

Н. Н. КАДЕН

### МОРФОГЕНЕЗ ЗЕРНОВКИ \*

Gramineae-Bambusoideae характеризуются рядом примитивных признаков. Большинство представителей — древесные формы, распространенные в тропических и субтропических областях. В их соцветиях имеется большое число чешуй, в цветках — множественный андроцей. Поэтому наиболее примитивный тип плода естественно искать именно среди бамбуков (Holtum, 1956). Корнер (1949, 1953, 1954) показал, что в тропическом лесу широко представлены сочные плоды, семена которых распространяются животными эндозоохорно.

Весьма вероятно, что примитивные бамбуки обладали ягодовидной зерновкой. Но вопрос о том, представлен ли этот тип в чистом виде у современных Bambusoideae, остается открытым и зависит от исследования плодов *Ochlandra*. Этот род обладает сочными плодами и большим числом тычинок в цветке и по этому признаку тяготеет к более примитивным однодольным. Если бы оказалось, что зрелые семена его содержат обильный эндосперм, то предположение о первичности ягодовидной зерновки было бы подтверждено.

Если же подробно не изученные плоды *Ochlandra* окажутся похожими на те, которые имеет родственная *Melocanna*, то тогда ягодовидную зерновку следует рассматривать только как гипотетический примитивный тип, возможно давший начало всему разнообразию зерновок.

Что касается живорождающей ягодовидной зерновки, то почти полное поглощение эндосперма зародышем в период его формирования и прорастания семени на материнском растении заставляют считать ее вторичным приспособлением к особым условиям существования в тропических болотах. Как переходный к ней может рассматриваться плод *Dinnochloa scandens* Gamble, у которого эндосперм почти не сохраняется к зрелости, но живорождение как будто бы отсутствует.

Дальнейший ход морфогенеза был связан, по-видимому, с приспособлением к более сухим условиям обитания и с развитием из деревянистых растений травянистых, стебли которых не могут поддерживать тяжелые органы (Copper, 1949). Плоды становились сухими и более мелкими.

\* Под морфогенезом плодов мы понимаем не онтогенез их, как склонны делать, по-видимому, Н. И. Володарский (1959), Ф. Сайдлова (1959) и другие морфофизиологи, но становление отдельных типов («форм») в процессе филогенеза растений. Онтогенез входит в это более широкое понятие лишь как его составная часть.

У голой орешковидной зерновки, распространявшейся эндо- и синзоохорно, плотный перикарпий создавал достаточную защиту зародыша от неблагоприятных внешних воздействий. С перемещением отделяющего слоя вниз, на ось колоска, не только околоплодник, но и опадающие вместе с ним чешуи начинают выполнять функцию дополнительной защиты зародыша от повреждения, а также от преждевременного увлажнения и повторного высыхания. Так совершился переход к орешковидной зерновке с оболочкой. Этот тип встречается не только у тропических бамбуков (*Dendrocalamus* и др.), но и у *Zizania* и других травянистых представителей трибы Oryzeae, которая сохранила черты примитивного строения и в андрее (6 тычинок). Однако уже в пределах этого типа мы встречаем утоньшение перикарпия в нижней части плода и более плотный контакт его с семенем (*Bambusa*, *Gigantochloa*, *Schizostachyum*), что, несомненно, связано с развитием плотных цветковых чешуй и повышением их роли как защитных органов. Именно таким образом, по-видимому, произошла типичная зерновка с оболочкой, характерная для большинства злаков. Защита зародыша усиливалась с редукцией многоцветкового колоска до одноцветкового и с сохранением при плоде не только цветковых, но и колосковых чешуй (триба Paniceae).

Кроме того, опадение чешуй с зерновкой значительно усилило приспособительные возможности злаков к распространению диаспор. Не только уменьшение и облегчение плода, но и образование воздушных прослоек между ним и чешуями понижало удельный вес единицы распространения и давало возможность зерновкам преодолевать некоторые расстояния по ветру (*Briza*, *Poa*) и воде (*Paspalum*, *Eragrostis*).

Опушение на чешуях (например, *Holcus*, *Melica transsylvanica* Schur.), в основании их (*Phragmites*, *Calamagrostis*) или на остях (*Stipa*, *Aristida*) этому способствовало. Развитие острого каллуса и скрученных остей содействовало перемещению плодов по почве и зарыванию их в нее (*Avena*, *Stipa*, *Aristida*). С помощью волосков, остей (те же роды), острых или крючковидных шипиков (*Cenchrus*, *Tragus*) зерновки могли удерживаться на шерсти и переноситься эпизоохорно. В распространении типичных плодов злаков немалое значение имеют эндозоохория (*Sieglingia*, культурные виды) и антропохория. Специальные приспособления растений к последней имеются у сеgetальных сорняков, фенологический цикл и коэффициент парусности которых приближается к соответствующим показателям культурных видов (*Echinochloa*, *Bromus*, *Agropyron* и т. д.).

Вскрытие листовидной зерновки нельзя рассматривать как признак примитивного строения, непосредственно связывающий ее с первично вскрывающимися плодами. Оно происходит здесь вследствие ослизнения клеток мезокарпия таким образом, что внутренние слои его остаются склеенными с семенем (Каден, 1958). По-видимому, это очень своеобразное приспособление для расселения с помощью воды и, отчасти, эпизоохорного (приклеивание слизи к волосаному покрову и перьям животных и одежде человека) является вторичным. В этом убеждает нас не только то, что ближайшие родственники *Crypsis*, *Sporobolus* обладают типичной зерновкой с оболочкой, но и то, что в сухую погоду плоды *Crypsis* нередко опадают вместе с чешуями.

Точно так же и голые типичные зерновки произошли, по-видимому, из плодов с оболочкой. В одних случаях это имело место в природе (*Eragrostis*, некоторые *Agrostis*) и было связано с развитием очень мелких и легких плодов (анемохория). В других родах выпадение зерновок при созревании из чешуй, остающихся на растении, связано с деятельностью человека, специально выводившего голозерные виды, как наиболее

Удобные для использования в пищу (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf., *Secale cereale* L., *Avena nuda* и др.). В том и другом случае вторичность голых зерновок подтверждается наличием среди их ближайших родственников (*Triticum monococcum* L., *T. spelta* L., *Secale silvestre* Host., *Avena sativa* L.) зерновок, опадающих с чешуями. То же самое относится и к типичным зерновкам с покрывалом кукурузы, где у близкого вида имеются плоды с оболочкой (*Zea tunicata*).

Описанные вероятные морфогенетические связи между разными подтипами плодов злаков иллюстрируются рис. 1.

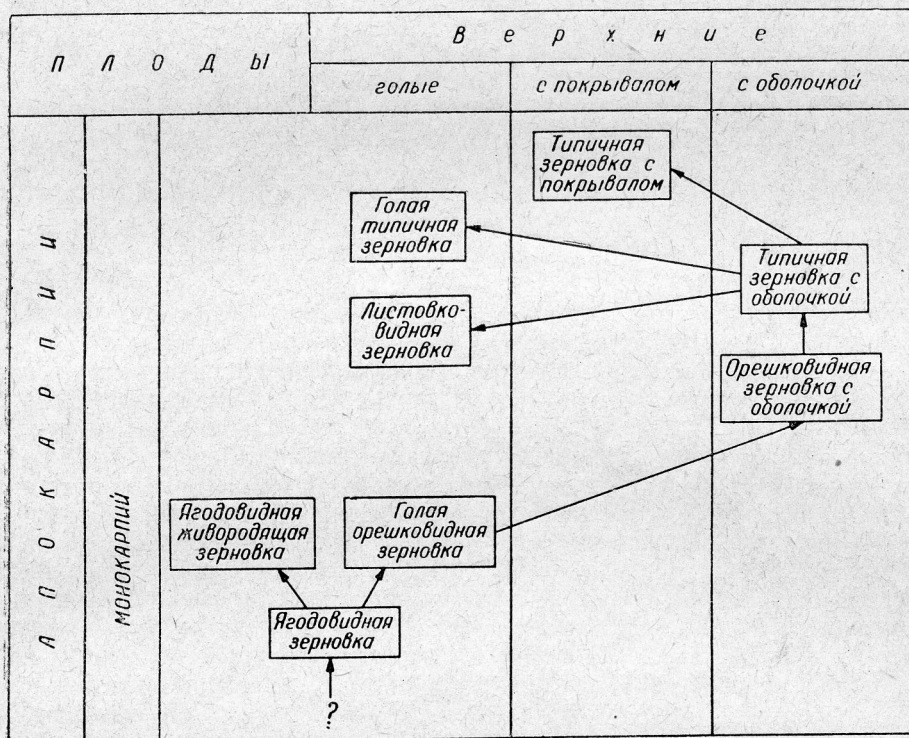


Рис. 1. Вероятные морфогенетические взаимоотношения типов плодов злаков

Приведенная ранее характеристика зерновки (Каден, 1961) и намеченный ход ее морфогенеза заставляют заново пересматривать вопрос о происхождении как этого карпологического типа, так и всего семейства Gramineae. Уже сейчас очевидно, что мономерный апокарпный плод не мог произойти из синкарпного. Вместе с тем оказывается неправомерным сближение злаков с Сурегасеae и выведение их из Liliiflorae и других порядков с синкарпным гинееем. Предков злаков и карпологического типа зерновки следует искать среди более примитивных апокарпных однодольных.

Московский университет, кафедра высших растений

#### ЛИТЕРАТУРА

Володарский Н. И. Совещание по морфогенезу растений. Тезисы докладов. 1. Изд-во МГУ, 1959, стр. 26—27; Каден Н. Н. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, 1958, № 3, стр. 113—123; Каден Н. Н. 1961. «Тр. совещания по морфогенезу

растений». Изд-во МГУ, стр. 307; Сайдлова Ф. Совещание по морфогенезу растений. Тезисы докладов. I. Изд-во МГУ, 1959, стр. 62—63; Corner E. J. H. *Annals of Botany*, 1949, N. S. v. XIII, N 52, pp. 367—414; Corner E. J. H. *Phytomorphology*, 1953, v. 3, N 4, pp. 465—476; Corner E. J. H. *Phytomorphology*, 1954, v. 4, N 3—4, pp. 263—274; Holttum R. E. *Phytomorphology*, 1956, v.6, N 1, pp. 73—90.