

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Пермский государственный университет

Кафедра ботаники и
генетики растений

Семейство Злаки

Методические указания по большому практикуму

Пермь 1999

Составитель: д-р биол. наук С.А. Овеснов

УДК 582.542.1

Семейство Злаки: Методические указания по большому практикуму / Перм. ун-т; Сост. С.А. Овеснов. – Пермь, 1999. – 56 с.

Издание содержит материал, позволяющий студентам при изучении ими данного раздела большого практикума получить ясное представление об особенностях морфологии, анатомии и систематики злаков.

Предназначено студентам 4 курса биологического факультета (специализация “Ботаника”).

Ил. 14, библиогр. 16 назв.

Печатается по постановлению методической комиссии биологического факультета Пермского университета

Введение

Семейство злаков – *Poaceae* Barnh. (= *Gramineae* Juss.) – является одним из крупнейших космополитических семейств покрытосеменных растений общеземной флоры, насчитывающее до 10300 видов и около 900 родов. Из-за обилия синонимов и очень различного понимания объёма таксонов число родов и видов, входящих в семейство, может быть подсчитано лишь достаточно приблизительно.

Ареал этого семейства охватывает всю сушу земного шара, включая территории, покрытые льдами. Такие роды как мятлик (*Poa*), овсяница (*Festuca*), щучка (*Deschampsia*), лисохвост (*Alopecurus*) и некоторые другие доходят до северного (в Арктике) и до южного (в Антарктике) пределов существования цветковых растений. Среди поднимающихся наиболее высоко в горы цветковых растений злаки также занимают одно из первых мест.

Для злаков характерна относительная равномерность их распространения на Земле. В тропических странах это семейство примерно так же богато видами, как и в странах с умеренным климатом, а в Арктике оно занимает первое место среди других семейств по количеству видов. Следует отметить, что среди злаков относительно мало узких эндемиков.

Злаки – одно из наиболее важных в хозяйственном отношении семейство покрытосеменных. К нему относятся основные пищевые растения (пшеница, рис, кукуруза и другие, менее широко культивируемые – рожь, ячмень, овёс, сорго, просо и др.), также дающие и ценный корм для животных. В тропиках широко культивируется сахарный тростник. Большое число видов злаков вводится в культуру как кормовые растения, а многие из них выращиваются на многих континентах (как, например, тимофеевка луговая, овсяница луговая, костёр безостый, ежа сборная и др.). Используются злаки и как декоративные растения, в первую очередь как газонные, а также для сухих букетов и в одиночных посадках (например, пампасская трава – *Cortaderia selloana*). Некоторые из них являются сырьём для целлюлозно-бумажного производства (особенно бамбуки и тростники), а также дают строительный и поделочный материал (бамбуки). Ряд видов содержат ароматические вещества, используемые в парфюмерии, пищевой и ликёроводочной промышленности. Многие являются хорошими закрепителями песков и используются при рекультивации

послепромышленных земель. Злаки также играют огромную роль в природе, образуя многочисленные злаковые группировки (степи, прерии, луга), которые имеют большое хозяйственное значение в качестве пастбищ и сенокосов.

Морфология злаков

Семейство злаков представляет собой вполне обособленную естественную группу, которую ещё задолго до возникновения ботаники, как науки, люди умели более или менее хорошо различать среди других растений по обычно травянистым членистым стеблям – солоmine, по метельчатым или колосовидным соцветиям с цветками, прикрытыми чешуйками вместо окрашенных венчиков, а главное, по той пользе, которую они им доставляли как хлебные или кормовые растения.

Злаки – одно-, дву- или многолетние растения, обычно травянистые, за исключением сравнительно немногих родов и видов, которые представлены кустарниковидными или даже древовидными жизненными формами, как многие представители бамбуковых (*Bambuseae*). Соцветие верхушечное, редко пазушное, состоящее из многочисленных (реже немногих) колосков, собранных в виде колоса, метёлки или кисти.

Растут злаки отдельными кустиками или более или менее густыми дерновинами, с мочковатыми корнями или с корневищем, нередко длинным и ветвистым. Стебель – цилиндрический, редко более или менее сжатый с боков, простой или ветвистый, прямостоячий или же лежачий и укореняющийся в узлах; редко – лазающий. У большинства злаков стебель представляет собой соломину, то есть состоит из полой трубки с поперечными перегородками из сравнительно плотной ткани лишь в узлах. Листорасположение в большинстве очередное, двухрядное. Листья состоят из трубчатого, обычно незамкнутого, влагалища, линейной или ланцетной листовой пластинки и язычка. Пластинка листа с параллельным жилкованием, иногда она вдоль свёрнута. Язычок расположен на брюшной стороне влагалищно-пластинчатого сочленения; обычно он имеет вид небольшой притупленной, заострённой или расщеплённой плёнки.

Колоски злаков (рис. 1) состоят из чешуй и органов цветка, расположенных на укороченной колосковой оси в два ряда. В каждом колоске имеется от 1 до 10 (иногда до 30) обоеполых, редко однополых цветков, причём из них иногда недоразвиты или верхние, или нижние, или те и другие.

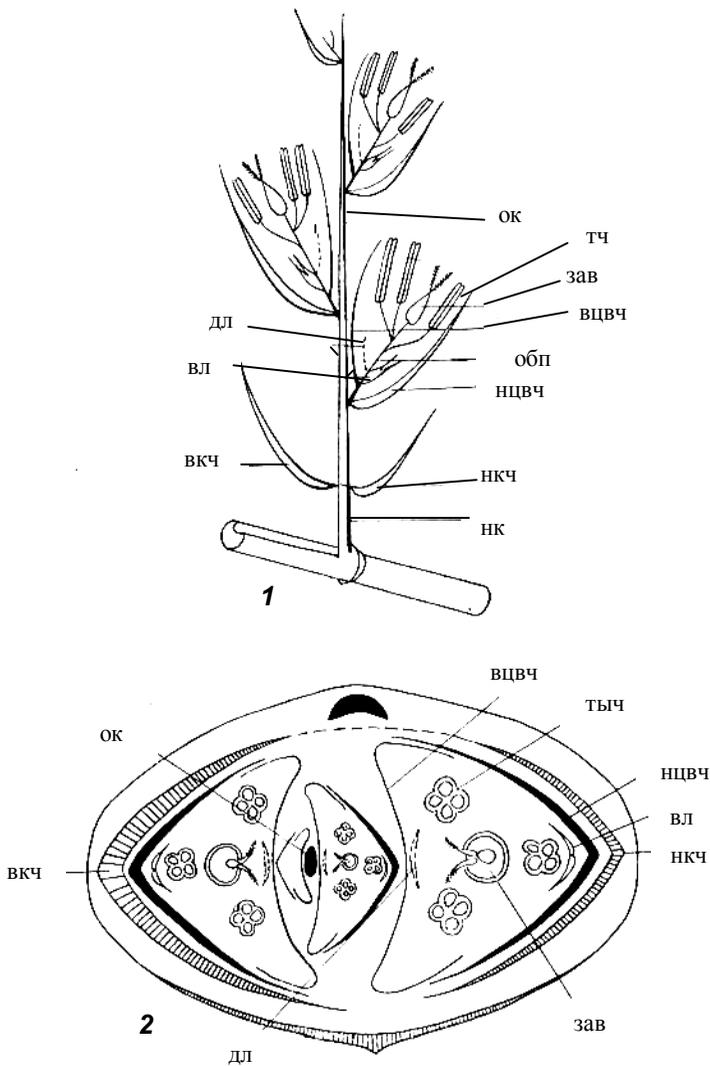


Рис. 1. Схема строения (1) и диаграмма (2) многоцветкового колоска злаков (Цвелев, 1976):

вкч – верхняя колосковая чешуя; *вл* – вентральные лодикеры; *вцвч* – верхняя цветковая чешуя; *дл* – дорзальная лодикера; *зав* – завязь с рыльцевыми ветвями; *нк* – ножка колоска; *нкч* – нижняя колосковая чешуя; *нцвч* – нижняя цветковая чешуя; *обп* – ось бокового побега, несущего цветков; *ок* – ось колоска; *тч* – тычинки.

Нижние чешуи колоска – бесплодные, обыкновенно числом 2 (реже от 1 до 3) и называются они колосковыми чешуями – *glumae*. За ними следуют чешуйки, прикрывающие цветок – так называемые цветковые чешуи, между которыми и находятся части цветка. Нижняя цветковая чешуя (*lemma*) бывает с остью или без ости. Верхняя цветковая чешуя (*palea*) всегда безостая, с двумя киями, несколько меньше или равная нижней, краями которой обычно она обхватывается. В многоцветковых колосках верхняя цветковая чешуя обращена спинкой к оси колоска.

Выше цветковых чешуй по оси колоска располагаются так называемые цветковые плёнки или лодикулы (*lodiculae*), которые встречаются обыкновенно в числе двух, реже трёх, или одной. Лодикулы почти всегда мелкие, мало заметные.

Тычинок обыкновенно 3, реже 2, 1 или 6, и очень редко – от 10 до 120. Тычиночные нити тонкие, нежные, быстро удлиняющиеся при цветении, обычно свободные. Пыльники качающиеся, прикрепленные к нити спинкой около середины своей длины, раскрывающиеся обычно продольной трещиной.

Завязь верхняя, одногнёздная, обычно с двумя, реже тремя или иногда одним перистым рыльцем. Плод обычно сухой, односемянной, нескрывающийся, так называемая зерновка (*caruopsis*), с тонким околоплодником, сросшимся с оболочкой семени. У некоторых бамбуков плоды ореховидные или мясистые, ягодообразные.

Говоря о морфологии злаков, сразу следует отметить, что, несмотря на все успехи сравнительной анатомии и морфологии, во многих случаях нет достаточной ясности в отношении как происхождения отдельных морфологических структур, так и их гомологии другим структурам покрытосеменных. Поэтому ряд агростологов утверждают, что многие органы у злаков не имеют ни аналогов, ни гомологов среди других цветковых растений.

Вегетативные органы

При прорастании зерновки, прежде всего начинает расти зародышевый корешок (рис. 2), росту которого предшествует рост колеоризы, прорывающей покровы зерновки. Морфологическая природа колеоризы не вполне ясна; имеющиеся гипотезы рассмотрены в разделе “Плод”. Затем начинает расти почечка зародыша, прикрытая колеоптилем. Колеоптиль берет на себя функцию «пробуравливания» почвы. Одновременно с его ростом осуществляется и рост заключённого в

него первого листа проростка. После выхода колеоптиля на поверхность почвы его развитие прекращается. Прорывая его, из колеоптиля выходит первый лист проростка, который продолжает быстро удлиняться и скоро принимает характерную для данного вида форму. Для злаков свойственен гипогейный (подземный) тип прорастания.

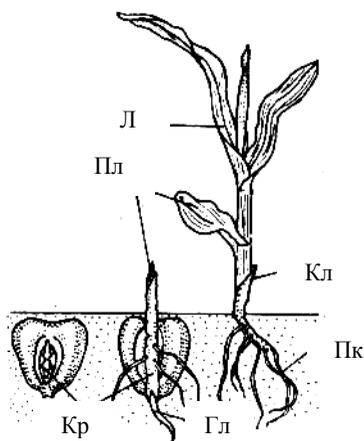


Рис. 2. Схема подземного прорастания кукурузы:

Гл – главный корень; Кл – колеоптиль;
Кр – колеориза; Л – лист; Пл – придаточные корни; Пк – первый лист

Разное строение проростков у злаков было отмечено ещё в 30-е гг. нашего столетия Н.П. Авдуловым. Он различал два основных типа проростков: фестукоидный, когда первый лист проростка узкий и почти вертикально вверх направленный, и паникоидный, когда первый лист проростка широкий (овальный или ланцетный) и почти горизонтально отклонённый от оси побега. Первый тип свойственен фестукоидным трибам злаков, а второй характерен для паникоидных триб. Позднее был выделен третий, промежуточный, восходящий тип строения проростка, названный эрагостоидным, поскольку он свойственен главным образом для трибы *Eragrostidae*.

У бамбуков и трибы рисовых описаны четвёртый, бамбузоидный, и пятый, оризоидный, типы проростков. У проростков бамбуков за колеоптилем следует несколько чешуевидных листьев (катафиллов), а уже затем первый вполне развитый лист проростка, построенный по паникоидному типу. Проростки рисовых сходны с проростками бамбуков, но пластинки первых не видоизменённых листьев у них линейные или ланцетно-линейные и косо вверх направлены.

Таким образом, если у большинства злаков как в защите почки от внешних воздействий, так и в пробурывании почвы участвует один колеоптиль, то у бамбуков и рисовых дополнительная защита почки осуществляется видоизменёнными до чешуй листьями.

Корневая система

У злаков, как и у большинства других однодольных, корневая система мочковатого типа, которая формируется уже у проростка. При прорастании, сразу после начала роста зародышевого корня, трогаются в рост и придаточные корни, отходящие от зародышевого стебля. Главный корень отмирает на ранних стадиях онтогенеза и у взрослых особей корневая система полностью представлена стеблеродными придаточными корнями, возникающими в узлах зоны кушения под поверхностью почвы, а иногда и непосредственно над ней. В последнем случае образуются так называемые опорные или ходульные корни, свойственные паникоидным злакам (кукурузе, сорго, просу и некоторым другим). Корни злаков не обладают способностью к вторичному росту; они более или менее однородны по своим размерам и форме.

Ветвятся придаточные корни злаков сравнительно слабо, причём все ответвления расположены сравнительно правильными продольными рядами.

Молодые, но вполне сформировавшиеся участки корней покрыты многочисленными тонкими корневыми волосками. На более старых участках они отсутствуют вследствие того, что мало-помалу клетки эпиблемы отмирают и опадают. У всех злаков корневые волоски развиваются чрезвычайно обильно и распределены они на молодых частях корней довольно равномерно. Средняя длина их колеблется от 1 до 2 мм, а толщина редко достигает 10 микрометров. Число их очень велико – у пшеницы было отмечено свыше 1000 корневых волосков на 1 мм длины корня (Рожевиц, 1937).

Молодые корни злаков обычно неокрашенные, беловатые; со временем в результате накопления органических веществ они приобретают бурую окраску.

Важно отметить, что корни у злаков почти никогда не выполняют запасающей функции.

Побег

Ветвление первичного побега злаков обычно осуществляется лишь у его основания близ поверхности земли или под ней, где имеется зона кушения (нередко называемая узлом кушения) – ряд тесно сближенных узлов, из которых образуются придаточные корни. В пазухах отходящих от этих узлов листьев образуются почки, дающие начало боковым побегам, которые по направлению роста могут быть

разделены на внутривлагалищные, или интравагинальные, и вневлагалищные, или экстравагинальные (рис. 3).

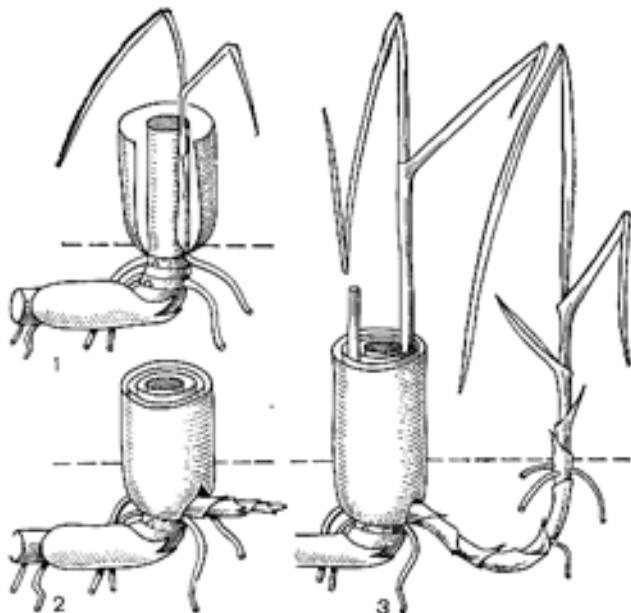


Рис. 3. Схема основных типов побегообразования у злаков (Цвелев, 1982):

1 – внутривлагалищный апогеотропный побег; 2 – вневлагалищный диагеотропный подземный побег; 3 – смешанное возобновление

Внутривлагалищные побеги образуются тогда, когда боковой побег из пазушной почки растёт вертикально (апогеотропно), параллельно оси материнского побега, и вновь образующийся побег остаётся внутри влагалища того листа, в пазухе которого он образовался. При формировании вневлагалищных побегов боковая почка начинает расти горизонтально (диагеотропно или плагитропно) и пробивает растущей верхушкой влагалище своего кроющего листа. Тип возобновления побега является постоянным для каждого вида.

Хотя вневлагалищные побеги нередко образуют густые дерновины, быстро изменяя первоначальное направление роста на вертикальное, они всё же более характерны для злаков, имеющих длинные ползучие подземные побеги (корневища). Последняя особенность обычно свойственна злакам, живущим в условиях достаточной влаж-

ности и достаточно рыхлых почв, не препятствующих быстрому разрастанию особей и захвату ими значительной площади. По мнению Н.Н. Цвелева, с помощью длинных ползучих корневищ, значительно повышающих возможность вегетативного размножения, компенсируется пониженная способность к генеративному размножению у стабилизировавшихся различными путями гибридов. Возникновение длинных корневищ таким путём является как бы преадаптацией к обитанию на более рыхлых почвах со слабым задернением, а не результатом непосредственного приспособления к обитанию на таких почвах (Цвелев, 1976).

Нередко, особенно у фестукоидных злаков, встречается смешанное возобновление побегов, когда у одного и того же вида имеются как внутривлагалищные, так и вневлагалищные побеги.

Длина горизонтальных участков побегов определяет расстояние между дочерними побегами в пределах особи. В зависимости от густоты стояния побегов и равномерности их размещения различают следующие группы злаков: корневищные, корневищно-кустовые, рыхлокустовые, плотнокустовые и дерновинные. Среди последних нередко выделяют растения с истинными (побеги внутривлагалищные) и ложными (побеги вневлагалищные) дерновинами.

При основании каждого бокового побега имеется двукилевой чешуевидный предлист (профилл), защищающий, подобно колеоптилю, почку от внешних воздействий, а при вневлагалищном возобновлении своим острым кончиком пробивающийся, в первую очередь, влагалище кроющего листа. Нередко, но обычно лишь при вневлагалищном возобновлении за предлистом располагаются не нормально развитые, а видоизменённые чешуевидные листья – катафиллы, которые выполняют ту же функцию, что и профилл.

Для злаков особенно характерно «концентрированное» ветвление, осуществляющееся в зоне кущения; вместе с тем у них довольно широко распространено и рассеянное ветвление (вне зоны кущения), однако у фестукоидных злаков оно встречается очень редко (например, у *Calamagrostis canescens*).

Морфогенезу побегов и эволюции жизненных форм злаков посвящена обширная монография Т.И. Серебряковой (1971). В ней достаточно большое внимание в экологическом и филогенетическом отношении уделяется степени «розеточности» у злаков (как и у других покрытосеменных растений). По этому признаку Т.И. Серебрякова различает два основных типа побегов: розеткообразующие, когда побег имеет розеточный участок с укороченными междоузлиями и

нормально развитыми зелёными листьями, и безрозеточные, когда побеги не имеют такого участка (рис. 4).

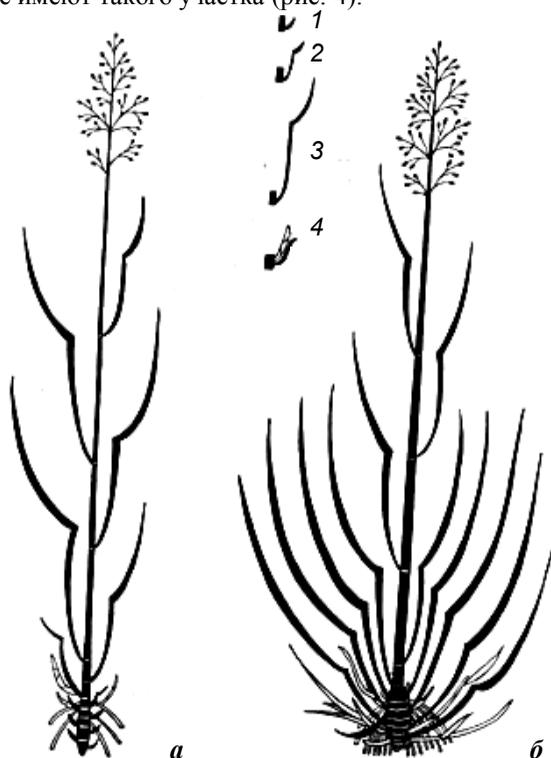


Рис. 4. Схема строения побегов лесного (а) и лугового (б) фестокидных злаков (Серебрякова, 1971).

а – типичный безрозеточный побег; б – типичный розеткообразующий побег; 1 – чешуевидный лист; 2 – переходный лист; 3 – настоящий зелёный лист; 4 – пазушная почка

Степень розеточности, а также другие структурно-экологические признаки побегов положены Т.И. Серебряковой в основу предлагаемой ею классификации жизненных форм злаков:

Безрозеточные злаки

I. Древесные и кустарниковые. Делятся на рыхлокустовые, длиннокорневищные, корневищно-кустовые и лиановидные.

II. Травянистые многолетние. Делятся на рыхлокустовые, корневищные, корневищно-кустовые, клубневые и луковичные, плотнокустовые, наземно-ползучие (столонообразующие), лиановидные.

III. Травянистые однолетние. Делятся на прямостоячие, ползучие и вьющиеся.

Розеткообразующие злаки

IV. Травянистые многолетние. Делятся на рыхлокустовые, корневищные, корневищно-кустовые, дерновинные, ложнокорневищные, столонообразующие, клубневые и луковичные.

V. Травянистые однолетние. Делятся на рыхлокустовые, плотнокустовые и наземно-ползучие.

Стебель

Стебли злаков, или соломины (*culmi*), у большинства триб злаков отмирают ежегодно до зоны кущения; многолетними являются лишь одревесневающие соломины бамбуков. По мнению Н.Н. Цвелева (1976) более продвинутыми в эволюционном отношении являются стебли с расставленными узлами по сравнению со стеблями, у которых все междоузлия (кроме междоузлий общего соцветия) сближены близ их основания. Это предположение отчасти подтверждается и тем обстоятельством, что быстрый интеркалярный рост междоузлий при выходе в трубку идёт только после того, как вполне сформировался зачаток общего соцветия.

Сердцевина стеблей у большинства злаков в междоузлиях быстро отмирает, но сохраняется в узлах. Однако у многих паникоидных злаков (например, у *Zea mays*) она сохраняется по всему стеблю и обычно содержит проводящие пучки. Раннее отмирание сердцевин (оно обычно происходит при удлинении стеблей) можно принять за признак большей эволюционной продвинутости. Но возможно и другое решение этого вопроса: полые междоузлия могли возникнуть в процессе эволюции и независимо от заполненных сердцевинной междоузлий как результат быстрого разрастания узлов у первично розеточных побегов.

У ряда злаков (например, у *Phleum pratense*) одно или два нижних укороченных междоузлия стебля сильно утолщаются, превращаясь в клубневидные образования, являющиеся хранилищем питательных веществ. Эта особенность характерна для злаков-эфемероидов, у которых накопленные в течение короткого влажного периода запасы используются растением для последующего развития стеблей, цвете-

ния и плодоношения уже во время засушливого периода. Этой же цели служат и чётковидно утолщенные укороченные междоузлия в основании побегов некоторых злаков (например, у *Poa sylvicola*).

Большинство злаков имеет листовые подушки – небольшие вздутия влагалища и междоузлия над местом отхождения листьев. Особенно хорошо развиты они у фестукоидных злаков, в то время как у паникоидных злаков они обычно развиты слабее и часто вообще отсутствуют.

Соломины злаков (как междоузлия, так и узлы) на поперечном сечении обычно бывают цилиндрическими, однако у некоторых видов (*Poa compressa* и др.) они сплюснуты с боков.

По анатомическому строению различают четыре типа стеблей злаков (рис. 5): 1) паренхимная сердцевина отсутствует (фестукоидный тип, встречающийся также у рисовых и большинства дантониевых); 2) паренхимная сердцевина из мелких клеток (паникоидно-арундиноидный тип); 3) паренхимная сердцевина из очень крупных клеток (эрагристоидный тип); 4) паренхимная сердцевина из мелких клеток, которые, однако, часто имеют утолщенные стенки и, по видимому, не имеют хлорофилла; кроме того, имеется очень отчётливое внутреннее влагалище из склеренхимы (аристидоидный тип).

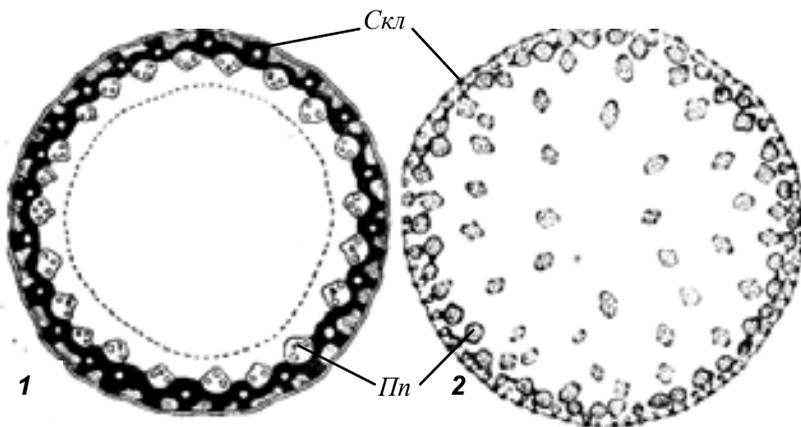


Рис. 5 Основные типы анатомического строения стеблей злаков на поперечном срезе (Рожевиц, 1937):

1 – фестукоидный; 2 – паникоидно-арундиноидный; Пп – проводящие пучки; Скл – склеренхима

Лист

Листья злаков располагаются на оси побегов спирально и почти всегда двурядно; лишь у австралийского рода *Micraira* отмечено трёхрядное листорасположение. Типичный ассимилирующий лист состоит из трубчатого влагалища, линейной листовой пластинки и язычка – поперечного выроста, а иногда лишь ряда волосков, расположенного с брюшной стороны на границе влагалища и пластинки (рис. 6). На верхушке влагалища по бокам от язычка нередко имеется два серповидно изогнутых выроста – так называемые ушки. У большинства бамбуков между влагалищем и пластинкой имеется более или менее развитый черешок, нередко с сочленением у основания.

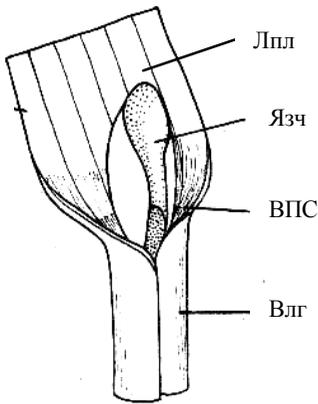


Рис. 6. Строение листа злаков:

Vlg – влагалище; *ВПС* – влагалищно-пластинчатое сочленение; *Лпл* – листовая пластинка; *Язч* – язычок

Как и у большинства однодольных, у злаков первым листом на побеге является чешуевидный профилл или предлист (prophyllum). Он всегда представлен в единственном числе и существенно отличается от других чешуевидных листьев – катафиллов – наличием двух килей. Высказано предположение, что профилл гомологичен первому листу растения – семядоле и образовался в результате срастания двух ранее обособленных друг от друга предлистьев, характерных для большинства двудольных. Защитные катафиллы имеются далеко не у всех злаков; они обычны на корневищах и у основания надземных побегов. Однако у многих бамбу-

ков катафиллы располагаются почти по всей длине стебля.

Всегда хорошо развитое у злаков влагалище (vagina) – по происхождению разросшееся основание листа. Оно выполняет функцию защиты интеркалярной точки роста и придаёт стеблю большую прочность. Степень замкнутости влагалищ является очень существенным систематическим признаком. Для некоторых групп фестукоидных злаков характерны влагалища, замкнутые по всей длине, а у паникоидных злаков они обычно до основания или почти до основания рас-

щеплённые. Замкнутые по всей длине влагалища часто кажутся более примитивными, однако более вероятно, что у злаков эта особенность появилась вторично как результат приспособления к каким-либо особым условиям существования.

У некоторых злаков (*Poa bulbosa* и др.) влагалища нижних листьев видоизменены в запасающий орган и образуют луковицу. Для криофильных и ксерофильных злаков большое значение имеют влагалища отмерших нижних листьев, защищающие основания побегов от чрезмерного испарения или перегрева (переохлаждения). На основании особенностей анатомического строения различают три типа влагалищ отмерших листьев: солоmistые, когда имеется почти сплошной подэпидермальный слой склеренхимы; волокнистые, когда такой слой не образуется и проводящие пучки соединены между собой зигзагообразными анастомозами; при достаточной прочности анастомозов у основания побегов образуется сетчато-волокнистый чехлик, очень характерный для некоторых видов злаков (например, у *Bromus riparius* и др.).

Язычок (*ligula*) у злаков, по-видимому, является прогрессивным новообразованием, препятствующим проникновению воды, а также спор грибов и бактерий внутрь влагалища, хотя не исключена и его более древняя «предлистовая» природа. Хорошо развит он у многих фестукоидных злаков, особенно более мезофильных. У более ксерофильных арундиноидных, эragростоидных и паникоидных злаков он часто почти от основания переходит в ряд волосков, а у большинства видов *Echinochloa* язычок отсутствует, и влагалища переходят в пластинки без сколько-нибудь чёткой границы. Консистенция язычка варьирует от плёчатой до кожистой, причём наиболее примитивными следует, по-видимому, считать язычки, наиболее близкие по консистенции к листу. Существенное систематическое значение имеют также расположение проводящих пучков в язычке и строение трихом язычка, если они имеются.

Происхождение язычка и ушек не установлено. По мнению одних специалистов, язычок и ушки являются не просто выростами верхушки влагалища, а результатом срастания видоизменённых прилистников. Также имеются данные, говорящие об отсутствии связи между ушками и язычком, но подтверждающие независимость проводящей системы язычка от проводящей системы влагалища. У бамбуков и некоторых других злаков, кроме обычного вентрального язычка, снабжённого проводящими пучками и являющегося эпидермальным выростом, имеется ещё дорсальный язычок (со спинной стороны вла-

галищно-пластинчатого сочленения), лишённый проводящих пучков и являющийся субэпидермальным образованием.

Основная фотосинтезирующая часть листа – листовая пластинка (*lamina*) – у большинства злаков имеет линейную или ланцетно-линейную форму и почти параллельное расположение проводящих пучков, которое достаточно обоснованно принимается некоторыми систематиками за первичное для класса однодольных. Большинство бамбуков, а также некоторые другие, преимущественно паникоидные злаки, обитающие на затенённых местообитаниях, имеют ланцетные или яйцевидные пластинки с дуговидным жилкованием.

У многих ксерофильных и криофильных злаков листовые пластинки очень узкие, вдоль сложенные или вдоль свёрнутые. Последняя особенность обычно определяется положением листа в почке и является достаточно существенным систематическим признаком. В пределах отдельных родов листья в почке обычно или вдоль свёрнутые (*Brachypodium*, *Alopecurus*, *Melica* и др.), или вдоль сложенные (*Glyceria*, *Poa*, *Koeleria* и др.), однако в некоторых родах (*Festuca*, *Agrostis* и др.) имеются виды как с теми, так и другими типами листосложения. Кроме того, между обоими типами листосложения имеются и переходы.

Листовые пластинки обычно бывают от расширенных у основания (иногда почти сердцевидных) до постепенно суженных к верхушке.

Сравнительная анатомия листовых пластинок даёт целый ряд существенных в систематическом отношении признаков. Наиболее важные из них – различие в расположении хлоренхимы, а также в строении обкладок, окружающих проводящие пучки (рис. 7). В настоящее время выделяют следующие шесть типов анатомической структуры листовых пластинок (Серебрякова, 1971).

1. Фестукоидный: хорошо развита внутренняя склеренхимная обкладка; внешняя паренхимная обкладка относительно слабо развита и не отграничена от диффузной хлоренхимы.

2. Бамбузоидный: сходен с предыдущим, но имеет более ясно выраженную внешнюю паренхимную обкладку пучков, состоящую из клеток с малозаметными хлоропластами; хлоренхима также диффузно расположенная, но состоящая из своеобразных лопастных клеток.

3. Арундиноидный: внутренняя склеренхимная обкладка пучков слабо развита; внешняя паренхимная обкладка развита хорошо и состоит из крупных клеток, лишённых хлоропластов; клетки хлоренхимы расположены очень плотно и отчасти радиально.

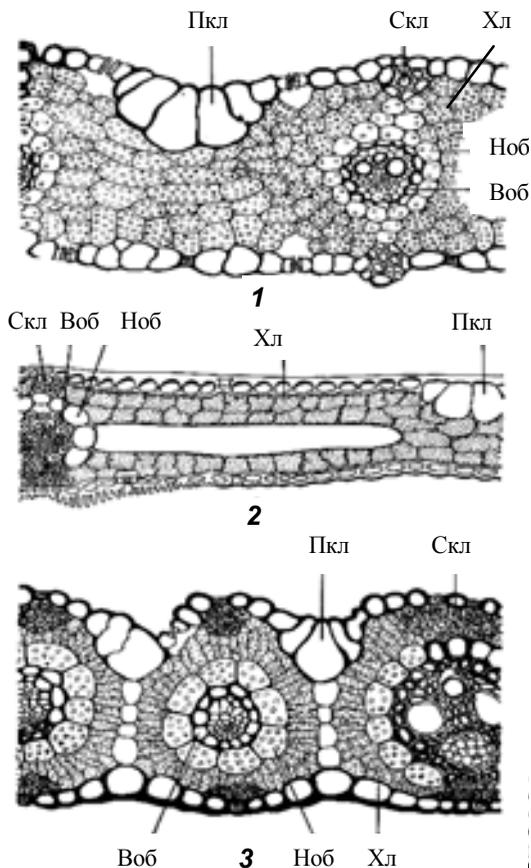


Рис. 7. Основные типы анатомического строения листовых пластинок злаков на поперечном срезе (Цвелев, 1982):

1 – фестукоидный; 2 – бамбузоидный; 3 – паникоидный; *Воб* – внутренняя (склеренхимная) обкладка проводящего пучка; *Ноб* – наружная (паренхимная) обкладка проводящего пучка; *Пкл* – пузыревидные клетки; *Скл* – склеренхима; *Хл* – хлоренхима

4. Паникоидный: внутренняя склеренхимная обкладка отсутствует или развита у части пучков; паренхимная обкладка хорошо развита и имеет специализированные амилопласты; хлоренхима радиальная, с очень тесно расположенными клетками.

5. Аристидоидный: отличается от предыдущего отсутствием внутренней склеренхимной обкладки пучков и присутствием двойной паренхимной обкладки.

6. Хлоридоидный (эрагостоидный): внутренняя склеренхимная обкладка пучков хорошо развита; паренхимная обкладка также развита и содержит специализированные хлоропласты; хлоренхима радиальная (или венцовая), состоящая из одного ряда длинных узких клеток, расположенных вокруг каждого пучка и соприкасающихся своим внутренним концом с 1-2 клетками паренхимной обкладки.

У некоторых родов отмечены переходные типы анатомического строения листовых пластинок.

Более примитивным и, возможно, исходным для всех злаков считают фестукоидный тип. Близок к нему бамбузоидный тип, однако он является более высокоспециализированным. Результатом дальнейшей специализации было разделение функций между хлоропластами клеток мезофилла и клеток паренхимной обкладки.

Сравнительно недавно выяснилось, что с хорошо развитой паренхимной обкладкой пучков и радиальной хлоренхимой связан ещё целый ряд очень существенных физиологических и биохимических особенностей. Прежде всего, это особый тип фотосинтеза, впервые описанный в 1960 г. Ю.С. Карпиловым у кукурузы и получивший название «С₄-пути карбоксильных кислот». Такой фотосинтез очень экономичен в отношении расходования влаги и поэтому выгоден в аридных условиях, являясь важным достижением эволюции в направлении ксероморфогенеза в его широком понимании.

Генеративные органы

Основной особенностью цветка злаков является его совершенное приспособление к анемофилии, выражающееся в редукции околоцветника, относительно крупных пыльниках, выработке большого количества пыльцы, зёрна которой не имеют на поверхности каких-либо скульптурных образований и очень однообразны, в длинных и обычно перисто-волосистых ветвях рылец. В цветках современных злаков нет никаких структур, свидетельствующих о происхождении их из энтомофильных цветков, однако многие агростологи, и, в частности, Н.Н. Цвелев (1976), поддерживают гипотезу, выдвинутую в начале XX в. Шустером (J. Schuster), об энтомофильности цветков у непосредственных предков злаков. Среди современных злаков влажных тропических лесов отмечается частичный переход к энтомофилии; о

посещении цветков злаков насекомыми и возможном участии их в опылении сообщал А.Н. Пономарев (1964).

У большинства злаков цветки обоеполые, однако имеется немало родов и видов с раздельнополыми цветками. У последних тычиночные и пестичные цветки могут находиться в одном и том же колоске (у многих паникоидных злаков), в одном и том же общем соцветии, но в разных колосках (*Zizania*), в разных общих соцветиях, но на одном и том же растении (*Zea*) и, наконец, в общих соцветиях разных особей растений (*Cortaderia*). Как и у других покрытосеменных, переход к раздельнополым цветкам и двудомности, по-видимому, – признак эволюционной продвинутости. Явно вторичны также переход к преимущественному самоопылению, апомиксису и живорождению, причём апомиксис и вивипария являются способами стабилизации гибридов.

Для злаков очень характерной является вполне определённая для каждого вида или подвида суточная периодичность цветения и опыления, которая фиксирована в весьма узких пределах. В настоящее время имеется много работ, выполненных главным образом под руководством А.Н. Пономарева и Ю.Н. Прокудина, в которых показано, что даже очень близкородственные виды или подвиды при совместном обитании вполне изолированы друг от друга, так как цветут в разное время суток. А.Н. Пономаревым и его учениками было открыто взрывчатое и порционное цветение злаков. При взрывчатом цветении происходит внезапное массовое и одновременное раскрытие цветков в течение очень короткого времени (обычно всего лишь 3-5 мин.), а при порционном цветении в течение дня бывает не один, а несколько «взрывов» цветения, которое осуществляется как бы порциями. Нет никакого сомнения в том, что совмещение цветения особей каждого вида злаков в пределах ограниченного периода суток очень повышает шансы опыления, являясь проявлением очень высокоспециализированной анемофилии.

Цветок

Гинецей цветка злаков представлен одним пестиком с верхней завязью. В отношении числа плодолистиков, участвующих в формировании гинецея пока нет единого мнения. Очень многие специалисты считают, что гинецей злаков образован 2 или 3 плодолистиками, сросшимися друг с другом краями, а зерновка является разновидностью паракарпного плода, или паракарпия. По другим представлени-

ям, не получившим широкого признания, гинецей злаков образован из 4 или 6 плодолистиков. Но в последние десятилетия всё более широкое признание получает гипотеза, согласно которой гинецей злаков образован лишь одним плодолистиком, и, вероятно, произошёл в результате редукции двух остальных плодолистиков трёхчленного апокарпного гинецея, напоминающего гинецей некоторых современных пальм. Эта гипотеза наиболее полно обоснована в ряде работ Н.Н. Кадена.

Основанием для признания двух- или трёхчленности гинецея является наличие 2-3 сосудисто-проводящих пучков в ткани стенки завязи и 2-3 рыльцевых ветвей. Однако, как отметил П.А. Смирнов, это обстоятельство не имеет существенного значения для решения вопроса о числе плодолистиков, так как листья злаков обычно имеют 2-3 и более одинаково развитые жилки. Наличие же лишь одного шва и лишь одной плаценты говорят за мономерность гинецея злаков. Дополнительным свидетельством в пользу мономерности является и то обстоятельство, что «гинецей злаков возникает как единое целое и с онтогенетической точки зрения не обнаруживает происхождения из трёх плодолистиков» (Эсау, 1969, с. 496).

Присутствие у большинства злаков 2 или 3 длинноволосистых рыльцевых ветвей можно рассматривать и как примитивную особенность, и как результат продольного расщепления первично цельного рыльца, сохранившегося из злаков флоры России только у *Nardus stricta*. Рыльце, лишь в верхней части расщеплённое на 2-3 ветви, встречается у *Zea mays* и некоторых других злаков. П.А. Смирновым было высказано предположение, что две боковые рыльцевые ветви, обычно присутствующие у злаков, гомологичны ушкам обычных листьев, а третье рыльце, когда оно имеется, – листовой пластинке; в этом случае основная часть плодолистика принимается гомологичной влагалищу обычного листа, что представляется весьма вероятным.

Длина рыльцевых волосков у разных видов злаков очень различна. Она варьирует от очень коротких и сосочковидных до длинных и более или менее разветвлённых. Общая длина рыльцевых ветвей также сильно варьирует, причём очень короткие ветви часто имеют более длинные рыльцевые волоски.

Верхушка завязи у большинства злаков голая, однако у ряда родов она густо покрыта волосками, часто сохраняющимися и на верхушке зрелой зерновки. Волосистая на верхушке завязь, вероятно, – примитивный признак.

Как первичные злаки, так и их непосредственные предки, по-видимому, имели 6 тычинок, расположенных в два круга. Это количество тычинок сохранилось до настоящего времени у большинства бамбуков, а также у многих рисовых. У большинства злаков имеются лишь три тычинки, но некоторые роды имеют две (например, *Anthoxanthum*) и даже одну (например, *Cinna*) тычинку. Некоторые тропические роды имеют по 4 тычинки, а один из тропических бамбуков – *Ochlandra* – может иметь в одном цветке до 120 тычинок, образующихся в результате вторичного ветвления нитей 6 первичных тычинок. Тычиночные нити свободные, но у некоторых бамбуков (*Gigantochloa* и *Oxytenanthera*) они срастаются в трубку вокруг завязи. Тычиночные нити злаков способны очень быстро удлиняться; так, у риса скорость удлинения 2.5 мм в минуту.

Ниже тычинок на оси цветка обычно располагаются две маленькие бесцветные мясистые чешуи – цветковые плёнки или лодиккулы. В отношении их природы до сих пор нет единого мнения. Чаще всего они принимаются за рудименты одного из двух кругов трёхчленного околоцветника. Это предположение как будто подтверждается наличием у многих бамбуковых и ковылёвых третьей (дорсальной) лодиккулы. Однако при детальном исследовании лодиккул в онтогенезе вопрос оказывается далеко не таким простым.

Дело в том, что две обычно встречающиеся у злаков вентральные лодиккулы во всех случаях возникают как единое образование из одного листового примордия за счёт его боковых долей, причём обе лодиккулы тесно сближены и обычно остаются соединёнными при основании, а у некоторых родов они имеют вид цельного валика, окружающего завязь (например, у рода *Melica*). Третья, дорсальная, лодиккула, когда имеется, не только не образует трёхчленной мутовки с двумя вентральными лодиккулами (она расположена заметно выше на оси цветка), но и существенно отличается от них по строению. Это даёт основание некоторым авторам считать третью лодиккулу новообразованием, не гомологичным частям цветка других покрытосеменных растений.

Несмотря на то, что приведённые данные не противоречат точке зрения на лодиккулы как на рудименты околоцветника, всё же есть больше оснований считать, что цветок злаков лишён околоцветника. В этом случае лодиккулы гомологичны прицветникам, рудиментами которых они, скорее всего, и являются. Существенным доводом в пользу этой точки зрения может служить строение общих соцветий некоторых бамбуков, у которых в пазухах нижних цветковых чешуй распо-

лагаются не одиночные цветки, как у большинства злаков, а вторичные боковые веточки с несколькими цветками. В ходе редукции соцветий такого типа до одного верхнего на веточке цветка, где колоски не обособлены друг от друга, прицветные чешуи боковых редуцированных цветков стали лодикулами. Отсюда дорсальная лодикула может быть принята за рудимент целого прицветника самого верхнего из боковых цветков, а две вентральные лодикулы – за рудименты двух половинок расщепившегося прицветника нижележащего бокового цветка.

Присутствие или отсутствие лодикул, а также их строение, считаются важными систематическими признаками, характерными для целых триб злаков. Крупные чешуевидные лодикулы с проводящими пучками есть у многих бамбуковых, где они выполняют преимущественно защитную функцию. Свойственные же большинству злаков мелкие цельные или двулопастные чешуевидные лодикулы, лишённые проводящих пучков и в нижней половине сильно утолщенные, накапливают в себе питательные вещества для развития завязи, регулируют водный режим цветка и способствуют раздвиганию цветковых чешуй при цветении.

Различают несколько основных типов строения лодикул: бамбукоидный, фестукоидный, паникоидный и хлоридоидный, соответствующие основным типам анатомии листьев (рис. 8). Нередко выделяют ещё и меликоидный тип (от *Melica* – перловник): очень короткие лодикулы сливаются друг с другом своими передними краями. У ряда родов, в том числе у *Alopecurus*, лодикулы полностью редуцированы. У некоторых злаков обе вентральные лодикулы срастаются с верхней цветковой чешуёй.

Следующей структурой, расположенной на оси цветка ниже лодикул, является верхняя цветковая чешуя, гомологичная профиллу и обычно имеющая два кия. Предлистовая природа верхней цветковой чешуи всё же не исключает и её гомологии с двумя сросшимися наружными листочками околоцветника. Для неё характерно отсутствие каких-либо придатков типа остей.

Эволюция верхних цветковых чешуй, по-видимому, шла от более крупных, обычно равных по длине нижним цветковым чешуям, и травянистых по консистенции чешуй с многочисленными жилками к более мелким и плёнчатым по консистенции чешуям с двумя жилками. У многих родов злаков верхние цветковые чешуи имеют вид очень мелких чешуек без жилок или полностью редуцированы, как, например, у ряда видов *Agrostis*.

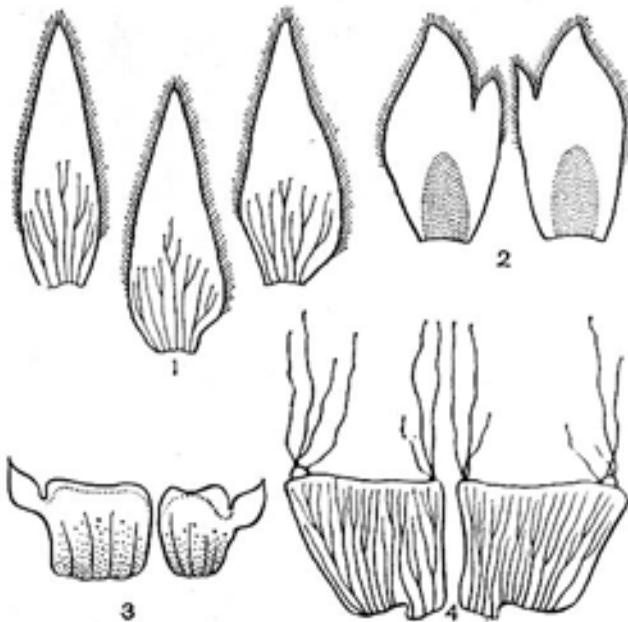


Рис. 8. Основные типы строения лодикул злаков (Цвелев, 1982):

1 – бамбузоидный; 2 – фестукоидный; 3 – эрагристоидный; 4 – паникоидный

Если природа верхней цветковой чешуи – всё ещё предмет дискуссии, то природа противоположащей ей нижней цветковой чешуи уже не вызывает в настоящее время сомнений. Вполне очевидно, что она является кроющим листом, несущим в своей пазухе одноцветковый (а у некоторых бамбуков – двух- и трёхцветковый) боковой побег. Нижние цветковые чешуи часто несут различным образом построенные ости, отходящие или от верхушки чешуй, или от их спинки. Основная часть нижних цветковых чешуй обычно считается гомологичной листовому влагалищу, а ости – гомологичными листовой пластинке.

Основание нижней цветковой чешуи, срастаясь с основанием членика оси колоска, образует утолщенный каллус (callus), который часто имеет большое значение при распространении плодов. В последнем случае он становится длинным и острым или несёт по бокам или всей поверхности относительно длинные волоски. Иногда в состав каллуса входит почти весь нижележащий членик оси колоска.

Ось многоцветкового колоска (*rachilla*) обычно имеет сочленение под каждой нижней цветковой чешуёй и при плодах распадается на членики, обычно покрытые волосками или шипиками. В одноцветковых колосках ось может продолжаться над основанием цветковых чешуй в виде голого или покрытого волосками стерженька, что свойственно многим видам рода *Calamagrostis*.

Часть колоска, несущая один вполне развитый цветок, окружённый лодикулами и цветковыми чешуями, а также прилегающий к ним членик оси колоска, получила название антеция (*anthesium*).

У основания колоска обычно располагаются две колосковые чешуи – верхняя и нижняя, которые могут быть очень крупными и охватывающими весь колосок или более или менее мелкими и даже полностью редуцированными. В многоцветковых колосках они часто сходны по форме и консистенции с нижними цветковыми чешуями, также являясь чешуевидными верхушечными листьями. В ряде случаев (особенно у паникоидных злаков) к ним добавляются ещё 1-2 нижние цветковые чешуи нижних редуцированных цветков колоска, которые часто принимаются за дополнительные колосковые чешуи.

Соцветие

Эволюция колосков шла в основном путём уменьшения числа цветков в них до одного, но сами колоски вновь образовали сложные соцветия. Соцветие представляет собой специализированный побег, на котором развиваются колоски, несущие воспроизводящие органы растения – его цветки.

Главная ось соцветия всегда является верхушкой главного или, реже, бокового побега и нормально никогда не образует развитых листьев. Обычно листья в соцветии зачаточны и появляются у его основания или под ветвями в виде небольшой оторочки или валика, которые лишь изредка вырастают в небольшой листочек, как, например, иногда у основания соцветия некоторых видов тимофеевки (*Phleum*) или лисохвоста (*Alopecurus*), или редко – как постоянное образование, например, у мятлика прицветничкового (*Poa bracteosa*). Значительно реже они хорошо развиты под всеми веточками первого порядка.

Наряду с этим у некоторых видов развивается, нередко под самим соцветием, так называемый прицветный или влагалищный лист, состоящий из одного влагалища без пластинки или с рудиментарной пластинкой, который прикрывает собой более или менее всё соцветие,

служа ему органом защиты. Такие прицветные листья при соцветии весьма обычны у видов трибы сорговых, но встречаются и у видов других триб.

Являясь образованием верхушечным, соцветие обычно высоко выносится над собственной листвой и вегетативными побегами и таким образом создаёт благоприятные условия для анемофилии. Злаки же с клейстогамными цветками, не нуждающиеся в ветре для опыления, обычно имеют соцветия, спрятанные во влагалище верхнего листа или даже скрытые в глубине прикорневых листьев.

Степень ветвления, расположение и развитие боковых ветвей, а также длина и особенности строения главной оси обуславливают чрезвычайное разнообразие в строении соцветий и придают им достаточно различный внешний облик (рис. 9).

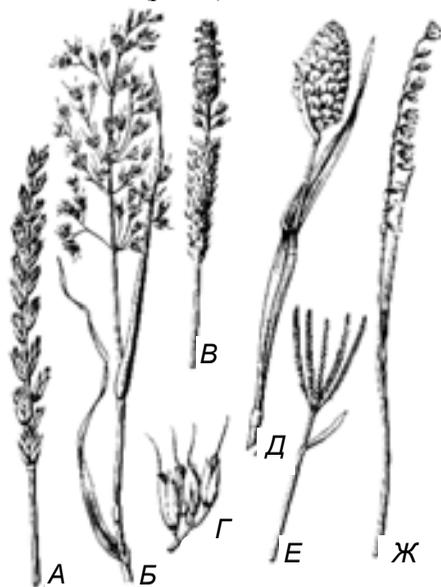


Рис. 9. Типы соцветий злаков:

А – сложный колос; *Б* – метёлка; *В* – колосовидная метёлка, султан или ложный колос (часть колосков удалена); *Г* – веточка колосовидной метёлки с колосками; *Д* – ложный яйцевидный колос; *Е* – сложные колосья, пальчато-расположенные; *Ж* – однобокая кисть (метёлка) из колосков

Если боковые ветви соцветия ветвятся, то формируется метёлка, которая может быть однобокой, если все ветви направлены в одну сторону, и разносторонней, если ветви направлены в разные стороны. В зависимости от количества, длины и расположения веточек метёлка может быть густой или редкой, сжатой или раскидистой. Если веточки метёлки многочисленны и более или менее коротки, то формируется колосовидная метёлка (султан), как, например, у видов родов *Anthoxanthum*, *Phleum*, *Alopecurus*.

В том случае, если боковые ветви соцветия не ветвятся и остаются короткими, как, например, у коротконожки (*Brachypodium*), то образуется кистевидное соцветие. Если же в соцветии веточки первого порядка вовсе не развиты и колоски сидят непосредственно на главной оси, то формируется колос, как, например, у пырея (*Agropyron*), ячменя (*Hordeum*), белоуса (*Nardus*) и др.; при этом если сидящие на главной оси колоски одноцветковые, то колос получается простым, если же сидящие колоски двух- и многоцветковые, то колос получается сложным, так как каждый многоцветковый колосок сам по себе представляет небольшой колос.

При укорочении главной оси формируются головчатые соцветия; в ряде случаев образуются оригинальные общие соцветия из нескольких головок, как, например, у песочницы палестинской (*Ammochloa palestina*). Очень оригинальны и состоящие из зонтикообразных пучков колосков общие соцветия *Coleanthus*. Наконец, у ряда родов сорговых, просовых, встречаются смешанные типы соцветий: сложные колосья собраны в пучки; сложные колосья собраны в метёлку и т.п.

Веточки метёлок и других соцветий злаков могут быть голыми и гладкими, но чаще они бывают покрыты шипиками или более или менее длинными волосками.

Плод

Обособленное положение злаков в системе покрытосеменных растений отчётливо сказывается и в строении их плода, который имеет особое название – зерновка. Это обычно сухой нескрывающийся односемянный плод, у которого тонкий околоплодник – перикапий – обычно плотно прилегает к семенной кожуре или частично слипается с ней. Более точное и широкое определение зерновки было дано Н.Н. Каденом: зерновка – это плод, образовавшийся из верхнего мономерного и апокарпного гинецея с единственным гемитропным двупокров-

ным семязачатком, прикрепленным широкой и короткой семяножкой вдоль брюшного шва или при его основании, с тонким, реже более мощно развитым, свободным или плотно прилегающим к семени перикарпием и семенем, имеющим оболочку из внутреннего интегумента, довольно крупный крахмалистый эндосперм и сильно развитый зародыш, расположенный в основании семени и обращенный к спинной стороне плода.

Кроме типичной зерновки, которая может быть голой или покрытой дополнительными оболочками (чаще всего цветковыми или колосковыми чешуями), различают листовковидную (или мешковидную), ягодовидную и ореховидную зерновки. Многими специалистами эти плоды признаются за другие типы плодов (мешочек, костянка или орех).

Листовковидная зерновка имеет свободно прилегающий к семени перикарпий и при намокании выталкивает семя, вскрываясь по брюшному шву. Такие зерновки имеют, в частности, виды рода скрытница (*Crypsis*), распространенного по преимуществу в странах древнего Средиземноморья.

Ягодовидные зерновки с толстым мясистым околоплодником и ореховидные с довольно толстым и очень твердым по консистенции околоплодником имеются у некоторых тропических бамбуков.

Форма типичной зерновки чаще всего варьирует от широко- до узкоэллипсоидальной, но встречаются и более широкие, шаровидные или зубовидные зерновки.

На брюшной (вентральной) стороне зерновки располагается рубчик, обычно темно окрашенный и хорошо заметный на зрелой зерновке. Довольно часто, особенно среди фестукоидных злаков, эллипсоидальная зерновка сплюснута со спинки, и рубчик помещается в продольном желобке или бороздке. Рубчик является местом прикрепления семязачатка к семяножке, и его форма определяется ориентацией семязачатка.

У многих злаков большую часть зрелой зерновки занимает эндосперм, причём соотношение в размерах эндосперма и зародыша имеет существенное систематическое значение (рис. 10). Так, для фестукоидных злаков характерны относительно небольшие размеры зародыша, а для паникоидных – более крупные по сравнению с эндоспермом. Обычно эндосперм зрелых зерновок твердый по консистенции, но может быть рыхлым – мучнистым, когда в нём мало белков, или более плотным – стекловидным при относительно большом содержании белков. Можно отметить, что в эндосперме зерновок злаков

содержатся очень характерные белки проламины. В зерновках некоторых злаков (особенно из трибы овсовых) эндосперм особенно богат маслами и сохраняет полужидкую (желеобразную) консистенцию в период их полной зрелости. Такой эндосперм отличается необыкновенной устойчивостью к высушиванию, сохраняя полужидкую консистенцию даже у зерновок, хранившихся в гербарии свыше 50 лет.

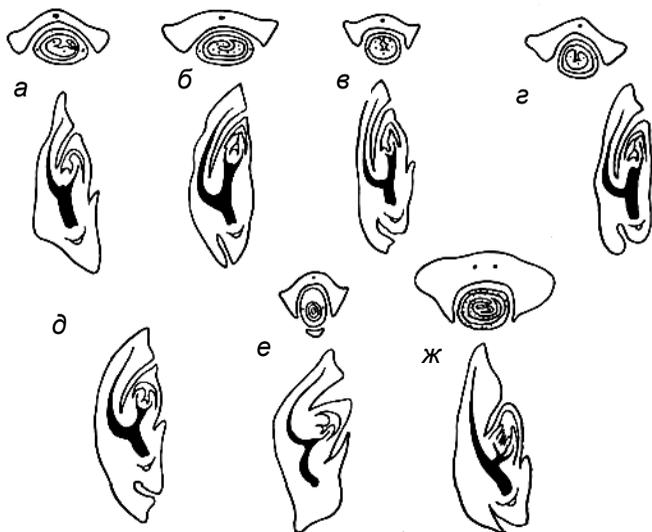


Рис. 10. Типы строения зародышей злаков (Цвелев, 1976). Даны сагитальные продольные срезы зародышей и поперечные срезы через область колеоптиля:

а – фестукоидный тип; *б* – паникоидный тип; *в* – эрагостоидный тип; *г* – арундиноидный тип; *д* – центотекоидный тип; *е* – оризоидный тип; *ж* – бамбузоидный тип

Крахмальные зёрна эндосперма имеют разное строение в разных группах злаков (рис. 11). Так, у пшеницы и других представителей трибы ячменных они простые, очень варьирующие по величине и без заметных граней на своей поверхности (тритикоидный тип, от лат. *Triticum*); у проса и других паникоидных злаков они тоже простые, но менее варьируют по величине и имеют гранистую поверхность; у овсяницы и других фестукоидных злаков крахмальные зёрна сложные, состоящие из более мелких гранул.

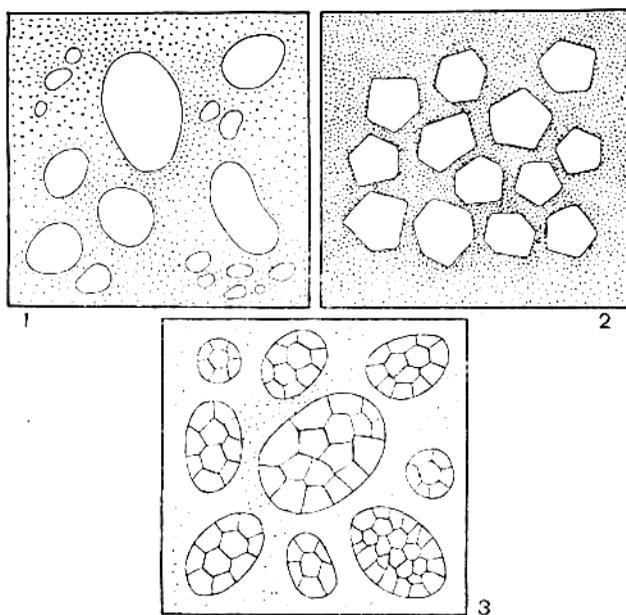


Рис. 11. Основные типы строения крахмальных зёрен у злаков
(Цвелев, 1982):

1 – триτικοидный; 2 – паникоидный; 3 – фестукоидный

Зародыш злаков довольно существенно отличается по своему строению от зародышей других однодольных и тем более двудольных растений (рис. 12), что в значительной степени определяется столь же уникальным типом эмбриогенеза, выделяемым в особый “Graminad”-тип эмбриогенеза. Вполне развитый зародыш злаков имеет на одной стороне оси щиток (scutellum) – щитообразное тело, одной своей стороной прилегающее к эндосперму, а другой более или менее охватывающее остальную часть зародыша. У многих злаков против щитка с наружной стороны почечки имеется небольшой складкообразный вырост, не содержащий сосудов – эпибласт (epiblastus). В нижней части зародыша имеется зародышевый корень (radicula), одетый корневым влагалищем, или колеоризой (coleorrhiza). Зародышевая почка (plumula) состоит из зачатков нескольких листьев, одетых двукилевым влагалищным листом, или колеоптилем (coleoptilis). Положение под-

семядольного колена, или гипокотилия, не вполне ясно. Ось между щитком и колеоптилем, объединяющую эти части зародыша в одно целое, называют мезокотилем, который более или менее развит у большинства злаков.

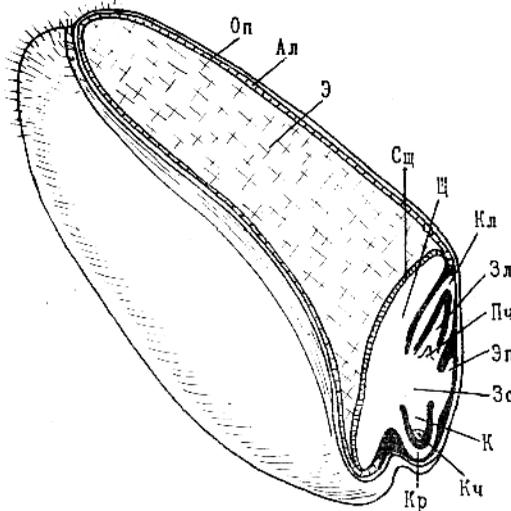


Рис. 12. Строение зерновки пшеницы:

Ал – алейроновый слой эндосперма; *Зл* – зародышевые листочки; *Зс* – зародышевый стебелёк; *К* – зародышевый корешок; *Кл* – колеоптиль; *Кр* – колеориза; *Кч* – корневой чехлик; *Оп* – покровы зерновки; *Пч* – почечка; *Сщ* – сосущие клетки щитка; *Щ* – щиток; *Э* – эндосперм; *Эп* – эпибласт

Морфологическая природа частей зародыша является предметом дискуссий. Щиток обычно принимается за видоизменённую единственную семядоль, а колеоптиль – за первый лист побега. Эпибласт, когда он имеется, считают или за рудимент второй семядоли, или за складкообразный вырост колеоризы. Колеоптиль нередко принимается также за вырост щитка, за семядольный “язычок”, охватывающий побег, или за структуру, не имеющую гомологий в зародыше других растений.

Очень интересной и вполне правдоподобной является точка зрения, впервые высказанная в начале 1950-х гг. П.А. Смирновым, а позднее также Жаком-Феликсом (H. Jacques-Félix). Согласно ей, щиток является не семядолью, а видоизменённой главной осью зародыша,

эпибласт – рудиментом единственной семядоли, а колеоптиль – профиллом зародышевой почки, которая представляет собой не верхушку главной оси, а боковой побег второго порядка. Полная редукция единственной семядоли – эпибласта – у паникоидных злаков, во многих других отношениях являющихся высокоспециализированными, вполне понятна. Поскольку предлист, по-видимому, гомологичен семядоле, можно предполагать, что непосредственные предки злаков, а может быть, и первичные злаки имели вместо эпибласта одну хорошо развитую двукилевую семядолю. Отсутствие в эпибласте проводящих пучков и его поздняя закладка в ходе формирования зародыша навряд ли могут служить существенным доводом против признания эпибласта за семядолю, так как легко могут быть объяснены рудиментарностью этой структуры.

Природе колеоризы – органа, известного среди покрытосеменных растений только у злаков, посвящен ряд специальных работ. Вплоть до настоящего времени широко распространённой является гипотеза, выдвинутая в начале нашего века Веленовским (J. Velenovsky). Согласно ей, колеориза является нижней частью гипокотыля, в которой эндогенно закладывается главный корень. Согласно другой гипотезе колеориза – видоизменённый главный корень зародыша. Эта точка зрения хорошо объясняет причину эндогенного заложения “зародышевого корня”, который в действительности гомологичен не главному зародышевому корню других однодольных, а придаточному корню.

Единицей распространения плодов – диаспорой – у злаков обычно бывает антеций: зерновка, заключённая в цветковые чешуи с прилегающим к ним члеником оси колоска. Значительно реже диаспорами служат зерновки, лишённые всяких чешуй, целые колоски, части общего соцветия, всё общее соцветие или даже всё растение. Достаточно детальные сведения об особенностях распространения диаспор злаков приведены у Р.Ю. Рожевица (1937, с. 130-133) и Н.Н. Цвелева (1982, с. 360-362).

Наиболее распространёнными у злаков являются анемохория и зоохория (преимущественно в виде экзозоохории); свойственны им также автохория и гидрохория. Следует отметить, что в настоящее время чрезвычайно возросла как сознательная, так и бессознательная роль человека в распространении злаков.

Основные направления эволюции злаков

Среди других покрытосеменных растений, в том числе и в пределах класса однодольных, злаки занимают достаточно обособленное положение и вполне обоснованно выделяются в настоящее время в монотипный порядок *Poales* Nakai (Тахтаджян, 1987). Эта обособленность проявляется не только в их своеобразном внешнем облике, но и в внутреннем строении. Согласно А.Н. Белозерскому и Б.М. Медникову, основные семейства однодольных растений отличаются друг от друга по составу ДНК, как классы хордовых животных, что может служить основанием для разделения однодольных на несколько самостоятельных классов. В зерновках злаков содержатся особые белки – проламины, отсутствующие как в других группах растений, так и у животных. Злаки имеют уникальный тип эмбриогенеза, проявляющийся, в частности в своеобразном строении зародыша, гомология частей которого частям зародыша других покрытосеменных растений ещё не вполне ясна. Одна из частей зародыша злаков – колеориза, известна, кроме злаков, только у саговников, у которых она имеет значительно более примитивное строение. Правда, в последнее время близкие к колеоризе структуры отмечены также у пальм и некоторых других однодольных.

Уже исходя из значительной обособленности злаков среди покрытосеменных и однодольных растений, можно прийти к выводу, что ни один из современных порядков этого отдела и класса, даже если включать в них не только современные, но и вымершие формы, не может быть признан за предковый по отношению к злакам. Поэтому можно предположить, что злаки заканчивают собой одну из ветвей очень древней иррадиации, имевшей место ещё до появления существующих в настоящее время семейств двудольных и однодольных растений (рис. 13).

Хотя в отношении строения цветка и плода злаков пока ещё нет единого мнения, большинство современных систематиков считают (и, по-видимому, достаточно обоснованно), что цветок злаков является вторично упрощенным в результате перехода от энтомофилии к анемофилии. Отсюда необходимо принять, что злакам предшествовало, по меньшей мере одно, не существующее в настоящее время семейство, сочетавшее в себе признаки целого ряда порядков класса однодольных. Цветки видов этого гипотетического семейства, подобно многим другим порядкам однодольных, могли иметь шестичленный околоцветник, 6 тычинок и трёхлистиковый апокарпный гинецей.

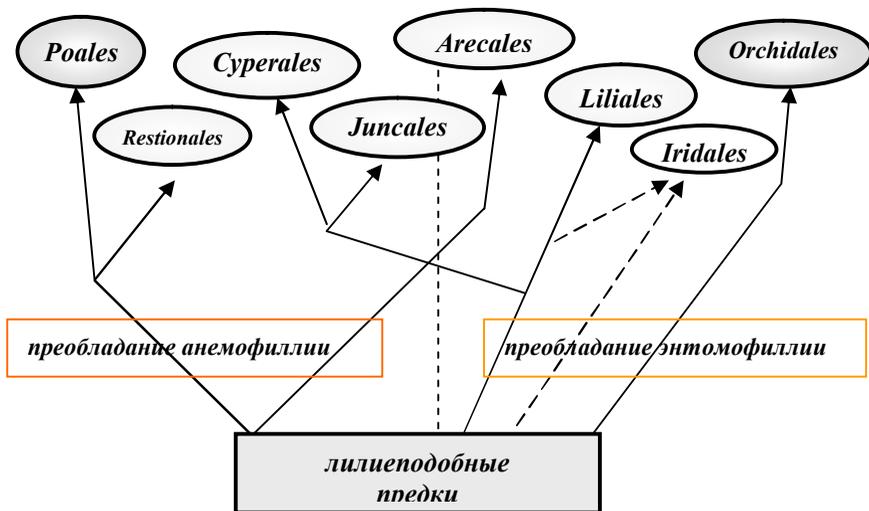


Рис. 13. Схема происхождения некоторых порядков однодольных из группы родства порядка злакоцветных (*Poales*)

Злаки имеют целый ряд общих черт с пальмами (порядок *Arecales*), которые, конечно, не являются результатом случайного сходства, а основаны на относительно близком родстве. Так, очень важно сходство проростков пальм и злаков (особенно бамбуков), одноплодностиковые плоды некоторых пальм не только внешне, но и по внутреннему строению очень похожи на зерновку злаков, высокоспециализированные однопоровые пыльцевые зёрна злаков могут быть выведены из значительно более примитивных пыльцевых зёрен пальм. Ещё в 40-х гг. нашего столетия Кемпбелл отмечал, что злаки показывают большее родство с пальмами, чем с какими либо другими однодольными, но, учитывая большую древность обоих порядков, считал маловероятным, чтобы один из этих порядков происходил от другого. В последнее время некоторые систематики считают возможным вывести злаки непосредственно от пальм через бамбуки, с чем вряд ли можно согласиться, поскольку пальмы отличаются от злаков целым рядом достаточно существенных признаков. Н.Н. Цвелев считает, что пальмы представляют самостоятельную тупиковую ветвь однодольных, начальная эволюция которой шла очень быстрыми темпами в направлении выработки очень высокоспециализированной древовидной жизненной формы. Кроме того, пальмы относятся к числу древ-

нейших из современных покрытосеменных растений (имеются сведения о нахождении их даже в юре), а значительная древность современных таксонов, по мнению Н.Н. Цвелева, говорит об их очень высокой специализации и невозможности выведения из них каких-либо других также современных таксонов.

Другой относительно близкородственной злакам группой однодольных растений являются порядки *Commelinales* и *Restionales*, которые сближаются со злаками большинством авторов современных систем покрытосеменных растений. А.Л. Тахтаджян (1987) отмечает особенно большое сходство со злаками по целому ряду признаков небольшого тропического семейства *Flagellariaceae* из порядка *Restionales*. Подобно пальмам, *Flagellariaceae* очень древняя группа покрытосеменных растений, в пределах которой в последнее время даже отмечено настоящее дихотомическое ветвление стеблей, однако по строению гинецея (он синкарпный или паракарпный, из 2-3 плодолистиков) это семейство, как и другие *Restionales*, очень существенно отличается от злаков.

По мнению Н.Н. Цвелева (1976) маловероятно, чтобы первичным злаком стал какой-либо один вид предшествовавшего злакам гипотетического семейства. Он считает более вероятным полифилитическое происхождение семейства злаков, причём отдельные характерные для этого семейства признаки могли появляться в разных филумах не одновременно и в разной последовательности.

Поскольку гипотетические предки злаков в ископаемом состоянии неизвестны, в отношении жизненной формы предков злаков можно лишь высказывать более или менее обоснованные предположения. По-видимому, они были наземными многолетними травянистыми растениями без каких-либо специальных запасующих органов типа луковиц или клубней. Имеются основания предполагать, что непосредственные предки злаков, как и первичные злаки, были розеткообразующими и имели стрелкообразные стебли с видоизменёнными листьями в соцветии (Цвелев, 1976).

Имеющиеся в настоящее время палеоботанические данные не дают возможности точно установить время и место происхождения злаков. Однако можно предполагать, что они существовали, по меньшей мере, с середины мела, поскольку отпечатки листьев, сходных с листьями современных бамбуков и тростников встречаются уже в верхнемеловых ископаемых флорах. Вполне понятно, что в силу та-

фономических¹ причин в ископаемом состоянии начинают встречаться не первичные менее специализированные злаки, а представители более специализированных групп.

В противоположность многим систематикам, принимающим тропическое происхождение злаков и последующее освоение ими стран с более суровыми климатическими условиями, Н.Н. Цвелев считает, что первичные злаки обитали в относительных высокогорьях. По его мнению, именно на открытых местообитаниях выше пояса мезозойских лесов свойственная злакам анемофилия могла дать существенные преимущества по сравнению с энтомофилией их предков. Формирование злаков из их предков было одновременно процессом криофилизации и ксерофилизации последних. Уже первые злаки приобрели целый ряд морфологических и физиологических особенностей, обеспечивших им позднее процветание в условиях нарастающей континентальности климата в течение мела и кайнозоя. Необходимо подчеркнуть относительность тех высокогорий, в которых возникли и развивались первые злаки. В климатическом отношении они, по-видимому, существенно отличались от современных высокогорий, в суровых условиях которых вряд ли могло существовать какое-либо из мезозойских высших растений, обладавших ещё несовершенной проводящей системой.

Исходя из горного происхождения злаков, естественно предположить, что они возникли во время одного из орогенезов первой половины мела. В это время происходили грандиозные геологические события, сопровождавшиеся орогенезами: в результате раскола древних континентов и раздвижения континентальных блоков возникли обширные межконтинентальные впадины Атлантического и Индийского океанов. Следствием этих событий было существенное изменение климата на многих территориях, главным образом в сторону возрастания его континентальности, которое, по-видимому, и явилось основной причиной вымирания многих характерных для мезозоя голосеменных и папоротниковидных растений и замещения их спустившимися с гор покрытосеменными растениями. Понизившаяся влажность воздуха привела к тому, что значительные участки континентов стали впервые освещаться солнечными лучами, не ослабленными густой облачностью. Возможно, что вымиранию многих мезозойских расте-

¹ Тафономия – раздел палеонтологии, исследующий закономерности процесса захоронения организмов и образования местонахождений их ископаемых остатков.

ний способствовало также изменение состава атмосферы, в частности, уменьшение в ней концентрации углекислого газа. Всё это оказалось губительным для очень многих форм, образовывавших мезозойские леса, но, несомненно, способствовало широкой экспансии покрытосеменных растений – “детей солнца”, как назвал их М.И. Голенкин (1927).

В отношении места происхождения злаков, Н.Н. Цвелев не считает возможным связывать их происхождение с какой-либо ограниченной территорией. По его мнению, вряд ли имеются достаточные основания считать страны, флоры которых в настоящее время содержат наибольшее обилие или наибольшее разнообразие наиболее архаичных форм злаков, их родиной. Ведь не с меньшим основанием можно считать, что эти страны были лишь убежищем наиболее древних форм злаков или очагом их вторичного разнообразия. В частности, вполне вероятно, что очень богатые архаичными формами покрытосеменных растений, в том числе и бамбуков, районы Юго-Восточной Азии с прилегающими островами являются лишь местом наиболее раннего контакта и частичного взаимопроникновения двух различных по происхождению флор – гондванской и лавразийской. Н.Н. Цвелев (1976) считает, что злаки возникли полиотнопно на горных системах одного из орогенезов и первоначально имели разорванный ареал, вряд ли ограниченный только частями бывшей Гондваны.

Дальнейшая эволюция, с точки зрения Н.Н. Цвелева, протекала по двум противоположным направлениям. С одной стороны, в результате продолжающегося, хотя и неравномерно, ухудшения общеземных климатических условий злаки вместе с другими группами спускавшихся с гор покрытосеменных растений стали осваивать низкогорья и равнины, где появились свободные экологические ниши за счёт вымирания более специализированных из мезозойских растений. Здесь они эволюционировали в сторону приспособления к более оптимальным в отношении тепла и влажности экологическим условиям, а также к условиям тех районов, которые подверглись некоторой аридизации.

С другой стороны, злакам, как и ряду других групп покрытосеменных растений, не только удалось удержаться в том горном поясе, который они прежде занимали, но и успешно освоить ранее не заселённые высшими растениями экологические ниши более высокогорных поясов.

Конец мела, вероятно, следует считать периодом наиболее интенсивной дивергентной эволюции первичных злаков, причём одни и те же виды последних, осваивая различные ниши, могли дать начало

целому ряду различных видов, а затем и родов злаков. Менее специализированные из первичных злаков, вероятно, могли дать начало и нескольким филумам, адаптированным к одной и той же экологической нише. В начале палеогена разнообразие злаков значительно возросло, и можно предполагать, что в это время уже существовали не только почти все современные трибы злаков, но и многие из современных родов, обычно представленных не существующими ныне видами.

Отсюда почти все современные трибы злаков представляются результатом одной, имевшей место в позднем мелу адаптивной иррадиации. По-видимому, существенные различия имелись не столько во времени дивергенции на отдельные трибы, сколько в темпах эволюции отдельных филумов, составляющих эти трибы. При этом наиболее быстрые темпы эволюции приводили к ранней и очень высокой специализации, если основной особенностью высокоспециализированных форм считать не степень приспособленности к определённым условиям, как это нередко считают, а более ограниченные возможности дальнейшей эволюции.

Заканчивая обзор основных направлений эволюции злаков, коротко хотелось бы остановиться на эволюционном значении гибридных процессов. Благодаря работам кариосистематиков и генетиков было установлено, что многие широко распространённые и явно прогрессивные виды и группы видов злаков имеют гибридогенное происхождение, нередко являясь даже межродовыми гибридами. Это вполне понятно, так как при гибридизации происходит некоторая деспециализация, в результате которой эволюционные возможности расширяются. Гибридный организм объединяет два генотипа с разной наследственностью, а, кроме того, как было показано ещё Лотси (J.P. Lotsy), при гибридизации за счёт рекомбинации генов могут возникнуть и совершенно новые признаки. Относительная редкость успешного завершения гибридизации не так уж важна, так как залогом успеха является не столько частота возникновения стабильных гибридов, сколько их перспективность по сравнению с другими, негибридогенными филумами. Один, но перспективный гибридогенный таксон может не только выжить при прогрессирующем ухудшении условий обитания, когда погибают многие более специализированные негибридогенные таксоны, но и дать начало группам более высоких таксономических рангов.

Отсюда имеются основания считать, что в далёком прошлом, когда злаки в целом были менее специализированными, возможности

гибридизации были значительно более широкими, чем в настоящее время. Можно предполагать, что очень многие роды и целые трибы злаков возникли в результате гибридизации уже не существующих в настоящее время предков. По-видимому, эволюция злаков после спуска их на равнины, как и покрытосеменных растений в целом (Попов, 1954; Стеббинс, 1957), была в значительной степени “перекрещивающейся”. Это обстоятельство, а также широкое распространение параллельной эволюции делают практически невозможным построение сколько-нибудь реального филогенетического «древа» злаков.

Система злаков

В соответствии с одним из последних вариантов системы покрытосеменных растений А.Л. Тахтаджяна (1987), систематическое положение злаков следующее:

Отдел **Magnoliophyta (Angiospermae)**
Класс **Liliopsida (Monocotyledones)**
Подкласс **Liliidae**
Надпорядок **Commelinanae**
Порядок **Poales**
Семейство **Poaceae Branh. = Gramineae Juss.**

Первые системы злаков основывались на признаках макроструктуры, главным образом на строении колосков и общих соцветий. Одной из первых, наиболее популярной и широко распространённой системой была система выдающегося агростолога Э. Хаккеля (Hackel, 1887), доведённая до родов. Трибы, а их в системе Хаккеля выделено 13, и роды в этой системе располагались главным образом по принципу постепенного усложнения строения колосков: от одноцветковых колосков к многоцветковым. После работы Шустера о цветке злаков, вышедшей в свет в 1910 г., стало ясно, что основным направлением эволюции генеративных органов злаков – колосков и цветков – было не их усложнение, а, напротив, упрощение. В связи с этим систему Хаккеля, широко использовавшуюся до 40-х гг. нашего столетия, развернули в обратном порядке.

Уже в прошлом веке стали появляться публикации о признаках микроструктуры, в частности по сравнительной анатомии листовых пластинок у злаков. Но лишь после выхода в свет классической работы «Кариосистематическое исследование системы злаков» Н.П. Авдулова в 1931 г., который свёл воедино результаты своих кариосистема-

тических исследований с предыдущими исследованиями по анатомическому строению, стало ясно, что система злаков нуждается в коренной переработке. Н.П. Авдулов предложил свой вариант естественной системы злаков, но, к сожалению, не оформил её с номенклатурной точки зрения.

В дальнейшем для целей построения и уточнения системы злаков были привлечены многие признаки микроструктуры: анатомическое строение стебля и листьев, в том числе форма клеток устьиц, трихом и кремневых клеток эпидермы, детали строения лодикул, гинецея и зародыша семени, строение крахмальных зёрен, хромосомные числа и морфология хромосом, а также форма и положение первого листа проростков. Из макроморфологических признаков довольно существенными оказались строение язычка листьев и степень замкнутости влагалищ.

В результате этих исследований система злаков была основательно перестроена и стала более естественной. Главным образом на основании микроструктуры все злаки были разделены на 6 основных групп: бамбуковидные, или “бамбузоидные” злаки, распространённые главным образом во влажных тропиках; овсяницеvidные, или “фестукоидные” злаки, к которым принадлежит значительное большинство внутропических родов; рисовидные, или “оризоидные” злаки, наиболее гидрофильные и преимущественно тропические, но далеко заходящие в умеренно тёплую зону; тростниковидные, или “арундиноидные” злаки, сходные по распространению с оризоидными, но наиболее многочисленные в южном полушарии; полевицковидные, или “эрагостоидные” (“хлоридаидные”) злаки, распространённые преимущественно в аридных районах тропиков и субтропиков; наконец, просовидные, или “паникоидные” злаки, к которым принадлежит большинство тропических и субтропических злаков.

Позднее этим группам был придан таксономический ранг подсемейств, получивших широкое распространение в литературе. Некоторые агростологи добавляют к ним ещё несколько подсемейств, в которые выделяются или группы родов, промежуточные между другими подсемействами, или очень оригинальные по своим признакам роды, доводя число подсемейств до 13.

Однако весьма убедительной представляется точка зрения Н.Н. Цвелева (1987), который считает возможным выделять в пределах семейства злаков лишь два подсемейства: *Bambusoideae* Aschers. et Graebn. – бамбукообразные злаки и *Pooideae* – настоящие злаки.

Подсемейства, в свою очередь, делятся на ряд триб с использованием в основном признаков микроструктуры, указанных выше. В разных современных системах семейства злаков число выделяемых триб достигает 80. В уже упоминавшейся системе Н.Н. Цвелева (1987), подсемейство бамбукообразных злаков подразделено на 14 триб, а подсемейство настоящих злаков – на 27.

Современные трибы злаков за немногими исключениями не имеют чётких макроморфологических признаков, позволяющих их отличать друг от друга. Поэтому в учебных целях целесообразно использование системы Э. Хаккеля (с некоторыми дополнениями, внесёнными Рожевицем, 1937); она к тому же (с небольшими дополнениями) применена во «Флоре СССР» (1934). Порядок расположения триб в приводимой ниже системе злаков Хаккеля изменён на обратный.

Сем. *Poaceae* = *Gramineae* – Злаки

- Триба 1. *Streptochaeteae* С.Е. Hubb. – Стрептохетовые
- Триба 2. *Bambuseae* Nees – Бамбуковые
- Триба 3. *Oryzeae* Dum. – Рисовые
- Триба 4. *Stipeae* Dum. – Ковылёвые
- Триба 5. *Festuceae* Nees – Овсяницевые
- Триба 6. *Aveneae* Dum. – Овсяные
- Триба 7. *Phalarideae* Coss. et Germ. – Канареечниковые
- Триба 8. *Agrostideae* Dum. – Полевищевые
- Триба 9. *Hordeae* Benth. – Ячменёвые
- Триба 10. *Brachypodieae* (Hack.) Hayek – Коротконожковые
- Триба 11. *Nardeae* Anderss. – Белоусовые
- Триба 12. *Paniceae* R.Br. – Просовые
- Триба 13. *Andropogoneae* Dum. – Бородачовниковые (сорговые)
- Триба 14. *Maydeae* Dum. – Маисовые

Первая и вторая трибы относятся к бамбузоидным злакам; трибы с 4 по 11 – к фестукоидным; 12, 13 и 14 – к паникоидным; триба рисовых объединяет оризоидные злаки.

Триба 1. СТРЕПТОХЕТОВЫЕ – *STREPTOCHAETEAE* С.Е. Hubb.

Стебли травянистые; корневища симподиальные. Колоски с одним развитым обоим цветком, собранные в кистевидное или почти колосовидное общее соцветие; лодикулы отсутствуют; тычинок 6, с нитями, сросшимися в нижней части в трубку, тесно примыкающую к гинецею; завязь голая, с длинным столбиком и тремя довольно длинными, но очень короткососочковыми рыльцами.

Триба включает один род (*Streptochaeta* Schrad. ex Nees) с тремя видами, встречающимися во влажных лесах тропической Америки. Ранее считали, что в цветках стрептохеты имеется три крупных спирально расположенных лодикеры и двураздельную верхнюю цветковую чешую. Однако в настоящее время более правильной точкой зрения представляется следующая: лодикеры и верхняя цветковая чешуя редуцированы, а имеющиеся в колосках этого рода чешуи, исключая нижнюю цветковую чешую при развитом цветке, являются нижними цветковыми чешуями редуцированных нижних цветков разветвлённого колоска.

Триба 2. БАМБУКОВЫЕ – *BAMBUSEAE* Nees

Многолетники, нередко многолетние монокарпики; стебли обычно более или менее одревесневающие, реже травянистые, часто с большим количеством расставленных узлов и разветвлённые в верхней части. Листья почти всегда с черешками, опадающие по сочленениям, реже не опадающие; пластинки их обычно от линейно-ланцетных до ланцетно-яйцевидных, очень редко линейные, с “бамбукоидной” анатомией. колоски часто с неопределённым числом цветков, нередко разветвлённые, у основания часто более чем с двумя колосковыми чешуями. Нижние и верхние колосковые чешуи обычно с большим и неопределённым числом жилок; лодикеры обычно 3, реже 2, более 3 или отсутствуют. Тычинок обычно 6, реже 3, иногда 2, 4 или более 6 (до 120), нередко срастающихся нитями в трубку. Рылец обычно 2-3, реже 1 или 4-6, нередко на длинном столбике. Зерновки часто с утолщенными в верхней части или равномерно околоплодником, нередко орехообразные или костянообразные.

Обширная триба, насчитывающая до 110 родов и 1130 видов, распространённых преимущественно во влажных тропиках и субтропиках; отдельные виды заходят даже в северный умеренный пояс. Дальше всех на север идёт род *Sasa* Makino et Shibata, который доходит до средней части Курильских островов и среднего Сахалина.

Триба 3. РИСОВЫЕ – *ORYZAE* Dum.

Пластинки листьев линейные или ланцетно-линейные. Соцветия метёлкообразные, реже кистевидные. Колоски с тремя цветками, верхний из которых обоеполюй или однополюй, а два нижних редуцированы до 2 чешуй. Колосковых чешуй 2, очень коротких, часто полностью редуцированных. Цветковые чешуи при верхнем цветке кожистые или перепончато-кожистые. Нижняя цветковая чешуя с 5 жилками, реже с 3 или 7-9, часто с верхушечной остью; верхняя – с тремя

жилками или вовсе отсутствует. Лодикулы 2, свободные, цельные или двулопастные. Тычинок 6, реже 3 или 1; завязь голая, с двумя длинно-сосочковыми рыльцами на коротких столбиках.

Наиболее гидрофильная триба, насчитывающая 13-15 родов и до 100 видов, распространённых главным образом в тропиках и субтропиках, но заходящих довольно далеко и в умеренно тёплые зоны обоих полушарий.

К этой трибе принадлежит одно из самых значительных хлебных растений – рис посевной (*Oryza sativa* L.), солома которого успешно используется в кормовых целях, а также на производство бумаги и для изготовления различных плетёных изделий. Виды рода цицания (*Zizania* L.) имеют местное пищевое значение и достаточно широко культивируются как кормовые растения.

Триба 4. КОВЫЛЁВЫЕ – *STIPEAE* Dum.

Пластинки листьев линейные, часто узколинейные; язычки перепончатые, редко почти от основания переходящие в ряд густых волосков; влагалища расщеплённые. Соцветие – метёлка, компактная или раскидистая. Колоски с одним обоеполым цветком, занимающим верхушечное (псевдотерминальное) положение; ось колоска не продолжается выше единственного цветка. Колосковых чешуй 2, равных или более длинных, чем цветок. Нижняя цветковая чешуя всегда с верхушечной коленчато-изогнутой остью, с 3-5 жилками; верхняя цветковая чешуя без килей. Лодикул обычно 3, очень редко 2, свободных, голых, обычно цельных. Тычинок 3; завязь на верхушке голая, с длиннососочковыми рыльцами на коротком столбике.

К трибе относится 13-18 родов и до 400-450 видов, распространённых в умеренно тёплых областях обоих полушарий и горах тропиков, но в лесную зону заходят лишь немногие виды. Особенно многочисленны ковылёвые в степных и полупустынных районах Евразии и Америки.

В хозяйственном отношении эта триба представляет довольно большой интерес, поскольку охватывает главнейшие степные кормовые растения.

Центральный род трибы – ковыль (*Stipa* L.), насчитывающий около 300 видов.

Триба 5. ОВСЯНИЦЕВЫЕ – *FESTUCEAE* Nees

Пластинки листьев линейные, плоские или вдоль свёрнутые; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые или более или менее замкнутые. Колоски с двумя – многими (до 15) обоеполыми цветками,

собранных метёлкой, реже кистью, иногда до почти колосовидных. Колосковые чешуи короче цветковых. Нижние цветковые чешуи с 3-7 жилками, без ости или с одной, реже несколькими прямыми или несколько изогнутыми остями, которые выходят из верхушки чешуи. Верхняя цветковая чешуя с двумя килями. Лодикул две, обычно двулопастных; иногда они отсутствуют. Завязи на верхушке голые, длинноволосистые рыльца выходят из верхушки её.

Наиболее крупная и полиморфная триба фестукоидных злаков, содержащая до 70 родов и более 1300 видов, встречающихся в основном в умеренных и холодных поясах обоих полушарий, а также в горных районах тропиков.

Здесь относятся важнейшие кормовые растения из родов мятлик (*Poa* L.), овсяница (*Festuca* L.), костёр (*Bromus* L.), ежа (*Dactylis* L.) и др.

К числу крупнейших родов, входящих в трибу, относятся: овсяница (*Festuca* L., около 500 видов), мятлик (*Poa* L., около 400 видов), бескильница (*Puccinellia* Parl., около 150 видов), костёр (*Bromus* L., до 90 видов), перловник (*Melica* L., около 80 видов), манник (*Glyceria* R.Br., около 50 видов) и тонконог (*Koeleria* Pers., до 50 видов).

Триба 6. ОВЦОВЫЕ – *AVENEAE* Dum.

Пластинки листьев линейные, плоские или вдоль свёрнутые; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые или более или менее замкнутые. Колоски с двумя – многими (до 10) обоеполыми цветками, собранных раскидистой или сжатой метёлкой, иногда колосовидной. Колосковые чешуи длиннее цветковых. Нижние цветковые чешуи с 3-7 жилками, без ости или с одной, реже несколькими коленчато-изогнутыми или, реже, прямыми остями, которые выходят из спинки чешуи. Верхняя цветковая чешуя с двумя килями. Лодикул две, обычно двулопастных; иногда они отсутствуют. Завязи на верхушке голые, длинноволосистые рыльца выходят из верхушки её.

Сравнительно некрупная триба, насчитывающая до 35 родов и до 400 видов, распространённых преимущественно в умеренных поясах северного и отчасти южного полушарий. Это почти исключительно растения открытых мест – лугов и степей, приспособившиеся также к жизни в высокогорных и арктических областях.

Многие представители этой трибы являются более или менее хорошими кормовыми растениями, ряд из которых давно уже введен в культуру. К этой же трибе принадлежит и овес посевной (*Avena sativa* L.) – зерновое растение.

Из более крупных родов следует отметить: овсец (*Helictotrichon* Bess., около 30 видов), щучка, или луговик (*Deschampsia* Beauv. s.l., более 30 видов), овес (*Avena* L., около 25 видов).

Триба эта весьма близко стоит к овсяницевым, от которых резко не отграничивается, имея ряд перекрывающихся или заходящих признаков.

Триба 7. КАНАРЕЕЧНИКОВЫЕ – *PHALARIDEAE* Coss. et Germ.

Листовые пластинки линейные; язычки перепончатые; влагалища почти до основания расщеплённые. Колоски трёхцветковые, верхний цветок обоеполый, два нижних тычиночные или стерильные; в последнем случае от них остаются только две нижних цветковых чешуи и колосок оказывается как бы с 4 колосковыми чешуями. Соцветие – метёлка, часто колосовидная. Колосковых чешуй две, обычно равные колоску. Нижняя цветковая чешуя у верхнего цветка обычно безостая, но у нижних цветков часто с коленчато-изогнутой остью, отходящей от спинки чешуи. Лодикулы 2, свободные, голые, цельные, на верхушке заострённые. Тычинок 2 или 3. Завязь голая, с относительно длинноволосистыми рыльцевыми ветвями на длинных, у основания более или менее сросшихся друг с другом столбикообразных основаниях.

Небольшая триба, включающая 4-5 родов и до 90 видов, распространённых во внетропических странах обоих полушарий, а отчасти также в высокогорьях тропиков, приуроченные к влажным местам.

Основное число видов в трибе содержится в трёх родах – зубровка (*Hierochloë* R.Br., около 30 видов), канареечник (*Phalaris* L., около 30 видов) и пахучеколосник (*Anthoxanthum* L., до 25 видов).

Виды трибы большого практического значения не имеют; как кормовые растения они (за исключением двухкосточника тростниковидного – *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. и канареечника клубненосного – *Phalaris tuberosa* L.) почти не используются, так как либо содержат кумарин, либо очень быстро грубеют. Виды зубровки (*Hierochloë* R.Br.) используются для приготовления настоек на спирту. Некоторые виды пригодны для закрепления песков и различного рода насыпей.

Эта триба очень близка к трибе овсовых.

Триба 8. ПОЛЕВИЦЕВЫЕ – *AGROSTIDEAE* Dum.

Листовые пластинки линейные; язычки перепончатые; влагалища почти до основания расщеплённые. Колоски одноцветковые, цветки обоеполые, занимающие боковое (латеральное) положение в

колоске. Ось колоска нередко продолжается выше основания цветка в виде длинноволосистого или голого осевого стерженька. Соцветие – метёлка, то раскидистая, то, благодаря срастанию веточек метёлки с осью соцветия, очень компактная (в последнем случае формируется так называемый “султан”). Колосковых чешуй две, длиннее цветка или равные ему. Нижняя цветковая чешуя часто снабжена прямой или коленчато-изогнутой остью, выходящей из спинки чешуи. Верхняя цветковая чешуя с двумя килями, часто короче нижней цветковой чешуи, иногда отсутствует. Лодикулы обычно 2, цельные или лопастные. Тычинок 3. Завязь голая.

Триба содержит до 35 родов с приблизительно 450 видами, встречающимися во всех внетропических странах обоих полушарий, а отчасти также и в высокогорьях тропиков.

Наиболее крупными родами трибы являются: вейник (*Calamagrostis* Adans, до 150 видов), полевица (*Agrostis* L., около 150 видов), лисохвост (*Alopecurus* L., около 50 видов) и тимофеевка (*Phleum* L., более 20 видов)

В хозяйственном отношении эта триба представляет несомненный интерес, так как в неё входят такие важные кормовые злаки, как тимофеевка (*Phleum* L.), лисохвост (*Alopecurus* L.), полевица (*Agrostis* L.) и ряд других.

Триба близка как к овсяницевым, так и овсовым, являясь, несомненно, молодым образованием.

Триба 9. ЯЧМЕНЁВЫЕ – *HORDEAE* Benth.

Пластинки листьев линейные, плоские или вдоль свёрнутые; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые или более или менее замкнутые. Колоски с двумя – многими (до 12) обоеполыми цветками, собранных в сложные колосья; ось колосков обычно с сочленением под каждым цветком. Колосковых чешуй две; они короче цветковых. Нижняя цветковая чешуя с 5-9 жилками, часто с остью, выходящей из верхушки чешуи. Верхняя цветковая чешуя плёчатая, всегда с двумя килями. Лодикулы 2, обычно цельные и коротко реснитчатые. Тычинок 3; завязь на верхушке волосистая, с двумя почти сидячими, длинноносочковыми рыльцами.

Довольно небольшая триба, содержащая 20-25 родов и 400-450 видов. Виды трибы распространены вне тропиков и в горных районах тропиков. Растения преимущественно лугов и степей, встречающиеся также в лесах.

Наиболее крупными родами трибы являются: пырейник (*Elymus* L. s.l., около 150 видов), пырей (*Elytrigia* Desv., до 80 видов), колосняк (*Leymus* Hochst, около 50 видов), ячмень (*Hordeum* L., до 40 видов), пшеница (*Triticum* L., около 25 видов) и эгилопс (*Aegilops* L., около 20-25 видов).

В хозяйственном отношении это важнейшая триба злаков, поскольку к ней относятся наиболее ценные хлебные растения, а именно пшеница (*Triticum* L.), рожь (*Secale* L.) и ячмень (*Hordeum* L.), дающие основной продукт питания для значительной части человечества, немалую часть кормовых продуктов для животноводства и ряд веществ, необходимых промышленности. Кроме того, ряд растений из этой трибы является хорошими кормовыми растениями (пыреи, пырейники и др.), другие находят применение как закрепители сыпучих песков.

Эта триба довольно близка овсяницевым, отличаясь от неё колосовидными соцветиями, а также простыми крахмальными зёрнами разной величины.

Триба 10. КОРОТКОНОЖКОВЫЕ – *BRACHYPODIEAE* (Hack.) Hayek

Пластинки листьев линейные, плоские; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые. Колоски с 3-20 обоеполыми цветками, собранными в узкую колосовидную кисть; колоски на очень коротких, но заметных ножках. Колосковые чешуи короче цветковых. Нижняя цветковая чешуя с 5-9 жилками, обычно с прямой остью, выходящей из верхушки чешуи. Верхняя цветковая чешуя с двумя килями. Лодикулы 2, довольно крупные, продолговатые или широколанцетные, обычно коротко реснитчатые. Тычинок 3; завязь на верхушке волосистая, с двумя длиннососочковыми рыльцами на очень коротких столбиках.

Очень небольшая триба, включающая 2 рода и 22 вида, распространённых в субтропических и умеренно тёплых странах Евразии и Африки, а также в горных районах тропиков обоих полушарий.

Основной род трибы – коротконожка (*Brachypodium* Beauv.) насчитывает 20 видов.

Несмотря на значительное морфологическое сходство с предыдущей трибой, коротконожковые, несомненно, являются древней группой.

Триба 11. БЕЛОУСОВЫЕ – *NARDEAE* Anderss.

Пластинки листьев узколинейные, плоские; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые. Колоски с одним обоеполым цветком,

расположенные односторонними колосовидными общими соцветиями. Колосковые чешуи редуцированы; рудименты колосковых чешуй, сросшиеся между собой и с осью колоска, образуют узкую тонкокожистую кайму, окружающую основание колоска. Нижняя цветковая чешуя с 3 жилками, с короткой прямой верхушечной остью. Верхняя цветковая чешуя несколько короче нижней, перепончатая, с двумя слабыми киями. Лодикулы отсутствуют. Тычинок 3; завязь на верхушке голая, переходящая в довольно длинный столбик, который, в свою очередь, переходит в очень длинное, но коротковолосистое рыльце.

Триба монотипная, с единственным родом и видом (белоус торчащий – *Nardus stricta* L.), встречающимся во внетропической Евразии и Северной Америке.

Триба 12. ПРОСОВЫЕ – *PANICEAE* R.Br.

Пластинки листьев от линейных до широколанцетных, иногда на коротких черешках; язычки перепончатые, часто реснитчатые или от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщеплённые. Колоски с двумя цветками, из которых верхний обополюй (редко однополюй), а нижний недоразвитый (стерильный) или тычиночный. Общие соцветия различного строения, преимущественно метельчатые, часто состоящие из колосовидных веточек; реже колосовидные или кистевидные, иногда пальчатые. Колосковых чешуй 1-2, тонкокожистых или плёнчатых. Нижняя цветковая чешуя при верхнем цветке обычно кожистая или хрящеватая, обычно безостая, значительно отличающаяся от нижней цветковой чешуи при нижнем цветке. Лодикулы 2, свободные, голые, клиновидные. Тычинок 3; завязь голая, с двумя длиннососочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках.

Это наиболее крупная триба злаков, насчитывающая до 120 родов и более 2 тыс. видов, широко распространённых в тропиках и субтропиках, где они встречаются в разнообразных экологических условиях. Лишь единичные виды заходят в умеренную зону.

К числу крупнейших родов трибы относятся: просо (*Panicum* L., до 500 видов), росичка (*Digitaria* Hall., до 350 видов), щетинник (*Setaria* Beauv., около 125 видов).

Почти все представители этой трибы являются более или менее хорошими кормовыми растениями, многие из которых введены в культуру. К этой же трибе принадлежит и несколько хлебных злаков,

как обыкновенное просо (*Panicum miliaceum* L.), негритянское просо (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) и некоторые другие.

Триба 13. БОРОДАЧОВНИКОВЫЕ – *ANDROPOGONEAE* Dum.

Пластинки листьев от линейных до яйцевидных; язычки перепончатые, часто реснитчатые или от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщеплённые. Колоски с двумя цветками, из которых верхний обоеполой, а нижний тычиночный или стерильный; нередко колоски гетерогамные: сидячий колосок с обоеполом или пестичным цветком, а колосок на ножке – с тычиночным или недоразвитым цветком. Соцветие состоит из колосовидных кистей, собранных метёлкой, кистью или колосовидно. Колосковых чешуй две, крупных, часто кожистых или хрящеватых, нижняя колосковая чешуя всегда длиннее цветка. Нижние цветковые чешуи обычно перепончатые, с 3-5 жилками, у верхнего цветка часто с коленчато-изогнутой остью. Верхняя цветковая чешуя обычно короче нижней, иногда отсутствует. Лодикулы 2, свободные, голые, клиновидные, нередко отсутствуют. Тычинок 1-3; завязь голая, с двумя длиннососочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках; иногда столбики, а также и рыльца на значительном протяжении срастаются друг с другом.

Весьма крупная триба, насчитывающая до 100 родов и 1000 видов, очень характерных для саванн и саванноподобных группировок растительности в тропиках и субтропиках обоих полушарий, однако в восточном полушарии они значительно более многочисленны и более разнообразны.

Из крупных родов трибы можно отметить сорго (*Sorghum Moench*, до 50 видов).

В хозяйственном отношении это одна из наиболее важных триб, содержащая значительное число весьма полезных растений. К этой трибе относятся сахарный тростник (*Saccharum officinarum* L.) и сахарное сорго (*Sorghum saccharatum* (L.) Pers.), дающие сахар и патоку; сорго обыкновенное (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) и близкие к нему виды, являющиеся ценными зерновыми растениями. Большинство видов трибы являются хорошими кормовыми растениями. Роды *Vetiveria* Thouars и *Symbopogon* Spr. дают ценные ароматические масла. Наконец, многие виды являются излюбленными декоративными растениями южных садов и парков.

Триба 14. МАЙСОВЫЕ – *MAYDEAE* Dum.

Стебли с сердцевинной, не полые. Листовые пластинки линейные; язычки перепончатые; влагалища расщеплённые. Колоски раз-

дельнополые, собранные в отдельных друг от друга соцветиях или в отдельных частях одного соцветия, но никогда не смешанно. Колоски с тычиночными цветками обычно собраны в верхушечную метёлку; колоски с пестичными цветками расположены либо в нижних частях ветвей верхушечного общего соцветия, либо образуют пазушные общие соцветия – колосья или початки.

Триба содержит 7-8 родов с 25-30 видами, встречающимися преимущественно в тропических странах. большей частью крупные растения, обычно с весьма своеобразным строением соцветий.

Из этой трибы значительное хозяйственное значение имеет только один род – кукуруза, с единственным видом (*Zea mays* L.) – одним из важнейших хлебных растений, являющийся одновременно и прекрасным кормовым и ценным техническим.

* * *

Одна из возможных схем происхождения рассмотренных выше триб злаков приведена на рис. 14.

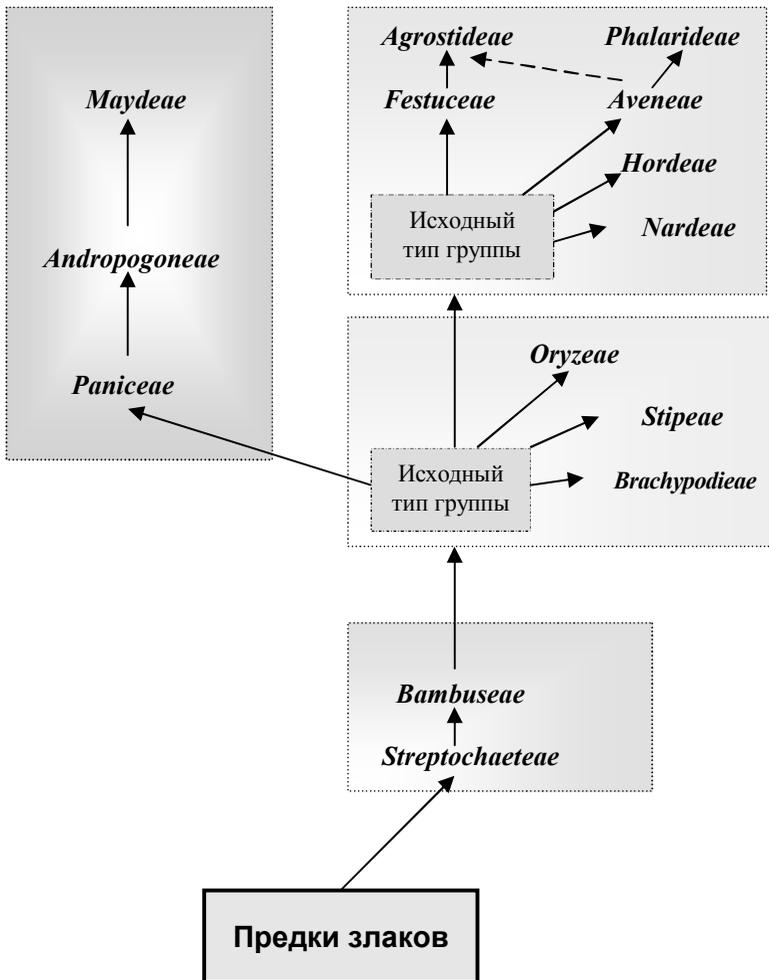


Рис. 14. Схема происхождения триб злаков (по Рожевицу, 1937, с изменениями)

Список видов сем. Poaceae, рекомендуемых для изучения

3. Oryzeae Dum.

1. *Oryza sativa* L.
2. *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf
4. *Stipeae* Dum.
3. *Stipa capillata* L.
4. *S. pennata* L.
5. *S. pulcherrima* C.Koch

5. Festuceae Nees

6. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski = *Bromus tectorum* L.
7. *Briza media* L.
8. *Bromus benekenii* (Lange) Trimen = *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub (*Zerna benekenii* (Lange) Lindem.)
9. *Bromus inermis* Leyss. = *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (*Zerna inermis* (Leyss.) Lindem.)
10. *Bromus japonicus* Thunb.
11. *B. mollis* L.
12. *B. riparius* Rehm. = *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub (*Zerna riparia* (Rehm.) Nevski)
13. *Dactylis glomerata* L.
14. *Festuca altissima* All. (*F. sylvatica* (Poll.) Vill.)
15. *F. gigantea* (L.) Vill.
16. *F. pratensis* Huds.
17. *F. rubra* L.
18. *F. rupicola* Heuff. (*F. sulcata* (Hack.) Nym.)
19. *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski
20. *G. maxima* (C.Hartm.) Holmb.
21. *G. notata* Chevall. (*G. plicata* (Fries) Fries)
22. *Koeleria cristata* (L.) Pers.
23. *K. glauca* (Spreng.) DC.
24. *Melica altissima* L.
25. *M. nutans* L.
26. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*Ph. communis* Trin.)
27. *Poa angustifolia* L.
28. *P. annua* L.
29. *P. compressa* L.
30. *P. nemoralis* L.
31. *P. palustris* L.

32. *P. pratensis* L.
 33. *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.
 34. *P. tenuissima* Litv. ex V.Krecz.
 6. *Aveneae* Dum.
 35. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & C.Presl
 36. *Avena fatua* L.
 37. *A. sativa* L.
 38. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.
 39. *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.
 40. *H. desertorum* (Less.) Nevski
 7. *Phalarideae* Coss. et Germ.
 41. *Anthoxanthum odoratum* L.
 42. *Beckmannia eruciformis* (L.) Host
 43. *Hierochloë odorata* (L.) Beauv.
 44. *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (*Typhoides arundinacea* (L.)
 Moench, *Digraphis arundinacea* (L.) Trin.)
 8. *Agrostideae* Dum.
 45. *Agrostis canina* L..
 46. *A. gigantea* Roth
 47. *A. stolonifera* L.
 48. *A. tenuis* Sibth
 49. *Alopecurus aequalis* Sobol.
 50. *A. arundinaceus* Poir.
 51. *A. pratensis* L.
 52. *Apera spica-venti* (L.) Beauv.
 53. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth
 54. *C. canescens* (Web.) Roth
 55. *C. epigeios* (L.) Roth
 56. *Milium effusum* L.
 57. *Phleum phleoides* (L.) Karst.
 58. *Ph. pratense* L.
 9. *Hordeae* Benth.
 59. *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. (*A. imbricatum* Roem. &
 Schult.)
 60. *Elymus caninus* (L.) L. = *Roegneria canina* (L.) Nevski
 61. *E. fibrosus* (Schrenk) Tzvel. = *Roegneria fibrosa* (Schrenk) Nevski
 62. *Elytrigia repens* (L.) Nevski = *Agropyron repens* (L.) Beauv.
 63. *Hordeum distichon* L.
 64. *H. vulgare* L.
 65. *Secale cereale* L.

66. *Triticum aestivum* L.
 10. *Brachypodieae* (Hack.) Hayek
67. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.
68. *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv.
 11. *Nardeae* Anderss.
69. *Nardus stricta* L.
 12. *Paniceae* R.Br.
70. *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.
71. *Panicum miliaceum* L.
72. *Setaria viridis* (L.) Beauv.
 13. *Andropogoneae* Dum.
73. *Sorghum saccharatum* (L.) Moench

Библиографический список

- Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование. М., 1927. 101 с.
- Злаки Украины: Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценотический обзор / Ю.Н. Прокудин, А.Г. Вовк, О.А. Петрова и др. Киев: Наукова думка, 1977. 518 с.
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Учен. зап./Перм. ун-т. 1964. Т. 114 (Биология). С. 115-179.
- Попов М.Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 6. С. 867-881.
- Рожевиц Р.Ю. Злаки: Введение в изучение кормовых и хлебных злаков. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. 638 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 357 с.
- Стеббинс Дж.Л. О гибридном происхождении покрытосеменных // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 10. С. 1503-1506.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. Gramineae. 778 с.
- Флорова В.М., Раменский Л.Г. Определитель растений в нецветущем состоянии для средней части СССР. М.: Сельхозгиз, 1937. 431 с.

Цвелев Н.Н. Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) – Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117-368.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Цвелев Н.Н. Порядок злаки (Poales) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 341-378.

Цвелев Н.Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 75 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Hackel E. *Gramineae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1887. Т. II, Abt. 2. S. 1-97.

Оглавление

Введение	3
Морфология злаков	4
Вегетативные органы	6
Корневая система	8
Побег	8
Стебель	12
Лист	14
Генеративные органы	18
Цветок	19
Соцветие	24
Плод	26
Основные направления эволюции злаков	32
Система злаков	38
Список видов сем. <i>Poaceae</i> , рекомендуемых для изучения	51
Библиографический список	53

Семейство Злаки

Методические указания по большому практикуму

Составитель Сергей Александрович **Овеснов**

Редактор *Г.А. Гусман*

Технический редактор *Г.А. Ковальчук*

Корректор *К.Н. Бобкова*

Подписано в печать 09.07.99. Формат 60×84¹/₁₆.
Гарнитура “Таймс”. Бум. офс. № 1. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 3,25. Уч.-изд. л. 3,5.
Тираж 150 экз. Заказ

Редакционно-издательский отдел Пермского университета
614600 г. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского университета
614600 г. Пермь, ул. Букирева, 15