

БОТАНИКА

**АПОКАРПИЯ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ЗЛАКОВ
ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ**

Н. Н. Каден

Изучением строения цветка злаков занимались многие морфологи и систематики. Несмотря на это, до сих пор нет единого мнения относительно числа плодолистиков, образующих пестик злаков, что, в свою очередь, затрудняет решение вопросов не только о морфологической природе зерновки, но и о происхождении как этого своеобразного карпологического типа, так и всего семейства, включающего большое число чрезвычайно важных в хозяйственном отношении растений. В зависимости от того, является ли гинецей ценокарпным и многочленным или апокарпным и одночленным, совершенно различные порядки класса Monocotyledoneae должны считаться ближайшими родственниками Gramineae.

Различные точки зрения, высказанные по поводу строения пестика злаков, могут быть сведены к трем основным теориям.

Би-трикарпеллярная теория. Гинецей Gramineae может быть выведен из обычного для однодольных трехплодолистикового типа, хотя и является сильно редуцированным. Каждое из трех рылец, имеющих у Bambuseae, соответствует верхушке одного плодолистика. Образование двух или одного рыльца связано с частичным недоразвитием отдельных членов гинецея (спинного или боковых). Семезачаток прикрепляется к адаксиальному шву срастания краев двух соседних плодолистиков (рис. 1 А, 1 Б).

Этой точки зрения, наиболее широко распространенной, придерживались Неес фон Эзенбекк (С. Nees von Esenbeck, 1825, стр. 113), Кунт (К. Kunth, 1831, стр. 220), Бишоф (G. Bischoff, 1834, стр. 402), И. О. Шиховский (1839, стр. 186), Рёпер (J. Roepig, 1844, стр. 133), Нэгели (G. Nägeli, 1846, стр. 285), Дёль (J. Döll, 1843, стр. 59; 1857, стр. 105; 1868, стр. 37; 1870, стр. 221—222), Сакс (J. Sachs, 1870, стр. 495), Бэрнс (W. Behrens, 1877, стр. 430), Гёбель (K. Goebel, 1895, стр. 23), Челяковский (L. Čelakovský, 1889, стр. 33; 1895, стр. 97), Уолкер (E. Walker, 1906, стр. 214), Шустер (J. Schuster, 1910, стр. 252), Р. Ветштейн (1912, стр. 436), Уэзеруокс (P. Weatherwax, 1923, стр. 125), Арбер (A. Arber, 1934, стр. 120), В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1939, стр. 384), Пароди (L. Parodi, 1946, стр. 20), Г. Кутлер и М. Кутлер (H. Cutler and M. Cutler, 1948, стр. 314) и другие, а также авторы едва ли не всех современных русских учебников и учебных пособий (Б. А. Келлер, 1935, стр. 398; М. И. Голенкин, 1937, стр. 539; Н. А. Бун, 1944, стр. 310; А. Л. Тахтаджян, 1948, стр. 265; П. М. Жуковский, 1949, стр. 452; Л. В. Кудряшов, 1950, стр. 436; Н. А. Комарницкий, 1951, стр. 422, и др.).

* 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 (Каден, 1957).

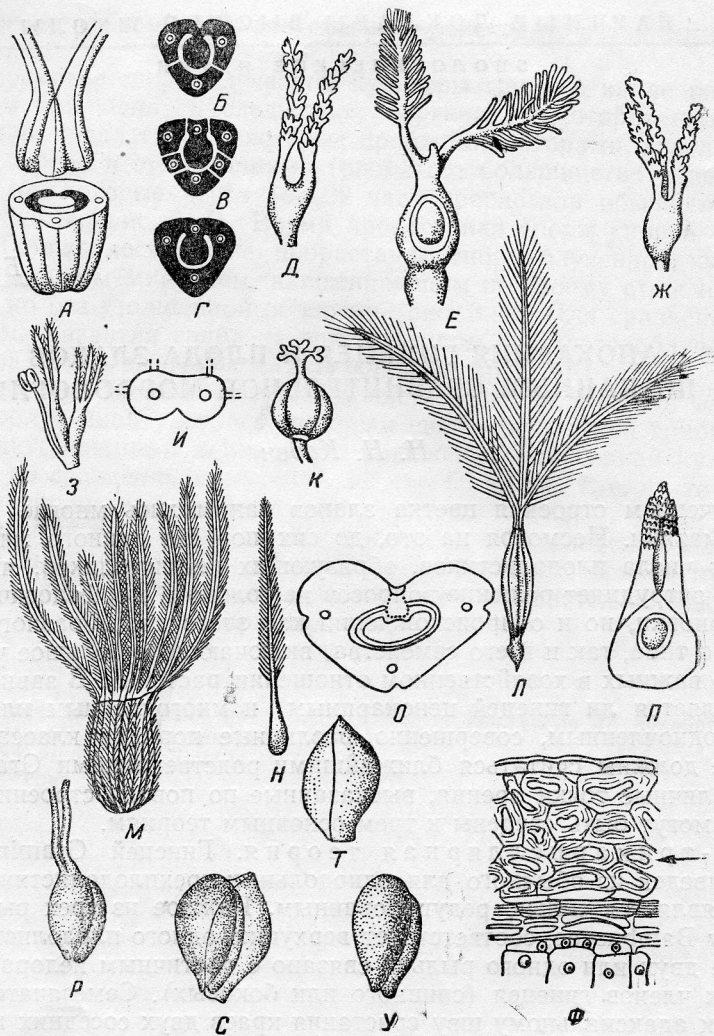


Рис. 1. А — схема строения гинеея злаков (по Шустеру); Б (по Шустеру), В, Г — схемы поперечных срезов завязей злаков для иллюстрации соответственно трикарпеллярной, секскарпеллярной и уникарпеллярной теорий (поперечные срезы завязей ориентированы у аксиальной стороной кверху); Д — нормальный пестик *Briza media* L. с двумя рыльцами (по Солсбэри); Е — пестик *Oryza sativa* L. с развитым задним рыльцем и одним из передних, редуцированным до острия (по Шустеру); Ж — пестик *Briza media* L. с тремя рыльцами (по Солсбэри); З — уродливый цветок *Uniola latifolia* Michx. с двумя пестиками, несущими два и три рыльца (по иконотеке Д. П. Сырейщикова в гербарии МГУ); И — поперечный срез столбика *Zea mays* L. с двумя проводящими пучками и четырьмя рядами рыльцевых волосков (по Уэзеруоксу); К — пестик *Euphorbia divergens* Klotzsch. из трех плодолистиков с шестью рыльцами [по Клотч и Гарке (F. Klotzsch und A. Garcke, 1862)]; Л — нижняя цветковая чешуя *Aristida pennata* Trin. с тремя перистыми остиями; М — нижняя цветковая чешуя *Pappophorum persicum* (Boiss.) Steud. с девятью перистыми остиями; Н — пестик *Nardus stricta* L. с одним рыльцем [по Хартингер и Далла Торре (A. Hartinger und Dalla Torre, 1896—1897)]; О — поперечный срез молодого плода *Triticum aestivum* L. (по Александрову и Александровой); П — молодой пестик *Hordeum* sp. с тремя рыльцами. вид спереди (по Шмальгаузену); Р — зрелый плод *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad.; С — зрелый плод *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad., вскрывающийся при намокании; Т — отделившийся от семени перикарпий *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad.; У — голое семя *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad.; Ф — поперечный срез перикарпия *Crypsis aculeata* (L.) Ait. (по Гэрэн)

Квадри-секскарпеллярная теория. В соответствии с концепцией полиморфизма плодolistиков принимается, что для однодольных типичны шесть членов гинецея, а не три. Они располагаются по три в два круга. В применении к злакам теория утверждает, что два-три наружных стерильных члена гинецея образуют рыльца, а фертильный адаксиальный внутренний несет единственный семезачаток. Два других внутренних плодolistика, как правило, не развиваются, но иногда могут формировать дополнительные рыльца (рис. 1B). Этой точки зрения придерживались Саундерс (E. Saunders, 1925, стр. 155; 1937, стр. 129) и Арбер (1926, стр. 468—469), причем последняя — только в ранних своих работах и при этом с оговоркой. В настоящее время наличие четырех-шести плодolistиков отстаивает Бернард (C. Barnard, 1957, стр. 8, 17—18), хотя и с других исходных позиций.

Уникарпеллярная теория. Пестик злаков образован одним плодolistиком, обращенным брюшным швом к оси; к нему и прикрепляется единственный семезачаток. На зрелом плоде этот шов часто отмечен продольной бороздкой. Два-три рыльца, сидячие или расположенные на верхушке более или менее длинного столбика, представляют собой спинной и два боковых выроста верхней части единственного плодolistика (рис. 1Г).

По-видимому, первым этой точки зрения придерживался Распай (Raspail, 1825, стр. 295; см. также Trinius, 1826, стр. 28), хотя и не сформулировал ее достаточно четко. Он сравнивал перикарпий плода по строению с нижней цветковой чешуей. Эту теорию защищал также Бровн (R. Brown, 1826, стр. 242; 1843, стр. 197). Крузе (W. Cruse, 1830, стр. 319), Шлейден (M. Schleiden, 1837, стр. 300; 1839, стр. 43), Серенж (Seringe, 1838, стр. 313), Кох (K. Koch, 1848, стр. 367), Пейе (J. Payer, 1853, стр. 631; 1857, стр. 702), Вигант (A. Wigand, 1854, стр. 110, 117), Эйхлер (A. Eichler, 1875, стр. 126), Хаккель (E. Hackel, 1881, стр. 154; 1887, стр. 8), Хольцнер (G. Holzner, 1881, стр. 98), Гёбель (M. Goebel, 1884, стр. 13, 15), Энглер (A. Engler, 1892, стр. 23), Кёрнике (K. Koernicke, 1896, стр. 182), Кеннон (W. Cannon, 1900, стр. 351), Гиньяр (L. Guignard, 1901, стр. 43), Пойндекстер (C. Poindexter, 1903, стр. 5), Уэзеруокс (1917, стр. 489), Пэрсивэл (J. Percival, 1921, стр. 113), Артшвагер, Брандес и Старрет (E. Artschwager, E. Brandes and R. Starret, 1929, стр. 9), Филипсон (W. Philipson, 1935, стр. 433), В. Г. Александров, О. Г. Александрова и М. С. Яковлев (1944, стр. 73), П. А. Смирнов (1953, стр. 73—74) и некоторые другие.

Для выяснения вопроса о том, какая из перечисленных теорий может считаться лучше всего обоснованной, следует рассмотреть данные различных методов исследования (сравнительно-морфологического, онтогенетического, сравнительно-анатомического и тератологического). В настоящей статье рассматриваются факты из области сравнительной морфологии*.

У более примитивных злаков (*Streptochaeta*, *Bambuseae*) пестик имеет три рыльца, развитых одинаково сильно. Более обычные для *Gramineae* два рыльца (рис. 1Д) являются производными, о чем свидетельствуют многочисленные факты нахождения рудиментарного переднего (абаксиального) рыльца в виле маленького бугорка или более или менее развитого органа. Так, у *Oryza sativa* L. на одном и том же растении могут встречаться пестики как с тремя одинаково развитыми рыльцами, так и с двумя (рис. 1Е); в последнем случае редуцируется одно из боковых рылец (E. Walker, 1906, стр. 210; J. Schuster, 1910, стр. 253; H. Schweickerdt und W. Marais, 1956). У *Hierochloë odorata* (L.) Wahlb. встречаются все переходы от маленького острия до почти нормального третьего переднего рыльца (E. Hackel, 1881, стр. 156).

* В данном случае морфология понимается нами в узком смысле, только как внешняя морфология нормального гинецея и плода.

Оно иногда появляется у *Briza media* L. (рис. 1Ж) (С. Kunth, 1837, стр. 308; O. Penzig, 1921, стр. 470; E. Salisbury, 1936, стр. 239), *Hordeum* sp. (И. Шмальгаузен, 1870, стр. 182) у *Phleum Michelii* All, *Hierochloë australis* (Schrad.) Roem. et Schult. (L. Celakovský, 1889, стр. 35), *Spartina stricta* Roth (E. Saunders, 1928, стр. 60; 1937, стр. 130), *Trip-sacum* и *Zea mays* L. (H. Cutler and M. Cutler, 1948, стр. 314), *Triticum aestivum* L. (С. Barnard, 1957, стр. 7), *Uniola latifolia* Michx. (рис. 1«З») и т. д.

Эти факты, а также большое сходство пестиков Gramineae и Сурегасеae, из которых последние в тератологических случаях разделяются на три составляющих их плодolistика, дали возможность Рёперу (1844, стр. 133) и Нэгели (1846, стр. 285) сделать вывод о том, что и у злаков трикарпеллярный гинецей является первичным, а димерный, с двумя рыльцами — производным, происшедшим путем абортирования в филогенезе третьего плодolistика. Однако данные исследования онтогенеза не дают основания для подобного рода толкования. Ход развития двух-трехрыльцевого гинецея у Gramineae и Сурегасеae резко различается.

Кунт (1931, стр. 220) пытался согласовать явную мономерность гинецея злаков и предполагаемое родство их с осоковыми: «Цветки злаков... в самом совершенном состоянии своего развития кажутся состоящими из шести свободных тычинок и трех пестиков. Что касается числа последних, то этот взгляд еще не представилось возможности доказать никаким прямым наблюдением, причем до сих пор встречалась не более чем одна единственная завязь... Но ее косая форма, боковое прикрепление семезачатка, положение зародыша, расположение тычинок, число столбиков и, наконец, бросающееся в глаза родство злаков с пальмами оправдывают предположение, что внутрь (в направлении оси) два пестика остаются постоянно неразвитыми. То же, впрочем, обнаруживается как исключение у *Ruscus*, который принаследует к семейству, где пестик, как правило, обнаруживает три гнезда». Рёпер (1844, стр. 132) совершенно правильно обратил внимание на явное противоречие во взглядах Кунта, который указывал одновременно на отсутствие задних «пестиков» и наличие более чем одного столбика. С нашей точки зрения, Кунт обнаружил большую наблюдательность, сформулировав почти сто тридцать лет назад ряд доказательств мономерности гинецея злаков. Однако его предположение о происхождении гинецея из трехчленного и синкарпного совершенно неприемлемо.

Другая попытка обоснования предвзятого филогенетического сближения Gramineae и Сурегасеae была сделана Челяковским (1889, стр. 32—34), стоящим на позициях Рёпера и Нэгели. Для этого он выдвинул весьма сложную и довольно неясную теорию: «Редукция пестика от трех до одного плодolistика происходит не так, что два задних плодolistика полностью подавляются, но так, что они более или менее полно и более или менее продолжительно сливаются воедино с переллним. Если затем онтогенетически плодolistик делится снова, чтобы образовать две, даже три рыльцевых части, то эти части филогенетически совершенно идентичны с первоначально свободными двумя-тремя плодolistиками предков, таким образом также с двумя-тремя рыльцами Сурегасеae, которые происходят от тех же предков... Редукция произошла только благодаря спайке трех старых плодolistиков вследствие стремления (!) к дистихии, каковая редукция однако вследствие силы атавизма.. снова исправляется».

Позднее Челяковский (1895, стр. 97; 1896, стр. 68—69), а вслед за ним и Шустер (1910, стр. 253) изложили эту мысль несколько иначе. Они утверждали, что три плодolistика «соединились в тройной лист», развитие которого идет по типу «двойного» в случае полного исчезнове-

которых две — несомненно рыльца (D. Campbell, 1897, стр. 18). Однако, как показывает история развития (E. Eber, 1944, стр. 320), он образован всего одним плодолистиком. Точки зрения Челяковского (1896, стр. 69) о ди-тримерности и Саундерс (1939, стр. 535) о пентамерности гинецея *Najas* поэтому не могут быть приняты. Эккардт (T. Eckardt, 1937, стр. 40—41), обнаруживший большее число плодолистиков у представителей многих семейств, пестики которых считались ранее одночленными, относительно *Myristicaceae*, например, утверждает, что число лопастей рыльца само по себе не является доказательством наличия соответствующего числа плодолистиков. Рыльца в данном случае представляют собой лишь боковые выросты единственного члена гинецея. К тому же выводу приходят также Шэппи и Штэйндл (H. Schaerpi und F. Steindl, 1950, стр. 44), нашедшие слабо двулопастные рыльца у *Rubus*, *Fragaria*, *Agmonia*, мономерность пестиков которых представляется несомненной. Наконец, имеются многочисленные случаи образования (например, у *Parnassia*, *Cruciferae*, *Paravogaseae*) так называемых комиссуральных рылец путем спайки двух рылец соседних плодолистиков (R. Brown, 1843, стр. 197).

Еще Шлейден (1837, стр. 301) указывал, что число рылец у *Gramineae* не соответствует числу плодолистиков, и выражал удивление по поводу того, что их называют столбиками те ботаники, которые признают уникарпеллярное строение гинецея злаков. Он гомологизировал завязь с влагалищем вегетативного листа, боковые рыльца — с язычком (*ligula*), а часто недоразвивающееся абаксиальное — с листовой пластинкой. Виганд (1854, стр. 118) возражал против подобной интерпретации «столбиков», поскольку у *Zea mays* L. язычок оказался бы тогда отделенным от влагалища, вытянутой частью плодолистика, а развитие предполагаемой пластинки произошло позже, а не ранее формирования влагалища, как имеет место у обычных стеблевых листьев. Поэтому он высказался за гомологию рылец с осями.

Шенк (Schenck, 1867, стр. 112—113) считал, что пестик аналогичен двукилевому листу или мешочку *Caesex*. Тогда два боковых «столбика» оказываются продолжением ребер, третье переднее — образованием средней жилки, а третье заднее, развивающееся иногда на адаксиальной стороне завязи (см. стр. 119), — гомологом остевидных выростов краев влагалища вегетативных листьев *Zizania aquatica* L., *Melica uniflora* Retz. и *Glyceria aquatica* (L.) Wahlb (см. также E. Hackel, 1887, стр. 8). И. Шмальгаузен (1870, стр. 181) сравнивал рыльца с осями чешуй, тем более, что ости могут представлять собой также и продолжения боковых жилок (*Aegilops*). Ту же мысль высказывали Эйхлер (1875, стр. 126) и Энглер (1892, стр. 23). П. А. Смирнов (1953, стр. 74—75) присоединяется к этой точке зрения и считает завязь с тремя перистыми рыльцами подобной нижней цветковой чешве *Aristida pennata* Trin. с волосистыми долями (рис. 1Л)*. Он сравнивает боковые рыльца *Gramineae* с ушками вегетативных листьев, которые у *Oryza*, *Macrochloa* и других родов могут быть волосистыми и похожими внешне на рыльца. Мы лично не склонны проводить столь глубокие гомологии между листьями и плодолистиками. Нам кажутся более убедительными приводимые далее П. А. Смирновым примеры одного единственного рыльца у *Nardus* (рис. 1Н), *Lygeum* и *Apocochloa*, которое соответствует по положению средней жилке, а также чрезвычайно важные факты большой однородности строения завязи, семени и плода, характерной для злаков, независимо от того, имеет ли пестик два, три или только одно рыльце. Во всех случаях развивается лишь один медианный шов, обращенный к оси и у многих зерновок имеющий вид продольной бороздки, к которому прикрепляется единственный

* Существуют, однако, чешуи и с большим числом остей, например у *Pappophorum persicum* (Boiss) Steud. (рис. 1М).

которых две — несомненно рыльца (D. Campbell, 1897, стр. 18). Однако, как показывает история развития (E. Eber, 1944, стр. 320), он образован всего одним плодолистиком. Точки зрения Челяковского (1896, стр. 69) о ди-тримерности и Саундерс (1939, стр. 535) о пентамерности гинецея *Najas* поэтому не могут быть приняты. Эккардт (T. Eckardt, 1937, стр. 40—41), обнаруживший большее число плодолистиков у представителей многих семейств, пестики которых считались ранее одночленными, относительно *Muristicaceae*, например, утверждает, что число лопастей рыльца само по себе не является доказательством наличия соответствующего числа плодолистиков. Рыльца в данном случае представляют собой лишь боковые выросты единственного члена гинецея. К тому же выводу приходят также Шэппи и Штэйндл (H. Schaeppi und F. Steindl, 1950, стр. 44), нашедшие слабо двулопастные рыльца у *Rubus*, *Fragaria*, *Agripónia*, мономерность пестиков которых представляется несомненной. Наконец, имеются многочисленные случаи образования (например, у *Parnassia*, *Cruciferae*, *Papaveraceae*) так называемых комиссуральных рылец путем слайки двух рылец соседних плодолистиков (R. Brown, 1843, стр. 197).

Еще Шлейден (1837, стр. 301) указывал, что число рылец у *Gramineae* не соответствует числу плодолистиков, и выражал удивление по поводу того, что их называют столбиками те ботаники, которые признают уникарпеллярное строение гинецея злаков. Он гомологизировал завязь с влагалищем вегетативного листа, боковые рыльца — с язычком (*ligula*), а часто недоразвивающееся абаксиальное — с листовой пластинкой. Виганд (1854, стр. 118) возражал против подобной интерпретации «столбиков», поскольку у *Zea mays* L. язычок оказался бы тогда отделенным от влагалища, вытянутой частью плодолистика, а развитие предполагаемой пластинки происходило позже, а не ранее формирования влагалища, как имеет место у обычных стеблевых листьев. Поэтому он высказался за гомологию рылец с осями.

Шенк (Schepck, 1867, стр. 112—113) считал, что пестик аналогичен двукилевому листу или мешочку *Carex*. Тогда два боковых «столбика» оказываются продолжением ребер, третье переднее — образованием средней жилки, а третье заднее, развивающееся иногда на абаксиальной стороне завязи (см. стр. 119), — гомологом остевидных выростов краев влагалищ вегетативных листьев *Zizania aquatica* L., *Melica uniflora* Retz. и *Glyceria aquatica* (L.) Wahlb (см. также E. Hackel, 1887, стр. 8). И. Шмальгаузен (1870, стр. 181) сравнивал рыльца с осями чешуй, тем более, что ости могут представлять собой также и продолжения боковых жилок (*Aegilops*). Ту же мысль высказывали Эйхлер (1875, стр. 126) и Энглер (1892, стр. 23). П. А. Смирнов (1953, стр. 74—75) присоединяется к этой точке зрения и считает завязь с тремя пестистыми рыльцами подобной нижней цветковой чешве *Aristida pennata* Trin. с волосистыми долями (рис. 1Л)*. Он сравнивает боковые рыльца *Gramineae* с ушками вегетативных листьев, которые у *Oryza*, *Macrochloa* и других родов могут быть волосистыми и похожими внешне на рыльца. Мы лично не склонны проводить столь глубокие гомологии между листьями и плодолистиками. Нам кажутся более убедительными приводимые далее П. А. Смирновым примеры одного единственного рыльца у *Nardus* (рис. 1Н), *Lygeum* и *Apocochloa*, которое соответствует по положению средней жилке, а также чрезвычайно важные факты большой однородности строения завязи, семени и плода, характерной для злаков, независимо от того, имеет ли пестик два, три или только одно рыльце. Во всех случаях развивается лишь один медианный шов, обращенный к оси и у многих зерновок имеющий вид продольной бороздки, к которому прикрепляется единственный

* Существуют, однако, чешуи и с большим числом остей, например у *Pappophorum persicum* (Boiss) Steud. (рис. 1М).

семеизачаток. Такое единообразие строения можно объяснить, только исходя из признания мономерности гинецея.

Между тем, гипноз трикарпеллярной теории настолько велик, что многие современные ботаники принимают ее без критической оценки, даже если их собственный материал решительно противоречит подобным выводам или, по крайней мере, не дает убедительных доказательств в их пользу. Так, у Е. В. Ивановской (1954, стр. 91) не возникает и тени сомнения в правоте Шустера, хотя три зерновки, наблюдавшиеся ею, подтверждают уникарпеллярность гинецея Gramineae. В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1939, стр. 384) отмечают: «Как мы убедились на опыте, различить следы участия трех плодолистиков в образовании завязи пшеницы в обычных условиях произрастания этого растения довольно трудно». Лишь в поздних посевах, в высокогорных условиях, им удалось найти завязи с тремя сосудистыми пучками, треугольным поперечным сечением и тремя желобками по углам, которые, как они считают, могут подтвердить тримерность гинецея (рис. 1«О»). Пучки имеются в том же числе и у обычных стандартных сортов, растущих под Ленинградом (В. Г. Александров и О. Г. Александрова, 1939а). Роль пучков как доказательства наличия трех плодолистиков будет обсуждаться нами в отдельной статье. Желобки по углам завязи представляют собой не что иное, как следы от давления на нее тычиночных нитей. Треугольное очертание связано также с недостатком места в цветке и с отсутствием в промежутках между пучками механической или сосудистой ткани, способной противостоять сдавливанию. Таким образом, и эти данные не могут убедить в трикарпеллярности гинецея.

Чередование рылец с членами внутреннего круга андроеца также не является бесспорным доказательством трехчленности пестика. Во-первых, среди других семейств покрытосеменных часто встречаются гинецеи, которые не подчиняются такой закономерности вследствие редукции числа плодолистиков. К ним относятся все олиго- и мономерные формы, широко представленные у Rosaceae, Leguminosae и многих других. Во-вторых, совершенно не обязательно считать, что весь цветок злаков построен по тримерному типу (П. А. Смирнов, 1953, стр. 74). В-третьих, у Gramineae может и не быть чередования рылец с членами андроеца. Примером этому могут служить: а) развитие двух рылец точно в трансверсальной плоскости цветка; б) наличие третьего рыльца в некоторых цветках *Hierochloë odorata* (L.) Wahlb., построенных в остальном по димерному типу, признаваемому всеми; в) появление четвертого и пятого рылец в цветке с тремя тычинками (И. Шмальгаузен, 1870, стр. 182; Е. Hackel, 1881, стр. 156; V. Michaud, 1944, стр. 625). В ряде тератологических случаев число их может доходить до девяти (*Bambusa nana* Roxb.). Подобное же умножение встречается как нормальное свойство у видов *Ochlandra* (R. Beddome, 1869, табл. 324; A. Arber, 1929a, стр. 180); г) развитие иногда третьего заднего рыльца или его rudimenta (рис. 1П) (С. Kunth, 1835, стр. 17; Schenck, 1867, стр. 112; H. Baillon, 1893, стр. 172; И. Шмальгаузен, 1870, стр. 182, A. Eichler, 1875, стр. 126; Е. Hackel, 1887, стр. 8; L. Celakovský, 1889, стр. 35; E. Walker, 1906, стр. 210; E. Saunders, 1925, стр. 156; A. Arber, 1934; T. Eckardt, 1937, стр. 87; C. Barnard, 1957, стр. 7, и т. д.).

Эти и подобные им примеры сильно затрудняют рациональное объяснение фактов с позиций би-трикарпеллярной и секскарпеллярной теорий. Но эти трудности легко снимаются при допущении одночленности гинецея.

Как нам кажется, прекрасным доказательством наличия лишь одного плодолистика в пестике злаков является отмеченное еще Кунтом (1833, стр. 209; 1835, стр. 167) вскрытие перикарпия у плодов *Sporobolus*. Как ни странно, это замечательное наблюдение еще не использовалось

ником как довод в защиту уникарпеллярности гинцея. Кунт говорит о гиалиновом, вздутом во влажном состоянии, надрезанном по одному боку околоплоднике, выбрасывающем семя. Более подробные данные о плоде *Sporobolus* и *Crypsis* мы находим в работе Дюваль-Жув (J. Duval-Jouve, 1866, стр. 323—324). При погружении плода *Crypsis schoenoides* (L.) Lam. в воду перикарпий очень быстро набухает, затем вскрывается «по способу двустворчатой раковины со стороны, противоположной зародышу... по медианной линии» и освобождает семя (рис. 1P, 1C, 1T, 1У), которое остается некоторое время прикрепленным в основании околоплодника очень короткой семеножкой, слабой и ломкой. В природе тот же процесс происходит во время дождя и приводит, с одной стороны, к тому, что зрелые метелки из колосков окружаются прилипшими голыми семенами, а с другой, — к появлению между цветковыми чешуями крупной овальной гиалиновой пленки, которая представляет собой опустевший развернутый перикарпий. О вскрывании плодов *Sporobolus* (Vilfa) упоминает также Дёль (1870, стр. 57).

Правда, более детальное анатомическое исследование зерновок *Crypsis* (P. Guérin, 1899) *, показывает, что вскрывание происходит не совсем так, как представлял себе Дюваль-Жув (1866, стр. 323), наблюдавший это явление только морфологически. Хотя в ходе развития перикарпий и не прилегает плотно к семенной оболочке, к зрелости внутренний эпидермис склеивается с ней, а сильно набухающие клетки мезокарпия ослизняются и разрываются близ него. Внешняя часть околоплодника отделяется от семени в виде пленки, а внутренняя остается на нем и на поперечном срезе обнаруживает снаружи порванные клеточные оболочки (примерное место разрыва показано стрелкой на рисунке 1Ф). Таким образом, вскрывание плодов *Crypsis* и *Sporobolus* нельзя рассматривать как доказательство того, что их зерновки являются самими примитивными и представляют собой связующее звено между плодами остальных злаков и листовкой. Однако образование всего одной продольной щели и притом по медиане адаксиальной стороны, где прикрепляется семя, т. е. по брюшному шву, наглядно показывает, что вскрывание происходит по типу листовки. В этом обстоятельстве нельзя не видеть атавизма и лишнего подтверждения мономерности гинцея. Если бы пестик состоял из двух или трех плодолистиков, при вскрывании плода образовалось соответствующее число створок. Описанное явление весьма напоминает раскрывание и опадение экзомезокарпия у многих видов рода *Amygdalus*.

Выводы

Различные точки зрения, высказанные по поводу числа плодолистиков, участвующих в образовании пестика злаков, могут быть сведены к трем основным теориям: би-трикарпеллярной, квадри-секскарпеллярной и уникарпеллярной. Сравнительная морфология не дает бесспорных доказательств участия более чем одного плодолистика в построении гинцев Gramineae. Напротив, уникарпеллярная теория пестика является более обоснованной.

Злаки характеризуются обычно двумя-тремя рыльцами. Сравнение с другими семействами, где их развивается больше одного на плодолистик, показывает, что по числу рылец нельзя судить о числе членов гинцея. Рыльца далеко не всегда располагаются в соответствии с правилом чередования кругов цветка.

Завязь, семя и плод злаков обнаруживают большую однородность строения, независимо от того, имеет ли пестик два, три или только одно рыльце. Во всех случаях развивается лишь один медианный шов, обращенный к оси и у многих зерновок имеющий вид продольной бороздки,

* Это подтверждается и нашими данными.

к которой прикрепляется единственный семезачаток. Асимметричная, как и завязь, зерновка имеет расположенный абаксиально в основании семени зародыш, построенный однотипно у всех злаков. Вскрывание перикарпия у *Cynopsis* и *Sporobolus* происходит по брюшному шву, по типу листовки.

Все эти данные убеждают нас в том, что гинеей *Gramineae* является мономерным и происходит, по-видимому, из апокарпных многочленных предковых форм.

ЛИТЕРАТУРА

- 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. 1939а. 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.
- Веттштейн Р. 1912. Руководство по систематике растений т. II, ч. II, М.
- Голенкин М. И. 1937. Курс высших растений. Биомедгиз, М.
- Жуковский П. М. 1949. Ботаника. Изд. 3-е, «Сов. наука», М.
- Ивановская Е. В. 1954. Стрессие зерновок трехпестичного цветка пшенично-пырейного гибрида. Бюлл. Гл. ботан. сада, вып. 18.
- Каден Н. Н. 1957. Апокарпия гинеей и плода злаков. Делегатский съезд Всес. ботан. о-ва (май 1957 г.). Тезисы докладов, вып. 1, секция морфологии и эволюции, Л.
- Келлер Б. А. 1935. Ботаника. Основные факты и закономерности. Сельхозгиз, Л.
- Комарницкий Н. А. 1951. Систематика однодольных. В кн. «Ботаника для педагогических институтов и университетов» под ред. Л. И. Курсанова. Изд. 5-е, т. II. Учпедгиз, М.
- Кудряшов Л. В. 1950. Размножение растений. В кн. П. А. Генкель и Л. В. Кудряшов «Ботаника. Учебник для учительских институтов». Учпедгиз, М.
- Смирнов П. А. 1953. Морфологические исследования злаков. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отдел биол., т. LVIII, № 6.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. МОИП, М.
- Шиховский И. О. 1829. Примечания к книге А. Декандолля «Введение в изучение ботаники или начальный курс этой науки». I, М.
- Шмальгаузен И. 1870. О последовательности образования побегов в соцветии злаков. Тр. СПб. о-ва естествоиспыт., т. I, вып. II.
- Arber A. 1926. Studies in the Gramineae. I. The flowers of certain Bambuseae. Annals of Botany, vol. XL, No. CLVIII.
- Arber A. 1929. Studies in the Gramineae. VI. 1. Streptochoeta. 2. Anomochloa. 3. Ichnanthus. Annals of Botany, vol. XLIII, No. CLXIX.
- Arber A. 1929a. Studies in the Gramineae. VIII. On the organization of the flower in the bamboo. Annals of Botany, vol. XLIII, No. CLXXII.
- Arber A. 1934. The Gramineae. A study of cereal, bamboo and grass. Cambridge.
- Artischwager 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.
- Baillon H. 1893. Monographie des Graminées. Histoire des Plantes. XII, 2. Paris.
- Barnard C. 1957. Floral histogenesis in the Monocotyledons. I. The Gramineae. Australian Journal of Botany, vol. 5, № 1.
- Beddome R. H. 1869. The flora sylvatica for Southern India. II. Madras.
- Behrens W. J. 1877. Notiz zur Kenntniss der Gramineenblüthe. Botanische Zeitung, Bd. XXXV, № 27.
- Bischoff G. W. 1834. Lehrbuch der Botanik I. Stuttgart.
- Brown R. 1826. Botanical appendix to Denham and Clapperton's "Narrative of travels and discoveries in Northern and Central Africa in the years 1822, 1823 and 1824." I, London (Idem. Linnaea 11, 1827).
- Brown R. 1823. Ueber die gegenseitige Lage der Abtheilungen des Stigma's und der Wand-Placenten im zusammengesetzten Ovarium bei der Pflanzen. Botanische Zeitung, Bd. I, № 12.
- Campbell D. H. 1897. A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. Proceedings of the California Academy of Sciences, 3 Ser. Botany, vol. I, № 1.
- 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. I, № 10.
- Celakovský L. 1889. Über den Ahrchenbau der brasilianischen Grasgattung *Streptochoeta* Schrader. Sitzungsberichte der königl. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1889, I.

- Celakovský L. J. 1895. Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzungsberichte der königl. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1894, III.
- Celakovský J. I. 1896. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Elumenkrone. I. Sitzungsberichte der königl. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jg. 1896, II, XL.
- Croizier A. A. 1888. Silk seeking pollen. The Botanical Gazette, vol. XIII, № 9.
- Cruse W. 1830. Ueber den Blütenbau der Gramineen. Linnaea, Bd. 5. H. 2.
- Cutler H. C. and Cutler M. C. 1948. Studies on the structure of the maize plant. Annals of the Missouri Botanical Garden, vol. XXXV, № 4.
- Döll J. C. 1843. Rheinische Flora. Frankfurt a. M.
- Döll J. C. 1857. Flora des Grossherzogthums Baden. I. Carlsruhe.
- Döll J. C./, 1868. Beiträge zur Pflanzenkunde. I. Untersuchungen über den Bau der Grasblüthe... 34. Jahresbericht des Mannheimer Vereins für Naturkunde.
- Döll J. C./, 1870. Beiträge zur Pflanzenkunde. III. Ueber einige seltene Formen des Grasfrucht. 36. Jahresbericht des Mannheimer Vereins für Naturkunde.
- Duval-Jouve J. 1866. Etude sur le genre *Crypsis* et sur ses espèces françaises. Bulletin de la Société Botanique de France, vol. XIII.
- Eber E. 1944. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. Flora N. F. 27, № 4.
- Eckardt T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina. N. F. 5, № 26.
- Eichler A. W. 1875. Blüthendiagramme construirt und erläutert... I. Leipzig.
- Engler A. 1892. Die systematische Anordnung der monocotyledoneen Angiospermen. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften. Physikalisch-Mathematische Classe. II. Berlin.
- Goebel K. 1884. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 14, H. 1.
- Goebel K. 1895. Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora 81, № 1.
- Guéguen F. 1901. Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. I. Journal de Botanique, vol. XV, № 8 et № 9.
- Guérin P. 1899. Recherches sur le développement du tégument séminal et du péri-carpe des Graminées. Annales des sciences naturelles. 8 Sér. Botanique, № IX.
- Guignard L. 1901. La double fécondation dans le maïs. Journal de Botanique, vol. XV, № 1.
- Hackel E. 1881. Zwei Bildungsabweichungen am Pistil von Gräsern. Botanische Centralblatt, Bd. 8, № 44.
- Hackel E. 1887. Gramineae in A. Engler und K. Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien» II, 2, Leipzig.
- Hartinger A. und Dalla Torre K. W., 1896—1897. Atlas der Alpenflora. Salzburg.
- Holzner G. 1881. Agrostologische Thesen. Flora XXXIX (XLIV), № 7.
- Kemton J. H. 1913. Floral abnormalities in maize. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry. Bulletin No. 278. Washington.
- Klotzsch F. und Garcke A. 1862. Die botanische Ergebnisse der Reise ...des Prinzen Waldemar von Preussen in den Jahren 1845 und 1846. Berlin.
- Koch K. 1848. Beiträge zur einer Flora des Orientes. Linnaea XXI.
- Koernicke M. 1896. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen. Verhandlungen des naturhistorischen Verens der preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg.—Bezirks Osnabrück. LIII, 2.
- Kunth K. S. 1831. Handbuch der Botanik. Berlin.
- Kunth C. S. 1833. Enumeratio plantarum omnium hucusque cognitarum. I. Stuttgartiae.
- Kunth C. S. 1835. Enumeratio plantarum omnium hucusque cognitarum... II. Agrostographia synoptica... Supplementum tomiprimi... Stuttgartiae et Tubingae.
- Michaud V. 1944. Morphologys of the rice spikelet. Bulletin of the Torrey Botanical Club, vol. 71, № 6.
- Miller E. C. 1919. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. Journal of Agricultural Research, vol. XVIII, № 5.
- Nägeli C. 1846. Critic I) Zur Flora Mecklenburgs. Zweiter Theil. Rectoratsprogramm von Joh. Roeper... Rostock, 1844 — im M. J. Schleiden und C. Nägeli. Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik. Bd. 1, H. 3—4, Zürich.
- Nees von Esenbeck C. G. Anmerkungen in Robert Brown's „Vermischte Botanische Schriften“ I, 111—113. Schmalkalden.
- Porodi L. R. 1946. Gramineas bonarienses. 4. ed. Buenos Aires.
- Payer (J.—B.) 1853. Familles des Graminées... et des Cyperacées... Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, 37. Paris.

- Payer J—B. 1857. *Traité d'organogenie comparée de la fleur*. Paris.
- Penzig O., 1921. *Pflanzenzootologie, systematisch geordnet*, 2. Aufl. 11. Berlin.
- Percival J. 1921. *The wheat plant*. A monograph. London.
- Phillipson 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.
- Raspail, 1825. Sur la formation de l'embryon dans les Graminées. *Annales des sciences naturelles*, I Sér. IV.
- Roeper J. A. C. 1844. *Zur Flora Mecklenburgs*. 11. Rectoratsprogramm. Rostock.
- Sachs J. 1870. *Lehrbuch der Botanik...* 2. Aufl. Leipzig.
- Salisbury E. J. 1936. A grass flower with three styles. *The Journal of Botany British and Foreign*, vol. LXXIV.
- Saunders E. R. 1925. On carpel polymorphism. I. *Annals of Botany*, vol. XXXIX, No. CLIII.
- Saunders E. R. 1928. Illustration of carpel polymorphism. I. *The New Phytologist*, vol. XXVII, № 1.
- Saunders E. R. 1937. *Floral Morphology...* vol. I, Cambridge.
- Saunders E. R. 1939. *Floral Morphology...* v. 2, Cambridge.
- Schaeppi H. und Steindl F. 1950. Vergleichend—morphologische Untersuchungen am Gynaeceum der Rosoideen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 60.
- Schenck. 1867. Untersuchungen über den Bau der Grasblüthe. *Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande und Westphalens*. 24, Correspondenzblatt, № 2.
- Schleiden M. J. 1837. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. *Archiv für Naturgeschichte*, Jg. 3, Bd. 1.
- Schleiden M. J. 1839. Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo's bei den Phanerogamen. *Verhandlungen der kaiserlicher. Leopoldinisch—Carolinischen Akademie der Naturforscher*, Bd. XIX, № 1.
- Schuster J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüthe. *Flora C, H. II*.
- Schweickerdt H. G. und Marais W. 1956. Morphologische Untersuchungen an *Oryza barthii* A. Chev. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, Bd. 77, № 1.
- Seringe, 1838. Mémoire sur le fruit des Géraniacées et sur celui de plusieurs genres des plantes, appartenants à d'autres Familles. *Annales des sciences physiques et naturelles, d'agriculture et d'industrie.. de Lyon*. 1.
- Trinius C. B. 1826. Herrn Raspail's Abhandlung über die Bildung des Embryo in den Gräsern, und Versuch einer Classification dieser Familie. *St. Petersburg*.
- Walker E. R. 1906. On the structure of the pistills of some grasses. *The University Studies of the University of Nebraska*, vol. 6, № 3. Lincoln.
- Weatherwax P. 1917. The development of the spikelets of *Zea Mays*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 44, № 10.
- Weatherwax P. 1923. The story of the maize plant. *The University of Chicago Science Series*.
- Wigand A. 1854. Beiträge zur Morphologie der Grasblüthe aus deren Entwicklungsgeschichte in A. Wigand «*Botanische Untersuchungen*». Braunschweig.

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

Поступила 31 декабря 1957 г.