

## К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИИ ЗАВЯЗИ И ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ

Н. Н. Каден и В. Н. Тихомиров

Вопрос о природе завязи и плода зонтичных, несмотря на полуторастолетнюю давность его постановки и поистине огромное число посвященных ему работ, до сих пор не может считаться решенным окончательно. За это время были предложены многочисленные гипотезы происхождения нижней завязи в семействе, которые после установления того факта, что в первые периоды жизни цветка завязь возникает как верхняя [3, 16], сменились гипотезами о том, что ее следует расценивать как вторично верхнюю [12] или полунижнюю [1, 10, 11]. К плодам зонтичных морфологами и систематиками применялись самые разнообразные названия, в которые вкладывалось далеко не одинаковое содержание. Оба вопроса были совершенно запутаны и усложнены настолько, что в настоящее время среди обилия терминов, взглядов, гипотез и теорий трудно отыскать действительно верные.

Поэтому вполне естественно, что каждая новая работа, посвященная выяснению морфологии завязи и плода зонтичных, представляет интерес и имеет большое значение для суждения о филогении семейства. В советской литературе после работ Б. М. Козо-Полянского в этом направлении много сделано трудами отдела морфологии и анатомии Ботанического института имени В. Л. Комарова Академии наук СССР, особенно трудами Н. В. Первухиной. Последняя работа названного автора [11] может быть расценена в значительной мере как итоговая, обобщающая результаты исследований, начатых еще до 1946 г.

Первая и большая часть статьи посвящена выяснению природы завязи. Автор считает, что в сем. зонтичных имеются два типа завязей: полунижняя и нижняя. Наличие полунижней завязи убедительно доказывается на примерах *Heracleum* и *Scandix*. В качестве вывода утверждается, что "...в одном из типов организации завязь зонтичных... возникает как верхняя. При дальнейшем же разрастании ее следует расценивать скорее как полунижнюю, так как погруженной в "бокал завязи" ...оказывается лишь нижняя часть плодолистиков. Верхняя же их часть, выраженная в подстолбях, незначительная по размерам, но существенная по роли в организации плода (так как в некоторых случаях она несет плаценты), является свободной от сращений с какими-либо частями цветка" (стр. 187). Таким образом, не только завязь *Heracleum*, у которой семяпочки прикрепляются в подстолбях, но и завязь *Scandix*, где плаценты находятся несколько ниже уровня отхождения лепестков, относятся автором к полунижним. Совершенно справедливо заключение Н. В. Первухиной о том, что, хотя подстолбия у *Scandix* и не несут функций собственно завязи, но являются, несомненно, гомологичными подстолбиям *Heracleum* как образованные также тканями плодолистиков. Это свидетельствует об их генетической близости и не дает основания для отнесения завязей *Heracleum* и *Scandix* к различным типам.

Тем более странно звучит вывод автора о том, что у *Sanicula liberta* Cham. et Schlecht. завязь нижняя, вывод, сделанный на том основании, что "...подстолбия не несут функций собственно завязи. В этом случае они слабо выражены морфологически, в виде незначительной складки окружают основания столбиков и лишены сосудистой системы. Семяпочки при этом типе строения возникают на внутренней стенке полости бокала завязи, ниже уровня отхождения цветоложьев. Собственно завязь здесь оказывается полностью погруженной и обросшей тканями бокала" (стр. 188). По нашему мнению, такое различие типов завязи несостоятельно. Неверно было бы в качестве основного критерия для отнесения завязи к тому или иному типу брать высоту прикрепления семяпочек, которая у многих растений оказывается совершенно различной. Обычно главным признаком в этом случае является степень сращения плодолистиков с другими цветочными органами. Трудно допустить, что подстолбия *Sanicula* имеют другое происхождение, чем у *Heracleum* и *Scandix*. Если же все они образованы тканями плодолистиков, то в цветках всех трех родов часть плодолистиков оказывается расположенной выше уровня отхождения лепестков и тычинок (для *Sanicula liberta* это хорошо показано в работе Н. В. Первухиной на рис. 6), а это свидетель-

ствует о том, что и у *Sanicula* завязь полунижняя, хотя ее плодолистики и более сильно редуцированы.

Таким образом, нам кажется, что приведенные в работе Н. В. Первухиной примеры не доказывают вывода автора: "... строение завязи зонтичных нельзя свести к одной схеме" (стр. 203). Скорее они являются хорошей иллюстрацией хода морфогенеза в пределах полунижней завязи. Наличие же нижней завязи у зонтичных трудно признать до тех пор, пока у них выражены подстолбия или пока признается, что они образованы тканями плодолистиков.

Вообще попытки проведения резкой границы между полунижней и нижней завязями вряд ли удачны. Гораздо важнее в каждом отдельном случае выяснить способы и пути формирования так называемой "нижней" завязи различных типов (розовцветных, зонтичных, сложноразветвленных, буковых и т. д.) и показать их в развитии от стадии верхних до полунижних.

Относительно природы бокала завязи автор присоединяется к мнению Б. М. Козо-Полянского, считая, что "... его организации существенную роль играет чашечка..." (стр. 188). Это положение подкрепляется богатым фактическим материалом, в первую очередь данными о разветвленности сосудистого скелета завязи у некоторых форм, примитивных и уклонившихся в своем развитии от общего пути развития семейства. С позицией автора в этом вопросе трудно не согласиться. Однако некоторые частные положения и здесь вызывают сомнения. Так, совершенно не убедительно выглядит сравнение способа роста завязи *Scandix* со способом роста листа, даже в качестве косвенного доказательства в пользу признания листовой природы завязи (стр. 198—200). Вызывает также неудовлетворенность одностороннее увлечение изучением роли чашечки в формировании бокала завязи без учета возможности участия в этом процессе лепестков и тычинок.

В связи с изложенным необходимо вкратце коснуться статьи С. Г. Тамамшян [12], ответом на которую в значительной степени является работа Н. В. Первухиной. С. Г. Тамамшян воскрешает теорию осевой природы бокала цветка зонтичных, провозглашенную в свое время Шлейденом и Пейе, хотя никакими новыми данными не доказывает ее правильности. Она считает "завязью в морфологическом понимании" (?) только стилоподии, а также почему-то столбики и рыльца. К "стеблевому бокалу" — нижней части цветка и плода — она относит карпофор, хотя и считает его образованным брюшными пучками плодолистиков, и периферические пучки, утверждая в то же время, что они соответствуют чашелистикам и лепесткам. В результате выводы автора об осевой природе бокала не согласуются с текстом статьи, подтверждающим его фолитарную природу.

Несмотря на некоторые ошибочные и спорные положения Н. В. Первухиной, следует признать, что первый раздел ее работы, посвященный исследованию природы завязи, является весьма ценным, содержащим много нового фактического материала, а выводы кажутся гораздо более приемлемыми, чем в статье С. Г. Тамамшян. Если карпофор относить к плодолистикам, а периферические пучки считать пучками околоцветника, то никакой вторичной гипогинии цветка у зонтичных не будет.

Вторая часть работы Н. В. Первухиной посвящена природе плода зонтичных, вопросу более сложному, что объясняется в первую очередь отсутствием хорошо разработанной генетической системы плодов. До сих пор нет точного определения плода представителей семейства и совершенно не ясно его место в генетической классификации.

Основные положения работы Н. В. Первухиной по этому вопросу сводятся вкратце к следующему: 1) "...относительно плода зонтичных следует признать, что не может быть дана его общая для семейства характеристика" (стр. 200); 2) "Плод *Hudgocotyloideae* можно определить как нижнюю (или полунижнюю) синкарпную сухую костянку, в некоторых случаях дробную" (стр. 200); 3) "повидимому, следует для понятия «костянка» оставить основным критерием наличие склеренихимного эндокарпа (эндомезокарпа), образующего «косточку» (плотный непроницаемый футляр) вокруг семени, свисающего из верхней части полости завязи" (стр. 201); 4) "плод представителей *Apioideae* и *Saniculoideae* заслуживает характеристики дробной синкарпной семянки зонтичных в отличие от семянки сложноразветвленных, развившейся из паракарпной завязи и имеющей другую плацентацию" (стр. 203); 5) семянка — это "...сухой плод, у которого семенная кожура плотно прижата к околоплоднику, развившийся из нижней (полунижней) завязи, образованной двумя плодолистиками..." (стр. 203); 6) "так как семянкой называется плод, развившийся из завязи, образованной двумя плодолистиками, то половинки, на которые распадается плод *Apioideae* и *Saniculoideae*, ... заслуживают названия полусемянки зонтичных" (стр. 203).

Мы не можем согласиться ни с одним из этих основных положений автора. Единственно, что не вызывает возражений, — это незначительная доля негативной стороны работы, в которой отвергаются некоторые явно непригодные для наименования плодов *Umbelliferae* термины, предлагавшиеся старыми авторами. Однако они либо отвергаются молчаливо, либо мотивы, доказывающие непригодность, избираются явно неудачно. Нам кажется полезным разобрать все важнейшие определения

и характеристики, применявшиеся разными авторами к плодам зонтичных, чтобы показать путаницу, царящую до сих пор в этом вопросе, и возможности использования их для наименования плода Umbelliferae.

С х и з о к а р п и й (*Schizocarpium* auct., дробный плод, шизокарпий). Н. В. Первухина считает этот термин неприменимым к плодам зонтичных ввиду того, что у *Hydrocotyloideae* „... как правило, карпофор не выражен, плод довольно часто не распадается“ (стр. 200). Однако важнее то, что в это определение включались разными авторами наряду с плодами Umbelliferae дробный стручок *Cruciferae*, плоды *Malvaceae*, *Rubiaceae*, *Acer* и др. Термин этот настолько широк и неопределен, что кажется целесообразным изъять его из карпологической терминологии вообще или оставить только в карпобиологии.

Д в у р а з д е л ь н а я з е р н о в к а [5, 7, 9 и др.]. Этот термин явно непригоден для плодов Umbelliferae, поскольку сближает их с зерновкой злаков, которая является верхней паракарпной, тогда как плоды зонтичных полунижние и синкарпные.

С е м я н к а (*Acenium*, *Achaenium* auct.). Н. В. Первухина отвергает применимость этого термина для *Hydrocotyloideae*, так как „называть семянка плод с более или менее мощным склеренихимным эндокарпом, образующим «косточку», было бы неверным“ (стр. 200). Мы возражаем против применения его и к плодам остальных зонтичных, так как семянка, характерная для *Compositae* и группы близких семейств, является паракарпным плодом, а не синкарпным.

Д в у с е м я н к а (*Biachaenium* Beck. и др.) — „плод, происшедший из двучленной завязи, распадающийся на отдельные невскрывающиеся части, которые соответствуют отдельным плодolistикам“ [17]. К. Шнейдер применяет это название к *Rubiaceae*, а многие другие авторы распространяют его и на зонтичные. Если термин „семянка“ неприемлем для плодов Umbelliferae, то применение его к половинке плода тем более неправильно.

К а р ц е р у л а (*Carcerula* Mirb.) и г л а н д а р и й (*Glandarium* Dum.) „заклучали все семянки и многогнездные невскрывающиеся плоды“ [14]. Естественно, что термин слишком широк, морфологически неопределен и должен быть отброшен.

М е р и к а р п и й (*Merisarpium* Beck.) — сборный тип. Название неправильно применено к целому плоду (см. ниже).

В и с л о п л о д н и к (*Stemocarpium* Mirb.) — „плод, приросший к чашечке. Околоплодник разделяется на два невскрывающихся орешка, каждый содержит одно обратное белковое семя, приросшее к внутренней стенке орешка“ [15]. Поскольку под этим именем подразумевались только плоды зонтичных, его следует использовать, но архаическая характеристика, данная Мирбелем, должна быть изменена в соответствии с современным состоянием знаний по карпологии Umbelliferae.

Даже приведенное выше беглое перечисление ясно характеризует разнообразие названий, даваемых плодам зонтичных. Такое обилие терминов, естественно, создает путаницу, и в настоящее время многие систематики вообще избегают пользоваться каким-либо из них. Например, во „Флоре СССР“ [13] плод Umbelliferae называется просто „сухим распадающимся“. Такая осторожность выглядит, во всяком случае, более оправданной, чем применение неопределенных или явно неверных терминов. Для внесения ясности необходимо выбрать наиболее удачное название, дать точное определение понятию и установить место карпологического типа или более мелкой карпологической группы в генетической классификации плодов.

К сожалению, позитивная сторона работы Н. В. Первухиной не приблизила нас к решению этой задачи, а лишь прибавила два новых неверных термина ко множеству старых („нижняя синкарпная сухая костянка“ и „дробная синкарпная семянка зонтичных“). В этих наименованиях выражено стремление к расширению карпологических понятий, так как их „сужение... с одной стороны, разобщает близкие по организации типы, с другой — ведет к необходимости вводить неоправданно большое количество новых терминов“ (стр. 200). Но если морфолог-эволюционист называет одним и тем же термином „костянка“ два различных плода, то каждый вправе заключить, что он признает их генетически близкими, хочет он этого или не хочет. И у Н. В. Первухиной в общую группу, охватываемую понятием „костянка“, попадают и апокарпные костянки *Prunoideae*, и „нижняя синкарпная сухая костянка“ *Hydrocotyloideae* и многие другие „костянки“, а в понятие „семянка“ входят и нижняя паракарпная семянка *Compositae*, и „нижняя синкарпная семянка“ *Apioideae*, и *Saniculoideae*, и много других „семянков“. Но с такими опасными сближениями не согласуется весь фактический материал сравнительной морфологии, анатомии и филогенетической систематики. Да и сама Н. В. Первухина вполне определенно высказывается в пользу давно ставшего общепризнанным взгляда, что плод типичных Umbelliferae произошел от *Agaliaceae* через *Hydrocotyloideae* путем редукции числа плодolistиков до двух, утери сочного слоя перикарпия, редукции косточковидного гипэндокарпия и выработки способности распадаться при созревании. Этим утверждается генетическая близость не плодов розоцветных, зонтичных и сложноцветных, а различных карпологических форм внутри сем. Umbelliferae. Чтобы быть последовательным, чтобы выразить эту точку зрения в карпологической классификации, и не только стрелками,

соединяющими типы плодов, но и названиями их, следует протестовать против неоправданного расширения понятий. Исходя из изложенного, мы можем, выражаясь словами автора, сказать, что, наоборот, расширение понятий, с одной стороны, сближает генетически разнородные типы и разобщает близкие, с другой, — ведет к необходимости бесконечно удлинять эпитетами и запутывать небольшое число широких и расплывчатых терминов.

Неоправданное расширение карпологических понятий характерно для школы В. Г. Александрова и вызывается стремлением положить в основу определения различных типов плодов признаки развития и расположения механических тканей околоплодника [2, 4, 8] — признаки, связанные с приспособлениями к сходным способам распространения семян, проявляющиеся в различных филемах покрытосеменных независимо друг от друга. Классификация, построенная на таком, явно конвергентном признаке, который выступает в качестве главного критерия при отнесении плода к тому или иному типу, никак не может быть названа генетической, как бы этого ни хотелось ее авторам и приверженцам. Она останется формальной, против чего на словах возражает Н. В. Первухина.

Нам кажется, что все многообразие плодов Umbelliferae все же не дает оснований для дробления его на разные типы. Более того, мы считаем, что и этому семейству соответствует только один карпологический род, подобно тому как Leguminosae соответствует боб, а злакам — зерновка. Этот род может быть охарактеризован следующим образом: плод, происходящий из полунижней синкарпной завязи, образованной двумя плодолистиками, заключенными в бокал из приросших оснований лепестков и чашелистиков с закладывающимися по две, но развивающимися по одной в каждом гнезде анатропными семпочками; обычно сухой, при созревании распадающийся на два мерикарпия, б. ч. висящих на двураздельной колонке, реже не распадающийся; у некоторых примитивных представителей с мясистым экзокарпием и твердым склеренхимным гипэндокарпием; у ряда специализированных форм без дифференцированной колонки, иногда с единственным развивающимся семенем. Такая характеристика определяет морфологию и анатомию плода, отражает его генезис и указывает пути эволюции различных форм, охватываемых этим определением.

Что касается названия, то в настоящее время наиболее приемлемым из всех существующих является термин вислоплодник (*Stemocarpium* Mirb. emend. N. Kaden et V. Tichom.), хотя и он оставляет желать лучшего, так как по смыслу слова им не охватывается все разнообразие плодов зонтичных и, главное, недостаточно подчеркиваются отличия их от плодов представителей других семейств.

К карпологическому роду „вислоплодник“ относится ряд карпологических видов, как, например:

1. В. сочно-костянквидный (*C. succoso-drupaceum* n.) — многие Hydrocotyloideae.
2. В. сухо-костянквидный (*C. sicco-drupaceum* n.) — многие Hydrocotyloideae.
3. В. колонковый (*C. columnatus* n.) — большинство Umbelliferae.
4. В. бесколонковый (*C. non columnatus* n.) — например, Saniculoideae.
5. В. нераспадающийся (*C. non partibilis* n.) — например, Lisaea heterocarpa.
6. В. односемянный (*C. monospermum* n.) — *Symphyloma* и др.
7. В. погруженный (*C. immersum* n.) — *Echinophora*.

Подчеркиваем, что такое подразделение вислоплодника отнюдь не является полным и окончательным, а представляет собой лишь грубый предварительный набросок и может быть существенно изменено при более детальном изучении отдельных форм, представленных в семействе.

Терминологическая путаница, царящая в вопросе о том, как назвать половинки, на которые распадается плод большинства зонтичных, едва ли меньше той, какую мы уже наблюдали, пытаясь выбрать наименование плода. *Carpellum*, *Carpidium*, *Дгир* и т. д. иностранных авторов; семянка, зерновка, плодик, полуплодик и т. д. русских — все эти термины могут быть легко отвергнуты. Н. В. Первухина вводит понятие „полусемянка“, но и оно непригодно, если отказаться от наименования „семянка“ для целого плода. Пока кажется целесообразным оставить термин „мерикарпий“ (*Merisarpium* DC.), как обозначение части дробного синкарпного плода, равноценной целому плодолистiku. Повидимому, дальнейшее углубление наших знаний о плодах повлечет за собой дифференцировку этого понятия, но пока оно вполне применимо к плодам зонтичных.

Таким образом, работа Н. В. Первухиной [11], давшая много нового для познания завязи зонтичных, почти ничего не добавила к изучению плодов представителей этого семейства. С точки зрения задачи построения генетической классификации плодов с ее выводами нельзя согласиться.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г. и Первухина Н. В. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, в. 3, 1952, стр. 5—47.
2. Артюшенко З. Т. и Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, в. 2, 1951, стр. 170—192.
3. Бояркин А. Н. Происхождение нижней завязи в семействе зонтичных. Дневн. Всес. съезда бот., 1926, стр. 38.
4. Вихирева В. В. Морфолого-анатомическое исследование плодов крушиновых. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, в. 3, 1952, стр. 241—292.
5. Жуковский П. М. Ботаника, 1949.
6. Каден Н. Н. Сравнительная морфология плодов и семян среднерусских лютикоцветных, 1947.
7. Каменский К. В. Основы сельскохозяйственного семеноведения, 1931.
8. Коновалов И. Н. и Артюшенко З. Т. Морфология плодов типа коробочка и ягода. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, в. 2, 1951, стр. 193—220.
9. Мальцев А. И. Руководство к изучению и определению семян и плодов сорных растений, ч. 1. Морфология и биология. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. прилож., 25, 1925.
10. Первухина Н. В. К вопросу о природе завязи зонтичных. ДАН СССР, т. 75, № 5, 1950, стр. 749—752.
11. Первухина Н. В. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы. Бот. журн., т. 38, № 2, 1953, стр. 185—205.
12. Тамашьян С. Г. Вторичная гипогиния цветка зонтичных и принцип смены функций у растений. ДАН СССР, т. 61, № 3, 1948, стр. 537—540.
13. Флора СССР, т. XVI и XVII, 1950, 1951.
14. Desvaux A. N. *Traité général de botanique*, 1839, p. 174.
15. Dumortier V. C. *Essai carpographique présentant une nouvelle classification des fruits*. Nouv. Mém. Acad. Sci. et Bell. Lettr. de Bruxelles, IX, 1835, p. 10.
16. Martel E. *Contributione all'anatomia del fiore delle Umbellifere*. Mem. reale acad. sci. di Torino, t. 5, 55, ser. 2, 1905, p. 271—283.
17. Schneider C. K. *Illustriertes Handwörterbuch der Botanik*, 1905.