

УДК «71» 581.47:582.71/.73

ЭВОЛЮЦИЯ ПЛОДОВ РОЗОЦВЕТНЫХ

Н. Н. Каден

Розоцветные рассматриваются нами, согласно А. Л. Тахтаджяну (Takhtadjan, 1959), как порядок. Из пяти перечисляемых им семейств Neuradaceae Agardh и Chrysobalanaceae R. Вг не рассматриваются из-за недостатка материала. Спирейные, трактуемые им как подсемейство сем. Rosaceae Juss. s. str., вполне заслуживают ранга отдельного семейства, отличаясь от Rosaceae Juss. циклическими гинецеом и плодами.

Сем. Spiraeaceae Н., В. et К. Наиболее примитивный тип плода современных спирейных — циклическая пятилистровка с покрывалом из гипантия (*Quinefolliculus cyclicus velatus* m.). Эволюция внутри этого карпологического типа шла по линиям: а) перехода от противочашелистного (*Quillaea*, *Kageneckia*) к противолепестному (*Spiraea*, *Sibiraea*) положению плодолистиков; б) редукции числа семезачатков и семян от многих (*Spiraea*, *Sorbaria*) до четырех-двух (*Physocarpus*, *Gilgenia*) и одного (*Spiraeanthus*), в) изменения их положения из горизонтального (плевротропные) в прямостоячее (апотропные) и висячие (плевро- и эпитропные), г) перехода от двупокровных семезачатков (*Quillaea*) к однопокровным (*Spiraea*); д) вскрывания: плодики более примитивных форм (*Kageneckia*, некоторые *Spiraea*) вскрываются только по брюшному шву, вентрально, более совершенных — дополнительно по средней жилке плодолистика вверх (*Spiraea*) или почти до основания — дорзивентрально (*Sorbaria*, *Physocarpus*); е) перехода от плодиков вполне свободных (*Quillaea*, *Kageneckia*) к сросшимся с осью (*Sorbaria*, *Sibiraea*) и с гипантием (виды *Spiraea*).

Об эволюции плодов именно в этих направлениях свидетельствуют не только общие соображения (пункты 10, 11, 23 «Кодекса примитивных признаков» — Козо-Полянский, 1922), но и постепенная редукция проводящей системы плодолистика (Sterling, 1953a), а также вторичная сшивка средних жилок плодолистиков с чашелистиково-тычиночными тлями (Saunders, 1939).

Путем уменьшения числа плодолистиков из пятилистровки образовались: трехлистровка с покрывалом (*Trifolliculus velatus* m. — *Aruncus*), двулистровка (*Bifolliculus velatus* m. — *Neillia sinensis* Oliv) и однолистровка (*Unifolliculus velatus* m. — *Neillia*, *Stephanandra*) Их плодики содержат многочисленные горизонтальные или висячие семена, у *Stephanandra* уменьшающиеся в числе до двух или одного. Доказательствами такого направления морфогении служат: заложение плодолистиков у

Spiraea japonica L. в числе, меньшем пяти (Webb, 1902), а у *Aruncus* и *Neillia* — четырех-пяти (Baum, 1949), упрощение васкулярной системы (Juel, 1918) и заложение на радиусах отсутствующих плодолистиков сосудистых элементов, которые не дифференцируются и быстро исчезают (Saunders, 1939)

Пятирешек с покрывалом (*Quinquenucula velata* m.— *Holodiscus*) развился, по-видимому, также из пятилисточка. Он отличается от нее невскрывающимися плодиками, опадающими вместе с единственным семенем, которое, таким образом, оказывается дополнительно защищенным перикарпием.

Благодаря срастанию плодолистиков друг с другом в семействе спирейных развиваются гемисинкарпные пятилисточка (*Quinquefolliculus hemisyncarpus* m.— *Vauquelinia*, *Exochorda*) и трехлисточка (*Trifolliculus hemisyncarpus* m.— *Euphronia*) и синкарпная пятилисточка (*Quinquefolliculus syncarpus* m.— *Lindleya*) Первые два карпологических типа, отличающиеся друг от друга числом членов, образованы свободными наверху или целиком сросшимися плодолистиками, но при созревании разделяются на пять или три листочки, вскрывающиеся по брюшному шву Срастание плодолистиков *Exochorda* следует считать настоящим (Focke, 1894, Juel, 1918), а не ложным, обусловленным соединением плодолистиков с осью (Saunders, 1927, Schaeppi, 1944, Baum, 1949), так как боковое срастание их видно простым глазом, а на поперечном срезе обнаруживается, что между эпидермисами плодолистиков нет никакой промежуточной ткани.

Синкарпная пятилисточка отличается от гемисинкарпной не только полным срастанием плодолистиков между собой, но и тем, что отделения их при созревании не происходит, а плод вскрывается вдоль средней жилки каждого плодолистика дорзально. У всех трех типов семена в числе двух или одного в каждом гнезде крылатые, со следами эндосперма.

О большей продвинутости в развитии гемисинкарпных и синкарпных плодов говорит не только срастание плодолистиков, но и редукция числа семян, переход от примитивного вентрального вскрывания к более специализированному дорзальному через дорзивентральное, представленное у *Sorbaria* и *Physocarpus*.

Карпологическим типом, из которого могло произойти все разнообразие плодов современных спирейных, была, вероятно, циклическая многолисточка с покрывалом из гипантия (*Multifolliculus cyclicus velatus* m.) У более примитивных родов встречаются случаи увеличения числа плодолистиков до шести-семи (*Spiraea media* Schmidt, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.) и даже двенадцати (Focke, 1894). Такое явление можно рассматривать как возврат к предковому состоянию, характеризовавшемуся, по-видимому, большим и неопределенным числом членов гинецея, плодиков и семян.

Сем. *Malaceae* Small. Яблоко образуется из гинецея, обросшего гипантием аппендикулярной природы, который при созревании становится мясистым, представляя собой приспособление к эндозоохории. При этом развиваются защитные покровы, способные противостоять повреждению зародыша. У одних родов — это плотная семенная оболочка и пергаментный, кожистый или хрящеватый эндокарпий, образованный склеренхимой (*Cydonia*, *Malus*, *Pyrus* и др.) Наружные слои гинецея в этом случае становятся мясистым экзозокарпием и вместе с тканями гипантия образуют привлекающую животных съедобную часть плода (яблоко гемисинкарпное — *Pomum hemisyncarpum* m.) У других родов (*Mespilus*, *Crataegus*, *Cotoneaster* и др.) все клетки плодолистика

ко времени созревания имеют утолщенные и одревесневшие оболочки и образуют орешки, заключенные в сочный гипантий (яблоко псевдоапокарпное — *Potum pseudoapocarpum* m.)

У гемисинкарпного яблока плодолистики срastaются между собой, по крайней мере в нижней периферической части, реже доверху (*Raphiolepis*), и содержат многочисленные горизонтальные (*Cydonia*), прямостоячие (*Dosynia*) семена, либо только два, либо даже одно семя (*Raphiolepis*) Псевдоапокарпное яблоко формируется из плодолистиков, в разной степени сросшихся друг с другом, иногда весьма слабо (*Cotoneaster*), а зрелые односеменные орешки становятся совершенно свободными или слегка склеенными между собой, но легко отделяющимися.

Исследование гинцея и плода *Malaceae* опровергает представление о том, что плодолистики не срastaются друг с другом, а соединяющие их ткани принадлежат центральному осевому выросту или гипантию, вдающемуся «языками» между ними (Henslow, 1888; Troll, 1931, 1957). На продольных срезах хорошо видно, что центральный осевой вырост заканчивается в основании плодолистиков. Внутренняя же граница гипантия у зрелого псевдоапокарпного яблока легко устанавливается по различной консистенции получающихся структур, у груши и некоторых яблонь — по скоплению каменистых клеток, по разной скорости окисления тканей гипантия и гинцея (Mac Daniels, 1940), по разной окраске клеток у красноплодных сортов, по полосе более удлиненных и толстостенных клеток, иногда окрашенных антоцианом (Mc Alpine, 1912; Kraus, 1916), а моченые яблоки обнаруживают эту границу весьма отчетливо по линии расщепления тканей до самого основания (данные И. Н. Савицкой, 1951 г — дипломная работа). Все эти признаки позволяют установить, что прирастающий гипантий имеет более или менее ровную поверхность и во всяком случае лишен сколько-нибудь заметных выростов, которые могли бы соединить между собой отдельные плодолистики. Об этом же говорят наблюдения над периклинальными химерами (Blaser a. Einset, 1950).

Поскольку расположенные к центру от границы гипантия ткани обнаруживают непрерывность, гинцей *Malaceae* следует считать синкарпным. Однако срastание членов неполное: наблюдаются радиальные полости между плодолистиками в центральной части гинцея, несросшиеся местами края их и свободные верхушки. Так же неполно сросшиеся в гинцею плодолистики *Crataegus* дают свободные или слегка склеенные между собой орешки. Здесь мы имеем дело, по-видимому, со вторичной апокарпией.

Хрящевой слой плода яблони и груши образован только эндокарпием: однослойный эпидермис становится постепенно многослойным и подвергается склерификации. Поэтому неправы авторы (Smock, 1937; Troll, 1957), считающие, что вся съедобная часть яблока образована гипантием. Эндокарпий *Malus* резко отличается от косточки вишни тем, что в него не входит склерифицированная часть мезокарпия. Поэтому неверно называть такое яблоко костянкой или считать его состоящим из пяти костянок (Potonié, 1880; Van Tieghem, 1891; Kraus, 1913; Black, 1916; Tukey a. Young, 1942; Жуковский, 1949 и др.). Наименование «косточка» непригодно и для составных частей псевдомомомерного яблока, поскольку склерификации подвергается не только мезэндокарпий, но вся ткань плодолистика. Эта структура гомологична плодику *Potentilla* и ее лучше называть орешком. Наличие мясистого прирастающего гипантия, не свойственного типичной костянке *Amygdalaceae*, также противоречит наименованию яблок костянками.

Вследствие сильного варьирования числа плодолистиков гемисинкарпное и псевдоапикарное яблоки подразделяются лишь на пента- и олигомерные (*Pomum ... pentamerum, oligomerum m.*). Плод *Chamaemelum* и некоторых видов *Crataegus* отличается одиночным плодолистиком и выделяется в мономерное яблоко (*Pomum monomerum m.*)

Пятистворчатое яблоко (*Pomum quinquevalvatum m.* — *Stranvaesia*) развивается из пяти плодолистиков, гнезда с двумя прямостоячими семенами вскрываются наверху дорзивентрально пятью расходящимися створками. Гипантий обрастает плод примерно до половины.

Яблоки произошли, по-видимому, из многосеменной циклической пятилисточковой спирейных путем частичного срастания плодолистиков между собой, разрастания и суккулентизации гипантия и прирастания его к гинецею с потерей способности плодиков к вскрыванию. Промежуточным в этом отношении является пятистворчатое яблоко, у которого вскрывание в верхней части плода сохраняется, а гипантий срастается с плодом лишь в нижней половине. Однако уже происшедшая у *Stranvaesia* редукция числа семян до двух заставляет считать этот более примитивный тип яблоневых боковой ветвью развития.

Гемисинкарпное яблоко более примитивно по признаку множественности семян (*Cydonia*), а псевдомономерное — из-за более слабого срастания плодолистиков. Поэтому оба типа рассматриваются как развившиеся параллельно от общих предков. В обоих типах происходило уменьшение числа гнезд от пяти до двух, а у псевдомономерного даже до одного, с образованием мономерного яблока.

Эти вероятные направления эволюции плодов яблоневых подтверждаются расположением у более примитивных родов плодолистиков против чашелистиков (Juel, 1918) в сочетании с многосемянностью (*Cydonia*), постепенностью редукции числа семязачатков и семян, специализацией васкулярной системы путем сращения пучков (Sterling, 1953a), прирастанием гипантия и его пучков на разных уровнях (Mac Daniels, 1940) и появлением уродливых цветков со слабо развитым гипантием и несросшимися плодолистиками (Masters, 1869, 1886; Caspary, 1859; Gravis, 1878).

Теорию Потонье (Potonié, 1888; Александров и Коновалов, 1947) о возникновении плода типа *Pyrus* из «костянок» *Mespilus* и *Crataegus*, выдвинутую на основании предположения о том, что каменистые клетки диких груш являются рудиментами косточки, принять нельзя. На самом деле эти клетки располагаются главным образом в тканях гипантия, а не гинецея (Коновалов, 1946; Александров, Савченко и Деметрадзе, 1951; Александров, 1952). Кроме того, по редукции числа семязачатков и семян псевдоапикарные яблоки более продвинуты, и гемисинкарпный тип из них вывести нельзя. Считать, что эволюция шла в обратном направлении и конкреции каменистых клеток в плодах груши — это первые стадии развития косточки (Зажурило, 1936), также неверно, так как они развиты в основном в периферических частях плода, а гипантий с гинецеем и плодолистки между собой у груши срастаются сильнее, чем у *Mespilus*.

Сем. *Amgdalaceae Rchb.* Наиболее примитивный тип плода современных миндальных — пятикостянка с покрывалом (*Quinquefructa velata m.* — *Osmaronia*), которая произошла, вероятно, из циклической пятилисточковой спирейных путем уменьшения числа семязачатков до двух и семян до одного, потери способности плодиков к вскрыванию и дифференцировки перикарпия на косточку (деревянистый мезэндокарпий) и сочный эпимезокарпий как приспособление к эндозоохории.

Уменьшение числа плодолистиков и плодиков до двух и одного привело к образованию двукостянки (*Bidrupa velata* m.— *Maddenia*) и однокостянки с покрывалом (*Unidrupa velata* m.— *Prinsepia*, *Pygeum*)

Голая однокостянка (*Unidrupa nuda* m.) произошла путем развития опадающего гипантия, более плотной косточки и более мощного эпимезокарпия. В зависимости от консистенции последнего и способа распространения (эндо- или синзоохория и автобарохория) этот тип подразделяется на сочную (*Unidrupa nuda succosa* m.— *Prunus*, *Cerasus*, *Pardus* и др. роды) и сухую однокостянку (*U. n. sicca* m.— *Amygdalus*)

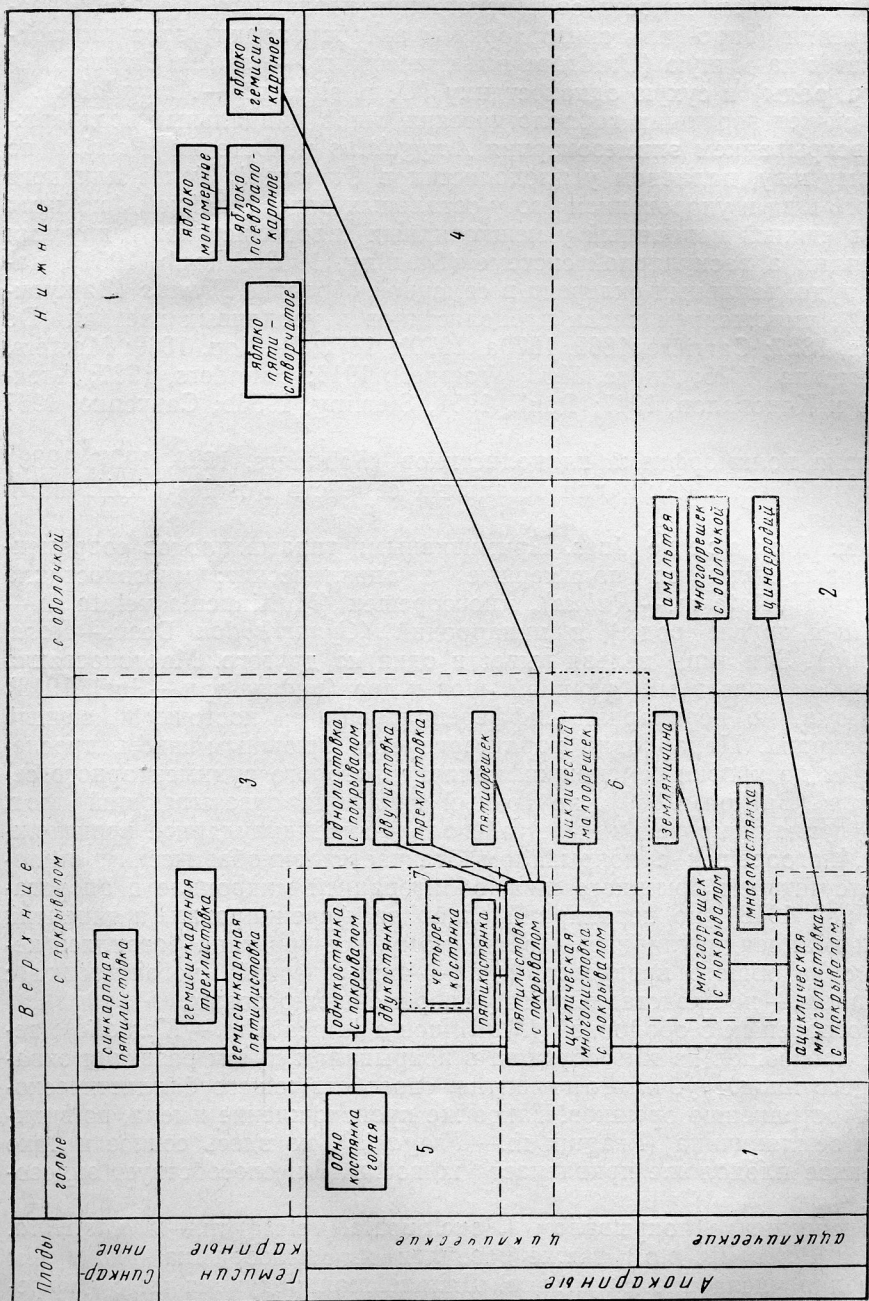
Такой ход эволюции карпологических типов миндальных подтверждается вскрытием эпимезокарпия *Amygdalus* и косточки *Persica* по брюшному шву, наличием у плодолистиков *Osmaronia* более длинного брюшного шва и укорочением его у остальных родов, спайкой брюшных пучков в единый медианный у мешковидных плодолистиков и другими сращениями в васкулярной системе (Sterling, 1953a; Rauh, 1951), наличием рудиментарных склереид в семенной оболочке *Prunus* (Зажурило, 1940), умножением числа плодолистиков в уродливых цветках (De Candolle, 1827; Carrière, 1862, 1870a, 1870b, 1872; Baillon, 1869; Masters, 1869; Pomona, 1875; Andre, 1883; Worsdell, 1916; Saunders, 1927; Александров и Коновалов, 1947; Rauh, 1951, Sterling, 1953b; Савченко, 1957 и др.).

Теория полиморфизма плодолистиков (Saunders, 1925, 1927, 1939) для *Amygdalaceae*, как и для остальных семейств *Rosales* Lindl., нами отвергается.

Сем. *Rosaceae* Juss. Прimitивными типами плодов современных розовых являются полимерные и ациклические: многокостянка (*Multidrupa velata* m.— *Rubus*), многоорешек (*Multinucula velata* m.— *Potentilla* и другие роды) и цинарродий (*Cynarrhodon* Desv.— *Rosa*, *Hulthemia*). Эти типы нельзя вывести один из другого. Многокостянка имеет сильнее развитый брюшной шов и два (иногда три — Juel, 1918) семезачатка, но перикарпий дифференцирован на косточку и сочный эпимезокарпий. Цинарродий характеризуется брюшным швом, прослеживаемым до уровня семеножки, наличием второго рудиментарного семезачатка (Baillon, 1869), но сочный гипантий, охватывающий плод, сильно специализирован и имеет аксиально-аппендикулярное происхождение. Многоорешек с покрывалом отличается гинобазическим стилодием, отсутствием брюшного шва, облитерацией микропиле и апорогамией (Juel, 1918), но перикарпий слабо дифференцирован, а гипантий плоский и аппендикулярный. По-видимому, все три типа развились независимо из общего предкового типа — ациклической многолисточки с покрывалом, — не представленного у современных розовых.

Многоорешек с оболочкой (*Multinucula tunicata* m.— *Horkelia*), вероятно, произошел из многоорешка с покрывалом путем развития охватывающего плод трубчатого гипантия, способствующего баллистическому распространению орешков. Такое же происхождение имела, по-видимому, и земляничина (*Fragum* m.— *Fragaria*), но здесь сочное и ярко окрашенное плодоложе привлекает животных и способствует эндозоохории.

Малоорешек с покрывалом (*Paucinucula velata* m.— *Waldsteinia*, *Orthurus*, *Potentilla* p.p.) также развился из многоорешка, но путем уменьшения числа плодолистиков. Дальнейшая редукция их с дифференцировкой опадающего гипантия, мясистого или несущего крылья, шипы, привела к образованию амальтеи малочленной (*Amalthea oligotera* m.— *Agrimonia*, *Poterium* и т. д.) и одночленной (*A. monotera* m.— *Alchemilla*, *Sanguisorba* и др.).



Вероятные направления морфогенеза основных типов плодов розоцветных. Штрихпунктирными линиями отделены карпологические типы предков (1 — Prinosales) и семейств: (2) Rosaceae Juss., (3) Spiraeaceae H., B. et K., (4) Malaceae Small, (5) Amygdalaceae Rchb. Пунктирными линиями отделяются типы плодов триб: (6) Ulmarieae Focke и (7) Kerrieae Focke, относимых обычно к Rosaceae s. str.

Три последних типа — циклический малоорешек (*Paucinucula cyclica* m.— *Filipendula*), пятикостянка (*Quinquecupa velata* m.— *Kerria*, *Neviusia*) и четырехкостянка с покрывалом (*Quadridrupa velata* m.— *Rhodotypos*) — резко отличаются от предыдущих своей циклическостью. Плод рода *Filipendula*, относившегося ранее к спирейным, возник, по-видимому, из циклической многолисточковой предков путем уменьшения числа семезачатков, потери плодиками способности к вскрыванию и приспособления к дополнительной защите семени перикарпием. Пятикостянка *Kerria*, имеет, видимо, то же происхождение, что и пятикостянка *Osmaronia* из *Amygdalaceae*, а четырехкостянка развилась из пятилисточковой спирейных независимо, так как характеризуется таким более примитивным признаком, как наличие двух сильно развитых семезачатков.

Перечисленные направления эволюции плодов розовых подтверждаются редукцией числа плодолистиков и семезачатков (Juel, 1918), наличием рудиментарных плодолистиков, развитием гипантия и редукцией цветоложа, формированием щитовидных плодолистиков и гинобазического стилодия (Schaepfli u. Steindl, 1950), переходами между перикарпиями листовки и орешка (Александров и Коновалов, 1947), слиянием и недоразвитием проводящих лучков (Chute, 1930; Sterling, 1953a), появлением уродливых пестиков с многочисленными семезачатками (Saunders, 1927; данные Э. Л. Иофа, 1956 г — дипломная работа).

Нельзя принять предположение Юэля (Juel, 1918) о том, что ациклические полимерные гинецеи розовых возникли из пятичленных циклических гинецеев спирейных путем расщепления зачатков плодолистиков и перемещения их на выпуклом цветоложе. Полимеризация гинецея расщеплением зачатков его членов никем не наблюдалась. Плодолистички ациклических форм закладываются с самого начала по спирали, переходов между круговым и спиральным расположением их нет.

Поскольку трибы *Ulmarieae* и *Kerrieae* своими циклическими плодами тяготеют к *Spiraeaceae* и *Amygdalaceae* и отличаются от *Rosaceae*, напрашивается постановка специальных исследований систематиков по вопросу о возможности перемещения их из розовых (см., например, Baillon, 1869).

В остальном семейства достаточно четко различаются в карпологическом отношении (см. таблицу).

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. 1952. Пример конвергенции в организации плодов представителей подсемейств *Pomoideae* и *Prunoideae* семейства *Rosaceae*. ДАН СССР, т. LXXXIV, № 1.
- Александров В. Г. и Коновалов И. Н. 1947. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных. «Сов. бот.», т. XV, № 5.
- 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. VII, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Жуковский П. М. 1949. Ботаника, изд. 3. М., «Сов. наука».
- Зажурило К. К. 1936. Следы эволюции плодов в их анатомическом строении. «Тр. Воронежск. ун-та», отд. бот., т. IX, вып. 1.
- Зажурило К. К. 1940. О филогенетическом значении склерид в семенных оболочках *Prunoideae*. ДАН СССР, т. XXIX, № 2.
- Козо-Полянский Б. М. 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.
- Коновалов И. Н. 1946. О присутствии каменных клеток в плодах некоторых видов рода *Malus* Mill. «Сов. бот.», т. XIV, № 4.
- Савченко М. И. 1957. К вопросу о природе семезачатка покрытосеменных растений на примере махровой вишни (*Cerasus vulgaris* Mill. f. *flore pleno hort.*) «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. VII, вып. 4.

- André E. 1883. Fructification du *Prunus triloba* (*Prunopsis Lindleyi*). «Rev. Hortic.», vol. 55.
- Baillon H. 1869. Monographie des Rosacées. Histoire des plantes I, N 6. Paris.
- Baum H. 1949. Zur Frage des schrittenweisen Überganges von apokarpen zum coenokarpen Gynözeum. «Österr. Bot. Z.», Bd. XCV, Nr 4.
- Black C. A. 1916. The nature of the inflorescence and fruit of *Pyrus Malus*. «Mem. New York Bot. Garden», vol. VI.
- Blaser H. W. a. Einset J. 1950. Flower structure in periclinal chimeras of apple. «Amer. J. Bot.», vol. 37, No. 4.
- Carrière E.—A. 1862. *Amygdalopsis Lindleyi*. «Rev. Hortic.», N 5.
- Carrière E.—A. 1870a. *Amygdalopsis Lindleyi*. «Rev. Hortic.», vol. 42.
- Carrière E.—A. 1870b. *Amygdalus monstrosa*. «Rev. Hortic.», vol. 42.
- Carrière E.—A. 1872. *Amygdalopsis Lindleyi*. «Rev. Hortic.», vol. 44, N 2.
- Casparry. 1859. Über den Bau des Fruchtknotens bei den Pomaceen. «Flora», Bd. XLII (N. R. XVII), Nr. 8.
- Chute H. M. 1930. The morphology and anatomy of the achene. «Amer. J. Bot.», vol. XVII, N 8.
- De Candolle A. P. 1827. Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes. II. Paris.
- Focke W. O. 1894. Rosaceae. In: A. Engler und K. Prantl. «Die natürlichen Pflanzenfamilien», Bd. III, Nr. 3, Leipzig.
- Gravis A. 1878. Notice sur quelques faits teratologiques. «Bull. Soc. roy. Bot. Belgique», vol. XVI, No. 3 (1877).
- Henslow G. 1888. The origin of floral structures through insect and other agencies. The International Scientific Series, vol. LXIV. London.
- Juel H. O. 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. «Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar», Bd. 58, Nr. 5.
- Kraus E. J. 1913. The pollination of the pomaceous fruits. I. Gross morphology of the apple. Oregon Agricultural College Experiment Station. «Res. Bull.», No. 1, pt. 1. Corvallis.
- Kraus E. J. 1916. Variation of internal structure of apple varieties. Oregon Agricultural College Experiment Station. Division of Horticulture. «Station Bull.», No. 135. Corvallis.
- Mac Daniels L. H. 1940. The morphology of the apple and other pome fruits. Cornell University. «Agric. Exper. St. Mem.», vol. 230.
- Masters M. T. 1869. Vegetable teratology. London.
- Masters M. T. 1886. Pflanzen — Teratologie. Leipzig.
- Mc Alpine D. 1912. The fibro-vascular system of the apple (pome) and its functions. «The Proc. Linnean Soc. of New South Wales for the year 1911», vol. XXXVI, pt. IV (No. 144).
- Pomona. 1875. *Cerasus multicaarpa*. «Rev. Hortic.», vol. 47.
- Potonié H. 1880. Über die Bedeutung der Steinkörper im Fruchtfleische der Birnen und der Pomaceen überhaupt. «Kosmos», Bd. VIII, Nr. 7.
- Potonié H. 1888. Die Bedeutung der Steinkörper im Fruchtfleische der Birnen. «Naturwiss. Wochenschrift», Bd. III, Nr. 3.
- Rauh W. 1951. Morphologische und histogenetische Beobachtungen an verlaubten Fruchtblättern von *Prunus paniculata* Thb. «Beitr. Biol. Pflanzen», Bd. 28, Nr. 2.
- Saunders E. R. 1925. Perigyny and carpel polymorphism in some Rosaceae. «New Phytologist», vol. XXIV, No. 4.
- Saunders E. R. 1927. On carpel polymorphism. II. «Ann. Bot.», vol. XLI, No. CLXIV.
- Saunders E. R. 1939. Floral morphology, vol. 2. Cambridge.
- Schaeppi H. 1944. Über die Verwachsung der Fruchtblätter. «Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich.», Bd. 89.
- Schaeppi H. u. Steindl F. 1950. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Rosoideen. «Ber. Schweiz. Bot. Ges.», vol. 60.
- Smock R. M. 1937. Morphology of the flower and fruit of the loquat. «Hilgardia», vol. 10, No. 15.
- Sterling C. 1953a. Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. «Bull. Torrey Bot. Club.», vol. 80, No. 6.
- Sterling C. 1953b. Vascularization of normal and foliate carpels of *Prunus laurocerasus*. «Bot. Gaz.», vol. CXV, No. 2.
- Takhtadjan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- Troll W. 1931. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. «Planta», Bd. XIV, Nr. 1.
- Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. II. Die blühende Pflanze. Jena.
- Tukey H. B. a. Young J. O. 1942. Gross morphology and histology of developing fruit of the apple. «Bot. Gaz.», vol. 104, No. 1.

- Van Tieghem P. 1891. Traité de Botanique. I. 2. éd. Paris.
Webb J. E. 1902. A morphological study of the flower and embryo of Spiraea. «Bot. Gaz.», vol. XXXIII, No. 6.
Worsdell W. C. 1916. The principles of plant teratology II. London.

EVOLUTION OF FRUIT IN ROSALES

N. N. Kaden

Summary

The paper deals with the types of fruit and the probable trends in the evolution of the fruit of four families of the order Rosales: Spiraeaceae, Malaceae, Rosaceae and Amygdalaceae. The families differ markedly in regard to carpology, with the only exception of the family Rosaceae whose tribes Kerrieae and Ulmarieae with their cyclic fruits tend towards Amygdalaceae and Spiraeaceae. Further systematic investigations are needed to elucidate the possibility of removing them from the family Rosaceae.
