

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ ГЕРАНИЕВЫХ

Н. Н. Каден

Плоды семейства Geraniaceae развиваются из верхнего синкарпного гинецея с центральными краевыми плацентами, несущими анатропные висячие, эпитропные или, реже, восходящие семезачатки и семена в числе многих, двух или одного. При плоде сохраняется свободнолистная либо более или менее спайнолистная чашечка из черепитчатых чашелистиков, охватывающая плод в основании или доверху, но никогда не срастающаяся с ним и не окружающая его целиком. Поэтому все плоды гераниевых следует относить к группе «верхних синкарпных плодов с покрывалом». Плоды отдельных представителей семейства могут быть объединены в несколько групп и охарактеризованы следующим образом.

Плоды *Geranium* L. формируются из пяти плодолистиков с двумя коллатеральными семезачатками в каждом гнезде, из которых только один развивается в семя с эндоспермом в виде тонкого слоя. Зародыш согнутый, корешок прилегает к спинке одной из семенодолей. Последние почковидные, при основании неравнобоко-сердцевидные, на верхушке выемчатые и остроконечные, цельнокрайние или с надрезом, удвоенно-складчатые и свернутые так, что «правая половина каждого листа окружает левую половину другого листа, завернутую в складку» (Wichura, 1854, стр. 77)

Плод окружен в основании чашечкой из пяти свободных чашелистиков, при созревании вскрывается пятью створками по замкнутому (или почти замкнутому) вытянутому щелям. Створки отделяются обычно снизу вверх, чаще вместе со спирально, в одной плоскости (в виде часовой пружины), редко штопоровидно закручивающейся верхней суженной частью. Они опадают вместе с семенем или выбрасывают его с силой через более или менее широкую щель на брюшной стороне. Во всех случаях на растении остается колонка, образованная срастанием брюшных и внутренних боковых частей завернутых своими краями плодолистиков, в нижней центральной части прирастающих к короткой конусовидной верхушке цветоноса (Н. Н. Каден, В. П. Лановая, 1963, стр. 105).

По способу отделения створок и распространению семян в пределах рода различаются следующие подгруппы (по С. Steinbrinck, 1878; Т. Hedlund, 1902; R. Knuth, 1912; стр. 25—26, с изменениями)

1 Виды, отбрасывающие семена (секции *Sylvatica*, *Palustria*, *Sanguinea* и др.) Здесь первоначально только фертильная часть гнезда спокойно отделяется от колонки и располагается под прямым углом к ней. При этом преждевременному выпадению семени из гнезда препятствует выступ с пучком волосков в основании щели на брюшной стороне или голый выступ и бахромка волосков по краю створки. Затем, благодаря неодинаковой гигроскопичности наружных и внутренних слоев стереома верхней суженной части створки, последняя отделяется с силой снизу вверх, оставаясь соединенной некоторое время с колонкой только своей верхушкой. При таком движении семя выбрасывается из гнезда, поскольку

ную эластичные волоски и выступ не могут противодействовать значительной силе скручивания, суженная часть створки приобретает вид часовой пружины, а весь плод — вид канделябра (Н. Н. Каден, В. П. Лановая, 1963, стр. 107)

По-видимому, к этому же типу принадлежат и плоды рода *Rhynchotheca* Ruiz et Pav. Хотя Кнут (R. Knuth, 1912, стр. 549) и говорит о них: «...плодиков зрелых пять, хвостатых, в основании и на верхушке соединенных, односеменных, с хвостами толстыми, позднее не завернутыми... Зрелые створочки, позднее отделяющиеся от основания центральной оси, наверху длинно сросшиеся столбиками», изучение плода в гербарии Ботанического института АН СССР показало, что по типу вскрывания он не отличается от «канделябра» герани. Различия заключаются лишь в семенах, анатропных, без признаков кампилотропии, с более толстым эндоспермом и прямым зародышем с плоскими семенодолями.

2. Виды, отбрасывающие створки с семенем, не способные к самозарыванию (секции *Columbina*, *Pyrenaica*). Суженная часть створки, спирально скручивающаяся также в одной плоскости, отделяется от колонки целиком и сразу и отлетает вместе с фертильной частью гнезда или отрывается от него. Семя при этом не выпадает из перикарпия.

3. Виды, отделяющие створки вместе с заключенным в них семенем, но не отбрасывающие ни семя, ни створки. Последние могут оставаться прикрепленными к колонке двумя тонкими нитями из волосков (*G. robertianum* L.) или сохраняться внутри чашечки (*G. bohemicum* L.). Распространение происходит либо баллистически, раскачиванием стебля, либо эпизоохорно, причем створки цепляются за шерсть проходящих животных с помощью волосков (*G. robertianum*), слабо штопоровидно закрученной верхней суженной части створки (*G. bohemicum*, *G. cinereum* Cav.) или зубцов (*G. yemense* Deflers). *G. cinereum* имеет, кроме того, в основании створки твердый каллус и вверх направленные волоски, чем очень напоминает *Erodium*. Видимо, створки приспособлены и к самозарыванию, хотя и не так хорошо, как у аистника, у которого суженная часть их гораздо длиннее и сильнее скручена.

Плоды *Erodium* L'Hérit. построены в основных чертах подобно плодам герани. Отличия заключаются лишь в штопоровидно закрученной верхней части створки, удлиненной форме фертильной части гнезда, суженной в основании в твердый каллус и покрытой вверх направленными волосками. Створки примерно того же строения, что и у герани, постепенно или внезапно (*E. cicutarium* L'Hérit.) отделяются от колонки и снабжены узкой продольной щелью на брюшной стороне, не дающей возможности семени выйти наружу. Каллус облегчает его внедрение в почву вместе с перикарпием, а жесткие волоски препятствуют обратному движению. Спирально скрученная в нижней части (благодаря особому строению волокон стереома) суженная часть створки гигроскопична и способна распрямляться при намокании. В результате попеременного скручивания и раскручивания ее при изменении влажности окружающей среды семя внедряется в почву (August, 1869; J. Hanstein, 1869). У видов секции *Pennata* на внутренней стороне суженной части створки развиваются два ряда длинных волосков (большое внешнее сходство с остями перистых ковылей), которые помогают семенам распространяться с помощью ветра с последующим самозарыванием. Семена аистника также построены по типу гераней, однако отличаются удлиненной формой и прилегающими свернуто-сложенными семенодолями.

К этому же типу относятся плоды *Monsonia* L., *Sarcocephalon* (DC.) Sweet. и *Pelargonium* L'Hérit. Последние отличаются чашечкой, сросшейся в основании, задний чашелистик которой несет приросший к плодоножке шпорец, а также плоскими или извилисто-складчатыми семенодолями зародыша. Створки некоторое время остаются прикрепленными к колонке в верхней части и отделяются при сотрясении стебля.

Плоды *Biebersteinia* Steph. образуются из гинецея с одиночными семезачатками в каждом из пяти гнезд и с выходящими близ основания последних почти свободными стилодиями, лишь наверху срастающимися в головчатое рыльце. Пять гнезд отделяются от колонки с семенем, окруженным со всех сторон перикарпием: на брюшной стороне нет щели, вместо нее имеется лишь ямка в паренхиматической ткани. Зародыш в семени дуговидный, с толстоватыми плоско-выпуклыми семенодолями и прямым верхним корешком.

Одни авторы (J Klotzsch, 1835—1836, стр. 428; W Sørensen, 1911, стр. 408) считают этот плод апокарпным, другие (H. Sauer, 1933, стр. 433) — лишенным колонки. То и другое не соответствует действительности. Пять плодолистиков срастаются своими брюшными частями. После отделения гнезд на растении остается колонка, по которой проходят их брюшные пучки. В отличие от герани колонка здесь более короткая, а линия отрыва гнезд проходит не через полость, а по ткани перикарпия, ближе к центру плода; поэтому гнездо не имеет продольной щели на месте отрыва.

Плоды *Dirachma* Schweinf. окружены восьмью чашелистиками, сросшимися почти до середины, и образуются из восьмиплодолистикового гинецея с одиночными восходящими семезачатками в каждом гнезде. При вскрывании от колонки отделяется восемь створок со щелью на брюшной стороне. Семя с обильным эндоспермом.

Плоды *Balbisia* Cav., кроме чашечки, окружены тремя-четырьмя глубоко трехраздельными прицветниками, имеют пять гнезд с многочисленными двурядными семенами с тонким мясистым эндоспермом и пять язычковидных сидячих рылец. Плод вскрывается наверху пятью створками по средним жилкам плодолистиков (дорзально).

Плоды *Wendtia* Meyen отличаются от предыдущих наличием трех (реже четырех) плодолистиков, гнезд и створок, двух коллатеральных семезачатков и одного-двух семян в гнезде. Столбик очень короткий.

Плоды *Viviania* Cav. лишены обертки из прицветников, имеют три, реже два гнезда с двумя семезачатками, восходящим и висющим, в каждом из них, причем то оба, то только один развивается в семя. Столбик удлинённый, в нижней половине сросшийся. Семя с мясистым эндоспермом. Зародыш линейный, слегка согнутый.

Перечисленные плоды довольно резко делятся на две более крупные группы:

1. Плоды колен *Wendtieae* и *Vivianiaeae*, вскрывающиеся створками на верхушке по средним жилкам плодолистиков продольными щелями и освобождающие семена.

2. Плоды колен *Geranieae*, *Biebersteinieae* и *Dirachmeae*, вскрывающиеся замкнутыми или почти замкнутыми вытянутыми кольцевыми щелями с отделением гнезд или створок, освобождающих семена или опадающих вместе с ними.

Поскольку каждая из этих двух групп характеризуется рядом важных морфологических и карпоэкологических признаков, кажется целесообразным отличить их как два карпологических типа. Однако общность строения, прогрессивное уменьшение числа семезачатков и семян в гнезде, уменьшение количества эндосперма в зрелом семени и т. д. заставляют признать несомненное родство их, что было бы весьма важно отметить в их названиях.

Многие авторы, занимавшиеся изучением плодов гераниевых (A. Olbers, 1885; R. Knuth, 1912, стр. 22, 551), разделяют их на коробочку и дробный плод, причем Ольберс (Olbers) относит к «настоящим коробочкам» и плоды *Geranium*. Поскольку тот и другой термины слишком широки и неопределенны, мы предложили (Н. Н. Каден, В. П. Лановая, 1963, стр. 107) принять для плода герани название стеригма (*Sterigma* Desv.). Так как выше было показано, что плоды трех колен обнару-

живают сходство в строении с плодами рода *Geranium*, мы можем применить этот термин для обозначения типа, охватывающего плоды второй группы. Но плоды *Wendtieae* и *Vivianieae*, несомненно, являются более примитивными. Поэтому для них предлагается название протостеригма (*Protosterigma* m.) Тогда разнообразные плоды гераниевых могут быть отнесены к следующим карпологическим типам и подтипам.

Протостеригма (*Protosterigma* m.) — верхний синкарпий плод с покрывалом из четырех-пяти черепитчатых остающихся чашелистиков и, кроме того, нередко из обертки рассеченных прицветников; вскрывающийся наверху по средним жилкам двумя-пятью створками, с одним-многими семенами в гнезде, высыпающимися после вскрывания (колена *Wendtieae* и *Vivianieae*)

1. П. пятистворковая (*P. quinquevalvatum* m.) — из пяти плодолистиков, с пятью язычковидными сидячими рыльцами, вскрывающаяся пятью створками, с многочисленными семенами в гнезде, с тонким мясистым эндоспермом (*Balbisia*).

2. П. четырехстворковая (*P. quadrivalvatum* m.) — из четырех плодолистиков, с коротким столбиком, вскрывающаяся четырьмя створками, с одним-двумя семенами в гнезде (*Wendtia* p. p.)

3. П. трехстворковая (*P. trivalvatum* m.) — из трех плодолистиков, с коротким или удлиненным столбиком, вскрывающаяся тремя створками, с одним-двумя семенами в гнезде (*Wendtia* p. p. и *Viviania* pro max. parte).

4. П. двустворковая (*P. bivalvatum* m.) — из двух плодолистиков, со столбиком, вскрывающаяся двумя створками, с одним-двумя семенами в гнезде (*Viviania* sect. *Linostigma*)

Стеригма (*Sterigma* Desv.) — верхний синкарпий с покрывалом из пяти-восьми черепитчатых остающихся чашелистиков, вскрывающийся замкнутыми или почти замкнутыми вытянутыми щелями, с пятью-восьмью полностью или частично отделяющимися от колонки односеменными створками, выбрасывающими семя или опадающими вместе с ним (колена *Geranieae*, *Dirachmeae*, *Biebersteinieae*)

1. С. с остающимися створками (типичная) (*S. valvis persistentibus* m.) — из пяти плодолистиков с парными семезачатками, со столбиком и пятью отделяющимися доверху от колонки створками, со спирально скрученной в одной плоскости верхней частью и с щелью на брюшной стороне. После автомеханохорного распространения семян плод приобретает вид канделябра (*Geranium* pro max. parte)

2. С. с опадающими створками (*S. valvis secedentibus* m.) — из пяти плодолистиков с парными семезачатками, со столбиком и пятью целиком отделяющимися от колонки створками, со спиралью (в одной плоскости) или штопоровидно скрученной верхней частью их и с щелью на брюшной стороне, но не освобождающими семя. Семена распространяются вместе с частью перикарпия автомеханохорно, баллистически или эпизоохорно (*Geranium* pro min. parte)

3. С. с ввинчивающимися створками (*S. valvis intorquentibus* m.) — из пяти плодолистиков с парными семезачатками, со столбиком и пятью целиком отделяющимися от колонки створками со штопоровидно закрученной верхней частью и с щелью на брюшной стороне, но не освобождающими семя. Семена вместе с частью перикарпия распространяются автомеханохорно, баллистически или анемохорно, а затем автокриптохорно (*Erodium*, *Monsonia*, *Sarcocaulon*, *Pelargonium*, *Geranium cinereum*)

4. С. короткоколонковая (*S. brevicolumnare* m.) — из пяти плодолистиков с одиночными семезачатками, с пятью короткими стилодиями и пятью целиком отделяющимися от короткой колонки закры-

тыми гнездами без щели на брюшной стороне, не освобождающими семени. Распространение баллистическое (*Biebersteinia*).

Б. С. восьмичленная (*S. octomerum* m.) — из восьми плодолистиков с одиночными семезачатками, с восьмью целиком отделяющимися от колонки створками с щелью на брюшной стороне. Распространение, по-видимому, баллистическое (*Dirachma*).

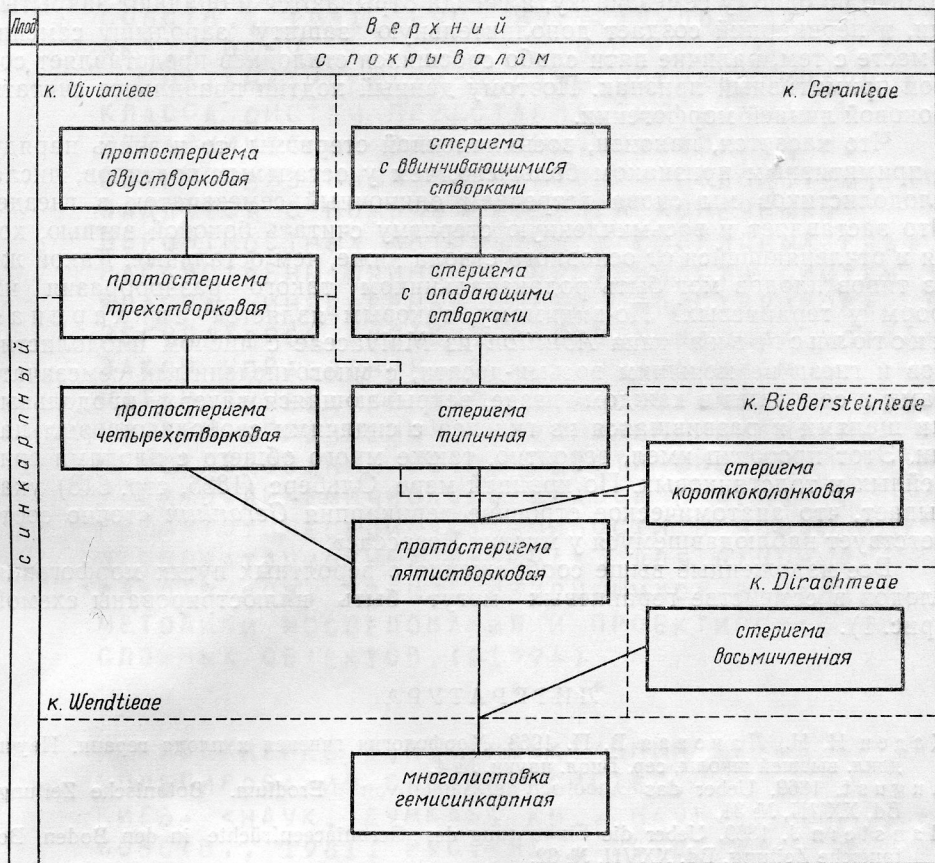


Рис. 1. Вероятные пути морфогении плодов гераниевых

Развитие перечисленных карпологических типов и подтипов рисуется в следующем виде.

Наиболее примитивной протостеригмой является пятистворковая как из-за большего сравнительно с другими числа плодолистиков, так и потому, что в ней закладываются и развиваются в семена многочисленные семезачатки. Свободные сидячие рыльца также можно рассматривать как примитивный признак. Уменьшение числа плодолистиков и гнезд происходит в пределах протостеригмы параллельно удлинению столбика и уменьшению числа закладывающихся в гнездах семезачатков до двух и развивающихся в семя до одного.

Стеригма развилась, по-видимому, из протостеригмы в результате параллельного процесса развития столбика и уменьшения числа семян в гнезде с сохранением числа плодолистиков. Стеригма с остающимися створками является при этом более примитивной по сравнению с тремя последующими подтипами, поскольку отделение створок происходит вначале только доверху, а не целиком. Интересно отметить также, что первая свойственна большинству многолетних видов герани, тогда как виды, обладающие стеригмой с опадающими створками, большей частью

однолетники. Наличие среди последнего подтипа форм со штопоровидно закрученной верхней частью створки связывает ее со стеригмой с ввинчивающимися створками, обладающими способностью к автокриптохории, а у *Erodium* sect. *Pennata* также и к анемохории, т. е. более специализированными. Короткоколонковую стеригму следует считать также продвинутой в развитии, поскольку в ее плодолистиках закладывается только по одному семезачатку, а гнезда отрываются и опадают закрытыми, и перикарпий создает дополнительную защиту зародышу семени. Вместе с тем, наличие пяти слабо сросшихся стилодиев представляет собой примитивный признак. Поэтому данный подтип правильнее считать боковой линией морфогении.

Что касается, наконец, восьмичленной стеригмы, то и здесь наряду с примитивным признаком большего, чем у остальных подтипов, числа плодолистиков мы снова встречаем одиночный семезачаток в гнезде. Это заставляет и восьмичленную стеригму считать боковой ветвью, хотя и отчленяющейся от основного ствола ниже, чем остальные. Какой же из типов плодов мог быть родоначальником такого разнообразия их форм у гераниевых? По-видимому, таковым является синкарпная многолистровка типа *Abutilon* из *Malvaceae* с числом плодолистиков и гнезд не меньшим восьми-десяти, с многочисленными семезачатками и семенами в каждом гнезде, вскрывающаяся наверху продольными щелями и развисяшаяся из гинецея с сидячими свободными рыльцами. Этот прототип имел, вероятно, также много общего с плодами спирейных и толстянковых. По крайней мере, Ольберс (1885, стр. 318) указывает, что анатомическое строение перикарпия *Geranium* «точно соответствует наблюдавшемуся у многих *Rosaceae*».

Все изложенные выше соображения о вероятных путях морфогении плодов в семействе гераниевых могут быть иллюстрированы схемой (рис. 1)

ЛИТЕРАТУРА

- Каден Н. Н., Лановая В. П. 1963. Морфология гинецея и плода герани. Научн. докл. высшей школы, сер. Биол. науки, № 4.
- August. 1869. Ueber das Einbohren der Samen von *Erodium*. Botanische Zeitung, Bd. XXVII, № 31.
- Hanstein J. 1869. Ueber die Einbohrung der Geraniaceenfrüchte in den Boden. Botanische Zeitung, Bd. XXVII, № 32.
- Hedlund T. 1902. Om fructen hos *Geranium bohemicum*. Botaniska Notiser I, 1—39. Botanisches Centralblatt, Bd. LXXXIX, S. 452—453.
- Klotzsch J. F. 1835—1836. Bemerkungen zu den Geraniaceen und deren Verwandtschaften. Linnaea, Bd. X, S. 425—439.
- Knuth R. 1912. Geraniaceae in A. Engler «Das Pflanzenreich», Bd. IV, 129 S., 1—640. Leipzig.
- Olbiers A. 1885. Ueber den Bau der Geraniaceenfrüchte. Botanisches Centralblatt, Bd. XXI, № 10.
- Sauer H. 1933. Blüte und Frucht der Oxalidaceen, Linaceen, Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen. Vergleichend-entwicklungs geschichtliche Untersuchungen. Planta, Bd. 19, № 3.
- Sørensen W. 1911. Sur la structure du fruit des nos Géraniacées comment il se comporte au moment de la maturité. Oversigt over det Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling, № 2, p. 99—137.
- Steinbrinck C. 1878. Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockenen Pericarpien. Botanische Zeitung, Bd. XXXVI, № 36, 37, 38, 39.
- Wichura. 1854. Die Keimblätter unsere einheimischen Geranien so wie die von *Erodium cicutarium* L'Hérit. im Samen. Jahresberichte der Schlesischen Gesellschaft für vaterländischen Kultur, Bd. XXXII, S. 77.