

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 3 — 1965

Н. Н. КАДЕН и Т. П. ЗАКАЛЮКИНА

МОРФОЛОГИЯ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА БУРАЧНИКОВЫХ И ГУБОЦВЕТНЫХ

Многие ботаники относят плоды губоцветных, большинства бурачниковых и части вербеновых к дробным или членистым [1], а формулировка «плод дробный, распадающийся на четыре орешка» наиболее широко распространена. С небольшими изменениями она приводится как в работах по морфологии [1, стр. 216; 2, стр. 98—99; 3, стр. 260] и систематике [4, стр. 4; 5, стр. 19], так и в учебниках [6, стр. 351; 7, стр. 488, 492; 8, стр. 389; 9, стр. 346, 358; 10, стр. 217; 11, стр. 287, 296]. Те же авторы считают дробными плоды, распадающиеся на части, соответствующие отдельным плодолистикам. П. М. Жуковский говорит даже о бурачниковых: «Плод — дробный орешек (!), распадающийся на столько отдельных замкнутых плодиков (!), сколько плодолистиков в ценокарпном гинееце [12, стр. 405], то есть признает варьирование их числа от двух до четырех.

Чтобы выяснить, насколько упомянутые формулировки соответствуют действительности, мы исследовали ход проводящих пучков в пестике на продольных и поперечных срезах, наблюдали за ростом частей гинееца и изучали поперечные срезы зрелых «орешков» и литературу вопроса.

Точное знание морфологии этого своеобразного карпологического типа совершенно необходимо не только для того, чтобы найти ему подходящее место при построении морфогенетической системы плодов, но и для того, чтобы исправить те ошибки, которые допускают морфологи, систематики и авторы учебников. Чтобы выяснить особенности строения этого плода, правильность наименования его и его четырех опадающих частей и то, из какого плода мог развиваться такой оригинальный карпологический тип, следует прежде всего выяснить строение гинееца, установить число плодолистиков, входящих в его состав, морфологическую природу гинобазы и вместилищ семезачатков. То, что гинеец бурачниковых и губоцветных состоит из двух, а не четырех плодолистиков, как можно было бы предположить по их четырехлопастной завязи, принимается большинством ботаников. Это подтверждается всеми методами исследований.

Простой осмотр столбиков губоцветных и бурачниковых, имеющих два рыльца, свидетельствует о двучленности гинееца. Развитие

четырёх гнезд в завязи, которое кажется противоречащим ей, выясняется сравнением строения пестиков родственных форм. У Verbenaceae гнезда завязи могут быть простыми (*Vitex*), до половины разделенными складками плодолистиков (*Clerodendron*) или вполне подразделенными ложной перегородкой на два ложных гнезда (*Verbena*) [13, стр. 12, 93—94]. Эти переходы встречаются и в роде *Caryopteris* [13, стр. 118]. Завязь *Phacelia* (Hydrophyllaceae) очень напоминает завязь *Cordia* (Boraginaceae — Cordioideae) не только внешним видом, но и строением и прикреплением семезачатков, отличаясь только отсутствием перегородки, разделяющей полость плодолика на два ложных гнезда [14, стр. 339].

По внешнему расчленению пестика среди родственных форм имеются переходы от совершенно цельной завязи до образования характерной для этих семейств отчетливо четырехлопастной завязи при сохранении двурыльцевого столбика. Один такой ряд прослеживается в семействе Boraginaceae от Ehretioideae через Heliotropioideae к Boragi-noideae [15, стр. 433]; другой ряд имеется в семействе Verbenaceae от *Avicennia* до *Verbena* [15, стр. 313].

Данные онтогенетического метода также подтверждают наличие двух плодолистиков у губоцветных и бурачниковых. Описывая органогенез цветков *Borago officinalis* L. и *Stachys recta* L. [17, стр. 554—555, 547—548, табл. 112, 114], Пэйе показал, что медианные плодолистки закладываются в виде двух полулунных валиков, которые растут, срastaются и схождением сростшихся краев образуют два гнезда внутри завязи бутылковидной формы. Пластинка, берущая начало от середины стенки (из района средней жилки плодолика), врастает внутрь гнезд и делит каждое из них на два ложных, заключающих по одному семезачатку. Перегородки растут очень мало, а боковые стороны плодолика под давлением семезачатков вздуваются и образуют снаружи четыре бугорка, которые перерастают основание столбика и делают его «гинобазическим». Этот процесс можно наблюдать при изучении под бинокулярным микроскопом молодых пестиков в бутонах разного возраста (рис. 1—4).

Исследование васкулярной анатомии цветков также указывает на двучленность гинецея. Так, у *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae) после отделения пучков в чашелистики, лепестки и тычинки стель дает четыре брюшных пучка и на этом прекращается (рис. 5). Каждый из этих пучков поднимается по плодолисту, не сливаясь с соседним, и входит в качестве плацентарного в семезачаток. Два спинных пучка возникают в медианной плоскости (рис. 6) в паренхиме сердцевины цветоложа вне видимой связи со стелью; они приближаются к центру между бугорками и поднимаются в столбик (рис. 7).

Все попытки обнаружить соединение спинных пучков со стелью цветоложа успехом не увенчались, хотя Лоуренс утверждает [15, стр. 440, рис. 48—50], что оно имеется у близкого вида *Pulmonaria saccharata* Mill. и у всех других изученных ею представителей бурачниковых, кроме *Coldenia*. Хэнслоу, по-видимому, первый указал на появление в паренхиме двух групп крупных трахеид, которые выше превращаются в спинные пучки [18, стр. 189]; у *Anchusa* и *Echium calycinum* они независимы на всем протяжении, а у *Symphytum officinale* L. вскоре после появления посылают ветви к четырехугольному кольцу васкулярной ткани, из которого дифференцируются брюшные и боковые пучки гинецея. Грэло описывает подобное же образование спинных пучков у *Nonnea flavescens* [19, стр. 331, 332]. По его данным, у *Pulmonaria saccharata* все шесть пучков на всем протяжении полностью не-

зависимы от остальных. Среди губоцветных наблюдалось образование в паренхиме двух групп трахеид у *Phlomis fruticosa* L. [20, стр. 47] и *Salvia pratensis* L., слияние двух групп в одну у *Mentha silvestris* L. и *Calamintha nepeta* (L.) Savi, анастомозы групп с плацентарными пучками на некоторой высоте, подобные описанным у *Symphytum*, *Nepeta grandiflora* M. B., *Ajuga reptans* L., *Lavandula vera* L. и других видов [19, стр. 332]. Эти явления, по-видимому, можно объяснить поздней дифференцировкой сосудистой ткани и тем, что разные наблюдатели использовали различные стадии развития цветка для изготовления срезов.

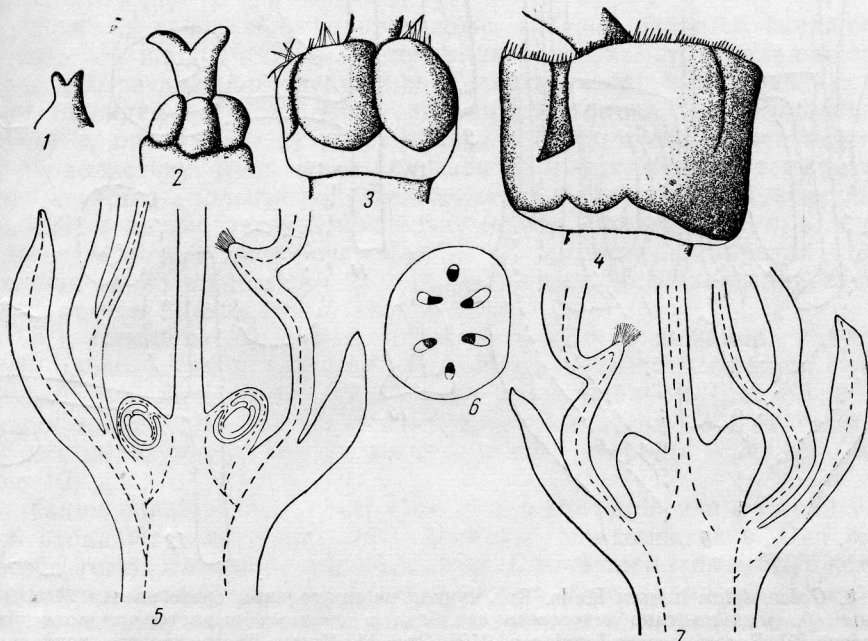


Рис. 1—4. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. Стадии развития пестика в бутонах разного возраста. Рис. 5—7 *Pulmonaria obscura* Dumort. Рис. 5. Ход пучков на продольном срезе цветка в плоскости выростов завязи. Рис. 6. Пучки на поперечном срезе основания завязи. Рис. 7. Ход пучков на продольном срезе цветка в медиальной плоскости. Рис. 1—4 оригинальные, исполнены С. А. Смирновой. Рис. 5—7 оригинальные, исполнены Т. П. Закалюкиной

Примерно такой же характер, как у *Pulmonaria obscura* Dumort., имеет и ход пучков в пестике *Galeobdolon luteum* Huds. (Lamiaceae, рис. 8).

Из кольца васкулярной ткани стели этого вида образуются сразу шесть следов — два спинных, которые дают по обильно ветвящемуся боковому пучку в абаксиальную стенку бугорка завязи и направляются в столбик, и четыре брюшных, проходящих по адаксиальной стенке бугорка и ответвляющихся плацентарные тяжи семязачатков.

Таким образом, в основании под завязью проходит сосудистое оснащение, в типе характерное для любого димерного синкарпного гинецея.

Что касается данных тератологии, то Декандолль наблюдал у *Stachys cretica* L. три двусильных столбика (при этом шесть семязачатков), два и три свободных столбика [91, стр. 150]. Кло встретил экземпляр *Stachys silvatica* L., который имел пестик с шестью равны-

ми бугорками, расположенными по кругу, а из его центра выходил гинобазический столбик с тремя надрезами, подобными тем двум, которые несет столбик в нормальном цветке [22, стр. 170]. Другой столбик той же особи с трехнадрезным столбиком имел лишь четыре доли завязи, но две передние были более развитыми, чем задние, и обнаруживали медианный надрез и двулопастной верхний край. Гэй наблю-

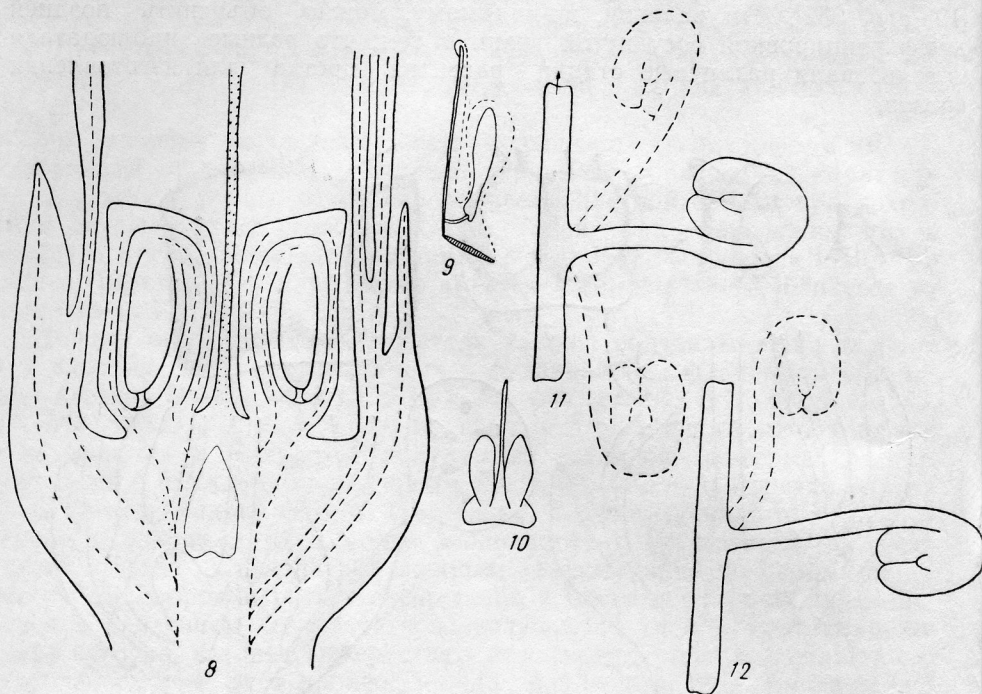


Рис. 8. *Galeobdolon luteum* Huds. Ход пучков на продольном срезе цветка. Рис. 9—10. Схемы образования гинобазического столбика и спинных выростов плодолистика у Rosaceae [9], Boraginaceae, Lamiaceae [10]. Рис. 11. Схема прямостоячего, горизонтального и висячего эпитропного семезачатка Boraginaceae. Рис. 12. Схема прямостоячего и горизонтального апотропного семезачатка Lamiaceae. Рис. 8 исполнен Т. П. Закалюкной. Рис. 9 и 10 приводятся из работы Винклера [27; 25, фиг 6], рис. 11 и 12 даны по Гушулеаку [31, 837, фиг 3]

дал у того же вида все переходы от нормального пестика к пестику [21, стр. 170—171], который имел почти правильную, удлиненную или эллипсоидальную завязь с цельной или слабо углубленной верхушкой и двураздельным столбиком. Завязь одногнездная, без каких-либо перегородок, с двумя париетальными плацентами, несущими по два крючковидных выроста обычно без семезачатков. В позеленевшем цветке *Myosotis caespitosa* Schultz Жермен де Сэн Пьер обнаружил вместо пестика два супротивных листа, которые, несомненно, являлись плодолистиками как по медианному положению внутри круга тычинок, так и на основании сравнения с менее метаморфизированными плодолистиками других уродливых цветков, суженными в верхней части в ясно заметный столбик [23, стр. 897].

Появление добавочного столбика одновременно с одним двойным или двумя отдельными бугорками завязи, превращение гинецея в паракарпный с двумя постенными плацентами и образование двух (а не большего числа) зеленых листочков вместо пестика — подтверждают наряду с данными других методов двучленность нормального

гинецея и заставляют признать ошибочными выводы Челябинского [24, стр. 87] и Саундерс [25, стр. 443, 447] о наличии у бурачниковых и губоцветных четырех плодолистиков.

Все эти данные неопровержимо свидетельствуют о том, что структура, на которой образуются бугорки завязи, является не цветоложем, как часто считают [26, стр. 99; 4, стр. 16], а частью гинецея, его гнездами и перегородками, спинными, брюшными и отчасти боковыми районами двух плодолистиков, а позднее, при созревании диаспор, — частью плода. Ее называют «гинобазисом» [26, стр. 99] или «основной подушкой» [27, стр. 31], в карпологии ее следует называть основанием плода (carpobasis)

Если же гинобаза — не цветоложе, гинецей является синкарпным, а число его плодолистиков не превышает двух, то отделяющиеся от плода четыре диаспоры неправильно называть *орешками*, так как этим наименованием отличают части апокарпного плода типа *Ranunculus* и *Potentilla*, опадающие от плодоложа и соответствующие каждый одному плодолистiku. Еще менее пригоден для этих диаспор термин «плодик», которым пользуются Блимович [28, стр. 72], Жуковский [12, стр. 405] и другие авторы, поскольку кроме опадающих орешков это понятие включает листовочки *Trollius* и *Spiraea*, костяночки *Rubus*, остающиеся на плодоложе. С использованием этого названия в совершенно другом смысле нельзя согласиться.

Эти «орешки» являются стянутыми при основании вздутиями ткани плодолистиков. Они очень напоминают выросты спинной стороны пестиков розоцветных с «гинобазическим» столбиком (рис. 9) и отличаются только тем, что вместо медианного вздутия на каждом плодолистике образуются два боковых, по обе стороны средней жилки (рис. 10)

Таким образом, при созревании плода Boraginaceae и Lamiaceae от него опадают только наружные выросты плодолистиков. Они оказываются гомологичными створкам боба *Carmichaelia australis*, которые отделяются благодаря кольцевому разрыву перикарпия по обе стороны средней жилки, вместе с краями плодолистика остающейся на растении, внешне напоминая рамку стручка Brassicaceae [29, стр. 185, 188]. Разница заключается лишь в том, что у *Carmichaelia* опадающие створки с внутренней стороны не закрыты, а у бурачниковых и губоцветных кольцевая щель отделения закладывается в ткани, заполняющей основание бугорка во время созревания, и заключенное в диаспоре семя со всех сторон защищено перикарпием от воздействия окружающей среды.

Если бы плоды бурачниковых и губоцветных были бы дробными и распадались на мерикарпии, то мерикарпиев было бы два, по числу плодолистиков, а не четыре. Кроме того, каждый мерикарпий должен был бы иметь комиссуру, образовавшуюся в результате продольного септицидного разделения плода по швам срастания плодолистиков [30, стр. 495], «боковую раневую поверхность» [27, стр. 31]. Лишь в редких случаях (например, у *Tournefortia*) это явление действительно бывает, но в типе ни септицидного разделения, ни комиссур нет. Даже если предположить, что у бурачниковых и губоцветных в связи с образованием в гнездах завязи ложной перегородки развивается особый тип дробного плода, который распадается на четыре части [3, стр. 260], то комиссуральных поверхностей на каждой из них было бы две, по двум плоским сторонам контакта квадрантов. Однако ничего подобного комиссурам мерикарпиев Apiaceae, Aceraceae, Malvaceae, отличающимся по цвету и характеру поверхности от наружных частей перикарпия,

мы не наблюдаем. Здесь даже если односеменные диаспоры сближены, оказывают давление друг на друга и имеют две плоские внутренние грани (*Onosma*, *Anchusa*, большинство *Lamiaceae*), никаких боковых следов разрыва на них не видно. Только в одном месте, обычно в основании диаспоры, имеется рубчик на месте ее прежнего прикрепления к плоду (карпобазису). Форма и размер его характерны для родов, но в общем довольно постоянны у губоцветных и сильно различаются от рода к роду у бурачниковых, у которых он может быть удлинненным (*Lappula*) или даже очень крупным, занимающим значительную часть плоского основания (*Cynoglossum*)

Швы срастания двух плодолистиков находятся ниже опадающих диаспор и входят в состав основания плода, остающегося прикрепленным к плодоложу, поэтому плод не является *дробным*, а его члены не могут быть названы *мерикарпиями* [31, стр. 829]. Поскольку каждый из плодолистиков не делится в поперек вдоль, подобно распадающемуся бобу некоторых видов *Astragalus*, по средней жилке и ложной перегородке, но лишь дает опадающие боковые выросты по обе стороны спинного пучка, их нельзя называть и *полумерикарпиями* [32, стр. 87]. Таким образом, от принятой обычно формулировки плода *Boagineseae* и *Lamiaceae* ничего не остается: *он не является ни дробным, ни распадающимся, а опадающие его части не представляют собой орешки* [33, стр. 969].

Диаспоры подобного рода немецкие ботаники вслед за Нээзом фон Эзенбек [34, стр. 384] называют *Klausen* [35, стр. 421; 13, стр. 13; 31, стр. 829; 27, стр. 28; 29, стр. 185]. К сожалению, подходящего русского синонима нет. Как нам кажется, пока удобнее воспользоваться термином «эрем» (*Eremus* Nees) [34, стр. 384; 36, стр. 451; 35, стр. 421; 37, стр. 87, 36, стр. 1777].

Что касается всего плода в целом, то Винклер [27, стр. 28] и Штопп [29, стр. 185], исследовавшие его развитие, приходят к выводу, что его следует называть «коробочкой с дырочками», поскольку отделение эремов от плода происходит благодаря кольцевому разрыву ткани плодолистика. Однако такое наименование нельзя принять, так как *capsula pelticida* и без того охватывает самые разные плоды, имеющие, несомненно, совершенно различное происхождение. Расширять и без того очень сборную группу за счет включения в нее плодов *Boagineseae*, *Lamiaceae* и части *Verbenaceae* нам кажется совершенно неправильным.

Неудачны также названия «четырёхорешек», «четырёхорех», «четырёхкостянка» [38, стр. 178, 192], «четырёхсемянка» [14, стр. 321; 31, стр. 829], потому что эремы не являются апокарпными орешками и костянками, нижними синкарпными орехами и нижними паракарпными семянками.

Бриссо-Мирбель предложил для обозначения плода губоцветных и бурачниковых термин «ценобий» (*coenobio*) [33, I, стр. 340, и II, стр. 816—817], принятый Нээзом фон Эзенбек [34, стр. 384] и Бишофом [36, стр. 451]. Под этим названием понимали плод, происшедший из верхней завязи и двух плодолистиков, который имеет остающуюся чашечку и при созревании распадается на четыре односеменных гнезда [40, стр. 41]. В связи с новыми данными относительно образования этого плода формулировку понятия следует несколько изменить. *Ценобием* (*Coenobio* Mirb.) *называется верхний плод с покрывалом или оболочкой, образующийся из димерного синкарпного гинецея с ложночетырёхгнездной завязью, в котором четыре односеменных эрема образуются путем выпячивания и отделения при созревании вместе с семенем боковых сторон каждого плодолистика. С добавлением к ценобию плодов*

Оснпасаеае, предложенным Бишофом [36, стр. 451] и лишаящим этот карпологический тип естественности, нельзя согласиться тем более, что для плода Оснпасаеае уже имеется термин *Sarcobasis* DC [40, стр. 14].

Ход развития ценобия у бурачниковых и губоцветных представляется идентичным. Однако имеются указания на то, что их плоды представляют собой конвергентные образования, не имеющие общего происхождения. Авторы обращают внимание на различия в анатомии перикарпия эремов и ориентировке семезачатков.

Сравнение гистологического строения эремов бурачниковых и губоцветных привело З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалова к выводу, что эремы бурачниковых отличаются развитием склеренхимы в периферической, а эремы губоцветных отличаются развитием склеренхимы во внутренней части перикарпия [38, стр. 177—179]. На этом основании они считают их резко отличными, конвергентными и даже называют их «четырёхорех» и «четырёхкостянка». Однако четкостью это разделение не отличается. Так, плод *Heliotropium* З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалов считают четырёхорехом, правда, отмечая его резкие отличия от остальных *Вогагинасаеае*, но рис. 6, который они приводят, показывает, что этот плод не отличается от «сухой четырёхкостянки». Такой же околоплодик имеет и *Tournefortia* [41, стр. 58]. У *Cynoglossum*, *Rindera*, *Lappula* [41, стр. 58], *Caccinia*, *Omphalodes*, *Asperugo* [42, стр. 46] кроме утолщенного и одревесневшего экзокарпия твердый слой образует и эндокарпий. Среди губоцветных наряду с тем, что З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалов считают типичным, встречается отсутствие одревеснения и сдавливание наружных и внутренних слоев перикарпия (*Phlomis tuberosa* L. по их данным), утолщение наружного эпидермиса (*Phlomis tuberosa* L., по нашим наблюдениям, *Marrubium*, *Lamium*, *Rosmarinus* и других родов [28, стр. 73]). Механическая ткань у губоцветных может не развиваться вообще [28, стр. 74]. Все это показывает, что расположение склеренхимы в эремах двух семейств достаточно разнообразно, а попытку З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалова провести резкую границу между «четырёхорехами» и «четырёхкостянками» нельзя не признать неудачной. Однако анатомические различия между ними все же существуют: А. И. Федосеева находит их в строении клеток склеренхимы [42, стр. 59].

Гораздо более существенными кажутся отличия бурачниковых и губоцветных по положению семезачатка в гнезде. После Агарда, который установил значение семезачатка для систематики крупных групп покрытосеменных [43], бурачниковые, имеющие *эпитропные* семезачатки, были отделены от губоцветных с *апотропными*, причем среди других *Tubiflorae* их часто рассматривали как семейства не близко родственные, но развившиеся параллельно.

Специально занимавшийся этим вопросом Гушулеак [31, стр. 851] установил, что для *Вогагинасаеае* характерны все три варианта *эпитропных* семезачатков — восходящий, горизонтальный и всячий (рис. 11), а *Ламиасаеае* свойственны только две формы *апотропного* семезачатка — восходящий и горизонтальный (рис. 12). Эти типы достаточно резко делят на две группы и другие ближайшие семейства порядка *Tubiflorae*: 1) *Вербенасаеае* и *Сонвольвулаеае*, которые, подобно губоцветным, имеют *апотропные* семезачатки, и 2) *Гидрофиллаеае* и *Полемониасаеае*, характеризующиеся, как и бурачниковые, *эпитропными* семезачатками [14, стр. 349]. Никаких переходов между этими типами в пределах рассматриваемых нами семейств пока не найдено, хотя теоретически они мыслимы путем скручивания семянки по ее продольной оси [1, стр. 859] или в виде общего происхождения от предков с *плевротроп-*

ными горизонтальными семезачатками, как у спирейных [44, стр. 46].

Сопоставляя приведенные выше данные, можно прийти к заключению, что ценобий как тип плода произошел из димерных коробчатых синкарпных плодов более примитивных Tubiflorae путем уменьшения числа семезачатков и семян до двух в гнезде*, потери способности к вскрыванию и образования парных боковых выростов стенки плодолистика по обе стороны средней жилки эремов. Наличие на их поверхности крыльев (*Rindera*), шипов (*Lappula*, *Cynoglossum*), ослизнение околоплодника (многие *Lamiaceae*) и расположение эремов в полузакрытой спайнолистной чашечке представляют собой различные приспособления к распространению ветром, животными или баллистическому.

Поскольку ценобии бурачниковых и губоцветных отличаются ориентировкой семени и отчасти гистологически, возможно, что они произошли из разных коробчатых плодов и заслуживают в морфогенетической классификации разделения на «ценобий с эпитропными семенами» и «ценобий с апотропными семенами» (*Coenobio seminibus epitropis*, *coenobio seminibus apotropis*)

Кроме того, в семействе Boraginaceae Флоры СССР от типичного ценобия с эпитропными семенами отличаются плоды *Tournefortia Cerinthe* и *Rochelia*.

Плод *Tournefortia* лишен эремов и при созревании распадается на две плоско-выпуклые двусеменные половинки, не оставляющие колонки. Их отделение осуществляется по трансверсальной линии, то есть по настоящей перегородке между двумя плодолистами, септицидно. Поскольку он родствен настоящим ценобиям, его можно назвать *дробным ценобием* (*Coenobio schizocarpum*), а опадающие части — мерикарпиями.

Плод *Cerinthe* имеет только два «эрема» вместо четырех обычных (*ценобий дизрепный* — *Coenobio dieremum*). Каждый из них имеет два семени; часто «эремы» бывают двувершинными. Однако это не мерикарпии типа *Tournefortia* и не сросшиеся попарно эремы одного плодолистика, которые располагаются в цветке медианно: опадающие части плода стоят трансверсально. Следовательно, каждая из них принадлежит наполовину одному, наполовину другому плодолисту и является результатом спайки, точнее, совместного роста двух эремов, разделенных настоящей перегородкой, тогда как медианные части плода, ложные перегородки и центральные краевые плаценты остаются на растении после опадения этих *дизремов* (*Dieremus*) [29, стр. 186].

Плод *Rochelia* также имеет только два эрема, которые обычно не опадают, но распространяются вместе с основанием плода и чашечкой, узкие и загнутые внутрь чашелистики которой служат крючками, которыми диаспора цепляется за шерсть животных и одежду человека. На срезах этих эремов легко убедиться в том, что они одиночные, а расположение в цветке и плоде доказывает их принадлежность одному плодолисту. Следовательно, в данном случае мы имеем дело с

* Лоуренс заметила у *Bourrieria* в верхней части завязи ответвления брюшных пучков, подобные пучкам семезачатков, но быстро исчезающие [15, стр. 435]. Их можно рассматривать как остаточные структуры, свидетельствующие о том, что у предков число семезачатков было большим.

У *Ehretioideae*, *Cordioideae* и *Heliotropioideae* Лоуренс отметила сращения брюшных пучков попарно в основании (*Ehretia viscosa* Fernald) или выше уровня семезачатков (*Cordia*, *Tournefortia*) и редукцию их выше плацентарного тяжа (*Ehretia canariensis* Miq., *Heliotropium*). Все эти явления следует расценивать как вторичные и несогласующиеся с мнением М. Г. Попова о том, что *Cordiaceae* являются предками всех бурачниковых [26, стр. 101], сухой плод которых произошел из костянки.

псевдомономерным ценобием (*Coenobio pseudomonotermum*), передний плодолистик которого недоразвит и не формирует семян и эремов.

Нередко недоразвитие эремов наблюдается и у типичных ценобиев (например, *Pulmonaria obscura* Dumort.), но это связано уже с тем, что семезачатки не образуют семян, по-видимому, потому, что оплодотворения не происходит. Как случайное явление, оно не заслуживает особого наименования.

Выводы

Данные сравнительно-морфологического, онтогенетического, васкулярно-анатомического методов исследования ясно показывают, что пестик бурачниковых и губоцветных образован двумя медианными плодолистиками, а гинецей является синкарпным. В результате врастания ложных перегородок из района средних жилок плодолистиков завязь вторично становится ложно четырехгнездой. Путем усиленного роста участков наружной стенки завязи, расположенных над семезачатками по обе стороны от средней жилки каждого плодолистика, завязь ко времени цветения образует четыре выроста, окружающих центральный «гинобазический» столбик. Выросты завязи при созревании отделяются от «гинобазы» (карпобазы), образованной краями плодолистиков, их средними жилками и соседними тканями, путем заложения кольцевой щели в плотном основании выроста, подобно той, которая отделяет створочки у «коробочек, вскрывающихся дырочками». Эти выросты не срастаются в цветке, не отделяются друг от друга при созревании, не представляют собой целого плодолистика или его продольной половины и потому не могут считаться мерикарпиями или полумерикарпиями, плод не является дробным. Отпадающие при созревании плода закрытые и не вскрывающиеся односеменные вздутия боковых сторон спинки плодолистиков не должны называться также «плодиками» или «орешками», поскольку они не образованы отдельными пестиками апокарпного гинецея. Для обозначения этих частей плода можно воспользоваться термином «эрем» (*Eremus* Nees ab Esenb.) Плод губоцветных, бурачниковых и некоторых вербеновых неправильно называть «коробочкой с дырочками», «четыреорешком», «четыреорехом», «четырекостянкой» и «четырехсемянкой», так как эремы не являются створками, орешками, орехами, костянками или семянками. Он устроен настолько своеобразно, что заслуживает выделения в особый тип, которому может быть дано название «ценобий» (*Coenobio* Mirb.). В зависимости от ориентировки семян в эремах этот тип подразделяется на «ценобий с эпитропными семенами» (*Boraginaceae*) и «ценобий с апотропными семенами» (*Lamiaceae*). В ценобии с эпитропными семенами наряду с типичным выделяются «дробный ценобий», «диэремный ценобий» и «псевдомономерный ценобий».

Ценобий возник из димерных коробчатых синкарпных плодов примитивных трубкоцветных путем уменьшения числа семезачатков и семян до двух в гнезде, потери способности к вскрыванию и образования спадающих эремов, распространяющихся ветром, животными и баллистически раскачиванием стебля.

ЛИТЕРАТУРА

1. Guşuleac M. Der genetische standpunkt in der Taxonomie der Früchte. Buletinul facultăţii de ştiinţe din Cernăuţi. XII (1938), 1939.
2. Winkler H. Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems. Beitr. Biol. Pflanzen, 27, Nr. 1, 1940.

3. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. МОИП, 1948.
4. Юзепчук С. В. Сем. CXL. Губоцветные — Labiatae Juss. Флора СССР, XX. Изд-во АН СССР, М. — Л., 1954.
5. Муравьева О. А. Таблица для определения семейств. В кн.: П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 8-е. Сельхозгиз, М. — Л., 1954.
6. Ветштейн Р. Руководство по систематике растений, т. II, ч. II. М., 1912.
7. Буш Н. А. Курс систематики высших растений. Учпедгиз, М., 1944.
8. Комарницкий Н. А. Морфология растений. В кн.: «Ботаника для педагогических институтов и университетов», т. I. Под ред. Л. И. Курсанова, изд. 5-е. Учпедгиз, М., 1950.
9. Комарницкий Н. А. Подкласс Вторичнопокровные (Metachlamydeae) или Спайнолепестные (Sympetalae) В кн.: «Ботаника для педагогических институтов и университетов», т. II. Под ред. Л. И. Курсанова, изд. 5-е. М. — Л., 1951.
10. Кудряшов Л. В. Размножение растений. В кн.: П. А. Генкель и Л. В. Кудряшов. Ботаника. Учебник для учительских институтов. Учпедгиз, М., 1950.
11. Письяюкова В. В. Класс Двудольные — Dicotyledoneae. В кн.: Т. Н. Гордеева, Ю. К. Круберг, В. В. Письяюкова. Практический курс систематики растений. Учпедгиз, М. — Л., 1953.
12. Жуковский П. М. Ботаника. «Советская наука», М., 1949.
13. J u n e l l S. Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. Symbolae Botanicae Upsalenses, 4, 1934.
14. Van Tieghem P. Structure du pistil et du fruit des Labiées, des Boragacées et des familles voisines. Ann. sci. natur. IX Série. Bot. et biol. végét., sér. IX, n° 6, 1907.
15. Lawrence J. R. A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the Boraginaceae. Amer. J. Bot., 24, No. 7, 1937.
16. Rao V. S. The floral anatomy of some Verbenaceae with special reference to the gynoceum. J. Indian Bot. Soc., 31, No. 4, 1952.
17. Payer J. B. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris, 1857.
18. Henslow G. On the vascular systems of floral organs and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. J. Linnean Soc. London, (Bot.), 28, No. 192, 1890.
19. Grelot P. Sur l'indépendance de certains faisceaux dans la fleur. C. r. Acad. sci., 125, n° 5, 1897.
20. Vidal L. La course des faisceaux dans le réceptacle floral des Labiées. J. Botanique, 12, n° 3, 1898.
21. De Candolle A. Notice sur les plantes rares cultivées dans le Jardin de Genève. Mém. Soc. Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 5, 1832.
22. Clos D. Observation sur le fruit des Labiées. Bull. Soc. bot. France, 2, 1855.
23. Germain de Saint Pierre E. Structure bicarpellaire de l'ovaire dans la famille des Borraginées, démontrée par l'étude d'une chloranthie du *Myosotis caespitosa*. Bull. Soc. bot. France, 4, 1857.
24. Čelakovský L. J. Das Reductionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplotemonie. Sitzungberichte der königlichen Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch—Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1894, 3, Prag, 1895.
25. Saunders E. R. Floral morphology, 2. Cambridge, 1939.
26. Попов М. Г. Сем. XCIX. Бурачниковые — Boraginaceae Lindl. Флора СССР, XIX. Изд-во АН СССР, М. — Л., 1953.
27. Winkler H. Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung. Sammelheft zur 113. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. 1940, Breslau, 1941.
28. Билимович О. Ф. Материалы по карпологии Labiatae. Анатомия околоплодника лекарственных Labiatae. Ученые записки Воронежского государственного ветеринарного института, 1, 1930.
29. Stopp K. Karpologische Studien. Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch—Naturwissenschaftlichen Klasse. Nr. 7, 1950.
30. Каден Н. Н. Типы продольного вскрывания плодов. Ботанический журнал, 47, № 4, 1962.
31. Guşuleac M. Über die Orientierung des Ovulums bei den Boraginacean und Labiaten, nebst Ausblicken auf das System dieser Familien. «Omagiu lui Jon J. Nistor», Cernaşti, 1937.
32. Забинкова Н. Н. и Кирпичников М. Э. Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по систематике высших растений, вып. II. Изд-во АН СССР, М. — Л., 1957.
33. Каден Н. Н. К вопросу о дробных плодах. Ботанический журнал, 49, № 7, 1964.
34. Nees von Esenbeck C. G. Handbuch der Botanik. II. Nürnberg, 1821.

35. (Beck von Mannagetta) Pascher A. und Pohl F Frucht und Same. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2 Aufl. IV, Jena, 1934.
36. Bischoff G. W Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. I. Nürnberg, 1833.
37. Каден Н. Н. Еще о способах вскрывания плодов. Ботанический журнал, 49, № 12, 1964.
38. Артюшенко З. Т. и Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек. Труды БИН АН СССР Серия VII. Морфология и анатомия, вып. 2, 1951.
39. Brisseau-Mirbel C. F Elémens de physiologie végétale et de botanique, I, II. Paris, 1815.
40. Dumortier B. C. Essai carpographique présentant une nouvelle classification des fruits. Bruxelles, 1835.
41. Федосеева А. И. Микрокарпологическая таблица для определения родов бурачниковых европейской части СССР Труды Воронежского государственного университета, 36. Почвенно-ботанический вып., 1956.
42. Федосеева А. И. К анатомо-карпологической характеристике сем. Boraginaceae. Труды Воронежского государственного университета, 7, Ботанический отдел, 1935.
43. A g a r d h J. G. Theoria systematis plantarum. Lund, 1858.
44. Каден Н. Н. Морфогенез апокарпных плодов (на примере спирейных) Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (май 1957 г.) Тезисы докладов, вып. 1. Изд-во АН СССР, Л., 1957

Поступила в редакцию
29. 12 1963 г

Кафедра
высших растений