

О РАЗЛИЧНЫХЪ ПРИСПОСОБЛЕНИЯХЪ,  
НАБЛЮДАЕМЫХЪ  
ПРИ ОПЫЛЕНИИ ЦВѢТОВЪ ВООБЩЕ,  
ВЪ-ОСОБЕННОСТИ ЖЕ  
О ДИХОГАМИИ,  
ВЪ СВЯЗИ СЪ ОРГАНИЗАЦІЕЙ ЦВѢТОВЪ.

---

Предварительныя замѣчанія

*Г. Шерка.*



О ПРАВИЛАХ ИСПОЛНЕНИЯ

НАЗНАЧЕНИЯ

ИЛИ ОНУЮ ИЛИ ПЕРВООБОЮ

ПР-ОБОЮ ИЛИ

О ДНХ ОТАМИ

В СРЕДН СР ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАДАНИЯ

И. И. И. И.



## ПРЕДИСЛОВІЕ.

Около 70 лѣтъ прошло со времени появленія замѣчательнаго труда *Sprengel*-я<sup>1</sup> объ опыленіи цвѣтовъ, и вопросъ этотъ, сданный въ архивъ и считавшійся вполне порѣшеннымъ, вновь выступаетъ на сцену, требуетъ новаго, болѣе рациональнаго пересмотра. Априористичное, неоснованное на непосредственныхъ наблюденіяхъ рѣшеніе его рано или поздно должно было оказаться неудовлетворительнымъ, и остается только удивляться, какъ могъ пройти безслѣдно блестящій протестъ *Sprengel*-я; какъ много усилій употреблено было Дарвиномъ и его послѣдователями, чтобы вопросъ этотъ вновь могъ быть объявленъ открытымъ, заслуживающимъ болѣе обстоятельнаго изслѣдованія.

Историческій ходъ его и подробное изложеніе работъ *F. Hildebrand*-а, главнымъ образомъ трудившагося на этомъ поприщѣ, представлены мною въ одной изъ пробныхъ лезцій<sup>2</sup>, гдѣ читатель найдетъ и краткое изложеніе методовъ изслѣдованія; по этому, во избѣжаніе повтореній, я прямо перейду къ собственнымъ наблюденіямъ, при чемъ считаю необходимымъ замѣтить, что далеко не думаю придавать имъ рѣшающаго значенія, а желаю только указать, обратить вниманіе ученыхъ на извѣстную сторону этого весьма обширнаго вопроса, сторону, по моему мнѣнію, обобщающую чрезвычайно ин-

<sup>1</sup> Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin. 1793.

<sup>2</sup> О распредѣленіи половъ у растений и пр. Харьковъ. 1869.



тересные и поучительные выводы. Я разумѣю связь, зависимость той или другой формы половыхъ отношеній отъ извѣстнаго построения цвѣтовъ, ихъ распредѣленія на растеніи и пр. Съ этой точки зрѣнія еще, сколько мнѣ извѣстно, не были разсматриваемы половыя отношенія у растеній, и я буду считать себя весьма счастливымъ, если мои указанія возбудятъ изслѣдованія въ этомъ направленіи.

Побуждаемый этимъ соображеніемъ, я рѣшаюсь опубликовать свои еще далеко неоконченныя наблюденія. Производствомъ ихъ я былъ занятъ въ теченіи 3 мѣсяцевъ прошлаго лѣта, при чемъ мною изслѣдовано болѣе или менѣе подробно около 90 родовъ, съ значительно большимъ количествомъ видовъ (преимущественно дикорастущихъ растеній). Относительно способовъ опыленія я нашелъ, что около 30 родовъ представляли болѣе или менѣе рѣзко выраженную протандрію, 10 протогинію и слишкомъ 20 родовъ, гдѣ возможность самоопыленія не была устранена никакими приспособленіями. Итого отношеніе между ними — какъ 2:1. Остальныя, изслѣдованныя мною, растенія представляли явленія диморфизма, движенія половыхъ органовъ и проч.



## I. Явленія протандріи.

### 1. *Lavatera thuringiaca*.

Различіе въ распусканіи половыхъ органовъ проявляется довольно рѣзко. Когда тычинки представляютъ цѣлый конусъ пыльниковъ или уже раскрывшихся, или готовыхъ къ этому, рыльца еще спрятаны внутри тычиночной трубки. Растрескиваніе пыльниковъ начинается сверху и можетъ дойти до середины конуса, или около того, когда на вершукѣ тычиночнаго конуса, тамъ, гдѣ онъ уже ползавали, показывается красная трубочка сложенныхъ вмѣстѣ рылецъ; постепенно она выдвигается выше и выше. Отдѣленія рыльца, изслѣдованныя подъ микроскопомъ, имѣютъ видъ цилиндриковъ съ густыми волосками, покрывающими около  $\frac{3}{4}$  ихъ окружности и пока плотно прилегающими къ поверхности рыльца. Зеренъ пыли на нихъ не замѣчается, такъ-какъ въ это время еще не произошло ослизненія волосковъ, и попадающая на нихъ пыль не можетъ держаться на рыльцахъ. Пыльники верхней части тычиночнаго конуса имѣютъ уже вялый видъ, подъ микроскопомъ представляются почти совершенно пустыми, въ нихъ остаются кой-гдѣ 3—4 зерна цвѣточной пыли. При дальнѣйшемъ развитіи цвѣтка тычинки еще болѣе завядаютъ, опускаютъ внизъ пустые пыльники; тогда, сложенные до того въ трубку, рыльца расходятся въ разныя стороны, заворачиваются внизъ поверхностями, не покрытыми волосками, при чемъ послѣднія на верхней поверхности растопыриваются и ослизняются. Вслѣдъ за этимъ можно наблюдать обильное опыленіе рылецъ; многочисленные зерна цвѣточной пыли, часто цѣлыми комками, унизываютъ всю поверхность



ихъ. Ясное дѣло, что зерна пыли были перенесены сюда какимъ-нибудь постороннимъ дѣятелемъ, такъ-какъ рыльца на-столько удалены отъ нижнихъ тычинокъ, еще заключающихъ въ это время цвѣточную пыль, что о непосредственномъ ихъ прикосновеніи не можетъ быть и рѣчи. Но при этомъ невольно является вопросъ: если дѣйствительно зерна пыли были перенесены насѣкомымъ или вѣтромъ, то не происходитъ ли такое перенесеніе въ болѣе обширныхъ размѣрахъ, не принадлежитъ ли принесенная пыль другимъ цвѣтамъ того-же растенія, или даже другимъ недѣлимымъ этого вида? Такое предположеніе весьма вѣроятно, и остается только провѣрить его непосредственными наблюденіями. Цвѣты этого растенія довольно часто посѣщаются пчелами, которыя, прилетая на цвѣтокъ, помѣщаются на верхушкѣ конуса тычинокъ, и если это происходитъ въ молодомъ цвѣткѣ, въ изобиліи покрываются цвѣточной пылью; перелетая на слѣдующій цвѣтокъ, онѣ или вновь набираютъ цвѣточной пыли (въ молодомъ цвѣткѣ) или, садясь на болѣе взрослый цвѣтокъ, оставляютъ на ослизлившихся рыльцахъ, занимающихъ теперь, вмѣсто тычинокъ, верхнюю часть тычиночного конуса, значительную часть принесенной пыли. Такъ-какъ насѣкомое постоянно перелетаетъ съ цвѣтка на цвѣтокъ, съ растенія на растеніе, то и приносимая имъ цвѣточная пыль будетъ весьма различнаго происхожденія, а слѣдовательно перекрестное опыленіе будетъ происходить въ весьма широкихъ размѣрахъ. Перенесеніе же цвѣточной пыли изъ нижнихъ еще не завядшихъ пыльниковъ на собственные рыльца происходитъ далеко не такъ удобно, потому что пчелы рѣдко спускаются внизъ, къ основанію тычиночной трубки, а если это случается, то онѣ и остаются здѣсь, въ какомъ-то забытіи, съ трудомъ перевода духъ<sup>1</sup>. Совершенно отрицать возможность перенесенія пыли изъ собственныхъ пыльниковъ на рыльца, нѣтъ основанія, но, какъ ясно видно изъ самого расположенія половыхъ органовъ, такой способъ, если и случается, долженъ играть значительно подчиненную роль, а напротивъ, всѣ благопріятныя условія находятся на сторонѣ перекрестнаго опыленія. Иногда наблюдается, что тычинки всѣ завяли, рыльца изогнулись рожками и вполне распустились, а между тѣмъ на нихъ замѣчаются только слѣды цвѣточной пыли (нѣсколько зеренъ); пыль, упавшая изъ тычинокъ на волосы трубки, вѣнчика и проч., завяла или унесена, цвѣтокъ, слѣдовательно, сталъ совершенно однополымъ, и для оплодотворенія его необходима посторонняя цвѣточная пыль. Нѣсколько такихъ цвѣтовъ, замѣченныхъ мною, дѣйствительно были опылены насѣкомыми и принесли зрѣлыя, полныя сѣмена.

<sup>1</sup> Какъ объяснить этотъ фактъ, я не знаю.



Рѣшающихъ впрочемъ опытовъ, которые бы показали сравнительное значеніе того и другого способа, въ настоящемъ случаѣ не достаетъ.

Для сравненія съ предыдущимъ растеніемъ я наблюдалъ близкіе къ нему роды, но съ отличающимся устройствомъ вѣнчика — *Althaea officinalis* и *Malva rotundifolia*. При этомъ замѣчена мною слѣдующая постепенность въ измѣненіи половыхъ отправленій: у *Althaea*, гдѣ вѣнчикъ сравнительно меньше, чѣмъ у *Lavatera*, разница между временемъ развитія и отцвѣтаніемъ тычинокъ и рыльца выражена значительно менѣе; случаевъ совершенной однополости не замѣчалось, рыльца развѣтывались, когда еще половина тычинокъ находилась въ цвѣту; протандрія все-таки существовала, но не въ такой рѣзкой, опредѣленной формѣ. Наконецъ переходя къ *Malva rotundifolia* мы терпѣемъ послѣднія черты дихогаміи: здѣсь рыльца развѣтываются и заворачиваются внизъ гораздо раньше; они сами развиты здѣсь сравнительно больше, что, по моему мнѣнію, объясняется меньшею величиною вѣнчика, а также отчасти и тычинокъ.

Отдѣльные рожки рыльца проходятъ между свѣжими, наполненными пылью пыльниками, которые здѣсь далеко не такъ быстро завядаютъ, и такимъ образомъ непосредственное прикосновеніе половыхъ частей, а слѣдовательно и самоопыленіе необходимо происходитъ. вмѣстѣ съ этимъ, какъ я уже замѣтилъ, наблюдается значительное уменьшеніе вѣнчика, откуда я заключаю, что величина вѣнчика и продолжительность цвѣтенія тычинокъ находятся между собой въ обратномъ отношеніи. Эти два положенія я постараюсь развить ниже, при изложеніи остальныхъ явленій дихогаміи. Замѣчу только, что вліяніе вѣнчика и вообще покровныхъ органовъ на половыя складывается изъ нѣсколькихъ отдѣльныхъ элементовъ, между которыми укажу: на а) форму вѣнчика; б) величину его, и с) время наибольшаго развитія сравнительно съ половыми органами.

## 2. *Agrimonia Eupatoria*.

Это растеніе интересно тѣмъ, что представляетъ какъ-бы зачатки разнаго рода приспособленій относительно способовъ опыленія, но приспособленія эти еще не выразились въ полной, опредѣленной формѣ развитія, носятъ на себѣ переходный характеръ.

Пыльники растрескиваются еще въ почкѣ, когда цвѣтокъ не развернулся, рыльце однако въ это время еще не достигло полнаго развитія, и хотя тычинки расположены непосредственно надъ нимъ, такъ-что цвѣточная пыль падаетъ на него въ изобиліи, но опыленія не происходитъ по незрѣлости рыльца. При раскрываніи цвѣтка, тычинки, находившіяся до того въ согнутомъ положеніи надъ рыльцемъ, выпрямляются и отле-



няются наружу. Впослѣдствіи, когда пыль изъ нихъ высыпется, или будетъ унесена насѣкомыми, онѣ опять съеживаются и наклоняются завядшими, пустыми пыльниками внутрь цвѣтка. Подобное измѣненіе въ положеніи тычинокъ, основанное на измѣняющемся напряженіи составляющихъ ихъ тканей<sup>1</sup>, въ связи съ раннимъ растрескиваніемъ пыльниковъ, оказывается весьма благопріятнымъ для посторонняго опыленія и вполне бы достигало подобнаго результата, если-бы разница между растрескиваніемъ пыльниковъ и развертываніемъ рыльца была значительнѣе; въ настоящемъ же случаѣ пыль, попавшая на молодое рыльце еще въ почкѣ, остается на немъ до тѣхъ поръ, пока не произойдетъ развертываніе его, что происходитъ довольно скоро. Разумѣется, часть пыли потомъ, при раскрытіи цвѣтка, можетъ быть унесена, а взамѣнъ ея насѣкомыя могутъ принести чужой пыли, но, для болѣе нагляднаго проявленія диогогаміи, для устранения въ болѣе совершенной степени процесса самоопыленія, необходимо, чтобы — или тычинки скорѣе отцвѣтали, или же пестикъ позже распускался; подобнымъ образомъ дѣйствительно и проявляется диогогамія у многихъ растений, но при этомъ замѣчается совмѣстное измѣненіе въ величинѣ покровныхъ органовъ, особенное увеличеніе или уменьшеніе ихъ; а здѣсь, при болѣе слабомъ проявленіи диогогаміи, не замѣчается и преобладанія въ развитіи покровныхъ органовъ. Иногда наблюдается случай, что рыльца не опыляются въ почкѣ, и постороннее опыленіе становится, такимъ образомъ, необходимымъ.

### 3. Geranium.

*G. sylvaticum*. Тычинки при раскрытіи цвѣтка стоятъ вертикально, надъ рыльцами пестика, но во время растрескиванія пыльниковъ послѣдніе еще далеко не способны къ опыленію. Послѣ растрескиванія пыльниковъ, которые при томъ отворочены наружу, тычинки отклоняются внизъ, въ разныя стороны, пыль изъ нихъ высыпается, а часто отваливаются и самые пыльники; тогда удлиняется столбикъ, выдвигается надъ отогнутыми тычинками, но рыльца его еще закрыты; наконецъ они расходятся, загибаются въ видѣ рожекъ и становятся способными къ опыленію. Только послѣ этого наблюдаются на рыльцахъ въ изобиліи цѣлыя комки цвѣточной пыли. Собственной пыли въ это время нѣтъ почти и слѣда, часто даже всѣ тычинки потеряли свои пыльники. Разумѣется, и здѣсь случается нѣкоторое запаздываніе или болѣе раннее развитіе одного изъ половыхъ органовъ, сравнительно съ нормальнымъ ходомъ развитія, от-

<sup>1</sup> Относящіеся сюда наблюденія будутъ подробно опубликованы особо.



чего разница становится менѣ замѣтна, но возможность самоопыленія весьма затруднена. Цвѣты *Ger. sylvaticum*, какъ извѣстно, снабжены большимъ, сравнительно, вѣнчикомъ.

Сравнивая съ предыдущимъ видомъ строеніе цвѣтовъ *Geranium Robertianum*, мы наблюдаемъ значительное различіе. Здѣсь лепестки вѣнчика гораздо меньше, съ большими между ними промежутками, почему, какъ я предполагаю, и вліяніе вѣнчика на тычинки должно быть менѣ выражено. Дѣйствительно, разница въ распусканіи тычинокъ и рыльца не такъ велика, и кромѣ того, тычинки не отклоняются въ стороны, а остаются надъ рыльцемъ, почему и пыль изъ пыльниковъ, заваждающихъ здѣсь значительно позже, можетъ легко попадать на начинающее распускаться рыльце и, оставаясь на немъ нѣкоторое время, до полного развитія рыльца, содѣйствовать тогда его опыленію. Сравнивая эти два рода *Geranium* съ описанными выше *Malva* и *Lavatera*, мы не можемъ не замѣтить полного сопаденія между большимъ или меньшимъ проявленіемъ протандріи и соотвѣтственно этому большей или меньшей величиной вѣнчика. Относительно *Agrimonia*, за неимѣніемъ другихъ формъ того-же рода, я не могу рѣшить—выразилась ли у нея протандрія гдѣ-нибудь болѣе рѣзко или остановилась на переходной формѣ.

#### 4. E u d i a n t h e.

*Eud. oculata* съ нерѣзко обозначенною протандріей: тычинки отцвѣтаютъ прежде, но нѣкоторое количество пыли попадаетъ на начинающее развиваться рыльце. Вѣнчикъ довольно развитъ.

*Eud. pusilla* съ менѣ выраженнымъ вѣнчикомъ. Здѣсь протандрія проявляется еще менѣ, такъ-какъ тычинки распускаются не разомъ; между тѣмъ какъ половина ихъ, отцвѣтая раньше, остается бесполезными для собственнаго рыльца, остальные опаздываютъ, распускаются почти одновременно съ рыльцемъ и могутъ служить для его опыленія. У предыдущаго вида, съ болѣе развитымъ вѣнчикомъ, распусканіе тычинокъ ограничивается болѣе краткимъ срокомъ, почему и самоопыленіе становится затруднительнымъ или даже невозможнымъ.

#### 5. C a m p a n u l a.

Какъ широко-колокольчатая форма вѣнчика, такъ и значительная величина его у видовъ съ крупными цвѣтами — *C. latifolia*, *Trachelium* и пр., представляютъ вполне



благопріятныя условія для рѣзкаго проявленія протандріи, и дѣйствительно она выражена здѣсь весьма сильно. Тычинки отцвѣтаютъ еще въ почкѣ, такъ-что при раскрываніи вѣнчика нити тычинокъ и пыльники видны завядшими при основаніи плодника, а пыль изъ нихъ покрываетъ густымъ слоемъ среднюю часть столбика. Рыльца въ это время еще совершенно неспособны къ опыленію, образуютъ вмѣстѣ сплошную трубку.

Насѣкомыя, посѣщающія весьма часто эти цвѣты, уносятъ съ собою пыль со столбика, и для раскрывающагося впослѣдствіи рыльца необходима пыль изъ болѣе молодого цвѣтка, чтобъ могло произойти опыленіе. Я не имѣлъ случая сравнить виды съ менѣе развитымъ и болѣе узкимъ вѣнчикомъ, чтобы прослѣдить у нихъ разницу между распусканіемъ половыхъ органовъ, хотя на основаніи предыдущихъ наблюденій я считаю возможнымъ предположить, что разница эта у нихъ, при соблюденіи всѣхъ другихъ равныхъ условій, должна проявляться тѣмъ менѣе, чѣмъ болѣе вѣнчикъ по величинѣ и формѣ отклоняется отъ вышеописанныхъ видовъ.

Совпаденіе между энергіей проявленія протандріи и болшею или меньшею величиной вѣнчика, если при этомъ не измѣняется форма послѣдняго, что, какъ мы сейчасъ увидимъ, можетъ значительно маскировать это отношеніе, и если не участвуютъ другіе какіе-либо побочные факторы, выясняется довольно наглядно изъ приведенныхъ примѣровъ; умножать ихъ число я не считаю теперь особенно нужнымъ, такъ-какъ и въ другихъ, изслѣдованныхъ мною случаяхъ, соотношеніе это сохраняетъ тотъ-же характеръ и то-же направленіе.

Для объясненія подобной связи, зависимости между величиной вѣнчика и степенью протандріи можно предложить двѣ гипотезы: 1) При постепенномъ развитіи изъ растенія съ маленькимъ вѣнчикомъ формы съ болѣе и болѣе развитымъ вѣнчикомъ усиливается притокъ насѣкомыхъ, посѣщающихъ это растеніе, при чемъ вся или почти вся пыль будетъ уноситься, а взамѣнъ ея приносится посторонняя пыль. Такимъ образомъ поворотъ въ пользу перекрестнаго опыленія, начавшись косвеннымъ путемъ, привлеченіемъ насѣкомыхъ, можетъ продолжаться и идти дальше, проявляясь потомъ запаздываніемъ въ развитіи того или другого полового органа. Напротивъ, съ уменьшеніемъ вѣнчика, такое запаздываніе должно мало-по-малу исчезнуть, такъ-какъ притокъ насѣкомыхъ ослабѣваетъ и цвѣтокъ рискуетъ остаться неопыленнымъ. Такимъ образомъ восстанавливается необходимость самоопыленія.

Такое предположеніе, однако, хотя вполне совпадаетъ съ извѣстнымъ направленіемъ въ наукѣ, во-первыхъ, предполагаетъ существованіе цѣлесообразности въ природѣ, во



вторыхъ, при моихъ попыткахъ провести его въ замѣченныхъ мной совмѣстныхъ измѣненіяхъ вѣнчика и протандріи—представило большія затрудненія. По этому я остановился на слѣдующемъ предположеніи:

2) Что между половыми и покровными органами существуетъ извѣстная связь; что увеличеніе одного изъ нихъ можетъ происходить только на счетъ другого, что, развиваясь болѣе сильно, этотъ органъ задерживаетъ, дѣйствуетъ подавляющимъ образомъ на развитіе другого, что время развитія и срокъ жизни каждаго изъ нихъ находится въ связи съ возрастаніемъ и развитіемъ всѣхъ остальныхъ. По этому я полагаю, что каждое измѣненіе въ развитіи покровныхъ частей цвѣтка неизбежно отражается на половыхъ отношеніяхъ между тычинками и рыльцемъ, то задерживаетъ, то способствуетъ ихъ развитію въ смыслѣ протандріи или обратно.

Это предположеніе болѣе выяснится при изложеніи послѣдующихъ наблюденій.—

Перехожу теперь къ случаямъ, гдѣ кромѣ величины вѣнчика на проявленіе протандріи оказываетъ вліяніе самая форма его, при чемъ выберу также только нѣсколько примѣровъ.

### 1. Galium.

*Gal. uliginosum.* Тычинки растрескиваются нѣсколько раньше рыльца, но такъ-какъ онѣ заключены въ зѣвъ, чему способствуетъ колокольчатая форма вѣнчика, и при томъ наклонены пыльцевою поверхностью внутрь, то, при удлиненіи столбика и приближеніи его къ тычинкамъ, раскрывающееся рыльце еще застаетъ въ нихъ пыль и можетъ быть опылено ею.

*Gal. verum.* Вслѣдствіе растопыренной формы вѣнчика тычинки не заключены въ зѣвъ, а отклонены наружу, поэтому пыль изъ нихъ скорѣе уносится, и когда рыльце выдвигается, какъ у предыдущаго вида, изъ зѣва вѣнчика, оно не встрѣчаетъ болѣе пыли въ тычинкахъ. Здѣсь, слѣдовательно, дихогамія выражена болѣе опредѣленно и, какъ я полагаю, зависитъ отъ измѣнившагося отношенія вѣнчика къ тычинкамъ.

### 2. Saponaria.

У *Sap. officinalis* тычинки выставлены изъ зѣва, и протандрія здѣсь болѣе выражена, чѣмъ у *Sap. perfoliata*, гдѣ тычинки спрятаны въ зѣвъ вѣнчика.

### 3. Silene.

*Sil. gonocalyx.* Вѣнчикъ образуетъ чешуйки, которыя закрываютъ зѣвъ и какъ-бы



служать продолженіемъ вѣнчиковой трубки, вслѣдствіе этого тычинки задерживаются внутри, не выставляются наружу; результатомъ подобнаго соотношенія частей является почти одновременное созрѣваніе половых органовъ: тычинки долго не завядаютъ, сохраняя цвѣточную пыль, которою и опыляется развертывающееся нѣсколько позже рыльце.

*Sil. integripetale*. Зѣвъ вѣнчика безъ чешуекъ, но трубчатая форма его дѣйствуетъ все-таки умѣряющимъ образомъ на протандрію. Такъ-какъ тычинки остаются почти вполне заключенными въ зѣвъ по причинѣ болѣе сильнаго развитія вѣнчика, не допускающаго дальнѣйшаго удлиненія тычинокъ, то цвѣточная пыль въ нихъ дальше сохраняется, и проходящее мимо тычиночной трубки, молодое, начинающее раскрываться рыльце можетъ опыляться собственной пылью.

*Sil. Otites*. Вѣнчикъ растопыренный, съ узкими отвороченными лепестками, а тычинки напротивъ сильно удлинены и отклоняются въ стороны, поэтому, когда рыльце выдвигается изъ зѣва, не встрѣчаетъ благоприятныхъ условій для самоопыленія, пыльники значительно удалены, пыль изъ нихъ унесена, такъ-что является необходимость въ посторонней пыли.

Такимъ образомъ у трехъ видовъ этого рода замѣчается постепенное измѣненіе какъ въ половыхъ отношеніяхъ, такъ и въ формѣ и величинѣ вѣнчика.

#### 4. *Anchusa*.

*Anch. arvensis* и сходные по явленіямъ виды *Mentha*, *Oryganum* и пр. Во всѣхъ этихъ случаяхъ наблюдается неполное проявленіе протандріи, какъ у *Galium uliginosum*, *Silene integripetale* и др., при чемъ замѣчается такого рода соотношение, что чѣмъ уже зѣвъ вѣнчика, тѣмъ менѣе выражена протандрія, а какъ-скоро зѣвъ расширяется, вѣнчикъ становится колокольчатымъ и пр., тѣмъ менѣе шансовъ выпадаетъ на сторону самоопыленія.

У *Anchusa* и тычинки, и рыльце, которое въ развернувшемся состояніи находится на одномъ уровнѣ съ тычинками, сохраняющими пыль до полнаго увяданія цвѣтка, заключены въ зѣвъ вѣнчика; болѣе полному закрыванію зѣва помогаютъ еще особыя чешуйки, находящіяся на лепесткахъ вѣнчика. Тычинки расположены такъ, что пыльцевыя ихъ поверхности обращены внутрь цвѣтка, образуя родъ трубки, куда впускаетъ жало, посѣщающее цвѣтокъ насѣкомое. Понятно, что при этомъ на рыльце попадаетъ и своя, и принесенная насѣкомымъ цвѣточная пыль. Не вполне выразившаяся протандрія не достигаетъ своей цѣли, и самоопыленіе не вполне устранено. У *Mentha*, при



болѣе раскрытомъ вѣнчикѣ, тычинки болѣе свободны, у *Orygamum* (при растопырен-  
номъ вѣнчикѣ) онѣ выставлены наружу и скорѣе отцвѣтаютъ. Для болѣе рѣзкаго  
проявленія дихогамии представляется отсюда двойкій выходъ: а) или вѣнчикъ сильно  
увеличивается, сохраняя открытую форму, и сокращаетъ такимъ образомъ срокъ жиз-  
ни тычинкамъ (*Campanula*, *Lavatera*). б) Или вѣнчикъ значительно уменьшается, а  
тычинки взамѣнъ того сильно удлинняются, выступаютъ далеко изъ зѣва и легко те-  
ряютъ пыль, что все вмѣстѣ затрудняетъ самоопыленіе; оно еще болѣе устраняется  
тѣмъ обстоятельствомъ, что при сильномъ развитіи тычинокъ происходитъ задержива-  
ніе въ распусканіи рыльца (см. ниже).

### 5. *Gypsophylla*.

*Gyps. muralis* и сходные по явленіямъ протандрии и соотношенія къ ней покров-  
ныхъ органовъ цвѣтка — *Cuscubalus bacciferus*, *Malachium aquaticum* и пр.

У *Gyps. muralis* вѣнчикъ не отличается особенно сильнымъ развитіемъ, при томъ  
онъ раскрытъ, нѣтъ чешуекъ, задерживающихъ выходъ тычинокъ, и результатомъ  
подобныхъ благопріятныхъ обстоятельствъ относительно послѣднихъ — является удли-  
неніе ихъ и выходъ изъ зѣва вѣнчика. Выростаніе же тычинокъ дѣйствуетъ, въ  
свою очередь, подавляющимъ образомъ на развитіе рыльца, которое запаздываетъ на  
значительный промежутокъ времени, и когда оно вполне разовьется, пріиметъ изви-  
стую форму, волоски на немъ ослизнятся, тычинки оказываются уже завядшими, для  
опыленія развернушагося рыльца необходима пыль изъ болѣе молодаго цвѣтка.

У *Cuscubalus* сохраняется то-же самое отношеніе между половыми и покровными ор-  
ганами цвѣтка, при чемъ я наблюдалъ у него довольно частое неразвитіе плодниковъ,  
которые не созрѣваютъ въ плодъ, вѣроятно остаются неопыленными.

У *Malachium aquaticum* существуетъ еще движеніе тычинокъ отъ рыльца наружу,  
при томъ онѣ то нѣсколько опаздываютъ въ развитіи, приближаются ко времени рас-  
крыванія рыльца, то значительно опережаютъ его. Въ связи съ этимъ вѣнчикъ не  
представляетъ здѣсь какого-либо рѣзко выраженаго характера.

### 6. *Simphytum*.

Устройство вѣнчика и присутствіе особыхъ чешуекъ, неблагопріятныя для развитія  
тычинокъ, и послѣднія остаются заключенными въ зѣвъ, не выходя вовсе наружу. Но  
взаимѣнъ того, замѣчается сильное развитіе столбика, который далеко выставленъ изъ



зѣва; такимъ образомъ если не вполне выразившаяся протандрія, то особое положеніе спрятанныхъ тычинокъ и выставившагося рыльца препятствуютъ самоопыленію. Чешуйки, закрывающія зѣвъ, представляютъ железистое строеніе, весьма похожее на строеніе рыльца, почему на нихъ замѣчается всегда въ изобиліи цвѣточная пыль, падающая сюда изъ около лежащихъ тычинокъ. Насѣкомое, вдвигая жало между чешуйками, добываетъ такимъ образомъ цвѣточную пыль, но рыльце при этомъ не опыляется.

---

Не входя въ дальнѣйшія подробности въ этомъ отношеніи, я упомяну только о слѣдующихъ растеніяхъ, представляющихъ, кромѣ протандріи, еще другія приспособленія въ устройствѣ половыхъ органовъ: *Delphinium* и *Aconitum*, у которыхъ происходитъ движеніе тычинокъ и пестика; раскрываніе первыхъ происходитъ не одновременно. *Ruta graveolens*, гдѣ тычинки приближаются къ столбику. *Nigella* съ рыльцами, достигающими значительнаго развитія, приближающимися къ тычинкамъ. Наконецъ, *Clarkea*, *Pimelea*, *Epilobium*, *Verbena* не представляютъ ничего особеннаго.

---

Перейду затѣмъ къ особой группѣ растеній, представляющихъ протандрію, у которыхъ, кромѣ формы и величины покровныхъ частей, существуетъ еще, по моему мнѣнію, особое обстоятельство, усиливающее протандрію: я разумѣю тѣсное, сближенное распредѣленіе цвѣтовъ въ видѣ головокъ, зонтиковъ и пр. Сюда относятся цѣлыя семейства растеній — *Dipsaceae*, *Compositae*, *Umbelliferae* и др. Тотъ фактъ, что у этихъ растеній рѣзко проявляется протандрія, представляетъ, какъ я полагаю, значительное подтвержденіе высказанному мною выше предположенію о вліяніи различныхъ органовъ цвѣтка другъ на друга въ отношеніи степени развитія и времени созрѣванія. Такъ какъ здѣсь цвѣты сильно сближены, то вѣнчики отъ взаимнаго давленія мало развиваются, и подавляющее ихъ вліяніе на тычинки выражается слабо, поэтому тычинки, не претерпѣвая задержки въ своемъ развитіи, сильно удлиняются, достигаютъ часто сравнительно большой длины и, вслѣдствіе этого, оказываютъ подавляющее вліяніе на возрастаніе и развертываніе рыльца, которое раскрывается здѣсь гораздо позже.

Но перекрестное опыленіе у этихъ цвѣтовъ облегчается еще значительно тѣмъ, что, при близкомъ сосѣдствѣ цвѣтовъ, цвѣточная пыль весьма легко переносится съ одного цвѣтка на другой. И болѣе старые (ранніе) цвѣты, теряя пыль бесполезно для сво-



его цвѣторасположенія, и болѣе молодые (расцвѣтающіе позже), пополняя недостатокъ пыли въ первыхъ, скоро лишаются цвѣточной пыли, пыльники ихъ быстро опоражниваются частію вѣтромъ, чему способствуетъ длина нитей (*Dipsacae*), частію насѣкомыми, уносящими изъ нихъ за одно посѣщеніе гораздо большее количество пыли, чѣмъ если-бы цвѣты сидѣли одиночно (*Compositae*).

Я не буду подробно излагать своихъ наблюденій надъ растеніями упомянутыхъ выше семействъ, тѣмъ болѣе, что *F. Hildebrand* частію уже разобралъ, частію общалъ подробно коснуться тѣхъ отношеній между половыми органами, которые замѣчаются у сем. *Compositae*.

Я приведу здѣсь только свои наблюденія надъ видами *Scabiosa*.

Половые органы созрѣваютъ одновременно: сперва выступаетъ изъ зѣва вѣнчика столбикъ, но остается долго съ неразвернутымъ рыльцемъ, развиваясь далѣе весьма медленно; тычинки видны при раскрываніи цвѣтка согнутыми вдвое по длинѣ нити, потомъ онѣ выпрямляются, пыльники ихъ растрескиваются и выпускаютъ пыль. Такое состояніе тычинокъ продолжается недолго, пыль скоро уносится, нити завядаютъ и тычинки вскорѣ лежатъ завядшими въ трубкѣ вѣнчика; тогда разворачивается рыльце, но, не встрѣчая уже собственной пыли, должно опыляться чужою, что, какъ я уже замѣтилъ, весьма облегчается сдвинутымъ распределеніемъ цвѣтовъ.

Кромѣ того, я наблюдалъ у *S. succisa* еще особое обстоятельство, благопріятствующее въ значительной мѣрѣ не только опыленію чужою пылью, но изъ того-же цвѣторасположенія, но даже требующее опыленія пылью другаго недѣлимаго. Именно, на довольно многихъ экземплярахъ я наблюдалъ или полное, или (сравнительно рѣже) частное недоразвитіе тычинокъ. Въ большинствѣ случаевъ всѣ 4 тычинки остаются въ зѣвѣ, представляя весьма короткія нити и вялые, недоразвитые пыльники. Иногда 1 или 2 тычинки вырастаютъ вполне нормально, выпускаютъ пыль, а остальные атрофированы, даже совершенно не растрескиваются и не даютъ пыли. Слѣдовательно, здѣсь мы видимъ не диморфизмъ, а уже переходъ къ одноплодности. Столбики и рыльца вполне развиты, опыляются постороннею пылью и завязываютъ плодъ. Объяснять это явленіе особою густотою цвѣторасположенія невозможно, такъ-какъ цвѣты съ атрофированными тычинками сидѣли не гуще, а даже рѣже обыкновеннаго. Интересно было бы прослѣдить вліяніе подобной атрофіи въ потомствѣ: дадутъ ли сѣмена этихъ цвѣтовъ однополье или двуполье цвѣты?

Недоразвитіе мужскихъ или женскихъ половыхъ органовъ, наблюдаемое весьма ча-



сто у сем. *Compositae* и друг., *Hildebrand* объясняетъ излишествомъ пыли или невозможностью опыляться пестикамъ первыхъ цвѣтовъ, представляющихъ явленіе протогиніи, полагая, впрочемъ, что атрофія мужскихъ органовъ происходитъ гораздо рѣже, такъ - какъ природа требуетъ или благоприятствуетъ изобилю оплодотворяющаго матерьяла.

Мои наблюденія не подтверждаютъ подобнаго воззрѣнія: я, напротивъ, гораздо чаще встрѣчалъ недоразвитіе тычинокъ и превращеніе цвѣтовъ въ однополые женскіе; притомъ, какъ у *Scabiosa*, такъ и у другихъ, о которыхъ рѣчь будетъ ниже, никакой связи со временемъ появленія цвѣтовъ не наблюдалось. Въ большинствѣ случаевъ всѣ цвѣты на извѣстныхъ недѣлимыхъ представляли подобную атрофію.

---

Болѣе подробный разборъ причинъ и значенія протандріи я надѣюсь представить впослѣдствіи, на основаніи сравнительнаго изученія исторіи развитія половыхъ и покровныхъ органовъ, что, разумѣется, потребуетъ много времени, теперь-же скажу еще нѣсколько словъ о роли протандріи въ ряду другихъ приспособленій, наблюдаемыхъ при опыленіи. Разсматривая явленія протандріи съ точки зрѣнія *Дарвина* и его послѣдователей, т. е. на-сколько полно устраняется при этомъ возможность самоопыленія, непредубѣжденному наблюдателю нельзя не замѣтить, что, представляя наиболѣе распространенную форму половыхъ отношеній въ растительномъ царствѣ, протандрія однако, въ большинствѣ случаевъ, вовсе не представляетъ такого рѣшающаго доказательства, какъ на нее смотрятъ нѣкоторые ученые. Мы видѣли изъ сообщенныхъ наблюденій, что протандрія окончательно устраняетъ возможность самоопыленія только, сравнительно, въ рѣдкихъ случаяхъ; что весьма часто она проявляется далеко неполно, и наконецъ не рѣдко она вовсе не устраняетъ возможности самоопыленія. Поэтому рѣшающимъ, дѣйствительнымъ доказательствомъ во всѣхъ подобныхъ случаяхъ должны быть обстоятельные опыты съ разнаго рода опыленіемъ, съ распространеніемъ ихъ на потомство и пр., что значительно отдалитъ время окончательнаго приговора надъ гипотезою *Дарвина* «О бесполезности самоопыленія и необходимости перекрестнаго опыленія».

---



## II. Явленія протогиніи.

Здѣсь я изложу также нѣсколько случаевъ подобнаго соотношенія половыхъ органовъ какъ въ цвѣторасположеніяхъ сжатыхъ, такъ и въ отдѣльно расположенныхъ цвѣтахъ.

### 1. *P l a n t a g o.*

Всѣ четыре изслѣдованные мною вида: *Pl. major, media, lanceolata, arenaria*, при различномъ устройствѣ и распредѣленіи цвѣтовъ, представляли и различныя половыя отношенія.

*Pl. major* съ длиннымъ колосомъ, короткими тычинками и длинными, сравнительно, рыльцами. Здѣсь рыльца появляются гораздо раньше тычинокъ, развертываніе, опыленіе и даже завяданіе ихъ происходитъ прежде, чѣмъ выпрямляются тычинки и раскрываются пыльники. Распусканіе сперва рылецъ, а потомъ тычинокъ происходитъ или приблизительно въ одно время на всемъ колосѣ (на половинѣ его), или идетъ участками, по нѣсколько мучковъ съ-разу; при этомъ большею частью наблюдается такое соотвѣтствіе, что въ первомъ случаѣ (при почти одновременномъ распусканіи) замѣчается гораздо бѣльшая разница во времени раскрыванія тычинокъ и рыльца, чѣмъ во второмъ, когда распусканіе цвѣтовъ идетъ участками. Подобное-же явленіе, какъ мы увидимъ, повторяется на колосьяхъ *Pl. media*.

При почти одновременномъ распусканіи цвѣтовъ колосъ весь является то совершенно женскимъ, то вполне мужскимъ, и для опыленія его необходима пыль изъ другихъ колосевъ, болѣе старыхъ.

При этомъ верхніе цвѣты опыляются нижними, а для послѣднихъ необходима пыль другихъ колосевъ; у видовъ съ короткими колосьями, гдѣ цвѣты распускаются одновременно, для развернувшихся рылецъ нѣтъ пыли на собственномъ колосѣ, и необходимость перекрестнаго опыленія выставляется болѣе опредѣленно. Относительно завяданія рылецъ нужно замѣтить, что оно обуславливается актомъ опыленія, какъ только оно совершилось, рыльце бурфетъ и завядаетъ; въ противномъ случаѣ рыльце можетъ оставаться довольно долго въ свѣжемъ состояніи (у меня подъ колпакомъ до 4 дней). Поэтому и диогогамія выражается болѣе или менѣе рѣзко, смотря по тому, легко или затруднительно происходитъ опыленіе. Поясненіе этого мы увидимъ на слѣдующихъ видахъ.



*Pl. media*. Колосья нѣсколько короче, а вмѣсто того значительно удлинены тычинки, а въ связи съ этимъ замѣчается меньшая разница между распусканіемъ рылецъ и тычинокъ. Менѣе быстрому завяданію рылецъ способствуетъ еще то обстоятельство, что при распусканіи тычинокъ, 6—7 колецъ разомъ, и при большой густотѣ цвѣтовъ, перенесеніе пыли съ нижнихъ тычинокъ совершается съ меньшимъ удобствомъ; значительное количество пыли падаетъ изъ пыльниковъ на нити и завядаетъ между ними. Рыльца остаются дальше неопыленными.

*Pl. lanceolata* и *arenaria* представляютъ значительное сходство какъ по строенію колоса, такъ и по опыленію и завяданію рылецъ. Тычинки здѣсь средней длины между двумя предыдущими видами, стоятъ не такъ густо, и по этимъ двумъ причинамъ пыль легче переносится вѣтромъ на вышестоящія рыльца, и послѣднія, скорѣе опыляясь, раньше и завядаютъ; кромѣ того, здѣсь, какъ я уже замѣтилъ, гораздо болѣе проявляется перекрестное опыленіе, такъ-какъ разница въ распусканіи тычинокъ и рылецъ значительно больше, а самые колосья меньше.

Я наблюдалъ еще, между прочимъ, у *Pl. arenaria* нахожденіе диморфныхъ цвѣтовъ, отличающихся отъ обыкновенныхъ и расположенныхъ на колосьяхъ опредѣленной формы. На колосьяхъ, удлиненныхъ болѣе обыкновеннаго, находятся цвѣты съ чрезвычайно короткими столбиками, едва выдающимися изъ вѣнчика, при разсматриваніи большого числа ихъ наблюдаются переходы въ обыкновенные. Слѣдовательно, замѣтно извѣстное соотношеніе между числомъ цвѣтовъ и ихъ развитіемъ. Значеніе этихъ диморфныхъ цвѣтовъ при опыленіи осталось мнѣ неизвѣстнымъ.

## 2. E u p h o r b i a.

*Euph. esula, virgata* и др. Рыльца развиваются гораздо раньше тычинокъ; когда послѣднія растрескиваются, то рыльца уже опылены и отклонены внизъ. Самоопыленіе здѣсь устранено. При этомъ я наблюдалъ, какъ у растений съ протандрією, переходъ въ однополость вслѣдствіе такого-же недоразвитія тычинокъ. Здѣсь, впрочемъ, также какъ у *Chenopodium* (см. дальше), подобная атрофія и переходъ въ однополость представляются весьма понятными и могутъ быть объясняемы какъ непосредственный результатъ диогаміи.

У *Euph. virgata* цвѣты, занимающіе центръ зонтика, состоятъ или изъ одного пестика, а вмѣсто тычинокъ находятся только нити, или тычинки вмѣстѣ съ пыльниками такъ мало развиты, что остаются заключенными подъ покровомъ околоцвѣтника, не вы-



ходя наружу (даже у отцвѣтшихъ цвѣтовъ); пыльники ихъ не растрескиваются, пыль не выпадаетъ. Иногда случается, что развита нормально только одна тычинка, а остальные находятся въ зачаточномъ видѣ. Такимъ образомъ, рядомъ съ однополыми цвѣтами по функціи развиваются и однополые по строенію. Ниже мы встрѣтимся еще съ подобными образованіями.

### 3. *Chenopodium*.

*Ch. urbicum* представляетъ сильно выраженную протогинію. Рыльце опыляется, когда цвѣтокъ еще закрытъ, а оно выставляется наружу изъ листочковъ околоцвѣтника. При раскрываніи цвѣтка и растрескиваніи пыльниковъ рыльце уже совершенно засохло. Какъ результатъ подобной, сильно выраженной, протогиніи, слѣдуетъ считать, по моему, присутствіе большого количества или вполне однополыхъ (женскихъ) цвѣтовъ, или съ зачаточными тычинками. Явленіе это, полагаю, можно объяснить тѣмъ, что начинающій рано развиваться пестикъ, опыленный болѣе старыми цвѣтами, сильно разрастается и заглушаетъ молодыя еще тычинки. Этому способствуетъ въ значительной степени слишкомъ густое цвѣторасположеніе, такъ-какъ сперва развившіеся опыленные цвѣты сдавливаютъ при дальнѣйшемъ ростѣ болѣе молодые, оказывая при этомъ особенно неблагоприятное вліяніе на органы, играющіе и безъ того значительно подчиненную роль.

Что дѣйствительно подобное объясненіе можетъ имѣть мѣсто, доказываютъ наблюденія надъ слѣдующимъ видомъ, *Ch. polispermum*, гдѣ замѣчается удивительное совпаденіе — цвѣторасположеніе менѣе сжато, протогинія выражена не такъ рѣзко, и результатомъ всего этого является отсутствіе однополыхъ цвѣтовъ. Едва-ли подобный наглядный примѣръ можетъ быть названъ случайностью и не наведетъ на мысль о тѣсной зависимости, существующей между формой и распредѣленіемъ цвѣтовъ и ихъ половыми отправленіями.

Наблюденія надъ *Chenopodium*, *Euphorbia* и др. говорятъ въ пользу предположенія *Hildebrand*-а, что однополые цвѣты произошли изъ гермафродитныхъ постепенной атрофіей какого-либо полового органа, а не обратно. Дѣйствительно, мы видимъ одинъ видъ *Chenopodium*, гдѣ нѣтъ и малѣйшаго намека на однополость, въ другомъ рядомъ съ гермафродитными появляются и однополые цвѣты, въ близкомъ родѣ *Atriplex* однополость получаетъ перевѣсъ, а у *Spinacia* видимъ только однополые цвѣты. Переходя далѣе къ слѣдующимъ семействамъ однопокровныхъ *Urticaceae*, *Amarantaceae*, *Betulineae* и пр., находимъ, что при той-же формѣ цвѣторасположенія (болѣе или ме-



нѣе густаго, сжатаго) сохраняется вполне, или съ переходами, принципъ однополости, и при томъ одновременное распусканіе мужскихъ и женскихъ цвѣтовъ.

#### 4. S p i r a e a.

*Sp. callosa* также можетъ быть отнесена сюда. Цвѣты расположены въ густыхъ щиткахъ, и такъ-какъ тычинки растопырены, то почти касаются чужихъ рылецъ, почему перекрестное опыленіе можетъ легко происходить, благопріятствуя не вполне обозначенной протогиніи. Въ большинствѣ случаевъ рыльца уже опылены, и даже верхушки ихъ завядаютъ, когда трескаются пыльники, но такъ-какъ разница въ созрѣваніи тѣхъ и другихъ невелика, то и самоопыленіе не устранено окончательно.

Остается еще вѣрнѣе разсмотрѣть нѣкоторые случаи протогиніи у отдѣльно расположенныхъ цвѣтовъ, у которыхъ, по неизмѣннѣ нѣсколькихъ видовъ одного и того-же рода, я не имѣлъ возможности произвести достаточнаго числа сравнительныхъ наблюденій, но и изъ имѣющихся можно получить кой-какіе интересные выводы.

#### 1. S c r o p h u l a r i a.

Въ молодомъ, только-что распустившемся, цвѣтѣ рыльце уже выдается изъ зѣва вѣнчика и вслѣдъ за этимъ развертывается и опыляется. Тычинки въ это время еще лежатъ съ согнутыми нитями въ глубинѣ зѣва, пыльники ихъ не растреснулися. Потомъ онѣ выпрямляются, приближаются къ рыльцу и одна за другой тоже выставляются нѣсколько изъ зѣва; но даже теперь, когда рыльце уже опылено чужою пылью, самоопыленіе, вслѣдствіе взаимнаго отношенія половыхъ частей, встрѣчаетъ большое затрудненіе: тычинки стоятъ почти вертикально, а растрескивается только верхняя сторона пыльниковъ, рыльце же выдвинуто изъ зѣва вѣнчика и наклонено внизъ, однимъ словомъ, отношеніе весьма сходное съ встрѣчающимся у видовъ *Euphorbia*.

У *Hermannia disticha* протогинія выражена еще слабѣе, что можетъ быть объяснено колокольчатой, значительно замкнутой формой вѣнчика.

#### 2. R e s e d a.

У *Res. myriophylla* особое расположеніе цвѣточныхъ частей еще болѣе ослабляетъ явленіе протогиніи. Раньше раскрывшіяся рыльца такъ густо окружены многочисленными тычинками (большое число которыхъ, вѣроятно, задерживаетъ болѣе раннее развертываніе его) и вѣнчикомъ, что почти никогда не видно ихъ опыленія до растре-



скрыванія собственныхъ тычинокъ. Послѣ же этого на рыльца падаетъ цѣлая масса пыли и самоопыленіе неизбежно происходитъ; какъ оно дѣйствуетъ, это другой вопросъ. За-тѣмъ упомянувши только о видахъ *Phygelius* и *Hypericum*, гдѣ протогинія ясно выражена, перехожу къ *Solanum*, представляющему интересныя измѣненія въ формѣ половыхъ отношеній.

### 3. *Solanum*.

Исслѣдованные мною виды *Sol. tuberosum*, *nigrum* и *Dulcamara*, по своимъ половымъ отправленіямъ, связываютъ всѣ три формы половыхъ отношеній — протогинію, протандрію и возможность самоопыленія.

*Sol. tuberosum*. Еще до раскрыванія цвѣтка, въ почкѣ, рыльце выдается надъ тычинками, при раскрываніи цвѣтка рыльце настолько удаляется отъ тычинокъ, что перенесеніе на него пыли возможно только съ помощью насѣкомыхъ. Но въ это время тычинки еще не раскрыты, только рыльце ослизняется и становится годнымъ къ опыленію, и дѣйствительно вскорѣ, когда собственная пыль еще не вышла, уже наблюдается полное опыленіе рыльца.

*Sol. nigrum*. Далеко не такъ ясно выражены половыя отношенія въ этомъ видѣ. Во-первыхъ, тычинки растрескиваются значительно раньше (не въ почкѣ ли еще?), во-вторыхъ, столбикъ гораздо короче, находится на одномъ уровнѣ съ тычинками и при растрескиваніи ихъ пыль падаетъ въ изобиліи на рыльце, опыляя его; это происходитъ при раскрываніи цвѣтка, когда было еще мало данныхъ для перенесенія постоянной пыли, слѣдовательно, здѣсь самоопыленіе имѣетъ преимущество.

Сравнивая вѣнчики обоихъ видовъ, мы видимъ полное совпаденіе съ фактами, наблюдаемыми у протандрическихъ формъ: У *Solan. nigrum* вѣнчикъ гораздо меньше, слѣдовательно, онъ менѣе задерживаетъ развитіе тычинокъ, которыя поэтому и созрѣваютъ раньше, а это обстоятельство задерживаетъ раннее распусканіе рыльца.

Наконецъ 3-й видъ *Sol. Dulcamara* идетъ еще дальше по этому пути: тычинки у него не только сравниваются въ созрѣваніи съ рыльцемъ, но даже замѣтно опережаютъ его, представляя довольно ясно выраженный характеръ протандріи. Самоопыленіе здѣсь затрудняется еще тѣмъ, что рыльце значительно удалено отъ тычинокъ, и опыленіе его происходитъ гораздо позже растрескиванія собственныхъ пыльниковъ. Вѣнчикъ значительно менѣе развитъ, чѣмъ у картофеля.

Этимъ закончу я изложеніе явленій протогиніи; въ главномъ, т. е. относительно свя-



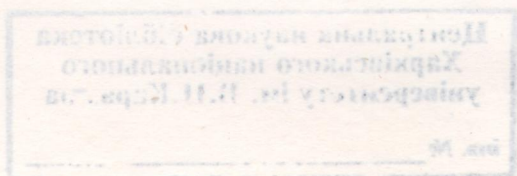
ви половых отправлений съ формой и величиной покровныхъ цвѣтовыхъ частей они вполне совпадаютъ съ изложенными наблюденіями надъ протандріей, представляя замѣчательную особенность въ ускоренномъ развитіи и развертываніи рыльца.

Резюмируя все сказанное мною относительно дихогаміи у растений, я вывожу слѣдующія заключенія. Дихогамія вызывается неравномѣрнымъ развитіемъ различныхъ органовъ, составляющихъ цвѣтокъ. Такъ-какъ при тѣсномъ распредѣленіи цвѣтотъ зависимость между отдѣльными органами выражается гораздо яснѣе, то мы и встрѣчаемъ болѣе или менѣе рѣзко-обозначенную дихогамію у цѣлаго ряда семействъ съ густымъ, сжатымъ цвѣторасположеніемъ, каковы — *Dipsaceae*, *Compositae*, *Umbelliferae*, *Plantaginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Urticaceae*, *Juncaceae*, *Gramineae* (частью или всѣ?) и пр.

Такъ-какъ по порядку развитія тычинки предшествуютъ столбику, то большинство дихогамистовъ естественно представляетъ явленія протандріи; но если смотрѣть на дихогамію какъ на средство, направленное къ устраненію возможности самоопыленія, то протогинія достигаетъ этой цѣли болѣе совершенно. Здѣсь мы, во-первыхъ, встрѣчаемъ мало цвѣтотъ съ трубчатымъ или вальковатымъ вѣнчикомъ, который затруднялъ бы доступъ посторонней пыли, а у протандрическихъ цвѣтотъ много подобныхъ формъ, гдѣ пыль раскрывшихся раньше тычинокъ сохраняется долго, часто до полного развертыванія рыльца; во-вторыхъ, при протогиніи рыльце, развиваясь раньше тычинокъ, въ большинствѣ случаевъ тотъ-часъ же и опыляется, такъ-что, если тычинки хотя немного отстаютъ въ развитіи отъ пестика, при разверзаніи и выпусканіи пыли онѣ застаютъ уже опыленное и даже увядшее рыльце, чѣмъ вполне устраняется возможность самоопыленія.

У протандрическихъ же цвѣтотъ необходима значительная разница въ развитіи половыхъ частей, чтобы вся пыль могла быть унесена изъ собственныхъ тычинокъ, и онѣ успѣли бы завянуть до момента развертыванія рыльца, или чтобы продолжительность жизни тычинокъ была ограничена весьма краткимъ срокомъ; но оба эти случая встрѣчаются, сравнительно, рѣдко.

Слѣдовательно, если смотрѣть съ точки зрѣнія защитниковъ теоріи безполезности и устранимости самоопыленія, то прійдется заключить, что природа не вполне заботится о приведеніи этого закона въ исполненіе, отдавая предпочтеніе способу значительно менѣе совершенному и, напротивъ, давая меньшій ходъ болѣе цѣлесообразному средству.





На проявленіе диогогаміи, кромѣ густаго распредѣленія цвѣтовъ, имѣють, по моему мнѣнію, значительное вліяніе слѣдующія обстоятельства: а) форма цвѣточныхъ органовъ, б) ихъ сравнительная величина, с) время наибольшаго развитія, сравнительно съ возрастаніемъ и развитіемъ половыхъ органовъ и d) относительное распредѣленіе покровныхъ и половыхъ органовъ на цвѣточномъ ложѣ.

Только принимая во вниманіе всѣ эти условія во взаимномъ отношеніи различныхъ органовъ цвѣтка, можно болѣе или менѣе вѣрно заключать о проявленіи диогогаміи, и только такого рода наблюденія могутъ быть приводимы въ пользу или противъ предложенной мною гипотезы.

Объ остальныхъ приспособленіяхъ, наблюдаемыхъ при опыленіи цвѣтовъ, я могу сообщить только небольшое число наблюденій, такъ-какъ мое главное вниманіе обращено было на явленія диогогаміи.

### III. Явленія разноформности цвѣтовъ.

#### 1. *Convolutus*.

При раскрываніи цвѣтовъ у *Conv. arvensis* рыльце выдается надъ тычинками, и послѣднія кромѣ того обращены растрескивающимися поверхностями наружу (*extrorsae*). Раскрываніе половыхъ органовъ происходитъ почти одновременно. Но главное приспособленіе, благоприятствующее постороннему опыленію, это — явленіе, которое мы встрѣчали уже не разъ у диогогамическихъ растений, именно — атрофія тычинокъ или пестика; здѣсь оба случая имѣють мѣсто, хотя атрофія тычинокъ происходитъ гораздо чаще. Въ нѣкоторыхъ цвѣтахъ замѣчается совершенное отсутствіе пестика: вмѣсто него въ центрѣ цвѣтка находилось небольшое возвышеніе; тычинки этихъ цвѣтовъ были вполне нормально развиты. Но значительно чаще происходитъ атрофія тычинокъ, или 1—2 остаются съ прежнимъ устройствомъ, а остальные сильно укорачиваются и едва видны въ трубкѣ вѣнчика, иногда онѣ еще содержатъ пыль, въ другихъ случаяхъ пыльники ихъ вялы, безъ пыли. Рыльца этихъ цвѣтовъ всегда опыляются и пестики завязываютъ плодъ. Распредѣляются подобныя цвѣты различно, или на отдѣльныхъ недѣльныхъ, ничѣмъ впрочемъ не отличныхъ отъ остальныхъ, или перемѣшанно съ нор-



мальными цвѣтами. Никакого соотношенія съ формою цвѣтка, мѣстонахожденіемъ цвѣтовъ и самаго растенія я не могъ подмѣтить.

## 2. *Verbascum*.

*Verb. Thapsiforme*. Тычинки расположены такимъ образомъ, что непосредственное опыленіе происходитъ не можетъ; но такъ-какъ тычинки, хотя и распускаются раньше рыльца, но еще долгое время сохраняютъ пыль, то самоопыленіе съ помощью насѣкомыхъ происходитъ легко. Я наблюдалъ нѣсколько разъ посѣщеніе этого растенія пчелами; оно въ главныхъ чертахъ происходитъ слѣдующимъ образомъ: пчела, прилетая на цвѣтокъ, садится сперва на одну изъ боковыхъ тычинокъ, потомъ перелетаетъ на пестикъ, причемъ опыляетъ ее, отсюда переходитъ на верхнія (волосистыя) тычинки, въ которыхъ долго роется, за-тѣмъ опять на пестикъ. Такъ-какъ она нѣсколько разъ возвращается на тотъ-же цвѣтокъ, то и перекрестное опыленіе происходитъ легко.

Но кромѣ обыкновенныхъ цвѣтовъ я наблюдалъ экземпляры съ цвѣтами, представляющими чрезвычайно короткіе столбики и нѣсколько меньшій вѣнчикъ. Нити тычинокъ были тоже короче, сравнительно съ обыкновенными, но все-таки превосходили (даже верхнія) длину столбика, отчего пыль изъ нихъ могла легче попадать на рыльце.

Упомяну еще объ атрофіи тычинокъ, которую я довольно часто наблюдалъ у *Dianthus Deltoides*, о полиморфныхъ цвѣтахъ у *Lythrum Salicaria* съ короткими, средними и длинными столбиками и тычинками, содержащими различную пыль (5 верхнихъ зеленую, 5 нижнихъ — желтую).

Наконецъ у *Sagittaria sagittaeifolia* я имѣлъ случай наблюдать явленіе, подтверждающее, по моему мнѣнію, гипотезу о происхожденіи однополыхъ цвѣтовъ изъ гермафродитныхъ. Именно, женскіе цвѣты состояли изъ однихъ только плодниковъ, въ мужскихъ же въ центрѣ цвѣтка, окруженные многочисленными тычинками, находились въ большемъ числѣ пестики по-видимому нормально развитые, но они не завязывались въ плодъ и засыхали вмѣстѣ съ тычинками.

Этотъ фактъ можно объяснить въ пользу дарвиновской теоріи такимъ образомъ, что, вслѣдствіе безполезности самоопыленія, въ женскихъ цвѣтахъ атрофировались мало по малу тычинки, а въ мужскихъ пестики находятся еще въ-началѣ атрофіи; собственная пыль не дѣйствуетъ на нихъ, а посторонней трудно попасть, но во всякомъ случаѣ, такъ-какъ никогда не наблюдается развитія ихъ въ плодъ, нужно предположить, что



они вообще неспособны опыляться, отчасти уже подвергнувшись регрессивному метаморфозу, и съ теченіемъ времени могутъ совершенно исчезнуть. Это объясненіе совпадаетъ съ другими, изложенными выше, наблюденіями надъ постепеннымъ переходомъ гермафродитныхъ цвѣтовъ въ однополые.

#### IV. Особое положеніе половыхъ органовъ.

Въ приспособленіямъ, устраняющимъ или затрудняющимъ возможность самоопыленія, слѣдуетъ еще отнести особое положеніе половыхъ органовъ относительно другъ друга, такое наблюдалъ я, напр., у слѣдующихъ растений:

##### 1. *Thalictrum*.

*Th. minus*. Тычинки значительно длиннѣе столбиковъ и сперва закрываютъ ихъ своими нитями, такъ-какъ цвѣты повислые. Передъ растрескиваніемъ пыльниковъ нити еще болѣе удлиняются, околоцвѣтникъ въ это время оттопыривается и открываетъ столбики; послѣдніе выростаютъ и заворачиваются рыльцами вверхъ. Такимъ образомъ половые органы направлены въ противоположныя стороны и разстояніе между ними доходитъ до 1 — 2 см., а оба эти обстоятельства устраняютъ почти всякую возможность самоопыленія. Между тѣмъ перенесеніе пыли изъ верхнихъ цвѣтовъ на нижніе происходитъ весьма легко, даже при небольшомъ колебаніи вѣтра. Околоцвѣтникъ вскорѣ падаетъ, и опыленіе еще болѣе облегчается: дѣйствительно, въ это время всѣ тычиночныя нити и пестики изобильно покрыты пылью. Пчелы также часто посѣщаютъ эти цвѣты, держась главнымъ образомъ около пестиковъ и опыляя ихъ. Здѣсь я замѣтилъ некоторую зависимость въ развитіи половыхъ органовъ, что имѣлъ возможность подтвердить потомъ на другихъ растеніяхъ, напр. у *Cuscuta*, *Thesium* и пр.; это увеличеніе числа плодниковъ или столбиковъ (здѣсь до 4), которое влечетъ за собою недоразвитіе нѣсколькихъ тычинокъ; у *Cuscuta* при появленіи лишняго столбика исчезаетъ одна изъ тычинокъ. Подобная тѣсная зависимость въ развитіи различныхъ органовъ цвѣтка говоритъ въ пользу высказаннаго мною предположенія о причинахъ диогаміи. Въ своемъ сочиненіи «Ученіе о гимносперміи» я указалъ также на нѣсколько случаевъ, гдѣ подобная зависимость легко можетъ быть прослѣжена.

##### 2. *Viola*.

*Viol. tricolor*. Я помѣщаю ее здѣсь, такъ-какъ *F. Hildebrand* указываетъ на нее, какъ на замѣчательный примѣръ устраненнаго самоопыленія, хотя мои собственныя на-



блюдения не подтверждают этого. Именно, я видѣлъ, что тычинки растрескиваются очень рано, такъ-что не было ни одного распутившагося цвѣтка, гдѣ-бы уже не высыпалась пыль изъ тычинокъ. Растрескиваніе тычинокъ происходитъ на внутренней поверхности тычиночной трубки, при чемъ вся полость ея наполняется пылью; потомъ, вслѣдствіе наклоннаго положенія цвѣтовъ, пыль изъ трубки высыпается чрезъ особую выемку, находящуюся подъ нижней поверхностью столбика, и наполняетъ бороздку вѣнчика, которая покрыта волосками и доходитъ до самаго рыльца. Такъ-какъ пыли высыпается довольно много и она непосредственно прилегаетъ къ нижней губѣ рыльца, то достаточно движенія цвѣтка отъ вѣтра, или небольшого передвиженія рыльца при посѣщеніи насѣкомыхъ, чтобы собственная пыль попала на рыльце, и я весьма часто наблюдалъ опыленную именно нижнюю губу рыльца, непосредственно прилегающую къ бороздкѣ съ пылью. На основаніи этихъ наблюденій я не могу считать, подобно Гильдебранду, что самоопыленіе здѣсь вполнѣ устранено.

#### V. Явленія неустраненнаго самоопыленія.

Сюда я долженъ отнести, кромѣ нѣкоторыхъ дихогамическихъ растений, о которыхъ упомянуто выше, большинство изъ сем. бобовыхъ, губоцвѣтныхъ, крестоцвѣтныхъ, лютиковыхъ, а также значительное число отдѣльных родовъ изъ различныхъ семействъ каковы: *Thesium*, *Potentilla*, *Geum*, *Cuscuta*, *Rubus*, *Nicotiana*, *Hyoscyamus*, *Lysimachia*, *Myosotis*, *Veronica*, *Alisma*, *Borrago* и др.

Всѣ они характеризуются тѣмъ, что половые органы раскрываются одновременно и находятся въ такомъ положеніи, что пыль переносится на рыльце непосредственнымъ прикосновеніемъ, колебаніями вѣтра, посѣщающими насѣкомыми и пр. Но вообще замѣтно никакихъ приспособленій, затрудняющихъ этотъ способъ опыленія.

Наконецъ относительно сем. *Cruciferae*, у которыхъ Гильдебрандъ наблюдалъ интересное поворачиваніе тычинокъ пыльника наружу, при чемъ значительно затрудняется возможность самоопыленія (онъ впрочемъ замѣчаетъ по этому поводу — всѣ ли крестоцвѣтныя представляютъ такое явленіе?). Я могу замѣтить, что изслѣдованные мною — *Capsella bursa pastoris*, *Berteroa incana*, *Cheiranthus*, *Raphanus*, *Syrenia* не представляли подобнаго приспособленія, и пыльники у нихъ постоянно были обращены къ рыльцу, такъ-что самоопыленіе происходило безпрепятственно.



Въ заключеніе скажу нѣсколько словъ о произведенныхъ мною опытахъ надъ искусственнымъ опыленіемъ, причемъ взяты были слѣдующія растенія: виды *Plantago*, *Delphinium consolida*, *Impatiens Balsamina*, *Prunella vulgaris*, *Cheiranthus Cheiri*, *Linaria vulgaris*, *Polygala comosa*; всѣ они цвѣли у меня подъ стеклянными колпаками, отчего нѣкоторые, какъ *Linaria* и *Polygala*, страдали отъ избытка влажности и плохо развивали цвѣты, съ остальными дѣло шло лучше. Интереснѣе всего оказался результатъ, полученный съ бальзаминомъ. Изъ 8 цвѣтовъ, расцвѣтшихъ на немъ, 2 опылены были пылью съ другихъ цвѣтовъ, 2 — собственной пылью и 4 оставлены безъ искусственнаго опыленія. Всѣ 8 цвѣтовъ завязали плоды, которые при разрываніи представляли значительное число нормальныхъ сѣменъ, до зрѣлости они еще не достигли. Этотъ результатъ тѣмъ болѣе интересенъ, что не опыленные искусственно были самые верхніе, позже другихъ развившіеся, которымъ не откуда было получить пыли, кроме собственныхъ тычинокъ. Между тѣмъ самое устройство цвѣтка здѣсь, по видному, значительно не благопріятствуетъ самоопыленію, и Гильдебрандъ, основываясь на немъ, считалъ здѣсь возможность самоопыленія совершенно устраненною. Я самъ, приступая къ опытамъ, ожидалъ подобнаго-же результата, почему и опылил 2 цвѣтка пылью собственныхъ тычинокъ.

*Prunella*, предоставленная самой себѣ, въ большинствѣ цвѣтовъ развила зрѣлые плоды; у *Cheiranthus* число вполне развившихся и созрѣвшихъ стручьевъ было значительно меньше, чѣмъ недоразвившихся, хотя самоопыленіе происходило безпрепятственно. Наконецъ у *Delphinium* пестикъ, опыленный искусственно собственной пылью, развился въ плодъ, а остальные, неопыленные искусственно, завяли.

Считая эти опыты далеко недостаточными, я однако не могу не заявить, что они вовсе не подтверждаютъ предположенія о полной устранимости или бесполезности самоопыленія. Во всякомъ случаѣ необходимость новыхъ, болѣе полныхъ и тщательныхъ опытовъ чувствуется весьма наглядно.



# ПЕРЕЧЕНЬ РАСТЕНИЙ,

у которыхъ были наблюдаемы мною способы опыленія и отношенія между половыми и покровными органами. Обозначенныя звѣздочкой \* растения частью описаны здѣсь подъ общимъ обзоромъ семействъ, частью не упомянуты, какъ непредставляющія ничего особеннаго.

* Achillea.	Cuscuta.	Linaria.	Ruta.
Aconitum.	* Cynoglossum.	* Lychnis.	Sagittaria.
Agrimonia.	Clarkea.	Lythrum.	Saponaria.
* Ajuga.	Cheiranthus.	Lysimachia.	Scabiosa.
Alisma.	* Daucus.	Malachium.	Scrophularia.
Allium.	Delphinium.	Malva.	* Senecio.
Althaea.	Dianthus.	Mentha.	Silene.
* Amaranthus.	* Echium.	* Myosotis.	Sinapis.
Anchusa.	* Epilobium.	* Nigella.	Solanum.
* Anethum.	* Eryngium.	Ononis.	Spinacia.
* Astragalus.	Eudianthe.	Origanum.	Spiraea.
Atriplex.	Euphorbia.	* Oenothera.	Symphytum.
* Ballota.	* Fragaria.	Nicotiana.	Syrenia.
Berteroa.	Galium.	Phigelius.	Thalictrum.
Borrago.	Geranium.	Polygala.	Thesium.
Campanula.	* Geum.	Potentilla.	* Thymus.
Capsella.	Gypsophylla.	Prunella.	Trifolium.
* Centaurea.	Hyoscyamus.	* Pimelea.	Verbascum.
* Chelidonium.	Hypericum.	Plantago.	* Verbena.
Chenopodium.	Impatiens.	* Ranunculus.	Viola.
* Cichorium.	* Juncus.	Raphanus.	Veronica.
* Cirsium.	* Lamium.	Reseda.	
Convolvulus.	* Lappa.	* Robinia.	
Cucubalus.	Lavatera.	* Rubus.	