

Губернскому
Константину Игнатьевичу
Мейеру
от автора

Н. Н. КАДЕН

СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПЛОДОВ ЗЛАКОВ

У многих цветковых растений, которые имеют односеменной невскрывающийся плод, образовавшийся из верхней завязи, именно он опадает с материнского растения на землю, не будучи окруженным никакими добавочными органами. Среди злаков к такой группе «голых» относятся плоды сравнительно немногих родов и видов, у которых колосковые и цветковые чешуи слабо охватывают зрелую зерновку и остаются на оси соплодия.

Это прежде всего ягoдoвидная зерновка (*caryopsis bacciformis* m.) некоторых бамбуков. Одни растения с плодами этого типа, по-видимому, приспособились только к эндозоохорному распространению семян (*Dinochloa scandens* Gamble). Другие (*Melocanna* и *Melocalamus*), кроме того, представляют собой яркий пример весьма специализированной барохории, связанной, несомненно, с обитанием в тропических болотах: их семя подобно семенам некоторых обитателей мангров (*Rhizophora* и др.) прорастает на материнском растении. В связи с тем что между созреванием и прорастанием зародыша нет периода покоя, наблюдается почти полное поглощение им эндосперма в период формирования. Эти плоды были выделены нами (Каден, 1961) под названием ягoдoвидной живородящей зерновки (*caryopsis bacciformis vivipara* m.).

Голая орешковидная зерновка (*caryopsis nuculiformis nuda* m.) некоторых бамбуков (например, *Dinochloa* spp.), по-видимому, распространяется также эндо- или синзоохорно, чему способствует довольно плотный перикарпий. Во всяком случае имеются указания на поедание грызунами плодов бамбуков (Brandis по Hackel, 1887).

Голая типичная зерновка (*caryopsis typica nuda* m.) представлена как у дикорастущих, так и у культурных растений. У первых (*Eragrostis*; некоторые виды *Agrostis*) мы встречаемся, вероятно, с приспособлением к распространению с помощью ветра, поскольку плоды этих родов очень мелкие и легкие (Hackel, 1887). У культурных видов (*Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf. и др.) голые зерновки обязаны своим происхождением исключительно влиянию искусственного отбора, который наследственно закрепляет признак нераспадения соплодий ко времени их зрелости. Диссеминация происходит здесь с помощью человека и лишь в более редких случаях простым опадением плодов (барохория) или выпадением их из чешуй вследствие раскачивания соломины (растения-баллисты).

К голым плодам следует относить также листовковидную зерновку (*caryopsis folliculiformis* m.), поскольку при намокании плод выходит из чешуй, остающихся на соплодии, и благодаря ослизнению ткани мезокарпия вскрывается продольной щелью, освобождая семя. Здесь мы встречаемся со своеобразным приспособлением к гидрохазии. Однако из-за развития клейкой слизи семена *Crypsis*, *Sporobolus* и некоторых других родов могут переноситься также и эпизоохорно, приклеиваясь к волосяному покрову и перьям животных и одежде человека.

Кажется, что к группе голых следует относить и плод *Zea mays* L., так как колосковые и цветковые чешуи заметны вокруг альвеол на початке. Однако чаще они, хотя бы частично, остаются в основании зерновки, но и в этом случае оказываются гораздо короче плода и охватывают только основание. Поэтому правильное считать, что кукуруза обладает типичной зерновкой с покрывалом (*caryopsis typica velata* m.).

Плоды «с оболочкой» встречаются у большинства злаков. Зерновка здесь опадает вместе с цветковыми чешуями, поскольку отделяющий слой закладывается в области оси колоска (*rachilla*) или ниже. К этой группе относится орешковидная зерновка с оболочкой (*caryopsis nuculiformis tunicata* m.), встречаемая у некоторых бамбуков (*Dendrocalamus*, *Bambusa* и др.; Каден, 1961) и у *Oryzaceae* (*Zizania*, *Luziola* и др.). Перикарпий ее утолщенный и плотный со всех сторон или только на верхушке, где чешуи оказывают меньшее защитное действие. Он может быть совершенно свободным от семени или контактирует с ним, но легко отделяется даже в зрелом плоде.

Типичная зерновка с оболочкой (*caryopsis typica tunicata* m.) — основной, наиболее распространенный карпологический тип у злаков. Она отличается от предыдущей более тонким пленчатым перикарпием, плотно прилегающим к семени, часто приклеивающимся и с трудом отделимым от него. У форм с одноцветковым колоском ось его слабо развита и обычно незаметна на отделяющейся от материнского растения диаспоре, но иногда имеет вид короткого стерженька под нижней цветковой чешуей или участвует в образовании более или менее острого каллуса (*Stipa*, *Lasiagrostis*, *Ptilagrostis*). Подобный же каллус находится при плоде, образуемом из самого нижнего цветка дву-многоцветкового колоска у *Avena sativa* L. и некоторых других видов овса (у *A. bruhsiana* Grun. до 10 мм длиной) или у всех плодов колоска (*A. fatua* L. и другие «осыпающиеся» представители рода). Кроме того, при распадении такого соплодия со стороны верхней цветковой чешуи в нижней половине диаспоры ясно заметен прямой цилиндрический или (чаще) сплюснутый и изогнутый стерженек — членик оси колоска (у *Psathyrostachys* длиной до 5 мм). Его верхняя скошенная поверхность соответствует каллусу или подковке, расположенной выше единицы распространения.

Развитие острого каллуса и гигроскопических скручивающихся остей связано с приспособлением к автохории и укреплению в почве (Hackel, 1887). Так, у *Avena sterilis* L. и других дикорастущих и сорных видов овса опадающая от материнского растения диаспора состоит из двух зерновок с цветковыми чешуями. Две длинные коленчатые ости их при увлажнении начинают вращаться, верхние части их перекрещиваются, давят друг на друга и, с силой соскальзывая, заставляют единицу распространения отскочить довольно далеко от первоначального места. Если при этом каллус служит только опорой, то при самозарывании он облегчает проникновение в почву, а располагающиеся над ним жесткие вверх направленные волоски затрудняют обратное движение внедрившихся чешуй с зерновками. Ввинчивание осуществляет здесь коленчатая гигроскопическая ость, кото-

рая при высыхании скручивается в нижней части, а при намокании раскручивается. Верхушка ости служит при этом опорой. Такого рода приспособления имеют плоды с оболочкой *Stipa*, *Heteropogon contortus* Roem. et Schult., *Avena fatua* L., *A. barbata* Pott., *Aristida hydrometrica* R. Br. и целые колосья *Aegilops ovata* L. При попадании подобных диаспор в шерсть овец они проникают через кожу и могут вызвать воспаления со смертельным исходом. Отсюда ясна необходимость прекращать выпас на пастбищах, где растут эти злаки, на время их плодоношения.

Зерновка обычно располагается свободно между цветковыми чешуями и удерживается в таком положении только тем, что более или менее плотно охватывается ими. Однако у видов *Hordeum* и некоторых других родов чешуи плотно приклеиваются к зерновке, хотя и могут быть отделены при намачивании. У ряда злаков отделяющий слой при созревании плодов залагается под основанием колоска (например, у *Panicum*, *Setaria* и других родов трибы Paniceae, *Aegilops* и т. д.) или между двумя парами колосковых чешуй (*Anthoxanthum*, *Phalaris*), вследствие чего зерновка опадает, окруженная не только цветковыми, но и колосковыми чешуями в числе 2—3. Иногда (*Euchlaena*, *Tripsacum*, *Coix*—см. Hackel, 1887) они вместе с члеником оси колоска образуют гладкий и твердый покров, опадающий вместе с плодом и снабженный отверстиями для выхода корешка зародыша при прорастании.

Если соплодием является сложный колос, то при плоде может сохраняться и членик его оси (например, у *Triticum monococcum* L.). Единичей распространения нередко оказывается и группа колосков. Только в том случае, когда лишь один из них плодущий, а остальные бесплодные (*Critesion*, *Hordeum sect. Stenostachys*) или тычиночные (*Hierochloe*, *Arrhenatherum*), такую диаспору можно считать еще с некоторой натяжкой «плодом с оболочкой» из цветковых и внецветковых органов растения. Но при опадении целого колоска (*Aegilops ovata* L., *Agropyron triticeum* Gaertn.), группы плодущих колосков (*Tragus racemosus* (L.) Desf., *Cenchrus pubescens* (Nees) Steud., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski) или совокупности покрытых цветковыми чешуями зерновок одного колоска (*Avena strigosa* Schreb. и другие «нераспадающиеся» виды овса) такие агрегации следует уже относить к отделяющимся от материнского растения соплодиям.

Чешуи, сохраняющиеся при плодах, прежде всего выполняют функцию дополнительной защиты зародыша от повреждения, преждевременного увлажнения и повторного высыхания. Кроме того, очень важна их роль как средства распространения. Они значительно увеличивают парусность плодов, поскольку при ничтожном весе обладают значительной поверхностью. Это очень облегчает перенос зерновок ветром по типу крылаток (*Holcus*, *Briza*— Hackel, 1887; *Poa annua* L.— Arber, 1934).

Наличие на чешуях, члениках оси и остях волосков можно рассматривать как приспособления для увеличения дальности полета (*Melica transsylvanica* Schur, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (до 25 миль!); *Phragmites communis* Trin., виды *Stipa* и многие другие— Ridley, 1930). Легкий колючий шар, быстро передвигающийся по земле и воде под воздействием ветра, образует соплодие *Spinifex squarrosus* L. (Hackel, 1887; Arber, 1934).

Наличием воздуха между зерновкой и чешуями и среди трихом сильно увеличивается также способность единиц распространения к плаванию (*Paspalum vaginatum* Sw, *Eragrostis plumosa* Link. и др.— Ridley, 1930). Наконец, те же волоски и шипики дают возможность плодам злаков расселяться, цепляясь за шерсть животных (*Calamagrostis*, *Alopecurus pratensis* L., *Hordeum leporinum* Link. и др.— Ridley, 1930). Более действенным средством эпизоохории являются крючковатые щетинки на нижней цветко-

вой чешуе у *Tragus racemosus* (L.) Desf., шипы на ней у *Cenchrrotheca lappa- cea* Desv. или в основании колоска у *Cenchrus tribuloides* L. и других видов рода (Hackel, 1887; Ridley, 1930), а также винтообразные ости у *Strepto- chaeta* (Hackel, 1887; Goebel, 1895).

Муравьи переносят зерновки *Melica nutans* L. ради сочного придат- ка из недоразвитых цветков (Sernander, 1906; Ulbrich, 1928). Плоды многих злаков распространяются птицами, проходя частично неповреж- денными через их пищеварительный канал (например, *Sieglingia decum- bens* Bernh.— Woodruff-Peacock, 1916, а также многие культурные виды).

Очень большое значение в расселении Gramineae имеет, конечно, че- ловек, под влиянием которого сильно изменили свои первоначальные ареалы не только специально разводимые им культурные злаки, но также и мно- гие сорные (*Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult; виды *Bromus*, *Agropyron repens* (L.) P. B., *Poa annua* L. и др.), а также дикорастущие растения, перевозимые вместе с сеном.

Московский университет, кафедра высших растений

ЛИТЕРАТУРА

- Каден Н. Н. «Гр. совещания по морфогенезу растений». Изд-во МГУ, 1961, т. II, стр. 312; A g b e r A. The Gramineae. A study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934; G o e b e l K. Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora, 1895, Bd. 81, H. 1, SS. 17—29; H a c k e l E. Gramineae in A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1887, II, H. 2, SS. 1—97; R i d l e y H. N. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, 1930; S e r n a n d e r R. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, 1906, 41, N 7, SS. 1—410; U l b r i c h E. Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Biologische Studienbücher von W. Schoenichen. VI. Berlin, 1928; W o o d r u f f - P e a c o c k E. A. The Journal of Botany British and Foreign, 1916, v. LIV, pp. 359—360.