

Н. Н. Каден, В. Р. Кондорская

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКА И ПЛОДА ЛОХОВЫХ

Плод лоховых (Elaeagnaceae Juss.) у разных авторов получал различные названия и морфологические характеристики: «семянка» (Richard, 1823; Eichler, 1878; Servettaz, 1909); «ложная ягода, или лучше ложная костянка» (Gilg, 1894a); «ложный ягодообразный, или костянковидный плод» (Веттштейн, 1912); «плод костянкообразный... его сочная часть развивается из цветоложа», и далее — для облепихи: «плод костянка, сочная... косточка с продольной бороздкой на одной стороне», и для лоха «плод-костянка... сухая... косточка продолговатая, с восемью бороздками» (Горшкова, 1949); «плод-орех, но часто разрастающееся вокруг плода и становящееся мясистым цветоложе плотно охватывает плод, делая его похожим на костянку» (Уранов, 1962); «цветоложе сильноогнутое, при развитии плода разрастается и принимает участие в образовании полусочного плода типа костянки (у лоха) и сочной (у облепихи)» (Жуковский, 1964); «плод-орех остается заключенным в трубку чашечки, становящуюся целиком или частично мясистой, вследствие этого костянковидный» (Melchior, 1964).

В то время как цитированные авторы считают гинецей лоховых состоящим из одного плодолистика, А. Л. Тахтаджян (Takhtadjan, 1959) называет его псевдомономерным, ссылаясь на Кронквиста (Cronquist, 1957), хотя последний также указывает на его мономерность.

Следовательно, для того чтобы понять морфологическую природу плода лоховых и судить, насколько правильны его названия и характеристики в учебниках и руководствах, следует выяснить: 1) сколько плодолистиков образуют гинецей; 2) какая часть плода создается гинецеем; 3) каково участие цветоложа в формировании плода; 4) за счет чего возникает «косточка» и характеризует ли она все роды семейства.

Интересно, что ответы почти на все эти вопросы содержатся в монографии о семействе, опубликованной более 50 лет назад

(Servettaz, 1909) и, видимо, оставшейся неизвестной большинству авторов современных учебников и руководств.

Данные сравнительной морфологии. Пестичный цветок *Hipporhaë* и *Shepherdia* имеет один пестик. Его верхняя завязь несет бороздку по брюшному шву, протягивающуюся и на стилодий. Канал стилодия заполнен трансмиссионной тканью. Язычковидное или полуцилиндрическое рыльце покрыто сосочками только с брюшной стороны. Плацента имеет вид сдвинутой к стенке завязи короткой мясистой колонки, соединенной выступающей лентой ткани с одним или другим краем плодолистика. Плоскость симметрии анатропного, крассинуцеллярного и двупокровного семезачатка перпендикулярна плоскости симметрии плодолистика. Если в завязи развиваются два семезачатка (что бывает примерно в двух цветках из десяти), то плацента занимает медианное положение, почти достигает спинки плодолистика и соединяется с обоими краями его, а семезачатки, обращенные один к другому семешвами, расходятся в стороны (Servettaz, 1909).

Пестик обоеполого цветка *Elaeagnus* отличается полым стилодием с каналом, более ясно выраженной бороздкой по брюшному шву и всегда единственным семезачатком в завязи (Servettaz, 1909).

Брюшной шов пестика адаксиален по Эйхлеру (Eichler, 1878) и Ван Тигему (Van Tieghem, 1871) и абаксиален по Серветтазу (Servettaz, 1909). По нашим данным, положение пестика не фиксировано, и он может располагаться в цветке различным образом.

Околоцветник у *Hipporhaë* состоит из двух, у *Shepherdia* и *Elaeagnus* — из четырех листочков. В нижней части цветка имеется трубчатый орган, который целиком или только нижней частью (у лоха) охватывает пестик и сохраняется при плоде в виде более или менее сочной оболочки.

Цветки лоха обоеполые и несут на верхушке этой трубки четыре тычинки, чередующиеся с листочками околоцветника. Цветки облепихи и шефердии однополые, тычиночные, с четырьмя и восьмью членами андроея, расположенными против листочков околоцветника и между ними. С тычинками у шефердии чередуются восемь нектарных железок, имеющиеся и в пестичных цветках. У лоха в месте перехода нижней суженной части трубки в верхнюю расширенную развит более или менее выступающий нектарный диск. Анемофильная облепиха нектарников не имеет.

Данные онтогении. У каждого из трех родов *Elaeagnaceae* пестик закладывается в виде одного бугорка, который затем становится подковообразным, охватывает появляющийся семезачаток и замыкается краями на брюшной стороне (Servettaz, 1909).

Члены околоцветника закладываются обычно в виде двух — четырех бугорков, а затем, в результате быстрого интеркалярного роста происходит вытягивание трубки. При созревании плода верхняя часть трубки у лоха засыхает и опадает, а у облепихи и шефердии засохшие верхушки листочков околоцветника сохраняются на вершине плода (Servettaz, 1909).

Данные васкулярной анатомии. В пестике облепихи и шефердии проходят три пучка: средняя жилка, доходящая до верхушки рыльца, и два краевых пучка по бокам брюшного шва, достигающие лишь основания стилодия. Последние дифференцируются полностью лишь во время созревания плода в виде амфикрибральных пучков, тогда как в средней жилке флоэма примыкает к ксилеме снаружи и с боков. Все три жилки соединяются в цветоложе. В пестике лоха до рыльца доходят все три пучка, но краевые — одной флоэмой: дифференцированная ксилема кончается в основании стилодия. Пучок семезачатка ответвляется от одного из краевых пучков плодолистика в основании завязи (или от каждого из них в случае двух семезачатков), проходит по выступающей пластинке ткани в плаценту, семяножке и заканчивается в халазе. Этот пучок концентрический, с центральной ксилемой, но участки флоэмы более многочисленны и крупны в семяножке снаружи от семезачатка (Servettaz, 1909).

По трубке, окружающей пестик, проходят шесть (*Hippophaë*) или восемь (*Shepherdia*, *Elaeagnus*) концентрических пучков, входящих в листочки околоцветника. Каждый из листочков имеет среднюю жилку и два краевых пучка (Servettaz, 1909).

Ход пучков в цветке *Elaeagnus angustifolia* L. был прослежен и Ван Тигемом (Van Tieghem, 1871). По его данным, стель цветоножки дает сначала четыре следа, затем еще четыре, чередующихся с первыми. Все восемь пучков входят в трубку околоцветника, первые продолжают в его листочки, а вторые — в тычинки. В центре цветоножки остается один пучок, который разветвляется на три: медианный и два боковых. Последние поворачиваются ксилемой к спинной жилке. Только от одного из них в основании отделяется ветвь, которая входит в прямостоячий анатропный семезачаток.

Ниже приводятся более подробные данные по васкулярной анатомии цветков представителей всех трех родов семейства. Анатомия изучалась на сериальных продольных и поперечных срезах цветков, собранных в Ботаническом саду Московского университета на Ленинских горах.

Elaeagnus angustifolia L. Цветоножка имеет восемь пучков (рис. 1), которые входят в трубку, окружающую пестик. Четыре из них образуют средние жилки листочков околоцветника, а чередующиеся с ними разделяются каждый на три ветви: две из них входят в соседние листочки околоцветника в качестве их

краевых жилок, а третья — в тычиночную нить (рис. 2, 5). Нижняя треть трубки слегка расширена в середине и защищает завязь и нижнюю часть стилодия, а сверху трубка резко сужается. В этом месте образуется нектарный диск в виде широкого кувшина, охватывающего стилодий (рис. 1, 8 и рис. 2, 2). Проводящих пучков диск не имеет. Выше места его прикрепления трубка значительно расширяется, образуя крупный бокал (рис. 2, 2) с четырьмя (рис. 2, 5), реже — с пятью (рис. 2, 6) или даже шестью листочками околоцветника.

В самом основании трубки от одного или двух из восьми коллатеральных пучков отходит спинной пучок плодолистика, а от двух других — два его брюшных пучка (рис. 1, 2—9). Немного выше от одного из брюшных отходит пучок в семезачаток (рис. 1, 5). Последний загибается и располагается в тангентальной плоскости цветка (рис. 1, 5—7). Семезачаток обращен в сторону того края плодолистика, к которому он прикрепляется (рис. 1, 6). Пучки пестика заканчиваются на разных уровнях: спинной доходит до верхней части рыльца, а брюшные заканчиваются в стилодии (рис. 2, 2 и 4).

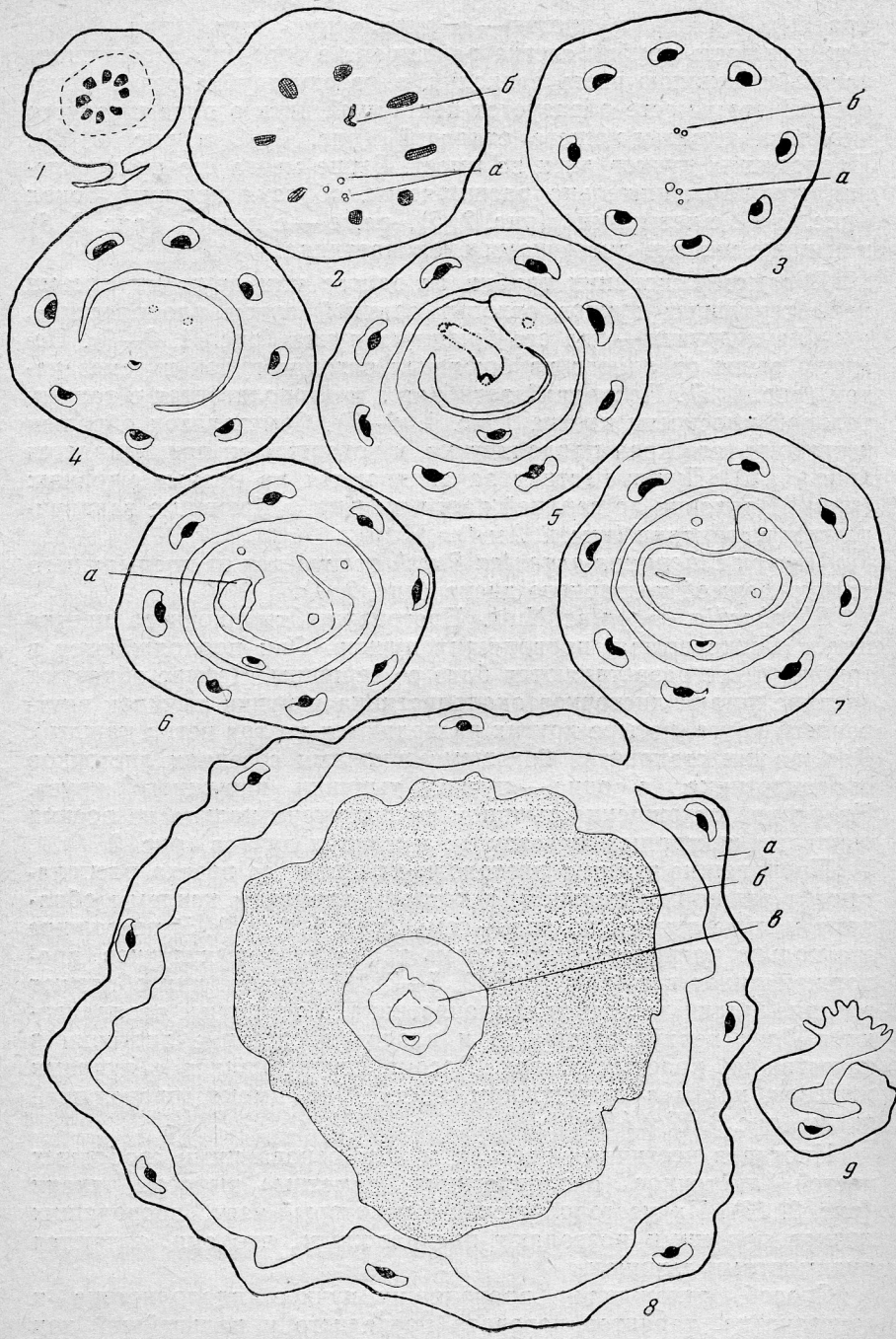
Цветок *Elaeagnus argentea* Pursh отличается от предыдущего только формой нектарного диска (рис. 2, 4).

Shepherdia argentea Nutt. Цветоножка тычиночного цветка имеет также восемь проводящих пучков. Они продолжают в трубке, и все разветвляются близ ее вершины. Четыре образуют средние жилки листочков околоцветника и пучки тычинок внутреннего круга, четыре других разделяются на три ветви каждый. Две из них становятся боковыми жилками соседних листочков околоцветника, а одна — пучком тычинки наружного круга. На уровне отхождения тычинок расположено кольцо из восьми овальных нектарных железок, не имеющих пучков (рис. 3, 1).

Проводящие ткани в цветоножке пестичного цветка располагаются сплошным кольцом, в котором элементы ксилемы образуют мелкие группы по два — семь (рис. 3, 2 и 3). В цветоложе это кольцо распадается на восемь коллатеральных пучков, продолжающихся в трубке (рис. 3, 5—7). Четыре из них образуют средние жилки листочков околоцветника, а остальные раздваиваются близ верхушки трубки и входят в соседние листочки в качестве их краевых жилок. Восемь чередующихся с пучками железок, как и в тычиночном цветке, не имеют проводящей ткани (рис. 3, 12 и 14).

Иногда в пестичных цветках между основаниями свободных частей листочков околоцветника заметны выросты ткани (рис. 3, 13). Их местоположение и некоторый изгиб проводящих пучков под ними позволяют предположить, что они являются рудиментами тычинок.

Способ отхождения проводящих пучков плодолистика и семезачатка, характер поворота последнего и дальнейший ход



пучков не отличаются от типа *Elaeagnus angustifolia* L. (рис. 1, 2—7; рис. 2, 2 и 3; рис. 3, 4—10).

Hippophaë rhamnoides L. Цветки облепихи в отличие от цветков лоха и шефердии имеют очень короткие цветоножки. Поэтому серии срезов были сделаны через все соцветие (колосовидная кисть); далее при описании пестичного цветка показано отхождение пучков в кроющий лист и цветоножку из стели оси соцветия.

Цветоножка тычиночного цветка имеет четыре проводящих пучка (рис. 4, 1). Каждый из них уже в цветоложе отделяет ветвь, идущую в тычинку. Два пучка становятся средними жилками, а два других раздваиваются и образуют боковые пучки соседних листочков околоцветника (рис. 4, 2—4).

В основании пестичного соцветия от стели его оси сначала отделяется пучок кроющего листа (рис. 4, 5, 6), затем от краев того же прорыва двумя дугами отходит проводящая ткань будущей цветоножки (рис. 4, 7). В ней видны шесть коллатеральных пучков, которые продолжают в трубке и на ее верхушке, не разветвляясь, становятся средними и краевыми жилками двух листочков околоцветника (рис. 4, 8—11). В основании свободных частей последних, т. е. на том же уровне, что и железки в цветке шефердии, образуется валик с волосками, не выделяющий нектара и играющий, видимо, только защитную роль (рис. 4, 19—20).

Способ отхождения и ход пучков плодolistика и семезачатка не отличаются от описанных для лоха (рис. 1, 2—7; рис. 2, 2, 3; рис. 4, 11—19).

Данные сравнительной анатомии. Стенка завязи облепихи, покрытая с обеих сторон эпидермисом, обнаруживает на срезе один-два ряда клеток мезофилла. У шефердии и лоха мезофилл состоит из большого числа слоев клеток, но у всех трех родов ко времени созревания семени под давлением последнего ткани стенки завязи сплющиваются, клетки мезофилла

Рис. 1. *Elaeagnus angustifolia* L. Схемы поперечных срезов цветка снизу вверх (увел. 45)

1 — цветоножка; элементы ксилемы образуют восемь групп; пунктиром обозначена граница флоэмы и коры; на поверхности — чешуевидный волосок; 2 — цветоложе: а — отхождение сосудов от двух пучков цветоножки в среднюю жилку плодolistика; б — группа спиральных элементов ксилемы одного из краевых пучков плодolistика; 3 — основание гипантия, восемь коллатеральных пучков: а — средняя жилка плодolistика; б — элементы ксилемы двух краевых пучков; 4 — место отделения гипантия от пестика; пунктиром обозначены краевые пучки плодolistика; 5 — семезачаток с тяжем прокамбия, отходящий от одного из краев плодolistика; б — краевые пучки плодolistика и пучок семезачатка с двумя-тремя очень мелкими элементами ксилемы: а — верхушка семезачатка; 7 — края плодolistика сомкнуты, но не срослись; 8 — гипантий (а), нектарный диск (б) и плодolistик с его средней жилкой (в); 9 — края плодolistика несомкнуты, с одной стороны с сосочками рыльца

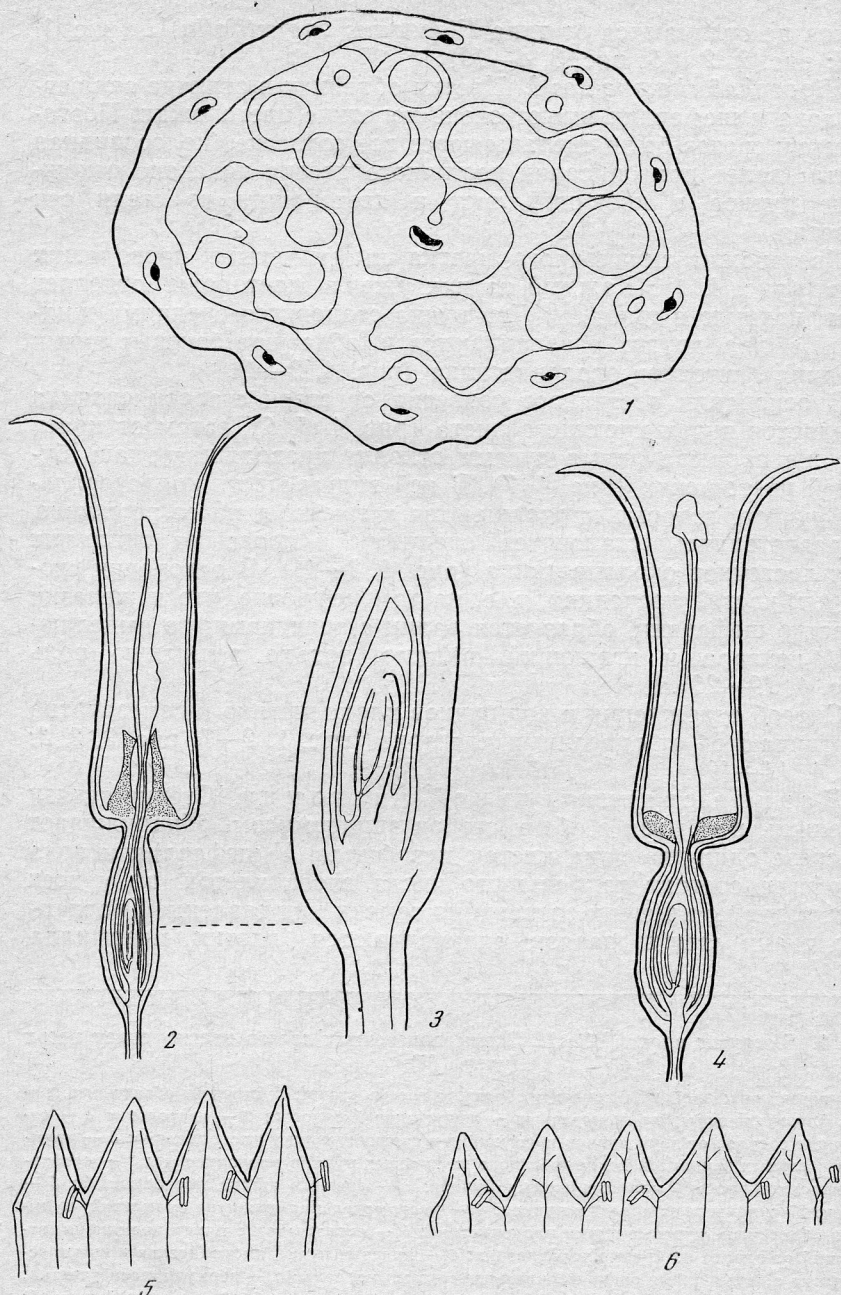


Рис. 2. *E. argentea* Pursh, схемы поперечного среза пятичленного цветка на уровне отхождения тычинок от гипантия (1, увел. 45), продольного среза цветка (4, увел. 6) и развернутого гипантия пятичленного цветка (6); *Eleagnus angustifolia* L.: схемы продольного среза цветка (2, увел. 6; 3, увел. 25) и развернутого гипантия (5)

разъединяются и перикарпий приобретает вид очень тонкого перепончатого мешка (Servettaz, 1909).

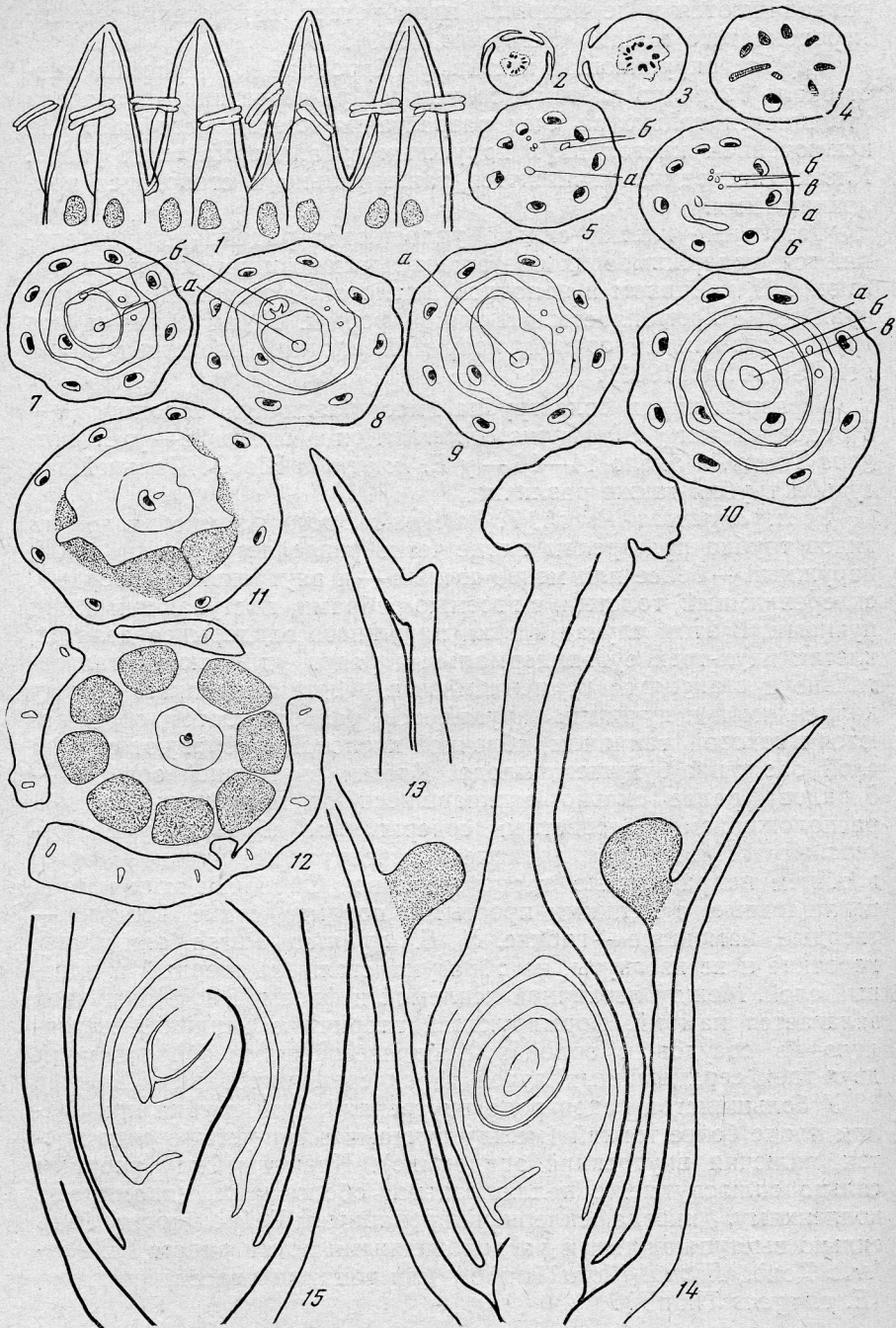
Трубка, окружающая пестик, у *Hippophaë* и *Shepherdia* имеет около 12 рядов клеток в толщину. При созревании плода она утолщается только за счет разрастания клеток мезофилла, за исключением клеток двух наружных субэпидермальных рядов. Клетки последних удлиняются тангентально и становятся колленхимными.

Остальные клетки сильно удлиняются радиально, разъединяются, содержимое их обогащается глюкозидом, кверцетином, глюкозой, таннином и яблочной кислотой; в них видны желто-оранжевые хромопласты различной формы. Таким образом, вся трубка становится сочной, покрытой плотной наружной кожей (Servettaz, 1909).

У разных видов лоха трубка имеет различную толщину (5—8 рядов клеток у *Elaeagnus conferta* Roxb., около 12— у *E. pungens* Thunb. и около 14—16 — у *E. hortensis* Bieb.). Дальнейшая судьба трубки также различна.

У *E. argentea* Pursh, *T. hortensis* Boeb. и немногих других видов трубка при зрелом плоде четко разделяется на два слоя: наружный — более или менее сочный — и внутренний — твердый, склеренхимный, толстый, с восемью ребрами, выступающими над пучками. В этом случае клетки наружного эпидермиса делятся, клетки двух-трех субэпидермальных рядов удлиняются тангентально и становятся колленхимными. Клетки, лежащие между колленхимой и пучками, округляются, разъединяются, обогащаются глюкозой, таннином, яблочной кислотой и образуют сочный слой оболочки будущего плода. Клетки внутренней зоны (4—5 рядов), ранее сильно отличавшиеся от наружных формой, расположением и бесцветным содержимым, образуют у *E. hortensis* Bieb. изогнутые, завитые и перепутанные пучки волокон, в общем направленные трансверсально. Оболочки этих клеток целлюлозные, с мелкими простыми порами; сухие волокна — твердые, намокшие — гибкие. У *E. argentea* Pursh они более короткие и не изогнуты, но образуют столь же твердый и плотный слой. Между первичной ксилемой и флоэмой восьми пучков залагается камбий, формирующий вторичную ксилему, состоящую из сосудов и волокон с одревесневшими оболочками и двух-трех сердцевинных лучей из склерифицированных клеток.

У большинства видов рода внутренний слой трубки при зрелом плоде более тонкий (между пучками в три-четыре ряда клеток, включая внутренний эпидермис). Клетки между ребрами сильно сплюснутые, с целлюлозными оболочками, напоминают колленхиму, иногда склерифицированные. Ребра могут быть сильно выступающими и расположенными почти рядом (*E. conferta* Roxb., *E. multiflora* Thunb.) или тонкими и расставленными (*E. pungens* Thunb.).



У *E. umbellata* Thunb. наблюдается промежуточный тип: ребра сильно выступающие, а промежутки между ними с крупными склерифицированными клетками (Servettaz, 1909).

В результате прошедших изменений зрелый плод оказывается окруженным сочной гомогенной (у облепихи и шефердии) или двуслойной (у лоха) оболочкой, более или менее сочной снаружи и более или менее толстой и твердой внутри. У *Hippophaë*, *Shepherdia* и видов *Elaeagnus* с тонким внутренним слоем трубки воздух, находящийся между оболочкой семени и перикарпием, дает возможность плодам плавать в течение месяца и распространяться водой. Сочная съедобная мякоть привлекает птиц. Орнитохория является основным способом распространения плодов лоха, тогда как у облепихи семена недостаточно защищены от разрушения: после кормления ими сойки ни одного неповрежденного семени не прошло через пищеварительный тракт (Servettaz, 1909).

Данные тератологии. Частые превращения тычиночных цветков *Hippophaë rhamnoides* L. и *Shepherdia argentea* Nutt. в обоеполюе путем образования в центре цветка нормального пестика можно рассматривать как атавизмы, доказывающие вторичность однополовости у этих родов. Кроме центрального пестика, у облепихи могут развиваться, вместо тычинок, дополнительные пестики числом до четырех, хотя чаще только два, за счет тычинок, чередующихся с листочками околоцветника. Такие пестики, в отличие от центрального, обычно не замкнуты, семязачатки в них недоразвиты, хотя и кажутся оформленными нормально. Уродливые цветки могут иметь два совершенно свободных листочка околоцветника или узкую уплощенную трубку. Они развиваются часто на верхушках верхних ветвей молодых, хорошо питающихся растений, а на взрослых обнаруживаются редко и в малом числе. Очень редко в центре цветка развиваются два плодолистика вместо одного (Servettaz, 1909). О двух-четырех плодолистиках в уродливых цветках, многочисленных

Рис. 3. *Shepherdia argentea* Nutt.

1 — схема развернутого гипантия тычиночного цветка; 2—12 — схемы поперечных срезов пестичного цветка снизу вверх (увел. 45): 2, 3 — цветоножка; на поверхности — чешуевидные волоски; 4 — цветоложе; отделение средней жилки плодолистика от одного из пучков цветоложа; 5 — основание гипантия: а — средняя жилка плодолистика; б — группы элементов ксилемы двух краевых пучков; 6 — основание гипантия: а — средняя жилка плодолистика; начало отделения пестика от гипантия и отхождение элементов ксилемы семязачатка (в) от ксилемы одного из краевых пучков плодолистика (б); 7—9 — гипантий, плодолистик, семязачаток с прокамбиальным тяжем (а) и отрезанной верхушкой (б); 10 — семязачаток: наружный интегумент (а) с пучком, внутренний интегумент (б) и нуцеллус (в); 11 — гипантий с основаниями нектарников, стилодий со средней жилкой плодолистика и полостью в центре; 12 — четыре отделяющиеся верхушки листочков околоцветника, восемь нектарных железок и стилодий; 13 — 15 — продольные срезы; 13 — верхушки листочка околоцветника с изгибом пучка (увел. 60); 14, 15 — пестичного цветка в двух плоскостях (увел. 50)

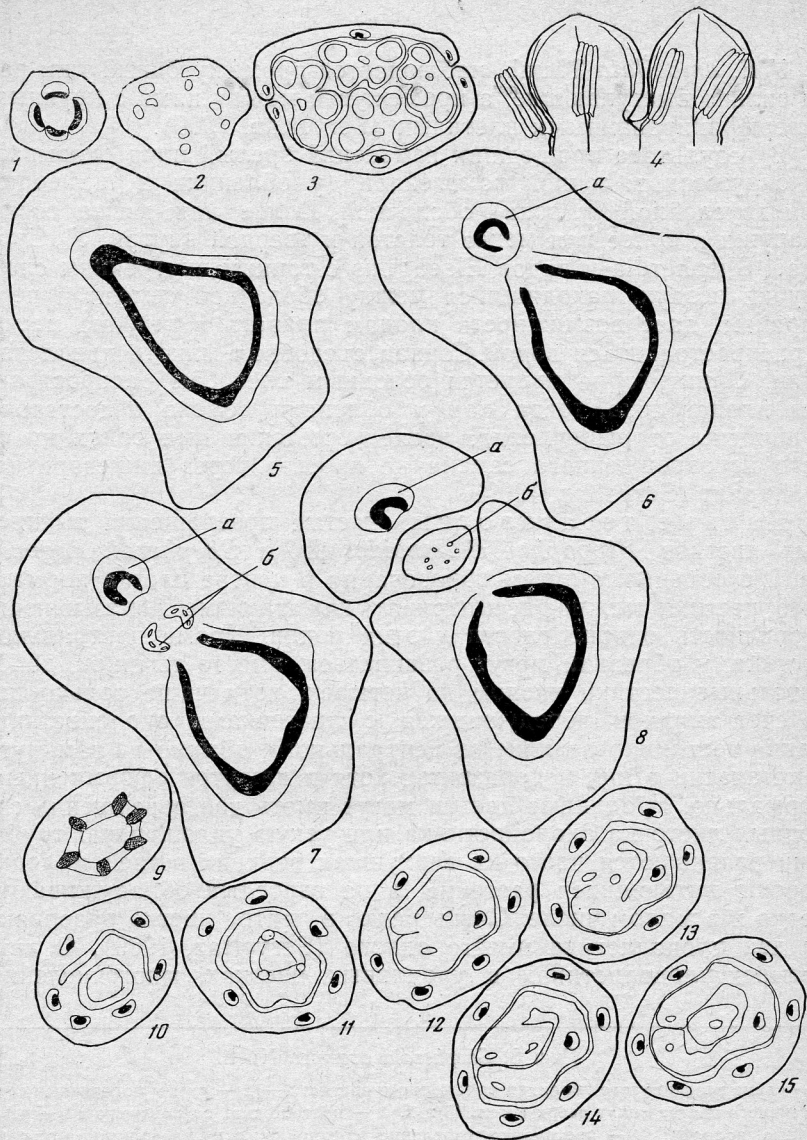


Рис. 4. *Hippophaë rhamnoides* L.

1—3 — схемы поперечных срезов тычиночного цветка (увел. 35); 1 — цветоножка; 2 — разделение пучков в цветоложе; 3 — два листочка околоцветника и четыре тычинки; 4 — схема развернутого тычиночного цветка; 5—8 — схемы поперечных срезов пестичного цветка снизу вверх: а — пучок кроющего листа цветка; б — пучки цветоножки (увел. 35); 9—18 — схемы поперечных срезов пестичного цветка снизу вверх (увел. 35); 9 — цветоложе, шесть групп элементов ксилемы; 10—11 — отделение гипантия от пестика и пучков плодолистика от стели; 12 — отхождение пучка семязачатка от одного из краевых пучков плодолистика; 13 — отхождение семязачатка от края плодолистика; 14, 15 — щель между несросшимися краями плодолистика;

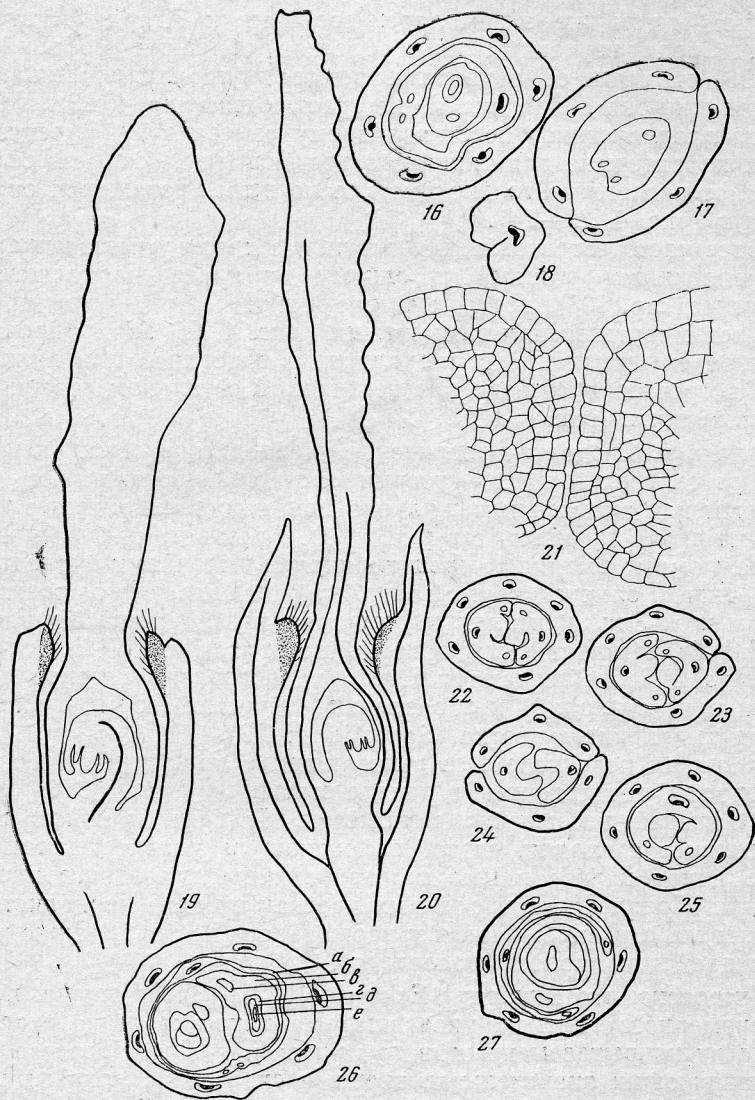


Рис. 4 (продолжение)

16 — сросшиеся края плодolistика; 17 — два листочка околоцветника и стилодий с тремя пучками; 18 — рыльце со средней жилкой плодolistика; 19, 20 — схемы продольных срезов пестичного цветка в двух взаимно перпендикулярных плоскостях (увел. 40); 21 — поперечный срез несросшихся краев плодolistика (ср. 14, 15) (увел. 525); 22—24 — схемы поперечных срезов аномального пестичного цветка с двумя плодolistиками на разных уровнях (увел. 35); 25 — схема поперечного среза аномального пестичного цветка с двумя семезачатками в плодolistике (увел. 35); 26 — схема поперечного среза незрелого плода с двумя семенами; 27 — то же с одним семенем и несомкнутыми краями плодolistика: *a* — перикарпий; *b* — наружный интегумент; *в* — его пучок; *г* — внутренний интегумент; *д* — нуцеллус; *e* — эндосперм (увел. 20)

на одном и том же экземпляре, сообщал и Агард (Agardh, 1858). Среди изученных нами цветков облепихи, собранных 8.V 1961 г., были обнаружены и цветки с двумя плодолистиками. В основании они сближены, но не срастаются (рис. 4, 22). Каждый из плодолистиков несет по одному семезачатку, имеет три пучка, характерные для типичного пестика (рис. 4, 23), и отличается от последнего только тем, что на всем протяжении он не замкнут (рис. 4, 22—24).

Боле часто встречающиеся пестики с двумя семезачатками, прикрепленными каждый к одному из краев плодолистика (см. выше, стр. 103), которые также имеют по три пучка, могут быть незамкнутыми или замкнутыми (рис. 4, 25, 26). Впрочем, неполное смыкание краев плодолистика в верхней или нижней части встречается нередко и у пестиков, в остальном совершенно нормальных (рис. 4, 21, 27).

У лоха наблюдается увеличение числа листочков околоцветника от четырех до пяти — восьми за счет раздвоения их, с нормальным или аномальным жилкованием и соответствующее увеличение числа тычинок (см. рис. 2, 1). Кроме того, в обычном цветке, помимо тычинок, чередующихся с листочками околоцветника, иногда заметен круг мелких стаминодиев, расположенных против них. Эта аномалия напоминает двухкруговой андроцей *Shepherdia* и может рассматриваться как атавизм. У *Elaeagnus hortensis* Bieb. наблюдаются также недоразвитие пестика (остается один стилодий) и образование, таким образом, функционально тычиночного цветка (Servettaz, 1909).

Учитывая перечисленные выше данные, мы можем ответить на вопросы, поставленные в начале статьи.

1. Гинецей, несомненно, мономерен. Наличие брюшного шва на завязи и стилодии, способ заложения и развития пестика, число и ход пучков в нем вполне типичны для одного плодолистика. Появление в уродливых цветках второго плодолистика с таким же строением, как и у нормального пестика, также подтверждает мономерность последнего.

Интересно, что Экардт (Eckardt, 1937) — автор теории псевдомономерного гинецея, указавший на такое строение гинецея у многих покрытосеменных, в том числе и у *Thymelaeaceae*, обнаруживающих значительное внешнее сходство с лоховыми по строению цветка и пестика, считал, однако, гинецей *Elaeagnaceae* истинно мономерным, а встречающиеся у них тератологические явления не могущими доказать наличие редуцированного второго плодолистика в пестике. О мономерности гинецея лоховых писали и многие другие авторы (Schlechtendal, 1856; Eichler, 1878; Gilg, 1894a; Günther, 1907; Servettaz, 1909; Melchior, 1964; и др.). Совершенно очевидно, что точку зрения А. Л. Тахтаджяна о том, что гинецей лоховых псевдомономерный (Takhtadjan, 1959), следует признать ошибочной.

Наличие в уродливых цветках второго плодолистика и пестиков с двумя семезачатками можно считать реверсиями предкового состояния, которые заставляют предполагать происхождение гинецея лоховых от многочленного апокарпного гинецея со многими семезачатками в каждом плодолистике.

2. Перикарпий, образующийся из стенки завязи, тонкий, пленчатый. Поэтому плод лоховых нельзя называть орехом из-за отсутствия склерификации перикарпия, нижней завязи и синкарпии. Неправильно считать его ягодой и костянкой, так как плод не сочный, не «полусочный», а сухой, перикарпий его не имеет косточки. Его неверно называть и семянкой. Совершенно прав Гильг (Gilg, 1894b), отвергающий это название из-за отсутствия нижней завязи, прирастания «рецептакулы» к плоду и считающий этот плод ложным. О том, что настоящие плоды неверно называть «ложными», писал Каден (1947).

3. Трубочатый или чашевидный орган, окружающий пестик лоховых, одними авторами считался осевым и назывался тором (Endlicher, 1836—1840; Schleiden, 1844), рецептакулой (Baillon, 1869; Gilg, 1894a) или вогнутым цветоложем (Eichler, 1878; Сосновский, 1901—1908; Уранов, 1962; Жуковский, 1964), другими— аппендикулярным: трубкой околоцветника (Schleiden, 1844; Schlechtendal, 1856; Servettaz, 1909; и др.) или трубкой чашечки (Richard, 1823; Melchior, 1964).

Осевая природа приписывалась этому органу на основании неправильной интерпретации фактов, наблюдаемых при изучении онтогенеза цветка. Совместный рост сближенных бугорков членов околоцветника и андроеца принимался за рост краев подстилающего их цветоложа. С таким же успехом стеблевую природу можно приписать и трубчатым частям всех спайнолепестных венчиков, несущих тычинки (Boraginaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae и т. д.). Вытягивание трубки прямо над ее основанием наблюдал Серветтаз (Servettaz, 1909). Сосудистое оснащение трубки не обнаруживает ни рекуррентных пучков, ни каких бы то ни было иных доказательств ее осевой природы. Вместе с тем, вряд ли правильно называть ее трубкой чашечки или простого околоцветника, учитывая наличие на ней тычинок у обоеполого цветка лоха и явно вторичное отсутствие андроеца у пестичных цветков облепихи и шефердии. Поразительное сходство цветков *Elaeagnus* и *Alchemilla* (рис. 5, 1, 2) дает право предположить, что у лоховых мы также встречаем гипантий, возникший в результате срастания в филогенезе и совместного роста в онтогенезе оснований чашелистиков и тычинок и сохраняющийся при апокарпном и мономерном плоде. Ход пучков в нем подтверждает это предположение.

Как у большинства розоцветных, гипантий лоховых, следовательно, аппендикулярен, а цветоложе принимает участие лишь в формировании основания гипантия.

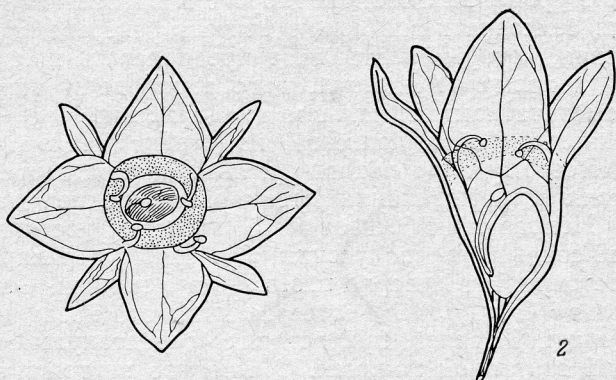


Рис. 5. *Alchemilla gracilis* Opiz

1 — вид цветка сверху; 2 — продольный срез цветка (увел. 13)

Сравнение с *Alchemilla* позволяет предположить также, что венчик абортирован в филогенезе, а «простой околоцветник» *Elaeagnaceae* — это чашечка. Наличие трех жилок у каждого ее члена доказывает это. Чашечка приняла на себя функцию привлечения насекомых окраской, запахом и нектаром у энтомофильных форм. Волосистый валик в зеве гипантия облепихи может рассматриваться, видимо, как возникший из нектарного диска в связи с переходом к опылению ветром и защищающий завязь.

4. При созревании плода гипантий может быть снаружи более или менее сочным, а внутри — деревянистым, кожистым или хрящеватым. Такой напоминающий косточку внутренний слой гипантия характеризует, однако, только плоды лоха, а у облепихи и шефердии весь гипантий становится сочным. Считать этот слой у лоха косточкой, как это делает С. Г. Горшкова (1949), совершенно неверно, так как косточкой (*putamen*) в карпологии называют эндокарпий или эндомезокарпий — результат склерификации внутренних слоев околоплодника, а не внутренней части гипантия, окружающего перикарпий. Тем более неверно говорить о наличии косточки у облепихи. «Косточкой с продольной бороздкой» С. Г. Горшкова (1949) называет семя, находящееся внутри пленчатого околоплодника.

Плод лоховых верхний, апокарпный и мономерный, не вскрывающийся, одно-, редко — двусеменной, с пленчатым перикарпием и с более или менее сочной оболочкой из гипантия. Он достаточно оригинален, чтобы быть выделенным в отдельный тип, который можно назвать сфалерокарпием (*Schalero carpium* Desv.) (Desvaux, 1839; Schleiden, 1861; Каден, 1965), или лохоплодником (*Elaeagnocarpium* Kaden et Kirp.) (Каден, Кирпичников,

1966). Этот тип можно подразделить на два подтипа: сфалерокарпий, или лохоплодник костянкovidный (*S. vel E. drupiforme* n.), с оболочкой, дифференцированной на внутренний деревянистый, кожистый или хрящеватый и наружный мясистый слой (*Elaeagnus* L., и сфалерокарпий, или лохоплодник ягодовидный (*S. vel E. bacciforme* n.), с сочной оболочкой из гипантия (*Hippophaë* L., *Shepherdia* Nutt.).

Этот плод наиболее близок к одночленной амальтее (*Amalthaea monomega*) (Каден, 1965; 1966) или одночленному манжеткоплоднику (*Alchemillocarpium monomegam*) (Каден, Кирпичников, 1966) — типу, представленному у рода *Alchemilla*. Признаки сходства: верхний, апокарпный, мономерный, нескрывающийся, односеменной плод с пленчатым перикарпием и оболочкой из остающегося гипантия. Случайное наличие второго плодолистика у облепихи оказывается закономерностью у более примитивной малочленной амальтеи или малочленного манжеткоплодника (*Agrimonia*, *Sanguisorba* и некоторые виды *Alchemilla*) (Melchior, 1964; Каден, 1965; 1966; Каден, Кирпичников, 1966). Второй семезачаток в пестике *Agrimonia eupatoria* L. найден Юэлем (Juel, 1918).

Все это дает возможность предположить, что сфалерокарпий, или лохоплодник, произошел из амальтеи или манжеткоплодника в результате редукции членов гинецея или приспособления к эндозоохории путем развития гипантия в сочную оболочку, окружающую плод.

Что касается систематического положения *Elaeagnaceae*, то, принимая во внимание оговорки, с которыми А. Л. Тахтаджян (Takhtadjan, 1959) оставляет это семейство в порядке *Myrtales*, а также резкое отличие апокарпного и мономерного гинецея лоховых от исключительно ценокарпного гинецея миртоцветных и оригинальность плода лоховых, можно согласиться с Гюнтером (Günther, 1907) о необходимости выделения этого семейства в отдельный порядок — *Elaeagnales*. Вопрос о том, выводить ли это семейство из *Rosales* или из *Cunoniales* в основании линии развития, идущей к *Myrtales*, должен быть решен дополнительными исследованиями. Три рода, входящих в *Elaeagnaceae*, достаточно отличаются один от другого, поэтому предложение Нельсона (Nelson, 1935) о соединении их в один принято не может быть.

ЛИТЕРАТУРА

- Веттштейн Р. 1912. Руководство по систематике растений. Т. II. ч. II, М.
Горшкова С. Г. 1949. Сем. СХ. Лоховые — *Elaeagnaceae* Lindl. Флора СССР, 15.
Жуковский П. М. 1964. Ботаника. Изд. 4-е. М., Изд-во «Высшая школа».
Каден Н. Н. 1947. К вопросу о ложных плодах. — Вестн. Моск. ун-та, № 12.
Каден Н. Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР. — Ботан. ж., 50, № 6.

- Каден Н. Н. 1966. Эволюция плодов розоцветных.— Труды второй конф. по филогенезу растений. Изд-во Моск. об-ва испыт. природы.
- Каден Н. Н., Кирпичников М. Э. 1966. Проект новой системы терминологии плодов.— Ботан. ж., 51, № 4.
- Сосновский Д. И. 1901—1908. Ord. II. Elaeagnaceae. In: Н. Кузнецов, Н. Буш. А. Фомин. Флора caucasica critica, часть III, вып. 9. Юрьев.
- Уранов А. А. 1962. Класс — Двудольные (Dicotyledoneae). В кн.: Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. «Систематика растений». М., Учпедгиз.
- Agardh J. G. 1858. Theoria systematis plantarum. Lundae.
- Baillon H. 1869. Elaeagnacées dans H. Baillon. Histoire des plantes, v. II, N XI. Paris.
- Cronquist A. 1957. Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons.— Bull. Jardin bot. etat, XXVII, I.
- Desvaux A. N. 1839. Traité général de botanique. Paris.
- Eckardt T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums.— Nova acta Leopoldina, N. F., V, № 26.
- Eichler A. W. 1878. Blüthendiagramme construiert und erläutert. II. Zeipzig.
- Endlicher S. 1836—1840. Genera plantarum secundum Ordines Naturales disposita. Vindobonae.
- Gilg E. 1894a. Elaeagnaceae. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. III, Abt. 6a. Leipzig.
- Gilg E. 1894b. Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Thymelaeales und über die «anatomische Methode». Bot. Jahr. Systematik, Pflanzenesch. und Pflanzengeogr., XVIII.
- Günther W. 1907. Beiträge zur Anatomie der Myrtifloren mit besonderer Berücksichtigung der Lythraceae. (Inaugural-Dissertation. Breslau, 1905). Just's bot. Jahresber., XXXIII, Abt. 2.
- Juel H. O. 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen.— Kgl. Svenska Vetenskapsakad. handl., 58, № 5.
- Melchior H. 1964. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Berlin — Nikolassee.
- Nelson A. 1935. Rocky Mountain Herbarium Studies. III. The Elaeagnaceae — a monogeneric family.— Amer. J. Bot., 22, № 7.
- Richard A. 1823. Monographie de la famille des Elacagnées.— Mém. Soc. histoire natur. Paris, P. I.
- Schlechtendal D. F. L. 1856. Ordo CLXVIII. Elaeagnaceae. In De C andolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, v. XIV. Parisiis.
- Schleiden M. J. 1844. Botanische Notizen. II. Ueber den Familiencharakter der Elaeagnaceen.— In: Schleiden. Beiträge zur Botanik, Bd. I, No IV. II. Leipzig.
- Schleiden M. J. 1861. Grundzüge der wissenschaftliche Botanik nebst einer methodischen Einleitung als Anleitung zum Studien der Pflanze. 4. Aufl. Leipzig.
- Servettaz C. 1909. Monographie des Eléagnacées.— Beih. Bot. Zbl., XXV, II Abt., H. 1—2.
- Takhtadjan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- Van Tieghem P. 1871. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Mémoires présentés par divers savants à l'Institut de France, v. XXI. Paris.