

УДК 581.47 (072)

Н. Н. Каден

К ВОПРОСУ О ДРОБНЫХ ПЛОДАХ

С 1 таблицей рисунков

(Получено 3 I 1964)

В связи с попытками приблизиться к созданию морфогенетической классификации плодов серьезного внимания заслуживают дробные плоды как одна из наименее определенных карпологических групп. Следует точнее сформулировать само понятие, выяснить, какие плоды можно и нужно называть дробными, рассмотреть сходства и различия между дробными и членистыми плодами, изучить, насколько однородной является группа дробных и может ли она быть включена как целое в морфогенетическую классификацию плодов.

«Дробные плоды» в качестве отдельного подразделения выделяют в своих карпологических классификациях многие ботаники (например, Nobbe, 1876; Beck, 1891; Мальцев, 1925; [Beck] Pascher u. Pohl, 1934; Доброхотов, 1940; Комарницкий, 1958; Буш, 1959, и др.; обзор — см. Каден, 1947). Но формулировки этого понятия значительно отличаются в разных работах и нередко содержат утверждения, с которыми нельзя согласиться. У Н. А. Комарницкого (1958 : 382) читаем: «Сухие плоды, происходящие из дву-многогнездной завязи и распадающиеся по созреванию продольно по гнездам на отдельные *плодики*¹, называются дробными, они встречаются у зонтичных, кленов, *губоцветных*, *бурачниковых*, мальв и др.». Н. А. Буш (1959 : 238) пишет: «Дробные плоды представляют *переходные формы* между типом раскрывающихся многосеменных и типом нераскрывающихся односеменных плодов» и далее: «Плоды, образованные двумя или многими плодолистиками, например, у зонтичных, у многих мальвовых». Ноббе (Nobbe, 1876 : 34—35) считает, что распадение дробных плодов может происходить как вертикально, так и *горизонтально*. В первом случае по комиссурам отделяются друг от друга *плодики* (mericarpia), во втором — по «ложным» поперечным перегородкам членики (Glieder) членистого боба (Lomentum). Бек (Beck, 1891) в группу сросшихся дробных плодов (Syncarpium mericarpium, Schizocarpium) включает «*дробный орех*» *бурачниковых* и *губоцветных*, «*дробный стручок*» *редьки* и «расщепляющийся плод» зонтичных, клена, мареновых и мальвы, т. е. смешивает дробные и членистые плоды. В. Н. Доброхотов (1940 : 40) членистые плоды под названием «*многосемянные дробные плоды* (распадающиеся на отдельные нераскрывающиеся *плодики*)» также относит к категории дробных.

Напротив, многие ботаники (Рах, 1890 : 333; Engler, 1926 : 115; [Beck] Pascher u. Pohl, 1934 : 420—421) отделяют дробные плоды от распадающихся поперек; последние авторы подразделяют Gliederfrüchte на членистые (monocarpia mericarpia), образованные одним плодолистиком, и разламывающиеся (Bruchfrüchte — syncarpia mericarpia), образованные большим числом плодолистиков, причем плоды *бурачниковых* и *губоцветных* причисляют к этой группе под названием «*egemus*».

Перечисленные выше примеры показывают, насколько велико разнообразие точек зрения по поводу содержания и объема понятия дробных

¹ Курсив везде наш.

плодов. Эти примеры могли бы быть значительно умножены как за счет работ, в которых содержатся карпологические классификации, так и за счет «Флор» и монографий по систематике отдельных родов и семейств.

Переходя к обсуждению отдельных признаков дробных плодов, следует прежде всего решительно отвергнуть смешение понятий *дробные* и *членистые*. Правда, в том и другом случае образуются обычно нескрывающиеся и односемянные диаспоры, содержащие семя и защитный покров из части перикарпия, и эти диаспоры распространяются самостоятельно. Именно это обстоятельство, по-видимому, и может объяснить смешение дробных и членистых плодов теми ботаниками, которые создавали свои искусственные классификации, базируясь в основном на карпоэкологии (см. Каден, 1947). Однако происхождение и формирование тех и других совершенно различно. У дробных плодов мы имеем дело с распадением их вдоль на части, *соответствующие отдельным плодолистикам*, т. е. с изоляцией после созревания плодолистиков, первоначальное срастание которых дало начало сперва синкарпному гинецею, а затем и синкарпному плоду. Членистые же плоды делятся поперек на односемянные или двусемянные участки, в состав которых входят лишь *части одного* (*Mimosaceae, Fagaceae*) или *сразу двух* (*Brassicaceae*) плодолистиков. Если для дробных плодов мы можем образно говорить о «возврате и примитивной апокарпии» (Stopp, 1950 : 170), то в случае членистых распадением есть, несомненно, новообразование, связанное также с приспособлением к защите и распространению семян, но выражающееся в сильном нарушении целостности ткани плодолистиков. Подобно тому как расщепление плодолистиков при вскрывании является эволюционно более продвинутым признаком, чем отделение их или их краев друг от друга (Каден, 1962 : 500, 503), образование членистых плодов у отдельных родов также свидетельствует об их более высокой специализации, даже если они принадлежат к семействам, стоящим на сравнительно невысокой ступени развития (например, *Mimosaceae*).

Следовательно, дробные и членистые плоды генетически не имеют ничего общего и не должны смешиваться или объединяться при создании морфогенетической классификации.

Гораздо больше, чем упомянутые выше членистые стручки и стручочки *Brassicaceae*, похожи на дробные плоды *Biscutella* и *Coronopus*. Здесь вместо створок, опадающих без семян, от плода отделяются два замкнутых односемянных гнезда, распространяющихся самостоятельно. На растении при этом остается даже «колонка», имеющая вид рамки (*replum*) и состоящая из двух пар сросшихся краевых пучков плодолистиков (швов срастания) и ложной перегородки между ними. Но поскольку плоды крестоцветных паракарпны, два плодолистика срастаются между собой только краями, боковой спайки нет ни в одной точке. И, несмотря на то, что отделение их происходит в вертикальной плоскости, как и у других дробных плодов, стручочки *Biscutella* и *Coronopus* нельзя считать дробными, так как их гнезда, как и створки других крестоцветных, отрываются по замкнутой кольцевой линии, а не в результате септицидии. Такие плоды можно назвать «стручочек с опадающими гнездами» (*Silicula loculis secedentibus*).

Одним из типичных дробных плодов считается плод *Apiaceae* — вислоплодник *Cremocarpium* Mirb. В особой статье (Каден и Тихомиров, 1954 : 82) было показано, что этот тип не является однородным. Позднее В. Н. Тихомировым (1961 : 484) наименования отдельных подтипов были уточнены. Из них вислоплодники нераспадающийся, односемянный и погруженный не относятся к дробным плодам, поскольку они лишены способности распадаться на мерикарпии. Из остальных четырех подтипов вислоплодники костянковидный, крупночашечковый и бесколонковый отличаются друг от друга наличием или отсутствием деревянистого эндокарпия и крупных жестких зубцов чашечки, т. е. они различаются либо признаками внутреннего строения мерикарпия, либо развитием наружных придатков, имеющими существенное значение с точки зрения морфогенеза

плодов и карпоэкологии, но не изменяющими сколько-нибудь способ отделения мерикарпиев друг от друга. Примером этой группы может служить *Hydrocotyle ramiflora* Maxim.; поперечный и продольный срезы его зрелого плода изображены на табл. 1 и 2. В этом случае колонка отсутствует и плод распадается на два мерикарпия, представляющих собой цельные плодолистики.

Последний подтип в семействе — колонковый вислоплодник, представленный у большинства *Ariaceae*, существенно отличается тем, что по созревании плода между мерикарпиями обособляется колонка, образованная почти целиком четырьмя брюшными пучками плодолистиков. Эти пучки в основании срastaются воедино, а выше (у разных родов до различного уровня) спаяны по два (3, 4). Поэтому у многих зонтичных колонка оказывается раздвоенной, и к ветвям ее прикрепляются мерикарпии до тех пор, пока они не оторвутся под влиянием ветра или проходящих животных (5).

Таким образом, уже в пределах одного семейства мы встречаемся с двумя типами мерикарпиев: одни из них являются целыми плодолистиками, другие почти целыми, без брюшных пучков. Однако в тех и других семя со всех сторон окружено тканью перикарпия, мерикарпии закрытые. Отделение последних происходит в результате септицидии, продольного расщепления настоящих перегородок синкарпного плода (Каден, 1962 : 499, 500); поэтому на поверхности мерикарпия появляется комиссура, область прежнего контакта сросшихся плодолистиков, обычно отличающаяся по цвету и характеру поверхности от спинной части мерикарпия.

Бесколонковый вислоплодник зонтичных внешне напоминает drobные плоды *Tropaeolum* (6) и *Tribulus* (7), поскольку их мерикарпии опадают целиком, отделяясь друг от друга и от плодоложа, не оставляя колонки; однако отличаются они от вислоплодника не только числом мерикарпиев (3, 5), а у *Tribulus* и многосемянностью, но и происхождением из верхней завязи. Эти плоды заслуживают поэтому выделения в особый карпологический тип, который, однако, до сих пор остается неназванным.

Более близким к бесколонковому вислоплоднику является drobный плод некоторых *Rubiaceae* (*Galium*, 8 и *Asperula*), поскольку он также состоит из двух членов и развивается из нижней завязи. Однако вводить его в рамки того же типа представляется неправильным. Он отличается от плода *Ariaceae* прикреплением семян в основании, более сильным развитием зародыша и иным, хотя и в известной степени параллельным, развитием из нижней синкарпной коробочки. Поэтому такой плод должен быть выделен в особый карпологический тип. Для его наименования можно использовать термин *двусемянка* (*Biachaemium* Beck). Называть этот плод «двойчатым орешком» (Линчевский, 1958 : 170) неверно, так как термин «орешек» предпочтительнее сохранить за плодиком апокарпия, происшедшим из листовки (Тахтаджян, 1948 : 255).

Напротив, на колонковый вислоплодник внешне очень похож плод *Aceraceae* (9). Он отличается не столько наличием крыльев и сильным развитием зародыша семени, сколько происхождением из верхней завязи и поэтому заслуживает выделения в особый тип *двукрылатки* (*Dissamara*). Здесь также имеется двураздельная колонка, образованная брюшными пучками двух плодолистиков. Именно поэтому ее и следует называть колонкой (*columella*), а не карпофором, как до сих пор еще именуют ее некоторые авторы (например, Troll, 1957 : 208), чтобы не смешивать это образование с карпофором гвоздичных, представляющим собой удлинение плодоложа, осевую структуру, расположенную под плодом. Что касается колонки внутри лизикарпного гинецея и плода, несущей плаценты, то она гораздо ближе по морфологической природе к колонке drobных плодов, ибо образуется также путем срastания брюшных частей плодолистиков. Отличить первую от второй можно добавлением эпитетов «центральная» или «плацентарная».

К drobным примыкают также плоды некоторых *Malvaceae*. По созревании плодолистики полимерного синкарпия отделяются друг от друга

также в результате септицидии (10) и имеют поэтому на боковых сторонах комиссуры — поверхности прежнего контакта с соседними плодолистиками (11). Однако септицидия здесь не доходит до центра плода. В центре остается массивная колонка, образованная не только пучками, но и окружающими их тканями брюшных частей плодолистиков с несколько более значительным участием цветоножа (10, 12). Поэтому плодолистики отделяются не целиком, а лишь своими спинными частями. В тканях их происходит разрыв по вертикально вытянутой замкнутой линии, проходящей через гнезда, и опадающие участки оказываются открытыми с брюшной стороны, а семя выступает наружу через образовавшееся отверстие (11).

Наличие комиссур позволяет относить отделяющиеся части к мерикарпиям, а плоды к дробным. Вместе с тем формирование кольцевой щели, проходящей через ткань плодолистика, свидетельствует о более высокой специализации и роднит этот тип с теми не дробными вскрывающимися синкарпиями, у которых по замкнутому кольцевым щелям в виде створок спинные части плодолистиков отделяются без септицидии. Плоды мальвы и близких родов можно назвать *калачиком* (*Dieresilis* Mirb.).

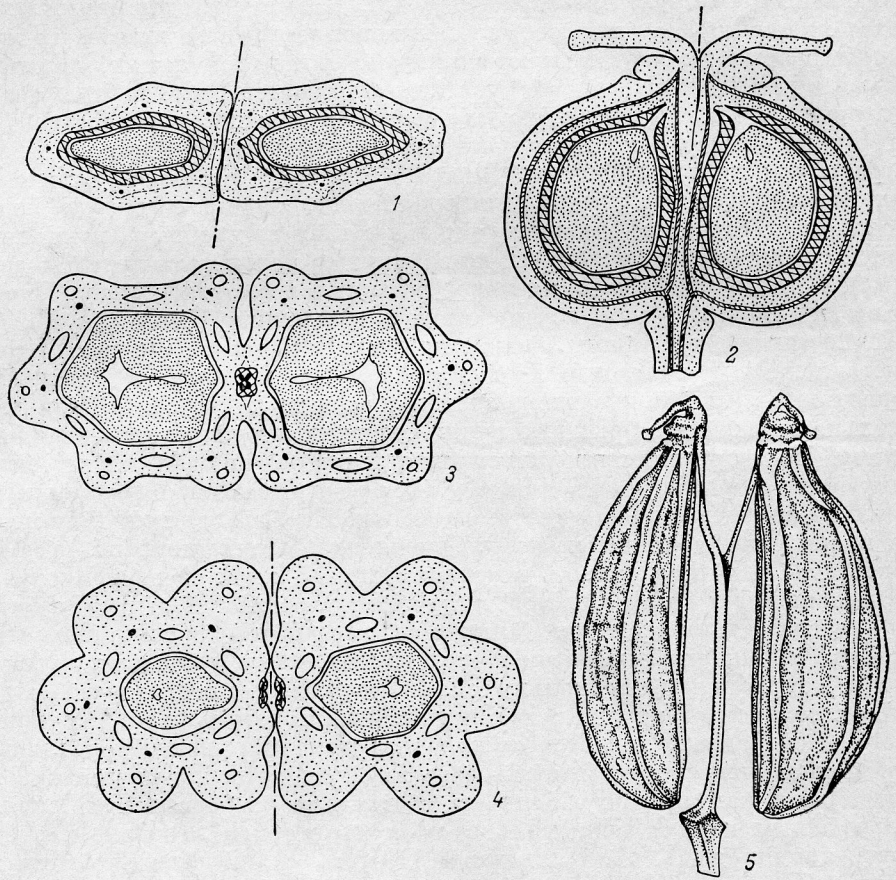
Точно так же к дробным плодам примыкает и *рэгма* (*Rhegma* Mirb.), представленная в семействе *Euphorbiaceae*. На поперечном срезе (13) видно, что три (иногда два) плодолистика срослись в синкарпный гинецей настолько сильно, что брюшные пучки соседних плодолистиков спаялись попарно. По созревании плодолистика отделяются друг от друга септицидно, а их спинные части, как и у мальв, отрываются от колонки по замкнутой кольцевой линии вместе с семенем. Но в этот момент (или позднее) происходит дополнительное расщепление мерикарпия по средней жилке, неполное или полное, в зависимости от вида. В первом случае перикарпий имеет более или менее глубокий дорсальный надраз, во втором — распадается на две половинки, с силой выбрасывая семя. Несмотря на то, что мерикарпий при этом не остается цельным, его следует все же считать мерикарпием, поскольку спинной участок плодолистика отделяется с семенем от колонки, как и у мальвы, в результате септицидии. Вместе с тем рэгма отличается от калачика дополнительным дорсальным вскрыванием, что следует считать еще более прогрессивным признаком, развившимся как приспособление к активному разбрасыванию семян.

К дробным плодам неправильно относить стеригму герани, как это делает, например, А. Л. Тахтаджян (1948 : 259). В отдельной статье (Каден и Лановая, 1963) было показано, что здесь нет септицидии, а отдельные гнезда вскрываются по вытянутой замкнутой или почти замкнутой щели створками, увлекающими с собой по одному семени.

Совершенно особый тип — *ценобий* (*Coenobio* Mirb.) — составляют плоды *Lamiaceae*, *Boraginaceae* и части *Verbenaceae*, которые одними авторами относятся к дробным (Комарницкий, 1958 : 382), другими — к членистым ([Beck] Pascher u. Pohl, 1934 : 421). Широко распространенная формулировка «плод... дробный: распадается на 4 орешка» (Муравьева, 1954 : 19) является совершенно ошибочной. Плод их не дробный, не распадающийся, а отделяющиеся части — не орешки. Однако этот вопрос достаточно сложен и должен явиться предметом отдельной статьи.

В заключение необходимо обсудить вопрос, насколько дробные плоды можно рассматривать как переходные формы между многосемянными вскрывающимися и односемянными невскрывающимися плодами (Буш, 1959 : 238). То, что дробные плоды близки к вскрывающимся синкарпиям несомненно, и выше это было уже отчасти показано. Родство же их с односемянными замкнутыми плодами представляется довольно сомнительным. Правда, имеются отдельные случаи, когда односемянные невскрывающиеся плоды возникают из дробных в результате недоразвития плодолистиков (*Symphyloma* из *Apiaceae*, некоторые *Rubiaceae*), но это — далеко не обычный способ их возникновения. Неизмеримо чаще они образуются непосредственно из многосемянных вскрывающихся бобов, стручков, коробочек и других типов, независимо от формирования дробных плодов. Утверждение Н. А. Буша может быть в известной мере оправдано

только с точки зрения карпоэкологии в том смысле, что синкарпные плоды, когда они распадаются на мерикарпии, а не вскрываются, образуют замкнутые односемянные диаспоры, экологически сходные с односемянными плодами и, как и они, распространяющиеся поодиночке. Таким образом, здесь идет речь не о генетической связи типов плодов, а лишь о карпо-



Т а б л и ц а

1—2 — *Hydrocotyle ramiflora* Maxim., 1 — поперечный срез, 2 — продольный срез плода; 3—5 — *Carum carvi* L., 3 — поперечный срез середины плода, 4 — поперечный срез верхней половины плода, 5 — вид дробного плода сбоку; 6 — *Tropaeolum majus* L., поперечный срез плода; 7 — *Tribulus terrestris* L., поперечный срез плода; 8 — *Galium spurium* L., продольный срез плода; 9 — *Acer ginnala* Maxim., вид дробного плода сбоку; 10—12 — *Malva neglecta* Wallr., 10 — поперечный срез плода, 11 — мерикарпий сбоку, 12 — продольный срез плода; 13 — *Euphorbia paralias* L., поперечный срез плода. Все рисунки оригинальные, рис. 1—6 и 8—12 исполнены Г. Ю. Загородной, рис. 7 и 13 — В. П. Лановой.

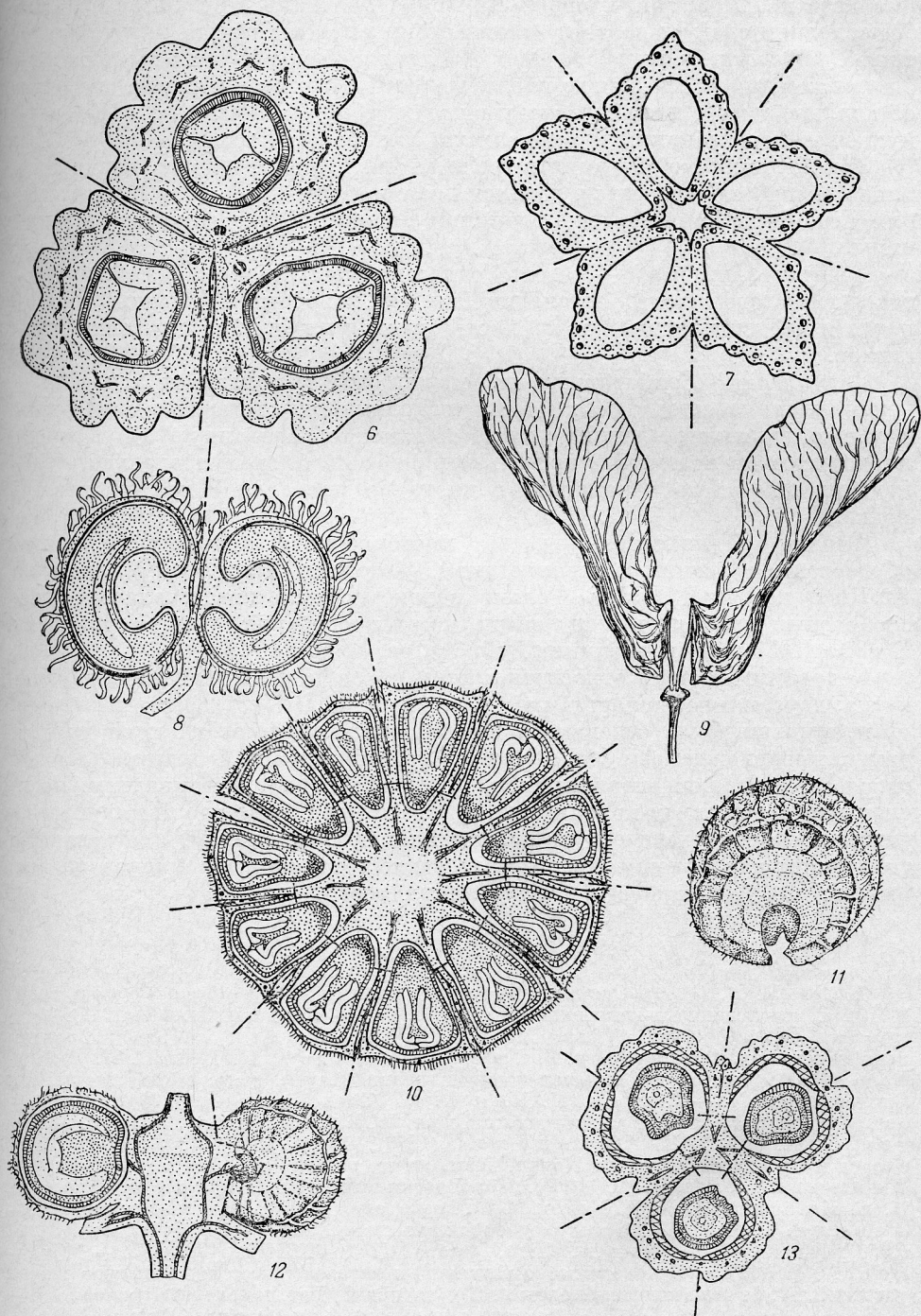
экологическом подобии результатов развития. Эти две точки зрения не следует смешивать, чтобы не возникала путаница понятий.

На основании изложенного, мы можем уточнить терминологию интересующих нас групп плодов.

Дробным плодом (*Schizocarpium* Beck emend. m.) называется синкарпный плод, верхний, нижний или полунижний, который по созревании разделяется септицидно на опадающие с семенем части, соответствующие отдельным плодолистикам.

Мерикарпием (*Mericaarpium* DC.) следует называть, согласно первоначальному значению термина, каждую часть дробного плода, соответствующую плодолистике. Перенесение этого названия на весь дробный плод, как это делают ([Beck] Pascher u. Pohl, 1934 : 421), неправильно и ненужно. Предложенный Р. Е. Левиной (1959 : 8) вместо мерикарпия термин «долька», как уже отмечалось (Каден и Тихомиров, 1960 : 217), не кажется нам удачным.

Членистым плодом называется верхний апокаршный или паракаршный плод, который по созревании распадается по поперечным ложным перегородкам на закрытые односемянные участки, соответствующие частям



Продолжение таблицы.

одного или двух плодолистиков. Что касается латинских синонимов этого термина, то предлагались: *Lomentum* Willd. для членистого боба типа *Hedysarum* и *Coronilla*; *Craspedium* Beck для боба типа *Mimosa* и *Entada*, у которого после опадения члеников остается рамка из спинного и брюшных пучков; *Bilomentum* Beck для членистого стручка типа *Raphanus*

raphanistrum и *Diptychocarpus*. Однако кажется более целесообразным не наделять указанные плоды особыми названиями, а именовать их соответственно: *Legumen lomentaceum*, *Legumen craspediiforme*, *Siliqua bilomentacea* m., чтобы подчеркнуть их принадлежность к бобам и стручкам. К последним следует добавить также *Siliqua craspediiformis* m. для плода типа *Chorispora*, у которого членики расположены в два ряда, соответствуют каждой части одного плодолистика (получленики) и при опадении оставляют рамку, внешне напоминающую рамку мимозы, но образованную швами срастания двух плодолистиков паракарпного плода.

При желании же объединить все эти типы в единое понятие членистого плода можно пользоваться латинскими синонимами *Fructus lomentaceus* или *Fructus articulatus*, а не термином *Lomentum*, чтобы избежать путаницы.

Членик (*Articulus*) — обычно односемянный нескрывающийся участок членистого плода, отделяющийся по поперечной ложной перегородке и представляющий собой часть одного или двух соседних плодолистиков.

Получленик (*Semiarticulus* m.) может быть использован для обозначения членика плода *Chorispora*, поскольку он составляет лишь продольную половину членика типа *Raphanus*, образованную лишь одним плодолистиком вследствие не только поперечного, но и продольного распада димерного паракарпного плода по продольной ложной перегородке.

Плодик (*Fructiculus*) — часть многочленного апокарпного плода, образованная одним плодолистиком, — орешек *Ranunculus*, листовка *Trollius*, костянка *Rubus*. Только в таком смысле представляется целесообразным применять этот термин, не распространяя его на мерикарпии (Nobbe, 1876 : 35) и членики (Доброхотов, 1940 : 40).

К дробным плодам относятся, таким образом, вислоплодник, двукрылатка, двусемянка, калачик, рэгма, а также плоды *Tropaeolum* и *Tribulus*, не получившие еще отдельного наименования. Они отличаются друг от друга происхождением из верхней, полунижней или нижней завязи, способом отделения мерикарпиев, их морфологией, вскрыванием, наличием или отсутствием колонки и т. д. Поэтому дробные плоды могут включаться в морфогенетическую классификацию не целиком, а отдельными типами, происхождение которых от разных синкарпных плодов должно выясняться для каждого типа в отдельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Буш Н. А. (1959). Систематика высших растений. — Доброхотов В. Н. (1940). Семеноведение и контрольно-семенное дело. — Каден Н. Н. (1947). Генетическая классификация плодов. Вестн. МГУ, 12. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрывания плодов. Бот. журн., 4. — Каден Н. Н. и В. П. Ланова я. (1963). Морфология гинецея и плода герани. Научн. докл. высш. школы, отд. Биол. науки, 4. — Каден Н. Н. и В. Н. Тихомиров. (1954). К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных. Бюлл. МОИП, отд. биол., LIX, 3. — Каден Н. Н. и В. Н. Тихомиров. (1960). О работе Р. Е. Левиной «Типы плодов и их классификация». Научн. докл. высш. школы, отд. Биол. науки, 3. — Комарницкий Н. А. (1958). Морфология растений. В кн.: Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский и А. А. Уранов. Ботаника, 1. — Левина Р. Е. (1959). Типы плодов и их классификация. — Лический И. А. (1958). Гайония — *Gaillonia* A. Rich. Флора СССР, XXIII; 170—175. — Мальцев А. И. (1925). Руководство по изучению и определению семян и плодов сорных растений. Ч. I. Морфология-биология. Тр. по прикл. бот. и селекц. Прилож. 25. — Муравьева О. А. (1954). Таблица для определения семейств. В кн.: П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тихомиров В. Н. (1961). Морфогенез плода в семействе *Umbelliferae*. В сб.: Морфогенез растений, II. — Веck G. (1891). Versuch einer neuen Classification der Früchte. Verhandl. k.-k. Zoolog.-Bot. Gesellsch. in Wien, XLI, 307. — (Beck von Mannagetta) A. Pascher u. F. Pohl. (1934). Frucht und Same. Handbuch Naturwissensch., IV : 402—435. — Engler A. (1926). Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 14a. — Nobbe F. (1876). Handbuch der Samenkunde. — Pax F. (1890). Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blütenmorphologie. — Stopp K. (1950).

Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Dehiscenzformen der Kapsel Früchte. Akad. Wissensch. u. Literatur. Abhandl. Math.-Naturwiss. Klasse, 7 : 165—210. — T r o l l W. (1957). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. II. Die blühende Pflanze.

Московский государственный
университет.

SUR LA QUESTION DES SCHIZOCARPES

N. N. Kaden

SOMMAIRE

Il faut nommer Schizocarpe le fruit syncarpique, qui se divise après la maturation par la septicidie en parties tombant avec la graine, correspondant aux carpelles individuelles. Ces secteurs s'appellent méricarpes. Il est nécessaire de distinguer des schizocarpes les fruits articulés, se divisant suivant les cloisons transversales fausses en articles fermés monospermes, correspondant aux parties d'une ou de deux carpelles. Les schizocarpes peuvent être insérés dans la classification morphogénétique des fruits non en totalité, mais par des types séparés (dissamare, biakène, diérésile, rhagma etc.). Leur origine des types divers des fruits syncarpiques doit être mise en évidence pour chaque type des schizocarpes séparément.
