

**Н.Н. Цвелев**

**Злаки СССР**

**Москва  
«Книга по Требованию»**

УДК 57  
ББК 28  
Н11

H11      **Н.Н. Цвелев**  
Злаки СССР / Н.Н. Цвелев – М.: Книга по Требованию, 2013. – 786 с.

**ISBN 978-5-458-27301-5**

Книга является результатом монографического исследования на территории СССР одного из крупнейших и наиболее важных в хозяйственном отношении семейств цветковых растений - семейства злаков, представленного в СССР 1011 видами из 177 родов. В ней приводятся описания триб, родов и внутриродовых подразделений злаков флоры СССР, сведения об экологии и географическом распространении видов и подвидов злаков, их важнейшая синонимика, имеются расширенные ключи для определения родов, видов и подвидов злаков, а также краткие сведения о хромосомных числах. Кроме введения, в котором сообщаются необходимые сведения, касающиеся принятой формы описания видов и других надвидовых и внутривидовых подразделений, в книге приведены новейшие данные в отношении анатомо-морфологических особенностей злаков, происхождения злаков и основных направлений эволюции этого семейства, список важнейшей литературы по злакам и систематический указатель. Книга предназначена для ботаников различных специальностей, а также для студентов и других лиц, интересующихся злаками.

**ISBN 978-5-458-27301-5**

© Издание на русском языке, оформление  
«YOYO Media», 2013  
© Издание на русском языке, оцифровка,  
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Принимая политипные виды, мы вовсе не считаем, что взгляды сторонников всегда монотипных видов ошибочны и хуже отражают филогенетические отношения между таксонами внутри рода. «Ценность всякой систематической обработки несколько не зависит от того, какой концепции в отношении объема вида придерживается ее автор, а определяется лишь ее качеством и, в первую очередь, естественностью предлагаемой системы. Нет никаких оснований для навязывания всем какой-либо одной из двух концепций вида, однако деловое обсуждение преимуществ и недостатков той или иной концепции является совершенно необходимым и, несомненно, способствует общему прогрессу нашей науки» (Цвелев, 1966 : 1100). Употребление политипных видов представляется нам более удобным главным образом вследствие того, что признание эколого-географических рас за подвиды одного политипного вида дает возможность обойтись без формального описания (да еще на латинском языке!) большого количества надвидовых таксонов — рядов (series), многие из которых были бы монотипными. Существенным недостатком концепции политипного вида является, однако, меньшая стабильность номенклатуры подвидов: без хорошего знания данной группы растений часто бывает нелегко подобрать правильное название для подвида (да еще при отсутствии справочника по подвидам, подобного «Index Kewensis» для видов). Кроме того, принятие подвидов приводит к дополнительной субъективности в оценке ранга таксона. Если в отношении вида субъективно решается лишь вопрос, таксон это или не таксон, то при принятии подвидов приходится также субъективно решать еще один вопрос — подвид это или вид.

Следует также отметить, что развитие науки пока не позволяет надеяться на то, что будет найден какой-либо удобный критерий для разграничения видов и подвидов. В частности, мы не можем согласиться с абсолютизацией критерия генетической изоляции и считаем, что в число подвидов одного вида вполне могут быть включены таксоны с разной степеньюплоидности или таксоны-апомикты, если они ведут себя как замещающие друг друга эколого-географические расы, связанные в зонах контакта популяциями или особями с переходными признаками (Цвелев, 1972а : 14). Очень часто при более глубоких исследованиях обнаруживается, что часть подвидов одного вида являются по происхождению гибридами других подвидов этого же вида с другими видами рода. Мы считаем, что гибридогенные таксоны такого происхождения также могут быть приняты за подвиды того вида, к которому они морфологически наиболее близки (вероятно, вследствие значительного доминирования в генотипе гибрида генов этого вида), разумеется, при условии, если эти таксоны ведут себя по отношению к другим подвидам этого вида как эколого-географические расы. Вполне вероятно, что гибридогенные подвиды такого происхождения (как и подвиды, являющиеся результатом межподвидовой гибридизации) встречаются не менее часто, чем «классические» подвиды, являющиеся результатом дифференциации прежде монотипного вида на ряд замещающих друг друга в пространстве вторичных таксонов подвидового ранга.

В некоторых случаях группы очень близких, но географически не обособленных и часто лишь вторично сближившихся в результате гибридизации видов названы нами видами-агрегатами, например *Triticum* aggr. *turgidum* или *Festuca* aggr. *brachyphylla*. Такой способ обозначения, подробно рассмотренный в работе Хейвуда (Heywood, 1963), представляется нам более удобным, чем введение дополнительных таксонов, подобных циклу (cyclus) или юзу (Галушко, 1962), для которых, как и для рода, необходима публикация латинских диагнозов.

Кроме подвидов мы считаем полезным применение еще одной внутривидовой таксономической категории, а именно разновидности (varietas), которая отличается от других разновидностей этого же подвида или монотипного вида одним или немногими наследуемыми признаками, существует не единично (как случайное отклонение), но не имеет определенной эколого-

географической приуроченности по отношению к другим разновидностям этого же таксона. Разновидностей особенно много в пределах широко распространенных подвидов (или монотипных видов), однако описание их под специальными названиями, на наш взгляд, имеет смысл лишь у важных в хозяйственном отношении растений (например, у культивируемых пшениц или овсов). У дикорастущих видов полезно отметить лишь некоторые, наиболее бросающиеся в глаза разновидности (например, кроме типовой разновидности с голыми колосками, разновидность с опущенными колосками). Как и подвиды, многие разновидности, по-видимому, являются результатом происходившей в далеком прошлом интрагрессивной гибридизации данного вида или подвида с другими относительно близкими видами или подвидами. Вполне возможно, что разновидности, как и подвиды, могут отличаться друг от друга по времени цветения в течение суток или хромосомному числу и потому быть генетически изолированными друг от друга, несмотря на совместное обитание.

Для групп культивируемых разновидностей — культиваров, не имеющих ясно выраженной географической приуроченности, в соответствии с рекомендацией «Международного кодекса ботанической номенклатуры для культурных растений» мы часто используем ранг «группы разновидностей» (*convarietas*).

Используемыми в настоящей книге внутриродовыми таксономическими категориями рангом выше вида являются подрод (*subgenus*) и секция (*sectio*). В нашем понимании секции вовсе не являются вспомогательными таксонами, выделяемыми ради удобства в крупных родах на основании одного или немногих произвольно выхваченных признаков. Это вполне естественные таксоны, являющиеся как бы маленькими родами и выделяемые на основании всей совокупности признаков входящих в них видов. Нередко ни один из признаков секции, взятый отдельно, не выдержан у всех входящих в нее видов, что, на наш взгляд, не может служить основанием для непризнания секции. Более обосновленные секции, вполне заслуживающие выделения в самостоятельный род, приняты нами за подроды.

Вопрос об объеме родов не менее сложен, и объективных критерии для выделения родов пока не существует. Все же мы в основном согласны с С. А. Невским (1941 : 84—85) в том, что путь разукрупнения «громоздких» родов на менее крупные, но более естественные роды более правилен. Совершенно недопустимо, на наш взгляд, следуя традиционным взглядам, принимать такие роды, часть видов которых значительно более близка к видам других родов, чем к остальным видам этого рода. Хорошим примером в этом отношении является род *Elymus* в понимании многих консервативно настроенных авторов, включающий, с одной стороны, группу *Elymus* s. str. (с типом *E. sibiricus*), и морфологически, и генетически неразрывно связанную с многочисленными видами нередко выделяемого рода *Roegneria*, с другой стороны, виды рода *Leymus* (с типом *L. arenarius*), через небольшой род *Psa-thyrostachys* очень тесно связанные с родом *Hordeum*. Виды же *Elymus* s. str. и *Leymus* резко отличаются друг от друга не только по морфологии и экологии, но, как показано в самое последнее время, также биохимически (Яaska, 1974) и генетически: их генотипы составлены различными геномами (Dewey, 1972). Правильность более мелкого понимания родов хорошо подтверждается и историей. Так, многочисленные новые роды Палиса Бовуа (Palisot Beauvois, 1812) долгое время не принимались консервативно настроенными ботаниками, но большинство этих родов в настоящее время вошло во всеобщее употребление и самостоятельность их ни у кого не вызывает сомнений.

Принимаемые надродовые таксономические категории — подсемейства, трибы и подтрибы, на наш взгляд, также не должны быть формальными, а должны выделяться на основании всей совокупности признаков входящих в них родов. Как уже отмечалось нами раньше (Цвелеv, 1968 : 303), мы считаем возможным различать в пределах СССР только два подсемейства зла-

ков: бамбуки (*Bambusoideae*) и настоящие злаки (*Pooideae*), являющиеся как бы двумя основными ступенями в эволюции злаков. Возможно, что ранга подсемейства заслуживает еще триба рисовых (*Oryzeae*), по целому ряду признаков сходная с бамбуками.

Вследствие большого объема настоящей книги мы были вынуждены отказаться от приведения подробных диагнозов видов и подвидов. Приводить же их диагнозы в очень сокращенном виде (как это дано, например, в издаваемой в настоящее время «Flora Европеа») мы не считаем целесообразным, так как более удобными для практического использования являются расширенные ключи для определения видов и подвидов. Мы считаем, что введение в такие ключи дополнительных признаков (имеющихся в тезе, но отсутствующих в антитезе, или наоборот) нисколько не ухудшает качество ключей, однако основные различительные признаки должны стоять в начале тезы и антитеты и сразу бросаться в глаза. Вряд ли целесообразно, однако, включать дополнительные признаки (отсутствующие в тезе или антитезе) в тех случаях, когда и теза, и антитета дальше не продолжаются. Предлагаемые ключи для определения видов и подвидов в более крупных родах, конечно, трудны для практического использования, но не следует забывать, что трудности, стоящие перед составителем ключа, возрастают прямо пропорционально числу видов. Если для таких родов, как *Poa*, *Calamagrostis* или *Festuca* нетрудно дать хороший ключ в пределах одной области, то дать удовлетворительный ключ для определения видов этих родов в пределах всего СССР уже несравненно труднее, а в пределах всего мира вообще вряд ли возможно.

В синонимике к отдельным видам и подвидам нами приведены лишь самые необходимые сведения. Обязательно цитируются лишь две упомянутые выше сводки по злакам СССР во «Flora rossica» (1852) и «Флоре СССР» (1934). Остальные литературные источники по злакам СССР (включая республиканские и региональные «Флоры» и «Определители») цитируются только в том случае, если в них содержится что-либо существенно новое в отношении данного таксона по сравнению с «Флорой СССР», например существенно уточнен ареал таксона, изменено его название и т. п. В целях уменьшения объема синонимики, повторяющиеся литературные источники в цитатах при таксонах сокращены в пределах каждого рода до года и страницы, причем при иностранных источниках употребляется сокращение «l. c.» (*locus citato*), а при русских — «цит. соч.» (цитированное сочинение). Расшифровки сокращений фамилий авторов и литературных источников в цитатах при таксонах мы не приводим, и в этом, пожалуй, нет особой необходимости, так как в отношении сокращений фамилий авторов мы в основном следуем «Алфавитному указателю авторов, указанных при таксонах», опубликованному М. Э. Кирпичниковым в качестве приложения к «Алфавитным указателям к тт. I—XXX „Флоры СССР“» в 1964 г., а в отношении сокращений периодики — «Перечню сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика», опубликованному Т. И. Заиконниковой в ежегоднике «Новости систематики высших растений» (1968 : 254—282). На наш взгляд, вряд ли целесообразно повторять такого рода перечни при каждой флористической сводке или «Определителе». Фамилии авторов на русском языке сокращаются в цитатах при таксонах так же, как и на латинском языке.

Мы отказались от принятого во «Флоре СССР» цитирования изображений приводимых видов и подвидов. Число хорошо иллюстрированных работ, касающихся злаков, в настоящее время настолько возросло, что цитирование иллюстраций, особенно при широко распространенных видах, привело бы к заметному увеличению и без того большого объема книги. Видимо, в настоящее время имеется необходимость в издании специального справочника по иллюстрациям, подобного широко известному «Index Londinensis». Содержание отдельной книги должны составить и карты ареалов злаков флоры СССР, публикация которых, конечно, очень желательна, но невозможна

в пределах настоящей книги. Из эсикат нами цитируются при видах и подвидах лишь наиболее известные, собранные на территории СССР, и прежде всего номера издаваемого с 1898 г. «Гербария русской флоры», позднее (с 1932 г.) переименованного в «Гербарий флоры СССР». Эсикаты последнего издания цитируются нами полностью, хотя некоторые из них собраны за пределами СССР, но близ его границ. Это издание наиболее часто повторяется в синонимике при видах и подвидах, вследствие чего для него принято условное сокращение Н. Ф. Р. («Herbarium Florae Rossicae»). Другие издания эсикат легко узнаются по принятым сокращениям, например, Herb. Fl. Cauc. («Herbarium Florae Caucasicae»), Kneuck. Gram. Exs. (A. Kneucker, «Gramineae Exsiccatae») или P. Smirn. Herb. Gram. Select. URSS (P. A. Smirnow, «Herbarium Graminum Selectorum URSS a Societate Natura Curiosum Mosquensi editum»).

Очень краткие сведения о хозяйственном значении приводятся нами не для отдельных видов злаков, а для родов в целом, что дает возможность избежать повторений. Сведения эти большей частью взяты из литературных источников. Так, сведения о кормовом значении злаков приведены почти полностью по известной сводке «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР», т. I (1950), составленной коллективом авторов под редакцией И. В. Ларина; использованы также сведения, имеющиеся в книге Р. Ю. Рожевица «Злаки» (1937), в его же обработке злаков для издания «Сорные растения СССР», т. I (1934), в вышедшей несколькими изданиями книге П. М. Жуковского «Культурные растения и их сородичи» (изд. 1-е, 1950; изд. 2-е, 1964; изд. 3-е, 1971) и в некоторых других работах. В книге Жуковского, специально посвященной культурным растениям, имеются значительно более полные сведения о культивируемых злаках.

Сведения о хромосомных числах злаков приведены нами по сводке «Хромосомные числа цветковых растений», изданной в 1969 г. под редакцией Аи. А. Федорова. При числах, опубликованных после этой сводки или случайно в нее вошедших, приведены ссылки на работы соответствующих авторов. Многие хромосомные числа, определенные по вполне достоверному материалу А. П. Соколовской и Н. С. Пробатовой, а отчасти также Н. Г. Жуковой и В. Н. Гладковой (для *Brizochloa*), были любезно сообщены нам этими авторами до публикации этих данных в других изданиях. Если из ряда хромосомных чисел, приведенных для какого-либо вида или подвида, мы считаем более правильными одно или два числа, то эти числа даны полуожирным шрифтом. Хотя для многих видов или подвидов известно несколько хромосомных чисел и различия в хромосомных числах не могут служить признаком, определяющим ранг таксона, эти числа дают весьма ценную информацию для выяснения происхождения отдельных таксонов и их взаимоотношений в пределах рода, вследствие чего приведение хромосомных чисел в современных флористических сводках вполне целесообразно.

Сведения об экологии видов и подвидов приводятся лишь в самой краткой форме, которая, конечно, не соответствует современным представлениям о растительных группировках, но, тем не менее, часто принимается в различных «Флорах» и «Определителях». Нам представляется, что более подробные экологические данные должны даваться в региональных флористических работах меньшего объема.

Распространение видов и подвидов злаков приводится для территории СССР в соответствии с прилагаемой картой районов (рис. 1). В целях большей сравнимости мы приняли районирование «Флоры СССР», которое далеко не всегда совпадает с ботанико-географическим районированием, но достаточно удобно для пользования. По сравнению с «Флорой СССР» районирование изменено лишь в следующих немногих деталях.

1. Не выделяется в качестве особого округа Арктика. Выделение ее на равных правах с такими основными подразделениями территории СССР, как европейская часть СССР, Кавказ, Западная Сибирь и др., пред-

ставляется нам недостаточно обоснованным. Значительно удобнее выделять арктические районы в пределах четырех северных округов.

2. Карело-Мурманский район «Флоры СССР» разделен на Кольский и Карельский районы, причем в Кольский район включена и арктическая часть Кольского полуострова, имеющая много общего с Хибинами и являющаяся не совсем «настоящей» Арктикой.

3. Выделен в особый район и включен целиком в европейскую часть СССР Уральский район, который мы принимаем с делением его, согласно работе К. Н. Игошиной (1966), на Северный, Средний и Южный Урал. Полярный и Приполярный Урал мы включаем в Арктический район европейской части СССР. Отнесение Урала к нескольким районам европейской части СССР и Западной Сибири, на наш взгляд, себя не оправдывает, так как он все же является целостной территорией с вполне определенной, хотя и промежуточной между Европой и Азией флорой.

4. Верхне-Днестровский район «Флоры СССР» переименован в Карпатский, а Бессарабский — в Молдавский, причем в последний включена только Молдавская ССР. Эти же изменения уже приняты А. А. Федоровым во «Флоре европейской части СССР», т. I (1974).

5. Выделены в особый район горы Большого Кавказа. По районированию «Флоры СССР» многие виды Большого Кавказа приходилось указывать для Предкавказья, Дагестана, Западного и Восточного Закавказья, что очень неудобно.

6. Несколько продвинута к северу северная граница Предкавказского района, в который включены бассейн Кубани и Ставропольское плато.

7. Выделены в особый район Курильские острова.

8. Памиро-Алайский район «Флоры СССР» разделен на Гиссаро-Дарвазский, Алайский и Памирский районы, а Амударьинский район несколько продвинут на юго-восток вдоль Амударьи.

9. Каракумский и Горно-Туркменский районы «Флоры СССР» объединены в один Туркменский район с делением его на горную и пустынную части.

Первоначально предполагалось ввести еще ряд изменений в районирование «Флоры СССР» (выделение ряда новых районов, изменение границ старых районов), однако в ходе работы эти изменения себя не оправдали.

Для указания распространения за пределами СССР нами принято районирование, несколько отличающееся от такового во «Флоре СССР», но совпадающее с районированием «Флоры европейской части СССР», т. I (1974).

Для всех видов и подвидов нами указывается, но с разной степенью точности место, откуда они описаны. Однако выбор лектотипов для многих таксонов этих рангов по материалам, хранящимся в различных гербариях мира, по вполне понятным причинам оказался для нас неосуществимым. Не выбраны лектотипы также по некоторым культивируемым видам и подвидам, описанным с территории СССР, если аутентичный материал по ним отсутствует в Гербарии Ботанического института АН СССР. Мы считаем, что в этом случае выбор лектотипа должен быть произведен специалистом по данной группе растений, например в роде *Triticum* — специалистами по этому роду. Выяснение местонахождения типов и лектотипов видов и подвидов во многих случаях является очень трудоемким делом. Поэтому типы и изотипы с указанием гербария, в котором они находятся, цитируются нами только в том случае, если они имеются в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE) или в одном из других гербариев СССР, для которых также приняты международные сокращения (они приведены Т. И. Заиконниковой в ежегоднике «Новости систематики высших растений», 1966 : 341—342). Мы сочли целесообразным процитировать в примечаниях также типы и изотипы тех видов и подвидов, которые были описаны с территории СССР, но оказались синонимами других, ранее описанных видов и подвидов. Благодаря этому в настоящей книге содержатся почти полные сведения о том типовом материале, который имеется в Гербарии Ботанического института АН СССР, а отчасти и в других гербариях СССР.

Введение большого числа сокращений существенно затрудняет чтение ключей и диагнозов и, как правило, себя не оправдывает. В цитатах при таксонах, а также в диагнозах новых таксонов употребляются лишь общепринятые сокращения латинских слов, которые мы здесь не приводим. Перечень их имеется в составленном С. К. Черепановым «Указателе главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» в ежегоднике «Новости систематики высших растений» (1966 : 347—350).

Мы не смогли привести в настоящей книге даже основной библиографии по злакам, которая значительно увеличила бы объем книги. Нами приведен лишь небольшой список литературы, включающий работы тех авторов, на которых даны ссылки в общей части книги и при хромосомных числах. Более или менее полная библиография по злакам, по-видимому, должна составить тему специальной работы, хотя многие литературные источники по злакам до 1936 г. приведены в книге Р. Ю. Рожевица «Злаки» (1937), а многое более поздней литературы — в библиографии к книге Т. И. Серебряковой «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков» (1971).

Конечно, не все роды и группы видов злаков проработаны нами достаточно полно. Осталось несколько более или менее недоработанных групп, в которых можно разобраться лишь в результате значительно более трудоемкого комплексного исследования. Из них можно назвать такие весьма трудные в систематическом отношении группы злаков, как роды *Koeleria* и *Puccinellia*, секция *Stenopoa* рода *Poa*, секция *Calamagrostis* рода *Calamagrostis*, секция *Agrostis* рода *Agrostis*, *Sasa* aggr. *senanensis*, *Deschampsia caespitosa* s. l., *Poa pratensis* s. l., *Elytrigia repens* s. l., *Festuca valesiaca* s. l., *Bromus inermis*. Наука развивается очень быстрыми темпами, и нет никакого сомнения в том, что эти группы уже в ближайшем будущем будут основательно изучены.

Все иллюстрации к настоящей книге выполнены художницей Н. В. Жилиной, которой мы выражаем искреннюю признательность.

Благодарим за ценные замечания Н. С. Пробатову и С. К. Черепанова, любезно просмотревших рукопись этой книги, а также Н. И. Кадена, Н. И. Забинкову и М. Э. Кирпичникова за консультации в отношении правописания названий злаков.

## АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЛАКОВ

Для целей систематики наибольший интерес представляет не столько детальная морфологическая или анатомическая характеристика органов и тканей, слагающих растение, сколько возможность филогенетической оценки отдельных признаков. В случае значительного варьирования какого-либо признака у разных таксонов важно установить, в каком направлении шло изменение его в ходе эволюции. Однако на пути к решению вопросов такого рода стоит так много трудностей, что они решаются разными авторами очень различно, а нередко даже прямо противоположно. Несмотря на значительный прогресс, достигнутый в морфологии и анатомии, во многих случаях нет достаточной ясности как в отношении происхождения отдельных структур, так и в отношении их гомологии другим структурам. Часто приходится говорить о двух или более двух возможных решениях одного и того же вопроса. Дело в том, что, несмотря на частое существование корреляций, возникающих в ходе эволюции отдельных филумов, никак нельзя считать примитивным строение какого-либо органа или его части только на основании того, что примитивным является строение многих других органов или их частей в пределах того же самого таксона. Эволюция почти всегда мозаична: разные органы и части органов эволюционируют в значительной степени независимо друг от друга и очень разными темпами. Результат мозаичной эволюции — разную степень эволюционной подвижности в строении отдельных частей и органов растений одного и того же таксона удобно, следуя А. Л. Тахтаджяну (1966 : 25—32), называть гетеробатией. Вследствие очень широкого распространения гетеробатии мы считаем, что выводы в отношении степени эволюционной подвижности того или иного органа или его части могут быть сделаны только на основании по возможности всестороннего изучения особенностей этого органа независимо от степени эволюционной подвижности других органов и частей этого же организма.

### П л о д

Обособленное положение злаков в системе покрытосемянных растений отчетливо сказывается уже в строении их плода, который как на русском, так и на латинском языке имеет особое название — зерновка (*saguposis*). Это невскрывающийся односемянный плод, у которого тонкий околоплодник — перикарпий (*pericarpium*) — обычно плотно прилегает к семенной кожуре или частично слипается с ней. Более точное и несколько более широкое определение зерновки, к которому присоединяемся и мы, дано Н. Н. Каденом (1961а : 314): зерновка — это плод, образовавшийся из верхнего мономерного и апокарпного гинецея с единственным гемитропным двупокровным семязачатком, прикрепленным широкой и короткой семяночкой

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 оболочками (чаще всего цветковыми или колосковыми чешуями), Каден различает листовковидную, ягодовидную и орешковидную зерновки, которые многими другими авторами принимаются за другие типы плодов (мешочек, костянка или орех). Листовковидная зерновка (ее называют также мешочковидной) имеет свободно прилегающий к семени перикарпий и при намокании выталкивает семя, вскрываясь по брюшному шву. Из злаков флоры СССР такие зерновки имеют роды *Crypsis*, *Sporobolus* и *Eleusine*. Ягодовидные зерновки с толстым мясистым околовплодником имеются у некоторых тропических бамбуков. У *Melocanna* Trin. эндосперм в зрелом ягодообразном плоде сохраняется лишь в виде сухой бесформенной пленки, заключенной между сильно разросшимся перикарпием и щитком, что является несомненным признаком очень высокой специализации, связанной с переходом к «живорождению» — прорастанию семени на материнском растении (Петрова, Яковлев, 1968).

Ягодовидные зерновки, как и орешковидные зерновки, встречающиеся у некоторых бамбуков и *Oryzeae* (в том числе у *Zizania*), вообще следует считать более высокоспециализированными по сравнению с обычной зерновкой, хотя многие авторы (Holltum, 1956; Каден, 1961<sup>в</sup>, и др.) склонны принимать их, следуя идеям Корнера (Corner, 1953), за тип плода, близкий к исходному для злаков. Довольно высокоспециализированными являются и листовковидные зерновки, но очень вероятно, что первичные злаки имели свободно прилегающий к семени перикарпий. Признаком более высокой специализации мы считаем и очень плотный, часто утолщенный близ верхушки зерновки перикарпий, свойственный большинству бамбуков, хотя ранее, следуя Холтуму (Holltum, 1956), мы принимали утолщенный перикарпий бамбуков за примитивный признак (Цвелеев, 1968). Исходя из наших представлений о происхождении злаков (см. ниже), более вероятно, что первичные злаки имели типичные зерновки с тонким перикарпием. Вполне возможно, что зерновки были вначале голыми (опадали без других частей колоска и общего соцветия), но уже очень рано они стали опадать с оболочкой из чешуй, которые выполняют функцию дополнительной защиты зародыша от механических повреждений и неблагоприятных климатических условий, а также способствуют распространению плодов.

Форма типичной зерновки чаще всего варьирует от широко- до узкоэллипсоидальной (особенно узкой у некоторых видов *Stipa* и *Aristida*), но среди наиболее высокоспециализированных во многих других отношениях родов из триб *Paniceae*, *Andropogoneae* и *Cynodonteae* встречаются более широкие, шаровидные или зубовидные зерновки, также являющиеся результатом более высокой специализации.

На брюшной (центральной) стороне зерновки располагается рубчик, или гилум (*hilum*), обычно темноокрашенный и хорошо заметный на зрелой зерновке, реже, в случаях когда зерновки более или менее слипаются с цветковыми чешуями (признак более высокой специализации!), слабо заметный. Довольно часто (особенно среди фестукоидных злаков) эллипсоидальная зерновка сплюснута со спинки и рубчик помещается в продольном желобке или бороздке. Строение брюшной стороны зерновки и форма рубчика имеют большое систематическое значение. Очень вероятно, что форма рубчика изменялась в результате ксерофилизации от длинного линейного (обычно почти равного длине зерновки без прилатков) до маленького овального. Поскольку линейный рубчик обычно коррелирует с присутствием продольного желобка на брюшной стороне зерновки, последний признак можно также считать более примитивным по сравнению с выпуклой или более или

менее уплощенной вентральной стороной зерновки, однако в этом нет уверенности, так как эти особенности могли появиться и независимо друг от друга в разных филумах.

Интересно, что у некоторых высокогорных и арктических видов родов *Poa* и *Ruccinella*, значительное большинство видов которых имеет маленький овальный рубчик, он заметно удлиняется и может быть даже линейным. Учитывая высокогорное происхождение этих родов, мы склонны считать в этом случае удлиненный рубчик не вторичной, а первичной, более примитивной особенностью, хотя возможность обратного изменения формы рубчика не может считаться исключенной. Как известно, форма рубчика определяется ориентацией семязачатка, а анатронный семязачаток, на значительном участке приросший к удлипленной семяночке (фуникулюсу), следствием чего является удлиненный рубчик, обычно считается более примитивным типом по сравнению с атропным (Тахтаджян, 1964 : 131), что хорошо согласуется с вероятной примитивностью линейного рубчика у злаков, имеющих очень варьирующие семязачатки (от атропных до гемитропных и кампилотропных).

В некоторых случаях (например, у родов подтрибы *Trisetinae*) зерновки могут быть заметно сплюснутыми с боков и имеющими узко закругленную брюшную сторону. Эта особенность, по-видимому, вторична и может быть связана с присутствием жидкого эндосперма, однако у многих *Oryzeae* с твердым эндоспермом зерновки также сплюснуты с боков.

Строение верхушки зерновки, по-видимому, также имеет очень существенное значение, но еще мало используется при систематических построениях. Она может быть, например, широко закругленной с двумя «рожками» — основаниями рыльцевых ветвей — либо оттянутой в носикообразный или более или менее сплюснутый со спинки, часто коротковолосистый придаток — общее основание рыльцевых ветвей. У рода *Ammodochloa* такой придаток имеет крыловидную форму, являясь приспособлением к анемохории. Присутствие хорошо развитого придатка на верхушке зерновки обычно (например, в трибах *Aeneae* и *Poeae*) выглядит как примитивный признак, что согласуется и с почти постоянным отсутствием его у зерновок высокоспециализированных во многих других отношениях триб *Cynodontae* и *Paniceae*, но не исключено, что появление придатков, как и опушения на верхушке завязи, связано с криофильмацией (при приспособлении к обитанию в более суровых условиях крайних высокогорий) и их отсутствие — не прогрессивный, а первичный примитивный признак.

Большие общие размеры питательной ткани зерновки — эндосперма (*endospermium*) — по сравнению с зародышем можно считать довольно примитивным признаком. Зародыш многих паникоидных, а отчасти и эрагростоидных злаков значительно крупнее, чем зародыш менее подвижных во многих других отношениях бамбузоидных, арундиноидных и фестукоидных злаков. Кингес (Kinges, 1961 : 56—69) различает три типа зерновок по величине зародыша: фестукоидный — с маленьким зародышем, паникоидный — с крупным зародышем и промежуточный между этими двумя типами третий тип, свойственный главным образом эрагростоидным (хлоридоидным) злакам.

Анатомическое строение эндосперма зерновки подробно описывается в работах В. Г. Александрова (1939) и М. С. Яковлева (1950), и на нем здесь не стоит останавливаться. Обычно эндосперм твердый по консистенции, но может быть более рыхлым — мучнистым, когда в нем относительно мало белка или более плотным — стекловидным — с большим количеством белка. Кроме того, у некоторых родов злаков зрелый эндосперм лишен клеточных оболочек, содержит высокий процент масел и имеет жидкую маслянистую консистенцию (Matlakovna, 1912; Dore, 1956; Terrell, 1971; Rosengurtt et al., 1972). Такой богатый маслами эндосперм отличается высокой устойчивостью к высыханию (сохраняя в гербарных коллекциях жидкую консистенцию свыше 50 лет), а по-видимому, и к низким температурам, вследствие чего

его следует считать по сравнению с твердым эндоспермом вновь приобретенным признаком, результатом приспособительной эволюции к неблагоприятным для жизни условиям. Не случайно жидкий эндосперм неизвестен у таких примитивных в отношении генеративных органов групп злаков, как *Bambusoideae*, *Triticeae* и *Bromeae*, хотя высокоспециализированные трибы *Paniceae*, *Andropogoneae* и *Cynodonteae* тоже всегда имеют твердый эндосперм. Розенгуртом с соавторами (Rosengurtt et al., 1972) отмечено, что жидкий эндосперм часто коррелирует с таким также вторичным признаком в строении зерновки, как небольшой овальный рубчик. Среди злаков флоры СССР жидкий эндосперм известен у многих *Aveneae* (*Helictotrichon*, *Gaudinia*, *Trisetum*, *Trisetaria*, *Koeleria*, *Ventenata*, *Gaudinopsis*, *Holcus*, *Lagurus*, *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Apera*), *Phleeeae* (*Alopecurus*, *Beckmannia*), *Poeae* (*Dactylis*, *Briza*, *Cinna*, *Arctagrostis*) и *Monermeae* (*Parapholis*, *Pholiurus*), нередко встречаясь лишь у части видов упомянутых родов. Следует еще отметить, что в эндосперме зерновок содержатся неизвестные у других растений (как и у животных) белки — проламины (Благовещенский, 1950 : 40).

На существование различий в строении крахмальных зерен эндосперма у различных групп злаков впервые обратил внимание Харц (Harz, 1880). Позднее они изучались рядом других авторов (Авдулов, 1931; Яковлев, 1950), использовавших признаки их строения для решения вопросов филогенетической систематики злаков. М. С. Яковлевым (1950) особенно подробно разбираются строение и ход развития крахмальных зерен в зерновках различных групп злаков. Им были намечены основные типы крахмальных зерен, обычно характерные для определенных триб злаков (Яковлев, 1950 : 161), причем большое значение придается соотношению между пластидным и непластидным («хондриосомным») крахмалом.

Позднее Татеока (Tateoka, 1962) установил четыре основных типа крахмальных зерен злаков. У первого, тритикоидного типа («*Triticum* type») крахмальные зерна простые, очень варьирующие по величине (от 4—6 до 30—40 мк в диам.) и не имеющие сколько-нибудь заметных граней на своей поверхности. Этот тип зерен отмечен у всех *Triticeae*, а также *Brachypodieae* и *Bromeae*, где они, однако, менее варьируют по величине. Зерна второго, паникоидного типа («*Panicum* type») также простые, более или менее одинаковые по величине (обычно 4—10 мк в диам.) и имеют более или менее гранистую поверхность. Этот тип обычен у *Paniceae* и *Andropogoneae*, но встречается также у некоторых *Cynodonteae*, *Rappophoreae*, *Arundinelleae*, *Bambusoideae* и др. У *Cenchrus*, *Sorghum* и некоторых других родов зерна такого типа достигают 30—40 мк в диам., не уступая в этом отношении зернам первого типа. У третьего типа крахмальных зерен — «*Miscanthus* type» — в одном и том же семени встречаются как простые, так и сложные зерна, причем последние обычно состоят лишь из немногих (обычно 2—4) гранул, сходных по величине с простыми зернами, а простые зерна обычно не имеют отчетливых граней на поверхности. Этот тип спорадично встречается у злаков разных триб (из родов флоры СССР у *Miscanthus*, *Chrysopogon*, *Microstegium*, *Dimeria*, *Digitaria*), но не встречается у бамбуков, *Oryzeae* и триб так называемых фестукоидных злаков (*Triticeae*, *Aveneae*, *Poeae* и др.). Четвертый, фестукоидный, тип («*Festuca-Eragrostis* type») имеет только сложные зерна, состоящие из довольно многочисленных мелких гранул. Этот тип характерен для триб *Aveneae*, *Poeae*, *Phleeeae*, обычен в трибах *Cynodonteae*, *Arundineae* и у бамбуков, а изредка встречается и в трибах *Paniceae* и *Andropogoneae*.

Филогенетическое значение разных типов крахмальных зерен не вполне ясно. Очень вероятно, что они появились параллельно и независимо друг от друга, однако можно предполагать, что рано обособляющиеся друг от друга в процессе развития простые крахмальные зерна тритикоидного типа наиболее примитивны.

Зародыш злаков имеет много своеобразных черт даже по сравнению с зародышем других порядков класса однодольных (*Liliopsida*), что в зна-