

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Г. Араратян

Наблюдения над гетеростилией иволистного дербенника

(Представлено 12. VIII. 1956)

Наличие у иволистного дербенника или плакун-травы *Lythrum salicaria* L. трех форм особей с обоеполыми цветками различного строения впервые было установлено Воше более чем сто пятнадцать лет тому назад (^{1, 2}). Несколькими годами позже те же три формы особей у этого вида были описаны Виртгеном (³). Дарвин посвятил описанию своих наблюдений и опытов по опылению иволистного дербенника специальную работу (⁴), которая впоследствии полностью вошла в его же сводную работу о различных формах цветков у растений одного и того же вида (⁵). Гильдебранд также занимался изучением растений с обоеполыми цветками разного строения и предложил это явление назвать гетеростилией (⁶). Много позже Шуте предложил диморфную и триморфную гетеростилию называть терминами—гетеродистилия и гетеротристилия (⁷). Как гетеротристильное растение, иволистный дербенник многократно служил объектом изучения с различных точек зрения—морфологической (⁷⁻¹⁰), анатомической (¹¹), биологии цветения и оплодотворения (¹¹⁻¹³), физиологической и биохимической (¹⁴⁻¹⁷), генетической (¹⁸⁻²⁰), палинологической (²¹) и т. д., в некоторых работах одновременно с нескольких сторон (^{11, 13, 14, 15, 21, 22}). Однако, несмотря на наличие довольно большого количества работ, посвященных гетеротристилии у интересующего нас вида, тем не менее многие стороны этого явления все еще остаются невыясненными.

В настоящей статье приводим результаты некоторых наших наблюдений над иволистным дербенником, проведенных в 1955 году в районе Дилижана (Арм. ССР). Этот вид здесь растет почти исключительно по берегам речек и ручьев. Все три формы растений—длинностолбчатая, среднестолбчатая и короткостолбчатая—встречаются приблизительно в равных количествах. На небольших участках, где имеются по 20—30 особей дербенника, почти всегда можно встретить все три формы. Материалом для исследования служили цветки, как с верхушек основного стебля, так и с боковых побегов, обычно появляющихся после повреждения верхушки главного стебля. Наблю-

дения велись над свежескрывшимися или только раскрывающимися цветками.

Как известно, три формы цветков этого весьма распространенного вида отличаются не только по длине столбика, но и по разноразмерности тычинок внешнего и внутреннего кругов, окраске и величине пыльцевых зерен и по другим менее бросающимся в глаза признакам (2, 3, 4). Длинностолбчатые цветки имеют далеко выступающий из зева трубки венчика длинный столбик. Двенадцать тычинок дербенника располагаются в два круга. Тычинки одного круга имеют среднюю длину и слегка выступают из зева венчика, а остальные шесть тычинок другого круга короткие и спрятаны в трубке венчика. В среднестолбчатом цветке столбик средней длины, а из двенадцати тычинок шесть длинных и шесть коротких. В короткостолбчатом цветке наименьшим органом является столбик, тычинки же — длинные и средние. Если разноразмерности столбика и тычинки, по примеру Шуте (7), обозначить первыми буквами слов, выражающих их длину (т. е. длинный, средний, короткий), притом употребив для столбиков прописные буквы, а для тычинок строчные, то получим следующие формулы цветков: длинностолбчатого — Дск, среднестолбчатого — Сdk, короткостолбчатого — Кдс. Пыльца длинных тычинок сравнительно крупная и по окраске зеленая, между тем как пыльца средних и коротких тычинок мелкая, желтого цвета.

Нами измерена длина пыльников трех форм цветков и вычислены средние величины. Результаты измерений даются в табл. 1. Для сравнения приводятся также же данные Шуте, полученные им на основании изучения дербенника из Нидерландов.

Таблица 1

Длина пыльников в цветках иволистного дербенника в мм

Тип цветка	Д с к		С д к		К д с	
	с	к	д	к	д	с
Длина тычинок						
Результаты наших измерений	1,15	0,90	1,20	0,90	1,25	0,90
Данные Шуте	0,96	0,83	1,03	0,85	1,04	0,86

Из таблицы видно, что наши растения имеют более длинные пыльники, чем растения того же вида из Нидерландов. Кроме того, сопоставление длины пыльников аналогичных тычинок из разных форм цветков дает интересную картину. Наибольшую разницу мы видим в длине пыльников средних тычинок, а у двух других групп тычинок разницы в длине пыльников нет или она незначительна. Притом, как по данным Шуте, так и по нашим измерениям, пыльники средних тычинок длинностолбчатых цветков заметно длиннее пыльников аналогичных тычинок короткостолбчатых цветков.

В размерах пыльцевых зерен мы такой закономерности не наблюдаем. Пыльца при измерении находилась в водной среде, где она обычно принимает округлую форму. Результаты этих измерений приводятся в таблице 2.

Таблица 2

Диаметр пыльцевых зерен в μ						
Тип цветка	Д с к		С д к		К д с	
Длина тычинок	с	к	д	к	д	с
Диаметр пыльцевых зерен	22,73 $\pm 0,15$	20,31 $\pm 0,17$	31,84 $\pm 0,16$	21,14 $\pm 0,12$	32,28 $\pm 0,14$	22,58 $\pm 0,10$

Пыльцу иволистного дербенника измеряли и ранние исследователи. У Мюллера мы видим почти такие же числа по отдельным формам цветков, что и у нас ⁽¹²⁾. По данным Шуте ⁽⁷⁾, диаметр пыльцевых зерен растений из Нидерландов значительно, приблизительно на 15—20%, превышает диаметр измеренных нами зерен. По-видимому, это расхождение зависит преимущественно от разновидности изучаемых растений или от экологических условий их среды произрастания и в меньшей степени от применяемой методики исследования. В подтверждение сказанного о влиянии экологических условий можно привести данные Бодмер ⁽¹⁵⁾, которая измеряла диаметр пыльцевых зерен разных форм цветков иволистного дербенника из одного и того же места, но в разные годы, и во второй раз, через четыре года, получила числа на 2—4,5% меньше.

Пыльцевые зерна иволистного дербенника имеют обычно шесть бороздок, но иногда попадаются зерна с восемью бороздками. Из шести бороздок три с порами и три беспоровые. Такие же данные проводит Эрдтман по Цандеру ⁽²¹⁾. Поровые бороздки несколько длиннее и шире, чем беспоровые, но и они далеко не доходят до полюсов. Скульптура поверхности зерна типа отпечатка пальца и на крупных пыльцевых зернах выражена сильнее, чем на мелких.

По выработанному нами методу ⁽²³⁾ определено количество пыльцевых зерен в пыльниках разных размеров тычинок в трех формах цветков. Полученные числа в слегка округленном виде (до полных сотен) приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Количество пыльцевых зерен в пыльниках трех форм цветков иволистного дербенника

Тип цветка	Д с к		С д к		К д с	
Длина тычинок	с	к	д	к	д	с
Количество пыльцевых зерен в одном пыльнике	3000	2200	1500	2200	1600	2300

Приведенные в таблице числа показывают, во-первых, что количество пыльцевых зерен в пыльниках длинных тычинок с крупной пылью намного меньше их количества в пыльниках средних и коротких тычинок с мелкой пылью. Число пыльцевых зерен в пыльнике и их размеры находясь в обратном отношении. Во-вторых, среди двух групп тычинок с мелкой пылью средние имеют ее больше, чем короткие. В-третьих, при сравнении количества пыльцы в аналогичных тычинках из цветков разной формы получается весьма занимательная картина. Разница в количестве пыльцевых зерен в пыльниках длинных тычинок небольшая, если учесть и округление, то она составляет приблизительно 100—150. Для коротких тычинок получено почти одно и то же число пыльцевых зерен. Однако разница оказывается чувствительной, когда сравниваем данные по количеству пыльцы в пыльниках средних тычинок: она равна 700. При этом здесь также, как и при сравнении длины пыльников, большее число получается для средних тычинок длинностолбчатых цветков.

Чтобы разобраться в полученных данных, нам необходимо остановиться на выяснении природы разных кругов тычинок и установлении гомологии тычинок разной длины. Барлоу полагал, что короткие тычинки составляют внешний круг, а длинные — внутренний, что же касается средних тычинок, то они относятся к тому или другому кругу, в зависимости от формы цветка (¹⁹). Еще задолго до него было показано, что, наоборот, длинные тычинки составляют внешний круг, короткие же — внутренний круг, а тычинки средней длины в длинностолбчатых цветках принадлежат к внешнему кругу, а в короткостолбчатых цветках — к внутреннему. Как пишет Шуте (⁷), простое наблюдение показывает, что Барлоу не прав. Кроме того, Шуте приходит к выводу, что тычинки менее пластичны, чем столбик. В то время как пестик у иволистного дербенника может дать три формы — длинностолбчатую, среднестолбчатую и короткостолбчатую, тычинки каждого круга могут дать лишь по две формы. Тычинки внешнего, или протиночашечного (эписепального), круга бывают длинными в двух формах цветков, Сдк и Кдс, и средней длины в одной форме, Дск, тычинки же внутреннего, или противовентикового (эпипетального), круга бывают короткими в двух формах цветков, Дск и Сдк, и средними в одной форме, Кдс. Таким образом, длинные тычинки принадлежат к одному кругу, — внешнему, короткие также принадлежат к одному кругу, но внутреннему, что же касается средних тычинок, то в разных формах цветков они разного происхождения: в длинностолбчатых цветках принадлежат к внешнему кругу, следовательно, гомологичны длинным тычинкам, а в короткостолбчатых цветках — к внутреннему кругу и гомологичны коротким тычинкам. Двоякая природа средних тычинок и является ключом к объяснению описанных фактов.

Разница в длине пыльников среднеллиных тычинок в двух формах цветков может быть объяснена тем, что средние тычинки с длин-

ными пыльниками, встречающиеся в длинностолбчатых цветках Дск, принадлежат к внешнему кругу, вместе с длинными тычинками двух других форм цветков. У этих средних тычинок хотя и нить на одну треть короче, чем у длинных, однако пыльники почти не изменены в длине. Средние тычинки с меньшими пыльниками принадлежат к внутреннему кругу вместе с короткими тычинками и потому, несмотря на почти вдвое длинную нить, пыльники их одинаковой длины с пыльниками коротких тычинок. Ясно, что пыльники и их нити не одинаково пластичны, и вторые изменчивы гораздо сильнее, чем первые.

Отсутствие резкой разницы в диаметре пыльцевых зерен средних тычинок из разных форм цветков может быть объяснено тем, что пыльца, как начало нового поколения, мужского гаметофита, высокопластична и к конкретным условиям приспособляется сравнительно легко, чего не можем сказать о пыльниках. О том же говорят и упомянутые наблюдения Бодмер (¹⁵) над изменением размеров пыльцевых зерен по годам.

Резкое преобладание количества пыльцевых зерен в пыльниках средних тычинок из длинностолбчатых цветков по сравнению с аналогичными тычинками из короткостолбчатых является признаком, обуславливающимся длиной пыльников и положением последних в цветке. Как уже сказано выше, средние тычинки короткостолбчатых цветков (Кдс) гомологичны коротким тычинкам, несут одинаковые с ними длины пыльники и пыльцевые зерна и, вполне естественно, имеют почти одинаковое количество пыльцы. Средние же тычинки длинностолбчатых цветков (Дск), гомологичны длинным тычинкам, несут одинаковые с ними длинные пыльники, но мелкую пыльцу, и потому количество пыльцевых зерен здесь сравнительно больше. Простые математические выкладки подтверждают наше предположение.

Армянский сельскохозяйственный
институт

Ա. Գ. ՄՐԱՐԱՅԱՆ

Դիտողություններ արեւիքոտի հետերոստիլիայի վրա

Արեւիքոտը *Lythrum salicaria* L. եռաձև հետերոստիլ բույս է, որն ունի երեք ձևի առանձնյակներ՝ երկարասունակ, միջակասունակ և կարճասունակ: Մեկ բույսի վրա բոլոր ծաղիկները միաձև են: Երկարասունակ ծաղիկների մեջ արտաքին շրջանի առէջները միջին երկարության են, իսկ ներքին շրջանինը՝ կարճ: Միջակասունակ ծաղիկների մեջ արտաքին շրջանի առէջները երկար են, իսկ ներքին շրջանինը՝ կարճ: Վերջապես կարճասունակ ծաղիկների մեջ արտաքին շրջանի առէջները երկար են, իսկ ներքին շրջանինը՝ միջին երկարության:

Մենք չափել ենք արեւիքոտի փոշանոթների երկարությունը, փոշեհատիկների տրամագիծը և հաշվել ենք նրանց թիվը փոշանոթի մեջ՝ ըստ ծաղիկների և նրանց առէջների առանձին ձևերի: Ստացված թվերի համեմատությունից երևում է, որ փոշեհատիկները հիմնականում երկու չափի են՝ մոտավորապես 31—32 μ և 20—23 μ , ըստ որում առաջինները հատուկ են երկար առէջներին, իսկ երկրորդները՝ միջակ և կարճ առէջներին: Ինչ վերաբերում է փոշանոթի երկարությանը, պետք է ասել, որ տարբեր ձևի

աղիկների երկար առէջների փոշանոթները համարյա հավասար երկարություն ունեն
1,2—1,25 մմ: Նույնը կարելի է ասել նաև կարճ առէջների մասին, որոնց փոշանոթների
երկարությունն է 0,9 մմ: Միջակ առէջների երկարությունը զգալի տարբերվում է ար-
տաքին շրջանին պատկանող միջակ առէջների փոշանոթները շատ քիչ են տարբերվում
երկար առէջների փոշանոթներից՝ 1,15 մմ, իսկ ներքին շրջանի միջակներից հավասար
են կարճերի փոշանոթներին՝ 0,9 մմ:

Մանի որ արտաքին շրջանի միջակ առէջների փոշանոթներն ավելի մեծ են, քան
ներքին շրջանի միջակներինը, իսկ փոշահատիկները համարյա նույն մեծությամբ են,
ասլա պարզ է, որ դրանց քանակությունները նույնպես զգալի տարբեր պետք է լինեն՝ մեծ
փոշանոթների զերակշռությամբ: Միջակ առէջների փոշանոթներում կա 3000 և 2300 փո-
շահատիկ և տարբերությունը կազմում է 700, մինչդեռ մյուս առէջների փոշանոթնե-
րում հատիկները համարյա հավասար թվով են՝ երկարների փոշանոթներում 1500—1600
կարճերինը՝ 2200:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ А. П. Ильичский, Сочинения Ч. Дарвина, том 7, 1948. ² С. П. Е. Boiss, Histoire physiologique des plantes d'Europe, vol. 2, 1841. ³ Burmgen, Verhandl. der naturw. Verei s der preuss. Rheinl. 1843. (Приводится по Ч. Дарвину). ⁴ Ч. Дарвин, The Journal of the Linnean Society. Botany, vol. 8, 1865. ⁵ Ч. Дарвин, Сочинения, том 7, 1948. ⁶ Ф. Гилдебранд, Раздельность полов у растений и закон избегаемого и невыгодно-го постоянного самооплодотворения, 1863. ⁷ Ж. С. Шyme, Recueil des travaux bota- niques neerlandais, vol. 25 A. 1928. ⁸ Б. Д. Халsted, Bull. from thn Bot. Depart. of the State Agricultural College Ames, 1888. ⁹ Е. Конe, Lythraceae (A. Engler, Das Pflanzen- reich, Bd. 4, 216), 1903 ¹⁰ А. Б. Стайт, Bull. Torrey Bot. Club, vol. 52, 1925. ¹¹ Г. Тушлер, Flora, Bd. 111/112, 1918. ¹² Г. Мюллер, Die Befruchtung der Blumen durch Inse- ten und gegenseitigen Anpressungen beider. 1873. ¹³ П. Кнум, Handbuch der Blü- tenbiologie, 1898—1905. ¹⁴ Г. Тушлер, Zeitschrift für Bot., Bd. 9, 1917. ¹⁵ Е. Бодмер, Flora. Bd, 22. 1927. ¹⁶ М. Пфундт, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910. ¹⁷ Р. А. Бринк, Americ. Journ. of Bot. vol. 11, 1924. ¹⁸ Г. Убиш, Biol. Zentralbl., Bd. 41, 1921. ¹⁹ Н. Барлоу, Journ. of genetics. Bd. 13, 1923. ²⁰ Е. М. Ист, Proc. Nat. Ac. of sei., vol. 13. 1927. ²¹ Г. Эрдтман, Pollen Morphology and Plant Taxonomy, 1952. ²² Г. Тушлер, Biol. Zentralbl., Bd. 38, 1918. ²³ А. Г. Араратян, Известия АН Арм. ССР, Биол. и сельскохоз. науки, том 9, № 1, 1956.

