

УДК 582.5.581.15 : 576.11

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ГОМОЛОГИИ  
РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В. А. КРАСИЛОВ

Дальневосточный геологический институт, Владивосток

В примитивных нуцеллусах имеется проводящая система и пыльцеулавливающие структуры (лагеностом) интегументального происхождения. Нуцеллус, таким образом, негомологичен спорангию. Интегументы имеют теломную природу. В процессе формирования семени одновременно возникали два и более интегумента. Нет оснований рассматривать семезачаток цветковых как сложный вырост плодолистика, так как его покровы гомологичны таковым голосеменных. Купула гнетовых образовалась из двулопастного перианция. Вероятно, такое же происхождение имеют купулы некоторых палеозойских птеридоспермов. Двустворчатые капсулы чекановских, имеющие рыльце, занимают промежуточное положение между купулами птеридоспермов и плодолистиками цветковых. Эволюция покровов семени носит аддитивный характер. Основные мембраны семени имеют двойственную природу и образовались слиянием двух и более первичных мембран.

В эволюционной морфологии растений издавна существуют две школы. Одна из них (ее основоположником считают Гете) допускает единство происхождения органов различных морфологических категорий, другая считает их структурами *sui generis*. Сейчас как будто намечается некоторое сближение обоих направлений. Принимается, что в ретроспективе все органы могут быть сведены к системе недифференцированных теломов и что новообразования возникают в результате модификации уже имевшихся у предковых форм структур. Вместе с тем, все чаще обнаруживается, что органы определенной группы растений не могут быть выведены непосредственно из органов предковой группы, занимающих соответствующее структурное положение. По-видимому, гораздо чаще они образуются в результате объединения негомологичных органов предковой формы.

Следы объединения при конгенитальном слиянии в значительной мере теряются, и признаки слившихся структур «перемешиваются» (Meese, 1963). Возникшие такие путем органы можно рассматривать в известном смысле как *sui generis*. Прослеживание гомологий при этом не теряет своего значения для выяснения филогенетических связей. Многие исследователи производят гомологизацию на основе критерия положения, используя вспомогательные критерии (Remane, 1956; Гиляров, 1964; Кочиркевич, 1969), что по существу близко к первоначальной трактовке гомологии в работах Оуэна (Owden, 1969). Однако в эволюционной морфологии растений критерий положения применяется сравнительно редко. Недостаточно использован также принцип гомологической изменчивости. Н. И. Вавилов считал наиболее целесообразным способом изучения и вскрытия систем многообразия установление параллелизмов и гомологичных рядов в изменчивости. Иначе говоря, он подчеркивал значение не только гомологии структур, но и гомологии эволюционных процессов у родственных организмов. С этой точки зрения мы попытаемся проанализировать проблему гомологии покровов семени и плодолистика.

Известно, что в пределах класса покрытосеменных наблюдаются значительные различия в количестве покровов семени, их васкуляризации и участии в образовании микропиле (последнее может быть образовано как внешним, так и внутренним интегументом, а в ряде случаев и тем, и другим). Филогенетическое значение этих различий может быть выяснено с помощью изучения гомологической изменчивости внутренних мембран семени у палеозойских птеридоспермов, гнетовых и других голосеменных. Покров мегаспорофита, или мегаспоровая мембрана, обычно трактуется как оболочка мегаспоры, состоящая из экзины и интины. Однако исследование мегаспоровой мембраны голосеменных с помощью электронного микроскопа показало (Pettitt, 1966), что она, действительно, состоит из двух частей, но только внутренняя составляющая является оболочкой мегаспоры, тогда как внешняя образована тапетумом. В зрелых семенах именно эту тапетальную мембрану обычно именуют мегаспоровой. В то же время у палеозойских прогимноспермид мегаспоровая мембрана, возможно, представлена одной оболочкой мегаспоры. Таким образом, строение наиболее глубокой мембраны семязачатка может быть различным, и, по крайней мере у современных голосеменных, она имеет двойственную природу.

Нуцеллус обычно гомологизируют с мегаспорангием, однако и здесь дело обстоит не так просто. Нуцеллусы голосеменных различаются по толщине, васкуляризации, кутинизации поверхности и строению верхушки, которая может быть почти плоской, вытянутой в нуцеллярный клювик или преобразованной в сложное пыльцеулавливающее устройство — лагеностом и сальпинкс. Сейчас можно считать доказанным, что проводящая система во внешнем слое нуцеллусов цикадовых, гнетовых и ископаемых тригонокарповых имеет интегументальное происхождение и возникла благодаря слиянию стенки мегаспорангия с внутренним интегументом (Stopes, 1905; Smith, 1964; Rodin, Kapil, 1969).

Многие исследователи считают, что не васкуляризованный нуцеллус лагеностомовых представляет собой собственно мегаспорангий и близок к исходному типу, из которого образовались нуцеллусы тригонокарповых и других семенных растений. При этом лагеностом и сальпинкс интерпретируются как модификация верхушки мегаспорангия (Smith, 1964; Long 1966). Такая интерпретация кажется мне маловероятной по следующим соображениям. Во-первых, усовершенствование такого масштаба, как преобразование верхушки мегаспорангия в сложное пыльцеулавливающее устройство, представляет собой крайне редкий феномен. У растений новый орган гораздо чаще образуется путем редукции и слияния двух или нескольких структур, чем последовательным усовершенствованием (Stebbins, 1950). Во-вторых, имеются все основания полагать, что микропиллярная трубка гнетума, образуемая внутренним интегументом, гомологична сальпинксу (Maheshwari, Vasil, 1961; Rodin, Kapil, 1969).

Автор описал из юрских отложений семени *Karckenia* (вымершее гинкговое), у которых на верхушке нуцеллуса имеется трубка длиной около 150 мк с утолщенной каймой вокруг отверстия (Krassilov, 1969). Первоначально эта трубка интерпретировалась как нуцеллярная структура («нуцеллярный клювик»), но впоследствии было установлено, что она образована внутренним интегументом, который почти полностью слился с нуцеллусом.

Трубка каркении занимает промежуточное положение между микропиллярной трубкой гнетума и сильно редуцированным лагеностомом тригонокарповых. Отсюда следует, что лагеностом и сальпинкс во всех случаях структуры интегументальные, а не нуцеллярные. Нуцеллус лагеностомовых гомологичен нуцеллусу тригонокарповых и также имеет

двойственное происхождение (стенка мегаспорангия плюс внутренний интегумент), но здесь слияние более полное и проводящая система исчезла в результате редукции интегументальной составляющей. Разница в кутинизации (Harris, 1964), вероятно, также связана с двойственной природой многих нуцеллусов.

*Carpenia* связывает группу тригонокарповых-гнетовых с настоящими гинкговыми, у которых сальпинкс отсутствует (его реликтом, возможно, является нуцеллярный клювик). Другое связующее звено представлено мезозойским хвойным *Stachyotaxis*. Его семезачатки имеют крупную пыльцевую камеру и заметный нуцеллярный клювик. Кутикула нуцеллуса, в отличие от большинства современных хвойных, продолжается до основания семени.

Таким образом, слияние внутренних мембран — обычный процесс, сопутствующий образованию нуцеллусов голосеменных. В тех случаях, когда интегументальная составляющая еще не утратила проводящей системы и пыльцеулавливающей апикальной структуры, двойственная природа нуцеллуса легко обнаруживается. Если же процесс редукции зашел более далеко, следы слияния теряются. Тем не менее, критерий положения и наличие переходных форм позволяет рассматривать нуцеллусы различного типа как гомологичные.

У покрытосеменных слияние внутренних мембран обнаружить труднее, так как во многих случаях они не имеют проводящей системы. У некоторых покрытосеменных с редуцированным микропиле реставрируется пыльцеулавливающая функция нуцеллуса (Nagayanaswami, 1953). Однако здесь уже не обнаруживаются признаков древних пыльцеулавливающих устройств — сальпинкса или микропилярной трубки. Вместо этого верхушка нуцеллуса приобретает сходство с рыльцевой тканью.

Здесь мы сталкиваемся с очень важной проблемой, которая заключается в том, что каждый генотип обладает единством регуляторной системы, оказывающей глубокое влияние на морфогенетические процессы. В ходе эволюции одни органы изменяются быстрее, другие более консервативны, но изменения регуляторной системы, связанные с эволюцией первой, более лабильной, категории органов, не могут не накладываться отпечаток на вторую, более консервативную. Например, элементы цветка определенного вида, сохраняя много анцестральных признаков, приобретают в то же время признаки листьев того же вида, которые уже утратили всякое сходство с листьями предковой формы. Также и верхушка нуцеллуса *Penisetum* приобретает признаки рыльцевой ткани этого же растения, теряя сходство с гомологичными анцестральными структурами. Без учета этой закономерности филогенетические построения могут пойти по пути ложных гомологий. Так, очевидно, случилось при интерпретации семезачатка покрытосеменных как сложного выроста стенки плодолистика, не имеющего ничего общего с семезачатками голосеменных (Имс, 1963).

Эта точка зрения основана на следующих допущениях: 1) нуцеллус покрытосеменных гомологичен пыльцевому мешку этих растений; 2) пыльцевой мешок — не спорангий, спорогенная ткань здесь окружена тканями микроспорофилла; 3) следовательно, и нуцеллус покрытосеменных (вопреки хрестоматийной гомологизации) — не мегаспорангий, а образован тканями мегаспорофилла (плодолистика). С последним выводом можно согласиться, но, как следует из вышеизложенного, нуцеллус голосеменных также не гомологичен спорангию. Ткани спорангия принимают участие в образовании мегаспоровой мембраны (тапетальная мембрана) и, возможно, участвуют в формировании нуцеллуса, но здесь они слиты с тканями интегументального происхождения и морфологически в большинстве случаев неразличимы.

Таким образом, ни критерий положения, ни критерий специального качества не оправдывают гомологизацию нуцеллуса и спорангия. Ну-

целлусы же голосеменных и покрытосеменных безусловно гомологичны. Это подтверждается не только одинаковым структурным положением, но и критерием специального качества Ремане.

Во внешнем слое нуцеллусов некоторых покрытосеменных (*Thymelaeaceae*) имеется проводящая система, по-видимому, интегументального происхождения, как и в нуцеллусах цикадовых и тригонокарповых. У многих покрытосеменных описан эпидермальный колпачок (*calotte*), покрывающий дистальную часть нуцеллуса. Нетрудно обнаружить его сходство с соответствующей структурой гнетовых и других голосеменных, называемой нуцеллярной шляпкой (*nucellar cap*) или тентом. Вывод об интегументальном происхождении, по крайней мере наружной части нуцеллуса (а при редукции внутренних слоев париетальных клеток — всего нуцеллуса), имеет принципиальное значение, так как подтверждает положение А. Ж. Имса о ложной гомологии нуцеллуса и спорангия и о возможности гомологизации нуцеллуса и теки пыльника. В самом деле, интегумент, как мы увидим далее, имеет теломное происхождение и в этом смысле гомогеничен спорофиллу (о соотношении гомологии и гомогении см. Boyden, 1969).

Выдвигались различные гипотезы происхождения интегумента. Большую популярность получили представления об индузиальной природе этого органа (теория Оливье и Скотта), о его образовании путем слияния abortивных спорангиев (теория Бенсон), или из трехлопастного листочка мегаспорофилла, или путем дифференциации сложного выроста стенки последнего. Здесь нет места для обсуждения этих гипотез, да и нет необходимости, так как они не раз комментировались в отечественной и зарубежной литературе. Смит в известной работе об эволюции семезачатка (Smith, 1964) рассмотрел также гипотезы происхождения интегумента пролиферацией семяножки или халазы (для второго интегумента покрытосеменных эту гипотезу в настоящее время поддерживает Лонг: Long, 1966), погружением в семяножку, модификацией (вторичной васкуляризацией) нуцеллуса и другие. Он показал, что наиболее обоснована теломная концепция интегумента, предложенная в общей форме для голосеменных и покрытосеменных Де Хааном в 1920 г. и разработанная Флорином, Уолтоном, Эндрюсом и другими.

Палеозойские семена *Salpingostoma*, *Genomostoma* и другие демонстрируют различные стадии срастания теломов — от кольца свободных почти до основания васкуляризованных отростков до сплошного покрова с микропиле. У *Gnetum* следы теломного происхождения внутреннего покрова обнаруживаются в лопастном строении микропиллярной трубки. Древнейшие семезачатки с покровом из дихотомирующих лопастей обнаружены в девонских отложениях (Pettit, Beck, 1967). Они очевидно, принадлежали прогимноспермидам — растениям древесного облика с гимноспермидной стелярной организацией и грофофиллами типа *Archaeopteris*, образованными системой синтеломов, в которой еще только начался процесс уплощения (Carluccio et al., 1966; Bonomo, Banks, 1967).

Кемп и Хабборд, анализируя строение раннекаменноугольной *Euglyptostoma angulare*, пришли к выводу, что в процессе образования семени одновременно возникали два покрова из двух последовательных мутувок стерильных теломов, окружавших просемя. Этот вывод кажется вполне правдоподобным, если учесть, что у большинства семенных растений различимы по крайней мере два покрова. Однопокровные семезачатки как у голосеменных, так и цветковых возникли в процессе олигомеризации (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964).

Выше мы говорили о широко распространенном процессе слияния интегумента (интегументов) с нуцеллусом. Слияние внутреннего покрова с внешним обнаруживается у *Gnetum* и у многих цветковых. Одно-



временное образование двух интегументов, очевидно, объясняет нестабильность онтогенетической последовательности их развития. У большинства покрытосеменных последовательность базипетальная, но в некоторых случаях она сменяется акропетальной. Не исключено, что в образовании покровов семени могло участвовать больше двух теломных мутовок и соответственно возникало больше двух интегументов. Однако «дополнительные» интегументы цветковых скорее всего образовались из ариллусов. По Дурьян-теории Корнера, ярко окрашенные суккулентные ариллусы имелись у семян примитивных цветковых. Позднее суккулентность перешла к стенке завязи (Parkin, 1953), что сопровождалось редукцией ариллусов.

Теория семезачатка — выростка стенки карпели отвергает гомологию интегументов цветковых и голосеменных. Проводящие пучки в интегументах цветковых, согласно этой теории, нельзя рассматривать как остаток проводящей системы интегументов примитивных голосеменных. Они представляют собой окончания жилок карпели, пронизывающих покровы семени, и рассматриваются как вторичное приспособление для дополнительного питания зародыша (Имс, 1964). С этих позиций трудно объяснить, почему при наличии двух покровов проводящие пучки обычно имеются только в наружном. С точки зрения гомологии, это явление связано с более сильной редукцией внутреннего покрова, который, как и у голосеменных, первым утратил проводящую систему. Размещение пучков с одной стороны семени (один из доводов в пользу их вторичного происхождения) объясняется асимметричным развитием интегументов у анатропных семян. Например, у *Mopimiacae* наружный интегумент отсутствует на той стороне семени, которая примыкает к семяножке (Sampson, 1969).

Вопрос о природе купулы пока слабо изучен. Если называть купулами наружные покровы всех битегмических и политегмических семезачатков, то в эту категорию попадут негомологичные органы различного происхождения. Изучение палеозойских семян показывает, что купула отличается от настоящего интегумента по следующим признакам: 1) в строении купулы заметны признаки происхождения от дорзивентрально уплощенного органа; 2) во многих купулах (*Geminotheca*, *Stamnostoma*, *Gnetopsis*) различимы две основные лопасти, тогда как в примитивных интегументах насчитывается до 10 равноценных лопастей. Многие авторы полагают, что образованию купулы предшествовало уплощение дихотомически ветвящейся фертильной системы прогимноспермид с образованием листовидного органа, несущего семени. Этот орган по традиции именуют мегаспорофиллом, что предполагает гомологию между семезачатком и спорангием (или, точнее, между нуцеллусом и спорангием, интегументом и индузием и т. д.). Однако такая гомологизация, с точки зрения основных критериев гомологии, не оправдана.

Спорофиллы папортников, вероятно, имеют теломное происхождение (как, впрочем, и трофофиллы), но возникли они на иной стадии дифференциации теломной системы. Во избежание номенклатурного закрепления ложной гомологизации представляется целесообразным принять для листьев, несущих семени, термин *кладосперм* (Stefanoff, 1936). Кладоспермы, вероятно, возникали как вышеописанным способом, так и путем конгенитального слияния гоноклада и стегофилла. Инволюция кладоспермов, или их сегментов, ведет, по мнению многих исследователей к образованию купул типа *Calathospermum scoticum* или *Caytonia*. Томас показал, что фертильный орган кейтонию в целом имеет дорзивентральное строение (Thomas, 1925). Купулы соответствуют сегментам сложного кладосперма. В семезачатках кейтонию между интегументом и нуцеллусом обнаружена дополнительная мембрана (*spotted layer*; Harris, 1964). Не исключено, что эти семезачатки были битегмическими.

Двулопастность внешнего покрова семезачатков некоторых птеридоспермов и гнетовых подсказывает другой способ образования купулы, а именно — срастанием двух брактей перианция (околоцветника). Примордий купулы уже на ранней стадии онтогенеза имеет кольцевидную форму (Lehmann-Baerts, 1967) и растет как сплошной цилиндр. В некоторых же случаях купула раздвоена у верхушки или расщеплена почти до основания. У *Ephedra* между интегументом и купулой могут развиваться антерофоры. По мнению Мейра, купула *Gnetum* гомологична перианцию бисексуальных цветков *Welwitschia*, состоящему из двух мутовок по две брактее в каждой (Mehta, 1950).

### ПЛОДОЛИСТИК

Вопрос о природе плодолистика занимает центральное место в эволюционной морфологии покрытосеменных. Предложен ряд гипотез, опирающихся почти исключительно на сравнительную морфологию и анатомию. Между тем, накапливается все больше палеоботанических данных, имеющих отношение к этому вопросу. Особенно важным представляется недавнее открытие новой группы голосеменных *Czekanowskiales*, которая по ряду флоральных признаков приближается к покрытосеменным. Сейчас мы гораздо лучше знаем строение репродуктивных органов гнетовых — живого «связующего звена» между голосеменными и покрытосеменными. За последние 10—15 лет появилось множество детальных исследований, посвященных этой группе. И, наконец, значительно большее количество различного типа плодолистиков покрытосеменных подверглось тщательному изучению с помощью метода просветленных объемных препаратов, который стал важным дополнением к методу сериальных срезов.

Все это привело к необходимости фундаментального пересмотра теории плодолистика. Наиболее старая «классическая» аппендикулярная теория господствует и сейчас, хотя она первоначально была построена на довольно поверхностных наблюдениях и аналогиях. Согласно этой теории, плодолистик гомологичен фертильному листу, или спорофиллу. Современный вариант аппендикулярной теории представлен концепцией кондупликатного плодолистика, выдвинутой Бейли и Свами (Bailey, Swamy, 1951), обоснованной ими в соавторстве с Периасами и другими исследователями (Periasamy, Swamy, 1956; Bailey, 1956) и активно поддержанной такими авторитетными морфологами, как А. Имс и А. Л. Тахтаджян.

Правда, авторы теории складывания (кондупликации) склонны были противопоставлять ее классической теории (особенно в полемике с Пури, который выступил в защиту последней: Puri, 1961). Сейчас, однако, кажется более правильным считать теорию кондупликации лишь модификацией классической, так как основные положения последней — аппендикулярная природа плодолистика и сопоставление с сомкнутым спорофиллом не подверглись пересмотру. Различие заключается в трактовке плацентации, рыльца и способа смыкания. Было показано, что плацента в примитивных плодолистиках ламинальная, а не маргинальная. Следовательно, возможно смыкание путем срастания вентральных поверхностей без завертывания краев. Рыльце является модификацией краевых полос, а не верхушки мегаспорофилла, как полагали сторонники классической теории.

Такое происхождение рыльца исключает краевую плацентацию. Слабым местом теории складывания было объяснение инвертированности вентральных пучков. Свами и Периасами полагают, что само представление об инвертированности условно и, кроме того, возможна псевдоинволюция путем вторичного абаксиального разрастания плодолистика (Swamy, Periasamy, 1964). Необходимость объяснить обращенность пучков, очевидно, привела Имса (1964) к выводу, что кондупликация —

лишь один из способов смыкания плодолистика. Наряду с этим у многих групп цветковых смыкание развивалось по способу инволюции.

Некоторые исследователи отмечали, что теория складывания не может претендовать на универсальность, не объясняет некоторых фактов и что вообще в таком сложном вопросе, как происхождение плодолистика, мы еще далеки от окончательных решений. Эта точка зрения явно не импонирует Периасами и Свами, которые считают, что окончательное решение уже найдено и что любой тип плодолистика можно в конечном счете свести к продольно сложенному спорофиллу. Между тем, теория кондупликации основана на морфологии плодолистиков сравнительно небольшой группы Winteraceae и некоторых других «древесных ранадиевых», причем детальное изучение онтогенеза некоторых представителей Winteraceae и Monimiaceae не дает доказательств складывания и срастания краев при образовании гнезда (Sampson, 1969).

Такер и Джиффорд (Tucker, Gifford, 1966) рассматривают «применение термина „кондупликатный“ к плодолистуку *Drimys* как чрезмерное упрощение, подчеркивающее сходство с фоллиарной структурой». Плодолистик здесь закладывается в виде двух параллельных примордиальных валиков и в дальнейшем растет как сплошной цилиндр или трубка. По Стеббинсу (Stebbins, 1950), такого типа торальный рост характерен для структур, образовавшихся путем слияния первично независимых органов.

Необходимо подчеркнуть, что теория кондупликации трактует плодолистик как орган, состоящий из двух более или менее равноценных половинок. По существу аналогичная трактовка ощущается и в пельтатной теории, только здесь складывание рассматривается как поперечное — завертыванием вверх базальной щитовидной части с образованием поперечной меристематической зоны. Возникает предположение, что обе половинки плодолистика могли возникнуть не в результате складывания листовидного органа, а путем срастания двух первоначально свободных створок.

Здесь мы подходим к интегументальной или, точнее, купулярной гипотезе происхождения плодолистика, разработанной Ветштейном, Хагерупом, Фагерлиндом и другими авторами. Хагеруп считал первый покров семезачатка гнетума гомологом интегумента покрытосеменных, а второй — гомологом завязи или ее верхней части, тогда как нижняя часть могла быть образована цветоложем (Hagerup, 1934). По Фагерлинду (Fagerlind, 1946), плацента — это укороченный побег, завязь же образуется путем соединения окружающих верхушку побега брактеей (как внешний покров гнетовых) и их срастания с плацентой (подобно срастанию кроющей и фертильной чешуи у хвойных).

Лонг выдвинул несколько иной вариант купулярной гипотезы, исходя из строения палеозойских купул (Long, 1966). Инициальную стадию развития купулы и плодолистика он реконструирует как многомерную, цилиндрическую систему дихотомически ветвящихся побегов, у которых уже намечаются признаки дорзивентрального строения проводящих пучков. Затем следует базальное срастание ветвей, образование билатеральной лопастной купулы, окружающей многочисленные терминальные семезачатки, дорзальное срастание двух основных лопастей, сопровождаемое агрегацией и слиянием дорзальных пучков, смещением семезачатков к открытому вентральному краю, смыканием вентральных краев с образованием рыльца и т. д. Таким образом, обе сuture «фолликулярного» плодолистика — дорзальная («средняя жилка») и вентральная гомологичны и представляют собой линии срастания, но одна из них (дорзальная) возникла раньше другой. Это подтверждается аналогичным утолщением обеих сатур у примитивных плодолистиков, образованием аналогичных бороздок и выростов.

Новое объяснение получает «инвертированность» вентральных пучков: она унаследована от первичной системы ветвящихся во взаимно перпендикулярных плоскостях побегов. Отметим, что плодолистники с тремя следами — дорзальным и двумя вентральными долгое время считались наиболее близкими к исходной форме. Сейчас доказано, что у примитивных плодолистников *Drimys*, *Sarcandra*, *Cercidiphyllum* и др. имеется два дорзальных следа, отходящих от проводящей системы цветоложа на разных уровнях (Tucker, Gifford, 1964), а у *Degeneria* еще 4—6 дополнительных пучков.

Купулярная гипотеза подтверждается открытием чекановских, своеобразной мезозойской группы голосеменных, женские репродуктивные органы которых (*Leptostrobus*) состоят из оси, несущей двустворчатые «капсулы» или купулы (Красилов, 1968, а, б). Обе створки купулы одинаковы и свободны вплоть до основания. Их края преобразованы в рыльцевые поверхности с папиллозными бугорками. Это своего рода рыльцевые гребни, аналогичные таковым *Degeneria* и других примитивных цветковых. Они продолжают в виде тонкой папиллозной пластинки внутрь купулы, образуя «внутреннее рыльце», нависающее над плацентой. Семезачатки расположены в один ряд вдоль края. Капсулы чекановских связаны, с одной стороны, с двустворчатыми купулами палеозойских птеридоспермов и современных гнетовых, а с другой (благодаря рыльцу) — с примитивными плодолистниками цветковых.

Согласно гипотезе Лонга, париетальная плацентация у купулярных плодолистников возникает уже в процессе преобразования исходной дихотомически ветвящейся протокупулярной структуры. Однако если исходить из морфологии репродуктивных органов гнетовых (см. выше), то кажется более вероятным образование париетальной плацентации путем срастания уплощенного двулопастного перианция с плацентарной ветвью (термин Мелвилла: Melville, 1962). Предположение Хагерупа и Фагерлинда о двойственной природе плодолистика, образованного срастанием стерильной и фертильной структур, получило дальнейшее развитие в теории гонофилла (Melville, 1960, 1962). Гонофилл — это лист, несущий эпифильную фертильную ветвь. Структуры такого типа известны у палеозойского *Ankyropteris*, а также у глоссоптерид, которые демонстрируют различные стадии срастания эпифильной купулы с листом: *Scutum* имеет крылатые купулы на ножке, сросшейся со средней жилкой листа. Купулы *Cistella* — сидячие и утратили окрыление. У *Lapaeolatus* фертильный орган кажется погруженным в ткань листа типа *Palaeovittaria* (Pumstead, 1956).

В дополнение к палеоботаническим материалам, использованным Мелвиллом, приведем еще данные Далевориаса о строении проводящей системы *Suscadeoidea*, которые указывают на возможность первично эпифильного расположения стробила (Delevogyas, 1968). У гинкго иногда наблюдается срастание ножки мегастробила с черешком листа. При этом возникает гонофиллоподобный орган. Можно предположить, что гонофиллы развивались в различных группах семенных растений неоднократно на разных уровнях организации и различными способами: как стерилизацией базальной части сложного кладосперма, так и вторичным срастанием фертильного органа с листом. Мёзе предполагает, что конгенитальное слияние такого рода происходило при образовании «мегаспорофилла» *Sucas*. Возникающую при этом плацентацию он характеризует как псевдофиллоспорию (Meese, 1963).

При такой более широкой трактовке гонофилла можно рассчитывать на компромисс между теорией Мелвилла и купулярной гипотезой. По Мелвиллу, «наиболее простой тип завязи образовался путем заворачивания гонофилла вокруг семеносной ветви, которая обычно дихотомизирует где-то возле основания... Другой класс завязей мог образоваться простым сочленением краев фертильных гонофиллов» (Melville, 1960:



стр. 26—27). Если первый способ, по-видимому, целиком гипотетический, то второй подтверждается гомологией с репродуктивными органами гнетовых и чекановских.

Согласно купулярной гипотезе, органы, образующие примитивный плодолистик, не подверглись ни инволюции, ни кондукции. Однако в синкарпных гинециях эти процессы могли развиваться как вторичные модификации. В сложных завязях могли сочетаться двустворчатые капсулы, принадлежащие последовательным мутовкам, что, вероятно, было одной из причин полиморфизма плодолистиков. Теория полиморфизма, выдвигнутая Саундерс (Saunders, 1925), в первоначальном варианте означала сочетание в одном гинецее плодолистиков различных типов. А. Ж. Имс подверг теорию полиморфизма резкой критике и, по мнению многих, полностью ее опроверг. Однако он же признавал, что Саундерс удалось впервые достоверно описать строение круцифероидной завязи и показать, что она состоит из четырех органов (Saunders, 1929; Eames, Wilson, 1930).

Интерпретация этой своеобразной завязи имеет некоторое отношение к купулярной гипотезе. Исходный тип, по А. Ж. Имсу и К. Л. Уилсону (Eames, Wilson, 1930), был образован четырьмя створками — двумя внешними и двумя внутренними, принадлежащими последовательным мутовкам. Затем каждая внутренняя створка превратилась в инволютивный плодолистик с последующей редукцией гнезда, образованием «плотного» плодолистика и смещением семезачатков на абаксиальную поверхность. Однако филогенетические стадии, иллюстрирующие инволюцию внутренних створок, в построениях Имса и Уилсона целиком гипотетические. Построения значительно упростятся, если допустить, что внутренние створки сомкнулись без предварительной инволюции. Нетрудно представить себе преобразование двустворчатой капсулы типа *Leptostrobis* в «плотный» плодолистик, если она окажется внутри другой капсулы (при совмещении последовательных мутовок) и вследствие этого подвергнется редукции.

Таким образом, гипотеза купулярного плодолистика, которая долгое время оставалась малопопулярной, теперь как будто подтверждается некоторыми палеоботаническими данными и может выдвинуться на первый план, синтезируя наиболее достоверные положения других гипотез.

В первой половине XX в. большую популярность приобрела идея полифилии голосеменных, основанная на представлении о глубоком различии между филлоспермидами и стахиоспермидами. Сейчас эта идея в значительной мере поколеблена открытием прогимноспермид, но ее влияние ощущается и в новейших системах, где эти группы возводятся в ранг подотделов (*Cycadicae* и *Pinicae* в системе Кронквиста, Тахтаджяна и Циммермана, 1966), а их основные подразделения (цикадовые, хвойные, гингковые и т. д.) — в ранг классов.

Неоднократно выдвигались гипотезы происхождения покрытосеменных от папоротников или других групп споровых растений, или даже от водорослей. Они не получили широкого признания, однако многие авторы выражают сомнение в близком родстве голосеменных и покрытосеменных. Во всяком случае в большинстве новых систем уже нет такого подразделения, как «семенные растения». Создается впечатление, что между голосеменными и покрытосеменными такая же филогенетическая дистанция, как между ними и папоротниками (отделы *Polypodiophyta*, *Pinophyta* и *Magnoliophyta* в системе Кронквиста, Тахтаджяна и Циммермана). Между тем, строение семени и эволюция его покровов свидетельствуют о единстве всех семенных растений. В каждом из их основных подразделений могут быть найдены гомологические стадии развития нуцеллуса, эволюции его апикальных структур, слияния покровов и т. д.

Вероятно, удастся построить систему гомологических рядов изменчивости по этим признакам. По морфологии семени гнетовые весьма близ-

ки к тригонокарповым и их включение в различные подотделы едва ли оправдано. Наблюдается замечательный параллелизм в развитии купул птеридоспермов от мультиовулярных типа *Calathospermum* (до 60 семязачатков) к униовулярным и плодолистиков от листовок к семянкам (Chute, 1930). В основе параллелизмов лежит противоречие между различными функциями покровов: функцией защиты яйцевого аппарата и питания зародыша, функцией рассеивания и функцией восприятия пыльцы. Первая функция требует массивных покровов. Вторая зависит от жизненной формы и экологического статуса растения. Виды климаксных группировок (особенно тропических), как правило, имеют более крупные семена, чем пионерные виды, семена которых более приспособлены к транспортировке.

Основное приспособление для рассеивания ветром и текучими водами — уменьшение веса (Ridley, 1930). Виды-колонизаторы обычно производят большое количество мелких семян. При уменьшении размеров и редукции покрова функция защиты переходит к новому покрову. По мере редукции внутренних мембран новый покров воспринимает также функции рассеивания и улавливания пыльцы. При зоохории этот процесс сопровождается переходом суккулентности от интегумента или ариллуса к стенке завязи. При добавлении новых покровов увеличивается дистанция между пыльцевходом или пыльцеулавливающей поверхностью и архегониями. Затем, в ходе редукции внутренних покровов, дистанция снова сокращается. Сложная траектория пыльцевых трубок многих видов, вероятно, отражает этот процесс. Наложение противоречивых тенденций обуславливает аддитивный характер эволюции семени и двойственную природу всех оболочек мегаспорофита от мегаспоровой мембраны до плодолистика.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Г и л я р о в М. С. 1964. Успехи соврем. биол., 57, № 2, 300—316.  
 И м с А. 1964. Морфология цветковых растений, «Мир», М.  
 К о ч и р к е в и ч Б. В., 1969. В сб.: Проблемы филогении и систематики, Владивосток, 92—107.  
 К р а с и л о в В. А., 1968, а. Сб.: Растения мезозоя, «Наука», М., 31—39.— 1968, б. Докл. АН СССР, 178, № 4, 842—945.  
 Т а х т а д ж я н А. Л., 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, «Наука», М.—Л.  
 B a i l e y I. W. 1956. J. Arnold Arbor., 37, 269—282.  
 B a i l e y I. W., S w a m y B. G. L. 1951. Amer. J. Bot., 38, 373—379.  
 B e c k Ch. B. 1962. Amer. J. Bot., 49, № 4, 373—382.  
 B o n a m o P. M., B a n k s H. P. 1967. Amer. J. Bot., 54, № 6, 755—768.  
 B o y d e n A. 1969. Science, 164, 69—70.  
 C a m p W. H., H u b b a r d M. M. 1963. Amer. J. Bot., 50, № 3, 235—243.  
 C a r l u c c i o L. M., H u e b e r F. M., B a n k s H. P. 1966. Amer. J. Bot., 53, № 7, 719—730.  
 C h u t e H. M. 1930. Amer. J. Bot., 17, № 8, 703—720.  
 D e l e v o r y a s Th. 1968. J. Linnean Soc. London (Bot.), 61, 137—146.  
 E a m e s A. J., W i l s o n C. L. 1930. Amer. J. Bot., 17, № 7, 638—656.  
 F a g e r l i n d F. 1946. Arkiv. bot., 33A, 1—57.  
 H a g e r u p O. 1934. Kgl. vid. selsk. Biol. Medd., 11, N 4, 1—83.  
 H a r r i s T. M. 1954. Svensk bot. tidskr., 48, № 2, 281—291.— 1964. Yorkshire Juras. flora, 2, London.  
 K r a s s i l o v V. A. 1969. Palaeobotanist, 18, 12—19.  
 L e h m a n n - B a e r t s M. 1967. La Cellule, 66, 313—327.  
 L o n g A. G. 1966. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 66, 345—375.  
 M a h e s h w a r i P., V a s i l V. 1961. Gnetum. New Delhi.  
 M e e u s e A. D. J. 1963. Acta bot. neerl., 12, № 1, 119—128.  
 N e h r a P. N. 1950. Ann. Bot., 14, 165—180.  
 M e l v i l l e R. 1960. Nature, 188, № 4744, 14—18.— 1962. Kew Bull., 16, 1—50.  
 N a r a y a n a s w a m i S. 1953. Phytomorphology, 3, № 1—2, 98.  
 P a r k i n J. 1953. Phytomorphology, 3, № 1—2, 80—88.  
 P e r i a s a m y K., S w a m y B. G. L. 1956. J. Arnold Arbor., 37, 366—372.  
 P e t t i t t J. M. 1966. J. Linnean Soc. London (Bot.), 59, № 379, 253—264.

- Plumstead E. 1956. *Palaeontographica*, **100B**, 1—25.  
Puri V. 1961. *J. Indian bot. Soc.*, **40**, 511—524.  
Remane A. 1956. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik*. Leipzig.  
Ridley H. N. 1930. *The dispersal of plants through the world*. London.  
Rodin R. J., Kapil R. N. 1969. *Amer. J. Bot.*, **56**, № 4, 420—431.  
Sampson F. B. 1969. *Austral. J. Bot.*, **17**, 403—424.  
Saunders E. K. 1925. *Ann. Bot.*, **39**, 123—167.— 1929. *Amer. J. Bot.*, **16**, 122—137.  
Smith D. L. 1964. *Biol. Rev.*, **39**, № 2, 137—159.  
Stebbins G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*. New York — London.  
Stefanoff B. 1936. *Ann. Univ. Sophia*, **14**, 38—66.  
Stopes M. C. 1905. *Ann. Bot.*, **19**, 561—566.  
Swamy B. G. L., Periasamy K. 1964. *Phytomorphology*, **14**, № 2, 319—327.  
Thomas H. H. 1925. *Roy. Soc. London Philos. Trans.*, **213**, 299—363.  
Tucker S. G., Gifford E. M. 1964. *Phytomorphology*, **14**, № 2, 197—203.—1966. *Amer. J. Bot.*, **53**, 671—678.

Статья поступила в редакцию  
20.V.1970

---

## ON THE ORIGIN AND HOMOLOGY OF REPRODUCTIVE ORGANS OF ANTHOPHYTA

V. A. KRASSILOV

*Far-Eastern Geological Institute, Vladivostok*

### Summary

The primitive nucelli are vascularized and possess the pollen-catching structures (lagenostome, etc.) of integumental origin. They are not, thus, homologous to sporangia of pteridophytes. The telomic origin of integument is well grounded. Two or more integuments had arisen simultaneously from the successive whorls of telomes. There are many evidences of homology between the gymnosperm and angiosperm integuments. Therefore, the carpel outgrowth concept of the angiosperm ovule is not justified. Capsules of the Czekanowskiales link paleozoic bilobate multiovular cupules with the angiosperm carpels. They are bivalved and provided with stigmatic marginal flanges.

---