона представляется диморфной, к стерильной части примыкает часть стробила с микроспорофиллами (тычинками) и венчает стробил собрание мегаспорофиллов (плодолистиков).

В процессе работы над проблемой тератологии в семействе *Cruciferae* обнаружены в различных гербариях следующие тератные образцы с аномальным развитием цветка (см. приложение 2):

*Alliaria petiolata* (Vieb.) Cavara et Grande (4 образца). АзССР, Нагорно-Карабахская АО, Гадрутский р-н, выс. 1700 м н.у.м., смешанный лес, 30 V 1948, Т.В. Васильев (LE!). Ростовская обл., Тарасовский р-н, окрестности хутора Калущино, 14 VI 1962, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец (RV!). Сев. Кавказ, Железноводск, 12 VI 1894, О.А. и Б.А. Федченко (LE!). Prov. Terek, distr. Pjatigorsk, гора Железная, 12 VII 1913, А. Gordiagin (LE!).

*Arabis glabra* (L.) Bernh. (1 образец). Казахстан, Кустанайская обл., Боровской р-н, крутой правый берег р. Тобол, между пос. Лютинка и Каражар, степные склоны на диатомитах, 11 VI 2000, В.В. Бялт, Н.И. Науменко (LE!).

*Arabis pendula* L. (1 образец). Московская обл., Серпуховской р-н, с. Турово, известняковые склоны к реке Лопасне, 26 VII 1955, Т. Дервиз-Соколова, М. Жукова (MW!).

*Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb. (2 образца). Caucasus orientalis, Chewsuria, ad marginem lacus Tana, alt. 1160 hex, 23 IX 1860, Ruprecht (LE!). Вятская губ., Малмыжский у., Волипельгинская вол., с. Волипельги, 25 VI 1925, №86, П. Бердников (LE!).

*Berberoa incana* (L.) DC. (1 образец). Ленинградская обл., г. Луга (LE!).

*Brassica juncea* (L.) Czern. (1 образец). Г. Иваново, территория мукомольного комбината, 31 VIII 1993.

*Bunias orientalis* L. (7 образцов). Главный Кавказ, Грузия, Казбеги, VIII 1971, Ю. Меницкий (LE!). Курская обл., Галичья Гора, Казанская степь, южный пологий склон, дорога на степь у колхоза Зеленая Степь, 15 VI 1936, ... (LE!). Московская губ., Клинский у., на лугу близ Мошницы, 4 VII 1923, Д. Сырейщиков (MW!). Московская обл., Коломенский р-н, близ платф. 113 км М.-Ряз. ж. д., по откосу ж.-д. насыпи, в массе, 14 VII 1970, В. и С. Тихомировы, И. Губанов, Н. Октябрева (MW!). Ульяновская губ., Курмышский у., с. Медяны, поле в долине р. Мал. Медянки, 14 VII 1917, А.П. Шенников (LE!). N747, I. Frick (LE!). Transcaucasia, Azerbajdhan, distr. Kuba, in pasc. alpinis p.p. Aput, 1 VIII 1930, M. Sachokia (LE!).

*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (1 образец). АзССР, Сальянская степь, сел. Шокуллы, по бер. р. Акуши, 9 V 1948, И. Шипанова (LE!).

*Cardaria draba* (L.) Desv. (1 образец). Prov. Daghestan, distr. Petrovsk, верстах в 6–7 от Петровска по дороге в Темихангуру, N1161, 16 VI 1910, A. Gordiagin (LE!).

*Cardamine dentata* Schult. (2 образца). Сев. часть Малоземельской тундры, между Печорским заливом и Колоколовой губой, Корачеевский хр., склон к реке Сарь-яга, 31 VIII 1931, А.И.Лесков, Э.К. Вахтрас (LE!). Смоленская обл., Демидовский р-н, южный берег озера Чистик, у воды, 3 VI 2000, Н.М. Решетникова (LE!).

*Cardamine uliginosa* Vieb. (1 образец). Ю.-Осетия, местность Эрмани, горно-луговой стационар, железистое болотце на правом берегу р. Эрмани-Зон, ниже сел. Хсэнаг-Кау, 5 VII 1938, И.И. Абрамов (LE!).

*Chorispora tenella* (Pall.) DC. (1 образец). Самарский окр., правобережье р. Бузулука, окр. с. Логочевка, близ построек, 29 V 1930, Б.Н. Городкова (LE!). *Crambe kotschyana* Boiss. (1 образец). Fl. Iranica, E. Iran, 23 km N of Birjand, cultivated wheat field on hillslope, alt. 6400', 27 V 1961, M. Zohary and G. Orshan (HUJ!).

*Draba nemorosa* L. (2 образца). Вятская губ. и у., с. Кумены, луга по правому бер. р. Куменки, у села, по верхней части склона холма, часто, N189, 11 VII 1922, А. Зубарев (LE!). Растения Московской области, Рождествено, 16 V 1893, А.С. Танеев (LE!).

*Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet (1 образец). Protschni Okup, N300, Bayern (LE!). Weg nach Olti, 17 VII 1874, G. Radde (LE!).

*Erucastrum cretaceum* Kotov (1 образец). Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. ст. Вешенская, берег р. Дон, 1994, В.И. Дорофеев (LE!).

*Erysimum cheiranthoides* L. (1 образец). Казанская губ., Канаск. у., с. Тагашево, поле, 11 VII 1905, А.Н. Магницкий (LE!).

*Nasturtium officinale* Ait. (1 образец). Plants of Florida, Levy Co., in and of the banks of Fannin Springs, 2 X 1963, N 3157, R.K. Godfrey and Richard D. Hauk

(GH!) (завязь выставляется на гинофоре, лепестки и тычинки имеют тенденцию к исчезновению).

*Sisymbrium erucastrifolium* (Rupr.) Trautv. (1 образец). ДагАССР, Тляртинский р-н, окр. сел. Кутлаб, дорога на Тлярату, склон и обочина горной дороги, N128, 24 VIII 1989, Ю. Меницкий, В. Бялт (LE!).

*Sisymbrium loeselii* L. (1 образец). Prope Pjatygorsk, acc. 1838, legit Dr. Hoeltd (LE!).

*Stanleya pinnata* (Pursh) Britton (3 образца). Flora of Southeastern Utah, Grand River Crossing, opposite Moab, alt. 1200 m, N 8353, 30 VI 1911, P.A. Rydberg, A.O. Corrett (US!). Plants of Arizona, Mohave County, sandy soil, big sagebrush-shrub association, 5 miles west of Pipe Springs, 4.500 feet elevation, N6241, 17 VIII 1946, K.F. Parker, E. McClintock, G.T. Robbins (US!). Plants of Nevada, Nye County, gentle slope on NE side of Frenchman Flat, Atomic Energy Commission Test Area, betw. will station 246 et pump station 2, near Mercury, N 14907, 24 VII 1959, Ira L. Wiggling (US!).

*Thelypodium integrifolium* (Nutt. ex Torr. et A. Gray) Endl. (1 образец). Plants Yellowstone National Park Beehive Mont, N 19a, 1922, P.H. Hawkins (US!).

*Velarum officinale* (L.) Reichenb. (2 образца). Lenkoran, in rudertis, ad viae et pagis, 13 V 1829, C.A. Meyer (LE!). In campo sicco prope Lenkoran, 29 V 1830, C.A. Meyer (LE!).

Кроме того, отмечены тераты с хорошо заметными гинофорами у *Rorippa amphibia* (L.) Bess. (Израиль, Россия) и *Sisymbrium volgense* Vieb. ex Fourn. (Россия: Сибирь).

Географически они представлены следующим образом: европейских – 16 экз., кавказских – 13 экз., североамериканских – 5 экз., центральноазиатских – 2 экз. Нет сомнения в том, что подобные формы представлены на других континентах. Нет также сомнений на тот счет, что не существует трибы у *Cruciferae*, где эти проявления так или иначе не были бы представлены.

## ЛИТЕРАТУРА

**Аветисян В.Е.** Система семейства Brassicaceae // Бот. журн., 1983. – Т. 68, № 10. – С. 1297–1305.

**Козо-Полянский Б.М.** Цветок Umbelliferae и три способа происхождения эпигинии // Труды Воронежского университета, 1925. – Т. 1.

**Козо-Полянский Б.М.** Происхождение цветка Cruciferae в тератологическом освещении. Тератология цветка и новые вопросы его теории. 3 // Бот. журн., 1945. – Т. 30, № 1. – С. 14–30.

**Козо-Полянский Б.М.** Курс систематики высших растений. – Воронеж, 1965. – 407 с.

**Комаров В.Л.** Происхождение культурных растений. – М.-Л., 1931. – 240 с.

**Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович Н.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О.** Генетика развития растений. – СПб.: Наука, 2000. – 539 с.

**Маевский В.В.** Явление тератологии у представителей семейства зонтичных Юго-Востока европейской части СССР // Вопросы ботаники Юг-Востока. – Саратов, 1975. –

Вып. 1. – С. 74–76.

**Туходеев О.Н.** Молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков // Тр. 9 школы по теоретической морф. раст. Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений. – СПб, 2001. – С. 200–213.

**Тухомиров В.Н.** Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных // Научные доклады высшей школы. Биол. науки., 1958, № 3. – С. 124–129.

**Coen E.S., Doyle S., Romero J.M., Elliott R., Magrath R., Carpenter R.** Homeotic genes controlling flower development in *Antirrhinum* // *Development*. 1991. Suppl. 1. – P. 149–155.

**Coen E.S., Meyerowitz E.M.** The war of the whorls: genetic interaction controlling flower development // *Nature*, 1991. – Vol. 353. – P. 31–37.

**Goethe J.W.** Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: C.W. Ettinger, 1790. – 86 S.

**Heslop-Harrison J.** A reconsideration of plant teratology // *Phyton*. 1952. – Vol. 4. – P. 19–34.

**Ma H.** The unfolding grama of flower development: recent results from genetic and molecular analysis // *Genes and Development*, 1994. – Vol. 8. – P. 745–756.

**Masters M.T.** Vegetableteratology, an account of the principal deviantions from the usual construction of plants. – Hardwicke, London, 1869. – 534 p.

**Moquin-Tandon A.** Elements de teratologie vegetale, ou histoire abregee des anomalies de l'organisation dans les vegetaux. – Paris, 1841. – 403 p.

**Penzig O.** Pflanzen-Teratologie. 2 ed. – Jena, 1921.

**Sinnott E.W.** Plant morphogenesis. – New York, Toronto, London, 1960. – 603 p.

**Wiegel D., Meyerowitz E.M.** The ABCs of floral homeotic genes // *Cell*, 1994. – Vol. 78. – P. 203–209.

**Worsdell W. D.** The principles of plant teratology. – London, 1915.

## SUMMARY

Teratology is a one of very famous lines of Botany. Studying different teratological forms of a plant we can find line of evolution of many morphological structures of Cruciferae: fruits, sepals, petals and others. In the paper you can find an information about approximately 40 herbarium specimens, of plants with different terates structures. Lot of terat structures of generative part of plants (*Alliaria*, *Berteroa*, *Brassica*, *Bunias*, *Capsella*, *Cardamine*, *Crambe*, *Erucastrum*, *Erysimum*, *Nasturtium*, *Sisymbrium*, *Stanleya*, *Thelypodium*, *Velarum*) can show us evolutionary steps of Cruciferae's fruits, sepals, petals and others.