

Н. Н. Каден

## ТИПЫ ПРОДОЛЬНОГО ВСКРЫВАНИЯ ПЛОДОВ <sup>1</sup>

С 1 рисунком

(Получено 19 I 1961)

Еще в прошлом веке некоторые морфологи, например Бовизаж (Beauvisage, 1889), указывали на неполноту и неточность укоренившихся в описательной морфологии и систематике растений терминов, характеризующих способы вскрытия плодов. Однако эти справедливые голоса не были услышаны: номенклатура типов раскрытия осталась по существу неизменной и до сих пор отличается теми же недостатками.

В связи с работой по составлению списка типов плодов растений средней полосы европейской части СССР мы подвергли новому критическому пересмотру терминологию разных типов вскрытия и сделали попытку найти для них достаточно точные и логически оправданные наименования. В данном сообщении мы ограничимся только теми типами, которые связаны с образованием прямых продольных меридиональных щелей, оставив пока в стороне вскрытие дырочками, крышечкой и неправильным разрывом перикарпия.

Обычно применяются следующие термины:

1. *Dehiscencia septicida* — растрескивание по перегородкам (Забинкова и Кирпичников, 1957); продольно-перегородчатое: коробочка, расщепляющаяся по перегородкам (Тахтаджян, 1948; Комарницкий, 1958).

2. *D. loculicida* — растрескивание, при котором разрушаются гнезда (Забинкова и Кирпичников, 1957); противогнездное: коробочка, растрескивающаяся по створкам (Тахтаджян, 1948; Комарницкий, 1958); по гнездам (Кудряшов, 1950); гнездоразрывное (Бордзіловський, 1950).

3. *D. septifraga* — растрескивание, разламывающее перегородку (Забинкова и Кирпичников, 1957); стенкоотрывочное: коробочка разламывающаяся (Тахтаджян, 1948); коробочка, вскрывающаяся стенкоотрывочно (Комарницкий, 1958).

Кроме того, в трудах и руководствах по морфологии и систематике говорится о вскрытии коробочек зубцами и створками (*capsula dentibus, valvis dehiscens* — Забинкова и Кирпичников, 1957), листовки по брюшному шву (Тахтаджян, 1948; Комарницкий, 1958) и боба по спинному и брюшному швам (Комарницкий, 1958).

Перечисленными выражениями, как кажется, исчерпывается вся терминология продольного вскрытия плодов. Нетрудно показать, что многие из указанных терминов не выдерживают критики с точки зрения фактического материала, сравнительной морфологии и логики.

«Растрескивание по перегородкам» не является вскрытием вообще. Если в синкарпном плоде настоящие перегородки, образованные сросшимися боковыми сторонами соседних плодолистиков, разделяются при созревании на составляющие их половинки, то результатом такого разделения будет распадение плода на столько частей, сколько плодолистиков участвовало в его построении: два (*Aceraceae, Apiaceae*), три (*Tropeolaceae*), пять (*Tribulus*) или больше (*Malvaceae—Malveae*). При этом отдельные части, соответствующие каждой одному плодолистку, будут пред-

<sup>1</sup> Содержание данной статьи было доложено на коллоквиуме Кафедры высших растений МГУ и на заседании секции морфологии и анатомии ВБО (10 II 1961).

ставлять собой закрытые мерикарпии дробного плода (см. рисунок, 19). Семена остаются заключенными в перикарпиях и могут выйти наружу лишь в том случае, если отделившиеся части плода вскроются каким-либо другим способом (5—9). Если даже условиться, что «*dehiscencia septicida*» является раскрыванием путем разделения перегородок и одновременно краев плодолистиков по брюшным швам (5), то, во-первых, это вовсе не следует из названия типа, а во-вторых, подобное вскрывание действительно встречается часто, но не исключительно. Например, при вскрывании рэгмы *Euphorbiaceae* вместе с разделением перегородок, происходит расщепление перегородок и средних жилок плодолистиков, в результате чего тримерный плод распадается на шесть створок, выбрасывая семена и оставляя на растении кол онку (9). Называть такое вскрывание только септицидным было бы неправильно, если принять условное ограничение понятия. Обозначить его каким-то совсем другим термином (кстати, его нет, насколько нам известно) вряд ли имеет смысл, поскольку разделение перегородок все же происходит. Оставлять же тип без всякого наименования, как это делает, например, Я. И. Проханов (1949), нам не кажется логичным. Кроме того, как же называть тогда все другие способы (6—8), составной частью которых является разделение перегородки на две продольные половины?

Второй способ называют «растрескиванием, при котором разрушаются гнезда» или «растрескиванием по гнездам» или «гнездоразрывным». Эти выражения крайне неопределенны. Разрушение гнезд может происходить самыми различными путями: целостность гнезда будет нарушена и при вскрывании по брюшному шву (1, 5), и по средней жилке (2, 6), и боковыми продольными щелями (4, 14а, 14б), и замкнутой линией — вертикальной (*Brassicaceae*), косой (*Penthorum*) или более или менее горизонтальной (*Plantago*, *Anagallis*), и, наконец, неправильным разрывом перикарпия (некоторые виды *Cuscuta*). То, что «гнездоразрывное» вскрывание подразумевает расщепление плода по средней жилке плодолистика<sup>1</sup> (10), никак не следует из самого термина.

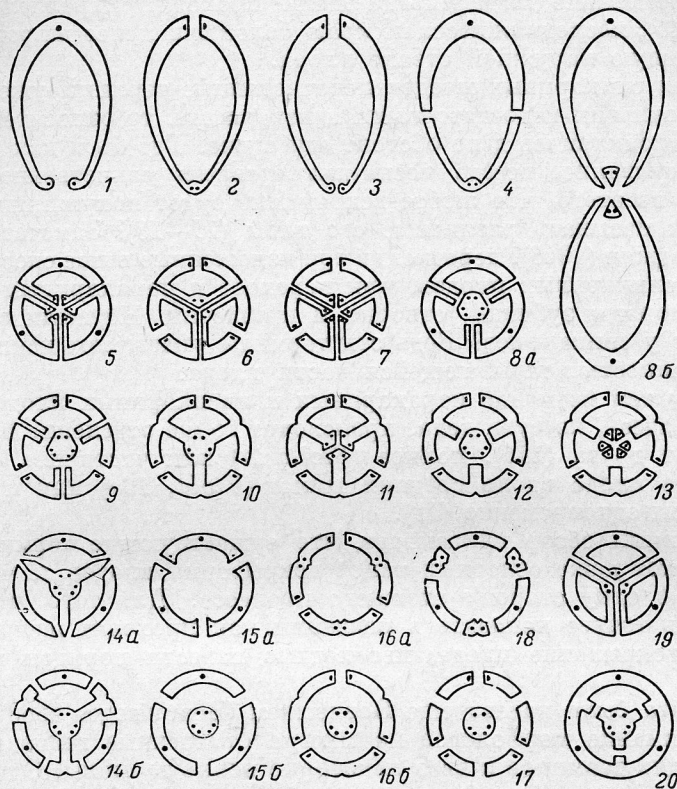
Но даже и в том случае, если условиться, что «гнездоразрывное» вскрывание происходит только вдоль средних жилок, то лишь в сравнительно редких случаях через образовавшиеся щели (10) семена смогут покинуть синкарпный плод. Это может произойти либо при очень мелких семенах (*Pyrola*, *Ramischia*), либо при наличии добавочного механизма выбрасывания их, например путем эластичного отделения ариллуса (*Oxalis*). Если эти условия отсутствуют, то все семена останутся внутри плода, несмотря на образование продольных щелей: подлинному вскрыванию будут препятствовать перегородки. Только добавочное отделение друг от друга, например путем разделения плодолистиков по брюшному шву (11), откроет семенам выход из перикарпия. Но в названии типа мы не встречаем никакого намека на этот двойной процесс.

Типичным «гнездоразрывным» вскрыванием принято считать тот тип его, который изображен на нашем рисунке, фиг. 11. Но разрыв гнезда по средней жилке встречается и во многих других формах вскрывания (7, 9, 10, 12). Как же называть все эти типы?

Наконец, синонимическое выражение «растрескивание по створкам» также совершенно неверно. С одной стороны, вскрывание в этом случае совершенно необязательно происходит сверху донизу или даже до половины, оно может ограничиться и верхней частью плода (например, по средним жилкам у *Verbascum*), и тогда уже правильнее говорить не о створках, а о зубцах. С другой стороны, створками в карпологии называют обычно части наружной стенки плода, которые могут и не

<sup>1</sup> Именно по средней жилке плодолистика. Выражение «по спинному шву», которое часто употребляется (Александров, 1935 : 691; Александров и Александрова, 1935 : 63; Комарицкий, 1958), неверно: в районе средней жилки никакого шва нет (см. Каден, 1951).

нести перегородку или часть ее по средней линии (например, у *Stellaria* — 15б, у *Viola* — 16а). Строго говоря, створками (в противоположность зубчикам) можно называть и части плода, вскрывшегося по способу «растрескивание по перегородкам» (5), что некоторые авторы и делают совершенно логично («коробочка трехстворчатая» у *Bulbocodium*, см. Черняковская, 1935).



Различные типы продольного вскрывания плодов. Схемы поперечных срезов плодов в зоне разделения и расщепления. Все ценокарпные плоды (кроме 8б) условно изображены имеющими три плодolistика. По Бовизажу (Beauvisage, 1889), с изменениями и дополнениями.

1—4 — апокарпные плоды; 5—14 — синкарпные; 15а, 16а, 18 — паркарпные; 15б, 16б, 17 — лизикарпные; 19 — септицидия, ведущая к распадению дробного синкарпного плода на мерикарпии, но сама по себе не связанная со вскрыванием; 20 — расщепление перегородок (септифрагмия), ведущая к образованию одногнездного плода из многогнездного, но не к вскрытию его.

Третий способ вскрывания — «стенкоотрывное» или «стенкоотрывочное» — очень неудачно звучит по-русски, так как под стенкой легче подразумевать наружную часть перикарпия, чем перегородку. Латинское название «d. septifraga» снимает это недоразумение, однако и оно неточно. Одно продольное тангентальное расщепление перегородок не обеспечит выход семян из плода, но приведет всего лишь к образованию одного общего гнезда внутри него (20), что наблюдается, например, внутри зрелого плода *Plantago*, прежде чем верхняя часть его опадет в виде крышечки. Для подлинного вскрывания необходимо добавочное расщепление наружных стенок, например по средним жилкам (*Onagra*, *Epilobium*, 12). Но для этого типа, равно как и для случаев 8а, 9, связанных с расщеплением перегородок, в литературе нет никаких названий, так как типичным «стенкоотрывным» вскрыванием считается пред-

ставленное у *Cobaea*, *Cedrela* и др. (14a). При этом в наружных углах гнезд образуются продольные щели, которые как бы целиком отделяют перегородки от наружных стенок плода. Но термин «d. septifraga» к этому случаю не подходит: перегородка оказывается совершенно цельной, неповрежденной и, напротив, небольшая часть перикарпия (треугольная в сечении) остается прикрепленной к ней. Особенно заметным становится вскрывание тогда, когда щели проходят параллельно перегородке (14б); последняя несет по краю более или менее широкую ленту, принадлежащую наружной стенке плода.

Если для синкарпных плодов перечисленные термины уже представляются неточными, недостаточными и неверными, то относительно паракарпиев и лизикарпиев дело обстоит еще хуже. Где бы и как бы ни произошло вскрывание, всегда возникнет «разрыв» единственного гнезда. Следует ли из этого, что любое вскрывание будет локулицидным? Если нет, то как называть различные его типы (15—18)? Замечательно, что А. Л. Тахтаджян (1948), перечислив три изложенные выше способа вскрывания для синкарпных плодов, при переходе к паракарпным ограничивается терминами зубчики, створки и крышечки. Неужели зубчиков и створок нет у синкарпиев? Ведь эти термины указывают исключительно на протяженность вскрывающейся части плода.

А между тем изучение паракарпных и лизикарпных плодов показывает, что и здесь, по сути дела, происходит то же отделение плодолистиков друг от друга (15б), полное (*Stellaria*) или частичное (*Androsace*) расщепление плода вдоль средних жилок (*Viola*, 16a) или и тот и другой процессы одновременно (18).

Приведенный обзор показывает, что существующие термины далеко не охватывают даже основных типов вскрывания плодов и часто отражают только одну сторону сложного процесса. Для того чтобы иметь возможность точнее показать в названии, как проходят щели, обуславливающие вскрывание плода, необходимо навести порядок в терминологии.

Эта работа была начата еще Бовизажем (Beauvisage, 1889), который обратил внимание морфологов на многие отмеченные выше недостатки существующих терминов и ввел некоторые новые термины. Однако крупным минусом в его работе было то, что в сводной резюмирующей таблице он вновь возвращается к локулицидным и септицидным коробочкам, которые ранее им же были справедливо подвергнуты резкой критике. Многие в деле упорядочения номенклатуры было сделано позднее Винклером (Winkler, 1936, 1939, 1940, 1941) и Штоппом (Stopp, 1950), хотя и не все применяемые ими термины кажутся нам пригодными для использования.

Из общих понятий двух последних авторов, которые следует принять, укажем на «отделение», «расщепление», «совершенное» и «несовершенное» вскрывание. Что касается номенклатуры отдельных типов, предлагаемых в настоящей статье, то она составлена путем сочетания терминов Бовизажа (Beauvisage, 1889 : 126 — «брюшная, спинная и боковые щели») и Штоппа (Stopp, 1950 : 168 — «септицидные коробочки»).

Особого обсуждения заслуживает только термин «септицидия». Штопп понимает его в более широком смысле, чем обычно. Если рассматривать септицидию как разделение первоначально сросшихся плодолистиков, то это явление может происходить не только у синкарпиев, но и у паракарпных плодов. Штопп (стр. 166) правильно указывает на то, что, несмотря на отсутствие перегородок, образование щелей на плоде происходит в тех же местах, где у синкарпных плодов находятся перегородки. Более того, «паракарпные коробочки связаны с синкарпными многими переходами, например среди *Orchidaceae* у *Neuwiedia* (ценосинкарпная) *Selenipedium*—*Phragmopedilum*—*Paphiopedilum*—*Orchis* (ценопаракарпная). Имеются формы плода, у которых края пластинки

плодолистиков выступают почти до середины, не соединяясь внутри . . . Если от такой паракарпной формы коробочки отделяются перегородкообразные части, возникшие благодаря срастанию друг с другом краев соседних плодолистиков, то эти перегородки обладают таким же морфологическим значением, как и „настоящие“. У настоящих паракарпных плодов сросшаяся периферическая зона, напротив, редуцирована до узкого краевого участка. Между синкарпными и паракарпными плодами имеется только количественное различие, поэтому разделяющие плодолистики способны вскрывания обоих типов плодов гомологичны друг другу» (Stopp, 1950 : 166). Помимо указанного выше морфогенетического перехода от синкарпии к паракарпии, у гемипаракарпных плодов (*Koelreuteria*, *Sesamum*, *Limosella*) наблюдается и онтогенетический переход: плод в нижней части многогнездный, в верхней — одногнездный. «Гомология изолирующих плодолистики способов вскрывания пара- и синкарпных плодов в этих примерах выступает особенно ясно» (Stopp, 1950 : 166).

Точно так же и гемилизикарпные плоды (*Agrostemma*, *Silene*, *Lychnis*) вскрываются отделением друг от друга верхних наружных частей первоначально сросшихся плодолистиков. И у них имеются переходы от нижнего синкарпного к верхнему лизикарпному участку.

Вполне соглашаясь с этими мыслями Штоппа, мы, однако, считаем, что термин «септицидия» непригоден для обозначения вскрывания всех ценокарпных плодов, поскольку включает слово «перегородка». Нам кажется более правильным назвать отделение плодолистиков друг от друга в любом ценокарпном плоде д и з ъ ю н к т и е й, а септицидией считать такой частный случай ее, который связан с продольным расщеплением перегородок. Поэтому для синкарпных плодов мы пользуемся термином «септицидное вскрывание», а для пара- и лизикарпных — «дизъюнктивное».

### Вскрывание

Под вскрыванием (*dehiscencia*) мы понимаем образование щелей в перикарпии, приводящее к освобождению заключенных в нем семян.<sup>1</sup> Термины «растрескивание», «разверзание», применяемые некоторыми авторами, мы рассматриваем как синонимы, притом менее удачные, поскольку они подчеркивают, что вскрывание происходит внезапно и с силой. Это действительно имеет место в ряде случаев (*Caragana*, *Impatiens*), но далеко не всегда. Термин «вскрывание» или «раскрывание» предпочтительнее, так как является более широким, охватывающим все случаи. Вскрывание может быть подразделено на продольное, кольцевое и неправильное.

Продольное вскрывание (*d. longitudinalis*) осуществляется путем образования меридиональных щелей, начинающихся на вершине (обычно) или в основании плода (например, *Aristolochia*). Кольцевое вскрывание (*d. circumscissa*) происходит щелями, представляющими собой замкнутую кривую, проходящую перпендикулярно (*Plantago*, *Hyoscyamus*, *Cuscuta*), косо (*Penthorum*) или почти параллельно продольной оси плода (*Geranium*, многие *Brassicaceae*). Неправильное вскрывание (*d. irregularis*) близко к кольцевому, но отличается от него тем, что линия разрыва перикарпия не предопределяется гистологически в онтогенезе плода и оказывается поэтому неровной (некоторые виды *Trifolium*, *Amaranthus*, *Cuscuta*, многие *Chenopodiaceae*).

<sup>1</sup> Мы подчеркиваем, что вскрывание связано с освобождением семян из плода, и это потому, что у некоторых растений (*Aceraceae*, *Apiaceae*) при образовании дробного плода целостность плодолистиков нарушается выделением из них брюшных пучков в виде колонки; поскольку же при этом семя остается заключенным внутри замкнутого мерикарпия, этот процесс не имеет отношения к вскрыванию.

Продольное вскрывание может быть несовершенным или совершенным и осуществляться благодаря отделению, расщеплению или комбинации того и другого.

Под от дел е н и е м (*separatio*) понимается такое вскрывание, при котором образующиеся щели проходят по швам срастания соседних плодолистиков между собой или краев каждого из них. При этом ткань плодолистика всегда остается цельной. Сюда относятся: в ен т р и ц и д и я (*ventricidia*, d. *ventralis*, 1, 5) — разделение краев плодолистика в районе брюшного шва — и д и з ъ ю н к ц и я (*disjunctio*, d. *disjunctiva* 5, 6, 15a, 15б, 19) — разделение плодолистиков по швам срастания. Частным случаем дизъюнкции у синкарпных плодов является с е п т и ц и д и я (*septicidia*, d. *septicida*) — разделение плодолистиков путем продольного расщепления перегородок (5, 6, 19). Поэтому термин «дизъюнкция» нами применяется только для пара- и лизикарпных плодов (15a, 15б).

Напротив, р а с щ е п л е н и е (*fissuratio*) является вскрыванием с разрывом тканей самого плодолистика по средней жилке или боковым сторонам его (2, 4, 10, 14, 16).

Н е с о в е р ш е н н о е или не полное вскрывание (d. *imperfecta*) происходит не до конца. Если оно ограничивается лишь верхней частью плода, то отделяющиеся друг от друга части перикарпия называют зубцами (*dentes*, d. *dentalis*), если доходит до середины или ниже, то — створками (*valvae*, d. *valvaris*) (см. Winkler, 1941 : 19).

С о в е р ш е н н о е или полное вскрывание (d. *perfecta*) происходит по всей длине плода от верхушки до основания. При этом створки могут оставаться соединенными между собой (*Viola*, *Stellaria*) или даже опадать с материнского растения (*Euphorbiaceae*). Последний случай может быть отмечен выражением «вскрывание опадающими створками» (d. *valvis secedentibus*).

### Продольное вскрывание апокарпных и гемисинкарпных плодов

Здесь наблюдаются четыре типа вскрывания.

1. В ен т р а л ь н о е (v) (d. *ventralis*, т. е. брюшное) — тип *Consolida* (1) — происходит путем разделения краев плодолистика по брюшному шву у листовок *Ranunculaceae*, *Cabomba*, *Crassulaceae*, *Butomaceae* и др. К этому списку Бовизаж присоединяет, с нашей точки зрения, неправильно, *Arocynaceae*, *Asclepiadaceae* и, отчасти, *Spiraea*. Несовершенное брюшное вскрывание наблюдается у некоторых видов *Nigella*, *Dicamptanus*, *Astrocarpus* и *Staphylaea*, относящихся к гемисинкарпиям.

2. Д о р з а л ь н о е (d) (d. *dorsalis*, т. е. спинное) — тип *Magnolia* (2) — происходит путем расщепления плодолистика вдоль средней жилки у листовок *Magnolia* и бобов *Cercis*. Штопп (Stopp, 1950 : 170) добавляет сюда листовковидные бобы *Pycnospora nervosa*, *Oxytropis pilosa*, *Stenocarpus saligna*.

3. Д о р з и в е н т р а л ь н о е (dv) (d. *dorsiventralis*, т. е. спинно-брюшное) — тип *Vicia* (3) — представляет собой комбинацию двух предыдущих способов вскрывания и характерно для бобов большинства *Fabales*, не только одногнездных, но и ложнодвугнездных. Хотя у *Astragalus* и *Oxytropis* при вскрывании происходит продольное разделение перегородки (кажущаяся септицидия), но на самом деле перегородка возникает как вырост спинного медианного района или краевых частей единственного плодолистика. Расслоение перегородки представляет собой поэтому модифицированную дорзидию или вентрицидию (Stopp, 1950 : 173).

Сюда же нужно отнести и некоторые виды *Spiraeaceae*, поскольку наряду с разделением по брюшному шву у них происходит расщепление

плодолистика по средней жилке, хотя и неполное. Здесь можно говорить о несовершенном дорзивентральном вскрывании.

4. Л а т е р а л ь н о е (l) (d. lateralis, т. е. боковое) — тип *Haematoxylon* (4) — осуществляется двумя продольными боковыми щелями, отделяющими спинную сторону плодолистика от брюшной. В качестве единственного примера приводится боб *Haematoxylon campeschianum*.

Эти четыре типа, охватывающие, по-видимому, все разнообразие продольных способов вскрывания апокарпиев, в значительной мере сохраняют свое значение и для наименования различных типов раскрывания ценокарпных плодов.

### П р о д о л ь н о е в с к р ы в а н и е с и н к а р п и е в

Наиболее примитивным способом вскрывания синкарпных плодов является:

5. С е п т и ц и д н о - в е н т р а л ь н о е (sv) (d. septicidiventralis, т. е. перегородково-брюшное) — тип *Colchicum* (5) — состоящее в отделении плодолистиков друг от друга и краев каждого из них по брюшному шву. Штопп (1950 : 170) считает, что в этом способе вскрывания повторяется морфогенез синкарпных плодов: изоляция плодолистиков представляет собой возврат к примитивной апокарпии, а вскрывание образовавшихся листовок по брюшному шву — возврат к голосемянности. Этот тип характерен для гемисинкарпных и синкарпных плодов *Colchicaceae* (*Liliaceae*—*Melanthoideae*).

Следующие четыре типа также включают отделение плодолистиков друг от друга, но к нему добавляются другие, более специализированные способы вскрывания:

6. С е п т и ц и д н о - д о р з а л ь н о е (sd) (d. septicididorsalis, т. е. перегородково-спинное) вскрывание (6) является сочетанием септицидии и расщепления плодолистиков по средней жилке. Оно считается Бовизажем возможным, но очень редким. Во всяком случае, ни одного примера подобного типа им не приводится и нам до сих пор не известно.

7. С е п т и ц и д н о - д о р з и в е н т р а л ь н о е (sdv) (d. septicididorsiventralis, т. е. перегородково-спиннобрюшное) вскрывание — тип *Flindersia* (7), — при котором происходит разделение плодолистиков по швам срастания и расхождение их краев по брюшным швам, а также расщепление по средним жилкам. Кроме *Flindersia*, этот тип встречается у *Linum*, где подобно астрагалам из спинно-медианного района плодолистика образуется ложная перегородка, которая расщепляется продольно вследствие дорзицидии.

8. С е п т и ц и д н о - л а т е р а л ь н о е (sl) (d. septicidilateralis, т. е. перегородково-боковое) вскрывание — тип *Rhododendron* (8a) — происходит разделением плодолистиков и расщеплением перегородок с отделением створок от центральной колонки из сросшихся брюшных частей у некоторых *Ericaceae* (*Rhododendroideae*, *Phyllococeoidae*). Плод *Calluna*, относящийся к этому же типу, отличается тем, что расщепление перегородок происходит ближе к наружной стенке, чем у других родов. Поэтому колонка оказывается очень крупной, а участки перегородок, остающиеся прикрепленными к створкам, — узкими и малозаметными.

Переход к следующему типу представлен плодами некоторых *Solanaceae* (*Nicotiana*, *Petunia*) и *Scrophulariaceae* (*Verbascum*, *Scrophularia*). Створки их наверху коротко двузубчатые, что свидетельствует о начале добавочной несовершенной дорзицидии.

К этому типу, в сущности, следует относить и псевдоапокарпные плоды *Aprocynaceae* и *Asclepiadaceae*, поскольку опадением сросшегося столбика и разделением в основании немного связанных «листочков» последние отделяются и вскрываются затем каждая двумя продольными боковыми щелями, распадаясь на створку и плацентарную колонку (8б).

9. Септицидно-латерально-дорзальное (sld) (septicidilateridorsalis, т. е. перегородково-боково-спинное) — тип *Euphorbia* (9) — отличается от предыдущего добавочным расщеплением плода по средним жилкам плодолистиков. Имеет место у некоторых *Solanaceae* (*Datura*), *Scrophulariaceae* (*Digitalis*), *Rubiaceae* (*Cinchona*), *Euphorbiaceae*. В последнем случае вскрывание происходит до конца, и отдельные створки, образующиеся в числе, вдвое превышающем число плодолистиков, опадают; в других случаях (*Datura*) щели также достигают основания плода, но створки остаются на растении.

Следующие четыре типа вскрывания не связаны с септицидией, плодолистики не отделяются друг от друга, но всегда расщепляются по средней жилке.

10. Дорзальное (d) (d. dorsalis, т. е. спинное) — тип *Oxalis* (10) — встречается не только у апокарпных плодов (*Magnolia*, см. выше, 2), но и у некоторых синкарпиев (*Oxalis*, *Ramischia*, *Pyrola*, *Veronica*).

11. Дорзивентральное (dv) (d. dorsiventralis, т. е. спиннобрюшное) вскрывание — тип *Lilium* (11) — является расщеплением плодолистиков по средней жилке и разделением краев по брюшному шву. Если у боба оно приводит к образованию двух боковых створок, то у синкарпиев оно связано с наличием створок, несущих перегородку по средней линии. Этот тип более широко распространен и характерен для многих *Liliaceae*, *Iridaceae* и *Malvaceae* (*Hibiscus*).

12. Дорзилатеральное (dl) (d. dorsilateralis, т. е. спиннобоковое) вскрывание — тип *Epilobium* (12) — происходит путем расщепления плодолистиков по средним жилкам и перегородкам, вследствие чего створки отделяются от сохраняющейся в центре и остающейся неразделенной колонки. Боковые щели при этом могут проходить примерно посередине перегородки (*Polemonium*, *Moneses*, *Hipopithys*, *Andromeda*, *Chamaedaphne*, *Onagra*, *Epilobium* и др.) или в наружных углах гнезда так, что перегородки целиком отделяются от створок плода (*Catalpa*).

13. Дорзивентрилатеральное (dvl) (d. dorsiventrilateralis, т. е. спиннобрюшнобоковое) вскрывание — тип *Zygophyllum* (13) — отличается от предыдущего тем, что колонка разделяется на участки, соответствующие одному брюшному пучку плодолистика каждый. Створки, вначале прикрепленные к ним, затем отделяются и опадают. Такой тип характерен, насколько нам известно, только для видов *Zygophyllum* (например, *Z. fabago*).

14. Латеральное (l) (d. lateralis, т. е. боковое) вскрывание — тип *Cobaea*. Этот последний тип вскрывания синкарпиев связан с образованием двух продольных боковых щелей, отделяющих наружную стенку плода от перегородок. При этом щели могут проходить по биссектрисам наружных углов гнезд (14a) или параллельно перегородкам (14б), присоединяя к ней большую или меньшую часть стенки (*Volubilis*, *Cobaea*, *Cedrela*, *Swietenia*).

#### Продольное вскрывание паракарпиев и лизикарпиев

15. Дизъюнктивное (dj) (d. disjunctiva) вскрывание — тип *Gentiana-Stellaria* — происходит только путем отделения первоначально сросшихся плодолистиков друг от друга. Совершенное дизъюнктивное вскрывание наблюдается у *Gentiana*, *Eschscholzia* (15a) *Stellaria* (15б), несовершенное — у многих *Primulaceae* (*Androsace*, *Lysimachia*), *Caryophyllaceae* и части видов *Saxifraga*. Отличать этот тип вскрывания от следующего у лизикарпных плодов со сросшимися доверху столбиками довольно трудно, так как видимые границы плодолистиков часто отсутствуют. В этом случае следует обращать внимание на противоположение



зубцов или створок плода остающимся чашелистикам, поскольку у *Primulaceae* плодолистики располагаются над элементами чашечки (Eichler, 1875 · 327).

Дизъюнктивное вскрывание пара- и лизикарпных плодов следует рассматривать как более примитивное. Последующие типы являются производными от этого типа.

16. Д о р з а л ь н о е (d) (d. dorsalis, т. е. спинное) вскрывание — тип *Viola—Cyclamen* — происходит благодаря расщеплению плодолистиков по средней жилкам. У паракарпиев (*Violaceae, Cistaceae, Par-nassia, Salicaceae, Menyanthes*) при краевой постенной плацентации образующиеся створки несут посередине плаценты с семенами (16а), у лизикарпиев же (*Hottonia, Cyclamen*) они чередуются с зубцами чашечки (16б).

17. Д и з ь ю н к т и в н о - д о р з а л ь н о е (djd) (d. disjuncti-vidorsalis, т. е. дизъюнктивно-спинное) вскрывание — тип *Gypsophila* (17) — встречается, насколько нам известно, только у лизикарпных плодов. Оно может быть совершенным, с образованием створок (*Gypsophila*) или чаще несовершенным — зубцами (*Dianthus, Primula veris*, виды *Soldanella*), причем и в том и в другом случае число их вдвое превышает число плодолистиков, входящих в состав плода.

18. Л а т е р а л ь н о е (l) (d. lateralis, т. е. боковое) вскрывание — тип *Orchis* (18) — происходит путем образования по обе стороны от средней жилки каждого плодолистика продольных щелей, расщепляющих его ткань (*Orchidaceae*). При этом перикарпий разделяется на шесть створок, обычно три более широких (спинных) и три узких (плацентарных), хотя могут быть и обратные соотношения размеров (*Miltonia*). Они отделяются друг от друга сверху и закручиваются (*Leptotea*) или на верхушке и в основании остаются соединенными, причем при вскрывании плод обычно несколько сокращается, благодаря чему щели расширяются и дают возможность семенам вылетать наружу. Этот тип вскрывания нам неизвестен у лизикарпных плодов. Отнесение Бовизажем плодов *Paraperaceae* и *Cruciferae* к этому типу нельзя считать правильным, поскольку вскрывание у них осуществляется по более или менее замкнутой кольцевой линии, «вырезающей» часть спинки плодолистика (Winkler, 1940; Stopp, 1950). Продольные меридиональные щели при этом не образуются. Поэтому такой способ ближе к образованию кольцевой поперечной трещины (dehiscencia circumscissa) и выходит за пределы нашей статьи. То же относится и к плодам *Geraniaceae*.

Мы не можем гарантировать, что перечисленные типы охватывают все разнообразие продольных способов вскрывания плодов покрытосеменных растений, вероятно, могут быть обнаружены и иные. Но несомненно, что это будут новые сочетания рассмотренных в данной статье основных типов, и они легко уложатся в предлагаемую схему номенклатуры. Как нам кажется, с ее помощью могут быть выделены и точно названы практически все способы продольного вскрывания, исключая, может быть, лишь незначительные и несущественные варианты.

Выделение типов вскрывания плодов и их наименование нельзя рассматривать только как логическое построение, содействующее упорядочению понятий и номенклатуры морфологии. То, что способы вскрывания плодов эволюционируют, показывают такие примеры: 1) в семействе *Liliaceae* более примитивный тип септицидно-вентрального вскрывания без нарушения целостности плодолистиков соответствует более примитивному подсемейству *Melanthoideae*, в то время как прогрессивные группы характеризуются специализированным дорзивентральным вскрыванием; 2) переходы от примитивного вентрального вскрывания к более сложному дорзивентральному можно проследить в ряду *Ranunculaceae—Spiraeaceae—Fabaceae*; некоторые спирейные занимают промежуточное положение между листовкой и бобом, поскольку

наряду с вентральным вскрыванием у них начинается расщепление плодолистика по средней жилке в верхней части плода.

Эти примеры показывают, что типы вскрывания должны изучаться с позиций филогенеза растений и приниматься во внимание при создании карпологических типов и морфогенетических рядов плодов.

### Выводы

1. Существующие в литературе наименования продольных способов вскрывания плодов (вскрывание дырочками и крышечками нами пока не рассматривается) неточны, неполны, часто неверны и требуют замены более точными и логичными терминами.

2. У апокарпных плодов встречаются четыре типа продольного вскрывания: вентральный, дорзальный, дорзивентральный и латеральный.

3. Для ценокарпных плодов дополнением к ним является только дизъюнкция, заключающаяся в отделении друг от друга первоначально сросшихся между собой плодолистиков. Частным случаем дизъюнкции у синкарпных плодов является септицидия, при которой разделение плодолистиков происходит путем радиального удвоения перегородок.

4. Синкарпные плоды вскрываются септицидно-вентрально, септицидно-дорзивентрально, септицидно-латерально, септицидно-дорзально, дорзально, дорзивентрально, дорзилатерально, дорзивентрилатерально и латерально.

5. Паракарпные плоды характеризуются дизъюнктивным, дорзальным и латеральным вскрыванием.

6. Лизикарпные плоды вскрываются дизъюнктивно, дорзально и дизъюнктивно-дорзально.

7. Все разнообразие продольных способов вскрывания плодов может быть сведено к разделению первоначально сросшихся плодолистиков по швам срастания (дизъюнкция и септицидия), краев плодолистиков по брюшным швам (вентрицидия) и расщеплению их по средней жилке (дорзицидия) или боковым сторонам (латерицидия). Предлагаемые названия типов отражают наблюдающиеся сочетания этих способов вскрывания.

8. Типы вскрывания плодов должны изучаться с позиций филогенеза растений и приниматься во внимание при выделении карпологических типов и морфогенетических рядов плодов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. (1935). О строении плода бобовых. Бот. журн. СССР, 6 : 684—694. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1935). Анатомия цветка, плода и семени горохов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 9 : 5—152. — Бордин В. Г. (1950). Родина ліліїні — *Liliaceae* Hall. Флора УРСР, III. — Забінкова Н. Н. и М. Э. Кирпичников. (1957). Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по систематике высших растений. II. — Каден Н. Н. (1951). Рец. на кн.: Александров В. Г. и И. Н. Коновалов. «О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных». Вестн. МГУ, 5 : 143—146. — Комарницкий Н. А. (1958). Морфология растений. В кн.: Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. Ботаника. Учебник для педагогических институтов и университетов. 1. — Кудряшов Л. В. (1950). Размножение растений. В кн.: П. А. Генкель и Л. В. Кудряшов. Ботаника. Учебник для учительских институтов. — Проханов Я. И. (1949). Молочай — *Euphorbia* L. Флора СССР, XIV : 304—495. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Черняковская Е. Г. (1935). Брандушка — *Bulbocodium* L. Флора СССР, IV : 20—23. — *Beauvisage*. . . (1889). Remarques sur la classification des fruits et la déhiscence des capsules. Société Botanique de Lyon. Bull. trimestriel. 3—4 : 120—142. — Eichler A. W. (1875). Blüthendiagramme construiert und erläutert. I. — Stopp K. (1950). Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Dehiscenzformen der Kapsel Früchte. Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftl. Klasse,

7 : 165—210. — W i n k l e r H. (1936). Septizide Kapsel und Spaltfrucht. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, XXIV, 2 : 191—200. — W i n k l e r H. (1939). Versuch eines «natürlichen» Systems der Früchte. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, XXVI, 2 : 201—220. — W i n k l e r H. (1940). Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Frucht-systems. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, XXVII, 1 : 92—130. — W i n k l e r H. (1941). Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung. Sammelheft zum 113. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländischen Cultur (1940) : 13—40.

Москва.

---

## THE TYPES OF LONGITUDINAL DEHISCENCE OF FRUITS

By N. N. Kaden

### SUMMARY

Different types of longitudinal dehiscence of fruits are reviewed in the article. In accordance with the character of dehiscence new names are proposed to denote these types. Four types of longitudinal dehiscence are distinguished in apocarpous fruits; the some four types are distinguished in coenocarpous fruits and besides them some particular instances of disjunction and septicidy; nine types, three types and also three types of longitudinal dehiscence are distinguished in syncarpous, paracarpous and lysicarpous fruits respectively.

---