

БОТАНИКА

МОРФОЛОГИЯ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ГЕРАНИ

Н. Н. Каден, В. П. Лановая

Вопрос о том, является ли плод герани дробным или нет, различными ботаниками решается по-разному Так, Е. Г. Бобров (1949, стр. 1) пишет: «Плод распадается [разрядка наша. — *Н. К.*] на пять односемянных частей, несущих обращенные кверху придатки, срастающиеся со столбиком в клювообразную колонку», а у О. А. Муравьевой (1954, стр. 12) читаем: «Плод сухой, распадающийся [разрядка наша. — *Н. К.*] на 5 односемянных плодиков (семянки), несущих столбики, которые ранее были спаяны со срединным столбцом (т. е. продолжением цветоложа), а при зрелости плода отделяются от него, оставаясь связанными с ним на верхушке».

Приведенные цитаты не оставляют сомнения в том, что указанные авторы, как и многие другие, считают плод герани распадающимся на части, т. е. дробным, хотя эти части и называют не мерикарпиями, но «плодиками» и «семянками».

Если обратиться к более старой литературе, то уже там мы найдем истоки и других выделенных нами разрядкой утверждений, с которыми нельзя согласиться. Так, ДеКандолль (*A. DeCandolle*, 1824, стр. 637) считал, что завязь *Geranium* только с первого взгляда кажется пятигнездой, переходящей в длинный толстый столбик, увенчанный пятью рыльцами; на самом деле цветоложе удлинено в тонкую, почти пятигранную ось (колонку). Следовательно, он считал плод апокарпным, состоящим из пяти приросших к цветоложу одногнездных плодиков, каждый со своим столбиком и рыльцем. Подобного взгляда придерживался и Эндлихер (*S. Endlicher*, 1836—1840), отмечавший, что у герани «...коробочек 5, перепончатых, при созревании эластично отделяющихся от колонки вместе со столбиками» (стр. 1166); каждая из них вскрывается по брюшному шву Пэйе (цит по *D. Clos*, 1857, стр. 929) и Винклер (*H. Winkler*, 1936, стр. 195, 197) также считали колонку осевой, а плодолистики несросшимися друг с другом. «Колонковидным цветоложем» называл колонку и Л. М. Кречетович (1952, стр. 211), хотя гинецей герани он относил к синкарпным. Однако синкарпия, по его мнению, была бы невозможна без участия цветоложа, т. е. является ложной синкарпией в духе Тролля (*W Troll*, 1933, 1957, стр. 77).

Сэрэнж (*Seringe*, 1838, стр. 317, 318), напротив, на основании наблюдения уродств цветков, лишенных колонки, пришел к выводу, что она образована срастанием краев плодолистиков. Кло (*D. Clos*, 1857, стр. 927) доказывал то же самое тем, что в момент диссеминации столбики с рыльцами остаются на растении как продолжение сросшихся брюшных швов. Гофмейстер (*W Hofmeister*, 1864, стр. 401) отметил, что ось цветка принимает участие в образовании только основания завязи, а вверх от места прикрепления семезачатков пестик образован тканью плодолистиков. К этой точке зрения пришел и Винклер (1941, стр. 35)

Литературные указания о наличии у герани дробного плода и рас пространенность различных, исключаящих друг друга мнений о строении гинецея, морфологической природе колонки, о способе вскрывания плода заставили нас снова пересмотреть эти вопросы. При этом мы надеялись получить четкие данные, которые позволили бы дать правильную характеристику плодов герани и других представителей семейства. Составить представление о вероятных путях их морфогенеза и в дальнейшем найти этой группе плодов подходящее ей место в морфогенетической классификации.

Для выяснения природы гинецея были сделаны сериальные продольные и поперечные срезы цветков (толщиной 10—15 мк), окрашенные водной синью и сафранином. Морфологию зрелых плодов мы изучали по образцам карпологической коллекции на кафедре высших растений Московского университета.

Продольный срез пестика герани (рис. 1, А) показывает, что выше места отчленения пучков к тычинкам васкулярная ткань оси прекращается, давая начало следам плодолистиков. Первоначально их пятнадцать — по одному спинному и по два брюшных пучка для каждого из пяти плодолистиков (рис. 1, Б) Выше брюшные пучки делятся радиально. Одни ветви сближаются по средней линии гнезда, сливаются, дают плацентарный тяж и, разделившись вновь, входят в два семезачатка (рис. 1, В) Другие ветви брюшных пучков соседних плодолистиков сливаются попарно на радиусах перегородок, а образовавшиеся «септальные тяжи» выше делятся тангентально, формируя по два пучка в каждой перегородке, обращенных своими ксилемными частями друг к другу (рис. 1, В)

Несколько выше уровня отхождения следов плодолистиков заканчивается в виде тупого конуса и паренхиматическая ткань цветоложа (рис. 1, А) Расположенный выше него, между плодолистиками, канал заполнен первоначально направленными вверх или горизонтально отстоящими волосками. Они служат для проведения пыльцевых трубок в полости гнезд, к моменту их проникновения ослизняются, а после оплодотворения исчезают, оставляя канал пустым (Н. Sauer, 1933, стр. 7).

Это волоски, на поперечном срезе пестика имеющие вид рыхлой ткани, резко отличаются, однако, от плотной паренхимы конуса цветоложа. Прикрепление их к эпидермису, выстилающему канал, также очень хорошо заметно.

Развитие этой трансмиссионной ткани, ясно очерченные границы верхушки цветоложа, ход пучков гинецея и срастание ветвей брюшных следов плодолистиков между собой — все это неопровержимо свидетельствует о том, что гинецей герани синкарпный, колонка аппендикулярна, а цветоложе образует лишь ее основание.

Вскрывание плода герани осуществляется путем образования щелей в местах, показанных на рисунке 1, В—4 Эти щели можно принять за продольные и боковые, однако на самом деле они всегда сходятся внизу, под фертильной частью гнезда, а у тех видов герани и аистника, у которых опадение створки от плода происходит сразу, и наверху, под столбиком. Таким образом получается замкнутая щель в виде очень сильно и неправильно вытянутого эллипса, проходящая по боковым частям плодолистика и своей замкнутостью напоминающая щель вскрывания стручка Brassicaceae (Н. Winkler, 1941, стр. 25, 35). Различие между плодами крестоцветных и гераниевых, однако, заключается не только в том, что первый является паракарпным, а второй — синкарпным, но и в том, что отделяющаяся в виде створки спинная часть плодолистика у стручка обычно опадает без семян, а у плода герани вместе с семенем.

Строго говоря, это даже не створка, так как под этим названием понимается обычно достаточно длинная (в противоположность зубцу) часть перикарпия, отделяемая двумя продольными щелями вскрывания

у коробочек *Stellaria*, *Tulipa* и многих других родов. Части плодолистика, отделяемой замкнутой щелью, должно быть дано другое название. Предложенное Винклером (1941, стр. 29) — «вырез» — представляется мало удачным. Поэтому мы оставляем термин «створка» впредь до подыскания лучшего.

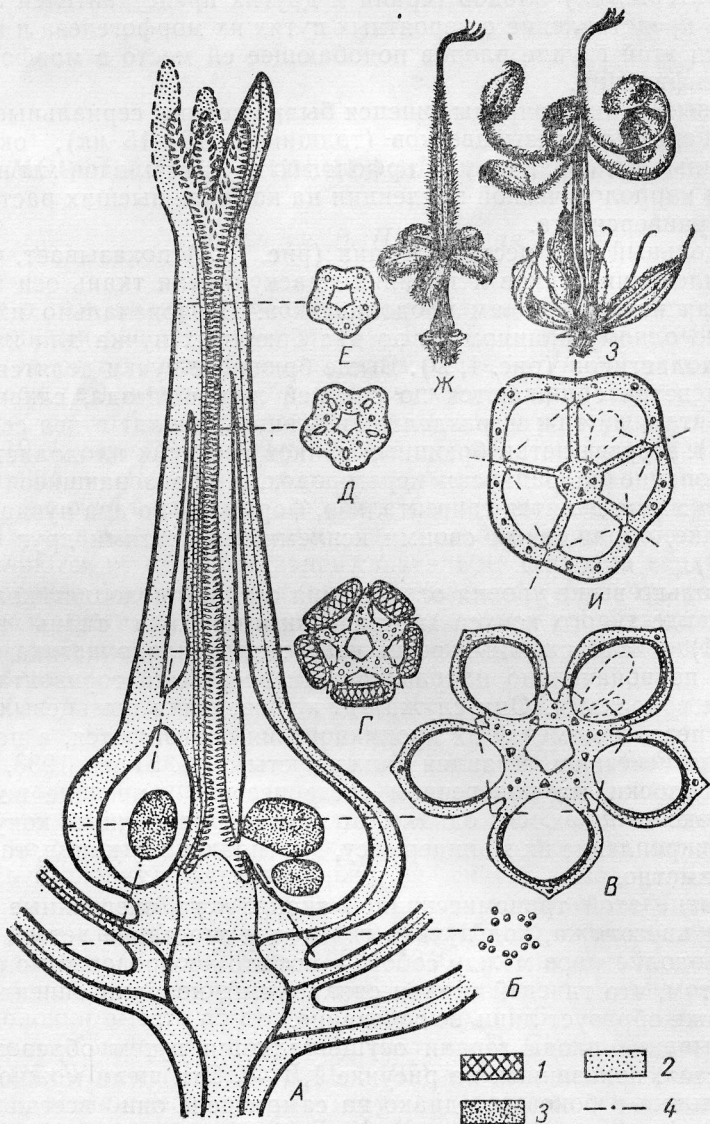


Рис. 1. *Geranium pratense* L. (А — З) и *Impatiens parviflora* L. (И)
 А — продольный срез пестика, Б, В, Г, Д, Е — поперечные срезы пестика (Б, Д, Е) и плода (В, Г) на уровнях, отмеченных пунктиром на рисунке А, Ж, З — зрелый плод на начальной и более поздней стадиях вскрывания; И — *Impatiens parviflora* L., поперечный срез гинецея: 1 — склеренхима, 2 — паренхима, 3 — семязачатки и семена, 4 — места вскрывания плодов [рисунки выполнены В. П. Лановой (А—Е, И) и Г. Ю. Загородней (Ж, З)]

У гераней створка открывается снизу вверх (рис. 1, А—4) от колонки, в которой остаются плацентарные и септальные пучки, происшедшие из брюшных следов плодолистиков. Следовательно, она близка по своей аппендикулярной природе колонкам Ариасеae и Асегасеae, но

отличается от них тем, что, кроме брюшных пучков, включает окружающую их довольно мощную паренхиматическую ткань.

Полости пяти гнезд завязи постепенно сужаются вверх (рис. 1, Г, Д, Е) Только отсюда начинается собственно столбик, заканчивающийся пятью рыльцами. Ниже него располагается суженная часть завязи, лишенная семезачатков, которую можно рассматривать как результат стерилизации сверху вниз завязи типа *Oxalis* или *Impatiens*, имеющей семезачатки по всей длине гнезд. У *Geranium* остается только нижняя пара их, и то лишь один развивается в семя.

Отделение спинной части каждого плодолистика от колонии у герани не ограничивается фертильным участком плода (рис. 1, В, Ж), но продолжается и выше, в стерильном его участке (рис. 1, Г, З), причем происходит закручивание его в виде часовой пружины. Отделившаяся створка остается некоторое время прикрепленной к колонке лишь на ее верхушке, в основании столбика (рис. 1, З). Закручивание осуществляется с силой. Механизм этого процесса зависит от строения отделяющейся части перикарпия. Стенка фертильного участка у *Geranium pratense* L. состоит из двух слоев клеток (рис. 1, В) тонкостенных снаружи (эпидермис и два ряда паренхимы) и толстостенных и одревесневших внутри (внутренний эпидермис и гиподерма). Высыхание и сжатие наружных клеток приводит к отщеплению створки от перегородок. При этом щель, которую легко обнаружить на внутренней стороне отделившегося гнезда, образовалась не в результате дополнительного вскрывания его по брюшному шву, по типу листовки, как представляли себе, по-видимому, Декандоль (1824) и другие авторы, но является следствием отрыва створки по замкнутой щели.

После того как нижняя часть гнезда, заключающая в себе семя, отделилась от колонки и заняла положение почти под прямым углом к ней, (рис. 1, Ж), выпадения семени через «брюшную» щель не происходит из-за наличия специальных приспособлений. У *G. pratense* этому препятствует пучок волосков в основании, достаточно жестких для того, чтобы не дать семени выпасть при горизонтальном положении гнезда и достаточно упругих, чтобы при сильном толчке не задержать его в гнезде. Этот толчок осуществляется быстрым отделением от колонки и закручиванием верхней суженной части створки.

Гофмейстер (1864, стр. 406) считал, что закручивание ее в вертикальной плоскости (в виде часовой пружины) происходит также благодаря клеткам наружного эпидермиса и паренхимы, которые легко и быстро теряют влагу, в отличие от клеток склеренхимной «прокладки» (рис. 1, Г), оболочки которых почти не гигроскопичны. Однако Штенбринк (цит по R. Knuth, 1912, стр. 26, 27) показал, что закручивание происходит и в том случае, если паренхиму соскоблить, и установил, что способность к сжатию наружных слоев склеренхимы выше, чем внутренних.

Приведенные данные показывают, что плод герани достаточно четко отличается от других плодов и заслуживает выделения в особый карпологический тип. Для наименования его может быть использован термин стеригма (*Sterigma* Desv.), предложенный для него в прошлом веке.

Типичная стеригма (*Sterigma typicum*) герани характеризуется следующими признаками. Плод синкарпный, из пяти плодолистиков, вскрывающийся пятью замкнутыми (или почти замкнутыми) вытянутыми щелями и с эластичным отделением от колонки пяти створок, захватывающих семя и выбрасывающих его с силой. Колонка аппендикулярна, образована сросшимися брюшными частями плодолистиков.

Стеригма герани не является дробным плодом, поскольку в ней не происходит септицидного отделения сросшихся плодолистиков друг от друга (Н. Н. Каден, 1962, стр. 495): от колонки отрываются только свободные от срастания между собой спинные части их. Говорить об этом

плоде, что он «распадается на части» столь же неверно, как и о стручке крестоцветных. Неправильно называть отделяющиеся створки «плодиками», так как они не являются элементами апокарпного плода, и «семянками», ибо так называется нижний паракарпный плод типа сложнораздельных, не имеющий ничего общего со стеригомой, а тем более, с ее частями. Верхнюю суженную часть створки нельзя назвать столбиком, поскольку столбик у герани один, короткий и располагающийся выше места прикрепления створок. Колонка аппендикулярна, в основном образована брюшными частями плодолистиков, сросшимися не только паренхимой, но и сосудистыми пучками. Следовательно, стериigma не может считаться апокарпным плодом, а синкарпия не должна рассматриваться как ложная.

Несмотря на ряд специфических черт строения плода герани, он не отделен непреодолимым барьером от плодов всех остальных типов. Наиболее близок он к плоду *Impatiens*, относимому к верхним синкарпным коробочкам. Здесь в местах, показанных на рисунке 1, И—4, по специальной, неспособной к растяжению ткани происходит отрыв спинных частей плодолистиков друг от друга и от перегородок вдоль пяти почти замкнутых щелей. Этот отрыв обеспечивается тургорным давлением в клетках паренхимы мезокарпии, в то время как внутренний эпидермис с утолщенными оболочками играет роль ткани сопротивления. В результате створки отрываются снизу вверх со значительной силой, скручиваются внутрь как часовая пружина и выбрасывают многочисленные семена, развивающиеся в гнездах.

Как и у герани, у недотроги створки отделяются от остающейся аппендикулярной колонки. Отличие состоит в том, что у недотроги развивается большее число семезачатков, поэтому разделения гнезда на расширенную фертильную и суженную стерильную части нет. Кроме того, в поперечном сечении плод не имеет сильно лопастной формы вследствие более полного срастания боковых стенок плодолистиков друг с другом. Именно в связи с более полной синкарпией отделение спинной части происходит дальше от центра, и она не захватывает с собой отрывающиеся от плацент семена, как это имеет место у герани.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. 1949. Сем. Гераниевые — Geraniaceae J. St. Hill. В кн.: Флора СССР, т. XIV Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Каден Н. Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов. Ботан. журн., т. 47, № 4.
- Кречетович Л. М. 1952. Вопросы эволюции растительного мира. Изд. Московск. об-ва испытат. природы, М.
- Муравьева О. А. 1954. Таблица для определения семейств. В кн.: П. Ф. Маевский «Флора средней полосы Европейской части СССР». 8-е изд. Сельхозгиз, М.—Л.
- Clos D. 1857. De la colonne ou columelle des Géraniacées, des Malvacées et des Euphorbes. Bulletin de la Société Botanique de France, t. IV, p. 926—931.
- De Candolle A. P. 1824. Geraniaceae in «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis». I. Parisii.
- Endlicher S. 1836—1840. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae.
- Hofmeister W. 1864. Ueber den Bau des Pistills der Geraniaceen. Flora, t. XLVII (XXII), № 26.
- Knuth R. 1912. Geraniaceae in A. Engler «Das Pflanzenreich», Bd. IV, 129, Leipzig.
- Sauer H. 1933. Blüte und Frucht der Oxalidaceen, Linaceen, Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen. Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Planta, Bd. 19, № 3.
- Seringe. 1838. Mémoire sur le fruit des Géraniacées et sur celui de plusieurs genres des plantes appartenant à d'autres familles. Annales des sciences physiques et naturelles, d'agriculture et d'industrie... de Lyon, t. 1, p. 311—328.
- Troll W. 1933. Beiträge zur Morphologie des Gynaeciums. III. Über das Gynaecium von *Nigella* und einiger anderen Helleboreen. Planta, Bd. 21, № 2.

- Troll W 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. II. Die blühende Pflanze. Jena.
- Winkler H. 1936. Septizide Kapsel und Spaltfrucht. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. XXIV, № 2.
- Winkler H. 1941. Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung. Sammelheft zum 113. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. 1940, S. 13—40. Breslau.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Поступила
1 ноября 1962 г.