

## СООБЩЕНИЯ

УДК 581.14[581.48+581.481+581.483]582.889.8

Э. С. Терёхин, З. И. Никитичева, М. С. Яковлев

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ, ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА  
*CYNOMORIUM SONGARICUM RUPR. (CYNOMORIACEAE)*E. S. TERYOKHIN, Z. I. NIKITICHEVA, M. S. YAKOVLEV.  
DEVELOPMENT OF THE SEED, ENDOSPERM AND EMBRYO IN *CYNOMORIUM*  
*SONGARICUM RUPR. (CYNOMORIACEAE)*

Статья завершает изложение результатов исследования эмбриологии и образа жизни *Cynomorium songaricum* Rupr. Приводятся результаты изучения развития семени после оплодотворения, развития эндосперма и зародыша. Согласно результатам проведенных исследований, основные особенности эмбриологии *C. songaricum* следующие: апокарпный гинецей с характерной организацией семяпочко-завязевого комплекса (однокамерная завязь с морфологически не выраженной субмаргинальной плацентой и единственной висючей ортогемитропной, апотропной семяпочкой); семяпочка высоко дифференцирована, с хорошо развитой проводящей системой; нуцеллус с псевдонуцеллярным колпачком; дезинтеграция тканей нуцеллуса происходит во время роста и развития эндосперма; моноспорический зародышевый мешок нормального типа с частым образованием дополнительных, длительно существующих антипод; для эмбриогенеза характерно отсутствие подвеска, вариабельность первых стадий развития, типичная организация зародыша на стадии октантов и нормальное протекание процессов дифференциации эмбриодермы, рудиментарность зрелого зародыша; эндосперм целлюлярный, гаусториальные структуры отсутствуют, первое деление в центральной клетке зародышевого мешка — поперечное; клетки эндосперма в зрелом семени имеют характерные утолщенные оболочки.

Перечисленные выше признаки, вместе с данными о способах вегетативного размножения, подтверждают возможность выделения рода *Cynomorium* в отдельное семейство *Cynomoriaceae*. В группе *Cynomoriaceae*—*Balanophoraceae* эмбриологические данные позволяют выделить три оригинальных типа эмбриологической организации: *Cynomorium*-тип, *Balanophora*-тип и *Helosis*-тип. Этот факт подтверждает неоднородность исходного семейства *Balanophoraceae* и позволяет поставить вопрос о возведении подсемейства *Balanophoroideae* в ранг отдельного семейства, с включением в него родов *Balanophora* и *Langsdorffia*.

Настоящая статья завершает изложение результатов изучения образа жизни и эмбриологии *Cynomorium songaricum* Rupr. — одного из интереснейших представителей паразитных цветковых растений (Терёхин и др., 1975; Терёхин, Никитичева, неопубликованные данные). Это сообщение освещает особенности развития и строения семени *C. songaricum* от оплодотворения до созревания, развития и строения эндосперма и зародыша. В целом получена довольно полная характеристика развития генеративного побега, мужских и женских половых репродуктивных структур, микро- и макроспорогенеза, развития зародышевого мешка, семезачатка, семени, зародыша, эндосперма. Морфогенез отдельных структур в процессе развития семени показан во взаимосвязи с другими сопряженно развивающимися структурами. Анализ взаимозависимого развития структур в семени позволяет поставить ряд вопросов о функциональном (биологическом) и эволюционном значении морфогенетических корреляций и о возможности их использования при исследовании филогенеза. Однако в связи с недостаточной изученностью в этом отношении большинства представителей сем. *Balanophoraceae* данные морфогенетического анализа сопряженных в развитии семени структур еще не могут быть достаточно эффективно использованы при решении упомянутых выше вопросов.

Поэтому приведенный в настоящей статье анализ систематического положения *Cynotorium* пока ограничен отдельными структурными признаками и в известной мере изолированно рассматриваемыми способами развития таких структур, как семезачаток (до оплодотворения), спорогенные комплексы, зародышевый мешок, зародыш и эндосперм.

Некоторые попытки сопряженного анализа и оценки морфогенетически взаимосвязанных структур были предприняты в одной из предшествующих статей при обсуждении разных типов развития завязи *Cynotorium songaricum* (Терехин и др., 1975). Кроме того, результаты

Некоторые результаты изучения разных типов эмбриологической организации и развития в сем. *Cynotoriaceae* и *Balanophoraceae*

Признаки	Cynotorium-тип	Balanophoraceae	
		Balanophora-тип	Helosis-тип
Гивецей Семязпочка	Апокарпный Крассиуцеллярная, ортогемитропная, апотропная	Элиминирован Рудиментарная, по происхождению анатропная, функционально заменяет гивецей	Лизикарпный Более или менее рудиментарная
Нуцеллус	С псевдонуцеллярным колпачком	Значительно преобразован в связи с дополнительной функцией	Редуцирован в той или иной степени
Интегументы Зародышевый мешок	Один, массивный Нормального типа развития, часто с увеличенным числом антипод	Отсутствуют Исходно нормального типа, инвертированный с редуцированными халазальными структурами	Отсутствуют Сведения противоречивы
Антиподы	3—6, длительно сохраняющиеся	Редуцированы	Более или менее редуцированы
Эндосперм	Целлюлярный, гаусториальные структуры отсутствуют, первое деление поперечное	Целлюлярный, при первом делении возникает массивный халазальный гаусторий	Целлюлярный, первое деление поперечное
Эндосперм в зрелом семени	Многоклеточный, с характерными утолщениями клеточных оболочек	Немногоклеточный, клеточные оболочки не утолщены	Многоклеточный, клеточные оболочки не утолщены
Эмбриогенез	Ранние этапы эмбриогенеза сходны с таковыми у автотрофных покрытосеменных	Ранние этапы эмбриогенеза оригинальны и не имеют аналогов среди автотрофных покрытосеменных	Сведения фрагментарны
Суспензор	Отсутствует	Отсутствует	Вероятно, присутствует у большинства представителей
Зародыш в зрелом семени	Редуцирован до многоклеточного глобулярного проэмбрио, округло-лизовидной формы	Редуцирован до немногих клеток, форма округлая, строение весьма оригинально	Редуцирован до глобулярного проэмбрио, яйцевидной формы
Вегетативное размножение (с фазы проростков)	Путем образования вторичных протосом (специализированных корнеобразных органов вегетативного размножения)	Как правило, путем «почкования» проростка (протосомы)	Как правило, путем «почкования» проростка (протосомы)

изучения эмбриологии *Cynomorium* и некоторых *Balanophoraceae*, представленные в сводной таблице (в тексте), мы также рассматриваем как один из подходов к исследованию роли морфогенетических корреляций в эволюционных преобразованиях.

Мнение о плодотворности сравнительного изучения морфогенетических корреляций для целей филогенетического анализа основывается на предположении, что изменения таких корреляций происходят в процессе эволюции с большим трудом, чем отдельных, хотя и довольно сложных структур. Такие изменения, очевидно, связаны с варьированием большого числа эктогенетических факторов (большого числа сопряженных факторов, определяющих образ жизни), нежели изменения отдельных эмбриологических структур. Из этого следует, что изучение морфогенетических корреляций эмбриологических структурных комплексов может оказаться более значимым для выяснения филогенетических взаимосвязей, чем исследование отдельных структурных комплексов (например, зародышевого мешка, эндосперма и т. п.).

В связи с изложенным серию работ, посвященных изучению эмбриологии и образа жизни *Cynomorium songaricum*, мы рассматриваем как своего рода подготовку к намеченному выше направлению исследований.

### Материал и методика

Материал был собран в полупустынной зоне Прииссыккуля (Киргизская ССР), где *Cynomorium songaricum* паразитирует на селитряннице (*Nitraria sibirica* Pall.) и тамариске (*Peganum harmala* L.).

Материал фиксировался составом FAA (100 частей 70° спирта : 7 частей формалина : 7 частей уксусной кислоты) и обезжизнялся для заключения в парафин по обычной цитологической методике. Препараты окрашивались реактивом Шиффа с подкраской алциановым синим, а также генциан-виолетом по Ньютону с дифференциацией в ЖК и подкраской оранжем «К» в гвоздичном масле. Срезы зрелых семян окрашивались суданом.

### Результаты исследований

**Развитие эндосперма.** У *Cynomorium songaricum* мы наблюдали нормальный процесс двойного оплодотворения. Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через одну из синергид, разрушая ее. Обе синергиды являются эфемерными структурами. Вторичное ядро центральной клетки перед оплодотворением приближается к яйцевому аппарату, где и сливается со вторым спермием, образуя триплоидное ядро эндосперма (рис. 1). Последнее передвигается в срединную часть центральной клетки, которая в период подготовки к делению значительно увеличивается в размерах.

1-е деление эндосперма в наблюдавшихся нами случаях — поперечное (рис. 2, таблица 2, см. вклейку). В двух образовавшихся дочерних клетках ядра делятся синхронно, причем новые клеточные перегородки располагаются косо по отношению к перегородке 1-го деления (рис. 3, 4). Дальнейшие деления происходят в разных направлениях и не синхронно (рис. 5—8). В конечном счете образуется многоклеточный эндосперм почти шаровидной формы (рис. 8, 12).

В период митотической активности клетки эндосперма имеют тонкостенные клеточные оболочки и вакуолизированную цитоплазму с незначительным количеством запасных веществ (рис. 7—10).

Во время созревания семени клетки эндосперма приобретают правильную многогранную форму. Их клеточные стенки утолщаются за счет образования вторичной оболочки в виде мощного слоя аморфных веществ (вероятно, в основном это гемицеллюлоза, покрытая более тонким слоем пектиновых веществ, окрашивающихся алциановым синим).

В зрелом семени клетки поверхностного слоя эндосперма имеют равномерно утолщенные оболочки, жизнеспособные ядра и густую цитоплазму, богатую липидами и белком. Во внутренних клетках эндосперма аморфный

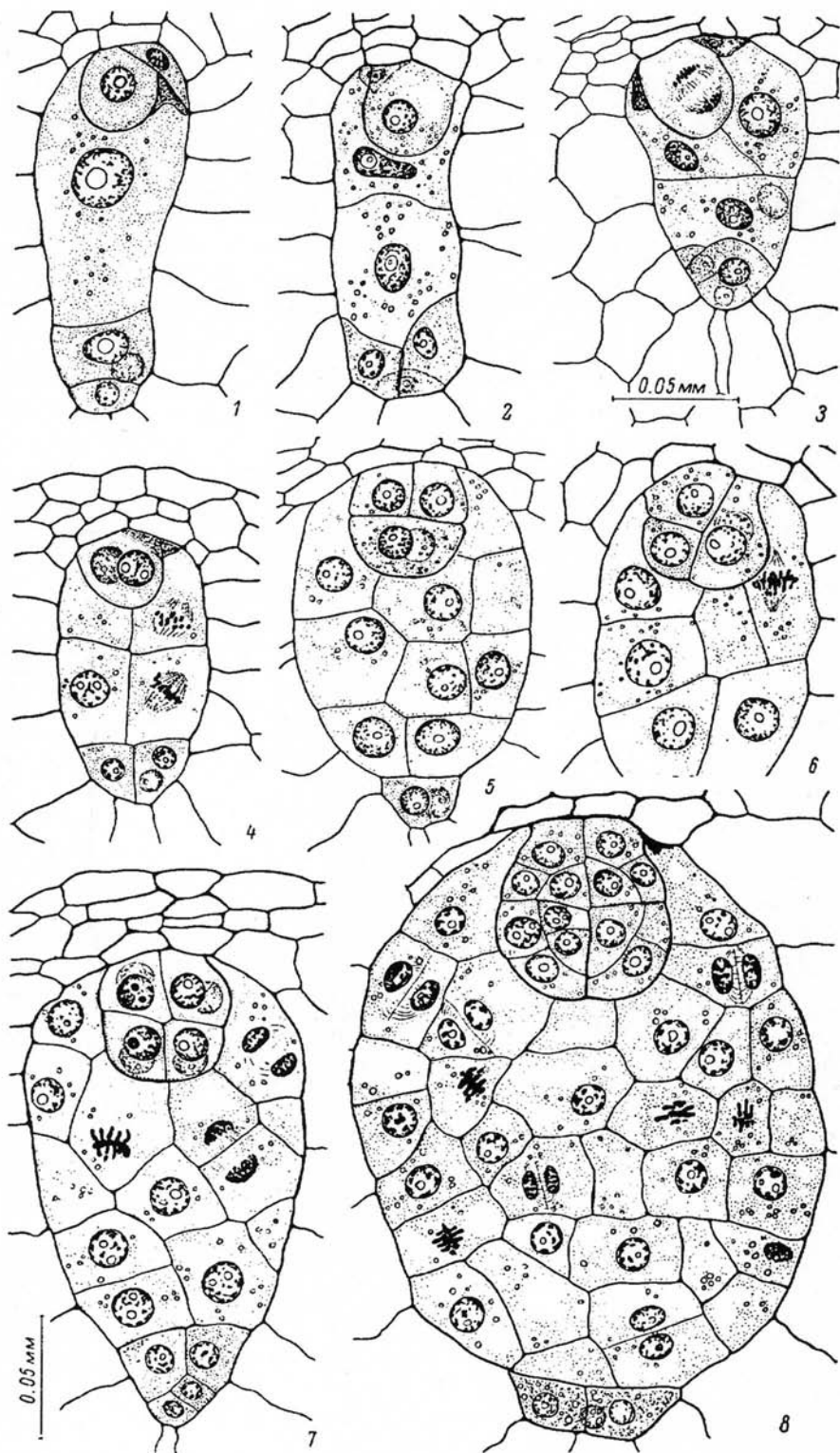


Рис. 1—11. Развитие зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* Rupr.

1 — зародышевый мешок после оплодотворения; 2 — 1-е деление в эндосперме; 3—8 — развитие эндосперма и начальные этапы эмбриогенеза.

слой клеточных оболочек имеет иную структуру: в некоторых участках образуются далеко заходящие внутрь клетки выступы этого слоя, в то время как в соседних участках он, напротив, довольно тонок. Первичные оболочки при этом сохраняют свое первоначальное положение. Неравно-

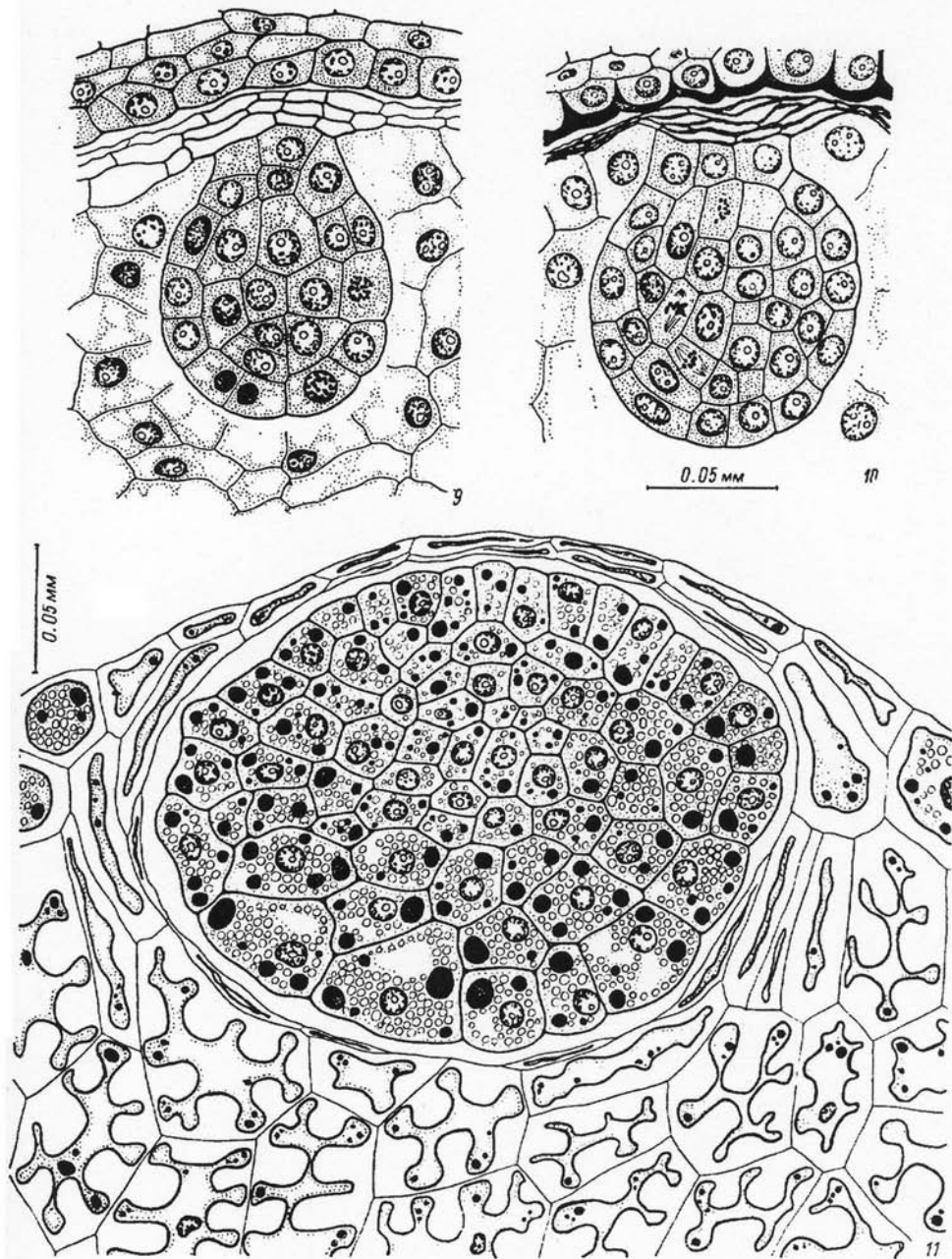


Рис. 1—11 (продолжение).

9—10 — средние стадии развития зародыша; 11 — зародыш и эндосперм в зрелом семени.

мерность утолщений вторичных клеточных оболочек усиливается от периферических клеток к центральной части эндосперма; в клетках этой части наблюдаются длинные, переплетающиеся выросты (рис. 11, таблица, 4, см. вклейку), представляющие типичную картину лабиринта оболочек.

Образование лабиринта оболочек во внутренних клетках эндосперма сопровождается уменьшением в них количества цитоплазмы и запасных веществ, а также деформацией и дезорганизацией ядер (рис. 11, таблица, 4).

Утолщенные оболочки из полисахаридов, составляющие основную массу эндосперма зрелого семени, являются, вероятно, наиболее удобной для этого растения формой резервации питательных веществ в период дозревания зародыша и их усвоения в период его прорастания.

Таким образом, эндосперм *C. songaricum* характеризуется клеточным типом развития. Ткань эндосперма проста по структуре, состоит из однородных клеток и лишена каких-либо специализированных образований гаусторпального типа.

Характерной особенностью клеток зрелого эндосперма *C. songaricum* являются толстостенные вторичные оболочки из полисахаридов (представляющие основное запасное вещество эндосперма) и руминация внутренней поверхности этих оболочек.

**Антиподы.** В зародышевом мешке *C. songaricum* образуется от 3 до 5 антипод. Они представляют собой крупные густоплазменные клетки железистого типа (таблица, 1, 2, см. вклейку). Антиподальные клетки сохраняются в жизнедеятельном состоянии в течение длительного периода развития семени (рис. 1—8), вплоть до того времени, когда разрастающийся эндосперм вытесняет остатки нуцеллуса в халазальную область семязпочки.

Структура антипод, длительный период их жизнедеятельности, совпадающий с периодом роста эндосперма и дезинтеграции нуцеллуса, свидетельствуют об их активной метаболической функции как посредника между этими двумя тканями.

**Развитие зародыша.** После слияния спермия с ядром яйцеклетки зигота приобретает тургорное состояние. Ее ядро располагается в центре клетки, а в цитоплазме наблюдается образование многочисленных, равномерно распределенных вакуолей. Перед делением зигота представляет собой довольно крупную шаровидную клетку со слабо выраженной полярностью и большой площадью прикрепления к ткани нуцеллуса (рис. 1—3). Первое деление зиготы, как правило, поперечное (рис. 3, таблица, 2, см. вклейку). Плоскости делений в апикальной и базальной клетках 2-клеточного проэмбрио располагаются перпендикулярно к плоскости деления зиготы и друг к другу. В результате этих делений образуется 4-клеточный проэмбрио с клетками, расположенными крест-накрест (рис. 5). Следующая «волна» митозов приводит к формированию шаровидного проэмбрио с типичной двухъярусной структурой, с четырьмя клетками в каждом «этаже» (стадия октантов) (рис. 7, таблица, 3, см. вклейку).

В некоторых случаях образование типичной структуры октантов достигается в эмбриогенезе несколько иным путем. Зигота делится вдоль оси (рис. 4), соединяющей место ее прикрепления к нуцеллусу и апикальную часть, однако уже следующие (перпендикулярно расположенные к первой и друг к другу) деления в дочерних клетках приводят к образованию характерного 4-клеточного проэмбрио (рис. 6). В результате следующей «волны» митозов в клетках проэмбрио также формируется обычная структура стадии октантов.

Вариации в ориентации делений зиготы и 2-клеточного проэмбрио *C. songaricum* можно объяснить тем, что у исследованного вида эмбриогенез протекает без образования подвеска (рис. 1—8, таблица, 2, 3, см. вклейку) и, следовательно, отпадает необходимость в строгой детерминации ориентации и последовательности первых двух делений. Наблюдения Гофмейстера (Hofmeister, 1859) о наличии подвеска у зародыша *C. coccineum* в нашем исследовании не подтвердились. Данные Ведделя (Weddel, 1861) и Жуэля (Juel, 1903), равно как и наши материалы, привели нас к заключению, что не только в эмбриогенезе *C. songaricum*, но и в эмбриогенезе рода *Cynomorium* в целом подвесок не образуется.

На следующей стадии развития зародыша происходит отделение гистогенов эмбриодермы в результате периклинальных делений клеток октан-

тов (рис. 8). В дальнейшем клетки эмбриодермы делятся антиклинально, а внутренние клетки глобулярного проэмбрио делятся как в продольном, так и в поперечном направлениях, формируя многоклеточную ткань, в которой, однако, не происходит дальнейшей дифференциации на гистогены перилеммы и плеромы (рис. 9, 10).

На всех стадиях развития зародыш имеет шаровидную или овальную форму и прикрепляется к нуцеллусу поверхностью сначала одной, а затем двух и четырех клеток (рис. 4—10). Эти базальные клетки и осуществляют функцию подвеска.

После прекращения митозов, в период подготовки зародыша к переходу в состояние покоя, его клетки, округляясь, теряют меристемоподобную ограниченную форму. В базальной области зародыша они остаются мелкими, в апикальной части — значительно увеличиваются в размерах. Следствием этого является заметная гистологическая дифференциация зародыша на два полюса. Зародыш в зрелом семени (рис. 11) приобретает характерную уплощенно-овальную форму, эмбриодерма не резко отделена от основной ткани. Клетки зрелого зародыша содержат в большом количестве запасные вещества — липиды и округлые частицы белка. Уровень и характер дифференциации зародыша в зрелом семени *C. songaricum* соответствуют таковым в других таксонах высокоспециализированных паразитных цветковых растений (например, *Orobanchaceae* — Терехин, 1973).

Анализ строения зародыша в зрелом семени *C. songaricum*, наблюдения Ведделя (1864) ранних стадий прорастания *C. coccineum* и наши наблюдения над развитием проростков у *C. songaricum* (Терехин, Пикитичева, неопубликованные данные) позволяют прийти к заключению, что для зародышей рода *Cynomorium* характерно унисюлярное развитие в период прорастания за счет концентрации морфогенетических потенциалов в их базальной области.

Таким образом, эмбриогенез *C. songaricum* характеризуется следующими закономерностями: 1) отсутствие дифференциации подвеска; 2) вариабельность ориентации и последовательности первых двух делений; 3) типичная для большинства покрытосеменных автотрофных растений стадия октантов и типичная дифференциация инициалей эмбриодермы; 4) остановка развития на стадии многоклеточного глобулярного проэмбрио; 5) унисюлярное развитие в процессе прорастания.

**Нуцеллус.** До оплодотворения нуцеллус представлен уже вполне сформированной тканью, 3—4-слойной в терминальной и латеральной областях и более массивной в базальной части (Терехин и др., 1975). После оплодотворения клетки нуцеллуса значительно разрастаются и приобретают паренхиматозный характер (рис. 1—4, таблица, 1; см. вклейку). Они имеют крупные вакуоли и очень незначительное количество цитоплазмы. Разрастание клеток нуцеллуса происходит неравномерно. В то время как клетки терминальной области нуцеллуса (области псевдоуцеллярного кольца) почти не изменяются, клетки центральной части нуцеллуса увеличиваются в несколько раз.

Во время развития эндосперма в нуцеллусе происходят одновременно два процесса: увеличение размеров клеток, а вследствие этого и общего объема нуцеллуса, и постепенное поглощение его клеток разрастающимся эндоспермом. Дольше всего сохраняются паренхимные клетки базальной области нуцеллуса, а также клетки псевдоуцеллярного кольца, которые постепенно сдавливаются развивающимся зародышем (рис. 10). Во времени созревания семени нуцеллус почти полностью потребляется эндоспермом. Его остатки можно обнаружить в виде тонкой пленки между эндоспермом и интегументом.

Таким образом, характерная особенность нуцеллуса *C. songaricum* — отсутствие деструктивных процессов в период развития зародышевого мешка и первых стадий эндоспермогенеза. Дезинтеграция нуцеллуса сдвинута ко времени созревания семени и связана не с развитием зародышевого мешка, как у большинства покрытосеменных, а с поздними стадиями развития эндосперма (рис. 12).

**Интегумент.** Во время оплодотворения единственный интегумент *C. songaricum* состоит из 6—8-клеточных слоев со слабо выраженной гистологической дифференциацией (таблица, 1, см. вклейку). В процессе развития семени в клетках интегумента наблюдаются определенные структурные изменения.

После оплодотворения, в период первых делений проэмбрио, в ткани интегумента происходит дальнейшая специализация клеточных слоев. Интегументальный тапетум состоит из мелких прямоугольных клеток с густой цитоплазмой, характеризующихся высоким ядерно-плазменным отношением. Клетки слоя, примыкающего к интегументальному тапетуму, близки к нему по размерам, но более вакуолизированы. Следующие за ними 2—3 слоя представлены крупными вакуолизированными клетками, содержащими большое количество крахмальных зерен. Наконец, клетки эпидермиса интегумента также сильно вакуолизированные, имеют

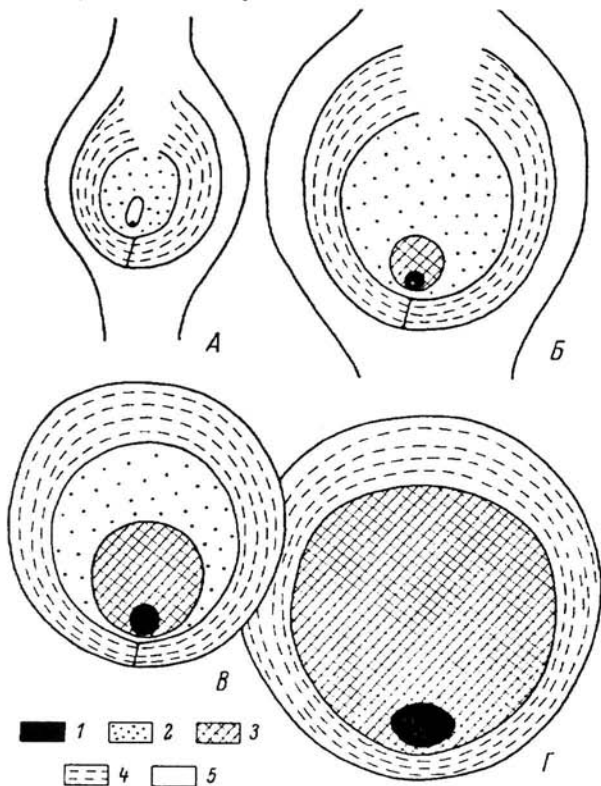


Рис. 12. Изменения в строении семени *Synotarium songaricum* Rurp. в процессе развития после оплодотворения.

A — строение семязпочки после оплодотворения; B, B', Г — строение семени на разных стадиях развития; 1 — зародыш, 2 — нуцеллус, 3 — эндосперм, 4 — интегумент, 5 — стенка завязи.

таблицатую форму и тоже содержат крахмал. В этот период развития клетки интегументального тапетума имеют тонкостенные оболочки.

Увеличение размеров семени сопровождается растяжением клеток интегумента главным образом в длину; увеличение клеток в ширину незначительное.

Во время созревания семени оболочки клеток интегумента утолщаются. В клетках интегументального тапетума наиболее утолщенными оказываются стенки, примыкающие к эндосперму, а также радиальные стенки (рис. 10). В этих клетках сохраняется живой протопласт. Клетки примыкающих к интегументальному тапетуму слоев несколько сжимаются. Округлые крупные клетки основной интегументальной паренхимы заполнены запасными веществами. Во всех клетках интегумента появляются в это время окрашенные в оранжевый цвет вещества (вероятно, из группы антоцианинов).

Для клеток эпидермиса интегумента характерно образование утолщенной кутинизированной наружной оболочки и поверх нее слоя кутикулы.



Весьма интересно, что в зрелом семени сохраняются все слои интегумента. Они формируют семенную оболочку, богатую запасными питательными веществами и представляющую собой довольно твердый покров семени (рис. 12, Г).

Характерной особенностью развития семенной оболочки *C. songaricum* является отсутствие деструкции тканей интегумента в период созревания семени. Кроме того, в отличие от большинства покрытосеменных, у которых интегументальный тапетум развивается после разрушения нуцеллуса, у *C. songaricum* он формируется при наличии массивной нуцеллярной ткани.

**Плод.** Стенка завязи сравнительно немногослойная, в период оплодотворения состоит из слабо дифференцированных паренхимных клеток, содержащих крахмал и другие запасные вещества. В процессе созревания плода в стенке завязи не происходит сколько-нибудь заметных процессов морфологической специализации тканей. Перикарп на всех этапах созревания плода состоит из гомогенной паренхимной ткани (эпидерма морфологически не выражена). В его клетках сохраняется некоторое количество запасных веществ. Интересно, что при отделении плода от материнского растения отделяются также часть его ножки и основание стилодия, которые также состоят из паренхимных неспециализированных клеток, заполненных запасными веществами.

Перикарп *C. songaricum* разрушается довольно скоро после отделения плодов от материнского растения. Невскрывающиеся плоды этого вида можно определить, видимо, как плоды-семянки.

### Обсуждение

Результаты, изложенные в описательной части настоящей работы и в предшествующей статье, также посвященной эмбриологии *C. songaricum* (Терёхин и др., 1975), позволяют сделать вывод о высокой степени оригинальности организации и развития эмбриологических структур *Cynomorium*. Основные особенности эмбриологии *Cynomorium songaricum* сводятся к следующему:

1) апокарпный гинецей с характерной организацией семяпочко-завязевого структурного комплекса; однокамерная завязь с морфологически не выраженной субмаргинальной плацентой и единственной всячней ортогемитропной, апотропной (по положению в завязи) семяпочкой;

2) нуцеллус окружен мощным интегументом; в семяпочке хорошо развита проводящая система; характерный признак — образование псевдо нуцеллярного колпачка и отсутствие процессов дезинтеграции ткани нуцеллуса вплоть до последних стадий созревания семени;

3) зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу с частым образованием дополнительных антипод и весьма длительным функционированием антиподального аппарата;

4) эмбриогенез характеризуется отсутствием дифференциации подвеска, вариабельностью первых делений, типичными для покрытосеменных стадией октантов, и особенностями дифференциации эмбриодермы, рудиментарностью зрелого зародыша;

5) эндосперм целлюлярный, первое деление его инициальной клетки поперечное; гаусториальные структуры отсутствуют; клетки эндосперма в зрелом семени характеризуются своеобразными утолщениями вторичных клеточных оболочек.

Оригинальность эмбриологии *Cynomorium* состоит в том, что здесь наряду с закономерными для паразитных растений изменениями структур зародыша (редукция его органов и тканей) сохраняются высококодифференцированные структуры семяпочки. Последнее обстоятельство резко ограничивает *Cynomorium* от остальных представителей сем. *Balanophoraceae* и пор. *Santalales* в целом.

Таким образом, сопоставление результатов нашего исследования эмбриологии *Cynomorium songaricum* (Терёхин и др., 1975 и настоящее сооб-

щение) с данными, полученными при изучении эмбриологии сем. *Balanophoraceae* (Hofmeister, 1859; Fagerlind, 1945a, б, в; Терехин, Яковлев, 1967, и др.), позволяет прийти к заключению о существенных различиях в организации и развитии эмбриологических структур у *Cynomorium* и представителей сем. *Balanophoraceae*.

Сравнительные данные изучения эмбриологии *Cynomorium* и *Balanophoraceae* представлены в таблице в тексте.

Еще в 1967 г. Э. С. Терехиным и М. С. Яковлевым при изучении эмбриологии *Balanophoraceae* в пределах этого семейства были выделены два типа эмбриологической организации: *Balanophora*-тип и *Helosis*-тип. В настоящее время представляется возможным говорить не о двух, а о трех типах эмбриологической организации в группе *Balanophoraceae*—*Cynomoriaceae*. Сопоставление данных, приведенных в таблице, показывает, что *Cynomorium*-тип организации по всем существенным эмбриологическим признакам резко отличается от *Balanophora*-типа и значительно от *Helosis*-типа. Наиболее существенные различия касаются организации и развития завязи, семязпочки и зародыша. В то же время некоторые общие черты обнаруживаются в таких признаках, сходство которых без сомнения обусловлено образом жизни (эктопаразитизм). Отсюда следует, что основное внимание при изучении систематического положения *Cynomorium* и его родственных связей должно быть уделено сравнительному изучению структур, наименее подверженных конвергентным изменениям под влиянием сходного образа жизни, а именно — организации семязпочко-завязевого комплекса и особенностям ранних и средних стадий эмбриогенеза.

Следуя этому принципу, мы пришли к следующим основным выводам.

1. Различия в организации и развитии завязи, семязпочки и зародыша у *Cynomorium* и изученных представителей сем. *Balanophoraceae* подтверждают возможность выделения рода *Cynomorium* из сем. *Balanophoraceae* в отдельное сем. *Cynomoriaceae* (Тахтаджян, 1966). Об этом же свидетельствуют и принципиальные различия в способах их вегетативного размножения.

2. Различия в организации и развитии основных эмбриологических структур у представителей подсем. *Balanophoroideae* (*Balanophora* и *Langsdorffia*), с одной стороны, и остальных изученных представителей сем. *Balanophoraceae*, с другой, позволяют поставить вопрос о выделении подсем. *Balanophoroideae* в отдельное семейство, за которым, по-видимому, должно быть оставлено прежнее название, объединявшее ранее растения с тремя типами эмбриологической организации (*Balanophoraceae*).

3. Степень эмбриологической гомогенности представителей, объединяемых нами в *Helosis*-тип организации, в настоящее время не поддается анализу вследствие недостаточной изученности эмбриологии этой группы паразитных растений. Тем не менее уже известные особенности организации и развития завязи, плацентарных структур и семязпочек в этой группе растений свидетельствуют до некоторой степени об известной гомогенности этих растений и необходимости их значительного (в ранге семейств) разъединения с представителями подсем. *Balanophoroideae*.

4. На основании проведенного эмбриологического анализа сем. *Balanophoraceae* представляется в настоящее время состоящим из трех семейств: *Cynomoriaceae*, *Balanophoraceae* (*Balanophora* и *Langsdorffia*) и, по-видимому, *Helosiaceae*.

5. Полученные данные свидетельствуют скорее о различном филогенетическом происхождении представителей трех типов эмбриологической организации (*Cynomorium*-тип, *Helosis*-тип и *Balanophora*-тип), чем о раннем их расхождении в процессе эволюции от одного корня. Черты сходства в габитусе, организации побега и соцветия, а также в некоторых терминальных, эмбриологических структурных признаках, несомненно, обусловлены конвергентными процессами под влиянием сходного образа жизни. Вследствие этого они не могут служить основанием для выводов

о близком родстве рассмотренных выше групп растений. Вместе с тем глубокие изменения в эмбриологических структурах рассмотренных выше групп растений под влиянием длительной эволюции в направлении приспособления к паразитному способу существования весьма затрудняют установление родственных связей между ними. Остается надеяться, что эти вопросы получат должное освещение после того, как будет исследована достаточно полно эмбриология группы растений, объединяемых нами сегодня в эмбриологический Helosis-тип. Сюда относятся малодоступные для исследования представители многих экзотических родов, таких как *Helosis*, *Scybalium*, *Corynaea*, *Rhopalocnemis*, *Ditepalanthus*, *Exorhopala* (*Helosidoideae*), *Ombrophytum*, *Lathrophytum*, *Juelia* (*Lophophytoideae*), *Sarcophyte*, *Chlamydoephytum* (*Sarcophyithoideae*), *Hachettea*, *Dactylanthus* (*Dactylanthoideae*) и *Mystropetalon* (*Mystropetaloidae*). Слабая изученность перечисленных выше растений позволяет смотреть на будущий прогресс наших знаний о родственных связях баланфороподобных представителей паразитных цветковых растений с некоторой долей оптимизма.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Терёхин Э. С. (1973). Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных *Angiospermae*. Автореф. докт. дисс. — Терёхин Э. С., М. С. Яковлев. (1967). Эмбриология *Balanophoraceae* (к вопросу о гомологиях «цветка» *Balanophora*). Бот. ж., 52, 6. — Терёхин Э. С., М. С. Яковлев, З. И. Никитичева. (1975). Развитие микроспорангия, пыльцевых зерен, семязпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*). Бот. ж., 60, 2. — Fagerlind F. (1945a). Bildung und Entwicklung des Embryosacs bei sexuellen und agamospermischen *Balanophora*-Arten. Svensk. bot. Tidskr., 39, 1. — Fagerlind F. (1945b). Bau der floralen Organe der Gattung *Langsdorffia*. Svensk. bot. Tidskr., 39, 1. — Fagerlind F. (1945n). Blüte und Blütenstand der Gattung *Balanophora*. Bot. Notiser, 4: 330—350. — Hofmeister W. (1859). Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen, 1. — Juel H. O. (1903). Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beich. Bot. Zblt., 13: 194—202. — Weddel H. (1858—1861). Memoire sur le *Cynomorium coccineum*, parasite de l'ordre des Balanophorees. — Archives Muséum d'histoire naturelle, Paris, 10: 269—308.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 9 IV 1975.