

Армен Тахтаджян

Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков

„Если бы нам поставили в упрек, что мы слишком далеко идем в установлении родства, отношений, связей, в аналогиях, толкованиях и сравнениях, то мы ответим, что для ума никакая подвижность не будет лишней, так как он всегда должен бояться закостенеть на том или ином феномене“.

Gême

Характер плацентации семезачатков находится в прямой зависимости от структуры гинецея. Эволюция гинецея определяет собой эволюцию плацентации.

По современным взглядам наиболее примитивным и исходным типом гинецея является апокарпный гинецей. Плодолистики здесь еще свободные, не сросшиеся между собой и в наиболее примитивных типах расположенные спирально. Иногда, как например у *Consolida*, у *Prunoideae* и *Leguminosae*, апокарпный гинецей редуцирован до одного плодолистика. Такой *мономерно апокарпный* гинецей является производным от *полимерно-апокарпного*, что становится очевидным уже при сравнении гинецеев *Delphinium* и *Consolida*. К апокарпному типу нужно отнести и некоторые такие гинецеи, которые на первый взгляд кажутся ценокарпными. Гинецеи, *Nigella*, *Pomoideae*, *Nymphaeaceae*, *Nelumbonaceae*, *Limncharis* (*Butomaceae*) и *Hydrocharitaceae*, несмотря на их сросшиеся плодолистики, являются апокарпными. Все дело здесь в том, что плодолистики у них *срослись не между собой*, а погружены в цветоложе или об'единены посредством цветочной оси (*Troll*, 1931, 1932, 1933). У водокрасовых, например, формирование подобного псевдоценокарпного гинецея связано с ростовыми процессами, ведущими к образованию погруженной („нижней“) завязи. Плодолистики погружены у них в чашеобразное углубление цветочной оси. Это единственный в своем роде „нижний“ апокарпный гинецей. Но фактически завязь водокрасовых не нижняя, а *погруженная*. Настоящая нижняя завязь образуется лишь в цветках с ценокарпными гинецеями и возникает совершенно иным путем (срастание с околоцветником, а не погружение в цветочную ось).

У *Limncharis* отдельные, свободные между собой плодолистики сростаются с проходящей в центре цветочной осью, а не погружаются в нее, как у водокрасовых. То же у *Nigella*.

К апокарпному гинецею, как наиболее примитивному типу, должны быть приурочены и наиболее примитивные формы плацентации. И действительно, у *Lardizabalaceae*, *Nymphaeaceae*, *Vutomaceae*, *Hydrocharitaceae* наблюдается наиболее архаический тип плацентации. Но так как виды апокарпного гинецея весьма разнообразны, то и исходный тип плацентации должен был подвергнуться самым различным видоизменениям. Различные формы апокарпного гинецея можно расположить в редуциционные ряды. Редукции подвергаются как число плодолистиков, так и сами плодолистики. Для наших целей интересна редукция самого плодолистика. Редуцируются величина плодолистика, ее васкуляризация и количество семезачатков. От примитивных многосеменных листовок имеются все переходы к односеменным гинецеям (и плодам) типа семянки лютика.

Из апокарпного гинецея, в результате срастания плодолистиков, возникает *ценокарпный* гинецей. Мы различаем три основных типа ценокарпного гинецея: *синкарпный*, *паракарпный* и *лизикарпный*. Наиболее примитивным и исходным типом является синкарпный гинецей. Он многогнездный, обычно с центрально-угловой плацентацией. Паракарпный же гинецей одногнездный, с париетальной плацентацией. Паракарпный гинецей можно вывести из синкарпного. Типичный синкарпный гинецей состоит, по *Troll* (1928), из трех частей: 1) фертильного основания (синкарпный район), 2) столбика (или столбчковых веточек), представляющего паракарпный район, и 3) рыльцевого района (апокарпный район). По мнению *Troll*, переход синкарпного гинецея в паракарпный происходит путем ограничения развития синкарпного основания и переноса фертильности в столбик. Но эта гипотеза не имеет под собой каких-либо фактических оснований. По нашему мнению, переход синкарпного гинецея в паракарпный происходит не в результате смещения фертильной зоны гинецея, а путем филогенетического „раскрывания“ замкнутых плодолистиков: швы расходятся („распарываются“) и края каждого отдельного плодолистика раздвигаются, но остаются сросшимися с краями соседних плодолистиков. В некотором отношении происходит обратное тому, что имело место при „бобовидном замыкании“ мегаспорофиллов предков покрытосеменных. Но если процесс замыкания и срастания плодолистиков должен был начинаться снизу, т. е. с проксимальной части, то процесс размыкания начинается сверху, с дистальной части гинецея. Паракарпный гинецей показывает все промежуточные стадии от таких форм, где имеется явственное синкарпное основание (*Parpassia*), до таких, где синкарпное основание уже отсутствует.

Лизикарпный гинецей также является одногнездным, но возникает совершенно иным путем и имеет другой тип плацентации, т. е. колончатую плацентацию. Он также возникает из синкарпного гине-

цея, но не путем „размыкания“ плодолистиков, а в результате вырождения перегородок завязи. При этом сутуры плодолистиков остаются целыми, не расходятся и не вырождаются, и на них продолжают сидеть плаценты. Таким путем образуется одногнездный гинецей со свободной центральной, или колончатой плацентацией. Выделение лизикарпного гинецея нам кажется совершенно необходимым. Паракарпный гинецей в понимании *Troll* и других авторов является морфогенетически разнородной группой, включающей в себя два совершенно неодинаковых по происхождению типа гинецеев. Поэтому паракарпный гинецей мы понимаем в более узком смысле и гинецей с колончатой плацентацией выделяем под названием „лизикарпного“ гинецея в особый самостоятельный тип. При таком, более узком, понимании паракарпного гинецея он становится генетически однородным типом и вместе с тем вся классификация гинецеев приобретает большую стройность.

Эволюция ценокарпного гинецея, как и эволюция апокарпного, характеризуется постепенной редукцией количества плодолистиков. Вместе с уменьшением числа плодолистиков происходит редукция числа семезачатков. Начинаясь с типа многосеменной коробочки, эволюция ценокарпного гинецея заканчивается сильно редуцированным односеменным типом, где, как в зерновке, семезачаток уже всей своей поверхностью срастается с плодолистиками.

Главные направления эволюции гинецея определяют собой главные направления эволюции плацентации. Здесь имеется прямая коррелятивная связь. Но прежде чем перейти к рассмотрению этой связи, мы остановимся на классификации основных типов плацентации.

У покрытосеменных схематически можно различать два основных типа плацентации: ламинальную и сутуральную. В первом случае семезачатки сидят на свободной внутренней поверхности пластинки плодолистика, во втором—вдоль швов, или сатур. Сутуральная плацентация не является в строгом смысле слова маргинальной. Исследования васкуляризации и ранних стадий онтогенеза показывают, что при сутуральном прикреплении семезачатки сидят собственно не по краям, а по верхней стороне, вблизи края. Поэтому сутуральную плацентацию можно скорее рассматривать как особый, сильно видоизмененный тип ламинальной плацентации.

Типы плацентации могут быть классифицированы следующим образом:

А. Ламинальная плацентация

1. *Ламинально-латеральная плацентация.* Семезачатки занимают боковые части адаксиальной поверхности плодолистика (рис. 1, В).

II. *Ламинально-медианная (дорзальная) плацентация.* Семезачатки занимают медианную часть (спинку) плодолистика (рис. 1, Д).

В некоторых, очень редких, случаях семезачатки рассеяны по-

чти по всей поверхности плодолистика (*латерально-медианная плацентация* (рис. 1, С).

Б. Сутуральная плацентация

III. Угловая плацентация. Семезачатки прикреплены псевдомаргинально, вдоль швов, т. е. вблизи краев плодолистика (рис. 1, Е, F, G).

IV. Париетальная плацентация. Семезачатки сидят псевдомаргинально, вдоль „раскрытых“ швов (рис. 1, H).

V. Свободная центральная, или колончатая плацентация. Семезачатки сидят вдоль отделившихся от пластинок швов, образующих центральную колонку (рис. 1, I).

Взаимоотношения типов гинецея и плацентации можно представить на следующей таблице:

Типы гинецея	Апокарпный Синкарпный		Паракарпный	Лизикарпный
Типы плацентации	Ламинальная и угловая	Угловая	Париетальная	Свободная центральная (колончатая)

Наиболее примитивным типом плацентации является ламинальная (*Козо-Полянский*, 1922: 139; 1928: 63; *Hutchinson*, 1934: 26; *Зажурило* и *Кузнецова*, 1939; *Тахтаджян*, 1941). Исходная форма ламинальной плацентации должна была быть „сутурально-латерально-медианной“. (рис. 1, А). Это была „диффузная“ плацентация в тесном смысле слова. Из этого гипотетического типа ламинальной плацентации можно, через редукцию семезачатков на тех или иных участках плодолистика, вывести как ламинально-латеральную и ламинально-медианную, так и сутуральную плацентацию. Наиболее примитивные формы ламинальной плацентации встречаются у таких, несомненно примитивных семейств, как *Lardizabalaceae*, *Nymphaeaceae*, *Vutomaceae*, *Hydrocharitaceae*. Многие из принадлежащих сюда типов крайне архаичны. Из современных семейств наиболее примитивным является по совокупности своих признаков, пожалуй, семейство лардизабаловых (*Hallier*, 1912). Нимфейные — также чрезвычайно древняя группа. Очень примитивно также родственное нимфейным семейство *Vutomaceae*, к которому близко примыкают водокрасовые.

Во всех этих группах примитивный тип плацентации связан с многочисленностью семезачатков в каждом плодолистике. У магнолиевых, аноновых, лавровых, лютиковых, пионовых, барбарисовых и др. произошло прогрессивное уменьшение количества семезачатков в каждом плодолистике и в связи с этим плацентация потеряла свой первоначальный примитивный характер. Этот процесс стоял в связи с улучшением защиты развивающегося зародыша. Даже у многих прими-

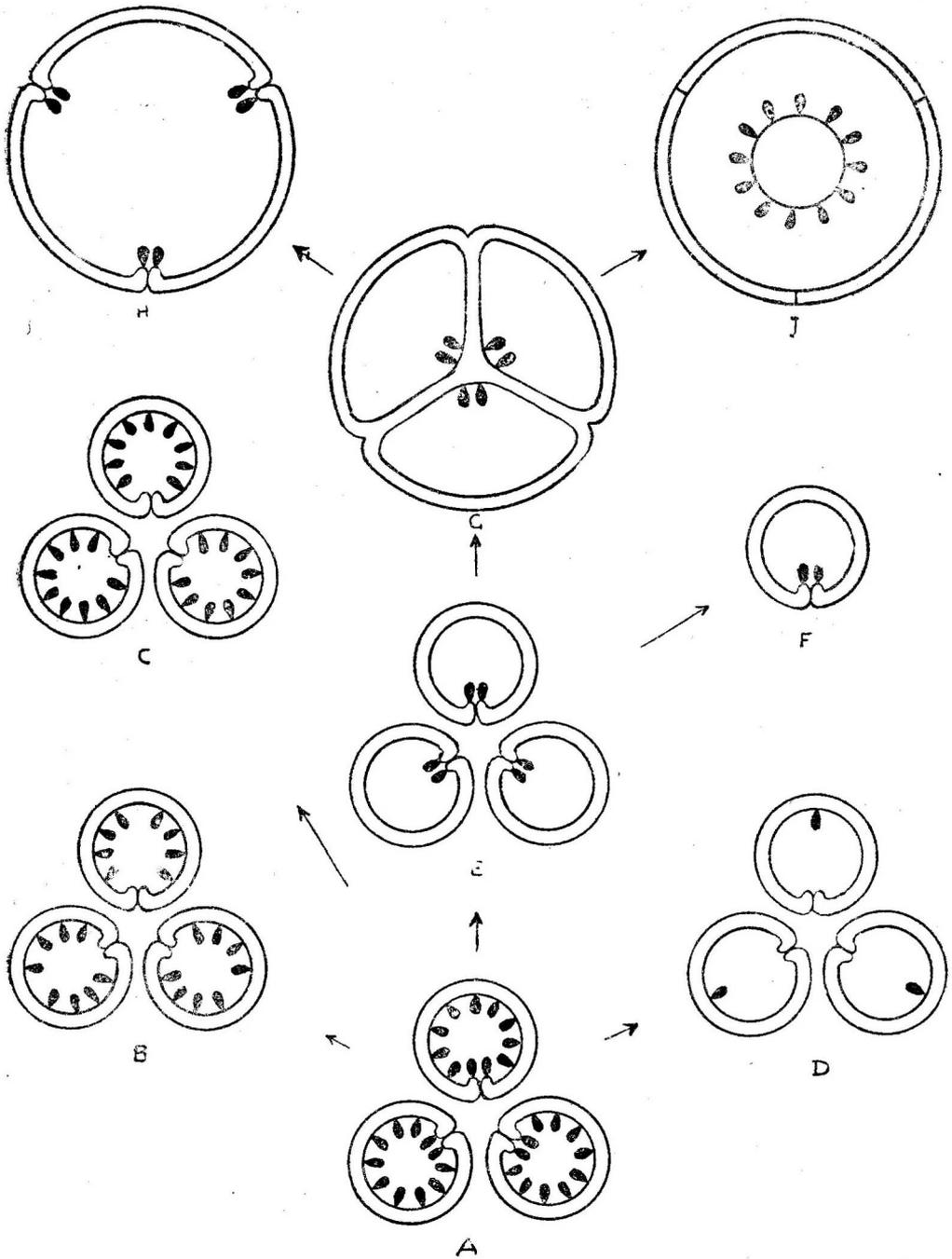


СХЕМА ГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМОТНОШЕНИЙ ТИПОВ ГИНЕЦЕЯ И ПЛАЦЕНТАЦИИ. Фиг. А - ГИПОТЕТИЧЕСКИЙ ТИП

Рис. 1.

тивных магнолиевых мы встречаем всего два семезачатка в плодолистике. Столь же немногочисленны семезачатки у таких примитивов, как *Drimys*, *Schizandra*, *Trochodendron*. Лишь у *Cercidiphyllum* и некоторых аноновых мы еще встречаем значительное число семезачатков.

Поскольку ламинальный тип плацентации является наиболее примитивным типом плацентации, нам необходимо остановиться на его происхождении. Каким, однако, образом можно свести плацентацию примитивных покрытосеменных к плацентации их предков—голосеменных? Ведь среди вероятных голосеменных предков *Angiospermae* мы не знаем адаксиально плацентированных и рассеянных по спорофиллу семезачатков. Это затруднение мы можем преодолеть, лишь применяя к этому случаю те общие законы эволюции плацентации, которые выведены на основании исследования папоротников и голосеменных.

Голосеменными предками покрытосеменных могли быть лишь одни „*Phyllosperrmae*“, или голосеменные со сложными листьями. Группа „*Stachyspermae*“ слишком для этого специализирована. Предок покрытосеменных должен был иметь маргинальную плацентацию. Краевое расположение семезачатков мы встречаем у многих семенных папоротников. Такую же плацентацию мы наблюдаем у саговников. Все другие, известные у голосеменных, модели плацентации, развились из маргинальной. В частности вторично-терминальная плацентация семезачатков беннеттитов есть результат редукции мегаспорофилла с краевой плацентацией. У некоторых беннеттитов в результате „филетического скольжения“ и „веббинга“ сложного микроспорофилла из маргинальной плацентации возникла адаксиальная. Таким же путем должна была возникнуть адаксиальная плацентация на мегаспорофиллах покрытосеменных (Тахтаджян, 1941).

Плодолистик возник из сложного мегаспорофилла. Сопоставляя исследования *Sinnot* и *Bailey* и *Eames* с данными сравнительной морфологии листьев примитивных голосеменных и наиболее примитивных покрытосеменных (особенно *Lardizabalaceae*, *Berberidaceae* и *Racopilaceae*), мы приходим к выводу, что наиболее примитивный тип листа покрытосеменного—это лист перисто-тройственный. Подобный тип листа произошел непосредственно от листьев семенных папоротников. Лист преридоспермового предка покрытосеменных представлял собой переход от дихотомического листа к перистому. Это была „бифуркирующая вайя“ типа *Odontopteris* или, может быть, *Sphenopteris*.

Сложные спорофиллы предков покрытосеменных 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“ (латерального срастания сегментов) и редукции получался все более

простой мегаспорофилл. Но в результате „филетического скольжения“ и по мере латерального срастания сегментов мегаспорофилла семезачатки из краевого положения должны были постепенно перейти в поверхностное. Они попрежнему продолжали сидеть на концах жилок соответствующих верхушкам сегментов спорофилла, но теперь эти жилки не доходили уже до краев листа, а заканчивались внутри более или менее простой пластинки. Возникла „рассеянная“ плацентация. Однако, с точки зрения защищенности семезачатков далеко не все равно, с какой стороны спорофилла они окажутся в результате „скольжения“ и „веббинга“. Для растения, спорофиллы которого образуют „цветок“, абаксиальное расположение семезачатков не может считаться рациональным. В цветке наилучшая защита семезачатка достигается на адаксиальной стороне. Ведь именно эта сторона является здесь „внутренней“. Поэтому на сегментах примитивного мегаспорофилла предка покрытосеменных плаценты загнулись не на абаксиальную, а на адаксиальную сторону пластинки. Это—процесс чисто приспособительный и биологически вполне целесообразный.

Одновременно с упрощением мегаспорофилла и развитием адаксиальной плацентации должно было начаться его „бобовидное замыкание“. Возникает примитивный плодолистик типа листовки с рассеянными по внутренней поверхности семезачатками.

Ламинальная плацентация встречается лишь в апокарпных гинецеях. Иначе говоря, наиболее примитивный тип плацентации приурочен к наиболее примитивному типу гинецея. Этому, на первый взгляд, противоречит то обстоятельство, что нимфейные являются на вид синкарпными. Но, как показал *Troll* (1933), гинецей нимфейных—псевдо-ценокарпный, т. е. фактически апокарпный. Здесь апокарпный гинецей погружен в ткань цветоложа, которое спаивает плодолистики друг с другом. Особенно же ясно выступает апокарпия у *Nelumbonaseae* (*Nelumbium*), где плодолистики только погружены в ткань цветоложа, но не срослись еще с ней. Такое же погружение апокарпного гинецея в цветоложе констатировано, как мы видели, у водокрасовых.

Эволюция апокарпного гинецея характеризуется прогрессирующей редукцией. Уменьшение числа частей гинецея и их конструктивное упрощение коррелятивно связано с совершенствованием защиты семезачатков. Вследствие этого количество семезачатков в каждом плодолистике могло постоянно сокращаться, тем самым достигается максимальная экономия средств. „Климаксом“ этого процесса является плодолистик с одним семезачатком. Унивулярный плодолистик является наиболее совершенным и экономным. Недаром он наиболее характерен для высших групп покрытосеменных растений. Замечательна в этом отношении аналогия с эволюцией позвоночных животных, где направление эволюции также шло в сторону сокращения числа зародышей.

Таким образом, процесс редукции числа семезачатков носит

вполне приспособительный характер. Это видно уже из того, что семезачатки раньше всего исчезают на периферии гинецея, т. е. на наиболее внешней и потому наименее защищенной и самой уязвимой части плодолистиков. Поэтому лишь очень редко редуцируются как раз все семезачатки, кроме медианных. Такая ламинально-медианная (ламинально-дорзальная) плацентация встречается у кабомбовых (род *Brasenia*).

Начальную фазу редукции исходного типа ламинальной плацентации можно лучше всего наблюдать у нимфейного *Nuphar luteum*. В некоторых, сравнительно редких, случаях семезачатки бывают здесь рассеяны по всей поверхности плодолистика, т. е. встречаются как на латеральных пучках и их плацентарных ответвлениях, так и на среднем, или медианном („дорзальном“) пучке. Но в огромном большинстве случаев медианная линия плодолистиков лишена семезачатков. У других форм с ламинальной плацентацией мы наблюдаем дальнейшие стадии ее редукции. В конце концов ламинальная плацентация переходит в сутуральную.

Для сутуральной плацентации характерна редукция всех семезачатков, кроме тех, которые сидят на сутуральных пучках. Сутуральная плацентация является более совершенной, чем ламинальная плацентация. Ведь сutura является наиболее защищенным и безопасным „уголком“ во всем плодолистике.

С переходом плодолистика типа листовки в плодолистик типа семянки сутуральная плацентация подвергается сильной редукции. У более примитивных форм, плодолистки которых являются еще листовками, семезачатки сидят в два ряда вдоль сутуры. Такие формы, как *Helleborus* или *Trollius*, имеют еще типичные мультиовулярные 3-следовые плодолистки. Все три пучка здесь еще свободные, не сросшиеся между собой. Семезачатки сидят двумя рядами на ответвлениях сутуральных пучков. У *Trollius* уже можно наблюдать признаки дальнейшей редукции. Верхние семезачатки в плодолистике здесь исчезли, но оставшиеся васкулярные их следы показывают, что раньше они здесь имелись. Дальнейший шаг в редукции мы наблюдаем у *Aquilegia*. Здесь исчезли не только сами верхние семезачатки, но и их васкулярные следы. Наконец, у *Hydrastis* остаются только два нижних семезачатка, но один из них недоразвит. Редукции подвергается также сосудистая система. С уменьшением плодолистика сосудистые пучки все больше приближаются друг к другу и в конце концов срастаются. Срастание на некотором расстоянии сутуральных пучков можно иногда наблюдать уже у *Helleborus* (*Eames*, 1931:160). Когда плодолистки подвергаются еще большей редукции, тогда сутуральные пучки начинают срастаться на все большем протяжении. Это наблюдается уже у тех лютиковых, плодолистки которых превратились в семянки.

Несколько в ином направлении идут редукционные процессы в семянках *Ranunculus*. В результате редукции здесь остается не верх-

ний, а нижний семезачаток. Поэтому и васкулярный скелет редуцируется здесь в дистальной своей части. Начинаясь сверху, редукция идет к основанию плодолистика.

Дальнейшие изменения в плацентации наступают в синкарпном гинецее. Здесь мы наблюдаем разные формы сутуральной плацентации. Основным типом здесь является центрально-угловая плацентация. Если в отдельных плодолистиках апокарпного гинецея происходит постепенное слияние двух инвертированных сутуральных (вентральных) пучков, то в синкарпном гинецее мы наблюдаем срастание сутуральных пучков двух соседних плодолистиков. Здесь исчезают границы между соседними плодолистиками и постепенно сливаются между собой инвертированные сутуральные пучки двух прилегающих друг к другу плодолистиков. Двойные сутуральные пучки образуют круг в центре гинецея. С исчезновением границ между отдельными плодолистиками и срастанием пучков коррелятивно бывает связана редукция числа семезачатков.

Иногда, вследствие сдвигов, центрально-угловая плацентация кажется почти рассеянной. Такова ложно-ламинальная плацентация у *Mesembryanthemum*. Здесь семезачатки сидят фактически вдоль сутуры. Но в онтогенезе цветка, в связи с неравномерным ростом завязи (большим периферически и меньшим в центре), плаценты становятся сначала базальными, а позже перемещаются еще более кнаружи и вверх, располагаясь по среднему участку плодолистика и имитируя ламинальную плацентацию. У других *Aizoaceae* плацентация более или менее типичная центрально-угловая. Аналогичное изменение центрально-угловой плацентации происходит также у *Punica*. Гинецей гранатника устроен очень своеобразно. Он состоит из двух кругов плодолистиков, расположенных один выше другого. Внутренний нижний круг состоит из трех плодолистиков, а наружный верхний круг — из пяти плодолистиков. Плацентация нижних плодолистиков типичная центрально-угловая. Плацентация верхних плодолистиков сначала также центрально-угловая, но позже, вследствие неравномерного их разрастания и изменения положения гнезд завязи, плаценты оказываются сидячими на внешних стенках гнезд по их средним линиям.

Гораздо большие изменения претерпевает плацентация при переходе от синкарпии к паракарпии. Как мы уже говорили, паракарпный гинецей происходит от синкарпного. Но с изменением типа гинецея резко изменяется и тип плацентации: центрально-угловая плацентация заменяется париетальной. Переход синкарпного гинецея в паракарпный и соответствующее изменение плацентации можно видеть уже в пределах порядка *Rapales*. Хотя преобладающим типом гинецея ранадиевых является апокарпный, но встречаются также гинецеи синкарпные и паракарпные. Паракарпный гинецей можно наблюдать у *Mopodora* и у барбарисовых. В роде *Erimedium* встречаются двугнездные завязи (*Chapman*, 1936:343), в которых возникновение париетальной плацентации из центрально-угловой выступает очень ясно. Так как

аноновые и барбарисовые группы очень древние, то в эволюции покрытосеменных паракарпия возникла, очевидно, довольно рано.

У *Paraverales*, которые во многих отношениях родственны барбарисовым и являются вероятными потомками ранадиевых, вообще мы видим уже полное господство паракарпии и париетальной плацентации. Строение гинецея примитивного макового *Platystemon californicus* показывает, что у ближайших предков *Paraverales* паракарпная стадия наступила сразу же вслед за самой начальной фазой синкарпии, когда гинецей был еще как бы „полусинкарпным“. Но совершенно очевидно, что вынасть полностью синкарпная стадия не могла, так как непосредственный переход апокарпии в паракарпию морфологически невозможен. Благодаря такому сокращению синкарпной стадии гинецей *Platystemon* отличается как бы смешанными признаками апокарпии и паракарпии при гораздо более слабо выраженных признаках синкарпии.

У производных от ранадиевых порядков *Aristolochiales* и *Piperiales* встречается как центрально-угловая, так и париетальная плацентация. У более примитивных кирказоновых плацентация центрально-угловая, у более подвинутых раффлезиевых—париетальная. У рода *Rafflesia* плацентация носит ложно-ламинальный характер. В семействе *Saururaceae* более примитивный род *Saururus* имеет центрально-угловую плацентацию, а два других—*Houttuynia* и *Anemopsis*—париетальную.

Происхождение париетальной плацентации из центрально-угловой можно проследить также в обширном порядке *Rosales*. У *Crassulaceae*, *Hydrangeaceae*, *Cunoniaceae*, *Rosaceae* и др. плацентация всегда типичная центрально-угловая. Но у *Saxifragaceae* уже встречаются формы с париетальной плацентацией (*Parnassia*). Типичная париетальная плацентация встречается у *Escalloniaceae*, *Greyiaceae*, *Ribesiacae* и многих *Pittosporaceae* и *Hydrostachyaceae*. У южно-африканского рода *Greyia* можно наблюдать паракарпию и париетальную плацентацию как бы *in statu nascendi*: швы здесь уже разошлись, но края плодолистиков еще не раздвинулись по всей длине. Завязь поэтому здесь еще не типично одногнездная. В развитии гинецея *Greyiaceae* следы синкарпной стадии выражены так слабо, что на первый взгляд может показаться, что апокарпия переходит непосредственно в паракарпию.

Возникновение париетальной плацентации из центрально-угловой можно хорошо проследить в линии развития *Dilleniaceae*-*Theaceae*-*Hypericaceae*. Гинецей диллениевых еще апокарпный и плацентация у них всегда типично угловая. У *Theaceae*, которые, по мнению *Copeland* (1940), являются потомками диллениевых, завязь уже синкарпная, 3--5 гнездная, но плацентация все еще угловая. У *Ochnaceae* же уже имеются также роды с париетальной плацентацией (*Wallacea*, *Sauvagesia*). Из *Theaceae* можно вывести семейство *Hypericaceae*. Здесь, наряду с центрально-угловой плацентацией, встречается и настоящая париеталь-

ная плацентация. У *Hypericum*, например, имеется как центрально-угловая, так и париетальная плацентация (*Gundersen*, 1939 : 290). У *H. perforatum* плацентация центрально-угловая, но в верхней части завязи здесь уже намечается париетальная плацентация. Другие виды, как *H. gentianoides*, *H. ellipticum* и др., имеют одногнездную завязь с тремя париетальными плацентами. *Gundersen* считает, что париетальная плацентация древнее центрально-угловой. Как указывает этот автор, у *Shortia*, *Myrtus*, *Feijoa* и некоторых других растений верхняя часть завязи имеет париетальную плацентацию, а нижняя—центрально-угловую. У *Theobroma*, *Peganum*, *Philadelphus*, *Verbascum*, *Iris*, *Hibiscus*, *Tilia*, *Ruta*, *Gordonia*, *Ilex*, *Linum*, *Tropaeolum* и др. завязи в бутонках имеют открытые полости, но во взрослом состоянии плацентация у них становится центрально-угловой. При первой попытке объяснения этих фактов напрашивается следующее их истолкование: если у *Hypericum perforatum* на ранних стадиях развития плацентация париетальная, а не центрально-угловая, как у взрослых завязей, то это на первый взгляд можно рассматривать как „рекапитуляцию“ более древнего и примитивного типа плацентации. Если же, как у *Myrtus*, верхняя часть завязи имеет париетальную плацентацию, а нижняя—угловую, то это как будто можно объяснить тем, что верхняя часть „старше“ нижней и здесь париетальная плацентация „не успела“ перейти в угловую. Это можно сравнить со срастанием листочков около цветника, когда верхняя часть чашелистиков и лепестков остается свободной. Но подобное истолкование этих фактов ошибочно. Молодые завязи зверобоя вовсе не „повторяют“ в своем онтогенезе стадию париетальной плацентации, которой у нее не было, но просто перегородки завязи не успели здесь еще развиться. Так как плаценты развиваются раньше перегородок, то создается ложное впечатление париетальной плацентации. Наличие же париетальной плацентации в верхней части завязи мирта и других растений следует объяснить не как „рекапитуляцию“, а как новообразование. Ведь, если процессы срастания начинаются снизу, то процессы „афанизии“ начинаются как раз с дистальной части. А так как париетальная плацентация есть результат „афанизии“ перегородок синкарпного гинецея, то следовательно верхняя часть завязи не „старше“, а „моложе“ нижней. Иначе говоря, у мирта мы наблюдаем не повторение древней париетальной плацентации, а, наоборот, первые признаки ее возникновения из центрально-угловой. Возникая в верхней части завязи, париетальная плацентация постепенно передвигается в направлении к проксимальной части и, наконец, захватывает всю завязь. Поэтому в настоящих париетальных завязях мы часто обнаруживаем в проксимальной их части остатки перегородок с центрально-угловой плацентацией.

Переход центрально-угловой плацентации в париетальную очень демонстративен также в других группах обширного порядка *Theales* (*Guttiferales*). У таких семейств, как *Vixaceae*, *Flacourtiaceae*, *Vio-*

laseae, Resedaceae и др., произошло сокращение числа плодолистиков, синкарпия уже, повидимому, в самом начале их эволюции сменилась ускоренными темпами паракарпией и плацентация стала париетальной. Как и у *Rapaceae*, постенные плаценты здесь иногда впячиваются внутрь полости завязи и образуют ложные перегородки (многие *Cistaceae*). У резеды паракарпия достигла своего крайнего выражения — швы плодолистиков разошлись до самой их верхушки и завязь наверху раскрылась. У производных от *Theales* порядков *Salicales* и *Cucurbitales* плацентация всегда париетальная. У ивовых, подобно некоторым тamarисковым, плаценты, в результате редукции, сидят только при основании швов. У некоторых *Loasaceae* плаценты раздвоены и впячены в полость завязи. У тыквенных толстые двураздельные плаценты часто настолько велики, что не только соприкасаются друг с другом в центре завязи, но и заполняют всю ее полость.

В производном от *Theales* порядке *Myrtales* наряду с характерной для него центрально-угловой плацентацией иногда встречается также париетальная. И здесь также париетальная плацентация приурочена к более подвинутым формам. Довольно подвинутое в системе семейство кактусовых также имеет париетальную плацентацию, которая имитирует здесь „диффузную“.

Очень интересна также эволюция плацентации в линии развития *Loganiaceae—Gentianaceae*. Первое из указанных семейств имеет 2—4-гнездную завязь с центрально-угловой плацентацией семезачатков. В более же подвинутом семействе горечавковых завязь уже большей частью одногнездная с двумя постепенными плацентами. Хотя *Lindsey* (1940) и пытается доказать, что у горечавковых более примитивной является одногнездная завязь с париетальной плацентацией, давшая начало двугнездной завязи с центрально-угловой плацентацией, но фактическая часть его исследования подтверждает обратное. Так, например, поперечные срезы через завязь *Sabatia stellaris* показывают, что нижняя часть завязи еще двугнездная, в то время как выше она становится одногнездной с двумя раздвоенными париетальными плацентами. То же самое можно видеть у *Lagenias*, у которой, однако, обе париетальные плаценты до самого верха находятся в контакте и завязь остается фактически еще двугнездной. Особенно хорошо это видно у *Chelonanthus*, где завязь становится одногнездной лишь в самой верхней своей части. Но интересно, что есть и такие формы, у которых двугнездной является вся завязь. Таков палеотропический род *Echium*, у которого семезачатки сидят по краям двух массивных центрально-угловых плацент двугнездной завязи. Такова же *Belmontia*, у которой, в результате заворачивания внутрь полости завязи и разрастания краев плодолистиков, получается очень интересный вариант центрально-угловой плацентации. Семезачатки здесь сидят по краям плодолистиков и на их выступающих в гнезда дорзальных сторонах. Вполне двугнездную завязь имеет также *Chironia densiflora*, у которой семезачатки сидят как на дорзальной, так и на вентральной сто-

роне выступающих в полость завязи краев плодолистиков. У других же видов—*Chironia baccifera* и *Ch. palustris* завязь уже одногнездная и плацентация париетальная. Этих примеров достаточно, чтобы показать, что, вопреки мнению *Lindsey*, у горечавковых первичной является не париетальная плацентация, а центрально-угловая. Но благодаря удивительной пластичности плаценты цветка *Gentianaceae* париетальная плацентация претерпевает у них очень интересные модификации. У относящихся к *Erythraeinae* очень специализированных сапрофитных северо-американских родов *Bartonia* и *Obolaria* париетальная плацентация приобретает совершенно своеобразный облик. У *Bartonia* плаценты расширились и как бы „растеклись“ по всей поверхности завязи и представляют собой неправильной формы разветвленные выступы с рассеянными на них семезачатками. У *Obolaria* плацентарные выступы уже отсутствуют и мелкие семезачатки рассеяны по поверхности плодолистиков, имитируя ламинальную плацентацию. Подобную же „ложно-ламинальную“ плацентацию мы встречаем в роде *Gentiana*. Особенно хорошо она выражена в секции *Crossopetalum* подрода *Gentianella*, где, как например у *G. crinita*, семезачатки широко рассеяны по всей поверхности стенки завязи и отсутствуют лишь вдоль медианных (дорзальных) пучков плодолистиков. Довольно хорошо выражена она также в секциях *Coelanthe* и *Pneumonanthe* подрода *Eugentiana*. У *G. linearis*, например, семезачатки рассеяны по поверхности плодолистиков, хотя вдоль медианных пучков они отсутствуют. В остальных секциях подрода *Eugentiana* плацентарная площадь более ограничена, чем в первых двух секциях, и семезачатки здесь расположены в четыре вертикальных ряда, соответствующих положению сутуральных пучков. Сокращение плацентарной площади является следствием редукции. Это тем более вероятно, что согласно исследованиям *Н. И. Кузнецова* (1894) секции *Pneumonanthe* и в особенности *Coelanthe* являются как раз наиболее примитивными в подрode *Eugentiana*, остальные же секции являются их производными. Аналогичный и параллельный процесс редукции „ложно-ламинальной“ плацентации происходил в подрode *Gentianella*. Хорошо развита „ложно-ламинальная“ плацентация также у *Pleurogyne* и *Crawfordia* и в меньшей степени у *Frasera* и *Swertia*.

Типичная париетальная плацентация встречается также у таких сильно подвинутых в системе семейств, как *Monotropaceae*, *Orobanchaceae*, *Gesneriaceae* и многие *Hydrophyllaceae*.

Переходя к однодольным, мы встречаемся с теми же взаимоотношениями двух рассматриваемых типов плацентации. Вторичный характер париетальной плацентации и ее независимое возникновение в разных ветвях родословного древа выражено здесь не менее резко. Среди однодольных париетальная плацентация встречается у многих лилиецветных, у бурманниевых, корсиевых, ксиридовых, ситниковых и орхидных. Все эти группы филогенетически выводятся от форм с центрально-угловой плацентацией. Такие семейства, например,

как Taccaseae, Philydraceae и Petermanniaceae являются несомненно производными от более примитивных лилиецветных. В семействе Alstroemeriaceae более примитивные южно-американские роды *Alstroemeria* и *Bomarea* имеют трехгнездную завязь и центрально-угловую плацентацию, а более подвинутые и специализированные роды *Leontochir* (Чили) и *Schickendantzia* (Анды)—одногнездную завязь и париетальную плацентацию. Такие же отношения мы наблюдаем в семействе Philesiaceae. Семейства Burmanniaceae и Corsiaceae представляют собой сильно специализированные группы. Строение цветка, цимозные соцветия, эмбриология и многие другие признаки сближают эти редуцированные однодольные с ирисовыми. Особенно ясными становятся эти связи, если сравнивать с ирисовыми не сапрофитные формы, а наиболее примитивные автотрофные бурманниевые. Такой примитивной группой является секция *Foliosa* рода *Burmannia* (*Jonker*, 1938). Но ирисовые имеют центрально-угловую плацентацию. Среди бурманниевых центрально-угловая плацентация встречается только у относительно более примитивных родов *Burmannia*, *Campylosiphon* и *Hexapterella*. У всех остальных плацентация париетальная. У рода *Corsia* плаценты раздвоены и сильно вдаются в полость завязи. В обширном семействе орхидных синкарпный гинецей и центрально-угловую плацентацию мы встречаем только у неотропических родов *Selenipedilum* и *Phragmopedilum* и у палеотропического рода *Paphiopedilum*. Но как раз эти роды рассматриваются, как наиболее примитивные в системе орхидных. У всех остальных орхидных паракарпный и плацентация париетальная. Вероятные предки орхидных—сцитамниевые—имеют центрально-угловую плацентацию. Семейство ксиридовых является производным от порядка коммелиновых, имеющего типичную центрально-угловую плацентацию. Таково же происхождение ситниковых. У осоковых, которые являются производными от *Juncales*, мы имеем сильно измененный и редуцированный вариант париетальной плацентации.

Таким образом, мы приходим к выводу, что париетальная плацентация является производной от центрально-угловой и возникает независимо и одновременно на разных ветвях филемы. Для филогении покрытосеменных этот вывод очень важен. Это значит, что выведение семейств с центрально-угловой плацентацией из семейств с париетальной плацентацией было бы столь же неправильно, как и выведение форм с верхней завязью из форм с нижней завязью. Кроме того, это означает, что группы с париетальной плацентацией далеко не во всех случаях родственны между собой (рис. 2).

Для синкарпного гинецея центрально-угловая плацентация биологически является наиболее целесообразной. Но синкарпный гинецей, с его системой перегородок, представляет еще довольно сложную конструкцию. Поэтому на многих путях эволюции синкарпия заменяется паракарпией. Паракарпный гинецей, по сравнению с синкарпным, представляет собой более простую и вместе с тем более совершен-

ную структуру. При переходе же синкарпии в паракарпию плацентация, как мы видели, претерпевает сильные изменения. Благодаря „раскрыванию“ плодолистиков синкарпия заменяется паракарпией, а центрально-угловая плацентация—париетальной. Плаценты, которые в синкарпном гинецее сидели в центре, в паракарпном гинецее расходятся к его периферии. Впоследствии, благодаря соответствующему росту плацент, которые при этом иногда разветвляются, семезачатки часто вновь приобретают фактически центральное или близкое к центральному положение.

Совершенно иначе протекает эволюция плацентации в лизикарпных гинецеях, которые образуются не благодаря „раскрыванию“ плодолистиков, а в результате дегенерации боковых перегородок синкарпного гинецея. Этот тип гинецея возникает иначе, чем паракарпный, и плацентация у него другая—колончатая, или „свободная центральная“. Лизикарпные гинецеи с колончатой плацентацией можно наблюдать у многих Caryophyllaceae, у Myrsinaceae, Primulaceae, Plumbaginaceae, Polygonaceae, Lentibulariaceae, большинства Santalales.

Происхождение колончатой или свободной центральной плацентации было долгое время предметом разногласий. Вначале большинство исследователей считало, что центральная колонка есть просто результат удлинения рецептакулярной оси. „Аксиальную теорию“ защищали *St. Hilaire* (1816), *Duchartre* (1844), *Schleiden* (1849), *Payer* (1857) и др. Но аксиальная теория целиком держалась на одностороннем истолковании данных онтогении. Уже *Lindley* (1839) придерживался других, более правильных с нашей точки зрения, воззрений. Начиная же с классических исследований *Van Tieghem* (1868, 1869), ее позиции сильно пошатнулись. *Van Tieghem* утвердил в морфологии господство „аппендикулярной“, или „фолиарной“ теории Гете-Де Кандолля и тем самым направил ее на правильный путь исторической интерпретации органов цветка. С точки зрения фолиарной теории колончатая плацентация есть вторичное изменение центрально-угловой. Серединный стержень, или колонка, состоит если не целиком, то главным образом из карпеллярной ткани. Она есть результат вырождения перегородок при сохранившихся в центре гинецея плацентах.

Ряд новейших исследований онтогении и сравнительной васкулярной анатомии различных типов колончатой плацентации показывает, что она действительно есть не что иное, как вторичное изменение центрально-угловой плацентации. К этому выводу приводит сравнение васкуляризации гинецеев гвоздичных и первоцветных. Эти два семейства филогенетически связаны между собой, и второе из них, по всей вероятности, развилось из первого (*Hutchinson, 1926:26*). По строению своего цветка первоцветные очень напоминают некоторые типы гвоздичных, как например *Luchnis*, у которой завязь состоит из пяти плодолистиков и в верхней своей части одногнездная, в то время как в нижней части сохранилась еще пятигнездность. Гинецей

рода *Lychnis* занимает, таким образом, как бы промежуточное положение между типичным синкарпным гинецеем и лизикарпным гинецеем первоцветных. Если представить себе, что у *Lychnis*, вследствие полного вырождения перегородок, одногнездность распространилась и на нижнюю часть завязи, то мы получим тогда типичный гинецей *Primulaceae*. У гвоздичных мы можем проследить разные стадии развития свободной центральной плацентации. Переход центрально-угловой плацентации в свободную центральную происходит у них в онтогенезе. Дегенерация перегородки, разрыв ее тканей происходит в типичных случаях на ранних стадиях развития гинецея, но иногда, как например у *Silene*, в нижней части завязи края плодолистиков до конца онтогенеза не теряют связи со стенкой завязи (*Dickson*, 1936:390). Несколько сложнее обстоит дело с истолкованием свободной центральной плацентации у первоцветных, где в отличие от цветка гвоздичных слишком много срастаний между сосудистыми пучками разных кругов, что в значительной степени затемняет васкулярную топографию гинецея. В работах *Dickson*, (1936) и *Douglas* (1936) сделана интересная и удачная попытка окончательного разрешения этого вопроса на основании тщательного исследования васкулярного скелета гинецея. Каждый из этих исследователей, работая совершенно независимо, нашел, что у первоцветных примитивный тип цветка обладает завязью, состоящей из пяти плодолистиков, и что завязь становится одногнездной вследствие дегенерации латеральных *septa*. Оба автора считают, что васкулярная ткань плаценты есть не что иное, как сатуральные (вентральные) пучки плодолистиков, окруженные карпеллярной тканью, причем *Dickson* вслед за *Heinricher* (1932, 1933) считает, что здесь принимает участие также некоторая часть осевой ткани. Происхождение свободной центральной плацентации у гвоздичных и первоцветных принципиально одинаково. Разница лишь та, что в то время как у гвоздичных латеральные стенки завязи развиваются и отпадают от плаценты в онтогенезе, у первоцветных этот процесс совершается в филогенезе. Это стоит, очевидно, в связи с тем, что первоцветные в эволюционном отношении представляют более подвинутую группу.

Происхождение свободной центральной плацентации первоцветных лучше всего можно проследить в гинецее родов *Dodecatheon* и *Syclamen*. Гинецеи этих двух родов, особенно первого из них, являются во многих отношениях наиболее примитивными в семействе *Primulaceae*. У рода *Dodecatheon* мы наблюдаем наиболее слабую в семействе первоцветных редукцию завязи и числа семезачатков. Здесь еще сохранились намеки на центрально-угловую плацентацию и латеральные перегородки. Гинецеи остальных родов ушли дальше в своей эволюции.

Плацентация *Plumbaginaceae* представляет собой, по нашим исследованиям, результат редукции центральной колонки типа *Primulaceae*. Исследования *Laubengayer* (1937) показали, что и у *Polygona-*

сеае также свободная центральная плацентация произошла из центрально-угловой. Единственный семезачаток гречишных, так называемый „стеблевой“ семезачаток старых авторов, есть результат редукции. Предок гречишных имел центральную плаценту с большим количеством семезачатков.

У Santalales, которые, по всей вероятности, являются дериватом Celastrales, мы наблюдаем очень своеобразные варианты колончатой плацентации. Лишь у наиболее примитивного в порядке семейства Olacaceae мы встречаем наряду с колончатой плацентацией также и центрально-угловую. У других семейств семезачатки или сидят на центральной колонке, или погружены в нее, или находятся на дне завязи. У южно-американского рода *Muzodendron* (сем. *Muzodendraceae*) с верхушки толстой центральной колонки свисают 3 семезачатка. У южно-африканского рода *Grubbia* (сем. *Grubbiaceae*) колонка иногда прирастает к стенке завязи. У *Santalaceae* колонка сильно редуцирована и несет 1—5 висячих семезачатков. У африканского же рода *Ostoknema* (сем. *Ostoknemaceae*) нитевидная колонка достигает верхушки полости завязи и прирастает к ней. Наконец, у *Loganthaceae* центральная колонка и семезачатки в огромном большинстве случаев срстаются со стенками завязи в одну паренхимную массу, в которой помещаются зародышевые мешки. Все эти специальные формы свободной центральной плацентации связаны переходами с центрально-угловой плацентацией и произошли от нее в результате вырождения перегородок завязи.

Наконец, все факты говорят за то, что свободная центральная плацентация *Lentibulariaceae* также является производной от центрально-угловой и произошла в результате вырождения перегородок.

Все преобразования плацентации сводятся к лучшей защите семезачатков и зародыша. Наиболее подвинутые в эволюционном отношении группы покрытосеменных растений отличаются и наиболее совершенной защитой и снабжением семезачатка и зародыша.

Ереван, 29 III. 1942.

ЛИТЕРАТУРА

- Chapman M.*—1936. Carpel anatomy of the Berberidaceae. *Amer. Journ. Bot.* 23,5:340—348.
- Copeland H. F.*—1940. The phylogeny of the Angiosperms. *Madrono*. 5,7:209—218.
- Dickson J. M.*—1936. Studies in floral anatomy. III. An interpretation of the gynoecium in the Primulaceae. *Amer. Journ. Bot.* 23:385—393.
- Douglas G. E.*—1936. Studies in the vascular anatomy of the Primulaceae. *Amer. Journ. Bot.* 23:199—212.
- Duchartre P.*—1844. Observations sur l'organogenie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. *Ann. Sci. Nat.* III Ser. 2:279—297.
- Eames A. J.* 1931. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *Amer. Journ. Bot.* 18:147—188.
- Gundersen A.*—1939. Flower buds and phylogeny of Dicotyledons. *Bull. Torrey Bot. Club.* 287—295.

- Hallier H.*—1912. L'origine et le système phylétique des Angiosperms, etc. Arch. Neerland. Sc. Ex. et Nat. Serie III B. 1:146—234.
- Heinricher E.*—1932. Beiträge zur Morphologie Primulaceen blüte. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 50:304—316.
- Heinricher E.*—1933. Zur Frage nach dem Bau der Primulaceen Plazenta. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 51:4—7.
- Hutchinson I.*—1926—1934. The Families of Flowering Plants. I—II. London.
- Jonker F. P.*—1938. A monograph of the Burmanniaceae. Mededeel. Bot. Mus. Herbar. Utrecht. 51:1—279.
- Козо-Полянский Б. М.*—1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.
- Козо-Полянский Б. М.*—1928. Предки цветковых растений. Москва.
- Кузнецов Н. И.*—1894. Подрод *Eugentiana* рода *Gentiana*. СПб.
- Laubengayer R. A.*—1937. Studies in the anatomy and morphology of the polygynous flower. Amer. Journ. Bot. 24:329—343.
- Lindley I.*—1836. A Natural System of Botany. London.
- Lindsey A. A.*—1940. Floral anatomy in the Gentianaceae. Amer. Journ. Bot. 27,8:640—652.
- Payer J. B.*—1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.
- Saint-Hilaire A.*—1816. Mémoire sur les plantes auxquelles on attribue un placenta central libre. Paris.
- Schleiden M.*—1849. Grundzüge der wissenschaftl. Botanik. I. Leipzig.
- Sinnott E. W.* and *I. W. Bailey.* 1915.—Investigations on the phylogeny of angiosperms. V. Amer. Journ. Bot. 2:1—22.
- Тахтаджян Армен.*—1941. О примитивном типе плацентации у Angiospermae. Изв. АрмФАН-а 1(6):143—149.
- Тахтаджян Армен.*—1941. Эволюция плацентации у высших растений. Изв. АрмФАН-а 8 (13):47—65.
- Troll W.*—1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenocarpen Gynaeceums überhaupt. Planta 6:255—276.
- Troll W.*—1931. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. 1. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. Planta, 14:1—18.
- Troll W.*—1932. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. 2. Über das Gynaeceum von *Limncharis*. Planta, 17:453—460.
- Troll W.*—1933. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. 3. Über das Gynaeceum von *Nigella* und einiger anderer Helleboreen. Planta, 21:266—291.
- Troll W.*—1933. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. 4. Über das Gynaeceum der Nymphaeaceen. Planta, 21:447—485.
- Van Tieghem Ph.*—1868. Recherches sur la structure du pistil. Ann. Sci. Nat. V, 12:127—226.
- Van Tieghem Ph.*—1869. Structure du pistil des Primulacées et des Teophrastées. Ann. Sci. Nat. V, 12:329—339.
- Зажурило К. К.* и *Е. К. Кузнецова.*—1939. Природа диффузной плацентации. Тр. Вор. Гос. Унив. X, 5:79—98.

Армянский филиал Академии наук СССР
Ботанический институт

ԱՐՄԵՆ ԹԻՎԱԿԱՅՈՂՈՒՄ

ԳԻՆԵՑԵՈՒՄԻ ԱՏՐՈՒԿՏՈՒՐԱՅԻՆ ՏԻՊԵՐԸ ԵՎ ՍԵՐՄՆԱՍԿՁԲՆԱԿՆԵՐԻ ՊԼԱՑԵՆՏԱՑԻԱՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Հողվածուժ փորձ է արված պարզելու պլացենտացիայի էվոլուցիան՝ կապված գինեցեոուժի տիպերի էվոլուցիայի հետ: Հեղինակը գինեցեոուժի չորս տիպեր է տարբերում՝ ապոկարպ, սինկարպ, պարակարպ և լիզիկարպ: Ապոկարպ գինեցեոուժների պլացենտացիան լամինալ է կամ անկյունային: Լամինալ պլացենտացիան ամենազարգ տիպն է: Լամինալ պլացենտացիայից է առաջացել անկյունային պլացենտացիան: Մինկարպ գինեցեոուժը միշտ էլ անկյունային պլացենտացիա ունի: Սինկարպ գինեցեոուժից առաջացել է մի կողմից՝ պարակարպ, մյուս կողմից՝ լիզիկարպ գինեցեոուժը: Պարակարպ գինեցեոուժների պլացենտացիան պարիետալ է, իսկ լիզիկարպներինը՝ ազատ կենտրոնական: Պարիետալ և ազատ կենտրոնական պլացենտացիաներն առաջացել են անկյունային պլացենտացիայից:

Armen Takhtajian

The structural types of gynoecium and the placentation

S u m m a r y

The character of the placentation is directly correlated with the structure of gynoecium.

The most primitive type of the gynoecium is that of apocarpous. Apocarpous gynoecium precedes coenocarpous one, the latter being the result of fusion. The author distinguishes the following types of coenocarpous gynoecium: (1) syncarpous (in the narrower sense of a plurilocular gynoecium with axile placentation), (2) paracarpous (unilocular gynoecium with parietal placentation), and (3) lysicarpous (unilocular with free-central placentation). The comparative morphology and ontogeny show that syncarpy is more primitive, and from it paracarpy and lysicarpy were derived later.

The paracarpous gynoecium could be derived from that of syncarpous by assuming a phyletic „unfolding“ of the infolded carpels: the sutures diverge (become „unstitched“) and the margins of each separate carpel disjoin, but they remain fused with the margins of adjacent carpels. The unfolding process begins with the distal part of gynoecium.

The lysicarpous gynoecium is unilocular too, but it arises in a quite different way and has other type of placentation (free-central placentation). It also arises from the syncarpous gynoecium, but not through unfolding of carpels. It became unilocular by the degeneration of the lateral septa. In result of degeneration of the walls of ovary the

fused sutures of the carpels remain in the centre of unilocular gynoeceum in form of free column.

The evolution of the placentation is determined by the evolution of gynoeceum.

The types of the placentation may be classified as follows:

A. Laminal placentation

I Laminal lateral placentation. The ovules occupy the lateral parts of the adaxial surface of carpel.

II Laminal median (dorsal) placentation. The ovules occupy the median line (the back) of carpel.

In some very rare cases the ovules are scattered nearly on the all surface of carpel (laminal lateral median placentation).

B. Sutural placentation

III Axile placentation. The ovules are displayed pseudomarginally, along the sutures (e. i. e. in the proximity of the margins of carpel).

IV Parietal placentation. The ovules are displayed pseudomarginally along the „disclosed“ sutures.

V Free-central (columnar) placentation. The ovules are attached to the central column, which consists of sutural parts of carpels.

The most primitive type of the placentation is that of laminal. The initial form of the laminal placentation must have been „sutural lateral median“ type. This was the „diffuse“ placentation in the narrow sense of the world. Through the reduction of the ovules on those or other parts of the carpel it is possible from this hypothetical „diffuse“ type to derive both laminal lateral, laminal median, laminal lateral median, and sutural types.

The most primitive types of the laminal placentation are found among such primitive families as Lardizabalaceae, Nymphaeaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae. In these groups the primitive character of placentation is correlated with the numerousness of the ovules. In the other primitive angiosperms the amount of the ovules on each carpel is reduced and in connection with it the placentation had lost its original primitive character. This process is connected with the improvement of the protection of embryo.

The question of origin of the adaxial placentation of the ovules is intimately connected with the mysterious problem of the origin of angiosperms. The ancestors of angiosperms must have been the primitive gymnosperms with compound leaves and sporophylls. These ancestors must have been the primitive „Phyllosperrmae“, probably some pteridospermlike plants. The ancestor of carpel was a compound structure with marginal placentae. Probably it was a bifurcated frond similar to that of *Odontopteris* or *Sphenopteris*. In the course of evolution the sporophylls gradually aggregated in the bisporangiate cones. The in

crease of the compactness of cones is accompanied by the simplification and reduction of sporophylls. Through the reduction and webbing of leaf segments gradually formed the simple megasporophyll. But in result of „phyletic slide“ of the ovules and in proportion with to webbing the ovules gradually migrated from marginal to superficial (laminal) position. They continued to sit as formerly on the ends of veins ad-equating to the tips of segments of megasporophyll, but now these veins no longer reached the margins. Thus was originated the „scattered“ laminal placentation. The laminal placentation was at the same time adaxial one. This may be explained therewith that from the point of view of the protection of ovules the adaxial disposition is the most favourable. Therefore, on the segments of primitive megasporophyll the placentae turned themselves on the adaxial and not on the abaxial side. It is a purely adaptive process.

Laminal placentation precedes sutural one, the latter being the result of reduction. The origin of sutural placentation is due to the reduction of all ovules except those, which are attached to the sutures. The sutural placentation must have been derived directly from the hypothetical „sutural lateral median“ one. The now existent lateral median and median placentations also must have been derived from „sutural lateral median“ type, but in these cases reduced either sutural or sutural and lateral ovules.

The most primitive type of the sutural placentation is that of axile. From the axile placentation originates the parietal one. In all cases the axile placentation is antecedent to parietal placentation, never the reverse. The origin of parietal placentation is correlated with the transformation of the syncarpous gynoecia into the paracarpous ones. A lines of the evolution from Ranales to the Theales, in Aristolochiales, Piperales, Rosales, Myrtales, from Loganiaceae to the Gentianaceae, in Liliales, from Iridaceae to the Burmanniaceae and Corsiaceae, from Scitaminales to the Orchidales and from Juncales to the Cyperales demonstrate a method of origin of paracarpous gynoecia and parietal placentation from syncarpous gynoecia and axile placentation.

The free-central placentation was also originated directly from the axile placentation.