

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ

Под морфогенезом мы понимаем становление и эволюцию формы всего тела растения и его отдельных органов в процессе филогенеза. Одна из основных задач морфогенетиков — содействие построению филогенетической системы растительного мира. Филогенетическая систематика опирается прежде всего на морфологию; выясняя эволюцию формы, морфологи создают тем самым фундамент для деятельности филогенетиков. Филогения (выяснение родственных отношений между растениями) и морфогения (выяснение эволюции формы) (Мейер, 1958) взаимно проверяют и дополняют друг друга.

Отсюда понятно то внимание, которое уделяется сейчас систематизации материала по эволюции отдельных органов растений, и в частности плодов. Но тем не менее общепринятой морфогенетической карпологической классификации до сих пор не существует.

Создать морфогенетическую классификацию плодов — это значит: 1) выделить сходные по строению и единые по происхождению группы плодов, 2) выяснить родственные связи между ними и 3) дать установленным группам названия, по возможности такие, которые отражали бы их морфологическую специфику и генезис.

В настоящее время, однако, ни одна из этих задач не может считаться успешно решенной. Выделяемые большинством исследователей группы плодов продолжают оставаться сборными — конгломератами совершенно неродственных форм; генетические связи между ними не могут быть установлены; номенклатура настолько усложнена обилием самых разнообразных терминов, что разобраться в ней в высшей степени трудно.

Вполне естественно, что вследствие отсутствия единых принципов классификации плодов плод зонтичных в разных системах занимает совершенно различное положение. Авторы карпологических классификаций ограничиваются в лучшем случае выделением его в качестве особого типа; дальнейшего подразделения этого типа и выяснения родственных отношений охватываемых им форм обычно с достаточной полнотой не проводится.

На наш взгляд, при построении морфогенетической системы плодов необходимо руководствоваться следующими основными принципами.

1. Для выделения крупных групп плодов должны быть использованы в первую очередь признаки гинецея цветка, из которого плод развивается. Только при таком подходе можно надеяться, что устанавливаемые группы

окажутся генетически однородными. Экологические особенности плодов могут и должны играть роль только для более мелких подразделений внутри единых по происхождению типов.

2. В принципе следует стремиться к установлению небольших по объему элементарных типов плодов, отказавшись от искусственных, сборных групп вроде «коробочки», «ягоды» и им подобных, объединяющих негомологичные структуры.

3. Многие старые названия плодов также неприемлемы. Для достижения необходимой четкости классификации те из них, которые являются сборными, следует либо отбросить вовсе, либо сузить настолько, чтобы они служили для обозначения действительно однородных категорий.

Для верного суждения о морфогенезе плода в каком-либо семействе необходимо составить представление о его вероятной исходной модели. Это в свою очередь требует четкого ответа на вопрос о том, какую группу растений считать родоначальницей данного семейства.

В качестве предков зонтичных в системах разных авторов фигурировали различные группы (Cornaceae, Rhamnaceae, Hamamelidaceae, Geraniaceae и др.). В настоящее время наиболее распространено мнение, что они являются потомками древних аралиевых. Эта точка зрения подтверждается сравнительно-морфологическим анализом по всем системам органов, и в частности удостоверяется карпологически.

Agaliaceae — это, по всей вероятности, древнее семейство, давшее, видимо, начало не только зонтичным, но и ряду других групп. Как древний узловый тип аралиевые обнаруживают высокую степень полиморфизма, еще недостаточно изученную и оцененную.

Плоды их, которые можно, следуя А. Л. Тахтаджяну (1948), именовать «нижними синкарпными костянками», имеют, как правило, относительно сочный мезокарпий; склеренхимный эндокарпий образует одну или несколько, в зависимости от числа плодолистиков и гнезд завязи, косточек. Завязь обычно полунижняя, но изредка встречаются представители и с верхней завязью (*Plerotropia gymnocarpa*). Наиболее сильно варьирует число плодолистиков: здесь можно наблюдать его постепенную редукцию от большого и неопределенного (*Tupidanthus*, некоторые виды *Boerlagiodendron* и др.) через пять у многих родов, причем пентамерию можно считать наиболее типичным состоянием, до двух (*Myodocarpus*, *Harmsiopanax* и др.) и даже образование псевдомономерного гинецея (Baumann-Bodenheim, 1955).

Эволюция гинецея и плода шла по следующим основным направлениям: уменьшение и фиксация числа плодолистиков; превращение верхней завязи в полунижнюю; изменение консистенции перикарпия (превращение сочного плода в сухой); выработка схизокарпии и образование зачаточной колонки — «прокарпофора». Результатом реализации этих направлений морфогенеза явилось возникновение нового типа плода — вислоплодника (*stemosagrium* Mirb. — Каден и Тихомиров, 1954), который свойствен некоторым аралиевым и всем зонтичным.

Agaliaceae представляют собой преимущественно тропические и субтропические деревья и кустарники, имеющие, несомненно, тропическое же происхождение. Плоды их обычно более или менее сочные, сравнительно крупные и тяжелые, распространяющиеся эндозоохорно. Эволюция в направлении приспособления к более засушливым условиям существования проявлялась, в числе прочих особенностей, в переходе от древесного типа к травянистому, в преобразовании плодов из крупных и сочных в сравнительно мелкие, сухие и легкие (Corney, 1949, 1953, 1954).

Вислоплодник можно охарактеризовать как плод, развивающийся из цветка, обладающего полунижней синкарпной двугнездной завязью, об-

разованной двумя плодolistиками и приросшими к ним основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок при незначительном участии оси; с одним фертильным семезачатком в каждом гнезде, реже односеменной; сухой, с масляными каналами в перикарпии, при созревании распадающийся на два мерикарпия, большей частью висящих на двураздельной колонке, реже — не распадающийся и без колонки; свободный или, редко, срастающийся с окружающими его цветоножками тычиночных цветков и опадающий вместе с ними; у некоторых примитивных форм с твердым косточковидным эндокарпием.

Многие представители подсемейства *Hydrocotyloideae*, обычно считаемые за исходный тип для всех остальных зонтичных (Drude, 1898; Koso-Poljansky, 1915—1916; Козо-Полянский, 1924 и др.), в действительности обнаруживают гораздо больше морфологического сходства с *Agaliaceae*, чем с типичными зонтичными.

Роды *Hydrocotyle* и *Centella* по отсутствию стерильного семезачатка в каждом гнезде завязи, первичному отсутствию колонки, строению эндокарпия, особенностям секреторной системы и расположению кристаллов оксалата кальция в плодах вполне сходны с аралиевыми и резко отличны от зонтичных.

Миттал (Mittal, 1955) считает, что упомянутые роды утратили некоторые из общих черт *Umbelliferae*.

Однако такое предположение, т. е., иными словами, выведение данных родов из типичных зонтичных, мало вероятно. Тогда пришлось бы допустить, что эти роды снова (вторично) приобрели ряд архаических черт и что имел место, следовательно, беспрецедентный поворот эволюции вспять.

Гораздо естественнее допустить, что наши *Hydrocotyloideae* не утратили признаков, свойственных зонтичным, но что они вообще не имели их. Они обнаруживают настолько ясные и тесные родственные связи с аралиевыми (Baumann, 1946), что их нужно, следуя Петерсену (Petersen, 1911), относить к последнему семейству.

Такой взгляд на систематическое положение родов *Hydrocotyle* и *Centella* оказывает существенное влияние на решение вопроса о происхождении зонтичных. Действительно, по ряду признаков эти роды кажутся либо очень сильно специализированными, либо просто более подвинутыми в эволюции по сравнению с типичными зонтичными. Это не позволяет провести эволюционной линии, непосредственно связующей *Hydrocotyloideae*—*Hydrocotyleae* и *Apioidae*. Скорее данные группы представляют собой параллельные и независимые направления развития, берущие начало от общих предков.

Московский университет, кафедра высших растений

ЛИТЕРАТУРА

- Каден Н. Н. и Тихомиров В. Н. «Бюл. МОИП», отд. биол., 1954, т. 59, № 3, стр. 79—83; Козо-Полянский Б. М. «Бот. матер. герб. Гл. бот. сада РСФСР», 1924, т. V, № 2, стр. 17—24; Мейер К. И. Морфогения высших растений. М., 1958; Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд-во МОИП, 1948; Baumann M. G. Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich, 1946, 177, 13—112; Baumann-Bodenheim M. G. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1955, 65, 481—510; Corner E. J. H. Ann. Bot., 1949, XIII, N 52, 367—414; Corner E. J. H. Phytomorph., 1953, 3, No 4, 465—476; Corner E. J. H. Phytomorph., 1954, 4, N 3—4, 262—274; Drude O. Umbelliferae in A. Engler und K. Prantl. Die natürl. Pflanzenfam., 1898, III, 8, 63—250; Koso-Poljansky B. Bull. Soc. Natur. Mosc., 1915—1916, XXIX, 93—222; XXX, 277—290; Mittal S. P. Journ. Ind. Bot. Soc., 1955, 34, N 3, 248—261; Petersen H. E. Biol. Arbeider, 1911, 151—158.