

Многообразием
Марии Никольевны
Трозиной
от автора

О СТАТЬЯХ З. Т. АРТЮШЕНКО и И. Н. КОНОВАЛОВА
ПО МОРФОЛОГИИ ПЛОДОВ

Н. Н. Каден

Новые карпологические статьи (Артюшенко и Коновалов, 1951; Коновалов и Артюшенко, 1951) (настоящая статья написана и поступила в редакцию в 1953 г.) являются непосредственным продолжением работы В. Г. Александрова и И. Н. Коновалова (1947), разобранный нами ранее (Каден, 1951). В них авторы пытаются отыскать новые признаки, помогающие отличать орех и костянку, коробочку и ягоду друг от друга и составить представление об их происхождении. С этой целью были исследованы продольные и поперечные срезы плодов, участков околоплодника и, в некоторых случаях, семенной кожуры целого ряда представителей различных семейств.

Основным признаком ореха авторами считается «склеренизация всего околоплодника или только наружных его слоев... У костянки, в противоположность ореху, одревесневает внутренняя часть околоплодника...» (Артюшенко и Коновалов, 1951, стр. 191). Принимая схему Кадена — Тахтаджяна деления плодов на апокарпные, синкарпные, паракарпные и лизикарпные, авторы подразделяют свои основные типы по признаку срастания плодолистиков, но фактически игнорируют своеобразие строения плодов, происходящих из верхней и нижней завязи. В заключении работы приводится схема эволюции плодов.

Для различения ягоды и коробочки З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалову не удалось найти никакого нового признака, подобного степени склеренизации околоплодника.

По сравнению с предыдущей работой (Александров и Коновалов, 1947) новые представляют собой значительный шаг вперед. Если в первой статье путь эволюции плодов был поставлен с ног на голову и многосеменные листовки непонятным образом происходили из костянок типа вишни, то теперь листовка заняла свое естественное место в основании карпологической системы. От игнорирования Х. Я. Гоби (1921) как формалиста и механиста авторы не только перешли к признанию его заслуг как первого русского карполога-эволюциониста, но и восприняли почти полностью его схему развития плодов, теперь, к сожалению, уже устаревшую (Каден, 1947). Постепенно совершается переход к молчаливому признанию плодом органа, образованного из цветка, а не одной части его гинецея. Хотя такой подход к плоду и является единственно правильным со сравнительно-морфологической и эволюционной точки зрения, авторы иногда все еще забывают об этом («плод» бурачниковых — Артюшенко и Коновалов, 1951, стр. 177 — и лютиковых — там же, стр. 191).

Общие установки, излагаемые в начале первой статьи, не вызывают никаких сомнений. Жаль только, что, высказывая совершенно правильную мысль о недостаточности «морфолого-анатомических показателей, которые были бы способны охарактеризовать тот или иной тип элементарных¹ плодов» (Артюшенко и Коновалов, 1951, стр. 170), авторы на протяжении всей статьи старательно втискивают разнообразные односеменные плоды в прокрустово ложе ореха и костянки, являющихся в таком расширительном понимании, безусловно, сборными типами.

Как и ранее, в рассматриваемых статьях даны многочисленные (46) хорошие рисунки и часто очень подробные описания анатомических структур перикарпия и семенных оболочек. Эта часть работы остается бесспорно ценной для выяснения дополнительных отличий элементарных типов плодов и в том случае, если с морфологическими построениями авторов и нельзя будет согласиться.

Несмотря на то что первая из двух рассматриваемых работ озаглавлена «Морфология плодов типа орех и орешек», последний совершенно выпал из поля зрения авторов. Нигде не говорится о том, считают ли они оба типа тождественными или присоединяются к мнению А. Л. Тахтаджяна (1948) Судя по тому, что ни один из плодов, рассмотренных З. Т. Артюшенко и И. Н. Коноваловым и разложенных на

¹ Разрядка везде наша.— Н. К.

орехи и костянки, не получил наименования «орешка», об их точке зрения можно лишь догадываться. В этом лишний раз видно игнорирование верхней и нижней завязи.

Поставив себе задачей найти в строении перикарпия четкие границы между различными карпологическими типами, авторы попали в довольно затруднительное положение. Если одно сравнительно-морфологическое изучение плодов показывает, что «костянки», «орехи», «коробочки», «ягоды» являются конгломератами из очень различных по строению и происхождению форм, то разнообразие их анатомической структуры можно предположить заранее. На срезах это и подтвердилось. Для орехов удалось найти только один более или менее общий признак — расположение слоя склеренхимы¹ на периферии перикарпия. Но так как среди орехообразных плодов оказались и такие, у которых механическую функцию выполняют внутренние ткани, что отдаленно напоминает костянку вишни, появилась и «сухая костянка». В этот тип плодов, к величайшей путанице в запутанной и без того карпологии, попали сначала плодики (!) шиповника, земляники и гравилата, а теперь дополнительно плодики лютика и василистника, плоды коноплевых, крапивных, тувовых, линнеи, аллионии, липы и валерианы. Так как остальные семейства еще не обследованы авторами на глубину залегания слоя склеренхимы в перикарпии, карпологию ждут еще многие неожиданности.

Семянка в первой работе о розоцветных (Александров и Коновалов, 1947) была отброшена, так как она происходит из нижней завязи и поэтому в пределах семейства не может встречаться. Тогда И. Н. Коновалов занимал более правильную позицию в этом вопросе и справедливо негодовал на то, что «такие важные признаки, как нижняя и верхняя завязь... Фаворский совершенно не принимает во внимание» (стр. 274) Теперь негодовать следует читателям статьи И. Н. Коновалова, в которой к семянкам отнесены плоды маревых, происходящие, как известно, из верхней завязи. Орехи включают ныне не только нижние плоды (лещина, дуб)², но и верхние (гречишные), костянки — верхние (вишня) и нижние (валериана).

Дипломница кафедры высших растений МГУ Т. П. Голова еще раз подтвердила, что у некоторых сложноцветных (*Crupina vulgaris*, *Picnoman acarna*, *Cirsium arvense* и др.) плоды имеют внутренний склеренхимный слой, а перикарпий у подсолнечника одревеснел целиком. Следовательно, легионы сухих костянок и орехов обещают пополниться, а семянка, если и не исчезнет с карпологического горизонта, все же сильно уменьшится в своем объеме.

Если бы сохранился орешек как тип плода, не было бы решительно никаких оснований для расширения понятия сухой костянки миндаля на бесконечное множество генетически разнородных плодов.

Особые затруднения в классификации всегда вызывают переходные формы. К таким, между орехом и костянкой, авторы относят плоды граба, березы, клена и осоки. Несмотря на то что все они имеют внутренний, хотя бы и толстый, слой склеренхимы, «морфологическая сущность» их оказывается различной. Плод граба называется орехом, так как он отличается «преобладанием... черт, характерных для последнего» (?) (Артюшенко и Коновалов, 1951, стр. 175). Плод березы «можно называть или просто крылаткой, или орехом... Плод клена можно рассматривать как двукрылатку или двурех» (там же, стр. 176) «или просто орех» (там же, стр. 192) Осока больше других кажется авторам похожей на сухую костянку шиповника. «Однако костянка, как правило, формируется из одного плодолистика и почти всегда имеет всячую семяпочку... Исходя из этого, нужно считать правильным отнесение плодов осоковых к паракарпному ореху» (!) (там же, стр. 181—182)

¹ С понятием «склеренхимизации» у авторов, кажется, тоже не все в порядке. Под склеренхимой обычно понимается ткань с равномерными утолщениями клеточных оболочек, которые чаще одревесневают, но далеко не всегда (Раздорский, 1950, стр. 128). И. Н. Коновалов в статье о розоцветных (Александров и Коновалов, 1947) придерживается той же точки зрения, относя вместе с Габерландом утолщенные, но не одревесневшие клетки эндокарпия гравилата к склеренхиме. Каменные клетки косточки вишни относятся им также к склеренхиме. Законное недоумение поэтому вызывают фразы: «Склеренхимизируются клетки системы внутреннего эпидермиса. Толстые одревесневшие оболочки имеют также два-три ряда клеток, расположенных над ними. Несколько рядов клеток, расположенных снаружи, не одревесневают, образуя мякоть вокруг так называемой косточки...» (Артюшенко и Коновалов, стр. 182—183). Между тем на рис. 13 видно, что эти периферические клетки перикарпия василистника характеризуются утолщенными оболочками и, следовательно, представляют собой склеренхиму.

² Авторы упорно приписывают дубу и орешнику верхнюю завязь и утверждают, что их плоды происходят из «плодолистиков иногда сросшихся с основаниями других частей цветка» (Артюшенко и Коновалов, 1951, стр. 176), несмотря на то что околоцветник на вершине жолудя и ореха можно видеть невооруженным глазом.

Так, единственный до сих пор анатомический критерий истины внезапно уступил свое место строению завязи. Но напрасно рассчитывать на то, что новый признак будет использован авторами последовательно. Плод липы образуется из пятигнездной завязи с семязпочками, прикрепленными к краям плодolistиков близ основания, имеет кольцо склеренхимы ближе к внутренней стороне перикарпия. «У крапивы плод формируется из двух... плодolistиков... с одной семязпочкой» (там же, стр. 184), притом основной. Тем не менее, оба плода беспыльчатно называются костянками, а плод осоки из-за наличия трех плодolistиков и основной семязпочки относится к ореху (!).

Если крылатка и двукрылатка — особые типы плодов, их нужно выделить и дать им определения, если между костянкой и орехом ничего нет — зачем упоминания этих терминов? Почему тогда плоды березы, клена и граба не «просто костянки»? В одних случаях резкая категоричность в отнесении плода к определенному типу, даже несмотря на то, что основной выбранный авторами критерий не дает для этого никаких оснований, в других — неуверенность и половинчатость решения. «Морфологическая сущность» весьма легко изменяется в зависимости от усмотрения авторов.

Все это поразительно нелогично.

По отношению к ореху и костянке анатомические изыскания авторов привели их к неправильным, с нашей точки зрения, но все же выводам. С аналогичными исследованиями перикарпия ягоды и коробочки дело обстоит много хуже. Все выводы не содержат в себе ничего нового, кроме молчаливого признания того, что применение избранного авторами признака расположения механической ткани не годится для различения этих типов плодов. Формулируя кратко, было установлено, что коробочка — сухой вскрывающийся плод, а ягода — нескрывающийся и сочный. Теперь остается вернуться к признанию того, что листовка — вскрывающийся плод (у гравилата не листовка!), а костянка — сочный, и все станет на свое место. После этого путем более серьезного изучения морфологии и анатомии плодов следует создать элементарные карпологические типы и исследовать происхождение одних типов из других для составления стройной и подлинно генетической системы.

Но и в этих несложных выводах, представляющих собой повторение общеизвестных истин, допущены существенные ошибки. Неверно утверждение, что основными способами вскрывания синкарпной коробочки оказывается гнездоразрывный и с помощью дырочек. Едва ли не чаще, чем отверстиями, «коробочки», понимаемые здесь, разумеется, в широком смысле (исключая листовки, и, очевидно, бобы!), вскрываются по швам (лилейные), по швам и средним жилкам (молочайные), по швам и около плацент (пасленовые), поперечной щелью (белена) и т. д. Паракарпная коробочка может вскрываться не только трещинами по швам и средним жилкам, но и около швов (хохлатка), дырочками (мак). Лизикарпные коробочки имеются не только у первоцветных, но и у гвоздичных (авторы неправильно относят плод гвоздики к паракарпным). Вскрываются они не только трещинами по средним жилкам, но и по швам (гвоздичные) и крышечкой (очный цвет). Если были изучены не все виды коробочек, то не стоит делать выводы столь категоричными, исключая многие широко распространенные, многократно описанные и хорошо известные формы.

Нельзя согласиться и с трактовкой авторами понятия конвергенции. На стр. 177 они пишут: «Плод губоцветных представляет собой яркий пример конвергенции с плодами бурчанниковых». По нашему мнению, однотипное строение завязи и плода, ряд сходных черт в цветке и т. д. позволяют считать оба семейства близко родственными, а бурчанниковые более примитивными. Это хорошо доказывают и сами авторы, отыскавшие в плодах гелиотропа черты губоцветных. Очевидно, «четырёхкостянка», и «четырёхорех» произошли от общих предков и эволюционировали далее, приспособляясь к различным способам распространения заключенных в них семян. Периферическое расположение механической ткани у других бурчанниковых является, очевидно, вторичным признаком.

С другой стороны, плоды маклюры и линнеи, да и многие другие из так называемых «сухих костянок», несомненно имеют совершенно различное происхождение и представляют собой яркий пример конвергенции. Поэтому-то их и не следует включать в один сборный тип, если хотят понять пути эволюции. Точно также различия в строении плодов осоковых и гречишных показывают, что их нельзя соединять, хотя бы и под названием «паракарпного ореха».

Одним из прямых доказательств эволюции плодов авторы считают работу Потонье (Potonié, 1888), который доказывал, что каменистые клетки плода груши представляют собой остатки склеренхимного пояса костянок типа вишни и мушмулы. Однако Потонье был неправ. Студентка кафедры высших растений МГУ И. Н. Савицкая в своей дипломной работе 1950 г., посвященной происхождению плодов розоцветных, прекрасно показала, что каменистые клетки груши принадлежат гипантию, а не плодolistикам. Интересно, что к таким же выводам пришли В. Г. Александров, М. И. Савченко и Т. Я. Деметрадзе (1951, стр. 108—109), работа которых была про-

«При определении морфологической сущности того или иного типа плода нельзя ограничиваться каким-либо одним признаком (в том числе и расположением склеренхимы в перикарпии.— *Н. К.*), а необходимо руководствоваться рядом наиболее важных показателей. Первым из них следует считать тип гинецея, из которого возникает плод (т. е. нельзя смешивать в одну кучу верхние и нижние плоды.— *Н. К.*) Необходимо учитывать не только количество плодолистиков... но и характер их срастания... Нельзя не учитывать также количество семян в плоде и способы их прикрепления. Классификация плодов, построенная только на основании одного, может быть и крайне важного, признака, приводит к односторонним выводам и не дает возможности изучения генетических связей между отдельными типами плодов» (стр. 188—189).

Блестящим примером такого одностороннего подхода к карпологии служат работы З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалова.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и Коновалов И. Н. 1947. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных. Сов. бот., т. 15, № 5, стр. 268—278.— Александров В. Г., Савченко М. И. и Деметрадзе Т. Я. 1951. О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7. Морфология и анатомия растений, в. 2, стр. 99—111.— Артюшенко З. Т. и Коновалов И. Н. 1951. Морфология плодов типа орех и орешек. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7. Морфология и анатомия растений, в. 2, стр. 170—192.— Ветштейн Р. 1912. Руководство по систематике растений, т. II, ч. II.— Гобн Х. Я. 1921. Генетическая классификация плодов семенных растений. Зап. лабор. по семеноведению при Гл. бот. саде, т. 4, в. 4.— Каден Н. Н. 1947. Генетическая классификация плодов. Вестн. МГУ, № 12, стр. 31—42.— Каден Н. Н. 1951. Александров В. Г. и Коновалов И. Н. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных. Вестн. МГУ, № 5, стр. 143—146.— Коновалов И. Н. и Артюшенко З. Т. 1951. Морфология плодов типа коробочка и ягода. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7. Морфология и анатомия растений, в. 2, стр. 193—220.— Ларионов Д. К. 1926. К вопросу классификации плодов. Зап. Маслівського сортівниче-наслідного технікуму ім. Тімірязева, т. 1, в. 1.— Раздорский В. Ф. 1950. Анатомия растений. В кн.: Ботаника, под ред. Л. И. Курсанова, т. 1.— Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных.— Potonié H. 1888. Die Bedeutung der Steinkörper im Fruchtfleisch der Birnen. Naturwissenschaftliche Wochenschrift, III, N. 3, S. 19—21.