

УДК 582.998.16

### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ТРЕТИЧНОЕ ПРЕПОДНОШЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ В КОРЗИНКЕ *DIDELTA CARNOSA* (ASTERACEAE)

Р.К. Эбервайн

Каринтийский ботанический центр, Музей земли Каринтия, Клагенфурт, Австрия

*Didelta* (Asteraceae, Arctotideae, Gorteriinae), южноафриканский эндемик, распространенный в пустыне Кару-Намиб, обладает весьма необычной структурой соцветия с диморфными листочками обертки корзинки. Наружный ряд обертки корзинки состоит из 3 – 5 крупных, широко-овально-треугольных листочков (рис. 1, 1 – 3), внутренний ряд представлен несколькими овально-ланцетными листочками (рис. 1, 4 – 9). В соответствии с основным числом наружных листочков обертки все соцветие может быть разделено на три зоны, в которых развиваются фертильные цветки (рис. 1, I). Такое необычное строение соцветия может свидетельствовать о наличии более сложного, чем простая корзинка, типа соцветия – двойной корзинки, или синцефалия. Проведенное мной исследование развития соцветия под сканирующим электронным микроскопом показало, что цветки в пределах трех фертильных зон закладываются на одной генетической спирали и, следовательно, принадлежат одной корзинке, а не трем разным (Эбервайн, неопубл.). Таким образом, тип соцветия у *Didelta* – простая, а не двойная корзинка, как это можно было предположить, исходя из внешнего вида соцветия. Дальнейшее развитие корзинки необычно: наружные листочки обертки сильно разрастаются, что приводит к деформации исходной генетической спирали и формированию трех функциональных единиц. У *Didelta carnosia* Ait. особенности развития корзинки связаны с формированием цветков различных функциональных типов. После созревания плодов корзинка разламывается на три диаспоры (линии отделения диаспор показаны на рис. 1). Каждая такая диаспора содержит несколько (до 10) плодов разного размера [2]. К прорастанию способно лишь семя самого крупного плода диаспоры, семена остальных плодов не прорастают.

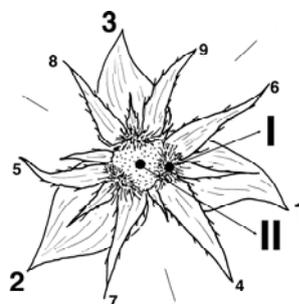


Рис. 1. Корзинка *Didelta carnosia*: листочки обертки (1 – 9) и зоны различных типов цветков (I, II).

Fig. 1. *Capitulum of Didelta carnosia*: involucral bracts (1 – 9) and zones of different flower types (I, II).

Вторичное преподношение пыльцы (рис. 2, I) широко распространено у представителей Asteraceae [4]. У *Didelta carnosia* вторичное преподношение пыльцы характерно для трубчатых цветков, расположенных напротив крупных наружных листочков обертки (рис. 1, I). Более внимательное рассмотрение цветков, расположенных в промежутках между зонами, образованными наружными листочками обертки и ассоциированными с ними цветками (рис. 1, II), показало, что

эти цветки функционально мужские. Столбик этих цветков, так же как и у «нормальных» обоеполюх цветков, выносит пыльцу над поверхностью тычиночной трубки. Однако рыльца при этом не выставляются. Как показано на рис. 2, столбик сокращается, в результате чего пыльца остается на верхушках пыльников, откуда ее забирают опылители (рис. 2, II). Это явление было описано как третичное преподношение пыльцы [1].

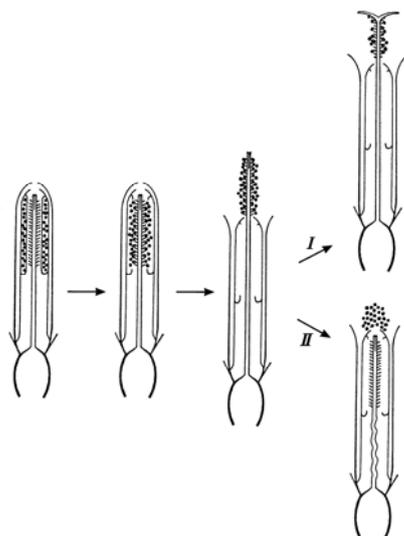


Рис. 2. Схемы, демонстрирующие процессы вторичного (I) и третичного (II) преподношения пыльцы у *Didelta carnosa*.

Fig. 2. Diagrams of secondary (I) and tertiary (II) pollen presentation in *Didelta carnosa*.

Хотя значение третичного преподношения пыльцы в увеличении эффективности опыления у *Didelta carnosa* неясно, то же самое явление было описано у другого южноафриканского растения из рода *Polygala* [3].

*Didelta carnosa* – необычный пример формирования новых функциональных единиц (диаспор) путем нарушения расположения частей в исходной функциональной единице (простой корзинке) и оптимизации расходования ресурсов в зоне мужских цветков путем третичного преподношения пыльцы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Eberwein R.K. Bau und Funktion des Körbchens von *Didelta carnosa* (Asteraceae) // Fürnkranz D. & Schantl H. [eds.] Kurzfassungen des 11. Symposiums Morphologie, Anatomie und Systematik in Salzburg, 1993 С. 8.
2. Reese H. Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei Calenduleae und Arctotideae (Asteraceae) – ein Beitrag zur Systematik // Bot. Jahrb. Syst. 1989. Т. 110 (3). С. 325 – 419.
3. Westerkamp C. & Weber A. Secondary and tertiary pollen presentation in *Polygala myrtifolia* and allies (Polygalaceae, South Africa) // S. Afr. J. Bot. 1997. Т. 63 (5). С. 254 –258.
4. Yeo P.F. Secondary pollen presentation. Form, function and evolution // Pl. Syst. Evol. 1993. Suppl. 6.

**FUNCTIONAL UNITS AND TERTIARY POLLEN PRESENTATION IN THE  
CAPITULUM OF *DIDELTA CARNOSA* (ASTERACEAE)**

**R.K. Eberwein**

Carinthian Botanic Center, Landesmuseum Kärnten; Klagenfurt, Austria

*Didelta*, (Asteraceae, Arctotideae, Gorteriinae) an endemic genus of the Karoo-Namib Region in southern Africa, shows a remarkable construction of the capitulum. Involucral bracts are dimorph. The outer row consists of 3(–5) large, broadly ovate-triangular bracts (fig.1, 1–3), the inner row shows several ovate-lanceolate bracts (fig.1, 4–9). Corresponding to the outer row of involucral bracts, three zones with fertile flowers (fig.1, I) are developed. SEM-investigations show that these zones are not the product of a syncephalium (Eberwein unpubl.) – all flowers of the capitulum are arranged in congruence with only one ‘ground’ spiral. The mature capitulum is breaking into three diaspores (marked with lines in fig.1), each containing several (up to ten) fruits with different size [2]. All fruits remain enclosed into the diaspore and only the largest fruit will germinate.

This phenomenon is unusual: the outer involucral bracts give rise to functional units (diaspores) which overform the ground spiral of the capitulum. In *Didelta carnosa* Ait., this overforming is linked with different functions of the flowers.

Secondary pollen presentation (fig.2, I) is a well known phenomenon in Asteraceae [4], and in *Didelta carnosa* all tubular flowers in areas corresponding to the outer involucral bracts (fig1, I) show this phenomenon. A closer look at the areas in between (fig.1, II) gave a remarkable result: tubular flowers are functionally male. Styles present pollen like in ‘normal’ Asteracean tubular flowers but stigmata are not exposed. As shown in fig.2, styles become retracted, and the pollen is deposited at a third place: at the tips of the anther-tubes (fig.2, II). This phenomenon was described as ‘tertiary pollen presentation’ [1].

Although the relevance of tertiary pollen presentation for an increase of pollination success in *Didelta carnosa* is unclear, a similar phenomenon was found in South African *Polygala* too [3].

*Didelta carnosa* is a remarkable example for the development of functional units (diaspores) by overforming and annulment of morphological units (capitulum ground spiral) and optimization of resources (pollen of flowers in zone II) by tertiary pollen presentation.