

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. Г. ТАМАМШЯН

**ВТОРИЧНАЯ ГИПОГИНИЯ ЦВЕТКА ЗОНТИЧНЫХ И ПРИНЦИП  
СМЕНЫ ФУНКЦИЙ У РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 24 V 1948)

Принцип смены функций был установлен А. Дорном<sup>(1)</sup> и разработан в ряде работ эволюционистов<sup>(2-6)</sup>. В ботанике подобная идея была высказана Потонье<sup>(7)</sup>, который рассматривал морфологию как учение о взаимоотношениях между структурными изменениями органов растений и переменной их функций у следующих друг за другом поколений организмов. Однако в морфо-ботанической литературе обычно происхождение различных органов растений изучается независимо от их функций. Лишь в исследованиях К. Зажурило<sup>(8)</sup> и Б. М. Козо-Полянского<sup>(9)</sup> мы встречаемся с упоминанием закона Дорна.

Вопрос о природе завязи зонтичных до сих пор не нашел единогогласного разрешения среди морфологов. Оставляя в стороне старые теории происхождения нижней завязи вообще и в частности зонтичных, достаточно разработанные в статьях Б. М. Козо-Полянского, я останюсь лишь на интерпретациях, предложенных за последнее 25-летие. Интерпретации эти следующие.

1) Нижняя завязь представляет осевой бокал, внутренняя сторона которого одета конгенитально сросшимися плодолистиками<sup>(10,11)</sup>.

2) Происхождение нижней завязи осевое, плодолистиками являются только свободные столбики и рыльца<sup>(13)</sup>.

3) Нижняя завязь зонтичных состоит из сросшихся базальных частей цветолостьев, приросших к плодолистикам<sup>(15-19)</sup>.

4) Нижняя завязь есть вогнутая цветочная ось, обросшая внутри плодолистиками, а снаружи чашелистиками<sup>(20,21)</sup>.

5) А. Н. Бояркин<sup>(22)</sup> воскресил теорию Мартея, по которой завязь зонтичных состоит из двух частей: верхней — из двух сросшихся плодолистиков (стилоподиев) и нижней — осевого происхождения. Позже и Б. М. Козо-Полянский<sup>(23)</sup> высказался за то, что завязь зонтичных „большая частью сначала верхняя“.

Занимаясь морфологией завязи и плода некоторых родов зонтичных (*Actinolema*, *Lagoecia*, *Hohenackeria*, *Oenanthe*, *Heracleum*, *Anethum*, *Zozima*, *Pentapleium*, *Smyrniopsis*, *Scandix*, *Echinophora*), я сделала несколько иные выводы о природе цветка зонтичных. В основу моих исследований положена идея о неразрывности связи между формой и функцией. Возникновение современной структуры между зонтичных рассматривается мной с точки зрения принципа смены функций, который, как известно, с одной стороны учитывает исторический процесс (развитие органа от предка к потомку), а с другой, опирается на данные сравнительной морфологии взрослых частей, принимая во внимание также факты истории индивидуального развития, так как здесь „мы наблюдаем, хоть и видоизмененные, но реальные морфологические процессы“<sup>(5)</sup>, стр. 22).

На ранних стадиях развития цветка разграничение осевых и придаточных тканей очень трудно и условно. Обычно из цветоножки стела проходит в цветоложе и разбивается на 10 (очень редко 20) пучков. Это число пучков (10) типично и фиксировано для стеблевой части цветка зонтичных. В зрелых плодах эти пучки соответствуют чашелистикам и лепесткам и являются основанием первичных ребер плода (функциональные и морфологические отношения первичных и вторичных ребер плодов некоторых зонтичных мной разобраны более подробно в статье, посвященной роду *Astrodaucus* (24)). Бугорки двух плодолистиков закладываются в центре осевой ткани. Верхняя их часть разрастается в так называемые стилоподии со столбиками и рыльцами. Они снабжаются проводящими пучками, отходящими от пучков чашелистиков и лепестков. При этом 4 пучка (2 от лепестка и 2 от чашелистика) являются их брюшными пучками и спускаются в центр осевой части цветка. Никакой инвагинации цветоложа и связанной с ней инверсии пучков, имеющей место в родах с нижней завязью, как, например, у родов *Darbya* или *Rosa*, не наблюдается. На ранних стадиях мы находим в каждом стилоподии по 5 пучков. Это пучки плодолистиков: 1 спинной, 2 боковых и 2 краевых, срастающихся в брюшной пучок. От каждого брюшного продолжающегося в область оси пучка отходят по 2 фуникулярных пучка. Из стилоподиев в каждый столбик проходит по 3 пучка. Иногда их число редуцируется до 2 или 1. При основании стилоподиев на границе их с осевой тканью закладываются 4 семязпочки, из которых обычно развиваются только 2. Таким образом, именно стилоподии являются не только местом возникновения семязпочек, но и хранилищем этих семязпочек на первых порах жизни цветка. Именно они представляют собой завязь в морфологическом понимании и вместе со столбиками и рыльцами составляют верхнюю апокарпическую часть завязи.

В нижней части, которая прилегает непосредственно к осевой части, можно различить синкарпическую и паракарпическую части. Когда разрастается осевая часть и в ней появляются возникшие путем вставочного роста полости, в которые спускаются семязпочки, стилоподии меняют свою функцию и берут на себя роль нектарников. Обе половины стилоподия состоят из мелких железистых клеток, продуцирующих нектар для привлечения короткохоботковых насекомых. Вскоре после опыления осевая часть цветка разрастается и превращается в так называемые „мерикарпии“, а стилоподии настолько высыхают, что иногда их трудно найти в зрелых плодах. Здесь мы встречаемся с одним из положений принципа смены функций, особенно разработанным Б. С. Матвеевым (6), которое заключается в том, что строение и функция органов могут меняться на разных стадиях индивидуального развития. Ранее А. Н. Северцов (4) разработал понятие ценогенеза: признаки, функционирующие в течение онтогенеза, у взрослых форм исчезают, но бывают полезны развивающемуся организму.

Нижняя завязь в филогенетическом ряду растений появилась после верхней. У очевидных предков зонтичных, у аралиевых, мы находим следующие типы завязей. Гавайское растение *Pterotropia gymnocarpa* имеет верхнюю завязь; другие виды этого рода имеют среднюю завязь, а плющ (*Hedera*) имеет все переходы от перегинии к эпигинии. Большинство примитивных аралиевых имеет нижнюю завязь, состоящую из многих (от 100 до 5) плодолистиков. Об этом свидетельствует наличие двух кругов проводящих пучков: круг периферический — пучки цветолистьев, внутренний круг — пучки плодолистиков. У вторичных аралиевых типа *Fatsia* и *Myodocarpus* завязь нижняя и число плодолистиков редуцируется до 2. У первобытных аралиевых плод ягодообразный или костянкoвый и семена распространяются большей частью эндозоохорно. Поэтому у них не происходит

распадания плода и преобразования брюшных пучков в прокарпофор. У *Myodocarpus* и ему подобных вторичных аралиевых брюшные пучки образуют прокарпофор.

У зонтичных произошла не только редукция числа плодолистиков, но и редукция той трубчатой части плодолистиков, которая у их предков была заключена в осевой части и представляла, таким образом, настоящую нижнюю завязь. Рудименты этой части плодолистиков мы находим лишь в виде центральных брюшных пучков. Иногда у примитивных зонтичных типа *Hydrocotyloideae* мы находим 10 периферических и 10 центральных пучков — рудиментарных плодолистиков. У некоторых древних *Apioideae*, как, например, у *Pastinaceae*, в боковых ребрах под крыльями находится мощный двойной пучок — остаток бокового пучка плодолистика плюс пучок одного из цветостильев. Иногда в случаях аномалий в осевой части цветка, кроме пучков цветостильев, могут быть встречены и плодолистковые пучки (6—8), которые некоторыми учеными принимались за следы второго круга тычинок, но которые скорее можно рассматривать как тератологическую реверсию — следы плодолистиков. В других аномальных случаях, наоборот, нарушается фиксированное для зонтичных число 10 в сторону уменьшенного, неопределенного числа пучков (3—4) (случай с *Astrodaucus*).

Таким образом, в более поздних стадиях развития цветка зонтичных функция плодолистиков — защита семяпочек, а затем семян — перешла к осевой части цветка. Сами же плодолистки, выраженные морфологически в стилоподиях, в разные периоды жизни цветка меняют свою функцию, являясь то плодолистками в узком смысле слова, то нектарниками.

При появлении — в связи с изменившимися внешними условиями — ксерокарпии (редукция сложных слоев мезо- и эндокарпа ягодообразных плодов аралиевых) и шизокарпии (распадание на два полуплодика) брюшные пучки плодолистиков, которые у первобытных аралиевых выполняли только функцию питающих проводящих пучков, у зонтичных в результате вторичной дифференциации принимают на себя функцию карпофора.

Дальнейшая редукция цветка зонтичных происходит в следующих направлениях.

1) Редукция верхней апокарпической части стилоподия не только в процессе индивидуального развития, но при переходе от одного рода к другому. Так, часть *Apioideae* Нового Света имеет только нижнюю приосевую часть стилоподия и длинные нитевидные столбики (так называемые эстилоподиаты). В тычиночных цветках зонтичных мы находим только апокарпическую часть стилоподиев — нектарники, иногда с рудиментами столбиков; таким образом, мужские цветки зонтичных являются в некотором роде интерсексами и произошли, очевидно, из обоеполых цветков.

2) Редукция карпофора и едва заметные слабо развитые брюшные пучки. Подобное изменение структуры, связанное с выключением функции, мы встречаем у *Eryngieae* в группе высокоорганизованных и специализированных родов с другими вторичными признаками. У таких форм, несмотря на шизокарпию, карпофор становится излишним, так как семена у них распространяются способом „перекати поле“ или эзозоохорным путем (*Eryngium*, *Actinolema*, *Hacketia* и т. д.).

3) Редукция второго полуплодика — возникновение псевдомонокарпного плода (*Lagoecia*, *Petagnia*, *Echinophora*). Иногда вокруг таких плодов срстаются мужские цветоножки и в этот футляр погружается единственный мерикарпий; таким путем возникает „скрытоплодность“ (25).

Нижняя часть плодолистиков, погруженная у предковых форм в ось или обросшая по периферии сросшимися базальными частями

цветолистьев, составляющая так называемую „нижнюю завязь“, у зонтичных почти полностью редуцирована; в осевой части мы находим рудименты плодолистиков в виде оставшихся брюшных пучков (в цветке) и карпофора (в плоде). Плод зонтичных типологически соответствует другим распадающимся плодам, как стручечек крестоцветных, коробочка молочайных и др., но он не гомологичен таким плодам. Функцию укрытия и распространения семян в сем. зонтичных выполняют не плодолистки, а осевая видоизмененная часть цветка. Здесь мы встречаемся с принципом субституции функций, когда один орган заменяется совершенно иным органом, выполняющим биологически равноценную функцию. С этим связывается и редукция первоначального органа. Но с точки зрения принципа смены функций для организма безразлично, выполняется ли функция у потомков тем же органом, каким выполнялась она у предков: „лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков“ (6).

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии Наук СССР

Поступило  
1 III 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Дорн, Принцип смены функций, ред. и вступит. слово И. И. Шмальгаузена, М.—Л., 1937. <sup>2</sup> N. Kleinenberg, Z. wiss. Zool., 44, 2 (1886). <sup>3</sup> L. Plate, Allgemeine Zoologie u. Abstammungsl., 11, 1924. <sup>4</sup> А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, изд. АН СССР, 1939. <sup>5</sup> И. И. Шмальгаузен, Журн. общ. биол., 1, № 3, 349 (1940). <sup>6</sup> Б. С. Матвеев, там же, 1, № 3 (1940). <sup>7</sup> К. Ротониé, Grundlinien d. Pflanzenmorphologie im Licht. d. Paläob., 1912. <sup>8</sup> К. Зажурило, Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1, в. 2, 7 (1939). <sup>9</sup> Б. М. Козо-Полянский, ДАН, 52, № 7 (1946). <sup>10</sup> K. Goebel, Organogr. d. Pflanz., 3, Jena, 1932. <sup>11</sup> H. A. Vortwik, M. Philipps and W. W. Robbins, Am. J. Bot., 18, 784 (1931). <sup>12</sup> O. Hagerup, Kugl. Dansk. Vidsk. Biol. Medd., 11, 4 (1934). <sup>13</sup> H. Thompson, J. Publ. Harl. Bot. Lab., 12, 14 (1934). <sup>14</sup> Б. М. Козо-Полянский, Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1, 2, 1 (1923). <sup>15</sup> A. I. Eames, Am. J. Bot., 18, 147 (1931). <sup>16</sup> A. Arber, New Phyt., 32, 231 (1933). <sup>17</sup> E. Saunders, ibid., 24, 179 (1925). <sup>18</sup> A. Joschi, Current Sci., 212 (1939). <sup>19</sup> J. Jakson, Am. J. Bot., 20, 121 (1933). <sup>20</sup> W. Leinfellner, Bot. Arch., 42, 1 (1941). <sup>21</sup> М. Ваушапп, Ber. Schw. Bot. Ges., 56, 13 (1946). <sup>22</sup> А. Н. Бояркин, Дневник Всесоюзн. съезда бот., 38, 1926. <sup>23</sup> Б. М. Козо-Полянский, Основн. биоген. закон с бот. точки зрения, Воронеж, 1937. <sup>24</sup> С. Тамашян, Сов. бот., 15, в. 4, 199 (1947). <sup>25</sup> С. Тамашян, Сб. памяти акад. Фомина, изд. АН УССР, 1938, стр. 116.