

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. А. АРАРАТЯН

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ
КРУПНОЧАШЕЧНОГО ПЕРВОЦВЕТА

Издавна известно, что растения одного и того же вида могут иметь обоеполые цветки разного устройства. Ч. Дарвин [5], а вслед за ним и автор руководства по биологии цветения Кнут [18] полагают, что первым был Шпренгель, описавший такой факт в 1793 г. у водяного растения турчи — *Hottonia palustris* из семейства первоцветных. А. П. Ильинский [6] установил, что наличие двух форм обоеполых цветков у растения в 1777 г. описал Кертис у видов первоцвета.

Наименование явлению дал Ф. Гильдебранд [3], предложив термин „гетеростилия“, поскольку из различительных признаков наиболее выделяется разница в длине столбиков у разных форм. Позже Шуте [21] на основе этого термина предложил два других — „гетеродистилия“ и „гетеротристилия“ для краткого обозначения соответственно диморфных и триморфных гетеростильных растений.

В своих трудах по гетеростилии Дарвин обстоятельно описывает диморфные и триморфные цветки у растений из разных семейств и приводит большое количество наблюдений, связанных с биологией цветения, опыления и оплодотворения этих растений. Он приходит к выводу, что гетеростилия — это приспособление данной группы растений к перекрестному опылению. Интерес к этому явлению возрастает и появляется еще несколько работ по изучению гетеростилии. Наиболее значительной из них является работа Моля [19], специально посвященная изучению диморфных гетеростильных растений.

Выявление особенностей опыления гетеростильных растений в некоторых случаях имеет практическое значение. Например, гречиха, виды льна, гранат являются гетеростильными растениями и успех их опыления, вследствие чего и получение высокого урожая, в известной мере зависит от учета строения их цветков. С этой точки зрения интересна работа Г. М. Соловьева [11] по использованию смеси пыльцы двух форм при опылении гречихи, что дало по сравнению с другими способами опыления (легитимного и иллегитимного) наиболее эффективные результаты. Подобная работа была проделана и с другими видами растений [14, 21]. Эмбриологическую сторону разных способов опыления изучил Я. С. Модилевский [8] на культуре гречихи.

Изучение вопроса с точки зрения систематики растений не позволяет выводить какую-либо закономерность. Следует лишь отметить, что гетеростильные виды содержатся в 22 семействах двудольных и одном семействе однодольных растений.

Среди них диморфные гетеростильные растения исследованы сравнительно лучше, чем триморфные и особенно подробно — виды *Primula*. Работы по гетеростилии у первоцвета касаются строения двух форм цветков [5, 14, 17, 22], легитимного и иллегитимного опыления и получения гибридов [5, 13, 20, 23], соотношения числа длинностолбчатых и короткостолбчатых форм в популяциях [16], прорастания пыльцы [15].

На Кавказе дико растет 23 вида первоцвета — *Primula* [4], из которых в Армянской ССР, по литературным данным и по материалам Гербария им. В. Л. Комарова Ботанического института АН АрмССР, встречаются следующие восемь видов: *P. algida* Ad., *P. amoena* M. B., *P. auriculata* Lam., *P. cordifolia* Rupr., *P. Pallasii* Lehm., *P. macrocalyx* Bge, *P. Ruprechtii* Kusn., *P. Sibthorpii* Hoffm. О трех видах мы находим упоминание у Скотта [2], который приводит список из 55 видов первоцвета, деля их на четыре группы: диморфные, длинностолбчатые, короткостолбчатые и недиморфные. *P. amoena* и *P. macrocalyx* значатся в группе диморфных видов, а *P. Pallasii* он ставит в группу длинностолбчатых, повидимому, из-за неполноты имеющегося у него материала. Наш просмотр показал, что все виды первоцвета, произрастающие в Армении, включая и *P. Pallasii*, являются диморфно-гетеростильными. Это доказывается не только разницей в величине репродуктивных органов, но и разницей в величине пыльцевых зерен обеих форм всех армянских видов первоцвета. Ниже приводим промеры разбухших в воде пыльцевых зерен, произведенные нами.

В таблице 1 приведены диаметры пыльцевых зерен всех видов, кроме *P. auriculata*, т. к. в воде пыльца этого вида принимает овальную форму, почему и произведено нами два измерения. Что же касается *P. amoena*, то у нас не имелось короткостолбчатых цветков этого вида.

Подробнее мы изучили репродуктивные органы крупночашечного первоцвета. Работа проведена в 1954—55 гг. Крупночашечный первоцвет — *Primula macrocalyx* Bge — наиболее часто встречаемый вид не только в Армении, но и по всему Кавказу и в Сибири. Это многолетнее растение с розеткой прикорневых листьев и безлистной стрелкой в 12—16 см длины, на верхушке которой находится простой зонтик из 12 и более цветков. Цветки яркожелтые, с запахом спелых абрикос. Растение декоративное. Кроме того, как близко стоящее к *Primula officinalis*, широко распространенному в Европейской части СССР, в северной и средней Европе, крупночашечный первоцвет, очевидно, не отличается от него и своими лекарственными свойствами [9]. Вид богат витамином С [12].

Т а б л и ц а 1
Величина пыльцевых зерен армянских видов *Primula*

Название вида	Форма цветков	Величина пыльцевых зерен в μ
<i>P. algida</i>	длинностолб.	$10,83 \pm 0,1$
	короткостолб.	$14,38 \pm 0,13$
<i>P. amoena</i>	длинностолб.	$14,64 \pm 0,36$
	короткостолб.	—
<i>P. auriculata</i>	длинностолб.	длина $13,84 \pm 0,12$ ширина $10,14 \pm 0,13$
	короткостолб.	длина $20,51 \pm 0,12$ ширина $15,21 \pm 0,1$
	длинностолб.	
	короткостолб.	
<i>P. cordifolia</i>	длинностолб.	$21,8 \pm 0,16$
	короткостолб.	$33,76 \pm 0,23$
<i>P. macrocalyx</i>	длинностолб.	$15,6 \pm 0,38$
	короткостолб.	$28,62 \pm 0,41$
<i>P. Pallasii</i>	длинностолб.	$22,01 \pm 0,13$
	короткостолб.	$25,4 \pm 0,12$
<i>P. Ruprechtii</i>	длинностолб.	$17,01 \pm 0,1$
	короткостолб.	$23,8 \pm 0,23$
<i>P. Sibthorpii</i>	длинностолб.	$18,12 \pm 0,13$
	короткостолб.	$29,7 \pm 0,21$

Материалом послужили соцветия, собранные в различных районах Армении. Нами изучены пестики, тычинки и пыльца. Во всех случаях из большого числа соцветий выбирались цветки в одинаковой фазе развития. Цифровой материал обработан методом вариационной статистики.

Поскольку две формы цветков, в первую очередь, характеризуются разным строением пестиков, то в центре нашего внимания было изучение особенностей строения пестиков. Отпрепарированные пестики были измерены с точностью до 0,05мм. Измерены общая длина пестика, длина столбика вместе с рыльцем, ширина завязи. Кроме того, произведено взвешивание на торзионных весах пестиков и отдельно завязей. Полученные данные приводятся в таблице 2.

Т а б л и ц а 2
Средние величины частей цветков двух форм *Primula macrocalyx* Bge

Форма цветков	Длина пестика в мм	Длина столбика в мм	Ширина завязи в мм	Вес пестика в мг	Вес завязи в мг	Длина трубки венчика до места прикреп. пыльник. в мм
Длинностолб.	$17,1 \pm 0,03$	$15,4 \pm 0,09$	$2,1 \pm 0,03$	$5,4 \pm 0,08$	$4,2 \pm 0,1$	$7,8 \pm 0,06$
Короткостолб.	$9,08 \pm 0,08$	$7,09 \pm 0,03$	$2,2 \pm 0,08$	$5,8 \pm 0,08$	$4,7 \pm 0,09$	$15,03 \pm 0,1$

Из таблицы видно, что пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатой формы. Разница в длине приходится исключительно на столбик, длина которого у длинностолбчатой формы более чем вдвое больше длины столбика короткостолбчатой формы. Разница двух первых измерений, вычисленная отдельно для каждой формы цветка, дает длину завязи. Для длинностолбчатой мы получаем 1,7 мм, а для короткостолбчатой—2 мм. Если еще учтем среднюю ширину завязи, вычисленную на основании непосредственных измерений, то мы увидим, что завязь длинностолбчатого цветка, не только на 0,3 мм короче завязи короткостолбчатого цветка, но и на 0,1 мм уже ее. Таким образом, вопреки ожиданиям, завязь короткостолбчатого цветка крупнее завязи длинностолбчатого цветка, притом в длину приблизительно на 15%, а в ширину на 6,7%. Вполне естественно, что завязи двух форм цветков отличаются и по весу. Завязь короткостолбчатого цветка в среднем на 0,5 мг тяжелее завязи длинностолбчатой формы, что составляет около 16% от среднего веса первой. Да и вес всего пестика цветка короткостолбчатой формы на 0,4 мг или 7%, больше веса завязи цветка длинностолбчатой формы. Эти, на первый взгляд, парадоксальные факты вполне согласуются с наблюдениями Дарвина, проведенными им еще в 1860 г., показывающими, что короткостолбчатая форма первоцвета более плодовита, чем длинностолбчатая [5]. Одновременно они показывают, что первоначальная гипотеза Дарвина о том, что гетеростильные формы цветков являются переходом к двудомному состоянию, неверна. В противном случае нужно было ожидать, что в двух формах цветков пестики отличались бы не только по длине столбиков, но и по развитию завязи, т. е. по выражению Дарвина, длинностолбчатые формы были бы более женскими по природе, а короткостолбчатые более мужскими.

Промеры длины тычинок, вернее длины трубок венчика до места прикрепления пыльников, дали следующий результат: эта величина у длинностолбчатой формы почти вдвое меньше, чем в короткостолбчатых цветках. В последних пыльники прикреплены у зева венчика, между тем как у первых они расположены в глубине трубки, почти в середине, что внешне отличает короткостолбчатые цветки, создавая вздутие венчика.

Длина столбика длинностолбчатых цветков варьирует в пределах 12—20 мм, а короткостолбчатых цветков—5—9 мм. Значит, между наименьшим значением первого и наибольшим значением второго имеется прорыв в 3 мм. Прорыв практически больше, т. к. всего по несколько процентов случаев относится к минимальным и максимальным значениям, а преобладающий процент (более 80%) — к средним значениям; что касается длины трубки до места прикрепления пыльников, она для длинностолбчатых цветков колеблется между 6 и 10 мм, так что даже при крайних положениях пыльники всегда прикреплены ниже уровня рыльца. В короткостолбчатых цветках она бывает равной 12—17 мм, а наикороткое расстояние положения пыльников

от основания трубки венчика заметно больше длины пестика. Произведенные нами промеры показывают, что прорыв между ближайшими крайними величинами на практике гораздо больше.

По сути дела мы здесь имеем не только разностолбчатость, но одинаково и разнотычинковость. Однако для характеристики цветков разных форм не всегда можно заменить одно понятие другим, т. к. часто разностолбчатость не сопровождается очевидной разнотычинковостью [7].

Нами исследована также пыльца двух форм. Известно, что пыльцевые зерна короткостолбчатых цветков намного крупнее пыльцевых зерен длинностолбчатых цветков. Измерение пыльцы в набухшем в воде состоянии показало, что диаметры пыльцевых зерен двух форм баранчиков (*Primula veris*) равняются 38 и 25 μ . [5]. Пыльцевые зерна крупночашечного первоцвета нами были измерены как в сухом виде, так и в разбухшем в воде состоянии (таблица 1). Было сделано по 120 измерений. Полученные средние величины приводятся в таблице 3. Там же даны числа, обозначающие количество пыльцевых зерен в одном пыльнике, определенные по новому методу [2].

Таблица 3
Размеры пыльцы и количество пыльцевых зерен в одном пыльнике двух форм *Primula macrocalyx* Vge

Форма цветков	В сухом состоянии в μ		Количество в одном пыльнике
	длина	ширина	
Длинностолбчатая	$21,3 \pm 0,09$	$15,8 \pm 0,1$	28 000
Короткостолбчатая	$32,1 \pm 0,12$	$25,5 \pm 0,09$	8 500

Из таблицы видно, что количество мелкой пыльцы в пыльнике в 3,3 раза больше, чем количество крупной пыльцы. Соотношение объемов крупных и мелких пыльцевых зерен в сухом виде, вычисленное на основании данных таблицы 3, приблизительно равно 3,9.

Пыльца обеих форм была подвергнута палинологическому изучению, для чего она была обработана ацетоллизным методом [1] и методом окраски карболовым фуксином [10]. Пыльцевые зерна приблизительно шаровидные, несколько сплюсненные с полюсов, резко различные по величине у двух форм. Имеются лишь беспоровые бороздки, не достигающие до полюсов (рис. 1). Поверхность экзины ямчатая. Что касается количества бороздок, то оно варьирует, притом у мелких и

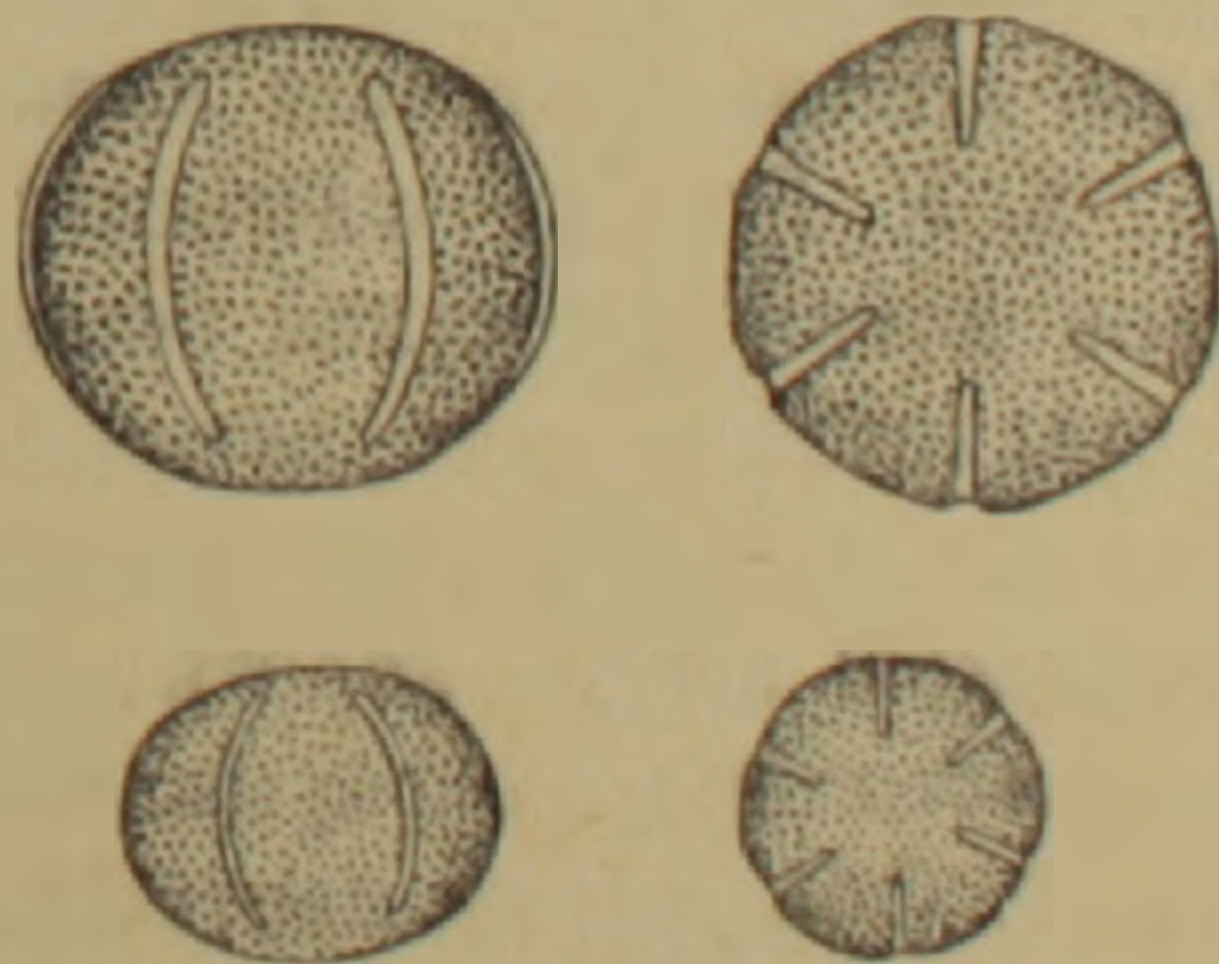


Рис. 1. Пыльца *Primula macrocalyx*: вверху — короткостолб. формы — сбоку и с полюса, внизу — длинностолб. формы — сбоку и с полюса.

крупных зерен в различных пределах, почему и средние значения их неравны. В таблице 4 приводятся данные, полученные при подсчете числа бороздок у двух форм.

Таблица 4

Число бороздок пыльцевых зерен двух форм
Primula macrocalyx Bge

Форма цветков	Количество пыльцевых зерен с различным числом бороздок в ‰					Средние величины числа бороздок
	5	6	7	8	9	
Длинностолбчатая	36	63,3	0,7	—	—	5,6
Короткостолбчатая	—	3,3	46	47,5	3,2	7,5

Проведены опыты по проращению пыльцы на искусственной среде — 15‰ сахара с добавлением 2‰ желатины. Препараты выдерживались во влажной камере при средней температуре 22°C. Наблюдение проведено через 7—8 часов после посева. В отличие от данных Корренса [15] у нас крупная пыльца прорастала лучше, чем мелкая. На препаратах с крупной пыльцой из короткостолбчатых цветков процент проросших зерен был больше и трубки несравненно длиннее, чем на препаратах с мелкой пыльцой из длинностолбчатых цветков.

В ы в о д ы

1. Все армянские виды первоцвета — *Primula algida* Ad., *P. amoena* M. B., *P. auriculata* Lam., *P. cordifolia* Rupr., *P. Pallasii* Lehm., *P. macrocalyx* Bge, *P. Ruprechtii* Kusn., *P. Sibthorpianii* Hoffm. являются диморфными гетеростильными растениями, в том числе и *P. Pallasii*, отнесенный Скоттом к группе длинностолбчатых видов. Промеры пыльцы этих видов доказывают наш вывод.

2. У *Primula macrocalyx* пестик длинностолбчатого цветка почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатого цветка и это различие осуществляется за счет разницы в длине столбиков. Величина завязи находится в некотором незначительном обратном отношении к длине столбиков: завязь короткостолбчатой формы несколько больше завязи длинностолбчатой формы как по объему, так и по весу.

3. Обе формы цветков *Primula macrocalyx* резко отличаются также по месту прикрепления пыльников: длина трубки венчика до места прикрепления пыльников у короткостолбчатых цветков почти вдвое больше, чем у длинностолбчатых.

4. Пыльцевые зерна двух форм *Primula macrocalyx* различаются по величине: у короткостолбчатых цветков они намного крупнее, чем у длинностолбчатых. У первых бороздок больше, чем у вторых.

5. Количество пыльцы в одном пыльнике находится в обратно пропорциональной зависимости от величины пыльцевых зерен обеих форм.

6. Пыльца короткостолбчатых цветков прорастает интенсивнее, и пыльцевые трубки при этом бывают длиннее, чем у пыльцы длинностолбчатых цветков.

7. Экзина пыльцевых зерен изученных нами видов *Primula* не выдерживает нагревания и потому плохо обрабатывается ацетоллизным методом. Лучшие результаты получились при обработке карболовым фуксином.

Кафедра морфологии и систематики

Ереванского государственного
университета им. В. М. Молотова

Поступило 6 VII 1956 г.

Լ. Ա. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԽՈՇՈՐԱՐԱԺԱԿ ԳՆԱՐՐՈՒԿԻ ԲԱԶՄԱՑՄԱՆ ՕՐԳԱՆՆԵՐԻ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Գնարրուկի (*Primula*) հայկական բույսեր ութ տեսակները՝ *P. algida* Ad., *P. amoena* M. B., *P. cordifolia* Rupr., *P. auriculata* Lam., *P. Pallasii* Lehm., *P. macrocalyx* Bge, *P. Ruprechtii* Kusun., *P. Sibthorpii* Hoffm. երկձև տարասունակ (գիմորֆ հետերոստիլ) բույսեր են, այդ թվում նաև *P. Pallasii* տեսակը, որն առաջներում դասվում էր երկարատունակ տեսակների մեջ, Դրանց երկարատունակ ծաղիկների ծաղկափռոչը հատիկները շատ ավելի փոքր են, քան կարճատունակ ծաղիկներինը:

Հայաստանում ամենատարածված տեսակն է խոշորարածակ գնարրուկը — *Primula macrocalyx* Bge. Այս տեսակի երկարատունակ ծաղկի վարսանդը համարյա կրկնակի երկար է կարճատունակ ծաղկի վարսանդից, որոնք տարբերվում են սունակների երկարությամբ: Սերմնարանների մեծությունը որոշ չափով հակադարձ համեմատական է սունակների երկարությանը, այսինքն՝ կարճատունակ ծաղկի սերմնարանը թե՛ ըստ ծավալի և թե՛ ըստ կշռի մի փոքր ավելի մեծ է, քան երկարատունակ ծաղկինը: Կարճատունակ ծաղկի պսակի խողովակը հիմքից մինչև փռանոթների ամրացման տեղը համարյա կրկնակի երկար է երկարատունակ ծաղկի պսակի համասլացատասխան մասից:

Խոշորարածակ գնարրուկի կարճատունակ ծաղիկների փռնհատիկները շատ ավելի խոշոր են և ավելի շատ ափսոսներ ունեն, քան երկարատունակ ծաղկի փռնհատիկները: Մեկ փռանոթի մեջ գտնվող փռնհատիկների թիվը հակադարձ համեմատական է նրանց մեծությանը:

Կարճատունակ ծաղիկների ծաղկափռոչն ավելի լավ է ծլում, քան երկարատունակ ծաղիկներինը, և առաջինների փռնխողովակներն ավելի երկար են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы, Бот. журнал, т. 35, 4, 1950.
2. Араратян А. Г. Метод определения количества пыльцы, Известия АН АрмССР, (биол. и сельхоз. науки), т. IX, 1, 1956.
3. Гильдебранд Ф. Раздельность полов у растений и закон избегаемости и невыгодного постоянного самооплодотворения, Москва, 1868.
4. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа, „Советск. наука“, 1949.
5. Дарвин Ч. Различные формы цветов, Соч., т. 7, 1948.
6. Ильинский А. П. Работа Дарвина о разных формах цветов, Предисловие к т. 7. сочинений Дарвина, 1948.
7. Левитский Г. А. О гетеростилии у *Anchusa officinalis*, Юбил. сбор., посвящ. И. П. Бородину, Ленинград, 1927.
8. Модилевский Я. С. Опыление у гречихи, ДАН СССР, т. 53, 1, 1946.
9. Оголевцев Г. С. Энциклопедический словарь лекарственных, эфиромасличных и ядовитых растений, Москва, 1951.
10. Смольянинова Л. А. и Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы, ДАН СССР, т. 75, 1, 1950.
11. Соловьев Г. М. Значение гетеростилии при гибридизации гречихи, Селекция и семеновод., 4, 1952.
12. Флора СССР, Том 18.
13. Bateson W. and Gregory R. F. On the inheritance of heterostylism in *Primula*, Proc. Roy. Soc., London, 76, 1905.
14. Betrens W. Über Variabilitätserscheinungen an den Blüten von *Primula elatior* und eine Anwendung des biogenetischen Grundsatzes, Botan. Centralbl., Bd. III, 1880.
15. Correns C. Culturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis* Lam., Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd VII, 1881.
16. Errera L. Sur les caracteres heterostyliques secondaires des primevers. Recueil Inst. Bot. 6, 1905.
17. Hildebrand F. 1854. Experimente über den Dimorphismus von *Linum perenne* und *Primula sinensis*, Bot. Zeit., 22, 1861.
18. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie, Bd. 1, 1898.
19. Mohl v. Hugo. Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten, Bot. Zeit. XXI, 1863.
20. Müller H. Über die Betsäubung der *Primula farinosa* L. Verh. des Bot. Ver. der Provinz Brandenburg, 1873.
21. Schoute J. B. Über die Morphologie der Heterostylie, in besondere bei *Lythrum Salicaria*, Recueil des travaux botaniques néerlandais, XXV, 1928.
22. Scott J. Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the Primulaceae, The Journ. Linn. Soc. Bot. 8, 1865.
23. Stevens N. E. Observation on the heterostylous plants, The Bot. Gazette, v. LIII, 4, 1912.