

Смирнов

К МОРФОЛОГИИ ПЛОДОВ НОРИЧНИКОВЫХ

Н. Н. Кадең и С. А. Смирнова

SUR LA MORPHOLOGIE DES FRUITS DES SCROPHULARIACÉES

N. N. Kaden et S. A. Smirnova

Морфологическое исследование плодов Scrophulariaceae с целью составления ключей для определения сорных растений СССР по плодам и семенам позволило прийти к заключениям, имеющим общетеоретический интерес и могущим помочь выяснению морфогенеза плодов, а также филогенеза норичниковых и близких семейств и порядков.

Нами были изучены подробно 98 сорных видов из 21 рода Scrophulariaceae, а также плоды еще 16 родов (по одному виду в каждом) и многих видов рода *Veronica*. Таким образом, из 44 родов «Флоры СССР» (1955) исследованию подверглись 37. Роды *Cymbaria*, *Cymboschasma*, *Lathraea*, *Phtheirospermum*, *Spirostegia*, *Staurophragma* и *Tozzia* не могли быть изучены за отсутствием в нашем распоряжении карпологического материала по ним. Описания и рисунки плода *Lathraea* и характеристика плода *Tozzia* заимствованы из работ Э. Хайнрихера (Heinricher, 1892, 1901, 1931).

Все изученные нами плоды норичниковых могут быть разделены на 4 типа:

I. Верхняя синкарпная коробочка (*Capsula syncarpa supera* Takht), образованная двумя сросшимися плодолистиками, двугнездная или с недоразвитым одним гнездом, с полной перегородкой и центральной краевой плацентацией¹ (большинство представителей семейства).

II. Верхняя гемипаракарпная коробочка (*Capsula hemiparacarpa supera*), неполно двугнездная, с двумя продольными, не доходящими до центра перегородками, несущими широкие отогнутые плаценты (*Dopatrium*, рис. 6).

III. Верхняя паракарпная коробочка (*Capsula paracarpa supera* Takht.), одногнездная, с двумя краевыми постенными плацентами (*Lathraea*, рис. 21).

IV. Верхняя гемилизикарпная коробочка (*Capsula hemilysicarpa supera*), неполно двугнездная, либо с перегородкой и центральной краевой плацентацией¹ лишь в нижней части, выше

¹ Мы считаем более целесообразным применять термины «краевая центральная» для синкарпных и «краевая постенная плацентация» для паракарпных гинецеев и плодов, как более точные, вместо «центральной угловой» и «паритальной», так как ими подчеркивается как прикрепление семезачатков и семян к краям плодолистиков, так и положение плацент в завязи.

одногнездная, с центральной колонкой (*Scrophularia*, рис. 4, *Limosella*, рис. 7), либо с центральной колонкой и перегородкой, разрушающейся ко времени зрелости плода до двух вертикальных рядов бахромок (*Lindernia*, рис. 5).

Терминологию этих четырех типов, заимствованную у А. Л. Тахтаджяна (1948, стр. 258, 264, 266) и дополненную переходными понятиями гемипаракарпии и гемилизикарпии, мы рассматриваем лишь как временную, так как в группу «верхних синкарпных коробочек» входят самые разнообразные плоды, возникшие параллельно и независимо в различных филемах как двудольных, так и однодольных. В последующие для создания морфогенетической классификации плодов между составными частями подобных сборных групп должны быть найдены отличительные признаки, а конгломераты расчленены на мелкие естественные типы, имеющие с соседними четкие морфогенетические связи и обозначаемые особыми названиями.

Поскольку же такая работа может быть осуществлена только после сравнительно-морфологического изучения разных форм «верхних синкарпных коробочек» и других сборных групп, мы вынуждены пока довольствоваться терминологией А. Л. Тахтаджяна, лишь дополняя и уточняя ее.

В зависимости от способов вскрывания в перечисленных четырех типах могут быть выделены следующие подтипы плодов:

I тип. Верхняя синкарпная коробочка

1 подтип *Verbascum* (рис. 1) с септицидно-латерально-дорзальным² вскрыванием (sld) по швам срастания плодолистиков, с расщеплением перегородок и отделением створок от колонки и расщеплением створок по средним жилкам плодолистиков. Сюда относятся роды *Verbascum* и *Celsia*. Коробочки первого вскрываются дорзально только в верхней части, а у *Celsia* — до самого основания плода.

2 подтип *Gratiola* (рис. 2). Вскрывание септицидно-латерально-дорзальное (sld) с разделением плодолистиков по швам срастания, тангентальным разрывом перегородки в верхней половине плода и расщеплением створок по средним жилкам только в верхней части коробочки. Этот подтип, представленный родами *Gratiola* и *Pentastemon*, существенно отличается от предыдущего тем, что разделение плодолистиков по швам срастания ограничивается верхней половиной коробочки, тогда как там оно происходит до основания плода (*Celsia*) или до основания только в периферической части (*Verbascum*).

3 подтип *Mimulus* представлен одним родом. Вскрывание дорзальное (d), по средним жилкам плодолистиков, обычно до основания плода (рис. 10).

4 подтип *Vandellia*. Вскрывание септицидно-латеральное (sl), путем разделения плодолистиков по швам срастания с отрывом перегородки от створок до основания плода. Такое вскрывание характерно для одного рода *Vandellia* (рис. 3).

5 подтип *Veronica scutellata*. Вскрывание септицидно-дорзивентральное (sdv) по средним жилкам плодолистиков, по швам их срастания, с незначительным разделением плодолистиков по брюшным швам. Этот подтип представляет большинство видов рода *Veronica*, кроме перечисляемых ниже в подтипе 6 (рис. 9).

² Терминология типов продольного вскрывания плодов опубликована в статье Н. Н. Кадена (1962)

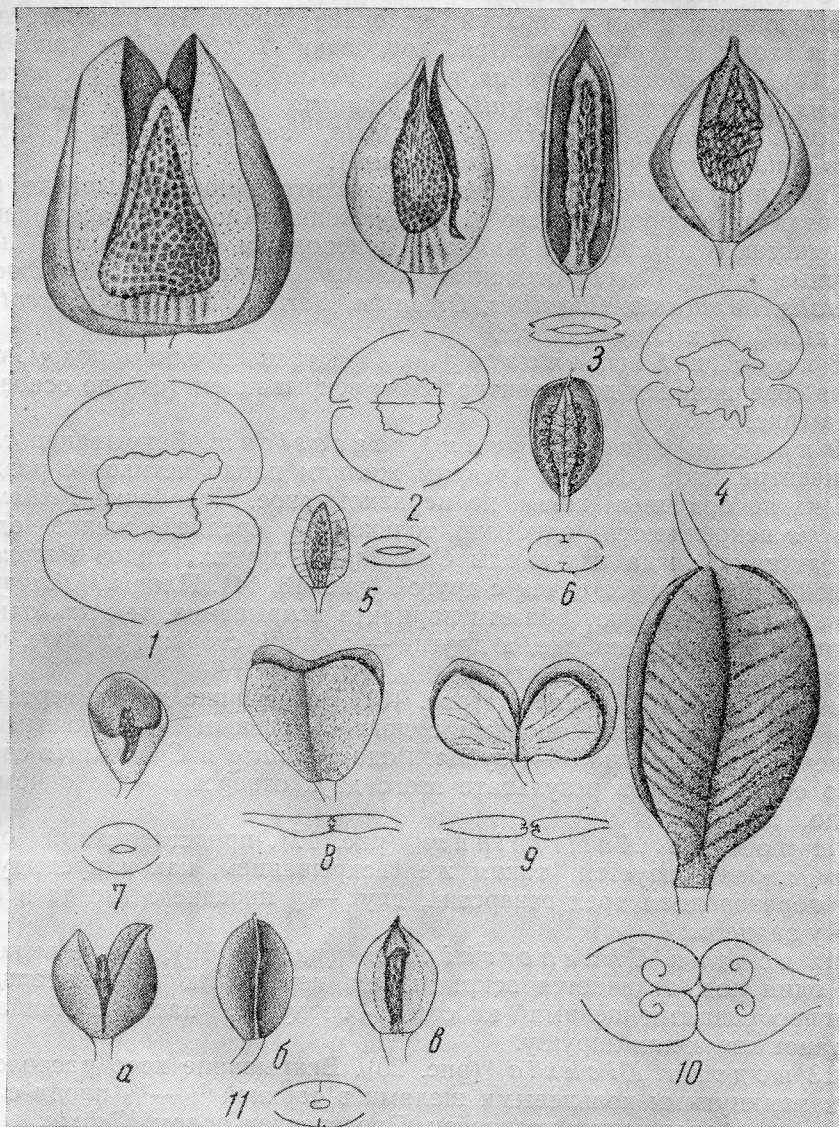


Рис. 1—11. Вскрывшиеся плоды (на рис. 1—7 одна створка удалена) и поперечные срезы их с разрывами в местах вскрывания: 1—*Verbascum phlomoides* L.; 2—*Gratiola officinalis* L.; 3—*Vandellia diffusa* L.; 4—*Scrophularia nodosa* L.; 5—*Lindernia pyxidaria* All.; 6—*Dopatrium junceum* (Roxb.) Hamilt.; 7—*Limosella aquatica* L.; 8—*Veronica officinalis* L.; 9—*Veronica scutellata* L.; 10—*Mimulus guttatus* DC.; 11—*Mazus stachydifolius* (Turcz.) Maxim. (а— плод сбоку, б— створка с внутренней стороны, в— перегородка; вторая половина плода удалена)

6 подтип *Leptorhabdos*. Вскрытие дорзивентральное (dv) с расщеплением плодолистиков по средним жилкам и разделением их по брюшным швам в верхней половине плода. Из рассмотренных нами к этому подтипу относятся коробочки *Leptorhabdos parviflora* (рис. 12), *Rhynchocorys elephas*, видов *Veronica* (рис. 8) (*V. agrestis*, *arvensis*, *ceratocarpa*, *crista-galli*, *cymbalaria*, *hederifolia*, *linariifolia*, *longifolia*, *officinalis*, *peregrina*, *prostrata*, *serpyllifolia*) и некоторых видов *Melampyrum* (кроме *M. caucasicum*)

7 подтип *Rhinanthus*. Дорзивентральное вскрытие (dv), но в отличие от предыдущего оно происходит с полным расщеплением плодолистиков по средним жилкам и неполным разделением их по брюшным швам. Сюда относятся плоды *Rhinanthus*, *Rhynchocorys orientalis*, *Euphrasia*, *Odontites*, *Ornithoglossum*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Parentucellia*, *Nathaliella* и *Omphalothrix*.

8 подтип *Siphonostegia*. Представлен одним родом, отличается совершенным дорзивентральным вскрытием (dv) до основания плода (рис. 15)

9 подтип *Melampyrum caucasicum*. Вскрытие также дорзивентральное (dv), по средним жилкам плодолистиков с разделением их по брюшным швам, но неравномерное. Коробочки *Pedicularis palustris* вскрываются однобоко, только по средней жилке одного плодолистика, тогда как плоды *Castilleja* и других видов *Pedicularis* с одной стороны глубже, чем с другой (рис. 13, 14) Плоды *Melampyrum caucasicum* объединяют оба эти варианта вскрытия, так как одни из них вскрываются однобоко, а другие — с одной стороны глубже, чем с другой.

10 подтип *Linaria* (рис. 16). Вскрытие двумя вертикальными полукольцевыми щелями с дополнительным продольным расщеплением клапана на 3—4 зубца. Родам *Linaria* и *Cymbalaria* свойственно образование в результате этого двух отверстий — по одному на гнездо.

11 подтип *Antirrhinum* (рис. 17), представленный одним родом, характеризуется таким же вскрытием, как и предыдущий, но с образованием трех отверстий, двух — у переднего гнезда и одного — у заднего.

12 подтип *Chaenorrhinum* (рис. 18, 19), также включающий один род, отличается вскрытием неровными горизонтальными подковообразными щелями на самой верхушке плода с отгибанием клапанов вверх или наружу

13 подтип *Kickxia* (рис. 20) Вскрытие косо расположенными замкнутыми кольцевыми щелями в верхней $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ плода с отделением двух опадающих крышечек. Представлен родом *Kickxia*.

14 подтип *Dodartia* (рис. 26) Коробочка, по нашим наблюдениям, не вскрывающаяся, хотя Б. К. Шишкин (1954, стр. 446) называет ее «наверху коротко двустворчатой» Многочисленные семена прикреплены к вздутым плацентам на ножках.

15 подтип *Lagotis* (рис. 25). Плод опадающий, не вскрывающийся. Отличается от плода *Dodartia* наличием только двух семян, окруженных губчатым перикарпием.

16 подтип *Bungea* (рис. 24) представлен также одним родом. Плод, как и у предыдущего, не вскрывающийся и опадающий, но отличается развитием четырех ложных гнезд. Каждое из них содержит по одному семени, окруженному губчатой тканью. Настоящая и ложные перегородки четко отличаются по структуре и хорошо видны на поперечном срезе.

17 подтип *Tozzia*. Плоды, опадающие с растения еще зелеными, окруженные тесно прилегающей чашечкой, не вскрывающиеся. Из четырех семязачатков завязи обычно лишь один развивается в семя, если два, то одно семя мельче другого. В земле чашечка и наружные слои перикарпия гнивают, семя дозревает и прорастает внутри остающегося твердого слоя околоплодника. Если на последний надавить, он вскрывается дорзивентрально (Heinricher, 1901, стр. 686—687)

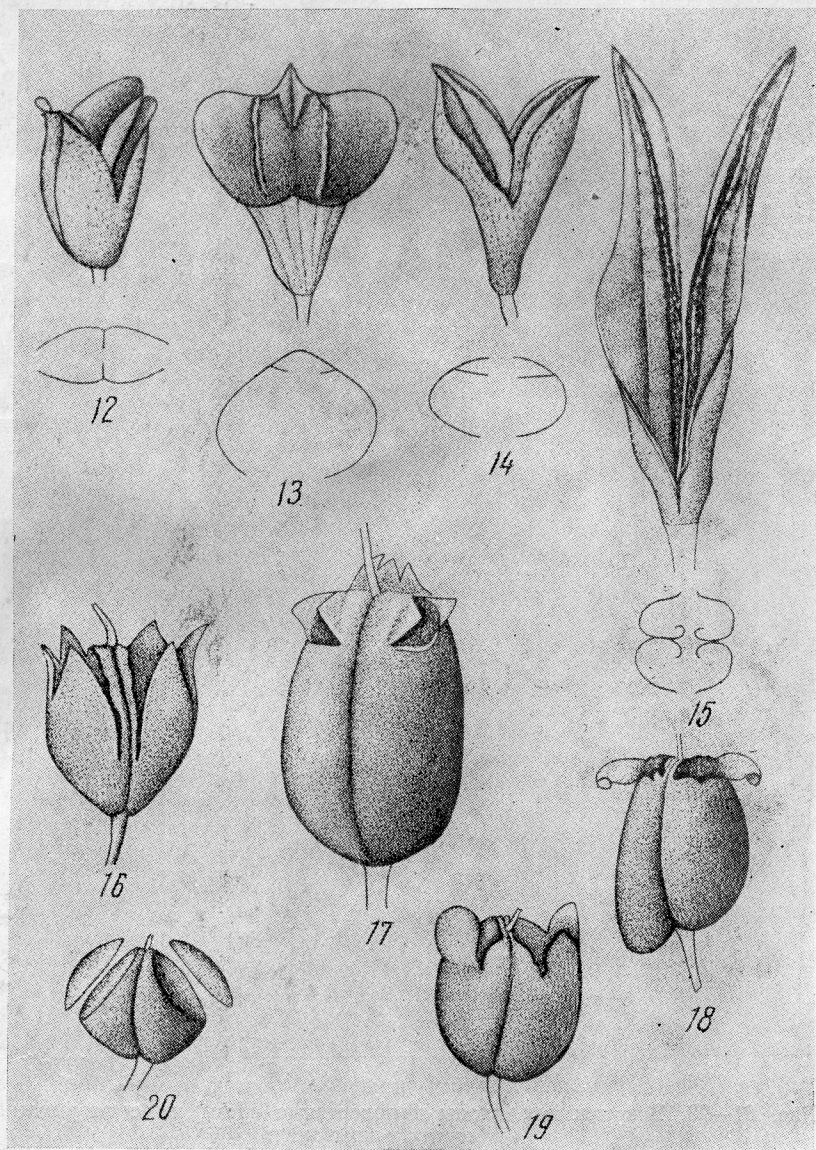


Рис. 12—20. Вскрывшиеся плоды и поперечные срезы их с разрывами в местах вскрывания:

12 — *Leptorhabdos parviflora* Benth.; 13 — *Melampyrum roseum* Maxim.; 14 — *Melampyrum caucasicum* Bge.; 15 — *Siphonostegia chinensis* Benth.; 16 — *Linaria odora* (M. B.) Fisch.; 17 — *Antirrhinum orontium* L.; 18, 19 — *Chaenorrhinum viscidum* (Moench.) Simk.; 20 — *Kickxia elatine* (L.) Dum.

II тип. Верхняя гемипаракарпная коробочка
 18 подтип *Dopatrium* (рис. 6) Вскрывание дорзальное (d),
 по средним жилкам плодолистиков. Подтип представлен одним родом
Dopatrium.

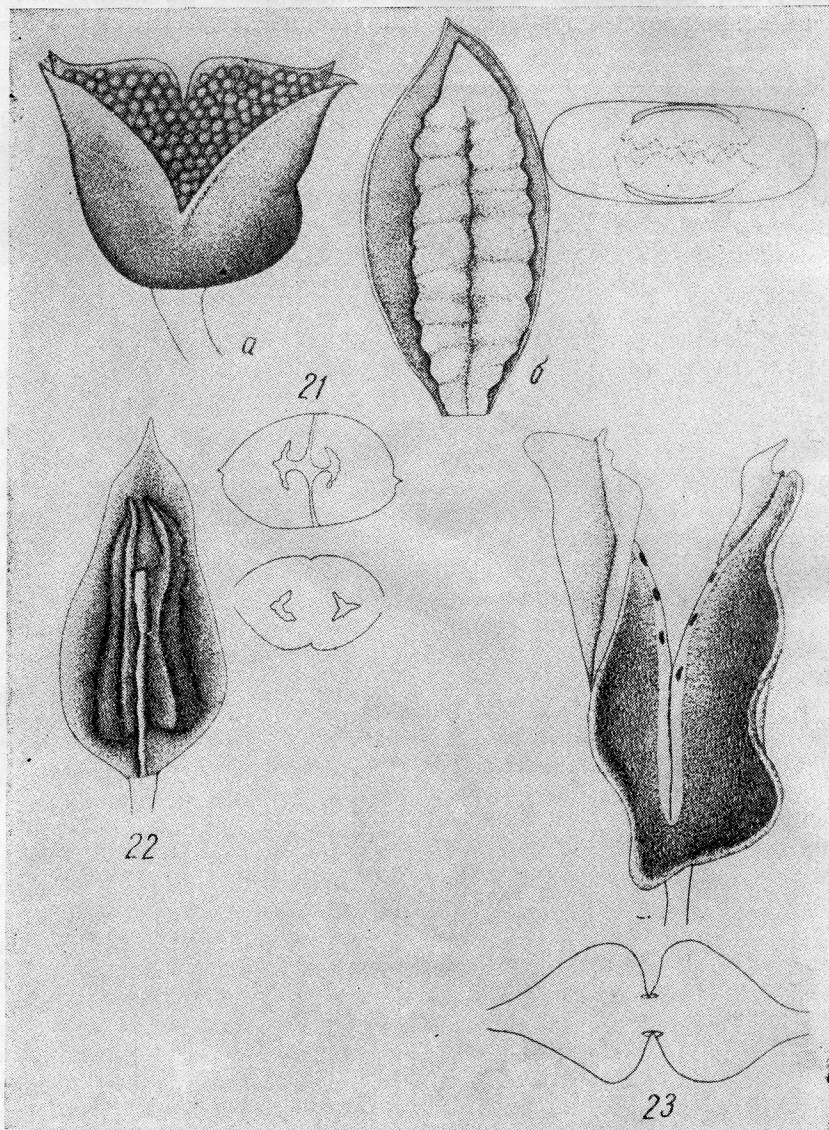


Рис. 21—23. Вскрывшиеся плоды и поперечные срезы их с разрывами
 в местах вскрывания:
 21 — *Lathraea squamaria* L.; 22 — *Rhamphicarpa medwedewii* Alb., 23 — *Rhi-
 nanthus major* Ehrh. (рис. 21 по Хайнрихеру, остальные оригинальные,
 исполненные С. А. Смирновой)

III тип. Верхняя паракарпная коробочка
 19 подтип *Lathraea* (рис. 21) Эластичное дорзальное (d)
 вскрывание сочной паракарпной коробочки осуществляется благодаря

тургорному давлению клеток мощно развитых плацент³ (*L. squamaria*) или наружной «набухающей» ткани перикарпия из крупных тонкостенных клеток, под которой находится «противодействующий» слой из

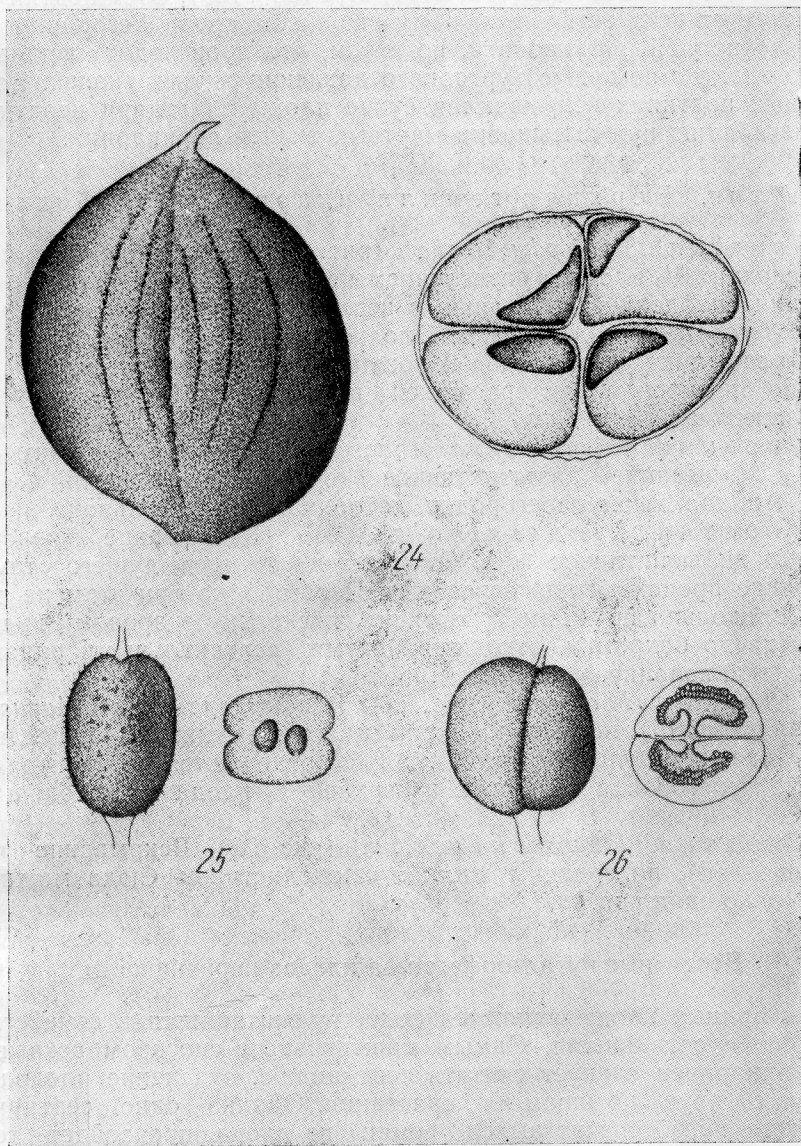


Рис. 24—26. Невскрывающиеся плоды и поперечные срезы их:
24 — *Bungea turkestanica* Maxim., 25 — *Lagotis korolkowii* (Rgl. et Schmalh.) Maxim., 26 — *Dodartia orientalis* L.

мелких клеток с межклетниками и более толстыми пористыми оболочками (*L. clandestina, rhodopea, miqueliana*). В первом случае вскрывание несовершенно, створки расходятся постепенно и дают возмож-

³ На поперечном срезе плода (рис. 21) сплошной линией изображены планценты в сухом плоде, пунктиром — в свежем. Прикрепленными к ним семенами они давят друг на друга и осуществляют вскрывание плода.

ность многочисленным семенам выпадать из плода; во втором — вскрывание происходит до основания, створки закручиваются краями внутрь и с силой выбрасывают немногочисленные (1—4) крупные семена (Heinricher, 1892, стр. 470—472; 1931, стр. 105—109) Этот подтип резко отличается от всех остальных, вскрывающихся среди *Scrophulariaceae*, не только полной паракарпией, но и тем, что происходит вскрывание сочного плода с помощью тургорного давления живых тканей. Во всех остальных подтипах вскрываются сухие плоды благодаря неравномерному изгибанию при высыхании мертвых тканей перикарпия.

IV тип. Верхняя гемелизикарпная коробочка

20 подтип *Scrophularia* (рис. 4) Вскрывание септицидное (s), в верхних $\frac{2}{3}$ плода с разделением неполной перегородки по швам срастания плодолистиков лишь в верхней ее части. В этот подтип входят *Scrophularia* и *Digitalis*. Плоды последнего рода отличаются тем, что верхушка центральной колонки у них раздвоена путем расхождения по брюшным швам сросшихся попарно краев двух соседних плодолистиков.

21 подтип *Limosella* (рис. 7) представлен одним этим родом. Вскрывание дизъюнктивное (dj) только в верхней части ($\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$) плода, выше перегородки, которая остается цельной.

22 подтип *Lindernia* (рис. 5). Вскрывание коробочки *Lindernia* дизъюнктивное (dj) Отличается от предыдущего тем, что вскрывание происходит до основания. Перегородка при этом не разделяется продольно по швам срастания, поскольку в зрелом виде она разрушена до бахромок, отходящих двумя вертикальными рядами от центральной колонки.

23 подтип *Mazus* (рис. 11) Вскрывание плода *Mazus* дорзилатеральное (dl), по средним жилкам плодолистиков с расщеплением перегородки, в результате чего створки отделяются от центральной колонки. Перегородка неполная, в верхней $\frac{1}{4}$ плода не достигающая до центра.

24 подтип *Rhamphicarpa* (рис. 22) Вскрывание плода дорзальное (d), по средним жилкам плодолистиков. Сюда можно отнести только один род.

Вероятные пути морфогебеза плодов норичниковых

Синкарпные плоды являются более примитивными в семействе по сравнению с остальными. Самым примитивным способом вскрывания среди синкарпиев следует считать септицидию, отделение плодолистиков друг от друга по швам их срастания. Однако одно септицидное вскрывание не обеспечит выход семян из плода, произойдет только разделение плода на закрытые мерикарпии дробного плода типа зонтичных или мареновых. Семена останутся заключенными в перикарпии и смогут выйти наружу лишь в том случае, если отделившиеся части вскроются добавочным продольным расщеплением плодолистиков или образованием в них отверстий.

В подтипе *Verbascum* (рис. 1) наблюдается септицидия до основания плода, не достигающая, однако, до его центральной части. Поэтому плаценты остаются сросшимися между собой. Собственно вскрывание осуществляется путем отделения перегородки от створок (латеральное) и расщепления плодолистиков по средним жилкам (дорзальное) в верхней части плода. В целом этот способ вскрывания является доволь-

но продвинутым, но в семействе может считаться одним из примитивных, поскольку септицидия доходит до основания, а латерицидия и дорзицидия захватывают только верхнюю часть плода.

Подтип *Vandellia* (рис. 3) также характеризуется септицидией, доходящей до основания, но одновременно происходит отделение перегородки от створок (латеральное вскрывание) на всем ее протяжении. Более глубокое латеральное вскрывание у *Vandellia* можно считать, очевидно, более прогрессивным, чем у *Verbascum*.

Подтип *Gratiola* (рис. 2) имеет менее выраженную септицидию; разделение плодолистиков по швам срастания ограничивается только верхней половиной коробочки. Освобождение семян происходит путем отделения перегородки от створок (латерально) и расщепления плодолистиков по средним жилкам (дорзально) только в верхней части. Можно считать, что по развитию дорзи- и латерицидии этот подтип стоит на одном уровне с *Verbascum*, а по неполной септицидии является более продвинутым.

Переходом от септицидно-латерально-дорзального вскрывания к более прогрессивному дорзивентральному с более глубоким расщеплением плодолистиков по средним жилкам и разделением их по брюшным швам может служить подтип *Veronica scutellata* (рис. 9) с септицидно-дорзивентральным вскрыванием, с дорзицидией до основания коробочки и слабее выраженными (только на верхушке) септицидией и вентрицидией.

Эта линия эволюции дальше шла, очевидно, к подтипу *Leptorhabdos* (рис. 8, 12), в котором септицидия уже отсутствует, а дорзивентральное вскрывание предыдущего подтипа сохраняется и также захватывает только верхнюю часть плода. Такой характер вскрывания приводит к образованию створок, несущих посередине перегородку. Изложенное направление эволюции можно проследить уже в пределах рода *Veronica* (рис. 8, 9)

Следующий подтип *Rhinanthus* можно рассматривать как более продвинутый, поскольку расщепление плодолистиков по средним жилкам здесь протягивается до основания плода, а разделение их по брюшным швам — до половины его (рис. 23). В подтипе *Siphonostegia* (рис. 15) дорзивентральное вскрывание становится уже совершенным, доходящим до самого основания.

Дорзивентральным вскрыванием характеризуется и подтип *Melampyrum caucasicum*. Однако от предыдущих он отличается неравномерным вскрыванием, с одной стороны глубже, чем с другой (рис. 14), или даже однобоким, по средней жилке одного из плодолистиков (рис. 13). Это можно объяснить, по-видимому, неравномерным развитием самих плодолистиков — один развивается сильнее, чем другой. Особенно ясно видно это в роде *Melampyrum*, где недоразвивающийся задний член гинецея нередко не формирует семян.

Среди синкарпиев имеется и другая группа вскрывающихся плодов, в которой освобождение семян происходит через два-три отверстия. В основании этой линии развития лежит, по-видимому, коробочка подтипа *Linaria* (рис. 16), вскрывающаяся узкой полукольцевой щелью, через которую не могут выпасть семена. Поэтому клапан разрывается дополнительно тремя-четырьмя треугольными зубцами, образующими два отверстия (по одному на гнездо). От нее, вероятно, может быть выведен подтип *Antirrhinum* (рис. 17) с вскрыванием тремя подобными же отверстиями (два — у переднего гнезда и одним — у заднего). Более совершенным в этом ряду следует считать подтип *Chaenorhinum*, поскольку вскрывание здесь осуществляется путем образования двух

поперечных щелей и отверстий, достаточных для освобождения семян. Но эти щели на самой верхушке коробочки еще неровные, неполные, подковообразные, и образующиеся клапаны отгибаются наружу (рис. 18) или вверх (рис. 19). Наиболее продвинуто по этой линии развития плод подтипа *Kickxia*, вскрывающийся уже двумя равными замкнутыми кольцевыми щелями с отделением двух опадающих крышечек (рис. 20).

Синкарпии в семействе представлены и невскрывающимися плодами. Подтип *Dodartia* (рис. 26), в отличие от других, характеризуется наличием многих семян. Невскрываемость связана, по-видимому, с особыми условиями существования *Dodartia orientalis* в пустыне и полупустыне и какими-то специальными способами распространения семян. Происхождение этого подтипа неясно, так как невскрывающийся многосеменной плод теоретически мог возникнуть в семействе из любого вскрывающегося. Поэтому в таблице подтип снабжен вопросительным знаком.

Происхождение других невскрывающихся подтипов может быть связано с уменьшением числа семян до четырех (*Bungea*, рис. 24), двух (*Lagotis*, рис. 25) и даже одного (*Tozzia*), обеспечением лучшей защиты семян неотделяющимся от них перикарпием и формированием губчатой ткани в перикарпии (рис. 25) или внутри гнезд (рис. 24), помогающей распространению семян, по-видимому, гидрохорно. Происхождение подтипов *Lagotis* и *Bungea* довольно неясно. Можно лишь предположить, что они связаны с подтипами *Veronica*, *Leptorhabdos* или *Melampyrum*, так как у последних наблюдается тенденция к уменьшению числа семян, хотя и без потери способности к вскрыванию (роды *Veronica* и *Melampyrum*). Развитие этих невскрывающихся плодов шло в разных направлениях. Если подтип *Lagotis* можно считать более продвинутым по признаку редукции числа семян до двух, то подтип *Bungea*, несмотря на развитие четырех семян, является явно вторичным, поскольку здесь формируются ложные перегородки в гнездах, отсутствующие у всех остальных изученных представителей семейства.

Связь подтипов *Tozzia* и *Melampyrum caucasicum* представляется более вероятной. У последнего заметно не только уменьшение числа семян, нередко до одного, но и недоразвитие одного из плодолистиков, что связано с потерей у него способности к вскрыванию. Кроме того, у *Tozzia* при надавливании на полусгнивший плод происходит дорзивентральное вскрывание его, а это может свидетельствовать о том, что у предков этот способ вскрывания был развит и приводил к освобождению семян при их созревании. Дорзивентральное вскрывание характерно и для подтипа *Melampyrum caucasicum*.

Гемипаракарпии представлены в семействе одним подтипом *Dopatrium* (рис. 6). Здесь наблюдается дорзицидия — вскрывание по средним жилкам обоих плодолистиков до основания. Подтип этот может быть выведен, вероятно, из синкарпных плодов подтипа *Gratiola* с септицидно-латерально-дорзальным вскрыванием. При этом он является более продвинутым не только тем, что происходит из более прогрессивного типа гинецея, но и способом вскрывания: разделения плодолистиков по швам их срастания уже не происходит, а добавочные вентрицидия и латерицидия здесь не нужны, так как плод не имеет полной перегородки.

Одним подтипом *Lathraea* (рис. 21) представлены среди изученных норичниковых и паракарпии. Этот подтип можно рассматривать как наиболее специализированный в семействе не только вследствие полной одногнездности его, но и из-за описанного выше (стр. 82) эластичного

вскрытия. Происхождение его, однако, неясно. Дорзальное вскрывание сближает его как с гемипаракарпным подтипом *Dopatrium*, так и с синкарпными подтипами *Leptorhabdos*, *Rhinanthus*, *Siphonostegia*, *Melampyrum*. Переход к полной паракарпии теоретически возможен в каждом из них.

Гемилизикарпные плоды представлены в семействе пятью подтипами. Наиболее примитивный среди них подтип *Scrophularia*, который характеризуется септицидией в верхней части коробочки, где перегородка неполная; ниже перегородка остается ненарушенной (рис. 4).

Такое же вскрытие и в подтипе *Limosella* (рис. 7), однако здесь его можно назвать уже дизъюнктивным, так как оно происходит путем отделения первоначально сросшихся плодолистиков друг от друга по швам срастания без расщепления перегородки, которая в верхней части плода отсутствует полностью. Поэтому переход от предыдущего подтипа к данному можно связать с дальнейшей редукцией перегородки без принципиального изменения способа вскрытия.

Подтип *Lindernia* (рис. 5) является еще более продвинутым, так как перегородка в зрелом плоде до основания разрушена до бахромы, и плод становится почти лизикарпным. Дизъюнктивное вскрытие в связи с этим доходит до основания коробочки.

Производным от подтипа *Scrophularia* можно рассматривать и подтип *Mazus* (рис. 11) Его следует считать значительно более продвинутым, так как септицидии уже нет, а благодаря дорзилатеральному вскрыванию от центральной колонки отделяются створки, несущие по средней линии перегородку

Подтип *Rhamphicarpa* (рис. 22) стоит несколько особняком от перечисленных гемилизикарпиев, поскольку мощные плаценты его расположены на пластинчатых «ножках», вдаются в полость гнезд и не образуют единой колонки. Так как и здесь перегородка не доходит до верхушки коробочки, а вершины плацент располагаются в одногнезном районе плода, мы все же включаем его в группу гемилизикарпиев. Происхождение подтипа недостаточно ясно. Он может быть сближен с подтипом *Leptorhabdos*, из которого дорзальное вскрытие не зашло еще далеко, и выведен из него путем потери вентрального расхождения плодолистиков, оказавшегося ненужным для освобождения семян вследствие недоразвития верхней части перегородки. Однако строения плацент, напоминающего *Rhamphicarpa*, среди изученных нами представителей подтипа *Leptorhabdos* встречено не было.

Исходя из рассмотрения разнообразия плодов, можно попытаться представить себе тот наиболее примитивный подтип, из которого оно могло возникнуть.

Этот подтип «Praescrophulariaceae» (см. таблицу) должен обладать синкарпной коробочкой, как более примитивной в семействе и представленной у вероятных предков норичниковых. Вскрытие его, по-видимому, было прежде всего септицидным, с отделением двух составляющих его плодолистиков друг от друга. Дополнительное вскрытие каждого из них в наиболее примитивном случае могло происходить путем разделения краев плодолистиков по брюшным швам. Такое септицидно-вентральное вскрытие может лежать в основе всех остальных способов, представленных в семействе. Латерицидию и дорзицидию, а также образование отверстий в стенке плода и формирование невскрывающихся плодов следует считать более продвинутыми, поскольку при этом вскрытие происходит уже с нарушением целостности плодолистиков в районах их средней жилки или боковых сторон

Верхние

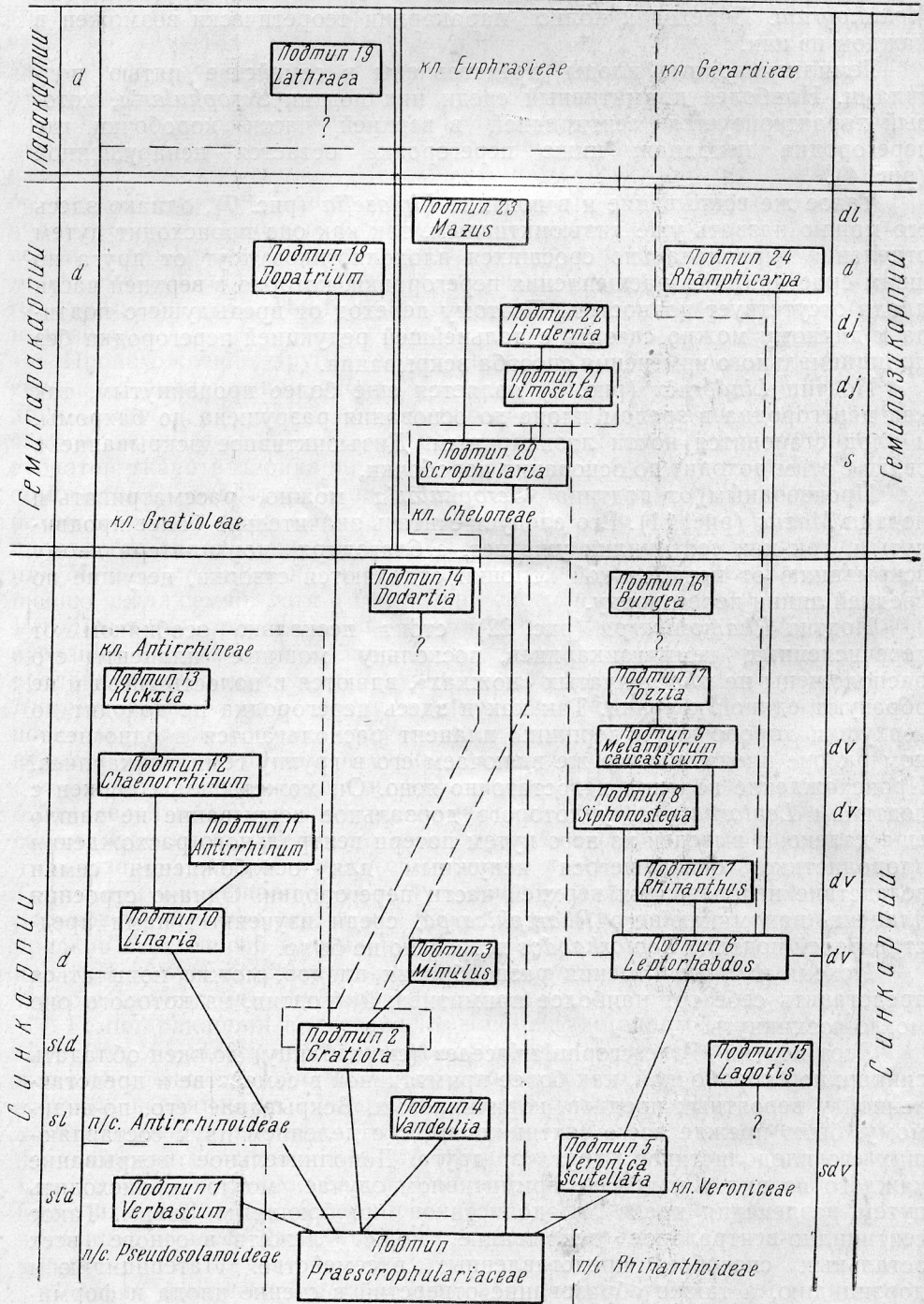


Таблица. Схема вероятных направлений морфогении плодов норичниковых СССР. Нумерация подтипов соответствует описанию их в тексте; штрих-пунктиром показаны границы подсемейств, штрихом — границы колена семейства.

(внутренних или наружных), а не вскрывающиеся плоды являются более специализированными, происходящими из вскрывающихся.

Изложенные выше вероятные пути морфогенеза типов и подтипов плодов норичниковых могут быть схематически представлены в виде таблицы.

На этой таблице представлено также распределение подтипов по коленам и подсемействам *Scrophulariaceae* (по «Флоре СССР», 1955). Легко видеть, что подавляющее большинство подтипов четко характеризует отдельные крупные подразделения семейства. Имеется только три исключения: 1) подтип *Scrophularia* включает представителей колена *Cheloneae* из подсемейства *Antirrhinoideae* (*Scrophularia*) и колена *Veroniceae* из подсемейства *Rhinanthoideae* (*Digitalis*), 2) подтип *Gratiola* содержит род *Gratiola* из *Gratioleae* и род *Pentastemon* из *Cheloneae*. Эти два случая можно рассматривать, по-видимому, как свидетельство конвергентного происхождения сходных форм плодов в двух подсемействах и двух коленах одного из них. 3) В подтип *Leptorhabdos* входят роды из колена *Veroniceae* (*Veronica*), *Gerardieae* (*Leptorhabdos*) и *Euphrasiaeae* (*Melampyrum*). Этот подтип является «узловым», включающим более продвинутые формы плодов одного колена и более примитивные двух других. Интересно отметить при этом, что колено *Veroniceae*, которое характеризуется рядом вторичных признаков строения цветка (срастание лепестков, редукция чашелистиков до четырех и тычинок до двух и т. д.), отличается сравнительно примитивным плодом.

Карпологические связи *Scrophulariaceae* с другими семействами

Семейство норичниковых имеет в порядке *Tubiflorae* (или, по Тахтаджяну, 1959, стр. 256, — *Scrophulariales*) близкие родственные отношения к большому числу других семейств — *Solanaceae*, *Orobanchaceae*, *Gesneriaceae*, *Lentibulariaceae*, *Acanthaceae*, *Plantaginaceae* и др. Посмотрим, насколько эти связи подтверждаются морфологией плодов.

В пределах *Solanaceae* *Nicotiana*, подобно *Scrophularia*, имеет гемилизикарпный плод, вскрывающийся септицидно-латерально, а *Datura* обнаруживает по вскрыванию сходство с родом *Verbascum*. В обоих случаях оно септицидно-латерально-дорзальное, хотя *Datura* отличается наличием ложных перегородок.

В семействе *Acanthaceae* верхняя синкарпная коробочка вскрывается дорзивентрально или дополнительно септицидно в верхней части, а вследствие недоразвития одного из гнезд может быть и не вскрывающейся (Le Maout et Decaisne, 1868, стр. 201). Сходство с семейством *Acanthaceae* можно наблюдать у некоторых видов *Veronica* с септидорзивентрицидией или видов родов *Leptorhabdos*, *Rhinanthus*, *Odontites* и др. с дорзивентральным вскрыванием. Отличием от норичниковых и подтверждением большего прогресса *Acanthaceae* являются семена без эндосперма.

Вскрывание кольцевыми щелями с отделением крышечек связывает плоды *Scrophulariaceae* и *Plantaginaceae*. Только у *Kickxia* оно происходит двумя косо расположенными щелями, а у *Plantago* — одной поперечной, захватывающей оба гнезда. Наблюдающаяся у подорожников латерицидия, следствием которой является отщепление перегородки от стенки плода, встречается и у норичниковых (*Vandellia*). Подобно норичниковым, у *Plantago* происходит редукция числа семязачатков и семян от 20 у *P. major* через 4—5 у *P. media* до двух у *P. lanceolata*. Этот процесс завершается у рода *Littorella*, плод которого

содержит одно семя, вследствие этого теряет способность к вскрыванию и опадает целиком, как у *Tozzia*.

Гемипаракарпный плод *Dopatrium* и паракарпный *Lathraea* очень близки к плодам *Orobanchaceae* и *Gesneriaceae*, также полно или неполно одногнездным с дорзальным вскрыванием.

Lentibulariaceae отличаются от норичниковых лизикарпным плодом с центральной колончатой плацентацией. Но тенденция к лизикарпии, как мы видели, намечается уже в пределах *Scrophulariaceae*. В отличие от последних, у *Lentibulariaceae* семена без эндосперма. Это служит подтверждением большего прогресса этого семейства.

Сделанный обзор показывает, что в области карпологии родственные связи *Scrophulariaceae* с другими семействами порядка полностью подтверждаются.

Выводы

Карпологическое изучение родов норичниковых флоры СССР дало возможность выделить четыре типа плодов (верхние синкарпные, гемипаракарпные, паракарпные и гемилизикарпные коробочки), которые по способам вскрывания подразделяются на 24 мелких подтипа. Последние дают возможность составить представление о вероятных путях развития плодов в семействе. На таблице схематично показаны эти пути и приуроченность карпологических типов и подтипов к коленам и подсемействам *Scrophulariaceae*. Подтверждаются родственные связи норичниковых с другими семействами на основании морфологии плодов.

Resumé

L'étude carpologique des genres des *Scrophulariacées* de la flore de l'URSS a donné la possibilité de distinguer quatre types de fruits (les capsules supères syncarpiques, hemiparacarpiques, paracarpiques et hemilyscarpiques), qui se subdivisent par les modes de la déhiscence en 24 petits sous-types. Ces derniers peuvent donner une notion des voies probables de l'évolution des fruits dans la famille. La table 1 montre schématiquement ces voies et l'appartenance des types et sous-types carpologiques aux tribus et sous-familles des *Scrophulariacées*. Les liens de parenté entre les *Scrophulariacées* et les autres familles sont confirmés sur la base de la morphologie des fruits.

ЛИТЕРАТУРА

- Каден Н. Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов. «Бот. журн.», т. 47, № 4.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. МОИП.
- «Флора СССР». 1955. Т XXII. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Шишкин Б. К. 1954. Сем. *Scrophulariaceae* — Норичниковые. В кн. Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР, изд. 8. Сельхозгиз, М.—Л.
- Heinricher E. 1892. Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. I. «Sitzungsber Acad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.», Abth. 1, Bd. CI, Wien.
- Heinricher E. 1901. Die grünen Halbschmarotzer III. «Jahrb. wiss. Bot.», Bd. 36, Nr 4.
- Heinricher E. 1931. Monographie der Gattung *Lathraea*. Jena.
- Le Maout E. et Decaisne J. 1868. Traite général de botanique descriptive et analytique. Paris.
- Takhtadjan A. (Тахтаджян А.) 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.