

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6—1951

БИОЛОГИЯ

Н. Н. КАДЕН

СОПЛОДИЯ И СОЦВЕТИЯ

Под именем соплодий понимаются обычно «сложные плоды..., образующиеся из целых соцветий, то есть из двух или нескольких цветков скученного расположения, причем развившиеся в этом случае плоды, как и прочие части соцветия, часто срастаются вместе, образуя как бы один плод или одну общую массу, или, оставаясь свободными, отпадают вместе с соцветием в виде особых образований» (Мальцев, 1925, стр. 73).

Различные авторы приводят следующие примеры соплодий:

Г у м н о с р е г м а е: Pinus, Juniperus, Picea, Cupressus, Thuja, Abies, Larix, Cycadaceae, Zamia, Coniferae—(Горянинов, 1841; Beck, 1891; Bischoff, 1831; Мальцев, 1925 и др.). Напротив, Schleiden (1861), Kunth (1847) и Thomé (1883) с большим основанием считают шишку хвойных совокупностью семян (Samenstand).

S p a d i c i f l o r a e—(Guşuleac, 1939); Palmae (Beck, 1934).

B r o m e l i a c e a e—Ananas (почти все авторы).

C a s u a r i n a c e a e: Casuarina (Willkomm, 1854).

S a l i c a c e a e: Salix, Populus (Willkomm, 1854).

B e t u l a c e a e: Alnus (Мальцев, 1925); Betula (Kunth, 1847).

F a g a c e a e: Castanea (Beck, 1891); Fagus (Beck, 1934), Quercus (Guşuleac, 1939).

M o r a c e a e: Morus, Ficus (почти все авторы), Artocarpus (Фишер, 1891; Guşuleac, 1939); Maclura (Beck, 1891), Humulus (Knoblauch, 1890); Dorstenia (Kunth, 1847), Cudrania, Perebea (Beck, 1934).

U r t i c a c e a e: Plecospermum, Brosimum (Beck, 1934; Guşuleac, 1939).

P r o t e a c e a e: Protea (De Candolle, 1827).

C h e n o p o d i a c e a e: Beta (Ларионов, 1927), Blitum (Kunth, 1847; Мальцев, 1925), Didimanthus (Beck, 1934; Guşuleac, 1939).

A m a r a n t h a c e a e: Pupalia (Beck, 1934), Amaranthus (Guşuleac, 1939).

C a r y o p h y l l a c e a e: Pteranthus, Vaccaria (Beck, 1934).

M o n i m i a c e a e: Ambora=Tambourissa (Richard, 1819).

R o s a c e a e: Rubus (Willkomm, 1854).

A n a c a r d i a c e a e: Cotinus (Beck, 1891; 1934).

R h a m n a c e a e: Hovenia (Beck, 1891).

T i l i a c e a e: Tilia (Beck, 1891, 1934; Guşuleac, 1939).

Cornaceae: *Cornus capitata*, *C. Kousa* (Beck, 1934).

Solanaceae: *Przewalskia*, *Physochlaena* (Beck, 1934).

Rubiaceae: *Morinda*, *Opercularia* (De Candolle, 1827), *Pomax*, *Sarcocephalus* (Beck, 1934).

Caprifoliaceae: *Lonicera* (Beck, 1891, 1934), *Symphoricarpus* (De Candolle, 1827).

Valerianaceae: *Fedia scorpioides* (Beck, 1934).

Compositae: *Xanthium* (Мальцев, 1925; Beck, 1934), *Lappa-Arctium* (те же), *Calendula* (Payer, 1857), *Gundelia* (De Candolle, 1827).

Перечисление этих примеров обнаруживает неоднородность соплодий. Наряду со многими формами, соответствующими определению понятия, здесь встречаем:

1) Шишки и шишкоягоды голосеменных. Поскольку *Gymnospermae* не имеют настоящих цветков, их диаспоры не могут быть отнесены к плодам и соплодиям.

2) *Rubus* и *Ambora*, апокарпные плоды которых попали сюда, видимо, по недоразумению. (Beck) Pascher und Pohl (1934) приводят, однако, большое число апокарпных плодов среди соплодий, что нельзя не считать совершенно неверным (см. Каден, 1947, стр. 37).

3) *Amaranthus*, плоды которого, по крайней мере в нашей флоре, не опадают.

4) *Betula*; у нее «кроющие листья... облетают одновременно с плодами», как справедливо отмечает Nobbe (1876, стр. 44), относящий все же и сережку березы к соплодиям.

5) Плоды *Symphoricarpus*, *Calendula*, *Quercus*, а также некоторых *Umbelliferae*, приводимых Beck (1934) (см. ниже, стр. 108) опадают, как известно, по одному, не образуя агрегаций.

6) Шишки *Alnus*, которые, как, впрочем, и у хвойных, опадают только после диссеминации.

Что касается номенклатуры этих плодоносящих соцветий, то и здесь царит обычная в карпологии неразбериха. Вот (может быть даже неполный) перечень различных наименований, даваемых соплодиям:

Коллективные плоды (Lindley, 1829),

Множественные плоды (Lindley, 1831),

Плодорасположение (Мерклин, 1867),

Сборные плоды (Горянинов, 1841; Гоби, 1921 и др.),

Синкарпные плоды (Caruel, 1886),

Скученные плоды (De Candolle, 1827),

Сложные плоды (Payer, 1857; Nobbe, 1876; Мальцев, 1925),

Собрания плодов (Beck, 1934),

Соплодия (Knoblauch, 1890; Фишер, 1891; Бекетов, 1897; Мальцев, 1925; Ларионов, 1927 и др.).

Сросшиеся плоды (Beck, 1891, 1934),

Ценантокарпные плоды (Guşuleac, 1939),

Ценокарпные плоды (Рах, 1890),

Anthocarpus (Lindley, 1829),

Dispositio fructuum (Bischoff, 1831; Мерклин, 1867),

Fructus aggregati (Бекетов, 1897; Горянинов, 1841),

Fructus compositi (Горянинов, 1841; Фишер, 1891; Beck, 1891; Мальцев, 1925),

Fructus conjuncti (Beck, 1934),

Fructus connati (Beck, 1891, 1934),

Fructus polyanthocarpus (Beck, 1891),

Inflorescentiae fructiferae (Willkomm, 1854),

Infruttescenza (Nicotra, 1898),
Polyanthocarpia (Мальцев, 1925),
Syncarpia (Kunth, 1847).

Этот обзор показывает, что из большого числа цитированных авторов лишь немногие согласны с каким-либо из своих предшественников в наименовании соплодий. Большинство либо дает им новые имена, либо различным образом комбинирует уже применявшиеся названия. Номенклатурная путаница усиливается еще и тем, что одни ботаники обозначают соплодия такими терминами, которые другими употребляются совсем в ином смысле:

Syncarpium. Knoblauch (1890) и некоторые другие авторы так называют плод, происшедший из апокарпного гинецея, а Lindley (1839), Рах (1890) и др. и притом с большим основанием — плод из синкарпного гинецея. В последнем значении и следует применять этот термин (Каден, 1947, стр. 37).

Anthocarpium имеет более широкий смысл, обозначая все плоды, при которых остаются части цветка (Lindley, 1839; Guşuleac, 1939).

Fructus multiplex. Термин применяется очень многими ботаниками для обозначения множественного-апокарпного плода (Горяинов, 1841; Мальцев, 1925 и др.).

Coenocarpium. Лучше это название использовать для плодов, происшедших из ценокарпного гинецея (Каден, 1947, стр. 37).

Fructus aggregati. Термин неправильно применяется Lindley (1839) для апокарпных плодов розоцветных.

Fructus compositi понимаются Desvaux (1839, стр. 171) как группа, объединяющая апокарпные плоды и соплодия, не имеющие, впрочем, между собой ничего общего.

Представления ботаников о соотношении понятий плода и соплодия также оказываются различными. Одни авторы противопоставляют эти образования, считая их равноценными (например, Мальцев, 1925), в то время как большинство включает соплодия в число плодов (см. Каден, 1947, стр. 24). Ботаники, не признающие «ложных плодов», относят и соплодия к настоящим плодам, часто никак их не выделяя (Севергин, 1794; Максимович-Амбодик, 1795). Остальные авторы либо считают соплодия отдельной и независимой группой, равноценной ложным плодам (Nobbe, 1876; Сукачев, 1940; Буш, 1944), либо включают их в число последних (Рах, 1890), либо, наконец, считают оба понятия синонимами: «Если плод происходит из соцветия вместо одного цветка, он известен как ложный плод» (Small, 1924, стр. 331—332).

Соплодия «могут называться плодами... в кулинарном смысле» (Winkler, 1939, стр. 209), «но считать такую агрегацию «плодом» в ботаническом смысле можно приблизительно с таким же правом, как говорить о головке, как о цветке» (Harvey Gibson, 1909, стр. 1). Образование соплодия — «плода высшего порядка» (Guşuleac, 1939, стр. 208) является следующим этапом эволюции, подобно формированию соцветий из одиночных цветков. Игнорирование этого качественного своеобразия является принципиально неверным.

Наряду с простой констатацией факта наличия соплодий и перечислением немногих примеров, главным образом из числа мясистых (*Ficus*, *Morus*, *Ananas*), в литературе встречаются и классификации этих образований.

Одной из первых попыток такого рода является схема De Candolle (см. Desvaux, 1839, стр. 171), опубликованная в 1808 г. В ней автор делит «скупенные плоды» на три карпологических рода: 1) *Syncarpa*—*Morus*,

2) *Ficus*—*Ficus*, 3) *Conus*—*Pinus*, *Picea*, *Protea*. В более поздней работе (De Candolle, 1819, стр. 425—426) сюда добавляются два новых типа: 4) *Galbulus*—*Cupressus*, 5) *Arcestda*—*Juniperus*. Варианты этой классификации представляют собой схемы Desvaux (1839), Kunth (1847) и др.

Beck (1891) делит «сложные плоды» на три группы: 1) шишки—соплодия большею частью опадают и рассеивают семена; 2) сросшиеся плоды—плодоносящие цветки, различным образом сросшиеся, большею частью опадают вместе: *Lonicera*, *Morus*, *Maclura*, *Ananassa*; 3) соплодия—свободные плоды многих цветков отваливаются вместе: *Xanthium*, *Lappa*, *Castanea*, *Juniperus*, *Ficus*, *Hovenia*, *Tilia*, *Rhus*, *Pupalia*.

Переработкой этой системы является классификация (Beck) Pascher und Pohl (1934, стр. 423—426), где шишки хвойных исключены из сложных плодов и входят в «плоды и плодовидные семена голосеменных», противопоставляемые плодам покрытосеменных, а две группы Beck (под другими названиями) подразделяются следующим образом:

I. Сборные плоды:

1. Сборные плоды, рассеивающие семена—*Pomax*.

2. Сборные ягоды—*Lonicera*, *Phytelphas*, *Sarcoscephalus*, *Ananassa*, *Anona*, *Rollinia*.

3. Сборные костянки—*Rubus*, *Morinda*, *Cornus capitata* и *C. Koussa*, *Merita*.

II. Собrania плодов:

1. Собrania орехов:

мясистые—*Rosa*, *Tambourissa*, *Siparuna*, *Conuleum*, *Fragaria*, *Coriaria*, *Morus*, *Plecosperrnum*, *Cudrania*, *Perebea*, *Artocarpus*, *Brosimum*; сухие—*Calycanthus*, *Nelumbo*, *Tilia*, *Didynanthus*, *Fagus*, *Castanea*, *Xanthium*, *Arctium*, *Pupalia*, *Talta*, *Pteranthus*, *Fedia scorpioides*, *Lagoecia*, *Echinophora*, *Thecocarpus*, «перекати-поле»—*Vaccaria*, *Przewalskia*, *Physochlaina*.

2. Собrania ягод—*Eupomatia*.

3. Собrania костянок—*Cotinus*, *Ochna*.

Соплодия в общепринятом смысле образуют, собственно, только подчеркнутые роды; все остальные несут либо апокарпные плоды, либо (*Lagoecia*, *Echinophora*, *Thecocarpus*)—неразделяющиеся вислоплодники.

Все три классификации оказываются чисто экологическими, совершенно игнорирующими вопрос о происхождении отдельных типов соплодий. Главное внимание в них обращено на способы распространения плодов и семян, а в качестве основного признака, на котором строятся подразделения, использована консистенция покровов.

Система (Beck) Pascher und Pohl отличается несколько бóльшей последовательностью, так как включает «перекати-поле», ранее не упоминавшееся, кажется, ни разу среди соплодий. Большим минусом этой классификации является смешение соплодий с апокарпными плодами и вислоплодниками зонтичных, игнорирование их качественного своеобразия.

Кажется, единственной более или менее полной морфологической классификацией соплодий является схема Bischoff'a (1833, стр. 444—446), заимствованная в своей основе у Gaertner'a (1788, стр. 75—76). Кроме «скупенных плодов», объединяющих соплодия в узком смысле, примерно соответствующем современному пониманию, в нее включены и «рассеянные», которые оставлены без дальнейшего расчленения. Но далее (стр. 446) упоминается о возможности разделения их по характеру предшествую-

щего соцветия на колосистые, кистистые, щитковатые и зонтичные. Недостатками этой классификации являются, во-первых, применения слова «плоды», когда речь идет об их совокупностях, а во-вторых, заимствование схемы Gaertner'a (*consociati-separati-aggregati-segregati* и т. д.), которая обращает главное внимание на близость или удаленность отдельных плодов друг от друга, т. е. на искусственный признак, чрезвычайно варьирующий даже в пределах одного и того же вида и дающий возможность сближения генетически и морфологически разнородных форм.

* * *

Таким образом, соплодия большинства авторов, как бы они ни были названы, представляют собой только такие соцветия в стадии плодоношения, которые отрываются целиком от материнского растения, напоминая плод, и являются, следовательно, «единицами распространения» или «диаспорами». Такое представление находится в полном соответствии с экологическим подходом к плоду, с выставлением на передний план признаков консистенции и вскрывания перикарпия (Каден, 1947, стр. 32).

Нельзя не отметить, что и этот экологический принцип проводится недостаточно последовательно: неправильно считать диаспорами ни сережки *Betula*, распадающиеся на части, а не опадающие целиком, ни плодоносящие соцветия *Amaranthus*, которые вообще не отделяются от материнского растения, ни шишки *Alnus*, опадающие только после диссеминации.

С точки зрения эволюционной морфологии, выделение «головок(?) Ларра, когда они, как таковые, отрываются и разносятся вместе с заключенными в них плодами» (Мальцев, 1925, стр. 74) или даже только когда «все соплодие... остается висеть на волосяном покрове животного» (Guşuleac, 1939, стр. 209) — не выдерживает никакой критики. Чем отличаются морфологически плодоносящие соцветия Ларра от самих себя, если они не «висят на волосяном покрове» или не «отрываются, как таковые»? Чем существенно отличаются они от соцветий других родов сложнопетельных, скажем *Juginea*, находящихся в той же стадии плодоношения? Отделение соплодия от растения представляет собой здесь вторичный признак приспособления к диссеминации, весьма полезный для рода, но ни в коем случае не меняющий происхождение и морфологическую природу органа.

Морфологическим понятием соцветия объединяются различные типы расположения отдельных цветков, а не только его высокоорганизованные типы, которые напоминают цветок (*Compositae*, *Dipsacaceae*, *Euphorbiaceae* и др.) и являются экологическими приспособлениями для обеспечения большей вероятности опыления.

Подобно этому и соплодия, если придавать этому понятию морфогенетическое, эволюционное значение (что является совершенно обязательным), должны объединять все типы расположения плодов на побегах вне зависимости от консистенции и от способности отделяться от материнского растения. Намек на такое толкование находим у Thomé (1883), который, говоря о «кисти» винограда, замечает: «Такие собрания плодов, которые ранее соответствовали соцветиям, называются соплодиями и описываются как кисти, колосья, зонтики и т. д.» (стр. 53). Еще более соответствующей морфогенетическому толкованию понятия является трактовка соплодий Bischoff'a (1833), который пишет: «Так как плод произошел из отдельных цветков,

то расположение плодов также не может быть иным, чем было расположение цветков, и соплодия должны соответствовать соцветиям» (стр. 443).

В пользу такого расширенного понимания соплодий говорит также и этимология соответствующих терминов. Соплодие — соцветие по-русски, Fruchtstand—Blütenstand по-немецки, Infruttescenza—inflorescenza по-итальянски—являются собирательными существительными, предполагающими соответствие объединяемых форм (одинаковые приставки и окончания) и их качественное своеобразие (различные корни).

* * *

Что касается латинского термина для обозначения соплодий в широком смысле, то из приведенных выше для него явно не подходят: *fructus aggregati*, *f. compositi*, *f. polyanthocarpi*, *f. connati*, *f. conjuncti*, *f. multiplices*, *f. anthocarpi*, *polyanthocarpium*, так как все эти обозначения подразумевают включение соплодий в число плодов, что неправильно; *syncarpium*, *coenocarpium*, *coenanthocarpium*, ибо приставки «syn» и «coeno» имеют значение соединения, тогда как далеко не все плоды образуют компактные группы; помимо этого, два первых термина лучше оставить для плодов, происшедших из синкарпного и ценокарпного генезиса.

Достаточно точно понятие соплодия выражают только «*dispositio fructuum*» (Bischoff, 1833; Мерклин, 1867) и «*inflorescentiae fructiferae*» (Willkomm, 1854), но оба обозначения слишком длинны. Поэтому предлагается соответствующий соцветиям термин *infructescentia*, примененный до сих пор, насколько удалось установить, только в его итальянском начертании (Nicotra, 1898, стр. 206).

Следовательно, соплодием (*infructescentia*) в морфологическом смысле слова является соцветие в стадии плодоношения. Для обозначения отдельных типов соплодий и их систематизации следует применять термины и классификационные схемы соцветий.

Однако изучение литературы о соцветиях показало, что принятые в большинстве руководств классификации страдают формализмом и статичностью, а номенклатура чрезмерным обобщением типов, то есть теми же недостатками, что и соответствующие разделы карпологии. Поскольку подход с точки зрения эволюции является единственно правильным, кажется необходимым предложить некоторые изменения установившихся понятий, служащих препятствиями для выяснения путей развития соцветий.

«Термин соцветие (*inflorescentia*) употребляется в двух смыслах: он обозначает распределение цветков на растении; он обозначает также общую совокупность цветков, которые не отделены друг от друга листьями в собственном смысле слова...» (Le Maout et Decaisne, 1876, стр. 24). Первое значение охватывает все типы, в том числе и неоформленные, находящиеся на первых этапах развития; второе выделяет из этой совокупности лишь четко дифференцированные от вегетативной части побега. «У многих соцветий, обычно малоцветковых и рыхлых по внешнему виду, нет резкой границы между вегетативными листьями и прицветниками, имеет место постепенное уменьшение пластинки листьев, рождающих цветки» (Parkin, 1914, стр. 518). Чтобы проведение этой границы не было искусственным и не зависело от благоусмотрения того или иного автора, как это часто бывает, и чтобы появилась возможность проследить развитие соцветий с самого начала через все стадии неоформленных образований, кажется правильным принять только первое

из двух указанных значений термина его определение, данное Бекетовым (1853, стр. 42): «Цветорасположение есть часть оси, простая или ветвистая, отсыхающая по окончании эволюции (т. е. онтогенеза. — *Н. К.*) орудий воспроизведения, коими заканчиваются ее цветочные ножечки... 1. Однолетние растения, кроме корня, представляют одно только цветорасположение. 2. Многолетние травы суть растения, верхняя или надземная часть которых есть цветорасположение... 3. Многолетние растения (т. е. деревья и кустарники. — *Н. К.*) имеют цветорасположение, резко разграниченное с остальной частью оси».

В связи с этим усиливается значение «смешанных соцветий», «у которых главная ось следует другому закону цветорасположения, чем боковые оси» (*Endlicher und Unger, 1843, стр. 174*). Количество их значительно возрастает. Большинство зонтичных будут характеризоваться не сложными зонтиками, а плейохазиями и дихазиями из них, сложноцветные — кистями и плейохазиями из корзинок, многие крестоцветные, *Aconitum, Delphinium* — плейохазиями из кистей (ср. Бекетов, 1853, стр. 54 о *D. Ajacis*) и т. д.

Подавляющее большинство ботаников принимает деление соцветий на две противоположные группы (цимозные или определенные, верхцветные, центробежные, базипетальные, с одной стороны, и рацемозные или ботрические, неопределенные, бокоцветные, центростремительные, акропетальные — с другой). Основными признаками деления является определенное или неопределенное число цветочных осей каждого порядка, последовательность раскрытия цветков, наличие или отсутствие конечных цветков и «перевершинивания» предшествующих осей последующими. Если в целом ряде случаев этих признаков достаточно для отнесения той или иной формы соцветия к одной из основных групп, то уже наличие плейохазия и кисти с конечным цветком лишает принятую систему стройности.

Плейохазий является центробежным соцветием, заканчивающимся цветком, но число осей каждого порядка далеко не так определено, как у дихазия и монохазия, а превышение предшествующих (относительно главных) осей осями следующего порядка наблюдается не всегда.

Кисть с конечным цветком (*Actaea, Berberis*) имеет облик обычной кисти, но заканчивается цветком, подобно цимозным соцветиям, и характеризуется не всегда правильной акропетальной последовательностью развертывания цветков (*Tischler, 1902, стр. 34*). «Имеется... воззрение... считающее соцветия, способные к образованию конечного цветка, цимами» (там же, стр. 33). Известны многочисленные случаи наличия его у зонтиков *Umbelliferae*, колосьев злаков и т. д. Хотя *Braun (1874, стр. 25)* и высказывает мнение, что «отсутствие конечных цветков не следовало бы считать существенным признаком колосовидных (в широком смысле) или так называемых центростремительных соцветий», но часто связанное с конечным цветком изменение последовательности развертывания остальных заставляет считать логическим противоречием применение термина «акропетальное» или «центростремительное» к соцветию, где такой порядок не выдерживается. Наличие зонтиков, кистей и т. д. с небольшим и точно определенным для данного вида числом осей второго порядка, а также превышение главной оси боковыми (морковь и другие зонтичные) заставляют признать, что ни один признак различия двух основных групп не является абсолютным, характеризующим только одну из них. Весьма нередкое развитие смешанных соцветий, в которых причудливо переплетаются оба типа (см. *Guillard, 1857, стр. 377—379*), лишний раз демонстрирует искусственность их разделения.

Наконец, имеются данные, заставляющие предполагать, что цимозная и рацемозная группы не являются монолитными и по их генезису. Отдельные формы каждой из них могут развиваться из различных форм противоположной группы (Parkin, 1914, стр. 562—563, рис. 18). Один тип соцветия может переходить в другой (Eichler, 1875, стр. 33—34). Принятое деление, таким образом, разобщает родственные образования и соединяет различные по происхождению. Правда, Čelakovsky (1893) привлек предложенный Wydler (1851) третий главный тип «метельчатых» соцветий в качестве родоначальника двух первых, но и эта мера не разрешает многих из указанных выше противоречий. На основании изложенного обычную группировку соцветий предлагается отбросить как искусственную. Это, однако, не мешает использовать отдельные типы обеих групп для наименования соцветий и построения их эволюционной классификации.

Плейохазиями и дихазиями принято называть такие типы цветорасположения, у которых оси второго порядка являются мутовчатыми или, соответственно, супротивными. Однако эти случаи следует рассматривать только как частные; плейохазии и дихазии могут иметь и очередные боковые ветви (Рах, 1890, стр. 50, рис. 48; Wydler, 1851, табл. VIII), например, у лютиков.

Под названиями «сложный зонтик», «сложный колос» подразумевается обычно ветвление осей второго порядка по закону главной. Но в случаях трехкратного ветвления в том же направлении полученные соцветия снова должны быть названы «сложным зонтиком» или «сложным колосом», благодаря чему специфичность оказалась бы не отмеченной названием. Поэтому соцветия должны получить наименования: «двойное»; «тройное» и т. д., по числу однородных последующих ветвлений осей. Если же сложные соцветия образованы сочетанием различных простых, их следует обозначать как «зонтик из головок», «кисть из корзинок» и т. д.

Применение понятия сложного соцветия ограничивалось до сих пор только «рацемозной» группой. Монохазий, дихазий и плейохазий относятся во всех классификациях к простым соцветиям независимо от степени их разветвленности. Как кажется, здесь впервые предлагаются понятия «простой монохазий» для группы из двух цветков, из которых конечный разветвляется первым; «простой дихазий»*, «простой плейохазий» для аналогичных групп из трех—нескольких цветков, расцветание которых происходит в базипетальной последовательности; «двойной монохазий», «двойной дихазий», «двойной плейохазий», «тройной дихазий»* и т. д. для соответствующих соцветий, когда ветвление осей, несущих цветки, продолжается по тому же закону два, три и более раз.

Переходя к вопросу о вероятных генетических связях типов соцветий между собой, следует отметить, что из немногих имеющихся попыток разобраться в этой проблеме точка зрения Parkin (1914), расширяющая и дополняющая схему Čelakovsky (1893), представляется наиболее приемлемой, хотя и недостаточно разработанной. Она может быть принята за основу при изучении типов расположения цветков какой-либо группы видов, но требует целого ряда изменений и дополнений. Взамен слишком общих типов должны быть установлены более дробные, позволяю-

* Wydler (1851) эти типы называл: 1) «самый простой случай дихотомического ветвления (трехцветная цима)» (стр. 446, табл. VII); 2) «трижды вильчато разветвленный дихазий» (стр. 447, табл. VIII).

щие полнее представить ход их развития. Следует обратить больше внимания на номенклатуру типов, разработанную Паркером совершенно недостаточно. Наконец, необходимо возможно более четко разграничить примитивные и упрощенные формы. «Первое и простейшее соцветие... — отдельный цветок на конце оси» (Schleiden, 1861, стр. 420), но не «каждый конечный цветок филогенетически старше, чем соцветие; напротив, в настоящее время всегда следует считать, что соцветие снова может редуцироваться до одиночного цветка» (Рах, 1890, стр. 147) и при этом пройти стадии, подобные пройденным уже на пути усложнения. Одним из прямых доказательств редукции соцветия будет являться, повидимому, недоразвитие листьев.

Только после того, как такая работа по отношению к представителям той или иной систематической группы будет проделана, полученные данные можно будет применить для характеристики соплодий — «соцветий в стадии плодоношения» как отдельных видов и родов, так и группы в целом.

ВЫВОДЫ

1. Под соплодием обычно понимаются только такие соцветия в стадии плодоношения, которые целиком отрываются от материнского растения, имитируя плод.

2. Объем понятия, варьирующий у различных авторов не всегда соответствует определению, так как к соплодиям относятся и соцветия, совершенно не отделяющиеся от побега (*Amaranthus*, *Calendula*), отделяющиеся обычно лишь после диссеминации (*Alnus*), распадающиеся после созревания семян (*Betula*), а также шишки голосеменных, лишенных зонтичных, многих розоцветных и лютиковых, опадающие по-одному и не образующие агрегаций. Плодоносящие соцветия типа «перекати-поле» редко включаются в число соплодий.

3. Общепринятая номенклатура соплодий отсутствует. Для их обозначения используются десятки терминов, в том числе и такие, которым другие авторы придают совершенно иное значение.

4. Лишь немногие ботаники правильно понимают соотношения понятия плода и соплодия и достаточно четко разграничивают одно от другого, принимая во внимание их качественное своеобразие. Большинство неправильно включает соплодия в плоды, выделяя их в особую группу, равноценную ложным плодам, или включая в число последних.

5. К классификации соплодий и к определению этого понятия обычно подходят с точки зрения экологии и обращают главное внимание на способы диссеминации, игнорируя вопрос происхождения. Единственная морфологическая классификация Бишофа является искусственной.

6. С точки зрения эволюционной морфологии ограничение понятия соплодий только такими плодоносящими соцветиями, которые представляют собой диаспору, неправильно. Отделение агрегаций плодов от растений — вторичный признак приспособления к распространению плодов и семян, не меняющий морфологической природы органа.

7. Соплодием (*infructescentia*) является всякое соцветие в стадии плодоношения.

8. Для обозначения отдельных типов соплодий и их систематизации следовало бы применять термины и классификационные схемы соцветий. Однако большинство таких систем оказывается неприемлемым, если под-

ходить к соцветиям в их развитии. Некоторые установившиеся понятия должны быть отброшены или изменены под этим углом зрения.

9. Термин «соцветие» следует применять для обозначения совокупности цветков на однолетнем побеге растения. Такое определение, предложенное Бекетовым, охватывает не только четко дифференцированные типы, но и образования, слабо отграниченные от вегетативной части побега, являющиеся стадиями формирования наиболее развитых соцветий.

10. Деление соцветий на два главных типа (цимозные и рацемозные) следует отбросить, как искусственное, так как ни один признак не характеризует типа в целом и не отличает его от другого, а формы, объединяемые каждым из них, происходят, повидимому, из различных форм второго не только в филогенезе, но и в онтогенезе (смешанные соцветия). Принятие метельчатых соцветий в качестве третьего основного типа не снимает указанных противоречий.

11. Термин «сложное соцветие» следует расчленять на «двойное»; «тройное» и т. д. по числу однородных последующих ветвлений осей, а сложные соцветия, образованные сочетанием различных простых, предлагается обозначать «зонтик из головок», «кисть из корзинок», «плеихазий из кистей» и т. д.

12. Ограничение понятия однородных сложных соцветий только «рацемозной» группой кажется неправильным. Следует различать также простые, двойные, тройные и т. д. монохазии, дихазии и плеихазии в зависимости от степени разветвленности осей.

13. Наиболее приемлемая схема генетических взаимоотношений соцветий предложена Челаковским-Паркером. Принятая за основу при изучении типов расположения цветков какой-либо группы видов, она должна быть уточнена и дополнена дроблением слишком общих типов, разработкой их номенклатуры и возможно более четким разграничением примитивных и упрощенных форм. Полученные данные по соцветиям можно применить для характеристики соплодий.

Поступила в редакцию
5.8. 1950 г.

Кафедра
высших растений

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. (1853). Очерк Тифлисской флоры с описанием лотиковых, ей принадлежащих, СПб.

Бекетов А. (1897). Учебник ботаники, Изд., 2, СПб.

Буш Н. А. (1944). Курс систематики высших растений, М.

Гобин Х. Я. (1921). Генетическая классификация плодов семенных растений. Записки лаборатории по семеноведению при Главном ботаническом саду РСФСР, IV, 4, Пг.

Горяинов И. (1841). Основания ботаники, СПб.

Каден Н. Н. (1947). К вопросу о ложных плодах, Вестник Московского университета № 12, стр. 24—30.

Каден Н. Н. (1947). Генетическая классификация плодов, Вестник Московского университета № 12, стр. 31—42.

Ларионов Д. К. (1927). Общее сельскохозяйственное семеноведение, Литограф. изд. Масловского сортоведно-семеноводческого техникума им. К. А. Тимирязева, Масловка.

Максимович-Амбодик Н. (1795). Ботаники первоначальные основания, СПб.

Мальцев А. И. (1925). Руководство по изучению и определению семян и плодов сорных растений, ч. 1, Морфология и биология, Труды по прикладной ботанике и селекции, Прилож. 25, Л.

- Мерклин Е. М. (1867). Учебник ботаники, СПб.
- Севергин В. (1794). Царство произрастений, Начальные основания Естественной истории, СПб.
- Сукачев В. Н. (1940). (ред.) Определитель древесных пород, М.
- Фишер фон Вальдгейм А. А. (1891). Курс ботаники, отд. 1, изд. 2, Варшава.
- Bischoff G. W. (1833). Handbuch der botanischen Terminologie, I, Nürnberg.
- Braun A. (1874). Vortrag über Gipfel-Blüthen und Gipfel-Inflorescenzen, Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, XVI, 25—26, Berlin.
- Caruel T. (1886). Classification des fruits, Bulletin de la Société Botanique de France, XXXIII, 117—122, Paris.
- Čelakovský L. J. (1893). Nachtrag zu dem Aufsatz: Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände, Bot. Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, XVI, 2. Beiblatt № 36,
- De Candolle A. P. (1827). Organographie végétale, II, Paris.
- Eichler A. W. (1874). Blütendiagramme, I, Leipzig.
- Endlicher S. und Unger F. (1843). Grundzüge der Botanik, Wien.
- Guillard A. (1857). Idée générale de l'inflorescence, Bulletin de la Société Botanique de France, IV, 29—939, Paris.
- Kunth K. S. (1847). Lehrbuch der Botanik, Berlin.
- Le Maout E. et Decaisne J. (1876). Traité général de Botanique descriptive et analytique, 2 éd. Paris.
- Parkin J. (1914). The Evolution of the Inflorescence, The Journal of the Linnean Society, XLII, № 287, 511—563, London.
- Payer J. B. (1857). Eléments de Botanique, I. Organographie, Paris.
- Wydler H. (1851). Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen, Flora. N. R. IX, 289—443, Regensburg.
- (Работы, не вошедшие в этот список, см. Вестник Московского университета № 12 за 1947 г., стр. 29 и 41).
-