

УДК 582.94.948.2; 582.94.949.2:581.41; 581.47

ЗНАЧЕНИЕ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВ БУРАЧНИКОВЫХ, ГУБОЦВЕТНЫХ И ВЕРБЕНОВЫХ¹

С. А. Смирнова

Большинство представителей семейств Boraginaceae, Labiatae и Verbenaceae имеет своеобразный и характерный только для них плод (синкарпный, верхний, ложночетырёхгнездный, образованный двумя плодолистиками), названный ценобием (coenobio Mirb.) (Nees von Esenbeck, 1821; De Candolle, 1832; Bischoff, 1833; Payer, 1857; Каден, 1964, 1965; Каден, Закалюкина, 1965; Каден, Смирнова, 1965; Смирнова, Каден, 1977; и др.).

В систематике этих семейств, прежде всего бурачниковых, главную роль наряду с короллярными всегда играли карпологические признаки. Они важны и для уточнения эволюционных отношений между перечисленными семействами.

Первоначально двугнездная завязь становится ложночетырёхгнездной в результате вращаения внутри каждого гнезда из района средней жилки плодолистика ложной перегородки. Под давлением четырех семезачатков (по одному в каждом гнезде) боковые стороны плодолистиков вздуваются с образованием четырех односеменных бугорков. Последние перерастают основание столбика, делая его «гинобазическим», и при созревании семян отделяются от нижней части гинецея в виде диаспор благодаря кольцевому разрыву ткани плодолистика. Нижняя часть гинецея (основание плода, или карпобазис) остается при этом прикрепленной к плодоложу. Эти односеменные опадающие части получили название эремов. Такой тетраэремный ценобий типичен не только для большинства бурачниковых и губоцветных, но и для некоторых вербеновых и болотниковых (Callitrichaceae). Иногда, по-видимому, в тех случаях, когда в отдельных семезачатках не происходит оплодотворение, один, два или три эрема могут недоразвиваться.

При единообразии этого типа плода у представителей губоцветных нашей флоры в семействе бурачниковых он характеризует не все роды.

От типичного ценобия отличаются плоды *Rochelia* Reichenb., *Cerinthe* L. и *Arguzia* DC. У *Rochelia* только адаксиальный плодолистик образует два неоппадающих эрема, а плод — псевдомономерный ценобий — отделяется от материнского растения, представляя собой диаспору вместе с чашечкой и плодоножкой.

У *Cerinthe* и *Arguzia* опадающие части плода двусеменные. У *Cerinthe* эремы соседних плодолистиков сростаются попарно и опадают вместе в виде дизремов (плод — дизремный ценобий). Плод *Arguzia* дробный. В отличие от остальных родов семейства бурачниковых здесь два плодолистика целиком отделяются от плодоложа в виде мерикарпиев (Каден, 1965; Каден, Закалюкина, 1965; Каден, Смирнова, 1965). Такой тип плода можно считать более примитивным, так как вскры-

¹ Доложено в мае 1984 г. на Всесоюзном рабочем совещании по карпологии, посвященном памяти Н. Н. Кадена.

вание происходит без разрыва ткани плодолистика, по настоящей перегородке между ними, септицидно.

Объединение рода *Arguzia* с родом *Heliotropium* в отдельное колено (Pfeiffer, 1874) или даже подсемейство (Шмальгаузен, 1897; Попов, 1953), не говоря уже о выделении их в ранг самостоятельного семейства на основании ограниченного числа морфологических признаков (наличие апикального столбика и иногда скудного эндосперма) (Lindley, 1830; Доброчаева, 1978; Попов, 1983), представляется сомнительным. Виды рода *Heliotropium* имеют принципиально иной, более специализированный тип плода, свойственный подавляющему большинству представителей бурачниковых, — ценобий с четырьмя, реже двумя обычно опадающими зремами.

Выделение этих родов в самостоятельный таксон, как нам кажется, в значительной степени обусловлено данными флорогении и ботанической географии (Шмальгаузен, 1897; Попов, 1953, 1983). В отличие от субтропических истинных бурачниковых (подсем. *Boraginoideae*) тропически-субтропические «гелиотроповые» на своей родине в тропиках представлены деревьями, лианами и кустарниками и только в субтропиках в результате соматической редукции стали преимущественно травянистыми.

Такое представление как будто находит подтверждение и в интерпретации данных микрокарпологических исследований (Артюшенко, Коновалов, 1951; Федосеева, 1956, 1963). Однако, насколько можно судить по результатам этих исследований, представители рода *Heliotropium* обнаруживают резкие отличия в строении перикарпия не только от остальных бурачниковых, но и от *Arguzia sibirica* (L.) Dandy.

Не случайно, по-видимому, De Candolle (1832) род *Tournefortia* L., тропические виды которого имеют плод костянковидный, с сочным эпикарпием, включал в подсемейство *Ehretioideae* Gürke (= сем. *Cordiaceae*; Попов, 1983) с таким же типом плода, а не в колено *Helioioproae* (Попов, 1953). М. Г. Попов (1953, 1983) также признает, что тропические виды *Tournefortia* гораздо труднее отличить от древесных тропически-субтропических представителей *Cordiaceae*, имеющих сочные костянковидные плоды, чем от истинных бурачниковых, и не находит между ними существенной разницы.

Вообще же слабая сравнительно-морфологическая изученность бурачниковых, главным образом из-за недоступности тропического материала, дает возможность исследователям по-разному толковать их систематические связи. Одни из них (Van Tieghem, 1907; Попов, 1953, 1983; Доброчаева, 1978) выделяют составляющие его подсемейства *Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Wellstedioideae*, *Heliotropoideae*, *Boraginoideae* в самостоятельные семейства; другие (Hutchinson, 1959), выделяя все древесные и кустарниковые бурачниковые в отдельное семейство *Ehretiaceae* (включая подсемейство *Cordioideae*), переносят его в порядок *Verbenales*; третьи (Brand, 1921, 1931; Johnston, 1925; Lawrence, 1937; Тахтаджян, 1966) считают бурачниковые естественным семейством, разделяющимся на достаточно хорошо выраженные подсемейства. Нам более импонирует последняя точка зрения.

Очень важно, что у менее специализированных подсемейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых наблюдаются общие или сходные примитивные признаки: апикальный столбик (из бурачниковых — *Cordioideae*, *Ehretioideae* и *Heliotropoideae*; из губоцветных — *Prostantheroideae*, *Ajugoideae* и *Rosmarinoideae*; почти все вербеновые); эндосperm, обычно скудный (у тех же бурачниковых, из губоцветных — у австралийского подсемейства *Prostantheroideae*; в подсемействах *Chlo-*

anthoideae, Stilboideae и из вербеновых — у рода *Avicennia*); костяновидный плод с сочной мясистой оболочкой (из бурчанниковых — Cordioideae и Ehretioideae; из губоцветных — у средиземноморского рода *Prasium*; для тропических вербеновых это обычный тип плода).

На основании этих данных можно было бы предположить наличие родства между всеми тремя семействами, однако различия по другим признакам свидетельствуют о том, что их плоды представляют собой конвергентно возникшие образования, не имеющие общего происхождения. Прежде всего это относится к положению семезачатка в гнезде завязи. У бурчанниковых семезачатки эпитропные, причем возможны все три их варианта: восходящий, горизонтальный и висячий (Gusuleac, 1937); у губоцветных и вербеновых — апотропные двух вариантов: восходящий и горизонтальный.

Для более точной характеристики типов плодов этих семейств их, очевидно, следует называть «ценобий с эпитропными семенами» — для бурчанниковых и «ценобий с апотропными семенами» — для губоцветных и вербеновых (Каден, Закалюкина, 1965). Кроме того, строение клеток склеренхимы в перикарпии эремов бурчанниковых, с одной стороны, и вербеновых и губоцветных — с другой, также обнаруживает различия (Федосеева, 1935).

Вероятно, развитие ценобиев бурчанниковых и губоцветных с вербеновыми шло параллельно и независимо.

Можно предположить, что ценобий как тип плода, представляющий собой одно из конечных звеньев специализации синкарпных плодов, возник из верхней синкарпной коробочки путем уменьшения числа плодолистиков до двух, уменьшения числа семезачатков, образования односемянных невскрывающихся эремов, где функцию защиты семян берет на себя перикарпий. Различные способы распространения эремов осуществляются с помощью того же перикарпия, несущего специальные выросты. Более успешному распространению помимо перикарпия способствует и остающаяся при плодах сростнолистная чашечка (Stebbins, 1970)..

Уже в пределах семейства бурчанниковых у представителей тропического подсемейства Wellstedioideae обнаруживается исходный тип плода, из которого можно было бы вывести ценобий — верхнюю синкарпную димерную коробочку с одним-двумя семенами в каждом гнезде.

Из представителей внутропической флоры можно отметить близкое к бурчанниковым семейство водолитниковых (Hydrophyllaceae). О сходстве в большей степени наиболее примитивных подсемейств бурчанниковых Cordioideae, Ehretioideae и Heliotropoideae с водолитниковыми свидетельствуют такие признаки, как характер опушения, наличие эпитропного семезачатка, апикального столбика, эндосперма в семени. Слабая зигоморфия венчика, наличие опушенных тычинок и такого же столбика, двураздельного на верхушке, соцветия-завитка дали основание М. Г. Попову (1983) говорить о несомненном генетическом родстве эхивых (подсем. Echioideae) с Hydrophyllaceae.

Как истинные бурчанниковые (подсем. Boraginoideae), так и водолитниковые — вторичные, травянистые и внутропические семейства, но большая продвинутость бурчанниковых по сравнению с водолитниковыми выявляется в наличии ложных перегородок в завязи, вследствие чего она становится ложночетырёхгнездной, и в типе плода. У представителей рода *Phacelia* Juss. плод — верхняя синкарпная двустворчатая коробочка со многими, а иногда только двумя семенами, которую можно считать более примитивной по сравнению с ценобием.

Что касается положения семезачатка и корешка зародыша у водolistниковых, то оно, по М. Г. Попову (1983), непостоянно и изменяется не только в разных родах; иногда даже в пределах одной завязи можно найти семезачатки с верхним и нижним микропиле.

Таким образом, специализацию морфологических структур плода бубрачниковых можно представить себе следующим образом.

Есть основания предполагать, что сухая синкарпная димерная коробочка тропических вельптедиевых может считаться исходным типом для плодов более высокого уровня организации, свойственных представителям нашей флоры: сначала дробного плода с двумя мерикарпиями, характерного для рода *Arguzia*, а потом и ценобия, в пределах которого дальнейшая специализация и усовершенствование морфологических структур привели к образованию различных его подтипов — диэремного, свойственного представителям рода *Cerinth*, псевдомономерного ценобия типа плода *Rochelia* и ценобия с четырьмя односеменными эремами большинства бубрачниковых. Налицо общая тенденция специализации морфологических структур плода — образование односеменных невскрывающихся плодов.

Изменение консистенции перикарпия как приспособление к соответствующим агентам, распространяющим семена, привело к образованию сочного костянквидного плода. Он характерен для представителей двух тропических подсемейств: более примитивных кордиевых (*Cordioideae*) с дваждыдвураздельным столбиком и четырьмя рыльцами, с одной косточкой в костянквидном плоде (из четырех гнезд завязи только одно плодущее) и более продвинутых эретиевых (*Ehretioideae*) с двураздельным столбиком, двумя рыльцами, костянквидным плодом с четырьмя или двумя, но тогда двусеменными, косточками. Сюда же, как нам кажется, примыкает по всем признакам и тропический род *Tournefortia*.

Можно отметить, что специализация морфологических структур плода обнаруживает корреляцию с общим уровнем развития семейства бубрачниковых.

Различные выросты на перикарпии эремов, характерные для представителей бубрачниковых, связаны с различными способами диссеминации. Так, развитие волосков у *Heliotropium* и крыловидных выростов у некоторых видов рода *Lappula* (например, *L. semialata* М. Pop., *L. drobovii* М. Pop.) обеспечивает анемохорию, образование шипов у *Lappula* и *Cynoglossum* способствует зоохории, развитие элайосома у представителей подсемейства *Anchuseae* и *Myosotis sparsiflora* Мика — мирмекохории, формирование воздухоносной паренхимы и полостей у *Omphalodes* и *Pagacaryum* — гидрохории.

Ценобий с апотропными семенами у губоцветных развивался, по видимому, независимо от бубрачниковых, параллельно с такого же типа ценобисм близкого семейства вербеновых. Границы между этими семействами еще не ясно выражены. Одни исследователи (Junell, 1934; Novák, 1961) на основании сравнительно-морфологического изучения гинецея переносят подсемейства *Viticoideae*, *Chloanthoideae*, *Symphorematoideae* и *Avicennioideae* из вербеновых в губоцветные, другие (El-Gazzar, Watson, 1970) на основании комплекса анатомических и морфологических признаков, наоборот, из губоцветных в вербеновые (трибы *Ocimoideae*, *Satureieae*, *Monardeae* и *Nepeteae*). А анатомическое строение перикарпия, ламинальное расположение полуанатропного семезачатка, наличие апикального столбика, данные палинологии позволяют говорить о близости наиболее примитивных подсемейств губоцветных *Ajugoideae* и *Prostanthroideae* к вербеновым и вообще

о необходимости ревизии отношений между этими двумя семействами (Борзова, 1964; Guedès, 1964; Инина, 1982; Wu Chengyih, Li Hsiwen, 1982; и др.).

Более примитивное, представленное в тропиках преимущественно деревьями семейство вечнозеленых растений *Verbenaceae*, из которого лишь некоторые виды американских родов *Nyctis* и *Leucosceptrum* имеют жизненную форму дерева. Больше того, М. Г. Попов (1983) считает семейство *Verbenaceae* вместе с другим тропическим семейством *Acanthaceae* первичными древесными семействами, исходными при образовании двух первичных травянистых родов семейства губоцветных: *Lamium* — в северном полушарии и *Leonotis* — в южном.

Наряду с костянковидным плодом с сочным эндокарпием, свойственным преимущественно тропическим вербеновым, значительное число родов (в том числе и *Verbena*) имеет плод тетраэремный ценобий или коробочку, вскрывающуюся четырьмя или двумя створками (в частности, виды рода *Avicennia*).

Таким образом, какая-то общая предковая форма уже известным путем могла дать начало ценобию вербеновых и губоцветных с апотропными семенами.

Можно отметить еще одно специализированное семейство *Callitrichaceae*, обладающее ценобием, с очень неясным систематическим положением, виды которого приспособлены к специфическим водным условиям существования. Сближение их одними исследователями (например, Maheshwari, 1950) с вербеновыми и губоцветными, другими (например, Schürhoff, 1926) — с губоцветными и бурачниковыми основано именно на некотором сходстве их отдельных эмбриологических признаков и морфологии плодов, хотя строение цветка не дает оснований для утверждения об их близости с этими спайнолепестными группами. Здесь мы, вероятно, имеем пример таксономического сближения на основании немногих признаков, и это лишний раз показывает, что сходные структуры могут возникать независимо, в разных эволюционных ветвях *Angiospermae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. 1951. Морфология плодов типа орех и орешек. — Тр. БИН. Сер. 7, вып. 2. М.—Л. Борзова И. А. 1964. К филогении губоцветных по данным палинологии. — В кн.: Второе Моск. совещ. по филогении растений. Тез. докл. М. Доброчаева Д. Н. 1978. Критический список флоры бурачниковых (порядок *Boraginales* Hitch.) европейской части СССР. — В кн.: Новости систематики высш. и низш. растений. 1977. Киев. Инина И. Н. 1982. К систематике губоцветных Дагестана. — В кн.: Растит. покров Дагестана. Махачкала. Каден Н. Н. 1964. К вопросу о дробных плодах. — Бот. журн., т. 49, № 7. Каден Н. Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. — Там же, т. 50, № 6. Каден Н. Н., Закалюкина Т. П. 1965. Морфология гинцея и плода бурачниковых и губоцветных. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед., № 3. Каден Н. Н., Смирнова С. А. 1965. Типы и подтипы плодов сорных бурачниковых СССР. — В кн.: Вторая отчет, науч. конф. биол.-почв. ф-та МГУ. Тез. докл. М. Попов М. Г. 1953 Семейство XXXVIII. Бурачниковые - *Boraginaceae* D. Don. — В кн.: Флора СССР, т. 19. М. Попов М. Г. 1983 Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae* s. s.) на основе теоретических построений В кн. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избр. тр., ч. 2. Киев. Смирнова С. А., Каден Н. Н. 1977. Применение цифрового политомического ключа для определения родов сорных бурачниковых СССР по плодам. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., № 4. Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л. Федосеева А. И. 1935. Канатоморфологический характеристике сем. *Boraginaceae*. — Тр. Воронеж. ун-та., т. 7. Федосеева А. И. 1956. Микрокарпологическая таблица для определения родов бурачниковых европейской части СССР. — Там же, т. 36. Федосеева А. И. 1963. Некоторые вопросы систематики бурачниковых в свете данных микрокарполо-

гии. — Изв. Воронеж, отд. Всесоюз. бот. о-ва. Шмальгаузен И. И. 1897. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев. Bischoff G. W. 1833. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde I. Nurnberg. Brand A. 1921. Borraginaceae — Borragnioideae — Cynoglosseae. — In: A. Engler. Das Pflanzenreich, Bd 78, (IV. 252). Brand A. 1931. Borragnioideae — Borragnioideae — Cryptanthaceae. — In: A. Engler. Das Pflanzenreich. Pl-I 97, (IV 252). De Candolle A. 1832. Notice sur les plantes rares cultivees dans le Jardin de Geneve. — Mem. Soc. Physique et d'Histoire naturelle de Geneve, t. 5. El-Gazzar A., Wattson L. 1970. A taxonomic study of Labiatae and related genera. — New Phytol., vol. 69, N 2. Cuedes M., 1964. Organisation de l'ovaire de quelques Labiees. Disque et insertion de l'ovule. Bull. Soc. bot. France, t. 111, N 1—2. Gusuleac M. 1937. Ueber die Orientierung des Ovulums bei den Boraginaceae und Labiatae, nebst Ausblicken auf das System dieser Familien. — Omagiului Jon J. Nistor, Gernauti. Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants, vol. 1. 2nd ed. Oxford. Johnston J. M. 1925. Studies in the Boraginaceae. I—VIII. — Contr. Gray Herb., vol. 68, N 70. Junell S. 1934. Zur Gynaceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiatae nebst Bemerkungen uber ihre Samenentwicklung. — Symbolae Botanicae Upsaliensis, Bd. 4. Lawrence J. R. 1937. A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the Boraginaceae. — Amer. J. Bot., vol. 24. Lindley J. 1830. An introduction in the natural system of botany. London. Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. N. Y. Nees von Esenbeck C. G. 1821. Handbuch der Botanik. II. Nurnberg. Novak F. A. 1961. Vyssi rostliny. Praha. Payer J. B. 1857. Traite d'organogenie comparee de la fleur. Paris. Pfeiffer L. 1874. Nomenclator botanicus. vol. I, pars 2. Casseliis. Schurhoff P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart. Stebbins G. Ledyard. 1970. Transference of function as a factor in the evolution of seeds and their accessory structures. — Isr. J. Bot., vol. 19, N 2—3. Van Tieghem P. 1907. Structure du pistil et du fruit des Labiees, des Boragacees et des familles voisines. — Ann. sci. natur. Bot. biol. veget. Ser. 9, N 6. Wu Chengyih, Li Hsiwen. 1982. Yun nan zhi zu yan jiu. — Acta bot. yunnanica, t. 4, N 2.

Поступила в редакцию
11.06.85

IMPORTANCE OF CARPOLOGICAL CHARACTERS IN TAXONOMY OF THE BORAGINACEAE, LAMIACEAE AND VERBENACEAE FAMILIES

S. A. Smirnova

Summary

Carpological characters are of importance for specification of evolutionary relationships between the Boraginaceae, Lamiaceae and Verbenaceae families. Fruit typology in these three families is considered. Evolution of morphological structures in the Boraginaceae fruit shows a trend to formation of the monospermitis indehiscent fruits; that is the coenobium with four monospermons cremes. There is no grounds for unification of the genus *Argusia* with in the genus *Heliotropium* in a separate suprageneric taxon. Coenobium development in Boraginaceae and in Lamiaceae and Verbenaceae was going in parallel and independent manner.