

Н. Н. КАДЕН

О ПОДТИПАХ ЗЕРНОВКИ

В предыдущей статье (Каден, 1961) мы пытались показать, что плоды злаков характеризуются достаточным числом общих признаков для того, чтобы считать их входящими в один основной карпологический тип — зерновку (*Caryopsis* Rich.). Однако наряду с типичными зерновками (*c. turica* m.) среди Gramineae встречаются и другие группы плодов, своеобразные черты которых позволяют выделить их в отдельные подтипы.

Одну из таких групп составляют плоды *Sporobolus*, *Crypsis* и *Heleocholea*, вскрывающиеся при намокании по брюшному шву, подобно листовке. Guégin (1898) предлагал называть их коробочками. Но мы не можем с ним согласиться. Именовань апокарпные плоды (Каден, 1958а, 1958б, 1959) злаков коробочками не следует, поскольку последний карпологический тип и без того представляет собой конгломерат форм, имеющих самое различное происхождение.

Доль (Döll, (1870) предложил для перечисленных выше родов название «ложная зерновка». Мы не можем принять и этот термин, поскольку так принято называть плоды злаков вместе с остающимися при них цветковыми и колосковыми чешуями (Каменский, 1931; Ленков, 1932; Майсурян и Атабекова, 1931 и др.), не говоря уже о том, что «ложные плоды» вообще не заслуживают права на существование в морфогенетической классификации под этим названием (Каден, 1947).

Наконец, для вскрывающихся плодов злаков Хаккель (1887) применяет термин «мешковидные» (*Schlauchfrüchte*). Нам кажется, что это понятие довольно неопределенно. Часто считают, что мешочки вскрываются неправильной щелью в любом месте пленчатого перикарпия (Dumortier, 1835) или даже вообще не имеют створок (Gaertner, 1788). Если здесь вскрывание происходит по брюшному шву, логичнее называть подобную зерновку листовковидной (*caryopsis folliculiformis* m.).

Несколько особняком среди злаков стоят и бамбуки. Holttum (1956), исследовавший их плоды более детально, выделяет следующие группы:

1. У *Arundinaria*, *Phyllostachys*, *Chusquea* перикарпий тонкий, «приросший» к семени, т. е. не отличающийся по существу от типичной зерновки (Каден, 1961).

2. У *Bambusa*, *Gigantochloa*, *Dendrocalamus*, *Schizostachyum*, *Guadua*, *Nasutus* и других родов вершина семени отделена полостью от утолщенной верхушки плода. Боковые стенки последнего в большинстве случаев довольно

тонки, находятся в контакте с семенем и, сморщиваясь при созревании в основании, дают возможность снаружи видеть зародыш (кроме *Dendrocalamus strictus* Nees.); у всех перечисленных родов перикарпий хотя и прилегает к семени, но может быть легко отделен у только что созревшего, но не высушенного плода.

3. У *Melocanna*, *Melocalamus* и *Ochlandra* плоды имеют толстый и мясистый околоплодник. К сожалению, они еще мало изучены. Более подробные сведения мы находим только о плодах *Melocanna bambusoides* Trin. (Stapf, 1904; Arber, 1934). Здесь мясистый околоплодник остается свободным от семенной оболочки, сильно утолщен и образует сравнительно крупное тело ($12,5 \times 7,5$ см), внешне не похожее на плоды злаков. Клетки перикарпия имеют утолщенные оболочки и содержат питательные вещества. Эндосперм редуцирован, зародыш с очень крупным щитком заполняет почти всю полость плода. Внутреннее строение плода *Ochlandra* никогда не описывалось, но по другим признакам этот род считается близкородственным *Melocanna*.

4. У *Dinochloa* (Holtum, 1956) имеется два типа плодов: мелкие, с плотным блестящим перикарпием и нормальным семенем злаков с обильным эндоспермом (*D. scandens* (Bl.) O. Ktze, *D. andamanica* Kurz) и более крупные (до 10 мм в диаметре в сухом виде) с мясистым перикарпием, сморщивающимся при высыхании и крупным зародышем, поглощающим при развитии эндосперм, за исключением его тонкого слоя (*D. scandens* Gamble).

Некоторые авторы (Голенкин, 1937; Hackel, 1887 и др.) эти плоды называли орехами и ягодами. При определении типа плода основное внимание они уделяли консистенции перикарпия.

Что касается ягод, то мы уже обращали внимание на то, что этот карпологический тип представляется чрезвычайно сборным, включающим в себя плоды самого различного происхождения. «Ягоды» бамбуков более родственны зерновкам других Gramineae, чем плодам с сочным перикарпием Liliaceae, Vacciniaceae и других семейств, объединяемым этим термином. Подобно тому как у *Actaea* они были названы нами сочной или ягодной листовкой (Каден, 1950), чтобы подчеркнуть морфогенетическую близость их с плодами типа *Consolida*, мы склонны назвать плоды *Melocanna*, *Melocalamus*, *Dinochloa* pp., *Ochlandra* ягодовидной зерновкой (*caryopsis bacciformis* m.). При этом плоды двух первых родов отличаются вторичным признаком почти полного поглощения эндосперма зародышем в период своего формирования и прорастанием на материнском растении. Это дает возможность выделить их в живородящую ягодовидную зерновку (*caryopsis bacciformis vivipara* m.). Переходной формой к ней будет плод *Dinochloa scandens* Gamble, указания на живорождение которой отсутствуют. Однако, как и у предыдущих родов, эндосперм в семени почти полностью поглощается щитком до наступления полной зрелости.

Существует ли ягодовидная зерновка с сохраняющимся эндоспермом у современных представителей Bambusoideae, не ясно. Она может быть лишь у *Ochlandra*, но плоды этого рода еще не изучены.

Аналогичным образом следует, по-видимому, поступить и с «орехами» бамбуков. Тип гинецея и семенезачатка, строение семени и его зародыша остаются по существу теми же, что и у остальных злаков. Поэтому представляется более логичным с точки зрения морфогенетической классификации отнести и их к зерновкам, отметив своеобразие перикарпия и меньший контакт его с семенем, добавив эпитет «орешковидная» (*caryopsis nuculiformis* m.). К орешковидным зерновкам следует отнести также и плоды некоторых Oryzaceae (*Zizania*, *Zizaniopsis*, *Luziola*, *Caryochloa*), нередко называемые орехами (Hackel, 1887).

Но в этот подтип не должен включаться плод кукурузы, хотя В. Г. Александров, О. А. Александрова и М. С. Яковлев (1944) настаивают на том, что он является орешком. Доказательства, приводимые ими в пользу такого мнения, легко можно опровергнуть.

1. Семезачаток *Zea* не поворачивается до анатропного положения, а лишь сильно изгибается и становится кампилотропным. Однако неправильно считать, что в трибе *Hordeae* имеется типично анатропный семезачаток, хотя некоторые авторы (Percival, 1921; Krauss, 1933) и применяют этот термин. Практическое отсутствие семеножки, образование того, что В. Г. Александров (1943) называет «плаценти-халазой», и изгибание нуцеллуса заставляют многих исследователей принять для характеристики семезачатка такие названия, как «почти анатропный» (Koenigke, 1896; Krauss, 1933), «амфианатропный» (Cooper, 1937), «семианатропный», «модифицированно анатропный» (Guignard, 1901; Poindexter, 1903; Miller, 1919; Stratton, 1923; Randolph, 1936) и «кампилотропный» (Andersen, 1927). Последнее наименование дано семезачатку *Zea*, представителю трибы *Festuceae*, у которых, как считают В. Г. Александров, О. А. Александрова и М. С. Яковлев (1944), также имеется настоящая зерновка. С другой стороны, один и тот же автор (Narayanawami, 1953, 1954) у одного рода семезачаток называет анатропным, а у другого из той же трибы *Panicaceae* — кампилотропным. Последнее наименование, или лучше «гемитропный», и должно быть сохранено, с нашей точки зрения, за всеми семезачатками злаков, поскольку каждый из них обнаруживает явный изгиб, который приводит к косо базальному положению в плоде зародыша, развивающегося близ микропилярного конца.

2. Плаценти-халаза не перемещается у *Zea* на брюшную стенку завязи, а остается базальной. Однако это перемещение происходит у различных злаков в разной степени. С этим связана и форма рубчика (точечная, продолговатая или линейная), которая является характерной для отдельных групп *Gramineae* (Nackel, 1887). Первая из них, связанная с наименьшим перемещением плаценти-халазы, приводится для *Agrostideae*, трибы, для которой, по мнению В. Г. Александрова, О. А. Александровой и М. С. Яковлева (1944), характерна настоящая зерновка.

3. У кукурузы на плоде не образуется бороздки. Последняя характерна вовсе не для всех злаков.

4. Плод маиса отрывается от оси початка, оставляя углубление, окруженное пленчатыми колосковыми и цветковыми чешуями и напоминающее плюску. Однако плюску имеет орех *Corylus*, образованный нижним димерным гинецеем. Орешек же является совершенно другим типом плода (Тахтаджян, 1948); он формируется из верхней завязи, но не имеет плюски. Поэтому использование внешнего сходства альвеолы початка, не опадающей с плодом, с плоской лещины и дуба в качестве доказательства того, что зерновка кукурузы должна называться орешком, совершенно не состоятельно. Еще менее удачен этот довод для представителей *Andropogoneae*, у которых нет и початка.

5. У *Zea* имеется один плодolistик, тогда как гинецей *Hordeae* считается тримерным. Но в наших сводках (Каден, 1958а, 1958б, 1959) было показано, что пестик всех злаков мономерен.

Таким образом, все доводы в пользу признания плода кукурузы орешком нельзя считать убедительными. Отличия его от зерновки *Hordeae*, скорее количественные и связанные с последней переходами, не имеют принципиального значения и не могут оправдать выделения особого карпологического типа в семействе. Маис так же обладает зерновкой, как и осталь-

ные злаки. Более того, плод *Zea* не может быть назван даже и орешковидной зерновкой.

Понятие зерновки мы несколько расширяем. Под этим термином нам кажется правильным понимать плод, образовавшийся из верхнего мономерного и апокарпного гинецея с единственным гемитропным двупокровным семезачатком, прикрепленным широкой и короткой семеножкой вдоль брюшного шва или в его основании. Перикарпий, мощно развитый или, чаще, тонкий, пленчатый, частично облитерированный во время созревания, свободный или плотно прилегающий к семени. Семя с оболочкой из внутреннего интегумента, нередко также частично облитерированного, с относительно крупным крахмалистым стекловидным или мучнистым эндоспермом и сильно развитым зародышем из многолистной почечки с колеоптиле, корешка с колеоризой, гипокотилия, щитка и эпибласта, расположенным в основании семени и обращенным к спинной стороне плода и нижней цветковой чешуе.

Внутри этого основного типа могут быть выделены листовковидная, ягодовидная и орешковидная зерновки. Кроме того, в морфогенетической классификации следует выделять подтипы в зависимости от сохранения при плоде окружающих его чешуй.

Московский университет, кафедра высших растений

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. «Сов. ботаника», 1943, № 4, стр. 24—35; Александров В. Г., Александрова О. А. и Яковлев М. С. «Сов. ботаника», 1944, № 6, стр. 63—75; Голенкин М. И. Курс высших растений. М., 1937; Каден Н. Н. «Вестн. Моск. ун-та», 1947, № 12, стр. 21—30; Каден Н. Н. «Бюл. МОИП», отд. биол., 1950, т. LV, вып. 6, стр. 71—90; Каден Н. Н. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, 1958а, № 3, стр. 113—123; Каден Н. Н. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, 1958б, № 4, стр. 111—117; Каден Н. Н. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, 1959, № 3, стр. 147—159; Каден Н. Н. «Труды совещания по морфогенезу растений». Изд-во МГУ, II, 1961, стр. 307; Каменский К. В. Основы сельскохозяйственного семеноведения. М.—Л., 1931; Леньков П. В. Семена сорных полевых растений Европейской части СССР. М.—Л., 1932; Майсурян Н. А. и Атабекова А. И. Определитель семян и плодов сорных растений. М.—Л., 1931; Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. МОИП, 1948; Andersen A. M. Journal of Agricultural Research, 1927, v. 34, N 11, pp. 1001—1018; Arber A. The Gramineae. A study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934; Cooper D. C. Journal of Agricultural Research, 1937, v. 55, N 7, pp. 539—551; Döll (J. C.). 36. Jahresbericht des Mannheimer Vereins für Naturkunde, 1870, SS. 54—58; Dumortier B. C. Essai cartographique présentant une nouvelle classification des fruits. Bruxelles, 1835; Gaertner I. De fructibus et seminibus plantarum I. Lipsiae, 1788; Guérin P. Journal de Botanique, 1898, v. XII, N 23—24, pp. 365—374; Guignard L. Journal de Botanique, 1901, v. XV, № 2, 37—50, Hackel E. Die natürlichen Pflanzenfamilien», 1887, II, 2, SS. 1—97, Leipzig; Holttum R. E. Phytomorphology, 1956, v. 6, N 1, pp. 73—90; Koernicke M. C. Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg.-Bezirks Osnabrück, 1896, LIII, N 2, SS. 149—185; Krauss L. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1933, 77, N 5, SS. 733—808; Miller E. C. Journal of Agricultural Research, 1919, v. XVIII, N 5, pp. 155—266; Narayanaswami S. Phytomorphology, 1953, v. 3, N 1—2, pp. 98—112; Narayanaswami S. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1954, v. 81, N 4, pp. 288—299; Percival J. The wheat plant. A monograph. London, 1921; Poindexter C. C. The Ohio Naturalist, 1903, IV, N 1, pp. 3—9; Randolph L. F. Journal of Agricultural Research, 1936, v. 53, N 12, pp. 881—916; Stapf O. The Transactions of the Linnean Society of London. 2 Ser. VI. Botany (1901—1905), 1904, v. IX, pp. 401—425; Stratton M. E. Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir 69, 1923, pp. 3—18.