

7.8 м, ширина 3.6—4.2 м; ширина мезокольпума 13.2—23.4 м, ширина апокольпума (4.8) 6—13.2 м. Экина 1.8—3.6 м толщины. Край пыльцевого зерна волнистый. Скульптура сетчатая, покровная, сетка простая, ячеи сетки угловатые (табл. I, 2, 3) 15. *Bryonia* L.

Л и т е р а т у р а

М а т и е н к о Б. Т. (1960). Отдельные замечания к описанию представителей сем. *Cucurbitaceae* во «Флоре СССР». Бот. журн., 3. — Ф л о р а СССР. (1957). *Cucurbitaceae*, 24. — Ф л о р а Узб. ССР (1961). *Cucurbitaceae*, 5. — П о п о в В. В. (1956). Географическое распространение и кормовые связи рода *Stenoplectra* F. Sm. (Hymenoptera, Melittidae). ДАН СССР, 108, 5. — A n g e l y J. (1956). *Cucurbitaceae*. Cat. e Estat. dos Gen. Botan. Fanerogam., 19. — A w a s t h i P. (1962). On the morphology of pollen grains of the two species of *Cucurbita* L. Science, 12. — C h a k r a v a r t y H. L. (1959). Monograph on Indian *Cucurbitaceae*. Rec. of the Botan. Sur. of India, 5, 17, 1. — E r d t m a n G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms (An introduction to palynology, 1). — J e f f r e y C. (1962). Notes on *Cucurbitaceae*, including a proposed new classification of the family. Kew Bull., 15, 3. — L i e f t i n i k M. (1941). End. Med. Ned.-Indie, 7. — M e e u s e A. (1962). The *Cucurbitaceae* of Southern Africa. Bothalia, 8, 1. — M ü l l e r u. P a x. (1894). In Engler et Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4, 5. — T a r n a y s c h i s i R ä d u l e s c u. (1961). Contributii la cunoasterea morfologiei microsporilor de *Cucurbitaceae*. Studii si cercetari de biologie., Ser. Biologie Vegetala, 1, 13.

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

(Получено 27 VI 1963).

УДК 581.47

Н. Н. Каден

ЕЩЕ О СПОСОБАХ ВСКРЫВАНИЯ ПЛОДОВ

В отдельной статье (Каден, 1962) мы разобрали разные типы продольного вскрытия плодов и предложили их терминологию. Однако плоды вскрываются также щелями, не имеющими меридионального направления. В большинстве случаев ботаники не вдаются в подробности, упоминая лишь о вскрывании коробочек дырочками и крышечками (Тахтаджян, 1948 : 259; Комарницкий, 1958 : 382, и др.).

Между тем различие отдельных способов вскрывания имеет как теоретическое значение, ибо помогает выяснению карпологических типов и созданию морфогенетической классификации плодов, так и практическое, поскольку позволяет выявить дополнительные признаки для разграничения родов и видов в ключах. Поэтому способы вскрывания немеридиональными щелями заслуживают более подробного рассмотрения.

Прежде всего следует выделить плоды, вскрывающиеся **неправильно** (fructus irregulariter dehiscentes), щелями, не имеющими правильной ориентировки. Перикарпий в этих случаях бывает обычно очень тонким, пленчатым, часто прозрачным и образован только тонкостенной паренхимой, способной при высыхании разорваться в любом месте. Важно отметить, что в процессе созревания такого плода будущая линия разрыва околоплодника заранее не фиксируется. Примерами плодов, вскрывающихся таким образом, являются: мешочек (*Utriculus* Desv.) некоторых *Amaranthaceae* (*Amaranthus lividus* L. и др. — Васильченко, 1936 : 354, 359) и *Chenopodiaceae* (*Chenopodium* sp. div — Ильин, 1936 : 41), мешочковидный боб (Legumen utriculiforme) некоторых клеверов (*Trifolium filiforme* L., *T. procumbens* L. и др. — Яковлев, 1932 : 100, 108), верхняя синкарпная коробочка ряда видов *Cuscuta*.

К неправильно вскрыванию близко **дырчатое** (dehiscentia perforata, тип «р»), которое также не связано с фиксацией в гистогенезе плода определенных линий будущего разрыва и формированием специальных тканей вскрывания. Здесь происходит разрушение при высыхании более нежных тканей плодolistика между прочными жилками (*Leontice ewersmannii* Vge.) или ребрами (*Trematocarpus* — Stopp, 1950 : 176) и образование вследствие этого более или менее крупных отверстий.

Однако в подавляющем большинстве случаев немеридиональное вскрывание плодов происходит с помощью щелей, расположение которых предопределено гистологически в процессе формирования плода, поэтому щели возникают в совершенно определенных местах. В зависимости от формы этих щелей, вскрывание можно назвать подковообразным и кольцевым, а последнее подразделить на окончатое кольцевое и поперечное кольцевое с опадением крышечки.

Подковообразное вскрывание (dehiscentia hipposcrepiformis, «h») осуществляется незамкнутой щелью в виде подковы, которая отделяет клапан, отгибающийся от поверхности плода и образующий отверстие, через которое семена могут из него выпсть.

Примеры несовершенного подковообразного вскрывания могут представить плоды *Linaria* и *Antirrhinum*. У них ткань каждого плодолистика близ верхушки в районе средней жилки или по обе стороны от нее разрывается вертикальной полукольцевой щелью, но клапан получается сильно выпуклым, неспособным отогнуться, и для освобождения семян он разрывается при высыхании, образуя два, три или четыре зубца, которые отгибаются наружу и образуют отверстие (Каден и Смирнова, 1964 : 80). Если у *Linaria vulgaris* Mill. и *Antirrhinum majus* L. разрыв ткани плода происходит только близ верхушки, то у *L. alpina* Mill. щели доходят почти до основания и возникают створки (Stopp, 1950 : 177).

В других случаях подковообразной щели бывает достаточно для выпадения семян. При этом чаще всего клапан образован тканью одного плодолистика и располагается медианно, в районе его средней жилки. Таково вскрывание мака в к и диких маков. Отверстия этого гемипаракарпного плода образуются в верхней части, под щитовидным рыльцем, и число их соответствует числу образующих его плодолистиков. У верхней синкарпной коробочки *Chaenorrhinum* близ верхушки каждого из двух плодолистиков возникают аналогичные щели и клапаны, всего в числе двух (Каден и Смирнова, 1964). У *Campanula*, например, клапан располагается против перегородки, при отгибании отрывается от нее и вскрывает одновременно два соседних гнезда в основании плода или на верхушке, в зависимости от положения его в соцветии (Stopp, 1950 : 177).

Характерным признаком подковообразного вскрывания, отличающим его от кольцевого, является незамкнутость щели. С одной стороны ткань плодолистика не разрывается и клапан остается прикрепленным. Интересными примерами перехода между этими двумя способами является вскрывание верхней синкарпной коробочки *Impatiens* и типичной стеригмы *Geranium* (Каден и Лановая, 1963). Подобие латеральному вскрыванию оказывается чисто внешним, так как дело не ограничивается образованием продольных щелей, располагающихся по обе стороны от средней жилки, близ границы между несросшимися между собой спинными и спаянными брюшными частями плодолистиков. Под гнездом эти щели смыкаются, и вскрывание начинается снизу. Своеобразное строение вскрывающих тканей обуславливает в одном случае завертывание образовавшихся створок внутрь, в другом — наружу, и выбрасывание семян. При этом створки остаются некоторое время прикрепленными на верхушке к аппендикулярной колонке, а затем отрываются и опадают; щель вскрывания представляет собой сильно вытянутый эллипс, не замкнутый на вершине, а створки напоминают клапаны подковообразно вскрывающихся плодов. Другие формы стеригмы (Каден, 1964 : 100) характеризуются уже замкнутой щелью, и створки с заключенным в них семенем опадают от колонки целиком и сразу. Такие формы с полным правом могут быть отнесены уже к кольцевому окончатому вскрыванию (*Erodium*, *Pelargonium*, *Biebersteinia* и др.).

Подобные же переходы от подковообразного вскрывания к кольцевому прослеживаются и в семье *Papaveraceae*. У *Papaver* клапаны и отверстия мелкие, у *Mecopopsis* и *Argemone* они значительно крупнее, но принципиально не отличимы от клапанов мака. У *Canbya* и *Chelidonium* щель уже замкнута, опадающая створка представляет собой почти весь плодолистик за исключением узкого края, который вместе с плацентами остается на растении в виде рамки (replum) (Stopp, 1950 : 180—181).

Продольное кольцевое или окончатое вскрывание (d. fenestralis, «f») характеризует типичные стручки и стручочки *Brassicaceae* (Winkler, 1941 : 24), поскольку отличие от *Chelidonium* у них состоит, по существу, только в развитии ложной перегородки. Опадающая створка, как и у чистотела, не захватывает с собой семян, которые высыпаются при ее отделении или некоторое время остаются прикрепленными семеножками к плацентам и распространяются несколько позже (*Alyssum*, *Matthiola fragrans* Vge. и др.). Но имеются и такие стручочки (*Biscutella*, *Coronopus*), у которых гнездо сильно вздувается, внутрь полости вырастает семезачаток на семеножке, и там формируется семя. При созревании вместо створки от рамки отделяется целое гнездо и падает вместе с семенем (Winkler, 1941 : 28), последнее оказывается окруженным со всех сторон перикарпием и лучше, чем голое семя, защищенным от неблагоприятных воздействий окружающей среды. Таким образом бывшая створка становится уже диаспорой, а плод похожим на дробный, но все же не дробным, как полагали К. Прантли (Prantl, 1891 : 161—162) и М. Гушулеак (Gusuleac, 1939 : 355), поскольку нет септицидного отделения гнезд друг от друга (Каден, 1963).

Точно так же и кольцевое отделение зрелов ценюбия у *Lamiaceae* и *Boraginaceae*, которое происходит на боках каждого из двух плодолистиков, по обе стороны от их средней жилки, не дает возможности причислить их к дробным плодам. Как и в предыдущем случае, зрелые не отделяются от плода септицидно, да к тому же и не гомологичны плодолистикам (Winkler, 1941 : 31; Stopp, 1950 : 186; Каден, 1963; Каден и Закалюкина, 1965).

Однако отрыв мерикарпиев по более или менее вытянутой замкнутой щели встречается в некоторых настоящих дробных плодах, но обязательно вместе с септицидным отделением плодолистиков друг от друга или после него. К таким типам относится к а л а ч и к *Malveae* и р э т м а *Euphorbiaceae* (Каден, 1963).

Вскривание крышечковидными створками отдельных плодолистиков у *Kickxia* очень похоже на наблюдающееся у крестоцветных. Отличие заключается лишь в том, что «рамка» здесь более крупная, включающая не только брюшные (краевые) пучки плодолистиков, но и участки боковых и даже спинных частей их (Stopp, 1950 : 182; Каден и Смирнова, 1964).

Внешне на типичных стручкове ходит и боб *Carmichaelia australis* R. Br., так как и у него с двух сторон отделяются крышечковидные «створки». Однако они образованы частями боковых сторон одного плодолистика между его средней жилкой и брюшным швом, которые остаются на растении в виде своеобразной «рамки» (Stopp, 1950 : 187). Такой плод можно назвать двухокончатым бобом (*Legumen bifenestratum*).

Наконец, продольное кольцевое вскрывание происходит и у некоторых членистых плодов, апокаршных и паракарпных. У них из остающейся рамки, образованной средней жилкой и брюшным швом одного плодолистика (*Mimosa*, *Entada* — *Legumen craspediiforme*) или швами срастания двух плодолистиков (*Chorisporea* — *Siliqua craspediiformis*), выпадает вместе с семенами ткань боковых или спинных частей плодолистиков, разламывающаяся на односеменные членики или получленики (Каден, 1963).

Гораздо реже продольное кольцевое вскрывание синкарпного плода осуществляется так, что отделяющаяся створка образована не одним, а двумя соседними плодолистиками. Плод *Catalpa* вскрывается сначала дорзидно до основания, затем происходит латеральное расщепление плодолистиков по внешней границе перегородки, отделение створок в основании и опадение их, причем на растении некоторое время остается рамка из настоящей перегородки и плацента (Stopp, 1950 : 182).

Следует заметить, что во всех перечисленных выше случаях кольцевого вскрывания термин «створка», строго говоря, совершенно неприемлем. Створкой называется обычно (в противоположность зубцу) протягивающаяся до середины или даже до основания плода часть перикарпия, отделяемая щелями при меридиональном вскрывании (Каден, 1962 : 500). Здесь же опадающая часть отрывается по замкнутой кольцевой линии, она не гомологична створке и заслуживает особого наименования. Предложенный Х. Винклером (Winkler, 1941 : 24) термин «вырез» (*Ausschnitt*) вряд ли приемлем. Поэтому временно, до подыскания лучшего, мы сохраняем освященную традицией «створку». Там же, где она отделяется вместе с семенем (*Geranium*, *Biscutella*), можно говорить об опадающем «гнезде», а в частном случае цеюбия, где таких «створок» две на каждый плодолистик, целесообразнее использовать давно предложенный термин «рема» (*Eremus*, Nees). Термина, аналогичного немецкому «Klausе», объединяющего оба эти понятия, в русском языке, как и в латинском, также пока не существует.

Поперечное кольцевое вскрывание (*d. circumscissa*, «с») связано с образованием горизонтальной щели, проходящей через весь плод и отделяющей верхушку его в виде крышечки. По исследованиям К. Субраманьяма и М. Райу (*Subramanyam a. Raju*, 1953 : 574) этот отрыв осуществляется специализированными клетками, которые «или остаются меристематическими, или становятся одревесневшими». Отделению крышечки помогает также развитие бороздки между ней и основанием плода и давление семян изнутри. Подобные формы плодов объединяются часто под названием «кузовок» или «крыночка», но они относятся к самым различным карпологическим группам.

Среди апокарпиев переход к поперечному кольцевому вскрыванию демонстрирует плод *Jeffersonia* из *Berberidaceae*, у которого щель проходит горизонтально, но захватывает только часть окружности. У родственного вида *Leontice thalictroides* L. она уже полная, и семена выходят наружу после опадения колпачка (Stopp, 1950 : 196). То же мы встречаем и у некоторых видов *Trifolium* (например, *T. pratense* — Яковлев, 1932 : 108). Здесь мы можем говорить о бобе с крышечкой (*Legumen operculatum*).

Подобное же вскрывание происходит у гемисинкарпного плода *Penthorum*, у которого несросшиеся верхушки пяти плодолистиков косо проходящими кольцевыми щелями отделяются в виде пяти опадающих крышечек со стилодиями, образуя столько же отверстий для выхода семян из его синкарпного района. У этого плода можно видеть переход от окончатого вскрывания к поперечному кольцевому, так как с одной стороны, щели образуются в числе пяти и проходят несколько косо, а с другой стороны, они явно поперечные, потому что верхушка плодолистика со стилодием опадает в виде колпачка.

Далее, крышечками вскрываются и синкарпные крыночки. При этом у них перегородка может разрываться поперек в плоскости наружной щели (*Hyoscyamus*) или сохраняться цельной и выпадать, отщепляясь от стенки плода путем латеридии в нижней части коробочки или на всем ее протяжении (*Plantago* — Каден и Смирнова, 1964).

Лизикарпные коробочки *Primulaceae* обнаруживают переходы от дизъюнктивного вскрывания к кольцевому. У одних родов поперечная щель закладывается в основании столбика и вызывает его опадение, но не освобождение семян. Последнее достигается дополнительным дизъюнктивным вскрыванием по швам срастания плодолистиков (*Primula pro max.* p.). У *Primula japonica* A. Gray кольцевая щель отделяет апикальный участок плода в виде очень маленькой крышечки, у *Soldanella* — немного более крупной, но все же недостаточной для выхода семян. Поэтому происходит и здесь дополнительное дизъюнктивное вскрывание. Наконец, у верхней крыночки *Centunculus* и *Anagallis* и полунижней *Samolus* поперечная щель закладывается примерно на половине высоты плода и обеспечивает диссеминацию (Stopp, 1950 : 190—191). Таким же образом вскрываются верхние лизикарпные крыночки *Utricularia*, *Celosia* и полунижние *Portulaca*.

Среди паракарпных плодов, насколько нам известно, поперечного вскрывания до сих пор не отмечалось. Отверстие на верхушке коробочки *Reseda* имеет иное происхождение.

Указывая на важность различения и правильного наименования способов вскрытия плодов для построения морфогенетической карпологической классификации, мы, однако, не можем согласиться с выделением в качестве отдельных типов «коробочек с дырочками» (*Capsula poricida* — Stopp, 1950 : 180; *C. porosa* — Забинкова и Кирпичников, 1957 : 183), «окончатых коробочек» (*C. fenestrata* — Goebel, см. Stopp, 1950 : 181), «кузовков» и «крыночек» (*Ruxidium* — Тахтаджян, 1948 : 259; Комарницкий, 1958 : 382) и т. д. Как было показано выше, сходными способами вскрытия характеризуются плоды отдаленных систематических групп, не имеющие генетически между собой ничего общего: апокарпные, синкарпные, паракарпные и лизикарпные верхние и нижние. Поэтому продолжат образование подобных типов — значит увеличить и без того достаточное число карпологических конгломератов.

Способ вскрытия должен учитываться, прежде всего, как один из отличительных признаков при выделении типов и подтипов плодов. В ряде случаев можно использовать его и для наименования подтипа, но лишь в виде эпитета, например: «мешочковидный боб» (*Legumen utriculiforme*) и «крыночковидный боб» или «боб с крышечкой» (*Legumen ruxidiiforme, operculatum vel circumscissum*) для различения плодов рода *Trifolium*, где вскрытие может быть непрямым и поперечным кольцевым. Наконец, допустимо применение терминов типа «верхняя лизикарпная крыночка» подобно тому, как мы говорим о «нижней синкарпной коробочке», но только временно, пока не будет создана современная карпологическая терминология, сближающая, а не разобщающая родственные формы плодов.

Л и т е р а т у р а

- Васильченко И. Т. (1936). Сем. Амарантовые — *Amaranthaceae* Juss. Флора СССР, VI : 354—369. — Забинкова Н. Н. и М. Э. Кирпичников. (1957). Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по системам высших растений, II. — Ильин М. М. (1936) Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. Флора СССР, VI. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрытия плодов. Бот. журн., 4 : 495—505. — Каден Н. Н. (1963). К вопросу о drobных плодах. Бот. журн., 7. — Каден Н. Н. (1964). Морфология плодов гераниевых. Научн. докл. высш. школы, Биолог, науки, 2. — Каден Н. Н. и Т. П. Закалюкина. (1965). Морфология гинецея и плода губоцветных и бурачниковых. Вестн. МГУ, Сер. биол. и почвовед. — Каден Н. Н. и В. П. Лановая. (1963). Морфология гинецея и плода герани. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 4. — Каден Н. Н. и С. А. Смирнова. (1963). К морфологии плодов Норичниковых. Бюлл. МОИП, Отдел биол., XIX, 3. — Комарницкий Н. А. (1958). Морфология растений. В кн.: Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. Ботаника, изд. 6, 1. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Яковлев М. С. (1932). О раскрывании бобов рода *Trifolium* L. Бот. журн. СССР, 1 : 100—119. — Guşule a C. M. (1939). Zur Präzisierung der Nomenclatur der Früchte und der Prinzipien eines natürlichen Fruchtsystems. Buletinul facultăţii de ştiinţe din Cernăuţi, XII, 1938. — Prantl K. (1891). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, III, 2. — Stopp K. (1950). Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Dehiscenzformen der Kapsel Früchte, I. Akad. d. Wissensch. u. d. Literatur. Abhandl. d. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse, 7 : 165—210. — Subramanyam K. a. M. V. S. Raju. (1953). Circumscissile dehiscence in some Angiosperms. Amer. Journ. of Bot., 40, 8 : 571—574. — Winkler H. (1941). Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung. Sammelheft zum 113. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur (1940) : 13—40.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 8 XII 1962).

УДК 582.683.2 (479)

А. Л. Харадзе

О РАСПРОСТРАНЕНИИ МОНОТИПНОГО РОДА *PSEUDOVESICARIA* (BOISS.) RUPR. НА КАВКАЗЕ

Кавказ бесспорно является наилучше изученной во флористическом отношении горной страной в пределах Советского Союза, но, несмотря на это, за последние годы накоплены новые факты, требующие пересмотра уже установившихся взглядов на центры развития и время формирования различных флористических комплексов или их отдельных элементов.

С этой точки зрения особое внимание привлекает находка на горе Арагац монотипного рода *Pseudovesicaria* (Boiss.) Rupr., считавшегося до сих пор эндемичным родом Большого Кавказа.

В небольшой недавно опубликованной заметке А. А. Ахвердов и В. А. Манакян (1963) касаются ряда вопросов, связанных с генезисом высокогорных элементов.