

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и Н. В. ПЕРВУХИНА

О СЕМЯПЧКАХ, ЗАВЯЗИ И ПРИРОДЕ ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 31 X 1949)

Вопрос о морфологической сущности плода зонтичных — один из трудно разрешимых вопросов морфологии растений, и до сих пор он еще мало приблизился к своему окончательному разрешению.

В 1905 г. были опубликованы две статьи Мартеля (4, 5) по поводу строения цветка зонтичных и своеобразия организации той части цветка, которая должна бы быть по своим функциям завязью. По Мартелю, завязью является стилоподий. То же, что обычно у зонтичных принимают за завязь, есть лишь подпирающая стилоподий верхняя часть цветоножки, где образуются вместилища или щели, в которых впоследствии помещаются семяпочки.

Вначале воззрения Мартеля не встретили особого сочувствия (2), но в настоящее время интерес к ним возобновился. Так, С. Г. Тамамшьян (6), развивая идеи Мартеля, сравнивает плод зонтичных с листовкой.

Итак, по Мартелю, часть пестика, которая может быть у зонтичных названа завязью, есть стилоподий. Такое значение стилоподию можно приписать не только потому, что в цветках он занимает то место, которое естественно предназначено для завязи. Только в стилоподии семяпочки получают начало своего развития: в стилоподии семяпочки возникают и из стилоподия они спускаются в полость примыкающей к нему верхней части цветоножки. С морфологической точки зрения полость, расположенная под стилоподием, имеет значение лишь как приемник (рецептакула), предназначенный к тому, чтобы проникающая в него семяпочка в нем разрасталась и развивалась до семени.

Таким образом, принимая стилоподий за завязь, последняя получается верхней, в противоположность установившемуся уже мнению, что завязь зонтичных — нижняя (см., однако (3), стр. 125). Общеизвестные предки зонтичных, аралиевые, тоже в большинстве своем имеют цветки с нижней завязью. Но и среди аралиевых встречаются, хотя и редко, растения с верхней завязью.

В парке Ботанического института АН СССР сильно распространился завезенный в свое время из Маньчжурии один из видов борщевика, *Heraclium* sp., в условиях ленинградского климата достигающий весьма больших размеров и хорошо плодоносящий. Среди нормально цветущих экземпляров борщевика изредка встречаются растения с тератологическими цветками. Немало также в парке БИН'а произрастает махровоцветущих пионов, в которых легко найти различные уклонения развития гинцея.

Как известно, плод пиона — типичная листовка. Изучая морфологию тератологических цветков борщевика и завязей махровых цветков пиона, мы сделали некоторые сопоставления, допускающие, по нашему мнению,

возможность вывести заключение, что стилоподий цветка зонтичных действительно есть завязь и в известной степени сходен с такой простой завязью, как завязь листовки лютиковых.

На рис. 1 изображены: слева — плодolistик пиона с резко выраженными признаками тератологического развития, справа — участки двух тератологических стилоподиев борщевика.

В типичном своем выражении листовка есть одногнездный многосемянный плод, развившийся из одного плодolistика цветка с верхней завязью. На нашем рисунке ненормально развивающийся плодolistик пиона изображен в развернутом состоянии. Хотя края плодolistика и не сомкнулись друг с другом, чтобы образовать брюшной шов будущей листовки, но по краям его возникли и развились до значительных разме-

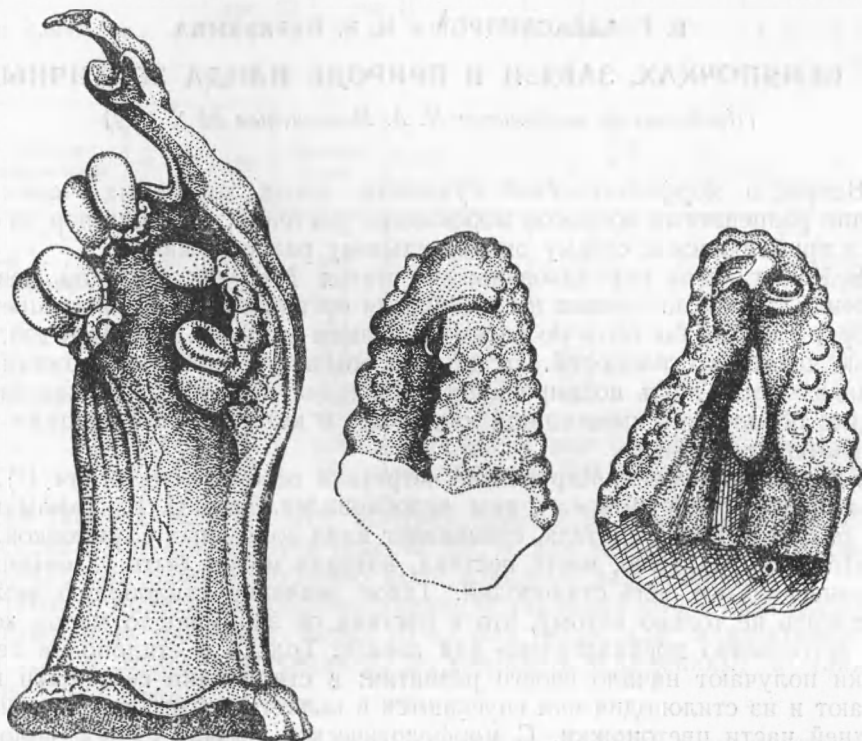


Рис. 1

ров семяпочки (по пяти семяпочек с каждой стороны; часть семяпочек отпала при приготовлении препарата). Столбик с рыльцем, будучи продолжением верхушки плодolistика, также сильно видоизменены, уподобляясь конечной лопасти листа. Такой же характер имеют рыльце со столбиком тератологического стилоподия борщевика (средний рисунок). Стилоподий зонтичных нормально состоит из двух половинок, соответственно двум половинкам, в большинстве случаев участвующим почти самостоятельно в организации целого плода. На рисунках мы изобразили только одну половинку стилоподия, вполне симметричную другой. Обе половинки в отношении уклонения от нормального развития ведут себя одинаково, представляя собой каждая самостоятельную завязь.

Поверхность стилоподия обычно покрыта бугорками, обладающими специфическим железистым аппаратом. На внутренней стороне тератологического стилоподия хорошо различима глубокая щель. Если посильнее раздвинуть эту щель, то, как показано на крайнем справа рисунке, за щелью особенно хорошо станет видна полость, в которой расположены довольно крупные семяпочки. Семяпочек в каждой завязи зонтичного за-

лагается две, развивается же в дальнейшем только одна, свисающая из того места, где отходит столбик с рыльцем. Вторая семяпочка, залагающаяся вблизи от первой, остается редуцированной, не получая дальнейшего развития.

Итак, в завязи зонтичных (отождествляемой со стилоподием) залагается две семяпочки. Она — верхняя, так как части околоцветника располагаются под нею. Полному уподоблению такой завязи, завязи, развивающейся в листовку, препятствует наличие лишь двух семяпочек. В завязи листовки залагается семяпочка значительно больше. Лишь в завязи костянки залагается также две семяпочки и также, в большинстве случаев, из двух семяпочек окончательного полного развития достигает только одна. Костянка, подобно листовке, тоже развивается из околоплодолистиковой верхней завязи. Наиболее типично костянки выражены в семействе розанных, в котором столь же широко распространено плодоношение и листовками. В этом семействе (1) нередко встречаются плоды, представляющие собою переходные формы между костянкой и листовкой. В парке БИН'а произрастает садовая форма махровой вишни, обычно весьма обильно цветущая, но никогда не приносящая плодов. Анализируя цветки такой вишни, можно убедиться, что к концу цветения в каждом цветке сохраняется по две разросшихся завязи, впоследствии отмирающие. Такие разросшиеся к концу цветения завязи по облику своему вполне подобны листовкам. Однако это — листовки, уклонившиеся в своем развитии от нормальных листовок: они недоразвиты, с несросшимися по брюшному шву краями. Таким образом, разросшаяся завязь тератологического цветка вишни в принципе построения своего вполне походит на тератологическую завязь борщевика. При этом семяпочки в завязи костянки розанных, подобно тому, как и в стилоподии зонтичных, спускаются в полость завязи из того места, где отходит столбик с завершающим его рыльцем.

Пример организации разросшейся завязи махровоцветущей вишни, подобной завязи листовки, показывает, что принципиальной разницы между костянкой и листовкой нет. Среди семейства розанных есть такие растения, плоды которых можно по особенностям структуры стенок перикарпия отнести одинаково или к костянке или к листовке. Пример — плод гравилата (1).

Если признать, что завязь зонтичных представлена стилоподием, то такая завязь может быть до некоторой степени уподоблена завязи листовки. Нормально края такого плодолистика зонтичных вполне срастаются лишь своими базальными участками; выше края плодолистика, хотя и плотно сомкнуты друг с другом, остаются свободными. В случаях тератологических листовок края образующих их плодолистиков тоже не срастаются.

Семяпочка зонтичных, одна из двух заложившихся, вследствие усиленного разрастания фуникулуса вскоре спускается в полость, образуемую той частью цветоножки, которая непосредственно примыкает к стилоподию. Вообще в осевых надземных органах зонтичных легко образуются полости. Если стать на точку зрения Мартеля в его толковании морфологической сущности плода зонтичных, то то, что обычно называют плодом этих растений, по существу есть соответствующим образом метаморфизированное верхнее междуузлие цветоножки, в полости которого произошло превращение семяпочки в семя. Началом процесса превращения семяпочки в семя является оплодотворение. При формировании плода зонтичных происходит выход семяпочки из завязи и внедрение ее в полость осевого органа для созревания. Все это весьма своеобразно и ставит зонтичные в особое положение в филогенетической системе растений (пример очень длинного фуникулуса — у *Scandix*).

Следовательно, нормальный плод зонтичных полностью не соответствует обычному понятию о плоде. У них семяпочка в процессе форми-

рования «плода» выходит из завязи, заканчивая свое превращение в семя в полости осевого органа. В очень ранних стадиях развития цветков зонтичных состоит только из завязи-стилоподия, расширение же цветоножки под ней есть явление более позднее: оно начинается после образования семяпочки и связано с проникновением последней в полость верхушки осевого органа. Поэтому едва ли следует связывать происхождение тех образований «плода» зонтичных, где помещены семена, с плодолистиками.

Таким образом, самое оригинальное у зонтичных заключается в том, что «плод» зонтичных формируется лишь при очень незначительном участии плодолистиков завязи. Повидимому, вследствие этого так трудно дать надлежащую морфологическую характеристику плода их, оперируя общепринятыми положениями учения о плоде цветковых растений.

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

Поступило
27 VII 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Г. Александров и И. Н. Коновалов, Сов. ботан., 15, № 5 (1947).
² Б. М. Козо-Полянский, Бюлл. об-ва естествоисп. Воронежск. ун-та, 1, в. 1, 153 (1925). ³ Б. М. Козо-Полянский, Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения, Воронеж, 1937. ⁴ E. Martel, Journ. de botanique. 19, No. 7 bis, 85 (1905). ⁵ E. Martel, Memoria della reale academia delle scienze di Torino, Seri secunda, 55, 271 (1905). ⁶ С. Г. Тамашьян, ДАН, 61, № 3 (1948).