

АРМЕН ТАХТАДЖЯН**О ПРИМИТИВНОМ ТИПЕ ПЛАЦЕНТАЦИИ У ANGIOSPERMAE**

В ряду Pteropsida плацентация развивалась от терминальной через маргинальную к ламинально—абаксиальной. Архаические папоротники из порядка Coenopteridales сохранили еще терминальную плацентацию своих предков—псилофитов.

Дальнейшие изменения плацентации у папоротников теснейшим образом связаны с изменением листовых органов. В связи с образованием „мегафиллов“ терминальная плацентация дает начало маргинальной, или краевой. Как показывают сравнительная морфология и васкулярная анатомия, маргинальные спорангии являются фактически терминальными на сегментах листа.

Из маргинальной плацентации возникает ламинальная или поверхностная плацентация. Теоретически она может возникать двумя способами. Первый способ есть „веббинг“ — расширение и краевое срастание листовых сегментов и образование, таким образом, листовой пластинки с поверхностными спорангиями. Спорангии при этом всегда оказываются на нижней, или дорзальной (абаксиальной), стороне листа, так как здесь они оказываются в лучших условиях защиты. За исключением редких тератологических случаев, абаксиальная плацентация у папоротников никогда не встречается. Подобный путь образования дорзальной плацентации весьма наглядным образом демонстрируют представители семейства Osmundaceae. Таким же образом, несомненно, возникла дорзальная плацентация у *Christensenia* (Marattiaceae). Интересно, что жилкование здесь сетчатое. Это также есть следствие „веббинга“. Второй способ возникновения ламинальной плацентации несколько сложнее. Наряду с „веббингом“ здесь имеет место еще так называемое „филетическое скольжение“. Оно сводится к постоянному, происходящему в течение филогенеза перемещению спорангия на дорзальную поверхность листа. В семействе Schizaeaceae этот филогенетический процесс повторяется в онтогенезе („онтогенетическое скольжение“).

Дорзальная плацентация представляет собой значительный шаг вперед по сравнению с маргинальной. Эта последняя была невыгодной для растения по двум причинам: она мешала свободному

краевому росту листовой пластинки и, кроме того, не обеспечивала спорангиям надежной защиты.

Таков путь развития плацентации у Filicinae. У Gymnospermae мы сталкиваемся с различными вариантами тех же основных типов, но при значительно большей сложности их филогенетических взаимоотношений. У третьей ветви Pteropsida, у покрытосемянных растений, плацентация приобретает столь оригинальные черты, что становится очень нелегким делом ее филогенетическое истолкование.

В группе Angiospermae все изменения в плацентации происходят в замкнутой сфере завязи на небольшом и ограниченном пространстве и в обстановке сложных гистологических структур. Типы плацентации здесь очень разнообразны и взаимоотношения их еще до сих пор не всегда понятны. Для внесения ясности в этот вопрос необходимо прежде всего выяснить примитивный тип плацентации покрытосемянных и затем попытаться выяснить его происхождение.

Большинство морфологов считает наиболее примитивным краевое семярасположение. Выдающийся русский теоретик *Б. М. Козо-Полянский* (1922:139; 1928:63) первый высказал идею о примитивности „диффузной“ плацентации. По его мнению, „краевое семярасположение можно вывести из рассеянного путем редукции семяпочек, кроме сидячих по краю. Обратное выведение морфологически невысказано“. Эта мысль вполне правильна. Но в остальном его аргументация не всегда удачна. Так, например, совершенно неверно с современной точки зрения, что у папоротников „краевое положение спорангиев есть прогресс по отношению к разбросанности их по жилкам“. В действительности у папоротников маргинальная плацентация примитивнее разбросанной. К идее о примитивности рассеянной плацентации, независимо от *Козо-Полянского* и гораздо позже него, пришел и *Hutchinson* (1934: 26). Но, по своему обыкновению, он не подкрепляет это положение никакой аргументацией. Идею о примитивности диффузной плацентации принял также ученик *Козо-Полянского*, воронежский ботаник *Зажурило* (1939), который совместно с *Кузнецовой* попытался подкрепить ее анатомическим исследованием гинеция *Butomus umbellatus* и *Nuphar luteum*.

Выбор между двумя точками зрения затрудняется тем, что в то время как первая как будто бы согласуется с ходом эволюции плацентации у папоротников (от маргинальной к ламинальной), вторая находит себе прочную базу в современных представлениях о филогении покрытосемянных и о „примитивной расе“. Диффузная плацентация встречается у таких, несомненно, примитивных семейств, как *Lardizabalaceae*, *Nymphaeaceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*. Многие из принадлежащих сюда типов крайне архаичны. Осо-

бенно архаичны лардизабаловые. Нимфейные — также чрезвычайно древняя группа. Они занимают промежуточное положение между двудольными и однодольными. Также примитивно семейство *Vitaceae*, которое легко вывести из типа нимфейных и от которого в свою очередь произошло сем. *Hydrocharitaceae*. Во всех этих группах диффузная плацентация связана с большим числом семязачатков на плодолистике. У других многоплодиковых произошло прогрессивное уменьшение количества семязачатков в каждой карпиде, и в связи с этим плацентация постепенно потеряла свой первоначальный примитивный характер. Все эти соображения склоняют нас к признанию гипотезы *Козо-Полянского*.

Каким же, однако, образом можно свести диффузную и притом еще *адаксиальную* плацентацию примитивных покрытосемянных к плацентации их предков — голосемянных? *Козо-Полянский* выходит из положения тем, что связывает покрытосемянные с описанной из пермо-карбона и триаса группой *изггерациевых*, имевших вентральные или адаксиальные спорангии. Но, как показала *Isabel Brown* (1933:350), роды *Tingia* и *Noeggerathia* близки к клинолистикам. Теперь уже вряд ли можно в этом сомневаться. Но если *Noeggerathiales* относятся к *Sphenopsida*, то тогда уже нет никакой возможности выводить из них покрытосемянные, которые, вне всякого сомнения, относятся к *Pteropsida*.

Плацентация голосемянного порядка могла быть или ламинальной, или маргинальной. *Зажурило* и *Кузнецова* (1939:91) склоняются к первому. Они считают возможным допустить, что предки покрытосемянных, повидимому, еще задолго до замыкания у них мегаспорофиллов приобрели диффузную плацентацию. По их мнению, среди различных вариантов укрытия семязачатков у голосемянных имел место и такой, при котором семязачатки перемещались на адаксиальную поверхность мегаспорофилла, располагаясь на ней диффузно. При этом они ссылаются на случаи адаксиальной плацентации у современных папоротников. Они приходят, таким образом, к выводу, что мегаспорофилл голосемянных, давший начало плодолистике, „представлял собою лист с трехчленной пластинкой, несшей на своей адаксиальной поверхности диффузно-плацентированные семязачатки. Перед превращением макроспорофилла в замкнутый плодолистик имело место сращение долей листа. В результате возник цельный макроспорофилл, несший три комплекса семязачатков, каждый из которых снабжался своей системой пучков. При возникновении покрытосемянности макроспорофилл завернулся так, что краевые половинки обеих лопастей впились внутрь полости завязи и срослись по линии, близкой к главным пучкам боковых лопастей. Возникла та гипотетическая структура, которая с нашей точки зрения является исходной для покрытосемянных. В пестике, образованном в резуль-

тате такого сращения, семязачатки располагались по всей адаксиальной поверхности плодолистика и снабжались пучками боковых и средней лопасти плодолистика. Плацентация в этом случае была в полном смысле слова диффузной" (стр. 92). В дальнейшем имела место редукция как частей плодолистика, так и семязачатков и возникли другие модели плацентации.

Против этой гипотезы можно выставить следующие возражения: 1) Среди голосемянных, как ныне живущих, так и ископаемых, совершенно неизвестны трехчленные или вообще расчлененные спорофиллы с ламинальной плацентацией. У известных нам форм плацентация семязачатков или терминальная, или маргинальная. Если, как у микроспорофиллов некоторых беннеттитов, плацентация алаксиальная, то спорофилл всегда простой. 2) У папоротников неизвестно адаксиальное расположение спорангиев. *Зажурило* и *Кузнецова* ссылаются на указанный *Гебелем* случай адаксиальных спорангиев у некоторых папоротников. Но, как указывает сам *Goebel* (1930: 1302), эти спорангии являются здесь ненормальными и, видимо, абортивны и наряду с ними всегда встречаются нормальные абаксиальные спорангии. 3) Не учитывается то обстоятельство, что в ряду *Pteropsida* адаксиальная или вообще ламинальная плацентация может быть лишь в результате „веббинга“, а не до „веббинга“ у еще расчлененного спорофилла, как это допускается в гипотезе. 4) Эта гипотеза связана с рядом формальных натяжек и произвольных допущений и не представляет никаких преимуществ перед другой, возможной гипотезой, которую мы здесь попытаемся изложить.

Предок покрытосемянных должен был иметь маргинальную плацентацию. Краевое расположение семязачатков мы встречаем у многих представителей *Cuscadofilicales*. Таковую же плацентацию мы наблюдаем у саговников. Все другие, известные у голосемянных модели плацентации развились из маргинальной. В частности, *вторично-терминальная* плацентация семязачатков *Bennettitales* есть результат редукции мегаспорофилла с краевой плацентацией. У некоторых беннеттитов путем „веббинга“ сложного микроспорофилла из маргинальной плацентации возникла *адаксиальная*. Путем „веббинга“ же должна была возникнуть адаксиальная плацентация на мегаспорофиллах *Angiospermae*. Адаксиальная плацентация могла возникнуть только в результате „веббинга“. Но „веббинг“ предполагает наличие сложного листа. Возник ли действительно плодолистик из сложного мегаспорофилла или он есть результат замыкания простого листового органа?

Sinnot и *Bailey* (1915) привели в свое время ряд серьезных доказательств в пользу того, что примитивный лист покрытосемянных был не простой и черешковый, а пальчато-трехлопастной

или тройчатый и сидячий. Он был трехнервный. Васкулярное снабжение листа имело три прорыва или лакуны, что видим и теперь у многих более примитивных форм. Изучая васкулярную анатомию плодолистиков, Eames (1931) пришел почти к таким же выводам, что и Sinnot и Bailey. Карпеллярные пучки оказались пальчаторасположенными в типичных случаях в числе трех и берут начало из трех следов через три прорыва. Средняя жилка листа и соответствующая ей дорзальная или медианная жилка плодолистика оказались, по исследованиям Sinnot и Bailey и Eames, двойными. Они представляют собой пару пучков, а не единственный пучок. На двойную природу средней жилки семядолей указал Vignou (1926). Филогенетическое значение двойного медианного пучка огромно. Он как бы связывает между собой листовой орган с примитивным дихотомическим ветвлением (Hunt, 1937: 289). Двойная средняя жилка представляет собой отражение первичной дихотомии той архаической системы ветвления, которая дала начало мегафиллу. Таким образом, от современных листьев и плодолистиков мы можем постепенно перейти к пальчато-трехлопастным органам с двойной средней жилкой и от этих последних к дихотомическим системам ветвления первоначальных „теломов“. Сопоставляя исследования Sinnot и Bailey и Eames со сравнительной морфологией листьев примитивных голосемянных и наиболее примитивных покрытосемянных (особенно Lardizabalaceae, Berberidaceae и Paeoniaceae), мы приходим к выводу, что прототип листа Angiospermae был перисто-тройственный или многократно-тройственный, но не однажды-тройчатый.

Сложные спорофиллы предков Angiospermae должны были иметь маргинальную плацентацию. В процессе эволюции спорофиллы постепенно образовали биспорангиатные шишки, и чем компактнее становились последние, тем все более упрощались и уменьшались в величине спорофиллы. Путем протекавших совместно „веббинга“ и редукции получался все более простой мегаспорофилл. Но по мере краевого срастания сегментов мегаспорофилла семязачатки из краевого положения должны были постепенно перейти в поверхностные. Они попрежнему сидели на концах жилок, соответствующих верхушкам сегментов сложного спорофилла, но теперь эти жилки уже не все доходили до краев сплошного листа, а заканчивались внутри более или менее простой пластинки. Возникла „рассеянная“ плацентация. Филогенетическое скольжение здесь не могло иметь решающего значения, и возникновение ламинальной плацентации было простым следствием „веббинга“. Однако с точки зрения защищенности семязачатков далеко не все равно—с какой стороны спорофилла они окажутся в результате „веббинга“. Для растения, спорофиллы которого образуют „цветок“, абаксиальное распо-

жение спорангиев уже не может считаться рациональным. В компактном образовании, каким является цветок, наилучшая защита спорангиев достигается на адаксиальной стороне. Ведь именно эта сторона является здесь „внутренней“. У папоротников такой „внутренней“ стороной была абаксиальная сторона спорофилла. Поэтому, при срастании сегментов примитивного мегаспорофилла плаценты загнулись не на абаксиальную, а на адаксиальную сторону пластинки. Это—процесс чисто адаптивный и экологически вполне понятный. Аналогичное явление можно наблюдать на простых лепестковидных микроспорофиллах беннеттита *Williamsoniella*. Здесь также в результате „веббинга“ микроспорангии оказались на адаксиальной стороне. Вполне понятно, конечно, что в цветке беннеттитов абаксиальное положение было бы для них значительно менее благоприятным. Во всех случаях, когда спорофиллы образуют „цветок“, начинает происходить „веббинг“ и маргинальная плацентация заменяется адаксиальной. В микроспорофиллах беннеттитов мы можем наблюдать разные стадии этого процесса. Защита семязачатка и развитие мегаспорофиллов пошло у них, однако, в очень своеобразном направлении и поэтому эти последние редуцировались у них до простых ножек.

Предложенная нами гипотеза происхождения рассеянной адаксиальной плацентации покрытосемянных приобретает тем большую вероятность, что она позволяет включить *Angiospermae* в линию развития *Pteropsida* с большей легкостью и последовательностью, чем это можно было бы сделать при всякой иной интерпретации.

Ереван, 15. I. 1941.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Bower, F. O.* 1923—1928. *The Ferns*. Vol. I—II, Cambridge.
2. *Browne, Isabel.* 1933. *The Noeggerathiae and Tingiae. The Effects of their Recognition upon the Classification of the Pteridophyta*. *New. Phyt.*, v. 32, № 5.
3. *Bugnon, P.* 1926. *La dichotomie cotylédonaire, caractère ancestral*. *Bull. Soc. Bot. France*, 72.
4. *Chodat, R.* 1926. *La placentation et les enchenements des plants vasculaires*. *C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève*, vol. 43, № 2.
5. *Chodat, R.* 1929. *Some facts of morphological continuity as shown by a comparison of fossil and living plants*. *Proceed. Int. Congress of Plant Sc.*, vol. 1.
6. *Eames, A.* 1931. *The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism*. *Amer. Jour. Bot.*, v. 18.
7. *Eames, A.* 1936. *Morphology of vascular plants*. N. Y. and London.
8. *Goebel, K.* 1930. *Organographie der Pflanzen*. II.
9. *Hunt, K.* 1937. *A study of the style and stigma with reference to the nature of the carpel*. *Amer. Jour. of Bot.* v. 24, № 5.
10. *Hutchinson, G.* 1929. *The phylogeny of flowering plants*. *Proceed. Int. Cong. Pl. Sc.*, I.
11. *Hutchinson, I.* 1934. *The Families of Flowering Plants. Monocotyledons*. London.

12. Козо-Полянский Б. М. 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.
13. " " 1928. Предки цветковых растений. Москва.
14. " " 1936. О природе цветка. Тр. ВГУ, IX, I.
15. Sinnott, E. W. and I. W. Bailey. 1915. Investigation on the phylogeny of angiosperms. V. Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. Amer. Jour. Bot. 2.
16. Зажурило К. К. и Кузнецова Е. К. 1939. Природа диффузной плацентации. Тр. ВГУ, X, 5.

ԾԱԾԿԱՍԵՐՍԵՐԻ ՊԼԱՑԵՆՏԱՑԻԱՅԻ ՊՐԻՄԻՏԻՎ ՏԻՊԻ ՄԱՍԻՆ

(ԱՄՓՈՓՈՒՄ)

Ծածկասերմերի համար պրիմիտիվ տիպի պլացենտացիան պետք է համարել այսպես կոչված «դիֆֆուզ» պլացենտացիան: Հեղինակը փորձ է անում բացատրել «դիֆֆուզ» պլացենտացիայի ծագումը: Դիֆֆուզ պլացենտացիայի ծագումը հասկանալի է դառնում, երբ մենք ենթադրում ենք, որ պտղատերևիկն առաջացել է բարդ մեզասպորոֆիլլից՝ մարզինալ պլացենտացիայով:

Արմեն Թախտաջյան