

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.683.2

В.И. Дорофеев

V. Dorofeyev

ПЛОДЫ КРЕСТОЦВЕТНЫХ: РАЗНООБРАЗИЕ, СТРОЕНИЕ, КЛАССИФИКАЦИЯ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ

FRUITS OF CRUCIFERAE: DIVERSITY, STRUCTURE, CLASSIFICATION, ORIGIN

Рассмотрено разнообразие плодов крестоцветных, а также вопросы их классификации и происхождения. Для некоторых типов плодов крестоцветных предложены оригинальные названия.

Плод – стручок относится к группе плодов, имеющих общее название коробочка. Он представляет собой плод, возникший из синкарпной или паракарпной завязи, составленной двумя плодолистиками. Вдоль сросшихся краев плодолистиков располагаются плаценты, несущие семезачатки (Артюшенко, Федоров, 1986). Все имеющееся разнообразие плодов традиционно подразделяется на стручки (стручок – *siliqua*) или стручочки (стручочек – *silicula*). Данное разделение плодов происходит не на основе филогенетического родства, а путем "математических" расчетов. Если длина плода не более чем в три раза превышает ширину, мы имеем дело со стручочком. В случае, если длина плода более чем в три раза превышает ширину, мы должны назвать такой плод стручком. Более правильным было бы подразделение всех плодов на основе биологических, а не математических различий.

Плод состоит из рамки, вершину которой венчает столбик или носик с двумя противоположными рыльцами, перегородки, которую формируют внутри обращенные края фертильных карпелл, и двух створок, которые закрывают собой два гнезда. Внутри гнезд по всему периметру или в какой либо части рамки закладываются семезачатки.

Анализ всего карпологического разнообразия крестоцветных показал, что существуют три основные группы плодов.

Первая, самая обширная группа плодов имеет створочную (*valvata*) часть и столбик. Семезачатки закладываются только в створочной части. Эта группа плодов нам известна у *Arabis*, *Sisymbrium*, *Barbarea*, *Draba*, *Erysimum*, *Carda-*

mine и пр. Данный плод можно предложить называть вальватным (*fructus valvatus*).

Вторая группа плодов, напротив, имеет только носик, а створочная часть у них полностью редуцирована. Носиком, в случае с крестоцветными, является фертильная часть плода, расположенная между рыльцем и створочной зоной, или между рыльцем и цветоложем, если створочная зона отсутствует. Семезачатки у таких стручков закладываются только в носике (*rostrum*). Представителей в этой группе заметно меньше, к ним относятся роды *Raphanus*, *Crambe*, *Neslia*, *Litwinowia*, *Calepina* и др. Такой плод следует называть ростровым (*fructus rostratus*).

Последняя и, может быть, самая древняя группа имеет хорошо выраженный носик (*rostrum*) и створочную (*valvis*) часть. Такие плоды нам известны в роде *Sinapis*, *Hirschfeldia*, *Erucaria*, *Brassica*, *Cordylocarpus* и др. Плод можно назвать ростровальватным (*fructus rostrovalvatus*).

Согласно принятой классификации плодов, стручки и стучочки могут быть отнесены к синкарпному или, реже, паракарпному типу (Тахтаджян, 1980; Меликян, Девятов, 2001). Два функционирующих плодолистика могут примыкать друг к другу с образованием хорошо известной перегородки. К этой группе относится подавляющее большинство крестоцветных. Такой плод будет относиться к группе синкарпных (см. схему).

Существует некоторое количество крестоцветных, один из самых ярких представителей этой группы – род *Coluteocarpus*, у которых перегородка отсутствует. Она не разрушена, а разомкнута. Вдоль всей рамки изнутри тянется пленчатый бортик не более 1–1.5 мм ширины, т.е. 2 плодолистика образуют одну полость, что заставляет нас выделить эти плоды в особую группу ценокарпиев – паракарпии. Среди представителей с ценокарпиями выделяется особая группа с псевдомонокарпиями. В этом случае развивается только один семезачаток на два плодолистика (*Crambe*, *Rapistrum*, *Neslia*, *Stroganowia*, *Calepina*, *Litwinowia* и др.). Такие плоды, по всей видимости, мы можем назвать орехами.

Наконец, имеется целая группа родов, объединенных в трибу *Cremolobae*, представители которых имеют плод, напоминающий двурешек (*Coronopus*, *Megacarpaea* и др.). Каждая из двух створок такого плода срастается своими краями и заключает в замкнутую полость по одному семезачатку.

Морфологическая структура плода – один из самых четких признаков у крестоцветных, который позволяет разделять семейство на ряд триб. Большое разнообразие в строении плода базируется на строении перегородки, возникновение которой в плоде в ряде работ объясняют не первичными, а вторичными причинами, т.е. утверждается, что от краев сросшихся плодолистиков ткани перегородки вырастают внутрь образовавшейся полости (Козо-Полянский, 1945б; Артюшенко, Федоров, 1986).

Перегородка может быть узкая (*Arabis*, *Descurainia*, *Sisymbrium*, *Lepidium*, *Thlaspi*) или широкая (*Beaeteroa*, *Draba*, *Schivereckia*) до почти круглой (*Alyssum*, *Lunaria*). Иногда она имеет сквозную перфорацию, однако чаще перегородка имеет вид двуслойного пергаментного образования, сложенного из

различно направленных тонкостенных клеток. Вероятно, перегородка образована сильно видоизмененными стерильными краями пары противоположащих плодолистиков. О субмаргинальном положении семепочек, в том числе и у крестоцветных, указывалось в работах Козо-Полянского (1945б) и Troll (1957). Вдоль всей перегородки по центру иногда виден слабо заметный тяж механической ткани или выражена зона более мелких несколько более плотно объединенных клеток, обозначающих место срастания пары противоположащих функционирующих плодолистиков.

Очень важным для целей систематики является относительно большое разнообразие створок. Они могут быть плоскими (*Fibigia*, *Lunaria*, *Meniocus*) или вздутыми (*Alyssoides*, *Coluteocarpus*, *Pseudovesicaria*), гладкими (*Raphanus*, *Capsella*) или морщинистыми (сетчатыми) (*Neslia*, *Calepina*, *Rapistrum*), голыми (большинство *Rorippa*, *Sisymbrium*) или опушенными (*Erysimum*, *Syrenia*, *Fibigia*), килеватыми (*Erysimum cuspidatum*, *Syrenia*, *Boreava*, *Thlaspi*), без четкой центральной жилки (*Conringia planisiliqua*), со слабо заметной или хорошо выраженной одной центральной жилкой (*Conringia orientalis*) или с несколькими (*Conringia austriaca*), широкими или узкими, крылатыми (*Aethionema*, *Isatis*, *Sameraria*) и бескрылыми (*Arabis*, *Crambe*, *Barbarea*) и т.д.

Очень интересным у створок является их анатомическое строение, в особенности, строение внутреннего механического слоя сворки, которое можно с успехом использовать для систематических построений. И хотя эти признаки не очень описательны и требуют довольно длительной подготовительной работы, большое количество ботаников осознают важность данного признака для целей систематики в связи с его постоянством (Алявдина, 1926аб, 1931; Буш, 1927, 1939; Васильченко, 1939; Гроссгейм, 1950; Аветисян, 1966; Величкин, 1973, 1974, 1976аб, 1979; Сулова, 1976, 1977; Спасская, 1979; Недоспасова, 1984, 1986; Дорофеев, 1988, Dorofeev, 1996 и др.).

Строение механической ткани створки плода в процессе эволюции того или иного вида достаточно сильно подчинено общей экологической картине, складывающейся в месте произрастания исследуемого объекта. Представители гумидных районов имеют не очень плотный механический слой из относительно тонкостенных клеток: в то же время виды, аридных местообитаний обладают очень мощным механическим слоем из одного или нескольких рядов плотно прижатых толстостенных клеток.

По способу рассеивания семян из плодов могут быть выделены две большие группы видов, одни из которых имеют вскрывающиеся, другие же – невскрывающиеся стручки или стручочки. Невскрывающиеся, в свою очередь, подразделяются на дробные, или распадающиеся (*Chorispora*, *Raphanus*, *Diptychocarpus*, *Goldbachia*, *Rapistrum*) и орехи (*Boreava*, *Bunias*, *Crambe*, *Neslia*, *Clypeola*, *Euclidium*, *Litwinowia*, *Isatis*, *Sameraria*, *Myagrum*, *Sobolewska*). Во второй группе родов следует обратить внимание на *Neslia* и *Litwinowia*. Эти роды имеют признаки дробных плодов, напоминаям чему являются опадающие столбики.

Невскрывающиеся многосеменные распадающиеся плоды представлены тремя типами. Первый (*Raphanus*) характеризуется полным отсутствием створок, все семена закладываются в этом случае в ростровой части. Вальватная часть у такого типа плодов редуцирована до малозаметных бугорков в основании плода. Второй возникает в связи со вторичным преобразованием створок (*Chorispora*, *Diptychocarpus*). У плодов этого типа имеются хорошо заметные створки, но они в процессе развития плода формируют не кольцо вскрывания, а дополнительное усиленное крепление к рамке. Третий тип невскрывающихся многосеменных распадающихся плодов отмечается исключительно в трибе *Cremolobeae* и характеризуется наличием двух односеменных симметричных опадающих плодolistиков (*Coronopus*, *Megacarpaea* и др.).

Довольно своеобразной и относительно редкой особенностью у крестоцветных является гетерокарпия, которая часто развивается одновременно с гетероспермией. Само явление гетерокарпии известно с конца 19-го века, начиная с работ Е. Нuth (1890) и F. Delpino (1894). В работах М. Zohary (1948) и В.Ф. Войтенко (1968, 1969) обсуждается проблема гетерокарпии и гетероспермии у крестоцветных, а кроме того, их эволюционное значение.

Среди гетерокарпических растений выделяются (Войтенко, 1968) два типа: 1) растения с классической гетерокарпией (резкий диморфизм плодов на одном растении) и 2) растения с гетероартрокарпией (плод состоит из двух гетероморфных члеников. К первому типу можно отнести *Aethionema carneum* и *A. heterocarpum* (одни плоды многосеменные вскрывающиеся, другие односеменные невскрывающиеся), *Diptychocarpus strictus* (одни плоды многосеменные вскрывающиеся, другие – многосеменные распадающиеся на членики). Те же самые признаки гетерокарпии отмечаются у *Strigosella*, *Neotorularia*, *Matthiola*, *Leptaleum* и др.

Ореховидные плоды в пределах одного растения также могут быть различны. У *Isatis boissieriana* отмечаются крылатые тонкостенные и бескрылые толстостенные плоды. У *Spirorhynchus sabulosus* одни ореховидные плоды веретеновидные, опадающие в непосредственной близости от растения, другие – с длинными носиком и основанием и при этом закручены в широкую спираль, что позволяет этим орехам перекатываться по грунту на достаточно большие расстояния.

Среди крестоцветных имеются представители (*Cardamine chenopodiifolia* и *Heterocarpum fernandezianus*), которые образуют надземные многосеменные раскрывающиеся стручки и подземные односеменные ореховидные стручочки.

Второй тип невскрывающихся многосеменных распадающихся плодов отмечается исключительно в трибе *Brassicaceae* и характеризуется наличием двух резко отличных друг от друга частей одного и того же плода – ростровой и вальватной. Такие типы плодов отмечены в родах *Erucaria*, *Rapistrum*, *Cakile*.

Плод в семействе выработал большое разнообразие приспособлений для расселения семян. Хорошо выделяются дробные плоды (*Raphanus*, *Chorispora*, *Diptychocarpus*), плоды со створками-пружинами (*Cardamine impatiens*,

C. hirsuta, *C. parviflora*). Первые плоды просто разламываются на односеменные части, вторые с большой силой сбрасывают створки, которые, скручиваясь, как часовая пружина, выстреливают семена на большое расстояние. В семействе имеются облегченные крылатые (*Isatis*, *Sameraria*, *Megacarpaea*) или вздутые одно-двухсеменные плоды (*Cardaria*, *Alyssoides*, *Coluteocarpus*, *Didymophysa*, *Lesquerella*), либо многосеменные плоды (*Leiospora*), которые разносятся ветром на значительные расстояния. Иногда плоды очень плотно крепятся к растению, в этом случае мы наблюдаем своеобразную форму переноса всего отмершего растения (надземной части растения) – "перекати-поле". К такой морфологической форме относится значительная часть *Crambe*, некоторая часть видов *Megacarpaea*, *Isatis*, *Sisymbrium*, *Erysimum* и многие другие. Семенной материал, к примеру, у *Anastatica hierochuntica*, расселяется также в процессе миграции отмершего растения. Крылатые стенки плодов у данного вида при этом выполняют функцию не планерного инструмента, а скорее, якорного, поскольку, подобно веслу или лопате, постоянно цепляются за грунт и, в конце концов, способствуют обламыванию всего плода или его вскрыванию.

Особое место в изучении плодов имеет выяснение процессов формирования практически уникального в отделе покрытосеменных плода.

По карпологической эволюции сем. Cruciferae на данный момент существует не так много работ, хотя этим вопросом занимались весьма известные ботаники (James and Wilson, 1928, 1930; Ritz, 1936; Janchen, 1942; Козо-Полянский, 1945б; Puri, 1945, 1951; Zohary, 1948; Войтенко, 1968; Eigner, 1973; Аветисян, 1976, 1980, 1983, 1987). Все перечисленные авторы строят эволюционные направления формирования плода с традиционных позиций. Они полагают, что изначальным типом плода был двустворчатый двугнездный многосеменной плод типа *Sisymbrium*, из которого выводятся все известные типы стручков и стручочков.

Плод крестоцветных, по всей видимости, эволюционировал двумя основными путями. Оба направления возникли на основе бикарпеллярного плода. Первое направление, оно самое известное, приводит к формированию двустворчатого плода из двух карпелл. Второе эволюционное направление – это формирование бесстворчатого плода. Такая линия эволюции может быть прослежена на примере ныне здравствующих родов от плода типа *Brassica* или *Sinapis* к своеобразному двучленному типу плода *Hirschfeldia*, *Erucaria* и от двучленного двусеменного плода *Rapistrum* к двучленному односеменному *Crambe*. В первом случае наблюдается тенденция к выработке большого разнообразия в строении створок и перегородки. При втором легко заметить частичную или полную редукцию створок и перегородки. Семезачатки в этом случае закладываются как бы в тканях разрастающегося столбика, который в предельных случаях (плод *Raphanus caudatus*, будучи представленный только носиком, достигает длины до 1.5 метров) заменяет собой весь плод, створки же с рамкой в этих случаях превращаются в малозаметные валики в его основании. На самом деле это тот самый ростровый плод, т.е. плод, лишенный створок. Кстати, на примере *Crambe kotschyana* видно, что в некоторых случаях внутри этих валиков закладываются

и полностью развиваются семезачатки.

До сих пор спорным является вопрос об общем строении плода и его эволюции в целом. Ключевая проблема в этом споре – изначальное число карпелл у крестоцветных. Определением числа карпелл, да и общими вопросами возникновения столь оригинального типа плода занимались и продолжают заниматься относительно небольшое число исследователей. Однако за последние 50–60 лет, в связи с развитием этой проблемы, обращают на себя внимание работы М. Zohary (1948), Б.М. Козо-Полянского (1965), J. Eigner (1973), Л.И. Лотовой и А.И. Рудько (1999), Р.В. Камелина (2002). Перечисленные авторы в ряде случаев в своих работах приводят не только свои выводы, но и демонстрируют богатый фактический материал, позволяющий более детально оценить принятые положения.

Современные представители семейства, за редким исключением (*Rorippa barbareaifolia*), имеют только две карпеллы. Если за исходный принять плод из двух плодолистиков (Козо-Полянский, 1945б; Eigner, 1973), то становится не вполне ясным происхождение створок. Да и присутствие перегородки с ее необычным строением не представляется логичным. В этом случае имеется в виду наличие инвертированных пучков проводящих тканей в рамке плода и своеобразное строение перегородки. Кроме того, положение рылец, на 90° не соответствующее положению гнезд плода, также не укладывается в бикарпелярную теорию.

Принимая во внимание достаточно ярко выраженное несоответствие некоторых признаков плода общим правилам строения плодов типа коробочка, мы все-таки должны признать, вслед за Б.М. Козо-Полянским (1965) и Р.В. Камелиным (2002), изначальным существование у крестоцветных 4-х карпелл в стручке. Козо-Полянский створки принимал за пару стерильных "карпид" (плодолистики), а другие два плодолистика, по его мнению, формируют перегородку и рамку, переходящую в столбик.

Две фертильные карпеллы хорошо известны. Обладая основными признаками плодолистиков, они, к сожалению, лишены очень важной детали строения, а именно, четко выраженных рылец. Две карпеллы, которые принимают участие в построении стручка, действительно, не снабжены заметными рыльцами. Как мы увидим дальше, эти гнезда отчасти "берут рыльца в долг", редуцировав свои почти полностью. А гнезда, которые имеют рыльца (их, как мы знаем, два), полностью редуцируются. От гнезд остаются две срединные жилки, заключенные в тело рамки.

В современной литературе указывается, что жилки в рамках устроены не очень обычным образом. Так, Л.И. Лотова и А.И. Рудько (1999), Р.В. Камелин (2002) отмечают, что для мест срастания плодолистиков характерны не только пучки с обычным расположением ксилемы и флоэмы, но и мелкие инвертированные пучки, дающие ответвления в семяножки. Это замечание говорит о довольно необычном строении рамки. Такое строение может возникнуть только в процессе редукции некогда хорошо развитого плодолистика. В результате на поперечном срезе можно видеть не только центральный проводящий пучок, но и остатки

боковых, которые, вполне естественно, должны располагаться на латеральной или дистальной частях (имеется в виду шов срастания) ранее функционирующего плодолистика.

Рамка запакована с боков и изнутри перегородкой, которая образует двухслойный или, реже, многослойный (*Sisymbrium strictissimum*) пергаментный слой. Данный слой иногда имеет продольные тяжи механической (остатки проводящей) ткани, которые отмечены большим числом ботаников, занимавшихся крестоцветными (Hayek, 1911; Буш, 1939; Dvořák, 1973; Jonsell, 1986 и др.).

Пергаментный слой, по всей видимости, является ни чем иным как сильно истонченными краями развитых плодолистиков с семезачатками. Слагающие данный пергаментный слой клетки у большого числа родов часто вытянуты в широтном направлении. В тоже время, на створках такие же клетки вытянуты в направлении длины плода. Таким образом, мы видим, что перегородка становится шире за счет растяжения эпидермальных клеток, т.е. в эволюционном плане перегородки с растянутыми в длину клетками эпидермиса более древние, нежели с растянутыми клетками эпидермиса в ширину.

Редко, но все же ткани стерильных плодолистиков (стенки рамки) продолжают функционировать как фертильные образования. Данное явление, например, заметно у *Rorippa barbareaifolia*, где формируются 4 гнезда.

Плодолистки часто очень определенно выражены. При изучении большинства плодов хорошо заметны два гнезда, а на пестике достаточно четко выделяются два рыльца. Такое, почти бесспорное, строение иногда ставит исследователя в тупик, поскольку на некоторых объектах видно увеличенное количество плодолистиков. Реже мы видим только одно гнездо. Но у большого количества родов крестоцветных существует особая структура, которая нарушает общую картину в строении плода. Эту структуру ботаники называют носиком.

Часто мы видим, что внутри носика закладываются семезачатки. В целом такой носик, на первый взгляд, представляет совершенно особое образование в пределах плода, которое чрезвычайно интересно проявляется у различных родов.

Довольно часто растения имеют два вальватных гнезда и одновременно семезачатки в носике (*Hirschfeldia*, некоторые виды родов *Brassica*, *Erucaria*). Анатомические данные (Eigner, 1973; Лотова, Рудько, 1999) показывают, что носик и вальватная часть имеют сходное строение, состоящее из однослойного экзокарпия, мезокарпия, состоящего преимущественно из паренхимы, и эндокарпия, состоящего из внутренней эпидермы и слоя механической ткани.

Наиболее интересным для нас является механический слой, который и в вальватной, и в ростровой части имеет сходные черты. На поперечном срезе хорошо видно его деление на два полукружия как в носике (rostrum), так и в вальватной части. На этом же срезе хорошо выражены 4 доминирующие жилки (проводящие пучки).

Можно предположить, что дополнительные гнезда проявляются особо выразительно в трибе *Brassiceae*, где мы отмечаем расположение семезачатков в так называемом носике. Однако исследования показывают, что эти гнезда –

лишь продолжение существующих, снабженных створками. Некоторые роды в этой группе вообще переходят на закладку семезачатков исключительно в носике (*Isatis*, *Myagrurn*, *Crambe*, *Euclidium*, *Bunias*, *Raphanus*, *Neslia*, *Calepina* и др.). Все они, очевидно, шли каким-то общим путем к формированию другого типа плода, в котором порой почти не наблюдается разделения между гнездами, в особенности, когда идет речь о многосеменном носике, например, у *Raphanus*. Створки у видов этого рода превращаются в малозаметные чешуйки в основании плода.

Анатомическое строение носиков показывает, что положение данных невскрываемых гнезд сходно со вскрывающимися. Разница же заключается в том, что эти гнезда не формируют створок, которые, очевидно, являются ни чем иным как клапанами, способствующими рассеиванию семян из плода. Они формируются у крестоцветных для более удачного расселения семян и закладываются на наружной части фертильных плодолистиков. Б.М. Козо-Полянский (1945б, 1965) полагал, что данные клапаны являются стерильными плодолистиками. Такие же клапаны, способствующие рассеиванию семян, развиваются у представителей других семейств, например, *Papaveraceae*, *Fumariaceae*, *Campanulaceae* и др.

Довольно четкую картину обособления клапанов можно наблюдать при изучении места крепления створки к тканям рамки плода. Видно, что в процессе созревания стручка граница между рамкой и створкой становится более заметной. Приграничные клетки становятся более толстостенными, а разделительные клетки формируют отделительную паренхимную ткань, создающую особую кольцевую границу между рамкой и створками (Лотова, Рудько, 1999). Это обстоятельство позволяет предположить, что створка является ни чем иным как клапаном, который довольно широко известен у цветковых. Этот клапан позволяет семенам легко покидать плод. Фертильные плодолистки, таким образом, не удаляются, а лишь сбрасывают с себя одну из стенок. Пергаментная и несущая семена часть плодолистиков плотно прирастает к рудиментам еще двух плодолистиков, но уже теперь стерильных (рамка).

Сказанное ранее приводит нас к мысли, что некогда предковые формы крестоцветных имели, по всей видимости, 4 плодолистика. Из них у современных крестоцветных одна пара плодолистиков сохранила функцию заложения семезачатков, почти редуцировав пыльцеприемные ткани, а другая полностью редуцировала гнезда, превратившись в рамку и сохранив пыльцеприемные ткани – рыльца. Иногда носик не имеет семезачатков (*Eruca*, многие *Brassica*, *Sinapis*). Плоды некоторых родов крестоцветных вообще не имеют двух симметричных гнезд, но в одногнездном носике несут семезачатки (*Crambe*, *Calepina*, иногда *Rapistrum*).

Пока не очень понятно, возникали ли такие плоды в эволюции однажды, либо в разных группах они появились независимо? Пока остается открытым вопрос и о некоторых родах, исторически не рассматриваемых в трибе *Brassicaceae*. Некоторые особенности формирования плодов, например, вторичное довольно плотное прирастание створок к рамке, также затрудняют решение ряда

Таблица
Классификация плодов крестоцветных / Fruits of *Cruciferae* Classification

ВСКРЫВАЮЩИЕСЯ (DENISCENTES)		ЦЕНОКАРПИИ (COENOCARPIA)						ПАРАКАРПИИ (PARACARPIA)	
		СИНКАРПИИ (SYNCARPIA)			НЕВСКРЫВАЮЩИЕСЯ (ADENISCENTES)			ВСКРЫВАЮЩИЕСЯ (DENISCENTES)	НЕВСКРЫВАЮЩИЕСЯ (ADENISCENTES)
одно-семенные (моносперма)	многосеменные (полисперма)	НЕВСКРЫВАЮЩИЕСЯ (ADENISCENTES)		НЕРАСПАДАЮЩИЕСЯ (ADISCEDENTES)		многосеменные (полисперма)	многосеменные (полисперма)	односеменные (моносперма)	односеменные (моносперма)
		членистые (распадаются на членики) (articulata)	дробные (распадаются на мерикарпии) (mericarpiata)	односеменные (орехи) (monosperma)	многосеменные (полисперма)				
вальватные (valvata)	ростроватные (rostrovalvata)	ростровые (rostrata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)	вальватные (valvata)
a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)	i)	k)
a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)	i)	k)

a) *Siroganowia* и др.

b) *Alliaria, Alyssoides, Alyssum, Andrzeiowski, Arabidopsis, Arabis, Barbarea, Berteroa, Camelina, Capsella, Cardamine, Clausia, Diptuchocarpus, Draba, Rorippa, Sisymbrium* и др.

c) *Brassica, Sinapis, Erica, Conringia* и др.

d) *Cakile, Raphanus (R. raphanistrum, R. maritimus, R. rostratus)* и др.

e) *Chorisporea, Diptuchocarpus* и др.

f) *Coronopus, Megacarpaea* и др.

g) *Euclidium* и др.

h) *Bunias, Calepina, Crambe, Neslia, Isatis, Sobolevskia* и др.

i) *Raphanus sativus* и др.

j) *Ricotia* и др.

k) *Cardaria, Coluteocarpus* и др.

l) *Clypeola* и др.

проблем в системе семейства в целом.

Суммируя полученные данные, можно прийти к выводу, что изначальным типом плода предковых для семейства *Cruciferae* был четырехгнездный стручок или коробочка, который в процессе эволюции либо постепенно утратил створки (или вальватную часть), в результате появились дробные (*Raphanus*) или односеменные плоды (*Calepina*, *Crambe*), либо редуцировал ростровую часть или "носик", а в этом случае появилось огромное разнообразие 2-створчатых плодов.

Наконец, крестоцветные могут не иметь плодов вообще. Такое явление наблюдается у *Armoracia rusticana*. Вид, который, по всей видимости, утратил свой первичный ареал на заре цивилизации. Вторичный же ареал возник в результате достаточно активного его расселения человеком. Очевидно, весь ныне существующий *Armoracia rusticana* является только одним клоном, экземпляры которого не могут переопылиться, а самоопыление невозможно. В результате, до сих пор нам не известно, как выглядят зрелые плоды у этого вида.

Таким образом, анализируя ряд близких с *Cruciferae* таксонов, имеющих очень близкие вальватные плоды, можно, вслед за М.И. Котовым (1979), предположить, что одной из самых древних таксономических групп семейства крестоцветные по строению плода является триба *Brassicaceae*, которая считалась до недавнего времени одной из самых эволюционно продвинутых. Она имеет промежуточные признаки ростровальватного плода, которые произвели, по всей видимости, широчайшее разнообразие плодов как внутри трибы, так и за ее пределами.

Для некоторых типов плодов крестоцветных могут быть предложены отчасти оригинальные названия. Двугнездные многосеменные стручки с перегородкой и створками (тип *Sisymbrium*, *Arabis*, *Brassica* и др.), или с перегородкой и без створок (тип *Raphanus*) могут быть отнесены в группу плодов под общим названием коробочка. Коробочки у крестоцветных могут быть вскрывающиеся (*Sisymbrium*, *Cardamine*, *Arabidopsis*, *Arabis* и др.), членистые (*Cakile*, *Raphanus raphanistrum*), дробные (*Coronopus*, *Megacarpaea*). Односеменные нескрывающиеся плоды с двумя бестворочными гнездами и одним семенем (тип *Crambe*, *Neslia*, *Litwinowia*, *Isatis*, *Calepina* и др.) или с двумя створочными гнездами (тип *Euclidium*, *Clypeola*) могут быть обозначены как нескрывающиеся орехи. Односеменные вскрывающиеся створками плоды (тип *Stroganowia*) можно назвать вскрывающимися орехами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №03-04-49412).

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян В.Е. Некоторые модификации системы семейства Brassicaceae // Бот. журн., 1976. – Т. 61, № 9. – С. 1198–1203.

Аветисян В.Е. Некоторые особенности карпологической эволюции крестоцветных (сем. Brassicaceae) // Сб. научн. трудов Армянского отделения Всесоюзного ботанического общества, 1987. – № 9. – С. 67–69.

- Аветисян В.Е.** Некоторые особенности расселения крестоцветных (Brassicaceae) в связи с их эволюцией // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 6. – С. 825–829.
- Аветисян В.Е.** Система семейства Brassicaceae // Бот. журн., 1983. – Т. 68, № 10. – С. 1297–1305.
- Аветисян В.Е.** Brassicaceae // Флора Армении. – Ереван, 1966. – Т. 5. – С. 61–301.
- Алябина А.А.** Таблица для определения плодов и семян сорных и культурных видов Cruciferae Европ. части СССР // Бюлл. общества естествоиспыт. природы Воронежского гос. унив., 1926а. – Т. 1, вып. 2–4. – С. 81–88.
- Алябина А.А.** Теоретическое и практическое значение анатомии плодов и семян в сем. Cruciferae // Дневник Всесоюзного съезда ботаников. – М., 1926б. – С. 26.
- Алябина А.А.** Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных // Журн. Русск. ботан. общества, 1931. – Т. 6, № 1. – С. 85–100.
- Артюшенко З.Т., Федоров Ал. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л., 1986. – 392 с.
- Буш Н.А.** К вопросу о значении анатомических признаков для систематики крестоцветных // Юбилейный сборн., посвящ. И.П. Бородину. – Л., 1927. – С. 115–124.
- Буш Н.А.** Сем. Cruciferae // Флора СССР. – М.-Л., 1939. – Т. 8. – С. 14–606.
- Васильченко И.Т.** *Rorippa* Scop. // Флора СССР. – М.-Л., 1939. – Т. 8. – С. 135–140.
- Величкин Э.М.** История изучения рода *Smelowskia* С.А. Меу., его современный состав и распространение // Систематика, анатомия и экология растений Азиатской части СССР. – Л., 1976а. – С. 152–162.
- Величкин Э.М.** Новый вид рода *Smelowskia* С.А. Меу. (Cruciferae) из Центрального Тянь-Шаня // Нов. сист. высш. раст., 1976б. – Т. 13. – С. 130–134.
- Величкин Э.М.** О взаимоотношениях родов *Smelowskia* С.А. Меу. и *Hedinia* Ostenf. // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 2. – С. 284–293.
- Величкин Э.М.** Род *Smelowskia* С.А. Меу. (Cruciferae Juss.). Критический обзор, генетические связи // Дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1974. – 21 с.
- Величкин Э.М.** *Smelowskia* С.А. Меу. (Cruciferae). Критический обзор и отношение к близким родам // Бот. журн., 1979. – Т. 64, № 2. – С. 153–171.
- Войтенко В.Ф.** Формы гетерокарпии в сем. Brassicaceae Burn. и их эволюционная оценка // Бот. журн., 1968. – Т. 53, № 10. – С. 1428–1439.
- Войтенко В.Ф.** Особенности прорастания семян некоторых гетерокарпных крестоцветных // Биологические науки, 1969. – № 3. – С. 72–77.
- Гроссгейм А.А.** Флора Кавказа. 2-е изд. – М.-Л., 1950. – Т. 4. – 311 с.
- Дорофеев В.И.** Род *Erysimum* (Brassicaceae) европейской части СССР и Кавказа // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1988. – 22 с.
- Камелин Р.В.** Крестоцветные (краткий обзор системы). – Барнаул, 2002. – 52 с.
- Козо-Полянский Б.М.** Курс систематики высших растений. – Воронеж, 1965. – 407 с.
- Козо-Полянский Б.М.** Происхождение цветка Cruciferae в тератологическом освещении. Тератология цветка и новые вопросы его теории. 3 // Бот. журн., 1945. – Т. 30, № 1. – С. 14–30.
- Лотова Л.И., Рудько А.И.** Анатомические особенности плодов разных морфологических типов в семействе крестоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1999. – Т. 104, вып. 6. – С. 49–57.
- Меликян А.П., Девятов А.Г.** Основные карпологические термины. Справочник. – М., 2001. – 47 с.
- Недоспасова Н.В.** Анатомо-морфологическая характеристика критических высоко-

горных родов семейства крестоцветных (Cruciferae Juss.) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Л. 1986. – 16 с.

Недоспасова Н.В. Роды *Dichasanthus* и *Torularia* (Brassicaceae) и их отношение друг к другу // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 4. – С. 517–521.

Спасская Н.А. Критический обзор видов рода *Cardamine* L. (Cruciferae Juss.) европейской части СССР // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1979. – 26 с.

Сулова Т.В. Значение некоторых анатомических признаков для систематики рода *Christolea* Camb. (сем. Cruciferae Juss.) и близких к нему родов // Систематика, анатомия и экология растений азиатской части СССР. – Л., 1976. – С. 132–143.

Сулова Т.А. Род *Christolea* Camb. (Cruciferae Juss.). Его состав и генетические связи // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1977. – 26 с.

Тахтаджян А.Л. Плодолистики, или карпеллы // Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М., 1980. – С. 30–33.

Dorofeev V.I. The significance of the plant indumentum and of the fruit anatomical structure for systematics and taxonomy of Cruciferae relative groups // Global Biodiversity Research in Europe. International Senckenberg Conference. Abstract Volume. – Frankfurt a. M., Germany, 1996. – P. 17.

Eigner J. Zur Stempel- und Fruchtentwicklung ausgewählter Brassicaceae (Cruciferae) unter neuern Gesichtspunkten der Blumenmorphologie und der Systematik // Beitr. Biol. Pflanz., 1973. – Т. 49. – С. 359–427.

Janchen E. Das system der Cruciferen // Osterreichische Botanische Zeitschrift. – Wien, 1942. – Bd. 91. – S. 1–28.

Puri V. Studies in floral anatomy. III. On the origin and orientation of placental strands // Proc. Nat. Acad. Sci. India, 1945. – Vol. 15. – P. 74–91.

Puri V. The role of floral anatomy in the solution of the morphological problems // The Botanical review, 1951. – Vol. 17, N 7. – P. 471–553.

Troll W. Pratische Einführung in die Pflanzemorphologie. Zweiterr Teil: Die bluhende pflanze. – Jena, 1957. – 420 S.

Zohary M. Carpological studies in Cruciferae // Palest. J. Bot., 1948. – Vol. 4, N 3. – P. 158–165.

SUMMARY

Diversity and some aspects of classification and origin of fruits of mustards (Cruciferae) are considered. New original terms for some types of fruits of Cruciferae are proposed.