

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. В. ПЕРВУХИНА

**ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ЗАВЯЗИ  
И ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ \***

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 25 IX 1951)

Одним из трудно разрешимых вопросов морфологии покрытосемянных растений является выяснение природы завязи зонтичных. Несмотря на давность его постановки, у исследователей до сих пор нет единства взглядов. Спорным является и вопрос о том — нижняя или верхняя завязь у представителей семейства. Взгляд на завязь зонтичных как на нижнюю до недавнего времени был общепринятым. В 1905 г. Мартель<sup>(1, 2)</sup> утверждал, что собственно завязь зонтичных ограничивается подстолбиями, а «бокал завязи» имеет осевую природу. Мартель расценивает завязь очень молодого цветка как несомненно верхнюю. А. Н. Бояркин<sup>(3)</sup> также высказывается за то, что плодолистики у зонтичных выражены подстолбиями, а нижняя часть завязи — осевого происхождения. По мнению этого автора, «до определенной стадии развития цветка завязь зонтичных верхняя». Б. М. Козо-Полянский<sup>(4)</sup> считает, что завязь зонтичных «большой частью сначала верхняя». С. Г. Тамамшян<sup>(5)</sup>, приняв за Мартелем, что у зонтичных собственно завязь представлена подстолбиями, а нижняя часть завязи имеет осевую природу, оценивает завязь зонтичных как вторично верхнюю.

В результате исследований мы пришли к выводу, что наиболее распространенным типом строения завязи в этом семействе является полунижняя, но что имеются представители и с нижней завязью. Сложность решения вопроса, повидимому, заключается в том, что своеобразии завязи зонтичных трудно уложить в рамки представлений «классической морфологии». Мартель прав в том отношении, что в одном из типов организации завязи представителей этого семейства семязачатки закладываются в полости подстолбьев, которые занимают верхнее положение по отношению к цветolistьям и к разрастающемуся «бокалу завязи». Однако трудно согласиться с Мартелем и его сторонниками в том, что собственно завязь зонтичных ограничивается только подстолбиями. Следует учесть, что полости завязи, которые при дальнейшем разрастании (т. е. при формировании «бокала завязи») выносятся далеко за пределы подстолбьев, возникают в подстолбьях (рис. 1, I) и, очевидно, выстилаются их тканями. При дальнейшем разрастании, таким образом, ткань собственно завязи, выстилающая полости, оказывается погруженной в «бокал завязи» (БЗ, рис. 1, II), по мнению одних исследователей, образованный осью, по мнению других, имеющий листовое происхождение.

Погруженность тканей собственно завязи в «бокал завязи» может быть показана на примере *Scandix pecten veneris* L. Анатомическое

\* В статье излагается, наряду с собственными, часть исследований, проведенных нами совместно с проф. В. Г. Александровым.

изучение показывает, что семяпочки возникают несколько ниже границ подстолбиев. Плаценты оказываются до известной степени погруженными в «бокал завязи». Это также говорит о том, что нельзя принять взгляд на завязь зонтичных как на верхнюю.

Очевидно, в одном из типов организации завязь зонтичных действительно возникает как верхняя. При дальнейшем же разрастании ее следует расценивать скорее как полунижнюю.

Наши исследования (6) показали также, что нельзя свести строение завязи зонтичных к одному типу. Организация, при которой семяпочки возникают в полости тканей подстолбиев, не является общей для представителей семейства. В другом типе строения подстолбия не несут функций собственно завязи. Семяпочки при этом типе строения возникают на внутренней стенке полости «бокала завязи», ниже уровня отхождения цветолистьев. Собственно завязь здесь оказывается полностью погруженной и обросшей тканями «бокала». При этом типе организации завязи зонтичных является нижней.

Что касается природы «бокала завязи», то мы считаем, что в его организации существенную роль играет чашечка, т. е. мы согласны с Б. М. Козо-Полянским (7) в том, что можно «...принять ее участие в образовании нижней завязи, где она совершенно слилась с С, А и G». Наши исследования (6), впервые отметившие наличие листовой нервации околоплодника у некоторых зонтичных, дали новое доказательство этому взгляду. В этой статье мы можем назвать уже значительное число видов зонтичных, сосудистый скелет околоплодника которых подобен листовому. Таковы, в дополнение к названным в предыдущей статье, *Hydrocotyle filicaulis* Baker, *H. repanda* Pers., *H. calliodus* Cham. et Schlecht., *H. virgata* L., *H. asiatica* L., *H. hederifolia* Burch., *H. Dregeana* Sond., *H. centella* Cham. et Schlecht. var. *latifolia*, *H. erianta* A. Rich. var. *glabrata*.

Современная морфология вносит поправки в представления ее «классического» направления о неизменяемости сосудистого скелета растений. Однако и с позиций современной морфологии сосудистая система растений является наиболее «филогенетически инертной», наиболее трудно изменяемой структурой. Поэтому мы считаем заслуживающим особого внимания тот факт, что наличие листовой нервации околоплодника отмечено именно у *Hydrocotyloideae*, «...древнейших архаических зонтичных» (8), «...подсемейства наиболее примитивного, по единогласному суждению всех ботаников» (9), и у зонтичных, стоящих особняком в системе семейства (*Pyragnyoptera sabulica* Boiss.). Можно думать, что сосудистый скелет завязи высокоорганизованных зонтичных претерпел в процессе эволюции глубокие изменения. Угасание такой структуры, как разветвленность сосудистого скелета околоплодника у зонтичных, возможно, стоит в связи с тем, что предки зонтичных — аралиевые — в большинстве своем имеют мясистый сочный плод и даже единичные представители *Hydrocotyloideae* обладают той же особенностью. Вообще же для громадного большинства зонтичных, имеющих сухой незначительных размеров плод, понятна редукция сосудистой системы — потеря ответвлений главных «жилок» скелета, так как и без них очевидно наличие «...большого числа пучков в ничтожном теле завязи» (10).

По нашим исследованиям, для завязи некоторых аралиевых характерна разветвленность главных «жилок» сосудистого скелета. Так, этой особенностью обладают представители родов *Hedera* (*H. Helix* L., *H. cuneifolia* Griseb.) и *Myodocarpus* (*M. simplicifolius* Brongn. et Gris., *M. elegans* Dubard. et Viguier), от которого производил зонтичных еще Друде (11). На это же родство указывали другие авторы, а Бауман (12) на основании подробного анатомо-морфологического анализа показал филогенетическую близость зонтичных к *Myodocarpus*. Повидимому, сухая двукостянка некоторых древних *Hydrocotyloideae* еще сохраняет

в строении скелета сосудистой системы особенности предковых форм.

При использовании такого признака, как особенности сосудистой системы, для филогенетических построений необходимо учитывать возможность вторичных явлений. Как один из примеров таких вторичных изменений можно привести тот факт, что в мощных боковых крыльях анемохорных плодов зонтичных сосудистый пучок расчленяется на изолированные друг от друга участки, спаянные склеренхимой в единый сосудисто-волоконный комплекс. Эта расчлененность пучка дает повод истолковать, например, двойной пучок в боковых ребрах *Pastinaceae* как «...остаток бокового пучка плодолистика плюс пучок одного из цветолестьев» (5). Однако данные сравнительной морфологии говорят о том, что это явление вторичное и здесь имеет место расчленение пучка вследствие

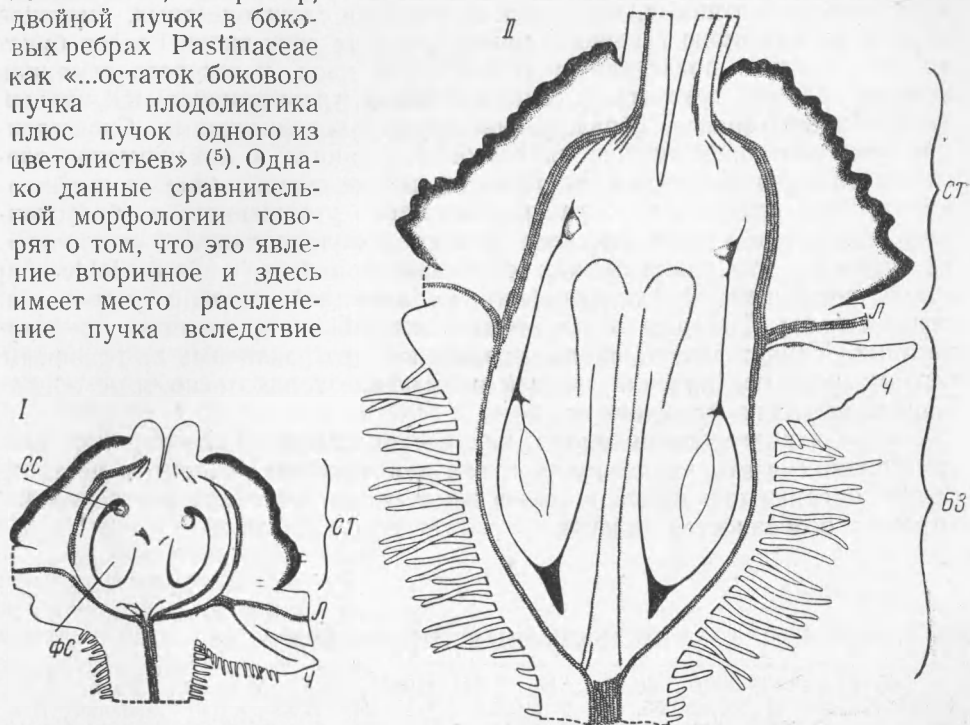


Рис. 1. I— продольный разрез завязи *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossheim на очень ранней стадии развития; СТ— подстолбие; ФС— фертильная семязпочка; СС— стерильная семязпочка; Л— лепесток; Ч— чашелистик; сосуды изображены тонкими спиралями. II— продольный разрез завязи *H. ponticum* на более поздней стадии развития; обозначения те же, что и на I; БЗ— „бокал завязи“

формирования конструкции анемохорного плода, требующей укрепления разрастающихся боковых крыльев. Так, в еще более совершенном типе анемохорного плода у *Ferula Assa foetida* L. в мощных боковых крыльях насчитывается 10—12 изолированных друг от друга сосудистых «пучков», так же как у *Pastinaceae* с двойным пучком спаянных склеренхимой в единый механический комплекс. Можно ли говорить здесь о 10—12 самостоятельных пучках? Очевидно, нет. Тем более, что возникают они в завязи (как и в двойном пучке боковых ребер *Pastinaceae*) из одного прокамбиального тяжа и лишь на более поздних стадиях развития при разрастании плодов расчленяются склеренхимой на изолированные друг от друга группы сосудов.

Относительно плода зонтичных следует признать, что не может быть дана его общая для семейства характеристика. Так, наиболее распространенные из них — двусемянка, вислоплодник, шизокарпий — не применимы к представителям подсемейства *Hydrocotyloideae*. Здесь, как правило, карпофор не выражен, плод часто не распадается. Называть семязкой плод с более или менее мощным склеренхимным эндокарпом,

образующим «косточку», тоже, очевидно, было бы неверным. Плод *Hydrocotyloideae* заслуживает характеристики сухой дробной нижней синкарпной костянки, так как костянка представляет собой плод, возникший из одного плодолистика, со склеренхимным эндокарпом (эндомезокарпом), образующим «косточку», с одним, как правило, семенем, свисающим из верхней части полости завязи. Плод представителей *Hydrocotyloideae* по основным чертам своей организации не отличается от нижней синкарпной костянки аралиевых. Плод представителей *Apioidae* и *Saniculoideae* заслуживает характеристики дробной синкарпной семянки зонтичных, в отличие от семянки сложноцветных, имеющей другую организацию гинецея. Общим для этих двух типов плодов будет то, что семянка представляет собой сухой плод, у которого семенная кожура плотно прижата к околоплоднику, развившийся из нижней (полунижней) завязи, образованной двумя плодолистиками. Свойственное семянкам превращение клеток околоплодника в механические элементы захватывает преимущественно зону мезокарпа (иногда гипэндокарпа), как правило, не образуя равномерно утолщенного и обособленного внутреннего механического футляра околоплодника — «косточки». Естественно, что грани между сеянкой *Apioidae* и *Saniculoideae* и сухой костянкой *Hydrocotyloideae* до известной степени условны и стносительны. Термины же «семянка зонтичных» и «семянка сложноцветных» характеризуют плоды, развившиеся из различных по основным чертам своей организации завязей и имеющие только некоторые общие морфологические особенности.

Такие характеристики плода, как вислоплодник и шизокарпий, едва ли можно считать удачными, так как эти термины говорят о частном случае организации плода в семействе и только об одной его черте, не отражая особенностей гинецея.

Поступило  
30 VI 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> E. Martel, Journ. de Bot., No. 7 bis (1905). <sup>2</sup> E. Martel, Mem. Reale Accad. Scienze di Torino, 55, ser. 2 (1905). <sup>3</sup> А. Н. Бояркин, Дневник Всесоюзн. съезда бот., 38 (1926). <sup>4</sup> Б. М. Козо-Полянский, Основной биоген закон, Воронеж, 1937. <sup>5</sup> С. Г. Тамамшян, ДАН, 61, № 3 (1948). <sup>6</sup> Н. В. Первухина, ДАН, 75, № 5 (1950). <sup>7</sup> Б. М. Козо-Полянский, Сов. бот., № 4 (1943). <sup>8</sup> Б. М. Козо-Полянский, Тр. Тифлисск. бот. сада, 16 (1914). <sup>9</sup> Б. М. Козо-Полянский, Бюлл. МОИП, 47 (1938). <sup>10</sup> Б. М. Козо-Полянский, Тр. Ворон. гос. ун-та, 1, 2 (1923). <sup>11</sup> O. Drude in Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 1898. <sup>12</sup> M. Baumann, Ber. Schweiz. Bot. Ges., 56, 13 (1946).