

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И МОРФОГЕНЕЗ ЗЕРНОВКИ ПШЕНИЦЫ И КУКУРУЗЫ

Н. Н. КАДЕН

ЗЕРНОВКА КАК ОСНОВНОЙ ТИП ПЛОДА ЗЛАКОВ

Научное изучение плода Gramineae началось, по-видимому, в XVII в., когда Мальпиги (Malpighi, 1675) описал зародыши *Avena* и *Triticum*. Но до начала XIX столетия зерновку относили к голым семенам. Хотя отдельные ботаники (Knaut, 1716; Vaillantius, 1718) и не считали возможным называть голым «семя», на котором помещается столбик, но многие другие (Ludwig, 1742; Linnaeus, 1761; Gaertner, 1788, 1791) придерживались противоположного мнения.

Обычно принято считать (Kennedy, 1899), что первым, кто дал научное описание зерновки под названием «segiun», был Бриссо-Мирбель (1805). Однако подобное утверждение, по-видимому, основано на недоразумении. За три года до указанной даты Бриссо-Мирбель (1802) уже цитирует Ричарда, описавшего зерновку злаков, применив термин «caryopsis», и характеризовавшего ее как «плод, в котором к зрелости стенки завязи становятся спаянными с интегументами семени» (Richard, 1808, 1811). Именно этот термин вошел во всеобщее употребление как латинский синоним названий зерновки на всех языках. Диагноз плода большей частью практически неизменным переписывали из одной работы в другую и в таком виде он дошел до современных учебников (Комарницкий, 1950; Кудряшов, 1950 и др.). Характерным отличием зерновки от других типов односемянных нескрывающихся плодов считается плотное срастание перикарпия с семенной оболочкой.

Между тем еще в прошлом веке было показано, что дело обстоит не совсем так. Распайль (1825), а также Триниус (1826) установили, что перикарпий только кажется приросшим к покрову семени из-за растяжения околоплодника растущим эндоспермом. В свежем состоянии перикарпий всегда можно отделить, а зрелое зерно для этого нужно положить на некоторое время в воду.

Применяя более тонкие методы гистологического анализа, Куделька (1875), Иогансен (1885) и др. достаточно ясно показали (на примерах ржи и ячменя), что как околоплодник, так и покровы семени не сохраняются в целом виде: ко времени созревания зерновки остаются только наружный эпидермис стенки завязи, часть ее паренхимы, внутренний интегумент и эпидермис нуцеллуса. Внутреннее строение этих слоев часто неясно из-за

потери воды и давления изнутри при развитии эндосперма. Только обработка щелочью позволяет различить форму клеток отдельных рядов и определить их происхождение путем сравнения с более ранними фазами развития.

Юмель (1888) на примере пшеницы подтвердил установленную ранее резорбцию тканей и даже сделал вывод, что внутренний интегумент и эпидермис нуцеллуса семенозачатка также полностью исчезают, а функцию защиты семени выполняют толстостенные клетки алейронового слоя эндосперма. Таким образом, спайки между перикарпием и семенной оболочкой не может быть, так как последней вообще нет.

Однако и до резорбции внутреннего интегумента в фазе восковой спелости можно увидеть линию преломления света, которую объясняют наличием узкой полости между выпуклостями соприкасающихся клеток околоплодника и интегумента. Под давлением разрастающегося эндосперма наружные клетки последнего выгибаются и прижимаются к перикарпию. При погружении среза в спирт оба слоя легко отделяются и ясно указывают, что кажущаяся спайка вызывается простым прижатием клеточных оболочек друг к другу.

Того же мнения придерживался, очевидно, и Ван Тигем (1891), когда он говорил о резорбции обоих интегументов и об внутреннем склеивании перепонки зародышевого мешка с внутренней стороной пестика. Хаккель (1887) также утверждает, что эндосперм и зародыш покрыты только перикарпием, который принимает на себя роль семенной оболочки.

В противоположность этому Труэ (1893) на примерах кукурузы и пшеницы установил, что внутренний интегумент и эпидермис нуцеллуса сохраняются, хотя и в сдавленном состоянии, в зрелой зерновке *, и только применение едкого кали дает возможность обнаружить полости клеток. Особенно заметен интегумент у «красных» пшениц, поскольку в нем отлагается пигмент. Под давлением растущего эндосперма внутренний ряд бывших хлорофиллоносных клеток перикарпия прижимается к сохраняющимся наружным слоям и затем спаивается в гиалиновый слой с клетками внутреннего эпидермиса. У овса тот же процесс происходит только местами, вследствие чего околоплодник отделяется с меньшим трудом.

Наблюдения В. Г. Александрова (1937, 1943) вновь подтверждают, что срастания околоплодника со спермодермой не происходит ни на одной стадии развития зерновки, за исключением района «плацента-халазы», образовавшейся вследствие наличия очень короткой и широкой семеножки. Такого рода соединение не принципиально, но только количественно отличается от обычного способа прикрепления семени к перикарпию у других плодов. Интегументы же все время остаются совершенно свободными от спайки со стенкой завязи. Таким образом, нельзя говорить о срастании перикарпия и семенной оболочки у злаков прежде всего потому, что для этого необходима целостность срастающихся тканей, чего в данном случае нет.

Кроме того, если термины «срастание» и «спайка» можно применять, например, к краям плодолистика апокарпного гинецея, к яблоку и нижним плодам, где имеется онто- или филогенетическое прирастание тканей завязи членов наружных кругов цветка или цветоложа к гинецею, то по отношению к зерновке, по-видимому, лучше говорить лишь о прижатии или, в крайнем случае, о более или менее прочном склеивании частично облитерировавшихся тканей перикарпия и семенной оболочки. Следует отме-

* Эпидермис нуцеллуса сохраняется и входит в состав зрелой зерновки также у *Bromus* и *Brachypodium* (Hackel, 1887; Arber, 1934).

тить, что такое сближение околоплодника и спермодермы характерно не только для плода злаков, как это изображается в подавляющем большинстве карпологических классификаций. Нечто весьма подобное мы встречаем и в вислоплоднике зонтичных, относительно которого Бауман-Боденхайм (1955) употребляет весьма выразительную характеристику: «зерновководно прилегающая семенная оболочка».

Подобно зерновкам пшеницы и кукурузы, развиваются, по данным Гуэрин (1898), и такие плоды злаков (*Eleusine, Dactyloctenium*), в которых ко времени зрелости не происходит сближения тканей семени и перикарпия. В последнем резорбируется большинство клеток, а 3—4 сохраняющихся слоя их имеют вид тонкой прозрачной пленки. Разрушению подвергаются также наружный интегумент и нуцеллус. Семенная кожура образована только двуслойным внутренним покровом из наружных клеток с сильно утолщенными оболочками и тонкостенных тангентально вытянутых внутренних.

Мюнстер (1863) еще ранее заметил, что у тускароры (*Zizania aquatica* L.) также нет «срастания» между околоплодником и спермодермой. Долл (1870) подтвердил это наблюдение и описал то же явление для *Caryochloa* и *Luziola*, отмечая, что перикарпий здесь оказывается твердым, корковым и большей частью непросвечивающим, что сближает плоды перечисленных растений с семянкой (Guérin, 1898; Parodi, 1946).

Из перечисленных фактов с очевидностью следует, что для плодов злаков характерным является не срастание перикарпия с семенной оболочкой, на чем настаивало подавляющее большинство ботаников (среди них Brisseau-Mirbel, 1802; Richard, 1808, 1811; Kudelka, 1875; Johannsen, 1885; Hackel, 1887; True, 1893, и многие другие), но всего лишь большая или меньшая степень прижатия и склеивания их. Наряду с так называемыми типичными зерновками, у которых с некоторым трудом удается разделить эти составные части покрова, имеются и формы с достаточно широкой воздушной прослойкой между ними, исключающей возможность контакта. Промежуточными с этой точки зрения можно считать зерновки *Avena*, где, по данным Труэ (1893), склеивание происходит лишь местами, частично.

Ясно, что плоды типа пшеницы, овса и тускароры наряду с отмеченными отличиями, касающимися взаимного положения семени и перикарпия, обладают значительно большим числом и притом более существенных с точки зрения морфогенеза общих черт. К ним относятся тип гинецея, из которого плод произошел, тип семезачатка, место и способ прикрепления единственного семени, строение и местоположение зародыша по отношению к эндосперму, характер последнего и т. д. Все это делает для нас несомненным, что если не все, то подавляющее большинство плодов *Gramineae* в морфогенетической классификации должно относиться к одному основному типу, внутри которого могут и должны быть выделены отличающиеся между собой в деталях группы форм.

Поэтому мы совершенно не согласны с мнением Дювель-Джой (1866), который под названием семянки выделял из зерновок остальных *Gramineae* плоды *Crypsis* и *Sporobolus*, где перикарпий не только не «прирастает» к семенной оболочке, будучи отделенным от нее заметной полостью, но и вскрывается при намокании, освобождая семя. Не говоря уже о том, что кажется странным прилагать термин «achænium» к раскрывающимся плодам, названный автор вводит новый для семейства карпологический тип, причем достаточно удаленный в отношении его морфогенеза от зерновки.

Как известно, семянкой издавна обозначают плод *Compositae*. Это — нижний паракарпный плод, резко отличающийся от апокарпного верхнего плода злаков по своему происхождению и строению. Долл (1870) правильно

отвергает пригодность этого термина как для вскрывающихся форм, так и для плодов представителей Огузеае. Но по этой же причине мы решительно не видим разумного основания для применения этого названия и к плодам всех остальных Граминеае, как предлагали сделать Распайль (1825), Юмель (1888), исходя из того, что у всех злаков нет спайки перикарпия и семенной оболочки.

По-видимому, наиболее правильным решением вопроса о названии основного карпологического типа для Граминеае будет сохранение самого общепринятого термина — зерновка (*caryopsis* Rich.). Однако при формулировке определения этого понятия неизбежно придется ввести некоторые изменения и дополнения в оригинальные описания Бриссо-Мирбеля и Ришара, исходя из накопившихся за полтора века фактов.

Московский университет,
кафедра высших растений

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. ДАН СССР, нов. сер. XVII, 1937, № 7, стр. 385—387;
Александров В. Г. «Сов. ботаника», 1943, № 4, стр. 24—35; Комарницкий Н. А. Морфология растений. В кн. «Ботаника» учебник для педагогических институтов и университетов, под ред. Л. И. Курсанова, изд. 5, т. I. Учпедгиз, М., 1950; Кудряшов Л. В. Размножение растений. В кн.: П. А. Генкель и Л. В. Кудряшов. Ботаника. Учебник для учительских институтов. М., 1950; Арбер А. The Gramineae. A study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934; Бауманн-Боденгейм М. G. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft, 1955, 65, SS. 481—510; B r i s s e a u - M i r b e l C. F. Traité d'anatomie et de physiologie végétales... à l'Histoire naturelle, générale et particulière des plantes. II, X, 1802; Paris; Döll J. C. Beiträge zur Pflanzenkunde. III. Ueber einige seltene Formen des Grasfrucht. 36. Jahresbericht der Mannheimer Vereins für Naturkunde, 1870, SS. 54—58; D u v a l - J o u v e I. Étude sur le genre *Crypsis* et sur ses espèces françaises. Bulletin de la Société Botanique de France, 1866, XIII, pp. 317—326; G a e r t n e r J. De fructibus et seminibus plantarum I. Lipsiae, 1788; G a e r t n e r J. De fructibus et seminibus plantarum II. Tubingiae, 1791; G u é r i n P. Journal de Botanique XII, 1898, N 23—24, 365—374; H a c k e l E. Gramineae in A. Engler und K. Prantl. «Die natürlichen Pflanzenfamilien», II, 1887, 2, SS. 1—97; J o h a n n s e n W. Botanisches Centralblatt, 1885, XXI, N 2, 44—46; J u m e l l e H. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. CVII, 1888, N 4, pp. 285—287. Paris; K n a u t C. Methodus plantarum genuina... Lipsiae et Halae, 1716; K u d e l k a F. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1875, IV, SS. 461—478; L i n n a e u s C. Philosophia botanica. Stockholmiae, 1761; L u d w i g C. G. Institutiones historico physicae regni vegetabilis praelectionibus academicis accomodatae. Lipsiae, 1742; M a l p i g h i M. Anatome plantarum. Londini, 1675; P a r o d i L. R. Gramineae bonarienses 4. ed. Buenos Aires, 1946; R a s p a i l. Annales des sciences naturelles. 1 Ser., v. IV, 1825, pp. 271—319; R i c h a r d L. C. Démonstrations botaniques, ou Analyse du fruit, considéré en général. Paris, 1808; R i c h a r d L. C. Analyse der Frucht und des Samenkorns. Leipzig, 1811; T r i n i u s C. B. R a s p a i l. Abhandlung über die Bildung des Embryo in den Gräsern, und Versuch einer Classification dieser Familie. St. Petersburg, 1826; T r u e R. H. The Botanical Gazette, 1893, v. XVIII, N 6, pp. 212—226; V a i l l a n t i u s S. Sermo de structura glorum... Lugduni Batavorum, 1718. V a n T i e g h e m P. Traité de Botanique. 1. 2. éd. Paris, 1891.