

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. В. ПЕРВУХИНА

**К ВОПРОСУ О ПРИРОДЕ ЗАВЯЗИ ЗОНТИЧНЫХ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 12 X 1950)

Выяснение вопроса о природе завязи зонтичных имеет большое значение<sup>(4)</sup>. Несмотря на то, что вопрос этот интересует исследователей уже больше столетия, он еще до сих пор не решен. Это может быть объяснено исключительным своеобразием цветка и плода зонтичных.

Взгляды на осевое происхождение нижней завязи зонтичных, в основном, опираются на органогенез цветка, филломные же теории базируются преимущественно на данных сравнительной морфологии и анатомии. Однако материалы обоих методов допускают противоречивые толкования. То обстоятельство, что изучение анатомии, в частности, сосудистого скелета, приводило к противоположным выводам о природе завязи зонтичных, в известной степени объясняется своеобразием обычной модели ее сосудистой системы. Объемная схема сосудистого скелета цветка обычного типа для зонтичных — Apioideae — уже рассматривалась и изображена<sup>(3)</sup>. Сосудистый скелет завязи образован пятью параллельными неразветвляющимися тяжами спинных пучков и одним двойным брюшным. Пучки анастомозируют приблизительно на уровне отхождения цветолистьев, пять спинных продолжаются в стилоподии, оставаясь также параллельными и неразветвленными\*. Такой сосудистый скелет завязи истолковать как листовой так же трудно, как доказать его осевую природу.

Возникает вопрос — в какой степени универсальна эта модель сосудистого скелета завязи зонтичных? Исключительное значение анатомии цветка и плода для филогении зонтичных отмечено уже давно, однако сведения об особенностях их сосудистой системы еще очень скучны. Это до известной степени зависит от ставшего трафаретом приема анатомических исследований зонтичных по поперечному срезу плода. При таком приеме ускользают существенные особенности строения плода и, в частности, особенности его сосудистого скелета. Следует также учесть, что сосудистый скелет мерикарпия не всегда воспроизводит скелет завязи. Так, «дополнительные» пучки, проходящие в ложбинках завязи, чрезвычайно часто встречающиеся у всех зонтичных в аномалиях, в зрелом плоде исчезают<sup>(2)</sup>. Не исследован также и сосудистый скелет плода предков зонтичных — аралиевых.

Наши исследования сосудистого скелета дали новые доказательства в пользу листовой природы завязи зонтичных. Нами найдены случаи типично листовой нервации мерикарпии у некоторых древних представителей семейства. Так, сосудистый скелет мерикарпия *Centella asiatica* Urban тождествен со скелетом листа. Он составлен несколькими главными «жилками» и многочисленными анастомозами между ними (рис. 1).

Разветвленную сосудистую систему околовплодника имеют и некоторые представители подсем. Saniculoideae. В этом типе строения разветвленность пучков, возможно, носит «вторичный» характер и связана с развитием крючковидных выростов.

\* Мартель<sup>(8)</sup> изображает пучки стилоподия в цветке *Smymnium olorum* разветвленными.

Разветвленную сосудистую систему имеет также плод *Rugamidoptera cabulica* Boiss. На этом типе строения, ввиду его исключительного своеобразия, следует остановиться подробнее\*. Путь его формирования,

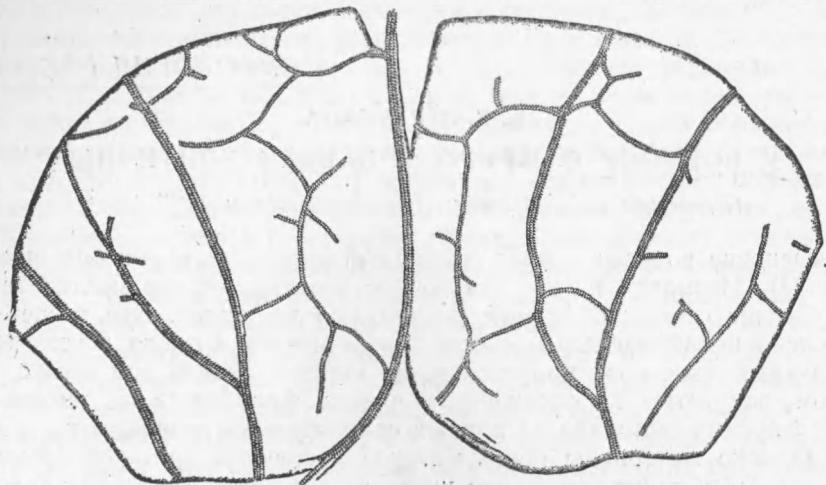


Рис. 1. Нижняя часть околоплодника *Centella asiatica* Urban в развернутом виде и с внутренней стороны: склеренхимный эндокарп и часть мякоти мезокарпа удалены. Рисунок (так же как и рис. 2) сделан при помощи рисовального аппарата Аббе. Сосуды изображены тонкими спиралями

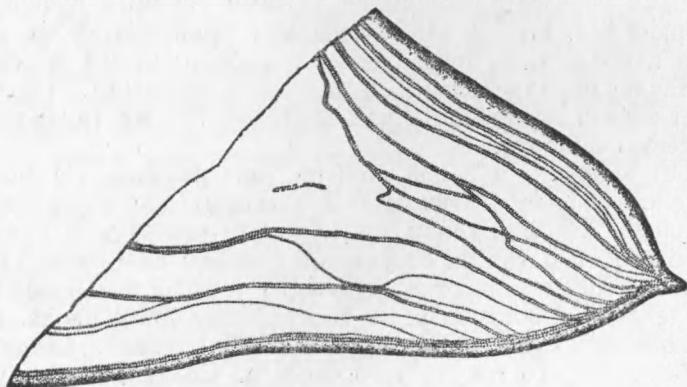


Рис. 2. Верхняя часть крыла плода *Rugamidoptera cabulica* Boiss. с поверхности

предложенный Б. М. Козо-Полянским (¹), от нормального плода *Ligusticum* (через сращение боковых крыльев и редукцию — в плодушком мерикарпии — килевого ребра, а в бесплодном — двух промежуточных) вызывает сомнения, так как все ребра плода *R. cabulica* равноценны и не имеют следов сращения. Отмеченная нами разветвленность сосудистой системы крыльев плода *R. cabulica* обособляет этот тип строения, так как в ребрах плодов *Ligusticum* и близких родов не отмечено ничего похожего на указанную разветвленность сосудистого скелета.

Строение плода *Rugamidoptera cabulica* дает основания предполагать, что в его организации существенную роль играет чашечка. Число крыльев *R. cabulica*, их положение относительно других частей цветка и характер их сосудистой системы дают основания считать, что они пред-

\* Морфологический рисунок см. (⁶), стр. 126.

ставляют собой канты чашелистиков, «назбегающие» до цветоножки. В чашелистиках зонтичных, там, где они хорошо выражены, обычны сложная сеть анастомозирующих сосудов со спиральным утолщением и комплексы склеренхимы в главной «жилке»<sup>(5)</sup>. Эти особенности характерны и для крыльев плода *P. cabulica*.

Трудно переоценить значение отмечаемой особенности сосудистого скелета околоплодника зонтичных. В исследованных нами сосудистых скелетах стебля зонтичных нет тангенциальных анастомозов между пучками. Тождественность сосудистого скелета мерикарпиев зонтичных с нервацией листа вряд ли может иметь различные толкования. Можно ожидать, что дальнейшие исследования дадут еще и другие образцы листовой нервации мерикарпиев\*. Есть основания предполагать, что указания в литературе на наличие в плодах некоторых *Hydrocotyloideae* большего количества пучков, нежели в обычной модели, могут быть истолкованы в смысле наличия у них такой же разветвленной сосудистой системы, какая показана нами для *Centella asiatica* и др., так как на поперечном срезе за основные пучки могли быть приняты их анастомозы. Не окажутся ли анастомозами указанные Б. М. Козо-Полянским<sup>(2)</sup> для некоторых древних зонтичных «дополнительные» пучки, проходящие в ложбинках завязи? Не представляют ли собой сосудистые пучки обычной модели завязи зонтичных — *Apioideae* — главных «жилок» листового скелета, анастомозы которых в филогенезе редуцировались?

Отмечаемые нами случаи листовой нервации мерикарпиев ставят вопрос о необходимости дальнейшего изучения сосудистого скелета завязи и плода и, при сопоставлении с сосудистыми скелетами стебля и листа, открывают возможность получения веских доказательств в пользу листовой природы завязи зонтичных.

Нас интересовал также вопрос о роли стилоподия в организации завязи зонтичных. Материалы наших исследований показывают, что по этому признаку следует различать два основных типа строения. Примером одного из них может быть плод *Hegacleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossheim (рис. 3, A). Здесь стилоподий играет существенную роль в организации завязи. Снятые препаровальной иглой ткани комиссюры открывают семяпочку, возникшую в щели стилоподия и свисающую на длинном семяносце в «чашу» завязи. Если слегка раздвинуть щель стилоподия, станет виден бугорок стерильной семяпочки, возникшей на противоположном краю щели\*\*. После обработки флороглюцином и соляной кислотой и просветления глицерином выступает сосудистая система завязи. Пучки семяносца анастомозируют с пучками стилоподия выше места отхождения сосудистых пучков цветолистьев. В подобном типе организации находит подтверждение идея Мартеля<sup>(7)</sup> о стилоподии как плодолистике. С. Г. Тамямян<sup>(5)</sup>, принимая идею Мартеля об организации завязи зонтичных, считает, что у них произошла «...редукция той трубчатой части плодолистиков, которая у их предков была заключена в осевой части». Завязь зонтичных оценивается как вторичная верхняя.

Однако, как показывают наши исследования, этот тип строения не является общим для зонтичных и должен быть расценен как частный случай организации их завязи. Примером другого типа строения может

\* По морфологическим рисункам плодов некоторых зонтичных во флоре Бразилии Мартиуса<sup>(9)</sup> и Истории растений Байона<sup>(6)</sup> можно предполагать разветвленность их сосудистой системы; однако тексте нет никаких на это указаний. Сосудистый скелет не интересовал исследователей.

\*\* Это тем легче обнаруживается на препаратах, обработанных флуороглюцином и соляной кислотой, что ткани стерильной семяпочки окрашиваются в красный цвет (реакция на одревеснение). Мы отмечали это на очень большом количестве объектов, хотя физиологическая сущность этого явления продолжает оставаться неясной.

быть плод *Sanicula Liberta* Cham. et Schlecht. (рис. 3, *Б*), где стилоподий в виде незначительной складки или валика охватывает основание столбика. Раздвинутые ткани комиссурь открывают уже довольно большую свисающую семяпочку. Семяносец отходит от внутренней стенки гнезда плода. Валик стилоподия расположен выше района отхождения семяносца. Анатомическое исследование показало, что стилоподий здесь лишен проводящей системы. В этом случае, очевидно, не происходит

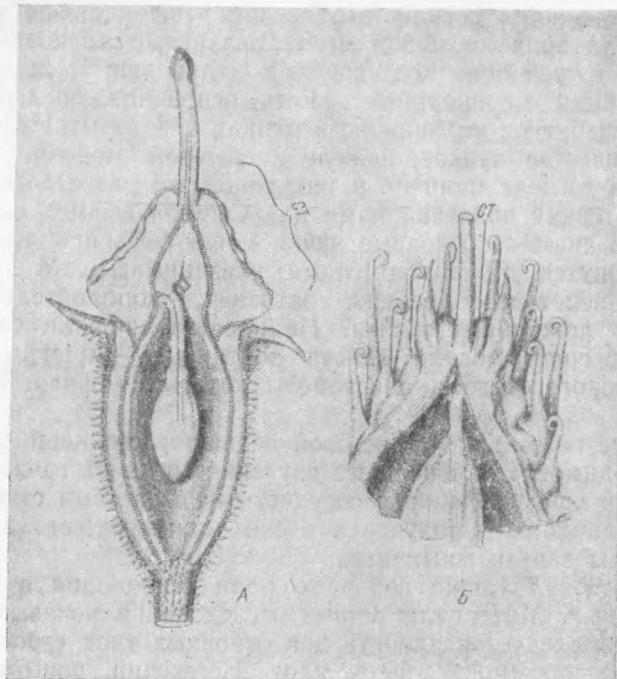


Рис. 3. *A* — завязь *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossheim: ткани комиссурь и лепестки удалены. *Б* — верхняя часть завязи *Sanicula Liberta* Cham. et Schlecht. с комиссуральной стороны; лепестки удалены; *Ст.* — стилоподий

редукции внутренней «трубчатой части плодолистиков». Стилоподий в этом типе организации не может быть расценен как редуцированный плодолистик. Есть основания считать, что и в пределах Apioideae организация завязи не может быть сведена к одному типу (В. Г. Александров и Н. В. Первухина). Повидимому, нельзя вложить многообразие строения завязи зонтичных в рамки идеи Мартеля о стилоподии как плодолистике.

Вопрос о природе завязи зонтичных требует накопления материала новыми методами исследования. Изучение сосудистого скелета завязи и плода открывает возможности для решения этого вопроса.

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

Поступило  
11 VIII 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. М. Козо-Полянский, Вестник Тифл. бот. сада, в. 2 (1915). <sup>2</sup> Б. М. Козо-Полянский, N. Acta Univ. Woroneg., 1, Sect. 2 (1923). <sup>3</sup> Б. М. Козо-Полянский, Бюлл. Воронежск. об-ва естеств., 1 (1926). <sup>4</sup> Б. М. Козо-Полянский, Сев. бот., № 4 (1943). <sup>5</sup> С. Г. Тамашьян, ДАН, 61, № 3 (1948). <sup>6</sup> Н. Валип, Histoire des Plantes, 7, 1880. <sup>7</sup> М. Е. Martel, Journ. de Bot., No. 7 bis, (1905). <sup>8</sup> Е. Martel, Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, 55 ser. 2 (1905). <sup>9</sup> С. Ф. Р. Martius, Flora Brasiliensis, 11, pars 1, 1861—1879.