

## К МОРФОЛОГИИ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЯ МАРЕВЫХ



## Васкулярная анатомия цветка

Строение цветка маревых изучалось в основном с точки зрения внешней морфологии (Eichler, 1878; Volkens, 1894; Ильин, 1936; и др.).

В качестве типичной диаграммы цветка маревых Эйхлер (Eichler, 1878) дает диаграмму с листочками простого околоцветника, расположенными по  $2/5$ , обычно ориентированными относительно двух боковых прицветников, с пятью тычинками с интрорзными пыльниками, противоположными членам околоцветника, и одним медианно-димерным пестиком с одnogнездной завязью, заключающей единственный базальный семезачаток. Саундерс (Saunders, 1939) добавляет к этому, что тычинки часто срастаются внизу в железистое кольцо.

Базальное положение семезачатка дало возможность Пэйе (Payson, 1857) утверждать, что он происходит из верхушки цветочной оси. Опровергая это утверждение, Эйхлер (Eichler, 1878) указывал, что семезачаток появляется из плодолистика, близ основания последнего, так как иногда (например у *Orthosiphon*) он бывает сдвинут из чисто базального положения вверх и возникает на самой стенке завязи. Из данных Ульбриха (Ulbrich, 1934), хотя он и не дает прямого ответа на этот вопрос, можно прийти к противоположным заключениям.

Сдвиг семезачатка *Beta* из центра дна завязи был отмечен еще Пэйе (Payson, 1857). Соответственно длине рылец («ветвей столбика») два плодолистика в завязи уменьшены, а один увеличен. При этом автор считал, что единственный семезачаток должен прикрепляться под средней линией наибольшего плодолистика (ламинально-медианно), а его микропиле должно быть обращено к шву двух редуцированных плодолистиков. Отмечая ошибку Пэйе, Эккарт (Eckardt, 1937) утверждает, что, поскольку семезачаток действительно располагается медианно перед наибольшим плодолистиком, он явно должен выходить из шва

двух более мелких плодolistиков. На примерах *Hablitzia tamnoides* Bieb. и *Beta trigyna* Waldst. et Kit. им было отчетливо показано, что на дне завязи имеются очень низкие и широкие мостики ткани, которые совпадают со швами срастания плодolistиков, делят основание завязи на неглубокие неравные гнезда. Семеношка прикрепляется не в центре завязи, а к шву.

Семезачаток всегда кампилотропный и обладает двумя или одним интегументом. Семезачаток в завязи и семя в плоде у одних родов и видов расположены вертикально, а у других — горизонтально; нередко также и промежуточное положение

Для рассматриваемых нами родов (*Chenopodium*, *Beta*) характерны семезачатки, расположенные горизонтально. Как указывает Фолькенс (Volkens, 1894), горизонтальное положение семезачатка в завязи обусловлено либо S-образным изгибанием семеношки, или более сложным процессом. К такому положению всегда приводит именно активный рост, а не давление со стороны стенки завязи. Следствием горизонтального положения в зрелых семенах является то, что семенной рубчик, микропиле и корешок совпадают с поперечной плоскостью плода. При этом, по Эйхлеру, «корешок всегда направлен от третьего листочка околоцветника к первому, причем изгиб семени от первого чашелистика следует по короткому пути спирали околоцветника» (Eichler, 1878).

По данным Саундерс (Saunders, 1939), средние жилки листочков околоцветника неразветвленные или с боковыми жилками, но без комиссуральных, хотя боковые могут быть сближены ниже уровня отхождения листочков околоцветника (*Hablitzia*). Проводящие пучки тычинок нередко развиты слабо и отделяются от внутренней части пучков оси, дающих также и пучки средних жилок листочков околоцветника. У видов рода *Chenopodium* васкулярные пучки не дифференцированы или дифференцированы только на верхушке. У *Suaeda* средние жилки двух наружных листочков околоцветника (№ 1 и 2) имеют в своем основании по две боковые жилки, средние жилки двух внутренних (№ 4 и 5) остаются неразветвленными, а у третьего образует боковую жилку только с одной наружной стороны. Каждая из пяти боковых жилок дает ответвление в соседний листочек околоцветника. В тычиночных цветках *Atriplex* чашелистики с неразветвленными средними жилками, а тычинки без дифференцированного васкулярного пучка.

Эккарт (Eckardt, 1955) у *Hablitzia tamnoides* установил, что гинецей срастается с основаниями тычинок в комплекс, в котором различают пять мощных тычиночных пучков, а стенка завязи вообще не имеет пучков. Отсутствуют даже средние жилки плодolistиков.

В настоящей работе приводятся результаты изучения анатомии цветка *Beta vulgaris* L. и *Chenopodium album* L. Мате-

риалом для исследования послужили бутоны, цветки и соцветия, зафиксированные 96° спиртом. Серийные поперечные и продольные микротомные срезы 8—12 мк толщиной окрашивали по методу Е. С. Аксенова (1967).

*Beta vulgaris* L. (рис. 1—10: схемы поперечных срезов соцветия и цветка).

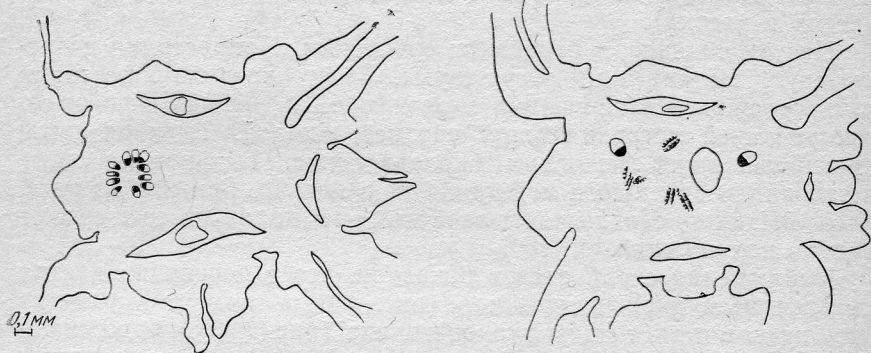
Цветки сидячие, в основании сросшиеся. Прицветники в числе двух, мелкие или отсутствуют. Листочков околоцветника пять, сросшихся в основании между собой и с завязью, с резко выступающей острокилеватой средней жилкой. Тычинок пять, противоположащих листочкам околоцветника. Тычиночные нити в основании сросшиеся между собой в кольцо. Гинецей из трех плодолистиков, с одним семезачатком на короткой семеножке. Завязь полунижняя.

Наблюдения серий срезов показали, что в основании цветка имеется васкулярный цилиндр (рис. 1), из которого выходят пять пучков к листочкам околоцветника (рис. 2, 3), продолжающихся в виде их средних жилок (рис. 5). Вслед за пучками околоцветника от васкулярного цилиндра отходят пять тычиночных следов, которые проходят через всю тычиночную нить в связник. Правда, в основании тычиночной нити они незаметны. В гинецей входят четыре пучка, которые ответвляются от следов четырех листочков околоцветника. Один из них входит в суббазальный семезачаток (рис. 3, 4), семяножка которого прикрепляется в основании завязи сбоку, на границе двух плодолистиков. Три периферических (спинные пучки плодолистиков) проходят по стенке завязи и продолжают в три стилодия (рис. 5—7). Вскоре после отхождения кроющего листа соцветия пучки листочков околоцветника делятся на среднюю жилку и две боковые. Последние, в свою очередь, ветвятся, и, таким образом, каждый листочек околоцветника имеет семь пучков (рис. 8, 9).

*Chenopodium album* L. (рис. 11—16).

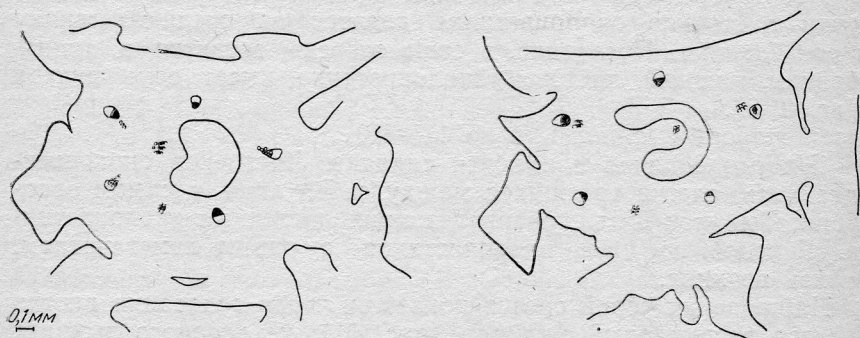
Цветки сидячие или почти сидячие. Листочков околоцветника пять, слегка сросшихся между собой лишь в самом основании. Тычинок пять, противоположащих листочкам околоцветника. Гинецей из двух плодолистиков, с одним семезачатком. Завязь верхняя.

Наблюдения серий срезов показали, что в основании цветка имеется васкулярный цилиндр (рис. 11), из которого выходят пять следов листочков околоцветника, продолжающихся в виде неразветвленных средних жилок (рис. 12). После отхождения пучков к листочкам околоцветника от васкулярного цилиндра отделяются пять тычиночных следов. Они приближаются к основанию тычиночных нитей, но не заходят в них (рис. 16). Оставшийся от стели пучок идет в семеножку единственного семезачатка (рис. 16).



**Рис. 1.** Васкулярный цилиндр соцветия

**Рис. 2.** Пучки, отходящие только к листочкам околоцветника верхнего цветка, и пучок, отделяющийся от листочка околоцветника к семезачатку (в общем соцветии из четырех цветков)



**Рис. 3.** Пучки, отделяющиеся в гинецей от пучков трех листочков околоцветника (в общем соцветии)

**Рис. 4.** Пучки к листочкам околоцветника, к гинецею и в суббазальный семезачаток верхнего цветка (в общем соцветии)



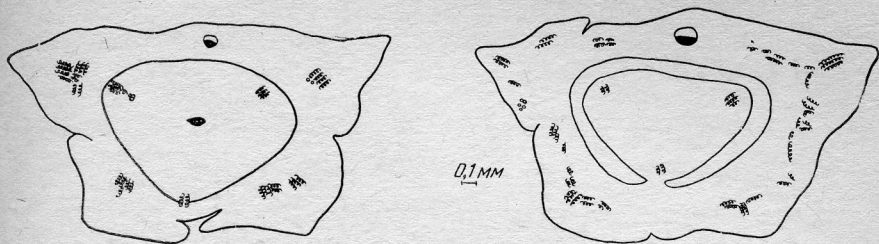


Рис. 5. Начало деления пучка к листочкам околоцветника на среднюю жилку и две боковые. Три спинных пучка плодolistиков проходят через стенку завязи

Рис. 6. Деление пучка листочков околоцветника на среднюю жилку и две боковые

Цветок *Beta vulgaris* L. имеет более типичное васкулярное оснащение. Листочки околоцветника, тычинки и плодolistики получают пучки, доходящие почти до верхушек органов. Правда, плодolistики обладают только спинными пучками (средними жилками). Недоразвитие брюшных пучков или их слияние в один, идущий в семяножку, легко объясняется укорочением завязи и редукцией числа семезачатков до одного. Наличие трех плодolistиков вместо двух, характерных для большинства представителей семейства, можно расценивать как признак примитивности. Но наряду с этим наблюдаются продвинутые признаки: срастание оснований чашелистиков и тычиночных нитей, прирастание их к гинецею с образованием полунижней завязи и даже срастание спинных следов плодolistиков и следа семяножки со следами четырех листочков околоцветника из пяти.

Цветок *Chenopodium album* L. обнаруживает не только редукцию числа плодolistиков до двух, но и черты упрощения

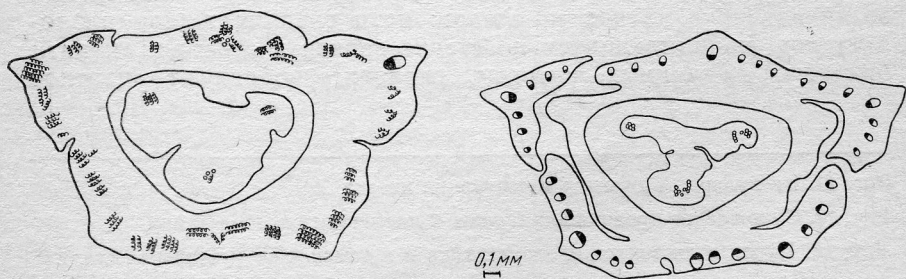


Рис. 7. Ветвление боковых жилок (три спинных пучка плодolistика продолжают в три стилодия)

Рис. 8. Листочки околоцветника с семью пучками, приросшие к завязи

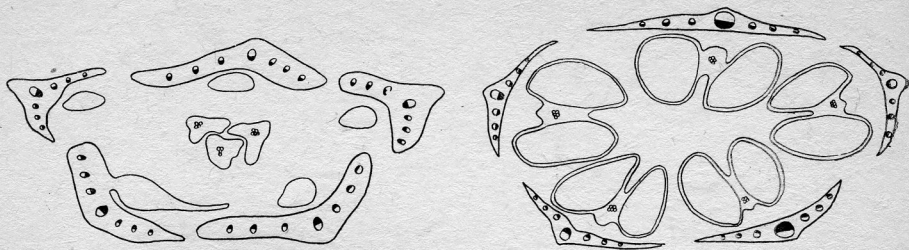


Рис. 9. Листочки околоцветника с семью пучками

Рис. 10. Проводящие пучки тычинок, заметные только на верхушке

васкуляризации. Пучки листочков околоцветника остаются неразветвленными, а следы тычинок доходят только до основания тычиночных нитей и не входят в них. Спинные следы плодолистиков исчезают вовсе. Это упрощение связано, по-видимому, с уменьшением размеров как цветка в целом, так и составляющих его органов.

Просмотр литературы по васкулярной анатомии таких семейств, как Caryophyllaceae, Amaranthaceae, Polygonaceae, показал, что по некоторым признакам они обнаруживают большое сходство с Chenopodiaceae.

Цветоножка *Cerastium* имеет кольцо из пяти васкулярных тяжей, образующих цилиндр в основании цветка (Thomson, 1942). От стели отделяются десять следов, из которых пять становятся средними жилками чашелистиков, а каждый из остальных ветвится на три: два следа образуют боковые комиссуральные жилки чашелистиков, а средний, раздваиваясь, дает следы лепестка и тычинки. Пять следов противочашелистиковых тычинок после этого ответвляются от стели. В основании завязи возникает круг из десяти следов: пяти средних жилок плодолистиков, поднимающихся по стенке завязи в стилодии, и пяти брюшных медианных, которые, спаиваясь, образуют «плотное

Рис. 11. Васкулярный цилиндр в основании цветка

Рис. 12. Отхождение проводящих пучков к листочкам околоцветника

Рис. 13. Пучок в листочках околоцветника и в семяножке (начальная стадия)

Рис. 14. Пучок в листочках околоцветника и в семяножке (вторая стадия)

Рис. 15. Пучок в листочках околоцветника и в семяножке (завершающая стадия)

Рис. 16. Продольный срез цветка *Chenopodium album* L. Схема отхождения проводящих пучков к различным органам цветка: листочку околоцветника, тычинке, доходящей только до основания, и к семяножке

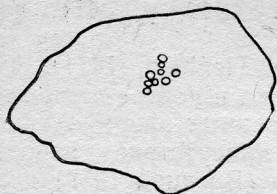


Рис. 11.

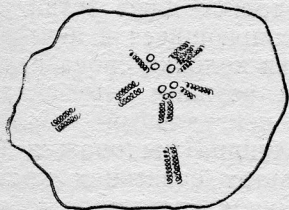


Рис. 12.

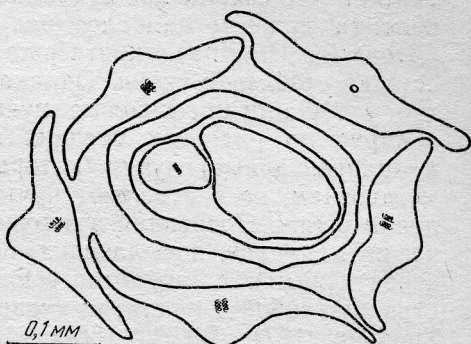
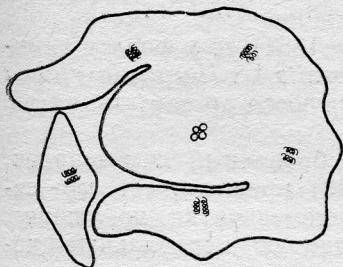


Рис. 15



Рис, 13

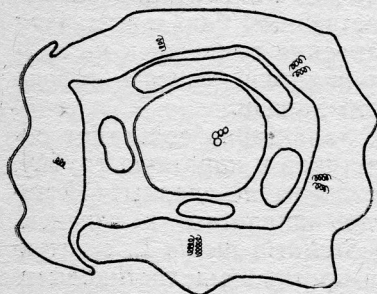


Рис. 14.

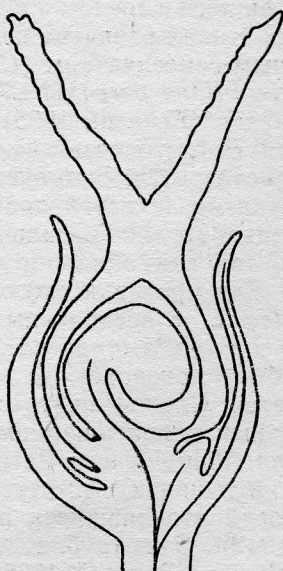


Рис. 16

ядро с пятью лопастями» (Thomson, 1942, p. 341), дающее следы к семезачаткам.

Соглашаясь с Ван Тигемом (Van Tieghem, 1871), Томсон считает, что сохранение ксилемного тяжа в центре плацентарной колонки даже у наиболее редуцированных форм *Alsinoideae* (*Arenaria*, *Sagina*) подтверждает присутствие небольшого остатка стеблевой ткани. Однако Бокэ (Bocquet, 1959) показал, что у *Melandrium* краевые пучки плодолистиков соединяются попарно на радиусах средних жилок в брюшные медианные (= плацентарные) пучки, которые не только дают ветви к семезачаткам, но и отделяют пучки, соединяющиеся в центре колонки в тяж. Последний в верхней части колонки снова делится на пять пучков, посылающих ветви к верхним семезачаткам, чередующимся с нижними. Поэтому центральный тяж представляет собой не остаток осевого цилиндра цветоножки (Van Tieghem, 1871; Lister, 1884), а результат срастания краевых пучков плодолистиков и имеет аппендикулярную природу.

Если у *Alsinoideae* и многих *Silenoideae* между стенкой завязи и центральной колонкой развиваются перегородки, сохраняющиеся в зрелом плоде или по крайней мере заметные на первых этапах развития гинецея (Lister, 1884), то у форм с единственным семезачатком (*Corrigiola littoralis* L., *Herniaria glabra* L., *Scleranthus perennis* L.) они редуцируются до лент ткани на дне завязи (Eckardt, 1955).

Для *Polygonaceae*, имеющих один базальный семезачаток, Лаубенгайер (Laubengayer, 1937, p. 343) предполагает, что семяножка не является простой ножкой семезачатка, но, скорее, представляет собой сильно редуцированную центральную колонку, так как обладает более мощным васкулярным оснащением. Для проверки этого Йоши (Joshi, 1938) привлек *Celosia argentea* L. с несколькими семезачатками на центральной колонке и *Pupalia lappacea* Juss. с единственным базальным. При этом было показано, что отличий в строении семяножек не наблюдается. Следом центральной колонки можно считать только базальный конец, спаянный со стенкой завязи.

Для *Alsinoideae* и *Ranunculioideae* характерно срастание оснований тычинок, лепестков и чашелистиков в короткую трубку, в которой отделившиеся васкулярные следы не спаяны (Thomson, 1942). Эта трубка может иногда прирастать к гинецею (*Herniaria* — Eckardt, 1955, S. 178). У *Stellaria media* L. с пятью и у *Sagina procumbens* L. с четырьмя противочашелистиковыми тычинками следов исчезнувших тычинок на радиусах лепестков не остается (Thomson, 1942, p. 344). Точно так же нет и васкулярных следов лепестков у *Herniaria glabra* L. (Eckardt, 1955, S. 177, Abb. 6 c).



## Соцветие

Эйхлер (Eichler, 1878, S. 82) отмечал, что в соцветиях маревых чаще всего «вследствие ветвления из пазух развитых или подавленных прицветников (=кroющих листьев.— Н. К. и С. С.) развиваются дихазияльные группы цветков. Если в них имеется одностороннее усиление либо с самого начала, либо только на последних разветвлениях, то усилен всегда побег  $\beta$ ». Он говорил, что при этом может происходить переход от дихазия к монохазию типа улитки или завитка. Улитка более редка, однако встречается у *Suaeda maritima*, *Hablitzia* и *Beta*, а завиток — у *Chenopodium* и большинства других родов. Цимы того и другого рода обычно имеют форму клубочка, реже рыхлые (*Hablitzia tamnoides*, *Chenopodium polyspermum*). Они находятся в пазухах вегетативных листьев, часто к верхушке образуя прерванные колосья благодаря недоразвитию или полному исчезновению листьев. Ветви соцветия несут цветки или «клубочки» цветков уже начиная с предлистьев.

Фолькенс (Volkens, 1894) писал, что цветки у *Beta* расположены в малоцветковых клубочках, которые образуют простые или сложные колосья.

Уиллис (Willis, 1931), Блэк (Black, 1948) и другие определяют соцветия маревых, особенно пестичные, как «цветочные кисти». Уиллис считает, что соцветие «часто сначала рацемозное, но частные соцветия всегда цимозные, сначала нередко дихазияльное, но с тенденцией к форме завитка». Блэк описал тычиночные соцветия как настоящие кисть, колос или метельчатые из коротких колосьев. Бентам (Bentham, 1870), занимавшийся изучением соцветия рода *Atriplex*, установил, что тычиночные цветки находятся в конечных или пазушных сферических кистях, либо в простых или метельчатых колосьях, пестичные цветки — обычно в пазушных кистях, редко — одиночные или же кисти образуют конечные безлистные метелки.

Изучению васкуляризации стебля и соцветия этого же рода и рода *Echinopsilon* (*Bassia* All.) была посвящена работа Бизальпутра (Bisalputra, 1960). Им было показано, что соцветия *Atriplex* двух типов — верхушечное и пазушное. Последнее содержит пестичные цветки и является плотно сжатым сложным дихазием. Боковые ветви такого соцветия — всегда дихазии пестичных цветков. Верхушечная ветвь изменчива и может быть или дихазием тычиночных цветков, или пестичным цветком, или вегетативным побегом. У двух видов рода *Bassia* — *B. biflora* и *B. paradoxa* — соцветие представляет сжатый дихазий. Одиночный цветок, имеющийся у большинства видов этого рода, произошел путем подавления боковых почек дихазия и редукции числа цветков на верхушечной ветви.

Рис. 17. Схема соцветия *Chenopodium polyspermum* L.

Рис. 18. Схема соцветия *Hablitzia tamnoides* Bieb.

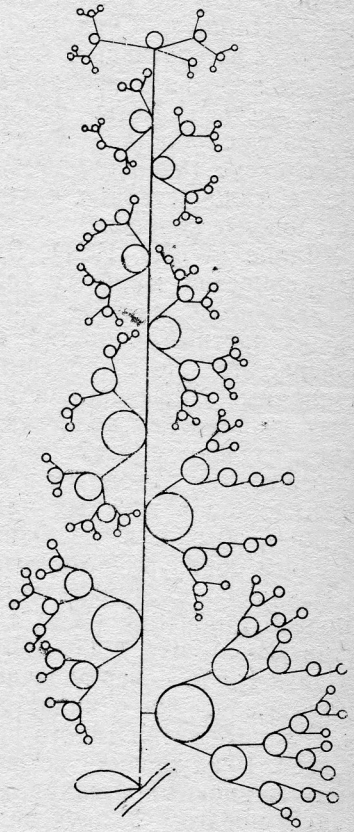
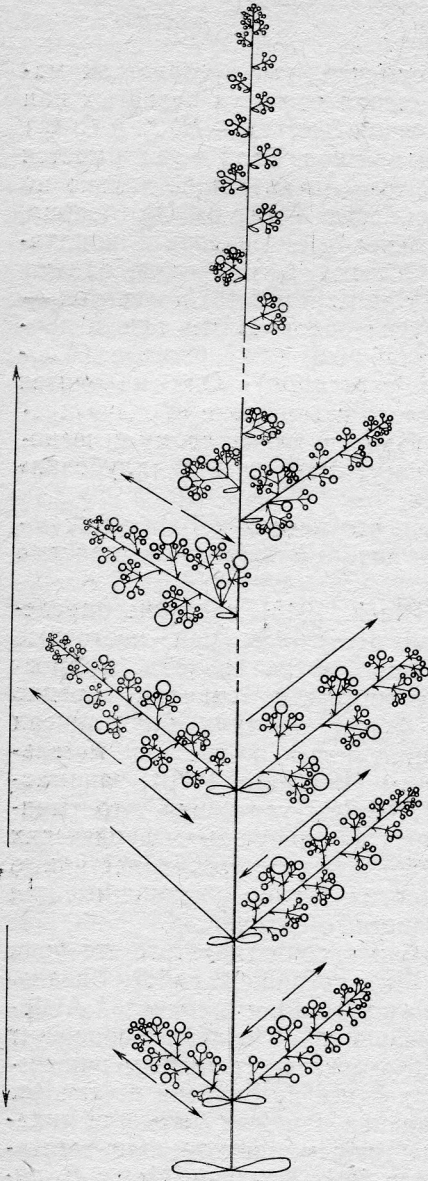
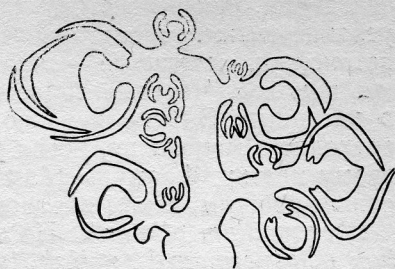


Рис. 19. Частное соцветие *Chenopodium album* L.



Указанные расхождения в мнениях морфологов, занимавшихся изучением соцветия маревых, побудили нас переисследовать их. На живом материале было рассмотрено соцветие *Chenopodium polyspermum* L., на фиксированном и гербарном — соцветие *Hablitzia tamnoides* Vieb. и на микротомных срезах — частное соцветие *Chenopodium album* L.

*Chenopodium polyspermum* L. На боковой ветви соцветия, выходящей из пазухи кроющего листа срединного типа, на ножках (по крайней мере, нижних) располагаются частные соцветия. Они являются дихазиями, конечные цветки которых заканчивают собой оси третьего порядка и зацветают раньше боковых. Эти дихазии могут быть простыми (Д), трехцветковыми, но чаще, особенно ближе к основанию боковой ветви соцветия, они двойные (ДД) и тройные (ДДД) (рис. 17). Нередко отдельные боковые цветки на осях четвертого и пятого порядка не развиваются, и тогда частные соцветия частично (с одной стороны) или полностью превращаются в дихазий или двойной дихазий из монохазиев (ДМ, ДДМ). Дихазии на боковых ветвях обычно распускаются акропетально и составляют, таким образом, кисть (К) из сложных дихазиев. Однако эта последовательность не фиксирована строго, и нередко наблюдается, что первым расцветает конечный цветок дихазия второго или третьего узла, а последующие — вверх и вниз от него [переход от кисти к монохазию и дихазию (К → М, Д) из сложных дихазиев]. Выше таких кистей из сложных дихазиев на оси первого порядка располагаются отдельные дихазии, несколько более сложные, до тройных и четверных, опять-таки с переходом к монохазию на конечных разветвлениях (ДДД, ДДДМ, ДДДД, ДДДДМ). Распускание общего соцветия начинается не от основания, а с нижних  $\frac{3}{4}$  и идет оттуда вверх и вниз, где имеются побеги обогащения в числе больше двух. Поэтому его можно охарактеризовать как плейохазий из кистей (ПК). В целом соцветие получает формулу 
$$П \frac{К}{К \rightarrow Д, М} ДДД,$$
 считая по

более разветвленным боковым соцветиям.

*Hablitzia tamnoides* Vieb. Общее соцветие — кисть, так как

зацветание боковых ветвей идет снизу вверх. На боковых распускание также акропетальное, но только нижние цветки имеют цветоножки, остальные — сидячие. Образуется кисть, переходящая в колос. Частные соцветия на боковых ветвях — дихазии, до пятерных. Однако нередко на конечных разветвлениях они переходят в монохазии, когда развивается только по одному боковому цветку. Формула общего соцветия по наиболее разветвленным побегам, таким образом, будет  $\text{KKcDDDD}$  (рис. 18).

*Chenopodium album* L. По сравнению с соцветиями *Chenopodium polyspermum* L. и *Hablitzia tamnoides* Vieb. частное соцветие *Chenopodium album* L. отличается сильным укорочением осей. Цветки и дихазии становятся сидячими или почти сидячими, образуя так называемые «клубочки» (рис. 19).

*Beta vulgaris* L. Частное соцветие характеризуется полным исчезновением осей. Цветки сростаются основаниями так, что границ между ними на срезах установить нельзя (рис. 1).

## Выводы

Васкулярная анатомия подтверждает редукцию цветка *Chenopodiaceae* и его вероятное происхождение из цветка *Caenophyllaceae*. Лепестки, противолестные тычинки и их васкулярные следы исчезают как у редуцированных форм гвоздичных так и у маревых. Центральная колонка лизикарпного гинецея недоразвилась в связи с уменьшением числа семязачатков до одного. Этот семязачаток прикрепляется в основании завязи к шву сростания плодолистиков. Параллельно с гвоздичными число плодолистиков у маревых уменьшается с трех до двух. У *Chenopodiaceae* редуцируются комиссуральные жилки чашелистиков. Основания чашелистиков и тычинок могут сростаться между собой и прирастать к гинецею с образованием нижней завязи. Средние жилки плодолистиков и пучок семяножки у *Beta* сростаются в основании со следами чашелистиков. Упрощение васкуляризации цветка *Chenopodium*, выражающееся в том, что пучки чашелистиков не ветвятся, следы тычинок не входят в тычиночные нити, а спинные следы плодолистиков исчезают, связано, по-видимому, с уменьшением размеров как цветка в целом, так и составляющих его органов.

Частные соцветия *Chenopodiaceae* — сложные дихазии, на конечных разветвлениях переходящие в монохазии. Такие дихазии, сидячие или на ножках, образуют колосья или кисти. Иногда акропетальная последовательность зацветания дихазиев нарушается, и образуется соцветие, переходное от кисти к дихазию и монохазию. Общее соцветие — кисть или плейохазий из кистей.



## ЛИТЕРАТУРА

- Аксенов Е. С. 1967. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов.— Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, № 11.
- Ильин М. М. 1936. Сем. LIII. Маревые — Chenopodiaceae Less.— В кн. «Флора СССР», т. 6. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Bentham G. 1870. Flora australiensis, v. 6. London.
- Bisalputra T. 1960. Anatomical and morphological studies in the Chenopodiaceae. 1. Inflorescence of Atriplex and Basia.— Austral. J. Bot., 8, № 3.
- Black J. M. 1948. Flora of South Australia. P 2. Adelaide.
- Bocquet C. 1959. The structure of the placental column in the genus Melandrium (Caryophyllaceae) — Phytomorphology, 9, № 3.
- Eckardt T. 1937. Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums.— Nova acta Leopold. Carol., N. F., 5.
- Eckardt T. 1955. Nachweis der Blattbürtigkeit (Phyllosporie) grunständiger Samenanlagen bei Centrospermen.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 68, № 4.
- Eichler A. W. 1878. Blütendiagramme, Bd. II. Leipzig.
- Joshi A. C. 1938. The nature of the ovular stalk in Polygonaceae and some related families.— Ann. Bot. N. S., 2, № 8.
- Laubengayer R. A. 1937. Studies in the anatomy and morphology of the polygonaceous flower.— Amer. J. Bot., 24, № 6.
- Lister G. 1884. On the origin of placentae in the tribe Alsineae of the order Caryophyllaceae.— J. Linn. Soc. Bot., 20.
- Payer J. B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.
- Saunders E. R. 1939. Floral morphology. A new outlook with special reference to the interpretation of the gynaeceum, v. 2. Cambridge.
- Thomson B. F. 1942. The floral morphology of the Caryophyllaceae.— Amer. J. Bot., 29, № 4.
- Ulbrich E. 1934. Chenopodiaceae.— In: A. Engler, K. Prantl. Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 16, Ed. 2. Leipzig.
- Van Tieghem P. 1871. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur.— Mémoires présentes par divers savants à l'Institut de France, 21.
- Volkens G. 1894. Chenopodiaceae.— In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 3, H. 1. Leipzig.
- Willis J. C. 1931. Dictionary of flowering plants and ferns. Ed. 6. Cambridge.