

Многообразие
Марии Николаевны Троицкой
от автора БОТАНИКА

**АПОКАРПИЯ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ЗЛАКОВ
ПО ДАННЫМ ВАСКУЛЯРНОЙ АНАТОМИИ И ОНТОГЕНИИ ***

Н. Н. Каден

В предыдущих статьях (Н. Н. Каден, 1958, 1958а) мы рассмотрели факты, полученные сравнительно-морфологическим и тератологическим методами исследования, и пришли к заключению, что ни один из них не может быть принят как бесспорное доказательство участия более чем одного плодолистика в построении гинецея злаков. В настоящей статье рассматриваются данные по этому вопросу, доставляемые васкулярной анатомией и онтогенией. В начале каждого раздела перечисляются факты, выдвигаемые в подтверждение би-трикарпеллярной (Н. Н. Каден, 1958, стр. 113, 115), а по мере изложения указываются доводы, которые можно привести в пользу квадри-секскарпеллярной и уникарпеллярной теорий.

Данные васкулярной анатомии

На поперечном срезе завязи большинства злаков обнаруживаются четыре проводящих пучка. Один из них — адаксиальный — доставляет питательные вещества семезачатку, два боковых продолжают в рыльца (рис. 1А). Адаксиальный след развит наиболее слабо, обычно кончается слепо в верхней части завязи (*Hordeum*), а часто и совсем не развивается. У *Vambuseae* он входит в третье рыльце. Наличие двух пучков в столбике *Nardus* и *Anomochloa* и трех у *Lygeum* ** доказывает, по мнению Шустера (J. Schuster, 1910, стр. 242—243), что, несмотря на развитие единственного столбика и рыльца, эти органы имеют ди-тримерное строение. У *Vambuseae*, кроме обычного (А. Arber, 1926, стр. 465) четырехпучкового типа строения (рис. 1Б), встречаются также пяти- и шестиследовый типы (рис. 1В, Г). Дополнительные тяжи вместе с пучком семезачатка Арбер (А. Arber, 1926, стр. 467) рассматривает как спаянные брюшные каждой пары соседних плодолистиков. При таком допущении получается трехчленный паракарпный гинецей, напоминающий, скажем, пестик *Reseda* или *Orchidaceae*, с тем отличием, что из трех плацент только одна (адаксиальная) является фертильной и несет семезачаток (рис. 1Д). Непарный плодолистик обращен при этом к нижней цветковой чешуе.

Напротив, Уолкер (E. Walker, 1906, стр. 212—214) на основании изучения трехследовых завязей *Gramineae* приходит к выводу, что имеет-

* Настоящая статья представляет собой одну из глав диссертации; содержание этой главы было доложено на секции морфологии и эволюции Второго делегатского съезда ВБО 13 мая 1957 г в Ленинграде (Н. Н. Каден, 1957).

** Арбер (А. Arber, 1928, стр. 404; 1929, стр. 49), исследовавшая заново васкулярную анатомию пестиков этих родов, нашла у них, кроме адаксиального пучка семезачатка, единственный спинной след, который у *Lygeum* даже не проходит в рыльце.

ся «разделение труда» между двумя членами гинецея, несущими рыльца («ветви столбика»), и третьим, образующим семезачаток. Адаксиальный (по неверной терминологии Уолкер — «спинной») пучок не располагается в области шва, а идет вдоль третьего плодолистика в качестве его

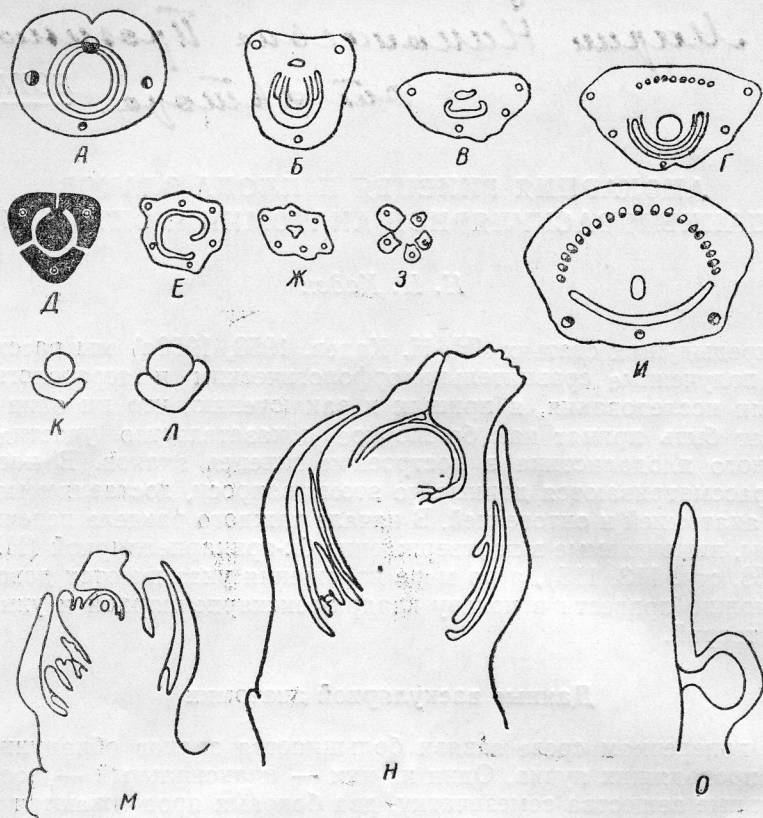


Рис. 1. А — Г — поперечные срезы завязей на уровне прикрепления семезачатка: А — *Hordeum distichum* L. со слабо развитым спинным пучком (снизу), который обычно вовсе не развивается (по Шустер, 1910); Б — *Bambusa nutans* Wall. с четырьмя пучками (по Арбер, 1926); В, Г — *Gigantochloa Scortechinii* Gamble с пятью и шестью пучками и распадением тяжа семезачатка на девять отдельных следов (по Арбер, 1926); Д — схема поперечного среза завязи злака для иллюстрации трикарпеллярной теории строения пестика (по Шустер, 1910); Е, Ж, З — поперечные срезы соответственно завязи, столбика и рылец аномального пестика *Cephalostachyum virgatum* Kurz без семезачатка с пятью рыльцами (по Арбер, 1927); И — поперечный срез завязи *Zea mays* L. с распадением тяжа семезачатка на девятнадцать отдельных следов (по Шустер, 1910); К, Л — поперечные срезы очень молодых цветков соответственно *Bromus sterilis* L. и *Festuca ovina* L., показывающие открытый плодолистик на первых фазах его развития (по Арбер, 1934); М, Н — развитие пестичного колоска *Zea mays* L. на продольных срезах (по Узеруоксу, 1917); О — схема продольного среза пестика *Potentilla*, показывающая образование канала в основании столбика (по Шэппи и Штэйндл, 1950). Поперечные срезы ориентированы адаксиальной стороной кверху

средней жилки. Это Уолкер доказывает тем, что у Огуза и Paniceae он протягивается в рудиментарное или нормально развитое третье «комиссуральное» рыльце (Н. Н. Каден, 1958, стр. 115).

Саундерс (E. Saunders, 1925, стр. 155; 1937, стр. 129), однако, на основании тех же фактов расположения сосудистой системы пестика считает основным планом строения G 3+3, обычно, а, возможно, и ни-

когда не реализующимся целиком у ныне живущих родов. Три внешних члена, лежащих на радиусах наружных тычинок, всегда стерильны, но несут рыльца. Внутренний круг представлен единственным задним фертильным плодолистиком. Вместе с тем, этот автор теории полиморфизма утверждает, что отсутствие сосудистой ткани не всегда обозначает, что самого плодолистика нет. Против бикарпеллярной теории Саундерс выдвигает, в сущности, одно основное возражение. Она считает невероятным, чтобы два соседних члена гинецея могли развиться на одной стороне, где их края соприкасаются, огромный плацентарный тяж, а на другой не образовали никакой сосудистой ткани или хотя бы разделительной линии.

В поддержку этой концепции выступила Арбер (1926, стр. 466—467), изучавшая *Bambuseae*. Здесь, где в завязи встречаются шесть сосудистых следов, весь комплект членов гинецея, требуемый секскарпеллярной теорией, достигает своего полного развития (рис. 1Г). Заметное непостоянство ближайших к спинному пучков («х» и «у») в разных цветках одного и того же вида *Gigantochloa Scortechinii* Gamble (рис. 1В, Г), по мнению Арбер (1926, стр. 466), как раз является характерным для остаточных структур. Найденные ею аномальные формы гинецея *Cephalostachyum virgatum* Kurz. с четырьмя и даже пятью рыльцами (рис. 1Е, Ж, З) она истолковывает также в пользу полиморфизма плодолистиков. Но, если Арбер и принимает теорию Саундерс в качестве рабочей гипотезы, все же она подчеркивает, что абсолютным доказательством шестичленной структуры эти пучки и рыльца не являются, «хотя и добавляют нечто к ее вероятности».

Бэрнард (Barnard, 1957, стр. 7—8), не ссылаясь на Саундерс, фактически пытается доказать высказанную ею гипотезу. При этом он основывается не только на найденных Арбер дополнительных пучках, но и использует для этой цели порядок заложения проваскулярных тяжей в завязи. Первым от цилиндрической стели отделяется передний след, затем на задней стороне возникает прорыв (пучок редуцировался!), после чего отчленяются два боковых тяжа, а остаток проваскулярного цилиндра продолжается в семезачаток, которому приписывается осевое происхождение. Только в этом последнем пункте точки зрения Бэрнарда и Саундерс расходятся.

Ранее (Н. Н. Каден, 1958, стр. 120) мы уже отметили, что доказательства этой гипотезы из области сравнительной морфологии несостоятельны. Попытка обоснования квадрикарпеллярности гинецея на основании различий в уровнях отделения от стели пучков плодолистиков даже не заслуживает серьезного обсуждения, так как широко известно, что у подавляющего большинства покрытосеменных они отчленяются на разных высотах.

Таким образом, ход сосудистых тяжей привлекается в качестве доказательства как тримерного, так и гексамерного строения лепестика. Отсутствие тех или иных пучков из полного числа шести объясняется приверженцами этих концепций недоразвитием соответствующих им плодолистиков. Так, Саундерс (1937, стр. 129) дает формулу гинецея $G\ 3, 2, 1$ стер. + 1 ферт. Если же добавить сюда не изучавшиеся ею *Bambuseae*, то, по-видимому, придется принять выражение « $G\ 3, 2, 1$ стер. + 1, 2, 3, из них 1 ферт.» Едва ли какое-нибудь другое семейство с предполагаемым ценокарпным гинецеем обнаружит подобное варьирование числа его членов.

Изучение васкулярной анатомии представителей различных родов *Gramineae*, следовательно, показывает значительное непостоянство числа сосудистых пучков. Частично оно идет параллельно вариации числа развивающихся рылец. Однако из таблицы 1, составленной по данным различных авторов, видно, что наличие основных васкулярных следов оказывается даже более непостоянным, чем число рылец.

Число рылец	Число пучков в завязи	Роды злаков	Авторы	Годы издания описаний и рисунков
1	2	<i>Lygeum, Nardus</i>	Арбер	1928, стр. 404
1	3	<i>Nardus</i>	Шустер	1910, стр. 253
1	4	<i>Lygeum</i>	»	1910, стр. 253
2	1	<i>Agrostis</i>	Филипсон	1935, стр. 433
2	3	<i>Hordeum</i>	Шустер	1910, стр. 216
2	4	<i>Triticum</i> и многие другие	Александров и Александрова	1939, стр. 384; 1939а, рис. 1 и многие другие
3	4	<i>Oxytenanthera</i>	Арбер	1926, стр. 465
3	5	<i>Gigantochloa</i>	»	1926, стр. 466
3	6	<i>Gigantochloa</i>	»	1926, стр. 466
4	5	<i>Cephalostachyum</i>	»	1927, стр. 71
4	7	<i>Ochlandra</i>	»	1929а, стр. 776
5	6	<i>Cephalostachyum</i>	»	1927, стр. 72
5	7	<i>Ochlandra</i>	»	1929а, стр. 776

Принятие для соседних родов, а иногда даже для видов и экземпляров разного числа плодолистиков при наличии (Н.Н. Каден, 1958, стр. 118) большой однородности внутреннего строения гинецея и плода нам кажется весьма мало обоснованным. Без натяжки непостоянство сосудистого скелета может быть истолковано и с точки зрения мономерии. При этом вовсе не обязательно привлекать в качестве подтверждения вегетативные листья злаков с 2—3—5 более или менее равноценными жилками, как это делает П. А. Смирнов (1953, стр. 74). Вполне достаточно органичиться сравнением с поведением в отношении васкуляризации самих плодолистиков — структур, несомненно гомологичных друг другу. Если считается обычным для члена гинецея наличие трех главных следов — спинного и двух брюшных (А. Eames, 1931, стр. 153), то в ряде случаев обнаруживается появление двух дополнительных боковых у *Ranunculaceae* (М. Fraser, 1937, стр. 48), *Rosaceae* (С. Sterling, 1953, стр. 472, 475) и т. д. Число пучков может быть и еще большим. Иногда они проходят вертикально в завязи, будучи ответвлениями трех главных (*Thalictrum* — W Troll, 1932, стр. 298), но нередко выходят прямо из стели цветоножки независимо друг от друга (*Prunus* — С. Sterling, 1953, стр. 460, 473, фиг. 30; *Arachis* — Л. М. Кречетович, 1952, стр. 318; *Sanna* — по данным дипломной работы М. П. Долуденко на кафедре высших растений Московского университета, выполненной в 1955 г.). Это показывает, что число следов, взятое само по себе, не может являться бесспорным доказательством наличия того или иного числа членов гинецея. Важным доводом в пользу такого взгляда оказывается также факт распадаения тяжа семезачатка на ряд пучков, расположенных в виде дуги, которое наблюдается у *Andropogon* (E. Walker, 1906, стр. 211), *Zea* (J. Schuster, 1910, стр. 227) и некоторых представителей *Vambuseae* (А. Arber, 1926, стр. 453—454) (см. также рис. 1 Г, И). Нельзя же в самом деле считать, что число плодолистиков в этом случае доходит до двадцати двух! (рис. 1 И)

Весьма примечательно, что недоразвития [или пропуска при наблюдении? — на рисунке Шустера (1910, стр. 227) он имеется] одного абаксиального пучка в завязи кукурузы оказалось достаточным для того, чтобы В. Г. Александров, О. Г. Александрова и М. С. Яковлев (1944, стр. 73), которые стоят вообще на позициях трикарпеллярности гинецея злаков (В. Г. Александров и О. Г. Александрова, 1939, стр. 374), высказались за его мономерность у *Zea*. Наличие только двух боковых тяжей (не считая крупного заднего плацентарного), их расположение и способ приращения к сосудистой системе оси, большая длительность сохране-

ния их в перикарпии, совпадение их числа с числом пучков в колосковых и цветковых чешуях — все это заставляет упомянутых авторов считать, что сомнений в принадлежности боковых пучков «одной карпелли» не возникает и что, следовательно, появляется необходимость пересмотра систематического положения *Maydeae*. Мы совершенно согласны с этими авторами в том, что плодолистик у кукурузы действительно один. Но мы не можем не отметить, что разрушение пучков при созревании плода не влияет на число членов гинецея, из которых он образуется, что число жилок в чешуях *Zea* сильно варьирует*, что «причленение» всех пучков пестика к стели однотипно — одним словом, по подсчету васкулярных тяжей нельзя судить о числе плодолистиков и у пшеницы тоже. Гинецей у кукурузы так же мономерен, как и у других злаков.

Исходя из совокупности данных различных методов исследования, которые, как нам представляется, говорят в пользу мономерности гинецея злаков, мы считаем, что васкулярные следы в их пестике следует рассматривать следующим образом:

1. Абаксиальный медианный тяж представляет собой спинной пучок плодолистика или его среднюю жилку. Он может продолжаться в столбик или медианное рыльце, а в случае недоразвития последнего заканчиваться в завязи, быть ослабленным или даже вовсе не дифференцироваться. Подобные явления редукции спинного пучка встречаются также и в других семействах, например у *Rosaceae* (H. Schaeppi und F. Steindl, 1950, стр. 45).

2. Адаксиальный тяж представляет собой брюшной медианный пучок, образовавшийся в результате слияния двух брюшных пучков, проходивших у предковых форм вдоль краев плодолистика в районе шва их срастания. Этот тяж обычно заканчивается в семезачатке, не продолжается выше него в стенке завязи и не разделяется на составляющие его брюшные следы. Подобное явление встречается также у ряда форм *Rapunculaceae* с плодом-многоорешком. Этот брюшной медианный пучок у *Brassica*, *Rosa* и некоторых других родов может давать выше семезачатка боковые ветви, которые спаиваются затем со следами, идущими в рыльце (E. Walker, 1906, стр. 204—205). У *Zea* (см. стр. 7) он распадается на несколько параллельных тяжей, что, очевидно, связано с относительным увеличением размеров семезачатка.

3. Промежуточные между спинным и брюшным пучки представляют собой так называемые боковые (передние и задние), вполне гомологичные соответствующим следам в гинецеях *Amygdalaceae* и *Leguminosae*. Два из них входят в рыльца, два других, располагающихся ближе к спинному, если они вообще развиваются, обычно заканчиваются в завязи. Иногда (*Gigantochloa Scortechinii* Gamble — A. Arber, 1926, стр. 455) в основание столбика проходит и четвертый пучок, один из двух последних.

Данные онтогении

Изучая историю развития пестика злаков Шустер (1910, стр. 252) наблюдал, что те части его, которые позднее становятся рыльцами («столбиками»), возникают не как боковые стипулярные выросты на уже дифференцированной завязи, аналогично трехраздельной кроющей чешуе, но уже при первом появлении зачатка начинают быстро расти. То, что при возникновении гинецей кажется единым, Шустер объясняет полным слиянием плодолистиков в двойной или тройной лист.

Этим утверждением, по-видимому, и исчерпываются все доказательства из области истории развития гинецея, которые приводились ботаниками в защиту трикарпеллярной теории. Придерживающаяся ее Арбер

* Устное сообщение И. А. Паламарчук, за которое мы ей весьма признательны. У кукурузы имеются и трехпучковые чешуи, и чешуи, совсем лишенные жилок.

(1934, стр. 152) прямо считает, что в решении вопроса о том, сколько плодолистиков образует пестик злаков, морфологи не получают помощи от онтогении. Однако с этим никак нельзя согласиться. Приводимые ею факты о строении гинецея на ранних стадиях развития (рис. 1 К, Л) полностью совпадают с данными Шлейдена, Пэйе и многих других исследователей онтогенеза и могут быть интерпретированы совершенно определенным образом.

Шлейден (M. Schleiden, 1837, стр. 300) был одним из первых, кто утверждал на основании истории развития, что пестик злаков мономерен. Вначале он построен подобно молодому листу или другому боковому органу растения, затем начинает заворачиваться внутрь краями.

Виганд (A. Wigand, 1854, стр. 110) и Пэйе (J. Payet, 1853, стр. 631, 1857, стр. 702) подтвердили эти наблюдения Шлейдена и показали, что единственный плодолистик закладывается как передний медианный орган на цветоложе в виде ограниченной при появлении складки, которая расширяется, увеличивается и образует вокруг оси мешковидную завязь, удлиняющуюся на верхушке в столбик у *Nardus* и *Zea*. У *Oryza* район средней жилки продолжается в короткое острие, а по обе стороны его возникают два выроста, которые образуют боковые рыльца. У *Triticum* развиваются только эти последние.

И. Шмальгаузен (1870, стр. 172) подверг исследованию большое число злаков и пришел к тем же самым выводам. Он отметил, что верхина плодолистика сначала выдается над верхним краем образовавшейся цилиндрической завязи, затем делается ровной, и только после этого начинается усиленный рост боковых сторон у двурыльцевых форм. Филипсон (W. Philipson, 1935, стр. 433) указывает для *Agrostis canina* L., что складка ткани, дающая начало плодолисту, растет на передней стороне, изгибается над верхушкой оси цветка и спаивается с адаксиальной стороной. Подобный же ход развития пестика отмечен у пшеницы (S. Golinski, 1893, стр. 12—14; M. Koernicke, 1896, стр. 182; J. Percival, 1921, стр. 115; C. Barnard, 1955, стр. 5), овса (W. Cannon, 1900, стр. 333; O. Bonnett, 1937, стр. 30), кукурузы (P. Weatherwax, 1917, стр. 489; M. Stratton, 1923, стр. 6—7; O. Bonnett, 1940, стр. 33; 1948, стр. 275) и у ряда видов злаков (Y. Noguchi, 1929, стр. 254) Челябинский (L. Celakovsky, 1889, стр. 32) также говорит о простом одностороннем зачатке пестика.

Все эти данные убеждают нас в том, что, вопреки мнению Арбер (1934, стр. 152), онтогения дает совершенно четкий и недвусмысленный ответ на вопрос о строении гинецея злаков и притом в пользу унитарной теории. Ничего общего с развитием пестика Сурегасеае (как и многих других ценокарпных однодольных), где он закладывается двумя-тремя первоначально отдельными плодолистиковыми валиками (J. Payet, 1857, стр. 698), у Gramineae не наблюдается.

Особо следует остановиться на попытке Бэрнарда (1957, стр. 5—7) обосновать квадрикарпеллярность гинецея злаков с помощью изучения гистогенеза цветочных органов. Он отмечает, что зачаток адаксиальной стороны пестика появляется на оси цветка не только позже, но и на более высоком уровне по сравнению с его спинной частью и поэтому должен считаться отдельной листовой структурой. Далее задняя и передняя части соединяются между собой тканью, которая объявляется еще двумя боковыми членами гинецея. Таким образом, по мнению Бэрнарда, в образовании пестика принимают участие не менее четырех «плодолистиковых единиц».

В этом утверждении, на наш взгляд, содержится по крайней мере пять ошибок. Во-первых, перечисленные выше многочисленные авторы и среди них сам Бэрnard (1955, стр. 5) единогласно отмечают, что развитие пестика начинается в виде полукольцевого или подковообраз-

ного валика, края которого сначала смыкаются, а затем уже происходит рост вверх его адаксиальной части. Противоположное мнение Бэрнарда по этому вопросу можно объяснить, по-видимому, тем, что свое исследование он проводил на продольных срезах, которые лишали его возможности наблюдать одновременно развитие брюшной и боковых сторон гинецея. Он не упоминает о наличии промежуточных инициальных районов, аналогичных адаксиальному, которые должны были быть, чтобы дать начало «боковым плодолистикам», явно потому, что таких не существует, а ткань, соединяющая переднюю и заднюю части зачатка пестика, непрерывна и постепенно понижается по направлению к оси колоска. Во-вторых, если адаксиальная сторона гинецея закладывается независимо от абаксиальной, то образованный из нее так называемый «задний плодолистик» должен представлять собой орган, несущий семезачаток посредине против плацентарного тяжа, который при таком предположении нужно будет считать средней жилкой. Мы имеем дело, таким образом, с «плотным плодолистиком» Саундерса (1925, стр. 155; 1937, стр. 129) и спинной плацентацией. Оба этих морфологических явления столь редки среди покрытосеменных, что для доказательства каждого из них недостаточно простого утверждения; необходима весьма тщательная проверка всех других возможных способов объяснения и строго обоснованное отклонение каждого из них. В-третьих, сам Бэрnard (1957, стр. 5) указывает, что верхушка цветочной оси изменяет направление своего роста с вертикального на косое. Тем самым уровни возникновения двух составных частей пестика несомненно сближаются. В-четвертых, совершенно не обязательно, чтобы на выпуклой оси плодолистик прикреплялся всеми частями своего основания на одном горизонтальном уровне. Напрашивающееся сравнение с гинецеями таких форм, у которых члены его свободны, а мономерность их не вызывает сомнения (*Aconitum*, *Aquilegia*, см., например, E. Raven, 1931, стр. 119, рис. 1), показывает, что спинная сторона плодолистика прикрепляется значительно ниже брюшной. Наконец, в-пятых, при изучении гистогенеза можно прийти (и автор приходит) к морфологически ошибочным выводам, поскольку в меристеме верхушки конуса нарастания цветка никогда нельзя точно провести границу между осью и аппендикулярными органами. Мы считаем, что Бэрnard провел ее неправильно, что плодолистик один, что в образовании его принимает участие и корпус и что, наконец, семезачаток образуется пестиком, а не осью. В этом убеждает нас сопоставление данных различных методов исследования гинецея злаков.

О формировании семезачатка непосредственно осью цветка в виде пазушного образования говорят многие агростологи (A. Wigand, 1854, стр. 111; J. Payson, 1857, стр. 703; И. Шмальгаузен, 1870, стр. 174; M. Koenicke, 1896, стр. 182; J. Percival, 1921, стр. 116, и др.). Объяснение такого утверждения заключается, по-видимому, в том, что прирастание семезачатка на большом протяжении к брюшной стороне плодолистика, а также малые размеры завязи легко могут повлиять на точность наблюдений, особенно, если наблюдатель придерживается теории Шлейдена об осевом происхождении семезачатка. Такие факты, как не центральное, но адаксиальное положение его, наличие в некоторых случаях более длинной семеножки, явно прикрепленной к основанию бороздки (J. Duval-Jouve, 1866, стр. 323), и, наконец, непосредственное наблюдение рядом авторов образования бугорка семезачатка на брюшной стенке плодолистика (см., например, P. Weatherwax, 1917, рис. 9, 10; E. Stover, 1931, стр. 172, рис. 1, а также рис. 1 М нашей статьи) убеждают нас в том, что и здесь, как обычно, семезачаток имеет аппендикулярное, а не аксиальное происхождение. С этим согласны и те новейшие последователи Шлейдена, которые все же относят злаки в группе *Phyllosporae*, несущих семезачатки на плодолистиках (H. Lam, 1950, стр. 525).

Отголосок уникарпеллярности гинецея *Gramineae* мы находим так-

же и в строении взрослого пестика. На продольном срезе пестичного цветка кукурузы (рис. 1 *H*) в основании «столбика» ясно виден канал, идущий косо вверх из полости завязи наружу и заметный на поверхности зрелой завязи в виде маленького отверстия*. Это образование было замечено еще Вигандом (1854, стр. 117), который считал его предназначенным для восприятия пыльцевых трубок. Трю (R. True, 1893, стр. 216), Пойндекстер (C. Poindexter, 1903, стр. 5), Гёбель (K. Goebel, 1923, стр. 1731), Краус (L. Krauss, 1933, стр. 738) объявили его результатом неполного срастания краев плодолистика, а Гиньяр (L. Guignard, 1901, стр. 43) назвал «каналом столбика». Такое наименование употребляется и некоторыми другими исследователями (например, F. Guéguen, 1901, стр. 271; O. Bonnett, 1948, стр. 275). Однако его можно было бы принять только в том случае, если бы было доказано, что пестик образован тремя плодолистиками, рыльцевые верхушки двух из которых развились сильнее и, в результате, несколько сместились в направлении недоразвитой третьей. Но при этом третий член гинецея должен был помещаться на брюшной стороне зерновки, в районе бороздки и места прикрепления семени, что противоречит схеме расположения плодолистиков, принимаемой защитниками трикарпеллярной структуры пестика. Кроме того, остается совершенно непонятным, почему «канал столбика» у кукурузы не находится внутри «столбика», а расположен сбоку. Если плодолистиков три, то можно было бы ожидать включения редуцированной верхушки третьего, по крайней мере, в основание этого органа, во всей остальной части состоящего только из двух развитых членов.

Истинное происхождение «канала столбика» выясняется гораздо проще и естественнее методами изучения онтогенеза и сравнительной морфологии. Если учесть, что пестик злаков закладывается как одиночный валик и абаксиальная часть его опережает в росте адаксиальную, становится понятным, что здесь канал является результатом срастания верхушки спинной стороны плодолистика с вершиной его брюшной стороны. Рисунок 1 *M*, изображающий одну из последних фаз онтогенеза завязи перед ее замыканием, достаточно наглядно демонстрирует происхождение будущего канала (см. также K. Schnarf, 1926, стр. 106, рис. 1). В том же самом можно убедиться и путем сопоставления строения пестика Gramineae и элемента апокарпного гинецея двудольных. Особенно удобны для этого такие щитовидные плодолистики розоцветных, у которых столбик занимает не верхушечное положение, но несколько смещен на брюшную сторону завязи (*Potentilla*, *Alchemilla* и другие, рис. 1 «*O*»). И здесь близ основания столбика, но не внутри него, обнаруживается постепенно суживающийся по мере роста пестика канал, который соединяет полость завязи с наружной средой.

Подобного же рода образование встречается не только у кукурузы, но и у *Triticum* (J. Percival, 1921, стр. 116, фиг. 94; В. Г. Александров, 1943, стр. 24, рис. 1*в*), у *Coleanthus* (K. Schnarf, 1926, рис. 4), *Pennisetum* (S. Narayanaswami, 1953, стр. 104, рис. 30) и т. д. Несомненно, что канал имеется у большинства, если не у всех злаков, но часто пропускается наблюдателем, так как достаточно узок и в сформированной завязи может быть замечен только в том случае, если продольный срез пройдет точно в медианной плоскости пестика. Что касается направления канала, то у *Zea mays* L. он косо, обращен своей вершиной к оси колоска, а у *Triticum* и многих других почти вертикальный и открывается между двумя рыльцами.

Таким образом, наличие этого канала является еще одним доказа-

* На неясность происхождения этого канала наше внимание обратила И. А. Паламарчук. Изучение вопроса о возможных путях его возникновения привело к формулированию нового доказательства мономерности гинецея злаков. Пользуемся случаем выразить И. А. Паламарчук искреннюю признательность за это важное сообщение.

тельством уникарпеллярности гинецея Gramineae. Вместе с тем, называть его «каналом столбика» совершенно неправильно, даже если будет доказано, что пыльцевые трубки растут по внешней поверхности рылец кукурузы и проникают внутрь полости завязи через канал. Это будет значить лишь, что структура иной морфологической природы выполняет функцию, свойственную столбикам других растений. Однако изучение литературы показывает, что только Виганд (1854, стр. 117), Гиньяр (1901, стр. 43) и Гэган (F. Guéguen, 1901, стр. 271) считали этот путь пыльцевых трубок вероятным, хотя и не наблюдали его. Все остальные морфологи утверждают, что у злаков пыльцевые трубки проникают в ткань рыльца, растут через стенку завязи под местом его прикрепления, а внутри полости продвигаются по ткани наружного интегумента до микропиле (см., например, G. Holzner, 1882, стр. 107; M. Koernicke, 1896, стр. 173; E. Miller, 1919, стр. 261; K. Schnarf, 1926, стр. 110; L. Randolph, 1936, стр. 886; O. Bonnett, 1940, стр. 33; 1948, стр. 275 и др.).

В связи с изучением онтогенеза пестика злаков возникает вопрос о характере рылец и столбиков у представителей этого семейства. В специальной работе Баум (H. Baum, 1949, стр. 364—372) показала, что обычно все молодые плодолистики, кроме крайне щитовидных, обладают брюшной щелью, которая всегда доходит до самой верхушки органа. Первоначально она во всех случаях открыта, но края ее большей частью срастаются постгенитально, хотя нередко и не по всей длине. У представителей более примитивных порядков (Polycarpicae, Helobiae) во время цветения (и даже позднее, у зрелых плодов) снаружи можно наблюдать ясно заметный желобок, протягивающийся до верхушки рыльца, а внутри — небольшой канал, являющийся продолжением полости завязи и образованный смыканием или срастанием краев плодолистика в его верхней части. У бобовых в первых фазах развития пестик вполне подобен члену гинецея, например *Aconitum*, но в дальнейшем его верхушка растет в длину и образует плотную часть столбика, лишенную продольной бороздки и канала. У многих розоцветных брюшной желобок прослеживается до рыльца, однако внутренность столбика оказывается вторично заполненной тканью, возникшей благодаря мощному развитию «брюшной меристемы». Мономерные верхушки ценокарпных гинецеев в различных группах покрытосеменных растений могут быть причислены к одному из трех указанных типов.

Развитие рылец и столбиков злаков происходит совершенно иначе. После того, как подковообразный валик зарождающегося пестика смыкается в кольцо и его передняя (спинная) часть растет быстрее, чем задняя, «боковые края плодолистика выгоняют конусовидные отвороты, зачатки обоих ..рылец» [M. Kernicke, 1896, стр. 182 (подчеркнуто нами. — Н. К.); см. также O. Bonnett, 1937, стр. 930]. О том, что последние не занимают органическую вершину плодолистика, но располагаются справа и слева от нее несколько наружу, упоминают также Пейе (1853, стр. 631), Виганд (1854, стр. 110), Дэль (J. Doell, 1878, стр. 1—2), Хольцнер (G. Holzner, 1881, стр. 98), Гиньяр (1901, стр. 43), Пойндкестер (1903, стр. 5), Артшвагер, Брандес и Старретт (E. Artschwager, E. Brandes and Starrett, 1929, стр. 12) и другие для разных родов злаков. Как было показано выше, и «столбик» кукурузы несколько отстоит от морфологической верхушки пестика, поскольку она образует абаксиальную стенку канала. Развитие столбика *Zea* также начинается только через некоторое время после заложения и роста спинной части гинецея путем образования двух боковых бугорков (A. Wigand, 1854, стр. 115).

Таким образом, рыльца злаков являются «палочковидными» и образуются путем вторичного вытягивания соседних с верхушкой, но не терминальных конусовидных выростов плодолистика (A. Wigand, 1854, стр. 110, 112, 116). Поэтому в них, даже на первых фазах развития, не заметно брюшной щели и внутреннего канала. Обычно не дифференци-

руется и специальная ведущая ткань (F. Guéguen, 1901, стр. 275), а там, где последняя развивается (*Zea mays* L. — E. Miller, 1919, стр. 261), она представляет собой обкладку сосудистого пучка и морфологически не имеет ничего общего с тканью, служащей для проведения пыльцевых трубок в столбиках подавляющего большинства цветковых растений.

Следовательно, рыльца и столбики злаков можно считать таковыми лишь в физиологическом, функциональном смысле. Рядом существеннейших признаков они отличаются от обычных. По существу, морфологически они не представляют собой ни рылец, ни столбиков и являются лишь конвергентными им образованиями. Именно этим и объясняется тот факт, что подсчет их ничего не дает для суждения о числе плодолистиков, принимающих участие в формировании пестика злаков.

Насколько нам известно, ни Тролль, ни его ученики (Баум, Ляйнфельнер и другие), которые изучали онтогенез гинецеев с точки зрения концепции пельтатности плодолистиков, не подвергали исследованию представителей Gramineae. Однако сравнение описанного выше процесса формирования пестика злаков с историей развития подлинно пельтатного плодолистика (хотя бы *Ranunculus*—см. W. Troll, 1932, стр. 302) убеждает нас не только в том, что пестик здесь является мономерным и апокарпным, подобно каждому члену гинецея лютика, но и в том, что перед нами щитовидная структура. Образование единого «вентрально-медианного» пучка семезачатка говорит о том, что и васкулярная анатомия дает подтверждение вероятности подобной интерпретации.

Перечисленные выше и указанные ранее (Н. Н. Каден, 1958, 1958а) данные различных методов исследования могут быть разделены на две группы. В одну из них входят те (главным образом тератологические, онтогенетические и частью сравнительно-морфологические) факты, которые ясно говорят о мономерности гинецея злаков. Другие (васкулярно-анатомические, некоторые тератологические и сравнительно-морфологические) данные, хотя и не дают непосредственных доказательств наличия единственного плодолистика, но и не противоречат такому предположению. Ни один факт не может быть принят как несомненное свидетельство в пользу би- три- и секскарпеллярной гипотез, но все они удовлетворительно объясняются с позиций уникарпеллярной теории.

Мало вероятным представляется происхождение мономерного пестика злаков путем редукции двух плодолистиков первично тримерного синкарпного гинецея (Н. Н. Каден, 1958а, стр. 116). Поэтому мы склоняемся к тому, что плоды Gramineae следует считать апокарпными и морфогенетически связывать не с синкарпными типами большинства однодольных, но, вопреки мнению многих ботаников, с плодами более примитивных порядков Monocotyledoneae.

Такой ответ на частный вопрос о морфогенезе пестика и плода Gramineae значительно облегчает также решение многих проблем филогенетической систематики злаков. Так, например, наличие среди Bambusoideae родов с многочисленными членами, несомненно древних (*Pariana*, *Luziola*, *Ochlandra* — до 40 тычинок), весьма затрудняет выведение цветка Gramineae из типичных пятикруговых тримерных форм большинства однодольных. И хотя Челябинский (1896, стр. 72), например, соглашается с Энглером (A. Engler, 1892, стр. 21) в том, что принять непосредственное примыкание злаков к Juncaceae невозможно, все же гипотез синкарпии пестика Gramineae заставляет его искать переходную форму и находить ее в *Luzula*, характеризующейся по сравнению с *Juncus* редукцией плацент и числа семезачатков.

При попытках обосновать вероятность происхождения злаков из Liliiflorae или Enantioblastae ботаникам приходится предлагать сложную гипотезу образования трехлопастного плодолистика (Н. Н. Каден, 1958, стр. 116) и принимать расщепление зачатков андроцея на много-

численные тычинки (например, Н. А. Буш, 1944, стр. 311) Между тем все эти трудности совершенно снимаются, если гинеей признается мономерным, истинно апокарпным и, следовательно, невыводимым из синкарпного пестика более продвинутых однодольных. Тогда древнее подсемейство Bambusoideae оказывается, как ему и надлежит быть, примитивным, а многочисленные и спирально расположенные тычинки (E. Hackel, 1887, стр. 8) связывают его цветки с цветками более примитивных порядков, характеризующимися тем же многочленным андроцеом.

Хаккель (E. Hackel, 1887, стр. 16) отмечает, что Gramineae представляют собой очень замкнутое семейство, которое обнаруживает близкое родство только с Сурегасеae, резко отличаясь от них особенно строением плода и зародыша (наружное положение его, наличие щитка, рассматриваемого как семенодоль, и т. д.). Этот вывод о близком родстве с осоковыми, хотя и высказанный с оговорками, находится в решительном противоречии с приводимыми тем же автором доказательствами уникарпеллярности гинеей. Речь идет, таким образом, не о второстепенных отличиях строения плода и зародыша, которые могли выработаться у древних представителей после их отделения от общих с Сурегасеae предков, но о принадлежности обоих семейств к двум кардинально различающимся типам, имеющим апокарпные мономерные и паракарпные тримерные гинеей и плоды. Ни один из них не может быть выведен из другого, и поэтому говорить о близком родстве Gramineae и Сурегасеae нет никаких оснований.

Выводы

Злаки не имеют обычных столбиков и рылец, образованных срастанием краев плодолистика в его верхней части. Они развиваются путем вытягивания одного или нескольких боковых бугорков, закладываемых наверху спинной стороны зачатка пестика не в самом начале, но в сравнительно более поздней фазе онтогенеза. Поэтому число их непостоянно в пределах семейства и даже вида, а их подсчет ничего не дает для установления числа плодолистиков в гинеее злаков.

Пестик закладывается в виде одиночного подковообразного валика, что существенно отличает его от пестика Сурегасеae и других ценкарпных однодольных, возникающего путем срастания двух-трех первоначальных бугорков. Развитие адаксиальной стороны начинается после замыкания краев подковы, что связано с отставанием ее в росте от абаксиальной, с образованием в месте их смыкания над семезачатком нередко косоугольного канала (который не имеет ничего общего со столбиковым) и формированием щитовидного плодолистика.

Завязь содержит в типе пять сосудистых пучков: спинной (часто недоразвивающийся), два боковых и два брюшных, слитых в один плацентарный, но иногда наверху раздвоенный. В связи с развитием дополнительных рылец могут возникать добавочные следы.

Эти факты, вместе с перечисленными ранее (Н. Н. Каден, 1958, 1958a), позволяют считать гинеей и плод злаков мономерными и происшедшими, по-видимому, из апокарпных многочленных предковых форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. 1943. История развития и морфология зерновки злака типа ячменных (Hordeae) Сов. ботаника, № 4.
Александров В. Г. и Александрова О. Г. 1939. Морфология завязи и молодого плода пшеницы. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 4.
Александров В. Г. и Александрова О. Г. 1939a. Об анатомических признаках, присущих зерновкам скороспелых и позднеспелых форм пшеницы. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 4.
Александров В. Г., Александрова О. Г. и Яковлев М. С. 1944. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea Mays* L.). Сов. ботаника, № 6.

- Буш Н. А. 1944. Курс систематики высших растений. Учпедгиз, М.
- Каден Н. Н. 1957. Апокарпия гинцея и плода злаков. Делегатский съезд Всес. ботан. об-ва (май 1957 г.) Тезисы докладов, вып. 1, секция морфологии и эволюции, Л.
- Каден Н. Н. 1958. Апокарпия гинцея и плода злаков по данным сравнительной морфологии. Научн. докл. высшей школы, серия Биол. науки, № 3.
- Каден Н. Н. 1958а. Апокарпия гинцея и плода злаков по данным тератологии. Научн. докл. высшей школы, сер. Биол. науки, № 4.
- Кречетович Л. М. 1952. Вопросы эволюции растительного мира. М.
- Смирнов П. А. 1953. Морфологические исследования злаков. Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 58, № 6.
- Шмальгаузен И. 1870. О последовательности образования побегов в соцветии злаков. Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., т. 1, вып. II.
- Arber A. 1926. Studies in the Gramineae. I. The flowers of certain Bambuseae. Annals of Botany, vol. XL, № CLVIII.
- Arber A. 1927. Studies in the Gramineae. II. Abnormalities in *Cephalostachyum virgatum*, Kurz, and their bearing on the interpretation of the bamboo flower. Annals of Botany, vol. XLI, № CLXI.
- Arber A. 1928. Studies in the Gramineae. V. I. On *Luziola* and *Dactylis*. 2. On *Lygeum* and *Nardus*... Annals of Botany, vol. XLII, № CLXVI.
- Arber A. 1929. Studies in the Gramineae. VI. I. *Streptochaeta*. 2. *Anomochloa*. 3. *Ichnanthus*. Annals of Botany, vol. XLIII, № CLXIX.
- Arber A. 1929a. Studies in the Gramineae. VIII. On the organization of the flower in the bamboo. Annals of Botany, vol. XLIII, № CLXXII.
- Arber A. 1934. The Gramineae. A study of cereal, bamboo and grass. Cambridge.
- Artschwager E., Brandes E. W. and Starrett R. C. 1929. Development of flower and seed of some varieties of sugar cane. Journal of Agricultural Research, vol. 39, № 1.
- Barnard C. 1955. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Triticum aestivum* L. Australian Journal of Botany, vol. 3, № 1.
- Barnard C. 1957. Floral histogenesis in the Monocotyledons. I. The Gramineae. Australian Journal of Botany, vol. 5, № 1.
- Baum H. 1949. Ontogenetische Beobachtungen an einkarpelligen Griffel und Griffelenden. Österreichische Botanische Zeitschrift. Bd. XCV, H. 4.
- Bonnett O. T. 1937. The development of the oat panicle. Journal of Agricultural Research, vol. 54, № 12.
- Bonnett O. T. 1940. Development of the staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. Journal of Agricultural Research, vol. 60, № 1.
- Bonnett O. T. 1948. Ear and tassel development in maize. Annals of the Missouri Botanical Garden, vol. XXXV, № 4.
- Cannon W. A. 1900. A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, *Avena fatua* L. Proceedings of the California Academy of Sciences. 3 ser. Botany, vol. 1, № 10.
- Celakovský L. 1889. Über den Ährchenbau der brasilianischen Grasgattung *Streptochoaeta* Schrader. Sitzungsberichte der königl. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1889, 1.
- Celakovský L. 1896. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. I. Sitzungsberichte der königl. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1896, II, XL.
- Doell J. C. 1878. Gramineae. II in. C. F. P. de Martius et A. G. Eicher «Flora Brasiliensis», vol. II, Monachii.
- Duval-Jouve J. 1866. Étude sur le genre *Crypsis* et sur ses espèces françaises. Bulletin de la Société Botanique de France, vol. XIII.
- Eames A. J. 1931. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. American Journal of Botany, vol. 18, № 3.
- Engler A. 1892. Die systematische Anordnung der monocotyledoneen Angiospermen. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften. Physikalisch-Mathematische Classe. II, Berlin.
- Fraser M. S. 1937. A study of the vascular supply to the carpels in the follicle-bearing Ranunculaceae. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, vol. LIX, pt 1 (1936—1937), № 1.
- Goebel K. 1923. Organographie der Pflanzen, insbesondere des Archegoniaten und Samenpflanzen. 2. Aufl. III, 2. Jena.
- Golinskij S. J. 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androceums und des Gynaeceums der Gräser. Botanisches Centralblatt, vol. LV, №№ 1—2, 3—4, 5—6.
- Guéguen F. 1901. Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmatodes Phanérogames. I. Journal de Botanique, vol. XV, №№ 8, 9.

- Guignard L. 1901. La double fécondation dans le maïs. *Journal de Botanique*, vol. XV, № 2.
- Häckel E. 1887. Gramineae in A. Engler und K. Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien» II, 2, Leipzig.
- Holzner G. 1881. Agrostologische Thesen. *Flora*, vol. XXXIX (XLIV), № 7
- Holzner G. 1882. Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei *Hordeum* und *Bromus*. *Botanisches Centralblatt*, Bd. XII, № 3 (№ 42).
- Koernicke M. 1896. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen. *Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg.-Bezirks Osnabrück*, Bd. LIII, № 2.
- Krauss L. 1933. Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* und *Poa* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Samenschalen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 77, № 5.
- Lam H. J. 1950. Stachyosporry and phyllosporrry as factors in the natural system of the Cormophyta. *Svensk Botanisk Tidskrift*, vol. 44, № 4.
- Miller E. C. 1919. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. *Journal of Agricultural Research*, vol. XVIII, № 5.
- Narayanawami S. 1953. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets. I. *Pennisetum typhoideum* Rich. *Phytomorphology*, vol. 3, № 1—2.
- Noguchi Y. 1929. Studien über die Entwicklung der Infloreszenzen und der Blüten der Getreidepflanzen. *Journal of the College of Agriculture Imperial University of Tokyo*, vol. X, № 4.
- Payer (J.-B.). 1853. Familles des Graminées... et des Cyperacées... *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, vol. 37, Paris.
- Payer J.-B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris.
- Percival J. 1921. The wheat plant. A monograph. London.
- Philipson W. R. 1935. The development of the spikelet in *Agrostis canina* L. *The New Phytologist*, vol. XXXIV, № 5.
- Poindexter C. C. 1903. The development of the spikelet and grain of corn. *The Ohio Naturalist*, vol. IV, № 1.
- Randolph L. F. 1936. Developmental morphology of the caryopsis in maize. *Journal of Agricultural Research*, vol. 53, № 12.
- Rabner E. 1931. Primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen. *Planta*, Bd. 15, H 1—2.
- Saunders E. R. 1925. On carpel polymorphism. I. *Annals of Botany*, vol. XXXIX, № CLIII.
- Saunders E. R. 1937. *Floral Morphology...*, vol. 1, Cambridge.
- Schaepfi H. und Steindl F. 1950. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Rosoideen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, Bd. 60.
- Schleiden M. J. 1837. Einige Blicke auf Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. *Archiv für Naturgeschichte*, Jg. 3, Bd. 1.
- Schnarf K. 1926. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen VI. Über die Samenentwicklung einiger Gramineen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, Bd. LXXV, № 4—6.
- Schuster J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. *Flora C. H. II*.
- Sterling C. 1953. Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 80, № 6.
- Stover E. L. 1937. The embryo sac of *Eragrostis cilianensis* (All.) Link. A new type of embryo sac and a summary of grass embryo sac investigations. *The Ohio Journal of Science*, vol. XXXVII, № 8.
- Stratton M. E. 1923. The morphology of the double kernel in *Zea mays* var. *polysperma*. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir*, 69, p. 3—18.
- Troll W. 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter. *Planta*, Bd. 17, H. 1, 2.
- True R. H. 1893. On the development of the caryopsis. *The Botanical Gazette*, vol. XVIII, № 6.
- Walker E. R. 1906. On the structure of the pistils of some grasses. *The University Studies of the University of Nebraska*, vol. 6, № 3.
- Weatherwax P. 1917. The development of the spikelet of *Zea Mays*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 44, № 10.
- Wigand A. 1854. Beiträge zur Morphologie der Grasblüte aus deren Entwicklungsgeschichte, in A. Wigand «*Botanische Untersuchungen*», Braunschweig.