

ФИЛОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ

М. С. Яковлев

**Морфологические типы зародыша и филогения злаков**

(Представлено А. Л. Тахтаджяном 11 XII 1947)

В результате многолетних исследований по морфогенезу зародыша, развитию мегагаметофита, морфологии крахмальных зерен и мозаики эндосперма эволюция сем. Gramineae нам представляется в следующем виде\* (см. схему на стр. 91.).

В целом, морфологии зародыша злаков присущ единый морфолого-анатомический тип и это вполне соответствует монофилетическому происхождению этого обширного семейства. Однако в общей эволюции злаков весьма рано наметилось по меньшей мере две мощных линии прогрессивной эволюции, каждая из которых привела к образованию своих морфологических типов зародыша.

Две основные линии эволюционного процесса злаков характеризуются и своими типами зародыша.

Для первой из них, куда вошли ряд триб от Bambuseae до Poaceae, морфология зародыша кратко может быть охарактеризована следующим образом.

От семедольного узла или места перехода проваскулярной меристемы стебля к центральному зародышевому корню отходят с одной стороны срединный пучок второго листа, а с другой — общий пучок, включающий в себе семедольный и колеоптилярные пучки. Общий пучок на некотором расстоянии от семедольного узла разветвляется, образуя с одной стороны два пучка, идущие в колеоптиле, а с другой — один семедольный пучок, идущий в щиток.

При отхождении от колеоптилярного узла семедольный пучок образует коленчатый изгиб, после чего следует в щиток. В районе сгиба семедольного пучка (немного ниже колеоптилярного узла.) залегает

\* Наши исследования по эмбриогенезу, морфологии зародыша и эндосперма подробно изложены в подготовляемой к печати монографии „Опыт построения системы злаков на основе изучения структуры эндосперма и морфологии зародыша“. В работу вошли данные по изучению плода у представителей более двухсот родов почти всех триб злаков. Настоящая статья представляет собою извлечение из этой монографии.

зона активной меристемы, благодаря деятельности которой происходит удлинение первого междоузлия. В результате этого колеоптиле вместе с почечкой при прорастании выносятся на поверхность почвы, и в первом междоузлии образуется два параллельно идущих пучка: коровой (восходящий) и стелярный (нисходящий).

Колеоптиле с точкой роста стебля и зачатками листьев сидят под некоторым углом к центральному зародышевому корешку. Такое положение обусловлено всем ходом эмбрионального развития и обычно приводит к возникновению складки или хорошо заметного эмбрионального выступа на стороне, противоположной щитку.

Для второй линии эволюции свойственны иные черты структуры и общей морфологии зародыша.

От семедольного узла отходят с одной стороны срединный пучок второго листа, а с другой—семедольный пучок, который по направлению вверх следует в виде общего пучка. В отличие от первого типа приращение семедольного пучка к общему пучку происходит значительно ниже колеоптилярного узла, притом в непосредственной близости к семедольному узлу. Это весьма существенное различие, в результате которого создается иное взаимоотношение в проваскулярной меристеме основных органов зародыша.

Первое междоузлие становится более длинным, чем в первом типе. Колеоптилярный узел высоко приподнимается над семедольным узлом. Зона активной меристемы не соприкасается с семедольным пучком, а располагается непосредственно под колеоптилярным узлом. Поэтому при прорастании зародыша не образуется корового (восходящего) пучка, а остается только общий стелярный (восходящий) пучок.

Колеоптиле с почечкой по отношению к центральному зародышевому корешку сидят на одной прямой оси и, естественно, в таком случае не образуют эмбрионального выступа. В тех случаях, когда имеет место отклонение почечки и корешка от прямой оси, наблюдается возникновение эмбрионального выступа (эпипласта), но при этом не нарушается взаимоотношение проваскулярных тяжей; оно сохраняется тем же, как это свойственно данному типу.

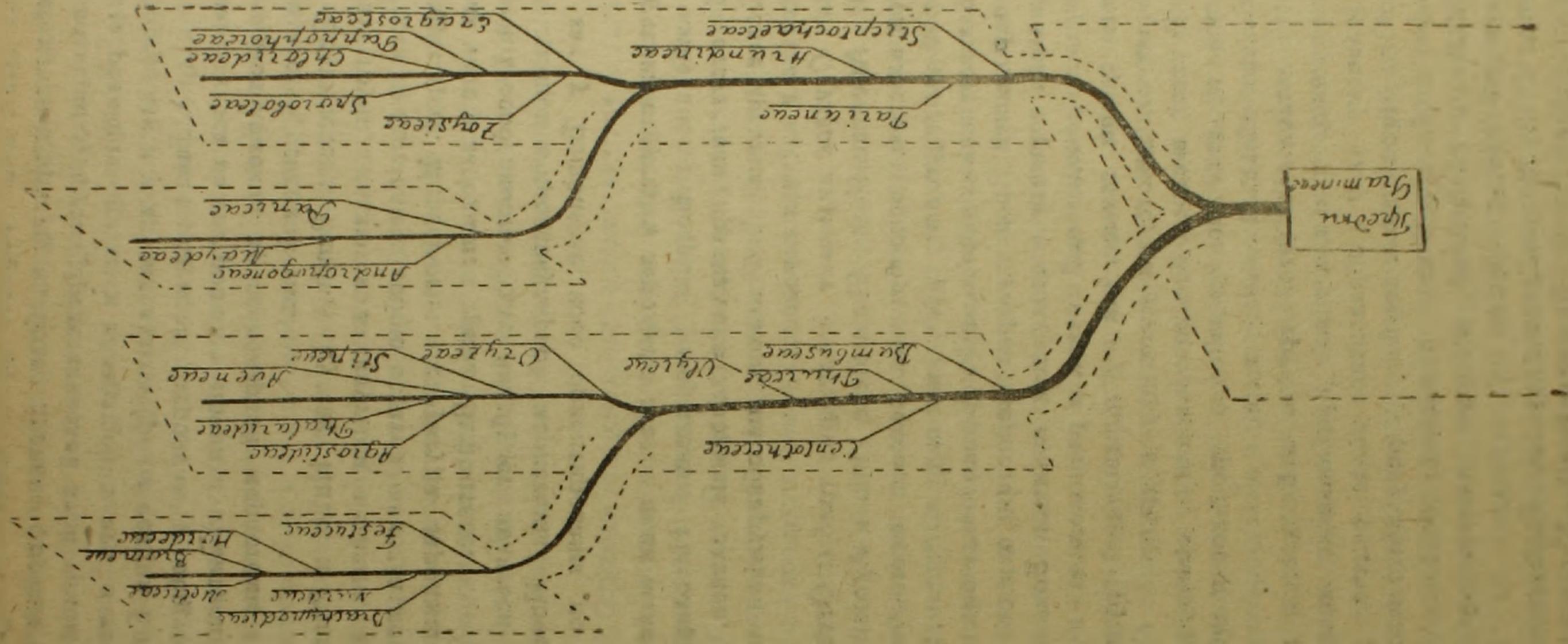
Описанные нами две линии эволюции с их основными типами зародыша включают в себе ряд отклонений, свойственных тому или иному ряду триб. Но эти морфоанатомические изменения легко могут быть поняты и выведены из основных типов. Это позволило нам объединить ряд триб в условные группы, для которых свойственно наличие общих черт структуры и морфологии зародыша.

Рассмотрим группу триб, которые филогенетически связаны с первым типом зародыша.

*1 группа Bambuseae.* Сюда мы относим следующие трибы: *Bambuseae* Nees., *Phareae* Stapf., *Olyreae* Hubb. и *Centotheseae* Benth.

Особое место в этой группе занимает триба *Bambuseae*, как единственная среди злаков, в плодах представителей которой отсутствует эндосперм. Щиток или семедоля, в этом случае, превратилась

Схема основных путей эволюции злаков.



в орган запаса питательных веществ (представители секции *Melacarpaeae*). Данный признак присущ наиболее древним формам *Bambuseae*. В процессе эволюции у других представителей этой трибы в дальнейшем произошла редукция щитка и превращение его в такой же абсорбционный орган как и у других злаков (роды секции *Eubambuseae*, *Agundinariae* и др.). Такая редукция затронула и общую организацию зародыша; почечка из анатропного приняла гемитропное положение. При этом расположение проваскулярной меристемы в осевых органах сохранило свой основной тип.

Трибы: *Centotheseae* Benth., *Olyreae* Hubb. и *Phareae* Stapf., входящие в эту группу, являются замкнутыми ветвями, которые по всей вероятности представляют собою остатки некогда мощных, а теперь затухающих триб. Морфология и структура зародыша здесь несет ряд общих черт с зародышем трибы *Bambuseae*.

Характерной особенностью для них будет являться слабая дифференциация органов и проваскулярной меристемы. Почечка и корешок так же, как у *Bambuseae*, косо ориентированы по отношению друг друга.

При изучении структуры зародыша злаков нами выявлена весьма интересная особенность. Вопреки утверждению Нетолицкого [Netolitzky (<sup>1</sup>)] об отсутствии крахмала в зародыше злаков, у представителей наиболее древних триб злаков, мы обнаружили обильное отложение крахмала в клетках зародыша.

*II группа Oryzeae* включает следующие трибы: *Oryzeae* Kunth., *Stipeae* R. Br., *Aveneae* Nees., *Phalarideae* Link. и *Agrostideae* Kunth.

Несмотря на столь разнообразные условия местообитания представителей триб, входящих в эту группу, как напр., *Oryzeae*, *Stipeae* и др., все же они обладают весьма однородной морфолого-анатомической структурой своих зародышей. Проваскулярная меристема первого междоузлия у них представлена коровым и стелярным пучками. Зона активной меристемы окружает семедольный пучок и расположена в районе под колеоптилярным узлом, так же, как и у предыдущей группы. Почечка и корешок сидят под некоторым углом друг к другу.

Группа *Oryzeae* в своем распространении по сравнению с предыдущей группой продвинулась из районов тропиков и субтропиков в районы умеренных областей земного шара.

Среди представителей этой группы наблюдается тенденция к уменьшению корового пучка, а также приближение колеоптилярного узла к семедольному узлу и образование более сидячей почечки, менее изогнутой по отношению к корешку, в результате чего наблюдается уменьшение элибласта. В этом отношении особенно выделяются трибы *Agrostideae* и *Phalarideae*, которые являются как бы переходными к следующей — третьей группе.

*III группа Festuceae* объединяет трибы: *Festuceae* Nees., *Bromeae* Nevski, *Meliceae* Nevski, *Hordeae* Benth., *Nardeae* Rchb. и *Brachypodieae* (Hayek) Roshev.

Эти трибы (за исключением *Brachypodieae* и *Nardeae*) представляют собой наиболее молодую, но весьма мощную группу, которая в своем генезисе исходит от того же общего корня, что и предыдущая группа, но в значительной степени отличается от них характером проваскулярной меристемы. Представители этой группы в своем распространении продвинулись от тропиков до заполярья и приспособились к условиям местообитания в умеренных и холодных странах с их относительно коротким вегетационным периодом. В соответствии с этим произошли изменения и в анатомической структуре самого зародыша. Эти изменения пошли по линии редукции корового пучка, приближения зоны активной меристемы к точке роста стебля и образования глубоко сидящей почечки на эмбриональной оси зародыша. Первое междоузлие здесь очень короткое. Апикальная часть оси зародыша в момент прорастания не образует удлиненного первого междоузлия, а заканчивается как бы площадкой из сближенных междоузлий, которые при благоприятных условиях быстро выбрасывают цветонос в виде соломки.

Группа *Oryzeae* представляет собою прямое и дальнейшее развитие группы *Bambuseae*. Поэтому эти две группы в нашей схеме представлены на одной плоскости. Морфология зародыша у представителей триб группы *Oryzeae*, несмотря на различные условия местообитания (гидрофитный и ксерофитный образ жизни), сохранили в себе общий тип зародыша, весьма напоминающий собою тип зародыша группы *Bambuseae*.

Группа *Festuceae* на схеме представлена в иной плоскости благодаря значительному расхождению в морфологии зародыша по сравнению с предыдущими группами. Беря начало от одной и той же основной эволюционной линии и обладая общими чертами морфологии зародыша, как и у двух предыдущих групп, представители группы *Festuceae* все же имеют несколько иную структуру зародыша. Почечка и корешок здесь сильно сближены; проваскулярный пучок, идущий из щитка, не образует корового и стелярного пучков, а представляет собою единое образование; зона активной меристемы располагается над проваскулярным пучком ближе к стеблевой точке роста. Вся организация зародыша носит адаптивный характер к неблагоприятным условиям произрастания в умеренных и холодных поясах земного шара, где гл. обр. и встречаются представители группы *Festuceae*.

Перейдем к группам триб, связанных со вторым основным типом зародыша.

IV группа *Streptochaeteae* объединяет три трибы: *Streptochaeteae* Hubb., *Parlaneae* Hubb. и *Arundineae* Reiche.

Если исходить из схемы внутрисемейственной эволюции злаков Рожевица (<sup>2</sup>), то следовало бы ожидать у *Streptochaeteae* наличие зародыша, морфологически сходного с таковым у *Bambuseae* поскольку эти две трибы ближе всего стоят к гипотетическим предкам злаков.

Триба *Streptochaeteae* по Рожевицу через неизвестные промежу-

точные формы дает начало Bambuseae. Следовательно, генетически казалось бы, что эти трибы должны быть близки между собою и обладать чертами общей структуры. Однако, морфология зародыша и эндосперма у Streptochaeteae носят иной характер. Это позволяет нам допустить независимое происхождение этих двух древнейших триб, каждая из которых имеет свой тип зародыша, резко отличный один от другого. Трибы Streptochaeteae, также как и Bambuseae являются первыми боковыми ветвями двух независимых линий в общей эволюции злаков.

В эту группу включена триба Parlaneae, распространенная в своем местообитании так же, как и Streptochaeteae в лесной Южной Америке. Рожевиц считает ее реликтом нижнетретичного периода.

К этой группе мы относим и трибу Arundineae, которая является одной из наиболее древних групп злаков, ископаемые остатки которых (Phragmites) найдены уже в меловых отложениях. Габитуально напоминают бамбуковые, от которых вероятно и обособились [Рожевиц<sup>(?)</sup>, стр. 35)].

Древнее происхождение Arundineae не возбуждает сомнений; об этом свидетельствуют данные палеоботаники. Но обособление тростниковых от бамбуковых, по нашим данным, весьма сомнительно и едва ли можно базироваться только на габитуальном сходстве.

Морфологически зародыш Arundineae с одной стороны примыкает к Streptochaeteae, а с другой — к представителям группы Eragrosteae и морфологически весьма далек от представителей группы Bambuseae, с которыми сближает их Рожевиц.

Характерной чертой морфологии зародыша этих двух триб является слабая дифференциация основных органов зародыша и проваскулярной меристемы, а также наличие в клетках зародыша крахмала, что присуще и другим представителям злаков, ареал которых приурочен к тропикам. Почечки и корешок расположены на оси зародыша прямо противоположно друг другу. Поэтому эпибласта здесь не образуется. Спускающаяся часть цветка свободна и не сливается с колеоризой.

В группа Eragrosteae весьма многочисленная. Сюда входят следующие трибы: Eragrosteae Benth., Chlorideae Kunth., Pappophoreae Kunth., Sporoboleae Benth. и Zoysiaeae Miq.

Вся эта подгруппа в отношении морфологии зародыша и структуры эндосперма весьма однородна. Во всех случаях щиток делится на три хорошо выраженные района, причем средний район, т. е. место причленения щитка к оси зародыша представлен тонкой перемычкой, а колеоптиле с точкой роста расположены выше последней, в результате чего образуется удлиненное первое междоузлие. Проваскулярная меристема, идущая из щитка, причленяется к проводящей системе корня в районе семедольной пластинки. Почечка и корешок у некоторых триб сидят под небольшим углом друг к другу, что приводит к образованию складки или эпибласта (Sporoboleae, Chlorideae и др.).

Трибу Zoysiaeae этой подгруппы можно считать переходной к сле-

дующему, последнему ряду триб, объединенных нами в группу Paniceae.

VI группа Paniceae по морфологии зародыша наиболее однородна и объединяет собою три трибы: Paniceae R. Br., Andropogoneae Presl. и Maydeae Math. Это обитатели, главным образом, саванн, продвинувшиеся в своем распространении от тропиков в районы умеренных поясов. Трибы: Paniceae и Andropogoneae по родовому составу весьма многочисленны. Лишь триба Maydeae, как наиболее молодая и последняя ветвь этой группы, представлена всего лишь 7 родами.

Филогенетическая группа Paniceae, последнее звено в общей эволюции, связанной со вторым типом зародыша. В этой группе в наибольшей степени, чем предыдущих группах, проявились такие особенности морфологии зародыша, как, например, сильное удлинение первого междоузлия, что связано с значительным удалением колеоптиля и колеоптилярного узла от места отхождения щитка от оси зародыша, причленение проваскулярной меристемы непосредственно к семедольной пластинке, редукция корового пучка, и, наконец, расположение почечки и корешка на одной прямой оси зародыша и полное исчезновение эпибласта.

Группа Paniceae характеризуется и рядом других анатомических признаков, как, например, венцовым расположением хлорофиллоносной паренхимы вокруг жилок листа, однородной мозаикой эндосперма, особым типом развития мегагаметофита, или зародышевого мешка [Александров В. Г., Александрова О. Г. и Яковлев М. С. (1)].

В настоящее время на основе данных палеоботаники, морфологии и эмбриологии, как нам кажется, можно лишь говорить о направлении эволюционного процесса, не предрешая при этом вопроса об исходных формах, давших начало той или другой трибе. От правильного решения основных путей эволюции в конечном счете зависит и создание естественной, филогенетической системы и внутри самого семейства.

Бот. Инст. им. В. Л. Комарова

Академии Наук СССР

Ленинград, 1947, ноябрь.

Մ. Ս. ՅԱԿՈՎԼԵՎ

**Յոգեցողությունների օտար մորճոլոգիական սիպերը  
եվ ցրանց ճիլոգենիան**

Սաղմի մորճոգենների, մեգազամեոտոֆիտի մորզիկայի զարգացման, օսլայի իստիկների մորճոլոգիայի և էնդոսպերմի մորզիկայի բազմաթիվ ուսումնասիրությունների հիման վրա, հեղինակը եկել է այն եզրակացություն, որ սորենազգիների սղմի մորճոլոգիային հատուկ է միասնական մորճոլոգո-սինատոմիական տիպ. որը միանգամայն համապատասխանում է այդ ընդարձակ ընտանիքի մոնոֆիլետիկ ծագմանը:

Այնուամենայնիվ, շատ վաղ առանձնացվել են պրոգրեսիվ էվոլյուցիայի առնվազն երկու հար գծեր, որոնցից յուրաքանչյուրն առաջացրել է սղմի մորճոլոգիական որոշակի տիպ:

Ցորենագրիների էվոլյուցիոն պրոցեսի երկու հիմնական գծերը բնորոշվում են իրենց սազմերի տիպերով:

էվոլյուցիայի առաջին գիծը կազմում են՝ Bambuseae Ness., Phareae Stapf., Olyrae Hubb., Centotheceae Benth., Oryzae Kunth., Stipeae R. Br., Aveneae Ness., Phalarideae Link., Agrostideae Kunth., Festuceae Ness., Bromeae Nevski, Meliceae Nevski, Hordeae Benth., Nardeae Rchb. և Brachypodieae (Hayek) Roshev. տրիբները:

Օտղմի երկրորդ հիմնական տիպը բնորոշում են Streptochaeteae Hubb., Parianeae Hubb., Arundineae Reidb., Eragrosteae Benth., Chlorideae Kunth., Pappophoreae Kunth., Sporoboleae Benth., Zoysiae Miq., Ponticeae R. Br., Andropogoneae Presl., Maydeae Math. տրիբները:

Ներկայումս, պալեոբոսանիկայի, մորֆոլոգիայի և էմբրիոլոգիայի ազյայների հիման վրա, ինչպես մեզ թվում է, կարելի է խոսել էվոլյուցիոն պրոցեսի ուղղության մասին, առանց կանխորոշելու այն նախնական ձևերի հարցը, որոնք սկիզբ են տալիս այս կամ այն տրիբին:

էվոլյուցիայի հիմնական ուղիների հիշատակումը է կախված, վերջին հաշվով, ֆիլոգենետիկ թիստեմի ստեղծումը նաև ընտանիքի սահմաններում:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. В. Г. Александров, О. Г. Александрова и М. С. Яковлев. Сов. Бот. № 5—6, 1944. 2. Р. Ю. Рожевиц. Сборн. научных работ БИН. 1946. 3. F. Netolitzky Anatomie der Angiospermen—Samen, 1926.