

## РАЗВИТИЕ ЗАВЯЗИ ЗОНТИЧНЫХ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ЕЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ

*В. Н. Тихомиров*

Нижняя завязь является одной из наиболее сложных структур в цветке покрытосеменных растений. Вопрос об ее происхождении поставлен давно, не менее полутора столетий тому назад, но до сих пор далеко еще не решен. Более того, в последнее время стали высказываться сомнения в возможности его успешного решения (V. Puri, 1952).

История изучения завязи зонтичных с достаточной полнотой изложена в работах Б. М. Козо-Полянского (1923, 1926), С. Г. Тамамшян (1948) и Н. В. Первухиной (1953), так что подробно останавливаться на ней нет необходимости. Важно лишь отметить, что в настоящее время спорными представляются два основных вопроса: можно ли считать завязь зонтичных типичной нижней и каково происхождение стенки завязи, т. е. другими словами, тканями каких органов она образована.

Наибольшее внимание всегда было приковано ко второму вопросу, и именно по поводу него существуют наибольшие разногласия. Все многочисленные гипотезы, предложенные для объяснения структуры так называемого «бокала» завязи в семействе Umbelliferae, могут быть сведены к следующим основным.

**Аксиальная гипотеза.** Странники ее считают, что «бокал» завязи образован осевой частью цветка, без участия аппендикулярных органов (J. M. Schleiden, 1837; J.-B. Payer, 1857; W. Hofmeister, 1868; E. Martel, 1905; А. Н. Бояркин, 1926; С. Г. Тамамшян, 1948, и др.) (рис. 1А).

**Аппендикулярная (фолиарная) гипотеза.** Согласно ей, «бокал» завязи чисто листового происхождения, ось цветка в его образовании участия не принимает (С. F. Mirbel, 1802; А. P. De Candolle, 1813; Ph. Van Tieghem, 1868; Б. М. Козо-Полянский, 1923, и др.) (рис. 1В).

**Аксиально-аппендикулярная гипотеза.** «Бокал» завязи образован осевой частью цветка и выслан изнутри тканью плодолистиков (С. Naudin, 1855; J. Decaisne, 1857; K. Goebel, 1886, и др.) (рис. 1Б).

Каждая из этих гипотез насчитывает значительное число вариантов, так что в настоящее время едва ли не все теоретически допустимые комбинации частей цветка использованы для объяснения природы «бокала» завязи. При этом замечательно — и это уже неоднократно отмечалось в литературе (W. Leinfellner, 1941; Н. В. Первухина, 1950; V. Puri, 1952), — что применение в отдельности разных методов исследования ведет, как правило, к разным выводам: изучение истории развития цветка (так называемый «онтогенетический метод») содействует обоснованию гипотез, признающих участие оси в образовании стенки завязи, в то время как сравнительная морфология и анатомия, в особенности же васкулярная анатомия, приводят авторов к защите аппендикулярной гипотезы.



До недавнего времени завязь зонтичных считалась типичной нижней. Однако этот взгляд был поколеблен Мартелем (E. Martel, 1905), доказавшим, что необходимо различать две части завязи: верхнюю, образованную плодوليственными-подстолбьями, и нижнюю, которой Мартель приписывает осевое происхождение, гомологизируя ее с видоизмененной верхней частью цветоножки. В той же работе 1905 г. Мартель высказал мнение, что завязь зонтичных на первых этапах развития является определенно верхней.

Данные Мартеля подтвердил А. Н. Бояркин (1926); Б. М. Козо-Полянский (1937) присоединился к мнению, что завязь зонтичных

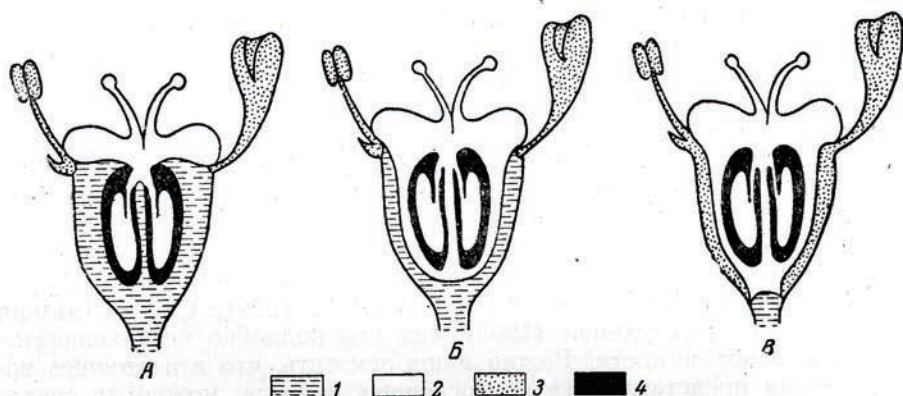


Рис. 1. Важнейшие гипотезы происхождения завязи зонтичных. А — аксиальная гипотеза (Шлейден—Пейе); Б — аксиально-аппендикулярная гипотеза (Нодэн—Гебель); В — аппендикулярная гипотеза (Мирбель—Декандолль—Ван-Тигем—Козо-Полянский):

1 — ткань оси цветка, 2 — ткань плодolistиков, 3 — ткань околоцветника и андроцея, 4 — гнезда завязи.

«большой частью сначала верхняя». С. Г. Тамамшян (1948) пришла к выводу, что завязь в семействе Umbelliferae является вторично верхней, В. Г. Александров и Н. В. Первухина (1950) — что она «получается верхней, в противоположность установившемуся уже взгляду, что завязь зонтичных — нижняя». Н. В. Первухина (1953) считает, что «наиболее распространенным типом строения завязи в семействе является полунижняя, но что имеются представители и с нижней завязью». Наконец, Н. Н. Каден и В. Н. Тихомиров (1954) высказались за то, что все зонтичные имеют полунижнюю завязь.

Основная задача настоящей работы заключалась в том, чтобы выяснить, насколько путем изучения развития завязи зонтичных можно решить проблему ее морфологической природы, т. е. ответить на оба основных вопроса: можно ли считать завязь зонтичных типичной нижней, и какие части цветка принимают участие в ее образовании.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны 4 вида, относящиеся к трем различным коленам подсемейства Apioidae: *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. (Scandiceae D. C.), *Carum carvi* L. (Ammineae Koch), *Angelica silvestris* L. и *Heracleum sibiricum* L. (Peucedaneae D. C.). Материал был собран в различных районах Московской области, преимущественно на агробиологической станции Московского университета в Чашникове Химкинского района. После фиксации 70%-ным спиртом материал обычным способом заключался в парафин и резался на микротоме. Серии срезов окрашивались железным гематоксилином по Гейденгейну или гематоксилином Равица, как правило, с подкрашиванием метил-оранжем. Рисунки делались с помощью рисовального аппарата РА-1.



## Результаты исследований

Развитие цветка у изученных видов настолько сходно, что нет нужды описывать каждый из них отдельно, и можно дать обобщенное описание.

В молодом зонтичке нетрудно отыскать цветки на самых молодых стадиях развития, когда каждый из них представляет собой одиночный и недифференцированный меристематический бугорок (рис. 2; 3а; 4а; 5а; 6а, б). В зонтичке первыми начинают развиваться периферические цветки, что хорошо видно на рисунках 2; 3а; 6а. Каждый цветок развивается в следующей последовательности. Первыми на зачатке цветка обычно появляются в виде бугорков лепестки (рис. 3б, в; 4б, в; 5б, в; 6в, г). Следом за ними становятся заметными бугорки, дающие начало тычинкам (рис. 3г; 4г; 5г; 6д). Зубцы чашечки обычно запаздывают в развитии и нередко становятся отчетливо видны лишь в хорошо сформированных цветках в виде небольших выростов (рис. 5и). Последними на вершине зачатка цветка формируются плодолистики. Они закладываются в виде двух бугорков, первоначально со-



Рис. 2. Молодой зонтичек дудника (*Angelica silvestris* L.) с зачатками цветков (продольный разрез)



Рис. 3. Развитие цветка *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. Ч — зубцы чашечки; Л — лепестки; Т — тычинки; П — плодолистики; С — семезачатки

вершенно обособленных, точно так же, как и все бугорки околоцветника и андроея (рис. 3д; 4д; 5д; 6д, е). Вскоре между ними обозначается быстро углубляющаяся ямка — зачаток полости завязи (рис. 3д, е; 4е; 5д, е; 6е, ж). К этому времени каждый плодолистик постепенно приобретает форму широкой подковы, верхние края обоих плодолистиков, разрастаясь, смыкаются друг с другом и образуют подстолбья. В центре ямки, возникающей между плодолистиками, рано появляется вырост, который морфологически соответствует сросшимся брюшным сторонам обоих плодолистиков и дает начало перегородке между гнездами завязи (рис. 3ж; 4е, ж; 5е, ж). На перегородке последовательно закладываются две пары семезачатков, которые на первых порах кажутся терминальными и лишь по мере дальнейшего развития смещаются в стороны (рис. 3з, и, к, л; 4з, и, к, л; 5ж; 6з, и, к). Фертильными оказываются впоследствии только семезачатки нижней пары, которые уже с самого начала довольно быстро опережают верх-



ние в развитии. Иногда стерильные семезачатки появляются значительно позже фертильных, к моменту окончательного формирования перегородки; это имеет место, например, у тмина (рис. 4 м).

Ко времени появления семезачатков подстолбия образуют «свод» завязи. Перегородка продолжает расти и постепенно смыкается с растущими ей навстречу загибающимися верхушками подстолбий (рис. 3 л, м, н; 4 м; 5 з, и; 6 л, м). В результате обособляются гнезда, все части завязи оказываются сформированными, и дальнейший рост идет уже без новообразований.

Необходимо сказать несколько слов о характере роста цветка. По-видимому, зачаток растет всей своей массой. Однако по частоте клеточных делений можно выделить зону наиболее интенсивного роста — она кольцом охватывает будущие гнезда завязи и становится достаточно хорошо заметной только на сравнительно поздних фазах развития цветка, соответствующих приблизительно рисунку 3 ж, з, и. Впрочем, и само образование полости завязи уже свидетельствует о наличии этой зоны роста.

Всей массой своей растет и каждый плодolistик. Верхушка его разрастается и образует подстолбия; брюшная сторона принимает участие в образовании перегородки; средняя часть, обращенная к периферии завязи, входит в состав кольцевой зоны роста.

Необходимо отметить, что полученные нами фактические данные принципиально ничем не отличаются от данных многих других авторов, изучавших развитие цветка зонтичных. Так, уже Пейе (J. V. Payer, 1853, 1857) отметил такие важнейшие моменты, как раздельное заложение всех частей цветка в виде бугорков, характер заложения плодolistиков и процесс образования перегородки. Впоследствии сходные результаты на других видах были получены Гебелем (K. Goebel, 1886) и Мартемом (1905). Очень тщательно исследовали и описали развитие цветка *Daucus carota* Бортовик, Филлипс и Роббинс (H. A. Borthwick, M. Phillips and W. W. Robbins, 1931), а *Eryngium planum* — Лейнфельнер (W. Leinfellner, 1941).  
Ряд ценных дополнений к этому важнейшему подробному исследованию можно найти в менее полных работах, касающихся



Рис. 4. Развитие цветка *Carum carvi* L. Ч — зубцы чашечки; Л — лепестки; Т — тычинки; П — плодolistики; С — семезачатки

некоторых других объектов (*Pastinaca sativa* — F. E. Beghtel, 1925; *Vupleurum dianthifolium* — J. Marano, 1954).

Если объединить весь накопленный материал, мы получим картину развития цветка у представителей практически всех триб Umbelliferae—Apiodeae и Saniculoideae. При сопоставлении данных по разным родам и видам бросается в глаза удивительное единообразие, которое дает основание считать характер развития цветка единым у всех представителей обоих подсемейств.



## Можно ли считать завязь зонтичных типичной нижней

С мнением Мартеля и его многочисленных последователей, считающих, что завязь зонтичных «возникает как верхняя», согласиться можно, но лишь с серьезными оговорками. Собственно «верхними» являются лишь бугорки, дающие начало только верхней части плодолистиков — подстолбиям. Когда же становится заметной завязь, т. е. когда



Рис. 5. Развитие цветка *Angelica silvestris* L. Ч — зубцы чашечки; Л — лепестки; Т — тычинки; П — плодолистики; С — семезачатки

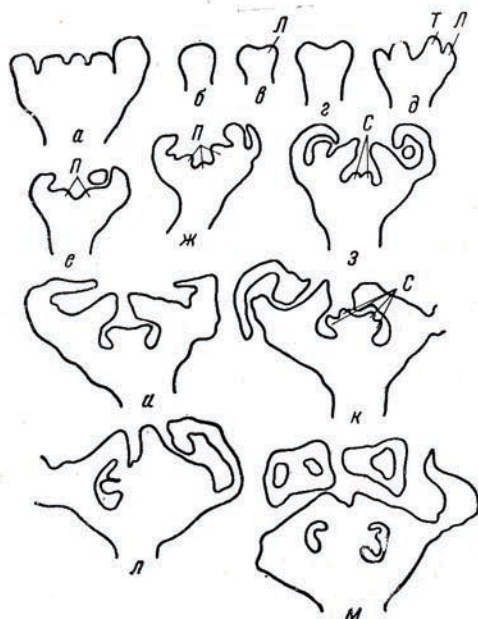


Рис. 6. Развитие цветка *Heracleum sibiricum* (L.). Ч — зубцы чашечки; Л — лепестки; Т — тычинки; П — плодолистики; С — семезачатки

появляется в виде ямки полости завязи и в эту полость врастает будущая перегородка, — с этого момента завязь производит впечатление послунижней. По мере дальнейшего развития завязь зонтичных тем более нельзя считать верхней или «вторично верхней». Семезачатки, вопреки утверждениям Мартеля (1905), А. Н. Бояркина (1926), С. Г. Тамамшян (1945, 1948), В. Г. Александрова и Н. В. Первухиной (1950, 1952), образуются не в подстолбиях, а на перегородке, вырастающей со дна полости завязи. Даже если они и кажутся прикрепляющимися в подстолбиях, то это можно расценивать только как результат смещения плацент на сравнительно поздних стадиях развития цветка. Следовательно, не только подстолбия образуют завязь. Более того, их нельзя считать даже наиболее существенной ее частью и нельзя придавать им столь большое значение, как это делают Мартель, А. Н. Бояркин, С. Г. Тамамшян, В. Г. Александров и Н. В. Первухина.

Для того, чтобы решить окончательно, является ли завязь зонтичных нижней или полунижней, необходимо выяснить, можно ли считать подстолбия частью столбика. По нашему мнению, они являются частью завязи, что доказывается следующими фактами: подстолбия об-



разуют «свод» завязи; в них имеется более или менее хорошо развитая полость; в этой полости могут частично помещаться плаценты и семязачатки; и, наконец, собственно столбики образуются на подстолбьях лишь на очень поздних стадиях развития цветка (рис. 5 и).

Таким образом, завязь изученных представителей зонтичных следует считать полунижней, поскольку верхняя часть ее — подстолбия, превращенные в нектарники, — всегда расположена выше места прикрепления внепестичных частей цветка и свободна от сращений с ними.

Раньше нами (Н. Н. Каден и В. Н. Тихомиров, 1954) уже был высказан взгляд, что, в противоположность мнению Н. В. Первухиной (1953), признающей наличие в семействе Umbelliferae как нижней, так и полунижней завязи, все зонтичные обладают полунижней завязью. Эта точка зрения находит новые подтверждения, если обратиться к истории развития цветка. В отношении подсемейств Apiioideae и Saniculoideae ее можно считать доказанной, если согласиться с приведенными выше соображениями. Что же касается подсемейства Hydrocotyloideae, то нам не известно, изучено ли кем-либо полностью, с самых ранних стадий, развитие цветка у его представителей. Однако изображения отдельных фаз развития цветков рода *Hydrocotyle*, содержащиеся, например, в работе Каммерлоэра (Н. Cammerloher, 1910), позволяют сделать заключение, что и у этого рода развитие завязи протекает, по-видимому, совершенно так же, как и у Apiioideae и Saniculoideae. Точно таким же образом закладываются, в частности, и подстолбия — факт, не оставляющий никаких сомнений в том, что подстолбия представителей всех трех подсемейств зонтичных суть гомологичные структуры. Но если так, то нет оснований до тех пор, пока выражены подстолбия, как бы малы и незначительны они ни были, считать завязь зонтичных типичной нижней.

### Происхождение стенки завязи

Насколько изучение развития цветка может способствовать выяснению природы стенки завязи?

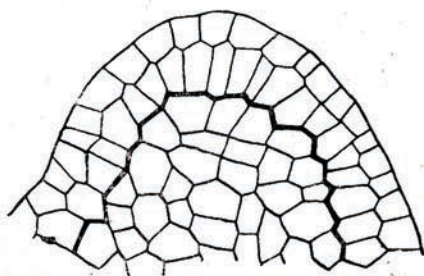


Рис. 7. Молодой зачаток цветка дудника *Angelica silvestris* L. (видны корпус и два слоя туники)

На ранних этапах развития цветка различение тканей, принадлежащих осевым и аппендикулярным органам, практически невозможно. Молодой зачаток цветка представляет собой вершину побега и состоит из меристемы, в которой можно различить массивную ткань корпуса, над которым находятся 1—2 слоя клеток, образующих тунику (рис. 7). Аппендикулярные части цветка закладываются, в сущности, так же, как и вегетативные листья. Своим возникновением

и верхушечным ростом они обязаны, прежде всего, интенсивным периклинальным делениям клеток в наружных слоях корпуса. Впоследствии подобным же образом начинает делиться часть клеток внутреннего слоя туники, а также клетки более глубоких участков корпуса. Относительно глубоких слоев корпуса, в результате деления клеток которых как раз и образуется стенка «бокала» завязи, трудно решить, принадлежат ли они оси или же могут быть мыслимы как сросшиеся между собой основания аппендикулярных частей цветка. Лейнфельнер (1941) приписывает им осевую природу, но это мнение не кажется нам достаточно обоснованным. Прокамбиальные тяжи, формирующиеся в глущи-



не меристемы, и возникающие из них проводящие пучки также не пропускают света на интересующий нас вопрос, так как по своей гистологии они здесь неразличимы и невозможно установить, какие из них принадлежат оси, а какие — аппендикулярным органам.

Таким образом, на ранних стадиях развития цветка провести резкую границу между осью, лепестками, тычинками и плодолистиками не представляется возможным.

На более поздних стадиях проведение точных границ не становится более легким. Это вполне естественно, так как ткань, допустим, «основания лепестка, входящего в состав стенки завязи», «оси в стенке завязи» и т. п. — это уже не ткань лепестка, не ткань оси и т. д.; теперь это — ткань стенки завязи, имеющая иную функцию (не функцию лепестка, не функцию оси цветка и т. д.) и, соответственно, иное строение. Поэтому в стенке завязи, как и в других слитных и сложных по происхождению структурах, нивелируются различия между тканями входящих в ее состав органов. В связи с новыми функциями они начинают развиваться в новом направлении с самых ранних этапов онтогенеза цветка, так что различия между ними сглаживаются буквально с момента возникновения.

Казалось бы, изложенные сообщения неминуемо ведут к выводу, что вопрос о природе стенки завязи зонтичных не может быть решен с помощью изучения развития цветка. Это действительно так, если иметь в виду установление точных границ. Но, как справедливо отмечает Н. В. Первухина (1957) «сама постановка такой, в сущности, схематической проблемы не должна возникать на современном уровне морфологических представлений». Важно установить в принципе участие и, по возможности, долю участия тех или иных органов в образовании стенки завязи. И в этом отношении, как нам кажется, онтогенетический метод способен оказать известную помощь.

Изложенная выше последовательность заложения и развития отдельных частей завязи зонтичных (формирование в первую очередь свода завязи, отставание от него в росте перегородки, несущей семезачатки, последующее срастание этих частей—рис. 8) весьма напоминает

неоднократно описанный для многих семейств покрытосеменных процесс развития так называемых «пельтатных плодолистиков». Отдельный такой плодолистик представляется возникающим как орган, подобный щитовидному (пельтатному) листу, т. е. снабженный черешком, прикрепляющимся не к краю, а к нижней стороне пластинки. В отличие от немногочисленных непельтатных плодолистиков, у которых так называемая «поперечная зона» не закладывается, и от латентнопельтатных, у которых ее развитие подавлено, у явно пельтатных плодолистиков она вырастает в аксиальную (брюшную) стенку, благодаря чему образуется структура, подобная мешку, по крайней мере, в нижней части завязи (поэтому залагающиеся пельтатно плодолистики по-русски можно назвать мешковидными). Довольно часто эта брюшная стенка пло-

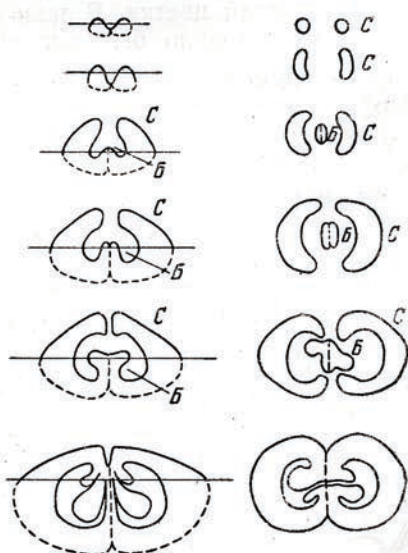


Рис. 8. Схема роста пельтатных плодолистиков зонтичных (слева — в продольном, справа — в поперечном разрезе). С — спинная сторона плодолистика; Б — брюшная сторона плодолистика



долистика в большей или меньшей степени отстает в росте от спинной (см., например, Н. Schaeppi und F. Steindl, 1950, по поводу Rosaceae — Rosoideae).

Лейнфельнер (1941) считает плодолистики зонтичных пельтатными. Действительно, если подойти к рассмотрению развития завязи в семействе Umbelliferae с изложенных выше позиций, становятся понятными все важнейшие особенности ее формирования, которые вполне соответствуют ходу развития плодолистиков с явной пельтацией.

Таким образом, признавая плодолистики зонтичных пельтатными и считая, что брюшная сторона каждого плодолистика входит в состав перегородки и несет плаценты, в то время как спинная образует боковую стенку и свод завязи (рис. 8), мы должны прийти к заключению, что полость завязи изнутри выстлана тканью плодолистиков, конгенитально сросшихся с наружной зоной ее стенки.

Решить, какими органами образована эта наружная зона стенки завязи, значительно труднее. Действительно, упоминавшаяся выше зона роста, обуславливающая разрастание нижней части завязи, могла возникнуть как в оси, так и в слившихся друг с другом основаниях аппендикулярных частей цветка. В зависимости от того или иного способа ее образования следовало бы склониться в пользу либо гипотезы Нодэна—Гебеля, либо гипотезы Мирбеля—Декандолля—Ван-Тигема (см. выше). Но, по нашему мнению, обе упомянутые гипотезы, хотя они и близки к истине, все же представляют собой крайности. Нет основания считать, что ось и только ось образует периферическую зону завязи — против этого многочисленные свидетельства васкулярной анатомии и тератологии. Определенно осевой, как доказала Джэксон (G. Jackson, 1933), является базальная часть колонки, которую можно представить себе как продолжение оси цветка между загнутыми внутрь краями плодолистиков. С другой стороны, нет оснований считать также, что периферия стенки завязи образована только основаниями тычинок и листочков околоцветника. Во всяком случае, мы не знаем категорических доводов, которые могли бы быть приведены в пользу такого толкования. Определенно аппендикулярна только вершина «бокала» завязи.

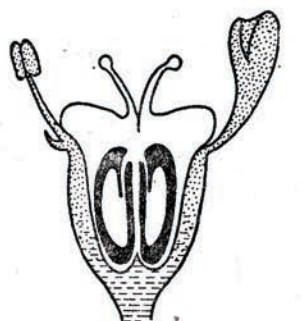


Рис. 9. Схема происхождения завязи зонтичных:

1 — ткань оси цветка, 2 — ткань плодолистиков, 3 — ткань околоцветника андрцея, 4 — гнезда завязи

Наиболее вероятным представляется нам предположение, что у зонтичных имеет место совместный рост, совместное участие в образовании периферической зоны стенки завязи как оси цветка, так и слившихся оснований околоцветника и андрцея, причем первая образует основание, а вторые — вершину завязи. Граница между тканями этих органов очень расплывчата и вряд ли может быть точно установлена, во всяком случае — онтогенетическим методом. Необходимо оговориться, что мы все же склонны считать участие оси в образовании стенки завязи сравнительно незначительным, но это уже на основании данных других методов исследования.

В итоге строение полунижней завязи зонтичных представляется следующим (рис. 9). Плодолистики выстилают изнутри гнезда и образуют перегородку и подстолбья. Наружная зона стенки завязи образована в нижней части осью цветка, а в верхней — слившимися основаниями тычинок и околоцветника. Граница между осевой и аппендикулярной частями расплывчата.



## Выводы

1. В процессе развития цветка все его части закладываются на зачатке в виде отдельных бугорков в такой последовательности: лепестки, тычинки, плодолистики. Зубцы чашечки появляются, как правило, позже других частей.

2. Семезачатки закладываются терминально на центральном выросте в полости завязи, представляющем собой сросшиеся брюшные части плодолистиков, и при дальнейшем развитии отгибаются в стороны.

3. Подстолбия не имеют отношения к образованию семезачатков, но являются частью завязи, образующей свод над полостью.

4. Завязь возникает как верхняя, но уже на очень ранних стадиях развития приобретает характер полунижней, каковой и остается на всем протяжении своего существования.

5. Полунижняя завязь свойственна, по-видимому, всем зонтичным, так как нет оснований сомневаться в гомологичности подстолбий у всех представителей этого семейства.

6. Характер роста плодолистиков дает основание считать их явно пельтатными (мешковидными).

7. Плодолистики в завязи зонтичных выстилают изнутри гнезда и образуют перегородку и подстолбия.

8. Наружная зона стенки завязи образована в нижней части осью цветка, а в верхней — слившимися основаниями тычинок и листочков околоцветника. Определенно осевым является основание колонки, определено аппендикулярной — самая верхняя часть «бокала» завязи. В остальном граница между осевой и аппендикулярной частями стенки завязи расплывчата и вряд ли может быть точно установлена.

Автор выражает глубокую благодарность своему руководителю проф. К. И. Мейеру и доц. Н. Н. Кадену за помощь в работе и ценные советы и указания.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и Первухина Н. В. 1950. О семязпочках, завязи и природе плода зонтичных. Докл. АН СССР, т. 70, № 1.
- Александров В. Г. и Первухина Н. В. 1952. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных (на примерах *Heptacleum* и *Scandix*). Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 7, № 3.
- Бояркин А. Н. 1926. Происхождение нижней завязи в семействе зонтичных. Дневник Всес. съезда ботаников в Москве, январь 1926 г.
- Каден Н. Н. и Тихомиров В. Н. 1954. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных, Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., т. LIX, вып. 3.
- Козо-Полянский Б. М. 1923. Цветок *Umbelliferae* и третий способ происхождения эпигинии. Тр. Воронежск. гос. ун-та, т. 1.
- Козо-Полянский Б. М. 1926. К морфологии цветка *Umbelliferae* Бюлл. Воронежск. о-ва естествоиспыт., т. 1, вып. 2—4.
- Козо-Полянский Б. М. 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Первухина Н. В. 1950. К вопросу о природе завязи зонтичных. Докл. АН СССР, т. 75, № 5.
- Первухина Н. В. 1953. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы. Ботан. журн., т. XXXVIII, № 2.
- Первухина Н. В. 1957. Некоторые вопросы «теории цветка» в связи с эволюцией сосудистого скелета завязи зонтичных. Тезисы докл. делегатск. съезда ВБО (май 1957 г.), вып. 1.
- Тамамшян С. Г. 1945. О малоизвестном роде *Smyrniopsis* Boiss. из сем. Зонтичных. Изв. АН Арм. ССР, Естеств. науки. № 5—6.
- Тамамшян С. Г. 1948. Вторичная гипогиния цветка зонтичных и принцип смены функций у растений. Докл. АН СССР, т. 11, № 3.
- Beghtel F. E. 1925. The embryogeny of *Pastinaca sativa*. Amer. Journ. of Bot., XII, No 6.
- Borthwick H. A., Phillips M. and Robbins W. W. 1931. Floral development in *Daucus carota*. Amer. Journ. of Bot., XVIII, No 9.
- Sammerloher H. 1910. Studien über Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. Bot. Zeitschr., LX, No 8; No 9.



- Decaisne J. 1857. Note sur l'organogenie florale du poirier. Bull. Soc. Bot. Fr., 4.
- De Candolle A. P. 1813. Théorie élémentaire de la botanique.
- Goebel K. 1886. Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fluchtknotens. Bot. Zeitung, 44.
- Hofmeister W. 1886. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. d. phys. Bot. Bd. 1, Teil. 2.
- Jackson G. 1933. A study of the carpophore of the Umbelliferae. Amer. Journ. of Bot., XX, No 2.
- Leinfellner W. 1941. Über den unterständigen Fluchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblütterigen Cynoeceums an sich. Bot. Archiw, XLII, 1.
- Maranó I. 1954. Lo sviluppo del fiore in Bupleurum dianthifolium Guss. con particolare riguardo ad un corpo citoplasmatico fibrillare nella megasporogenesi. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., LXI, No 2—3.
- Martel E. 1905. Contributione all'anatomia del fiore delle Ombellifere. Mem. della reiae acad. della scienze di Torino, V. 55, ser. 2.
- Mirbel C. F. B. (Brisseau-Mirbel). 1802. Traité d'anatomie et de physiologie végétales.
- Naudin C. 1855. Observations relatives à la nature des vrilles et à la structure de la fleur chez les Cucurbitacées. Ann. Sci. Nat., IV, Bot., 4.
- Payer J. B. 1853. Organogenie des familles des Myrtacées, Punicées, Philadelphées, Loasées et Ombelliferes. Ann. Sci. Nat. XX, 3 Ser.
- Payer J. B. 1857. Traité d'organogenie comparée de la fleur. I—II. Paris.
- Puri V. 1952. Floral anatomy and inferior ovary. Phytomorphology, II, No 2—3.
- Schaeppi H. und Steindl F. 1950. Vergleichendmorphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Rosoideen. Ber. der Schweizer. Bot. Gesellsch., 60.
- Schleiden J. M. 1837. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Wien. Archiv. Nat., 1.
- Van Tieghem P. H. 1868. Recherches sur la structure du pistil. Ann. Sci. Nat., V. Bot., 9.

Представлена кафедрой высших растений Московского государственного университета им М. В. Ломоносова

Поступила 17 октября 1957 г.