

ТЕРАТОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЗАВЯЗИ ЗОНТИЧНЫХ

В. Н. Тихомиров

Происхождение «бокала» завязи зонтичных до сих пор не выяснено. В предыдущей работе (В. Н. Тихомиров, 1958) мы охарактеризовали важнейшие гипотезы, предложенные для объяснения структуры «бокала» завязи зонтичных и пришли к заключению, что ни одна из них, в том числе наиболее широко известные и наиболее употребительные — «аксиально-аппендикулярная» гипотеза Нодэна-Гёбеля (С. Naudin, 1855; К. Goebel, 1886) «аппендикулярная» гипотеза Мирбеля—Декандолля — Ван-Тигема—Козо-Полянского (С. Mirbel, 1802; A. de Candolle, 1813; Ph. Van Tieghem, 1868; Б. М. Козо-Полянский, 1923) — не может удовлетворительно объяснить генезис этого сложного образования.

Так называемый онтогенетический метод не дает категорического ответа на вопрос о том, тканями каких органов образована стенка завязи зонтичных. Точно так же и анатомия нормального цветка, в частности его васкулярная анатомия, не может, по-видимому, привести неоспоримые доводы в пользу той или иной гипотезы. Мнение Н. В. Первухиной (1950), считающей, что изображенный Б. М. Козо-Полянским «сосудистый скелет завязи истолковать как листовой так же трудно, как доказать его осевую природу», следует, очевидно, признать совершенно справедливым.

Поскольку речь идет о полунижней завязи (Н. В. Первухина, 1953; Н. Н. Каден и В. Н. Тихомиров, 1954; В. Н. Тихомиров, 1958), для выяснения ее происхождения представляется заманчивым сравнить ее с верхней. В нормальных цветках зонтичных верхняя завязь не встречается, но ее нередко можно наблюдать в уродливых цветках. Это явление, которое с полным правом, но не так, как это представляет себе С. Г. Тамамшян (1948), можно назвать вторичной гипогинией, неоднократно описывалось в литературе (О. Penzig, 1921). Однако все авторы ограничивались описанием внешнего вида терат; анатомическое исследование уродливых цветков, насколько нам известно, никем проведено не было. Может быть, именно по этой причине одни и те же факты истолковываются одними как свидетельства в пользу «аксиальной» (А. Gravis, 1878), другими — как доказательство «аппендикулярной» гипотезы (J. Velenovský, 1909). Между тем, есть основания предполагать, что именно применение анатомического метода в тератологии позволит получить особенно ценные факты, способные пролить свет на проблему генезиса эпигинии вообще и зонтичных — в частности.

Материалом для нашего исследования послужило несколько экземпляров гирчи (*Selinum carvifolia* L.), собранных 31 июля 1956 г. на сырой опушке кустарника в долине р. Клязьмы, близ дер. Дурыкино Солнечногорского района, Московской области. Уже с первого взгляда было заметно резкое отличие уродливых растений от нормальных, так как почти все цветки в соцветиях полностью позеленели.

Нормальный цветок *Selinum carvifolia* L. (рис. 1 а, б) — протерандричен, поэтому на рисунках не изображены тычинки: во второй половине периода цветения, к моменту, когда гинецей достигает полного развития, они опадают. Вполне сформированный гинецей (рис. 1 б) характеризуется сильным развитием ребристой нижней, заключающей семезачатки части, собственно «бокала» завязи; конические подстолбия переходят на вершине в длинные расходящиеся столбики, которые оканчиваются головчатыми рыльцами.

В уродливых цветках гирчи гинецей подвергается следующим изменениям. В большей или меньшей степени редуцируется «бокал» завязи. Разные ступени его редукции, вплоть до практически полного исчезновения, показаны на рисунке 1 в—о. Существенные изменения претерпевает и верхняя часть завязи. Все труднее и труднее различить, где кончаются подстолбия и где начинаются столбики. Плодолистки, которые нередко становятся вполне верхними, т. е. совершенно свободными от всяческих срастаний с другими частями цветка, либо более или менее редуцируются параллельно с редукцией «бокала»

(рис. 1 в—о), либо приспобивают листовидный характер. В последнем случае плодолистки могут быть сложены вдоль (рис. 1 з, м) или становятся совершенно плоскими (рис. 1 р, с), но всегда обладают отчетливо заметной средней жилкой. Анатомическим анализом легко установить перистую нервацию листовидных плодолистиков и, часто, дифференцировку в них столбчатого и губчатого мезофилла.

Степень срастания плодолистиков между собой различна; нередки случаи, когда они бывают совершенно свободны друг от друга. В некоторых плодолистиках можно заметить семезачатки, листовидные или более или менее нормальные, прикрепляющиеся близ краев плодолистиков (рис. 1 м, н). Иногда удается наблюдать увеличение числа плодолистиков до трех (рис. 1 с).

Некоторым изменениям подвергаются андроцей, околоцветник и весь цветок в целом. Очень часто в позеленевших цветках вполне листовидными становятся лепестки (рис. 1 п) и тычинки. Последние при этом претерпевают целый ряд любопытных превращений. Самое частое явление — видоизменение пыльников наподобие более или менее глубокого кармашка (рис. 1 п, г). Кроме того, в одном и том же цветке, следовательно, в одном единственном круге андроцея, можно наблюдать полные серии переходов от таких тычинок с «кармашковидными» пыльниками к совершенно листовидным (рис. 1 у). В этом случае заметно постепенное исчезновение «кармашка», расширение и уплощение тычиночной нити и усиление перистой нервации органа.

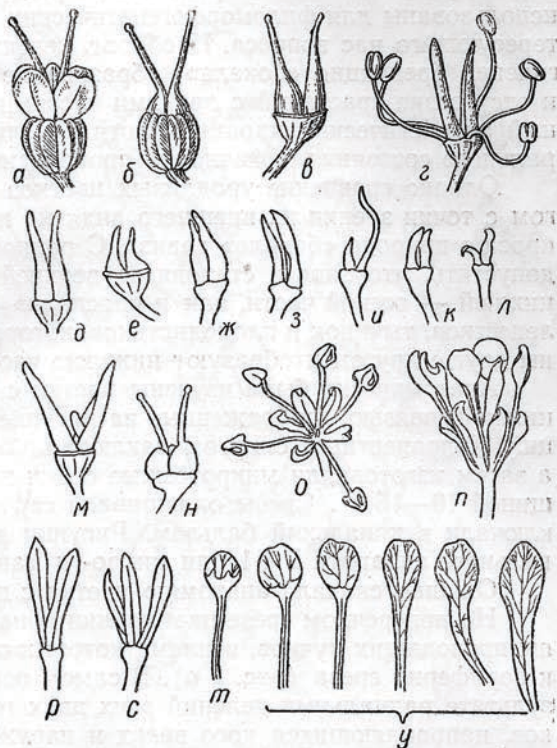


Рис. 1. Нормальный и уродливые цветки *Selinum carvifolia* L.

Наконец, обычны случаи прорастания цветка, когда на его месте развивается целый зонтичек или даже сложный зонтик из уродливых, в свою очередь, цветков. Такие случаи, хотя и показывают потенциальную возможность резкого изменения направления развития верхушечной меристемы, в дальнейшем не обсуждаются, так как они, по-видимому, не имеют характера отчетливо выраженных реверсий и потому не могут быть использованы для филломорфогенетических построений и для решения интересующего нас вопроса. Наоборот, перечисленные выше видоизменения гинецея (редукция «бокала», образование верхней завязи, «апокарпия» и отсутствие сростаний с другими частями цветка) носят явно выраженный атаксистический характер, хотя идеального воспроизведения анцестрального состояния, конечно, не происходит.

Однако сравнение уродливых цветков с нормальными и друг с другом с точки зрения их внешнего вида не приближает нас к решению вопроса о природе «бокала» завязи. С равной степенью вероятности можно допустить, что завязь становится верхней вследствие как исчезновения нижней — осевой части, так и «распада» стенки «бокала» на основания лепестков, тычинок и плодолистиков, которые в нормальных цветках спаяны друг с другом и образуют нижнюю часть завязи.

Анатомически были изучены цветки с совершенно верхней и с полунижней завязью, изображенные на рисунке 1 *г, п*. Материал после фиксации 70-процентным спиртом заключали обычным способом в парафин, а затем изготавливали микротомные серии поперечных срезов цветков толщиной 10—15 μ . Срезы окрашивали сафранином и водной синью и заключали в канадский бальзам. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-1 или микро- и макрофотонасадки МФН-2.

Опишем сначала анатомию цветка с полунижней завязью.

На поперечном срезе цветоножки обнаруживаются две крупные группы проводящих пучков, ксилема которых обращена к центру, а флоэма — к периферии среза (рис. 2 *а*). В самом основании завязи (рис. 2 *б*) в результате радиальных делений этих двух групп формируются десять пучков, направляющихся косо вверх и наружу. От двух из них, опять-таки в результате радиальных расщеплений, отделяются два пучка (рис. 2 *в*), которые, в свою очередь, делятся радиально каждый надвое (рис. 2 *г*).

В результате всех этих делений формируется сосудистый скелет, свойственный вообще завязи зонтичных: десять периферических пучков, по пять в каждом мерикарпии, и четыре центральных пучка, которые должны принадлежать колонке («карпифору»). Как показывает рисунок, к этому времени поперечный срез приобретает очертания, характерные для зонтичных: становятся заметными первичные ребра и перетяжка между мерикарпиями. Несколько выше обнаруживаются гнезда (рис. 2 *д*), и на некотором протяжении завязь сохраняет строение, столь типичное для семейства Umbelliferae.

Однако вскоре начинаются весьма существенные изменения. Гнезда завязи смыкаются друг с другом, так что образуется единая полость; гинецей на этом уровне (рис. 2 *е, ж*) оказывается паракарпным. На загнутых внутрь краях каждого плодолистика обнаруживаются выросты неправильной формы, которые, по-видимому, можно считать сильно редуцированными семезачатками. Четыре центральных (колонковых) пучка, поднимаясь вверх, становятся все более и более тонкими и, наконец, совершенно исчезают (рис. 2 *е, ж, з*).

Особенно интересна судьба периферических пучков. Они за это время более или менее заметно увеличиваются в размерах, а некоторые из них как бы перетягиваются, перешнуровываются тангентально наподобие восьмерки (рис. 2 *ж, з*). Выше эти пучки делятся в том же направлении — каждый надвое — и еще некоторое время остаются в стенке завязи. Таким образом, фактически происходит образование второго периферического круга проводящих пучков. Ориентировка проводящих элементов во

всех пучках не изменяется: ксилема обращена к центру среза, а флоэма — к его периферии.

Выше пучки наружного круга вместе с прилежащими к ним тканями начинают постепенно вычленяться из стенки завязи и преобразуются в дистальные свободные части лепестков и тычинок, что отчетливо видно

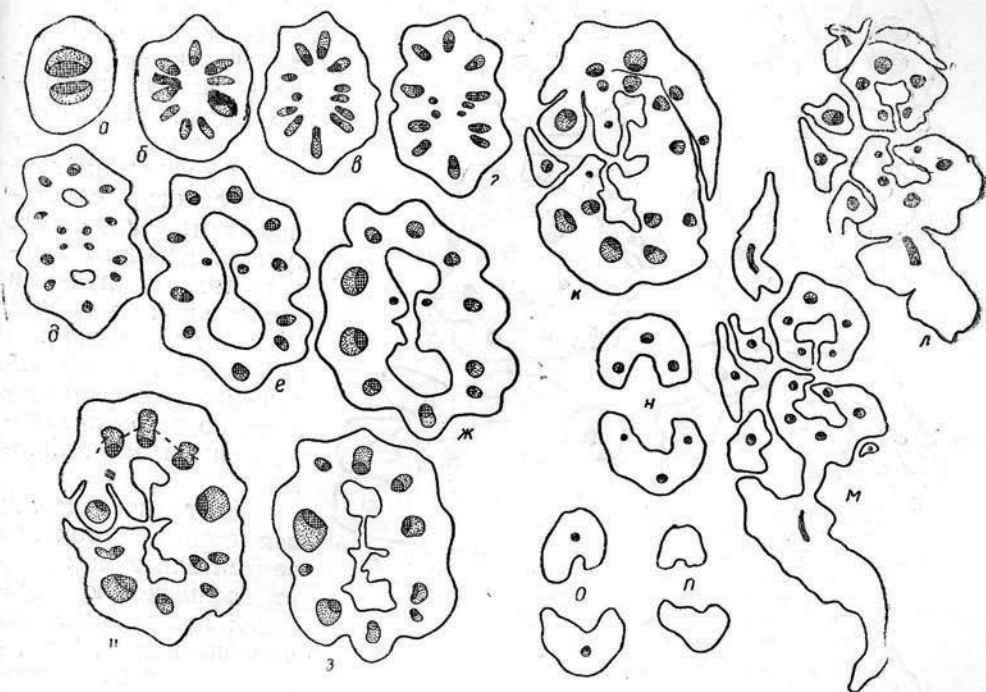


Рис. 2. Поперечные срезы через уродливый цветок *Selinum carvifolia* L. с полунижней завязью

на рисунке 2з, и, к, л, м. В результате происшедшего диализа стенка нижней части завязи распадается на составляющие ее элементы — основания плодolistиков, лепестков и тычинок. На срезах (рис. 2м) видно, что в каждом плодolistике после этого остается по пять пучков. Так как пучки колонки недоразвиты, можно заключить, что в типе каждый плодolistик снабжается семью проводящими пучками. Поднимаясь вверх, пучки (сначала краевые, а в конце концов и средняя жилка) постепенно уменьшаются и исчезают, так что вершина каждого плодolistика оканчивается паренхиматической, лишенной проводящих элементов.

На рисунке 3 представлена серия поперечных срезов, проведенных через цветок, в котором плодolistики стали вполне свободными и листовидными. Цветок выглядит почти так же, как и изображенный на рисунке 1п, и отличается от последнего только наличием трех листовидных плодolistиков вместо двух (рис. 1с).

Две группы пучков цветоножки (рис. 3а) расщепляются радиально на десять пучков (рис. 3б, в), которые очень быстро проходят, чередуясь в лепестки и тычинки. Лишь в самом основании цветка заметно отделение от них части проводящих элементов (рис. 3в), объединяющихся в четыре пучка, принадлежащих плодolistикам (рис. 3г—ж). Каждый листовидный плодolistик в зависимости от его развития содержит один или три пучка (рис. 3з), которые проходят вдоль него и близ вершины оканчиваются слепо.

В разбираемом случае особенно важно для нас то обстоятельство, что всякие сращения между пучками плодолистиков, с одной стороны, и пучками лепестков и тычинок, с другой, практически отсутствуют.

Из сравнения анатомии двух рассмотренных цветков становится ясным, что периферические пучки нижней части — «бокала» — завязи зонтичных имеют комплексную природу и являются результатом конгенитального сращения пяти наружных пучков каждого плодолистика с пучками лепестков и тычинок. До сих пор, насколько нам известно, это положение постулировалось, но не было доказано прямыми данными.

Следовательно, и вся стенка «бокала» завязи зонтичных имеет комплексную природу: она образована сросшимися друг с другом основаниями плодолистиков, тычинок и лепестков и является, таким образом, в основном аппендикулярной.

Зубцы чашечки в цветках представителей зонтичных имеют тенденцию к редукции и нередко, как и в случае *Selinum carvifolia* L., исчезают полностью, так что даже в уродливых цветках не удастся обнаружить их следы.

Между тем, в настоящее время наличие чашечки в семействе Umbelliferae считается доказанным, поэтому следует, по-видимому, заключить, что чашелистики также участвовали в образовании стенки завязи.

Полученные данные подтверждают наш вывод (В. Н. Тихомиров, 1958) о незначительной доле участия оси цветка в образовании стенки завязи, но не дают оснований полностью игнорировать роль оси в этом процессе. Во-первых, нельзя забывать об исследованиях Джэксон (G. Jackson, 1933), доказавшей, что базальная часть колонки имеет осевую природу. Во-вторых, происхождение самой нижней части завязи продолжает оставаться неясным, так как по меньшей мере чрезвычайно трудно, а скорее всего просто невозможно, провести точную границу между тканями оси и аппендикулярных частей цветка. Проводящие пучки в этом отношении существенной помощи не оказывают, так как известно, что листовые следы на некотором (большем или меньшем) расстоянии продолжают существовать в тканях оси, прежде чем станут принадлежностью соответствующих листьев (и других аппендикулярных органов). Наконец, изуче-

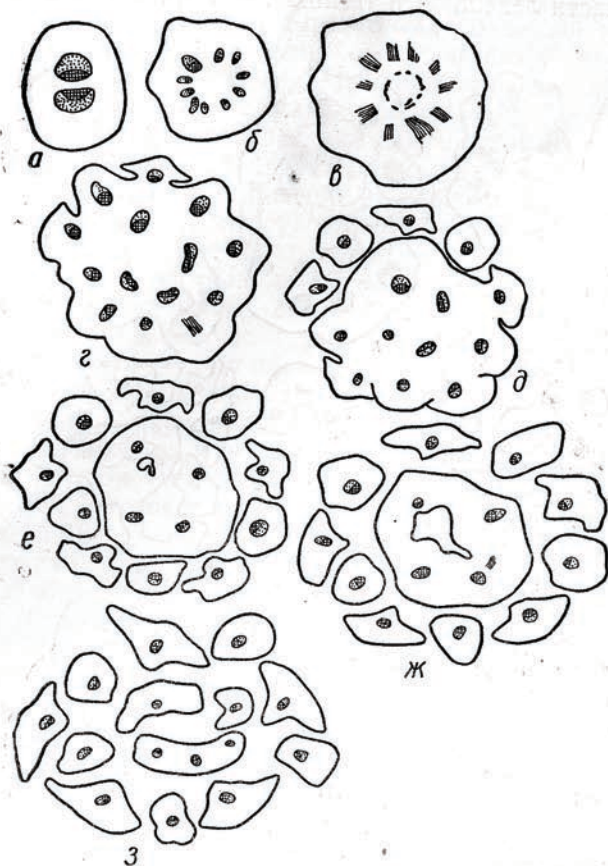


Рис. 3. Поперечные срезы через уродливый цветок *Selinum carvifolia* L. с верхней завязью

ние истории развития цветка зонтичных в онтогенезе показывает, что нет оснований не допускать участия оси в образовании нижней части завязи.

Таким образом, наиболее правильно, по-видимому, считать, что «бокал» завязи зонтичных образовался в результате срастания плодолистиков с основаниями членов околоцветника и андроея в верхней части псою цветка — в нижней, причем роль оси в формировании этой структуры незначительна.

ЛИТЕРАТУРА

- Каден Н. Н. и Тихомиров В. Н. 1954. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LIX, № 3.
- Козо-Полянский Б. М. 1923. Цветок Umbelliferae и третий способ происхождения эпигинии. Тр. Воронежск. гос. ун-та, т. 1.
- Первухина Н. В. 1950. К вопросу о природе завязи зонтичных. Докл. АН СССР, т. LXXV, № 5.
- Первухина Н. В. 1953. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы. Ботан. журн., т. 38, № 2.
- Тамашян С. Г. 1948. Вторичная гипогиния цветка зонтичных и принцип смены функций у растений. Докл. АН СССР, т. LXI, № 3.
- Тихомиров В. Н. 1958. Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом об ее морфологической природе. Научн. докл. высшей школы, сер. Биол. науки, № 1.
- De Candolle A. P. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris.
- Goebel K. 1886. Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. *Bot. Zeitung*, 44.
- Gravis A. 1878. Notice sur quelques faits tératologiques. *Bull. de la Soc. Roy. de Belgique*, vol. XVI, № 3.
- Jackson G. 1933. A study of the carpophore of the Umbelliferae. *Amer. Journ. of Bot.*, vol. XX, № 2.
- Mirbel C. F. B. (Brisseau-Mirbel). 1802. *Traité d'anatomie et de physiologie végétales*. Paris.
- 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.
- Penzig O. 1921. *Pflanzen-Teratologie*. Zweite Aufl., Bd. II. Berlin.
- Van Tieghem Ph. 1868. Recherches sur la structure du pistil. *Ann. Sci. Nat.*, V, Bot., 9.
- Velenovský J. 1909. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Bd. III, Prag.

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

Поступила 3 января 1958 г.