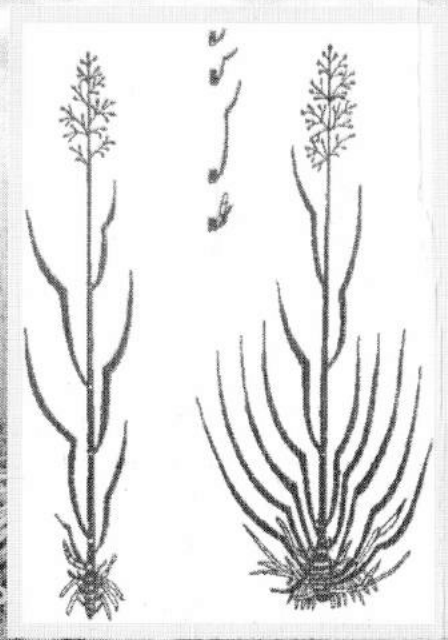


В.Е. Кардашевская

# ЗЛАКИ

Учебное пособие



Якутск 2003

Министерство образования Российской Федерации

Якутский государственный университет им. М. К. Аммосова

**В. Е. Кардашевская**

## **З Л А К И**

**Учебное пособие**

Рекомендовано Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию Министерства образования РФ в качестве учебного пособия для студентов университетов по специальности 011600 «Биология»



**Якутск 2003**

УДК 582.4; 581.14  
ББК 28.58  
К21

Утверждено научно-техническим советом университета

Рецензенты:

кафедра экологии Уральского государственного университета (зав. кафедрой академик РАН *В.Н. Большаков*);  
кафедра агрономии Якутской государственной сельскохозяйственной академии (зав. кафедрой, канд. с.-х. наук, доцент *К.Г. Оконешников*);  
профессор кафедры экологии *С.В. Комов*, доцент кафедры ботаники *И.А. Уткина* (Уральский госуниверситет)

*Кардашевская В.Е.*

К21 Злаки: Учебное пособие. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2003. 180с.  
ISBN 5-7513-0465-9

В учебном пособии изложены сведения о морфологии, жизненных формах и особенностях биологии растений одного из крупнейших и наиболее важных в хозяйственном отношении семейства злаки. Освещены вопросы периодизации онтогенеза, рассмотрены таксономическая структура и эволюция злаков. Каждый параграф заканчивается контрольными вопросами.

Данная работа предназначена для преподавателей, аспирантов и студентов высших учебных заведений.

УДК 582.4; 581.14  
ББК 28.58

ISBN 5-7513-0465-9

© Якутский государственный  
университет, 2003

ВВЕДЕНИЕ . . . . .	4
ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ ЗЛАКОВ . . . . .	6
1.1. Плод и проросток . . . . .	6
1.1.1. Общая характеристика плода . . . . .	6
1.1.2. Строение и природа частей зародыша и проростка . . . . .	12
1.1.3. Проросток . . . . .	17
1.2. Вегетативные органы . . . . .	20
1.2.1. Корень . . . . .	20
1.2.2. Лист . . . . .	21
Морфология листа . . . . .	21
Анатомия листовой пластинки . . . . .	30
1.3. Побег . . . . .	33
1.3.1. Строение и классификация побегов . . . . .	33
1.3.2. Зона кушения. Кущение. Куст . . . . .	46
1.4. Генеративные органы . . . . .	51
1.4.1. Соцветия . . . . .	51
1.4.2. Цветок и интерпретации его строения . . . . .	54
1.4.3. Диагностическое значение признаков соцветий и цветка . . . . .	58
1.5. Жизненные формы . . . . .	69
ГЛАВА 2. ОНТОГЕНЕЗ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЛАКОВ . . . . .	83
2.1. Основные понятия . . . . .	83
2.2. Онтогенез монокарпического побега и малый жизненный цикл . . . . .	85
2.3. Периодизация онтогенеза злаков . . . . .	93
2.3.1. Периодизация по фенологическим фазам развития злаков . . . . .	93
2.3.2. Периодизация онтогенеза (большого жизненного цикла) по возрастным периодам и состояниям . . . . .	97
2.3.3. Периодизация онтогенеза по этапам органогенеза . . . . .	105
2.3.4. Периодизация онтогенеза по эколого-физиологическим стадиям . . . . .	112
2.4. Антэкология . . . . .	119
2.5. Способы распространения плодов злаков . . . . .	129
2.6. Способы размножения и длительность онтогенеза злаков . . . . .	132
ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗЛАКОВ . . . . .	140
ГЛАВА 4. О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ОСНОВНЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ . . . . .	155
4.1. О происхождении класса однодольных . . . . .	155
4.2. О происхождении семейства злаков . . . . .	160
4.3. Основные направления эволюции злаков . . . . .	163
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА . . . . .	169
УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ . . . . .	170



## ВВЕДЕНИЕ

Одним из разделов специальных курсов студентов-ботаников является раздел, посвященный детальному изучению семейства **Мятликовые**, или **Злаки - Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.)**. Выбор именно этой группы растений для специального углубленного изучения определен рядом причин.

Во-первых, злаки - одно из самых крупных семейств мировой флоры. По числу видов занимает четвертое место после астровых (сложноцветных) (*Asteraceae*), орхидных (*Orchidaceae*) и бобовых (*Fabaceae*). По уточненным данным семейство включает 898 родов и 10300 видов (Цвелев, 1987). Распространение космополитное (от Арктики до Антарктиды), почти одинаково представлены в тропических и внетропических зонах. Злаки играют важную роль в сложении естественных растительных сообществ, являются ландшафтообразующими растениями. Велика роль злаков в травостоях лугов, степей, прерий, саванн, пампасов. Во флоре России и сопредельных государств встречается 980 видов злаков из 177 родов (Цвелев, 1976), а во флоре Сибири - 440 видов и подвидов из 72 родов (Флора Сибири, 1990). Во флоре Якутии злаки представлены 208 видами из 50 родов (Флора Сибири, 1990) и играют особую роль в составе и продукции фитоценозов. Многие из них доминанты и эдификаторы травянистых группировок растительного покрова.

Во-вторых, по критерию практической значимости злаковые находятся вне конкуренции. Они составляют основу питания человечества (хлебные и крупяные зерновые культуры, сахарный тростник, овощные), а дикорастущие злаки составляют основу сенокосов и пастбищ. Известно лекарственное, фитомелиоративное и противозероэрозийное значение злаков. Все большее число их вводится в культуру в качестве кормовых, газонных и рекультивационных растений.

В-третьих, злаки относятся к трудно определяемым растениям, что объясняется относительным однообразием строения вегетативных и генеративных органов этих растений. Однако морфологические различительные (диагностические) признаки родов и видов злаков достаточно четкие, но настолько мелкие, что студентам необходимо приобретение углубленных знаний по морфологии, умений и навыков определения злаков. Успешное определение злаков возможно при хорошем знании морфологии генеративных и вегетативных органов и применении бинокля.

Основные цели данного пособия следующие. Во-первых, это введение в раздел ботаники, посвященный изучению злаков: освещение современного состояния основных вопросов морфологии, биологии, онтогенеза, систематики, филогении злаков. Уделяется внимание дискуссионным вопросам, представляющим как научный, так и практический интерес. Во всех этих вопросах необходимо ориентироваться будущему специалисту, так

как потребность в сведениях о злаках возрастает. Пособие – основа для дальнейшего совершенствования знаний (не ограничиваясь только общей морфологией) и начала исследований в области агростологии.

Во-вторых, на примере семейства злаковых систематизировать, обобщить, расширить и углубить теоретические знания и практические умения по общепрофессиональным ботаническим дисциплинам, изучаемым в младших курсах (анатомии, морфологии, систематике и физиологии растений) и спецкурсам. В процессе изучения злаков для студентов окончательно проясняется смысл и значение изучения ботанических дисциплин, взаимосвязь и взаимообусловленность научно-теоретической и практической подготовки.

Учебное пособие предназначено для студентов и аспирантов биологического факультета университета, сельскохозяйственных вузов, может быть использовано в работе учителей и преподавателей, при проведении учебно-полевых, производственных практик, выполнении курсовых и дипломных работ, в самостоятельной научной работе студентов.

Пособие написано на основе специальных лекций и спецпрактикума, проводимого автором для студентов биолого-географического факультета Якутского государственного университета.

## МОРФОЛОГИЯ ЗЛАКОВ

Среди растений злаки довольно легко узнаются по их характерному внешнему виду (габитусу): узнаваемые полые, цилиндрические стебли - соломины - с хорошо развитыми междоузлиями и узлами; простые очередные листья с охватывающим стебель влагалищем и линейной листовой пластинкой без черешка; метельчатые и колосовидные соцветия из невзрачных, ветроопыляемых цветков.

## 1.1. ПЛОД И ПРОРОСТОК

## 1.1.1. Общая характеристика плода

В строении плода, семени и особенно зародыша злаков есть много специфических особенностей, присущих только злакам. Плод злаков называется **зерновкой**. Знание его морфологии и внутреннего строения необходимо не только для чисто теоретических (проблема происхождения злаков), но и практических целей в связи с проблемой размножения злаков и заготовки семенного материала.

**Зерновка** - невскрывающийся сухой односемянный плод с тонким околоплодником (перикарпием), образованным из стенки завязи (рис.1). Околоплодник плотно прижат к семени (семенной кожуре), что кажется с ним сросшимся. Поэтому у злаков термин «семя» употребляется как синоним «зерновки». На практике для удобства плоды злаков обычно называют семенами.

Зерновку, заключенную в цветковые чешуи, называют пленчатой. Она сидит на членике оси колоска - стерженьке. Утолщенное сочленение нижней цветковой чешуи с основанием стерженька образует **каллус**, который может быть снабжен пучком волосков (это таксономический признак некоторых родов злаков). На брюшной (вентральной) стороне зерновки в месте срастания краев плодолистика часто образуется брюшной шов - **бороздка** - продольное углубление в виде желобка (рис.1). Часто на бороздке имеется **рубчик** (или гилум) - это часть поверхности зерновки, остающаяся на месте прикрепления семязачатка к семяножке (фуникулусу). Форма, размеры и другие особенности зерновки, бороздки и рубчика являются важными таксономическими признаками. Например, по форме зерновка может быть округлой, яйцевидной, эллипсоидальной, продолговатой и т.д. (рис.2, 3). По характеру поверхности - голой, опушенной, гладкой, морщинистой и т.д.

Известны разные определения зерновки. Карполог Н. Н. Каден (1961) дал следующее определение. Зерновка - это плод, образовавшийся из верхнего мономерного и апокарпного гинецея с единственным гемитропным

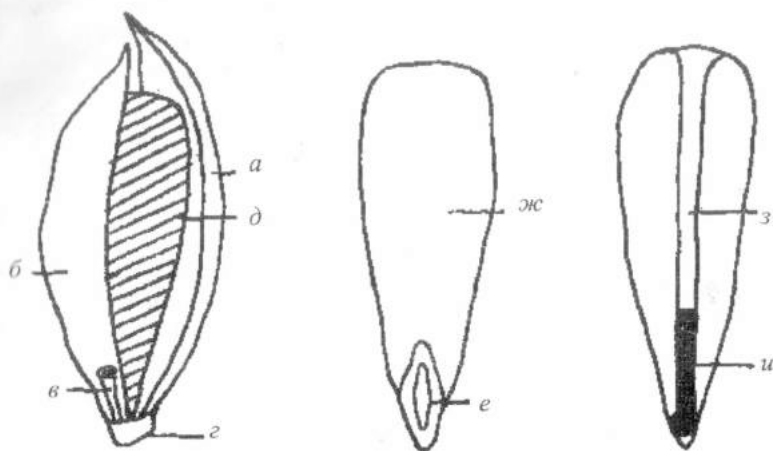


Рис. 1. Схема строения пленчатой зерновки злаков (Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока, 1982):  
*а* – нижняя цветковая чешуя; *б* – верхняя цветковая чешуя; *в* – стерженек; *г* – каллус;  
*д* – зерновка; *е* – зародыш; *ж* – эндосперм; *з* – бороздка; *и* – рубчик

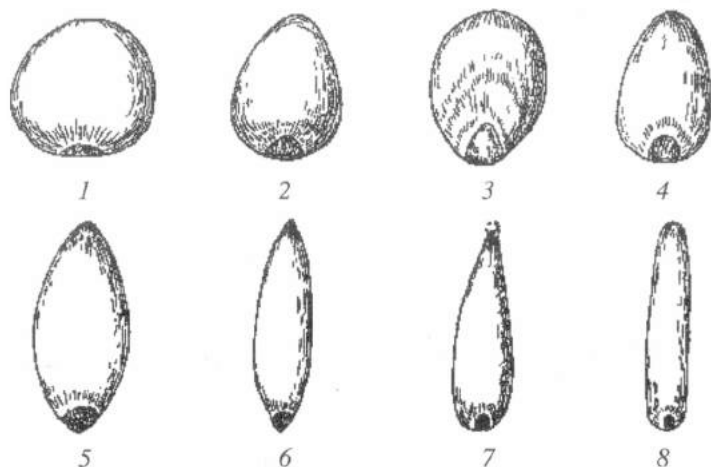


Рис. 2. Формы зерновки (Артюшенко, Федоров, 1986):

1 – округлая; 2 – яйцевидная; 3 – обратнойяйцевидная; 4 – продолговато-яйцевидная;  
 5 – эллипсоидальная; 6 – веретеновидная; 7 – узкоконусовидная; 8 – продолговатая

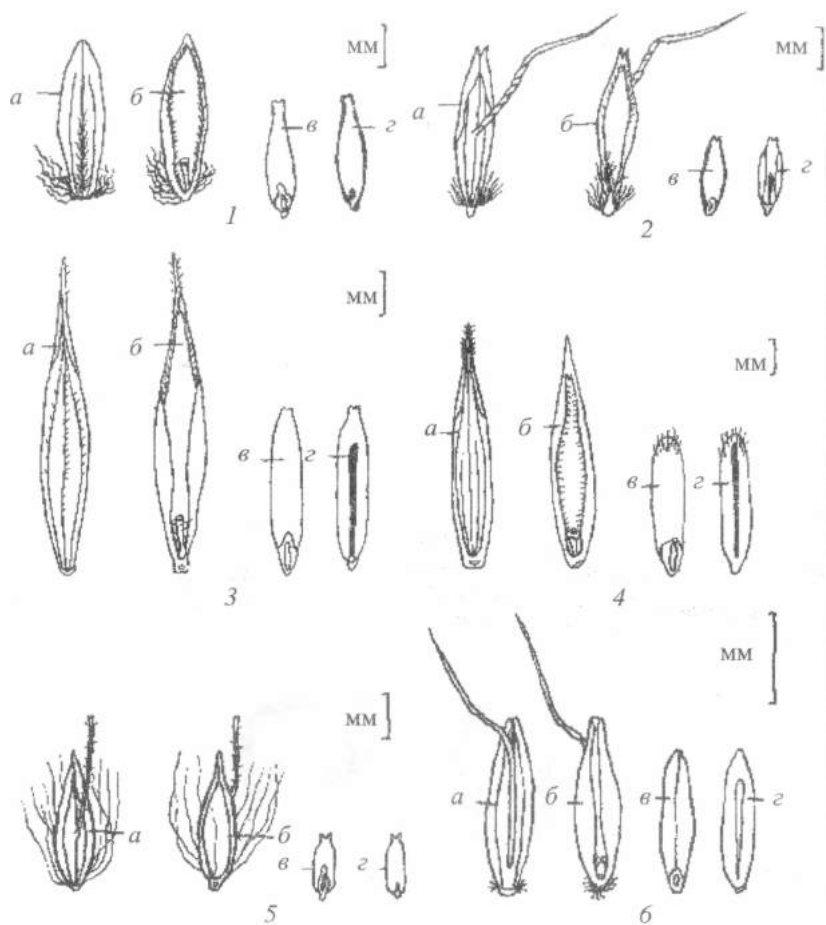


Рис. 3. Пленчатые зерновки (диаспоры) (Дикорастущие кормовые злаки ... , 1982):  
 1 – мятлика лугового; 2 – овсеца Шелля; 3 – овсяницы красной; 4 – пырея ползучего;  
 5 – вейника пурпурного; 6 – полевицы Триниуса;  
 а – нижняя цветковая чешуя; б – верхняя цветковая чешуя; в – зерновка со спинной  
 (дорзальной) стороны; з – зерновка с брюшной (вентральной) стороны

(полувернутым) двупокровным 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. К этому мнению присоединяется Н. Н. Цвелев (1976).

Известный карполог Р. Е. Левина (1987) считает, что у злаков, как у наиболее высокоспециализированного семейства, происходит полная редукция нефункционирующей структуры - стерильного плодолистика. Поэтому гинецей злаков вторичномономерный, а зерновка - односемянный мономерный апокарпий.

Более широко распространено другое определение: зерновка - это плод, возникающий из верхней паракарпной завязи, составленной тремя плодолистиками, с одним семенем, тонким пленчатым, реже мясистым перикарпием, плотно облегающим семя; плод нескрывающийся, окруженный цветочными чешуями (Тахтаджян, 1966; Артюшенко, Федоров, 1986). Таким образом, зерновка трактуется как мономерный, вторичномономерный или тримерный плод, т.е. до сих пор морфологическая природа зерновки (тип гинецея) остается спорной.

Зерновка состоит из трех частей: покровов, эндосперма и зародыша (рис. 4). **Покровы** состоят из околоплодника и семенной кожуры. **Эндосперм** у злаков, как у представителей отдела Цветковых, или Покрытосеменных растений (Magnoliophyta, или Angiospermae), результат двойного оплодотворения и имеет триплоидный набор хромосом (3n). Эндосперм - накопитель питательных веществ и основной источник питания прорастающего зародыша и проростка злаков. **Зародыш** - это зачаток нового спорофита. Большую часть объема зерновки занимает эндосперм, меньшую - зародыш и покровы (рис. 4). Например, в зерновке ржи зародыш составляет 3,7%, эндосперм - 77,7%, а покровы - 18,6%. Соотношение этих объемов разное у разных родов, т.е. является систематическим признаком.

В эндосперме находятся запасные вещества зерновки - это углеводы, белки и жиры. Химический состав зерновых культур характеризуется следующими показателями (в % на сухое вещество) (Батыгина, 1987).

	Озимая рожь	Пшеница яровая	Ячмень	Овес
Крахмал	51,8-62,6	52,0-71,0	44,7-69,7	35,9-49,4
Белок	9,0-18,6	12,4-25,8	7,9-24,7	9,6-15,7
Жиры	1,6 - 1,9	Сред. 2,0	1,7 - 4,6	3,1 - 6,0

Эндосперм злаков состоит из двух частей: наружного алейронового (от греч. aleirop - мука) слоя и внутренней крахмалистой части (рис. 4). В алейроновом слое запасаются белки в форме белковых телец, или алейро-

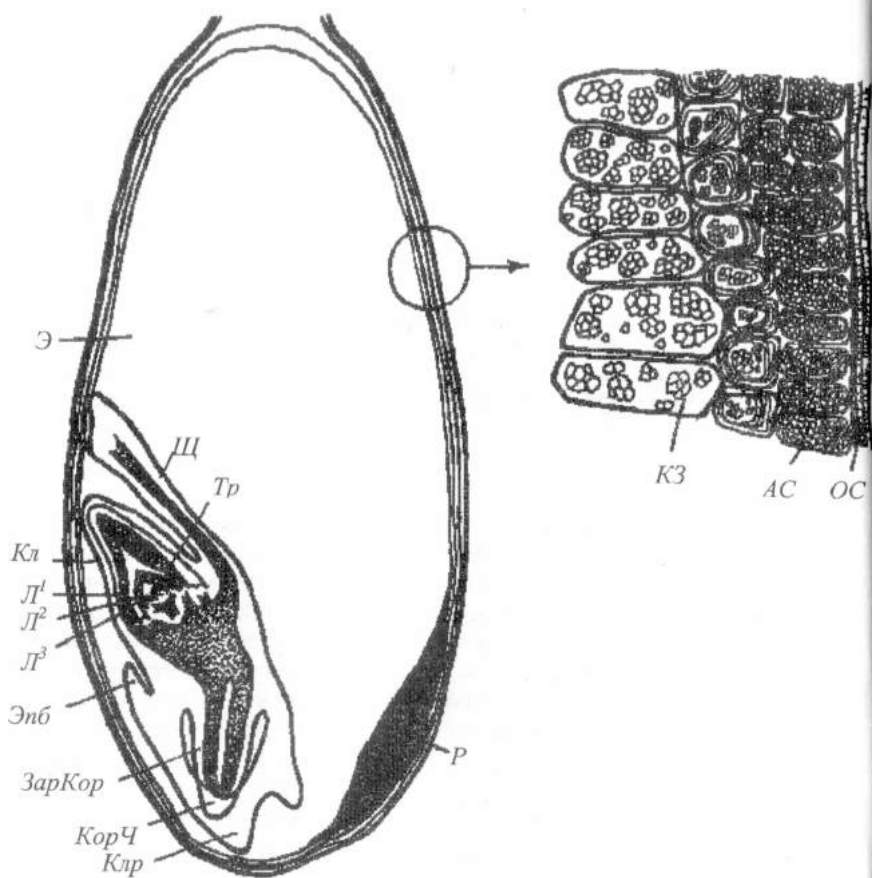


Рис. 4. Строение зерновки (Батыгина, 1987):

I. Покровы: *ОС* – околоплодник (перикарпий) и семенная кожура; *Р* – рубчик;  
 II. Эндосперм: *Э* – эндосперм; *АС* – алейроновый слой; *КЗ* – крахмальные зерна;  
 III. Зародыш: *Щ* – щиток; *ЗарКор* – зародышевый корень; *КорЧ* – корневой чехлик;  
*Клр* – колеориза; *Кл* – колеоптиль; *Л¹, Л², Л³* – первые зачаточные листья зародышевой почечки; *Тр* – точка роста почечки; *Эпб* – эпибласт

новых зерен. Из белков кроме характерных только для злаков проламинов (у других растений они не встречаются) имеются альбумины, глобулины, глютенины, глиадин и другие, в том числе и ферменты. Во время прорастания зерновки в алейроновом слое образуются гидролитические ферменты, расщепляющие запасной крахмал эндосперма.

Во внутренней крахмалистой части эндосперма аккумулируется основной тип питательных веществ эндосперма - запасной (вторичный) крахмал в виде зерен. Крахмальные зерна синтезируются в амилопластах (разновидность лейкопластов) и имеют различные формы и размеры. Различают простые и сложные крахмальные зерна. Простое зерно имеет один образовательный центр, вокруг которого происходит последовательное наложение слоев крахмала. Сложные зерна имеют два и более образовательных центров в амилопласте, каждый из которых образует свои слои и называется гранулой. У злаков установлены 4 основных типа крахмальных зерен (рис. 5).

1. **Тритикоидный тип** - крахмальные зерна простые, разные по величине и не имеют граней. Этот тип характерен для триб пшеницевых и костровых.

2. **Паникоидный тип** - зерна простые, но по величине более одинаковы и грани более или менее выражены. Встречается у триб просовых, бордочовниковых (сахарный тростник, сорго, кукуруза) и др.

3. **Фестуκλοбоидный тип** - зерна только сложные и имеют много центров, т.е. состоят из многочисленных мелких гранул. Характерен для триб овсовых, мятликовых, тимофеевковых и др.

4. **Миксантоидный тип** - в одном и том же семени встречаются простые (без четких граней) и сложные зерна. Однако сложные зерна обычно состоят только из 2-4 гранул. Встречается у разных видов триб.

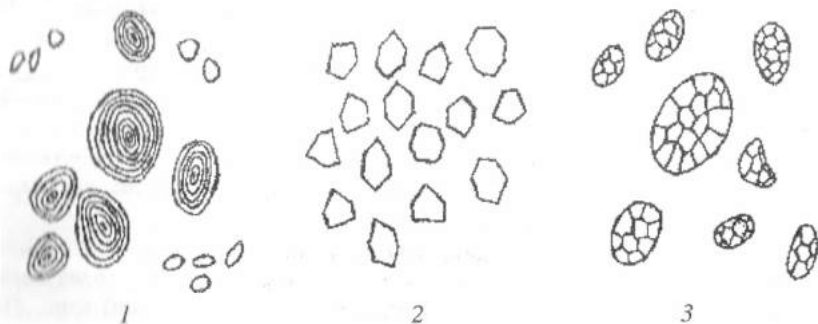


Рис. 5. Основные типы строения крахмальных зерен у злаков  
(Цвелев, 1982):

1 - тритикоидный (у пшеницы); 2 - паникоидный (у кукурузы); 3 - фестукоидный (у овса)



Филогенетическое значение разных типов крахмальных зерен не вполне ясно. Имеются два предположения: первое - разные типы появились параллельно и независимо друг от друга, второе - простые зерна тритикоидного типа более примитивные (Цвелев, 1976).

По структуре крахмальных зерен эндосперма зерновки можно определить злак до трибы, а исследуя муку, можно установить из какого вида хлебного злака она получена, имеются ли в ней примеси муки из других видов.

От соотношения крахмала и белка зависит тип эндосперма. Мучнистый (крахмалистый) тип эндосперма отличается рыхлостью из-за относительно малого содержания белка, а стекловидный тип более плотный из-за относительно высокого содержания белка.

### Контрольные вопросы

1. Как Вы понимаете термины «зерновка» и «семя»? Имеются ли отличия между ними?
2. Дайте определения зерновки разных авторов и прокомментируйте их.
3. Какие, по Вашему мнению, признаки зерновки являются таксономическими?
4. По каким признакам отличаются зерновки разных родов и видов?
5. Можно ли назвать плод злаков псевдомонокарпным?

#### 1.1.2. Строение и природа частей зародыша и проростка

Зародыш злаков имеет своеобразное и более сложное строение, чем у большинства других растений. Его части имеют специфические названия. В зрелом зародыше различают щиток, колеоптиль, мезокотиль, эпипласт, колеоризу, зародышевый корень и почечку с зачаточными листьями (рис. 4).

Массивная часть (орган) зародыша, которая прилегает одной своей стороной к эндосперму, другой охватывает остальную часть зародыша называется **щитком**. Функции щитка - продукция ферментов, способствующих превращению крахмала эндосперма в растворимые вещества, всасывание и транспортировка их в растущий зародыш.

На стороне, противоположной щитку, у многих злаков (фестукоидных) располагается маленький боковой чешуевидный вырост, называемый **эпипластом** (греч. еpi - на, над, при, blastos - росток, зародыш) (рис. 4). Считают, что он поставляет воду зародышу.

На оси зародыша располагается **зародышевая почечка**, прикрытая **колеоптилем** (греч. koleos - ножны, футляр, ptilon - перышко) по форме и функциям отличной от обычных листьев. Колеоптиль - это листовидное образование, имеющее вид конусовидного замкнутого колпачка. Колеоп-

тиль при прорастании зерновки пробивает своим острым кончиком слой почвы (как буравчик) и защищает конус нарастания почечки от механических повреждений. В процессе развития колеоптиль приобретает линейно-шиловидную форму с 2 киями, на вершине его имеется отверстие, через которое появляется первый настоящий лист. Всю зародышевую почечку, т.е. зачаток побега, называют **эпикотилем** (греч. еpi - над, kotyle - доля), или надсемядольным коленом - это участок стебля (междоузлие) между семядольным узлом (узлом прикрепления семядоли - щитка) и узлом первого настоящего листа.

**Зародышевый корень** заключен в корневое влагалище - **колеоризу** (греч. koleos - ножны, футляр, rhiza - корень), выполняющего функции защиты и снабжения корня водой и питательными веществами. **Гипокотиль** (греч. hupo - под, внизу, kotyle - доля) - это участок стебля зародыша или проростка, расположенный между семядольным узлом и корешком (участок между узлом прикрепления щитка и корешком). Гипокотиль в сформировавшемся зародыше злаков не выражен, он непосредственно переходит в колеоризу.

В проростке многих злаков имеется **мезокотиль** (греч. mesos - середина и kotyle - доля) - отрезок оси проростка, расположенный между щитком и колеоптилем и образующийся в результате растягивания (интеркалярного роста) семядольного узла при прорастании семени. Биологическая роль его состоит в выносе почечки и колеоптиля к поверхности почвы.

Таким образом, зародыш в зерновке представляет собой маленькое растение.

Первое изображение и описание зародыша злаков дал Мальпиги еще в 1675 году. Установлению гомологии каждой структуры зародыша злаков с органами зародыша других однодольных придается филогенетическое значение (вопросы о предках злаков, путях эволюции и даже проблема происхождения мезокотилии - однодольности). Однако до настоящего времени нет единства взглядов в толковании морфологической природы органов зародыша и проростков злаков. В самых общих чертах, отвлекаясь от отдельных частностей, разнообразие мнений можно свести к трем основным точкам зрения.

1. Классическая точка зрения на природу структур зародыша: щиток и колеоптиль - части единой семядоли и имеют листовую природу. Щиток принимается за гомолог пластинки листа, а колеоптиль - за язычок (лигулу) листа. Высказана в середине XIX века немецким эмбриологом растений Иоханнесом Ганштейном (1822-1880) и развита в трудах французского анатома Филиппа Ван-Тигема (1839-1914), чешского морфолога Ладислава Челяковского (1834-1902) и др. В настоящее время это представление дополняют уточнениями многие ботаники (Яковлев, 1950; Красовская, 1952; Данилова, Соколовская, 1973; Скворцов, 1977).

2. Щиток - семядоля, а колеоптиль - независимый от семядоли орган, гомологичный целому листу, т.е. колеоптиль - это первый лист. Эту трактовку, ведущую свое начало от швейцарского ботаника Огюста Пирама Декандоля (1778-1841), разрабатывали немецкий злаковед Хаккель, Ван-Тигем (в более поздних работах), чешский ботаник И. Веленовский (1858-1949), Ю. Р. Рожевиц (1937) и др.

3. Теория «пазушной почки» П. А. Смирнова (1953) и Жака-Феликса (1958). Согласно ей щиток является зачаточным главным стеблем, т.е. осевым органом зародыша, эпибласт принимается за единственную семядолю, колеоптиль - за предлист зародышевой почки. Поэтому почечка зародыша признается не верхушечной, а пазушной (боковой), формирующейся в пазухе эпибласта (кроющего листа) как побег II порядка по отношению к оси I порядка - щитку. Эта теория стала распространяться в последние десятилетия. В ранних работах её придерживался Н. Н. Цвелев (1976).

Первые две точки зрения признают близкую гомологию между органами зародыша злака и других однодольных и тем самым единство основного типа строения зародыша и проростка у всех однодольных. Концепция «пазушной почки», представляющая зародыш злаков как совершенно исключительное образование, служит обоснованием изолированного положения злаков и поэтому подвергается критике.

В 1982 году Н. Г. Рытова и Н. Н. Цвелев, обсудив все взгляды со сравнительно-морфологических позиций, предложили свою точку зрения, объединяющую эти взгляды и исключаящую противоречия. Согласно ей щиток является одновременно единственной семядолей и видоизмененным в гаусторию осевым органом зародыша, образованной в результате синкотилии (слияния двух семядолей). Почечка зародыша полностью гомологична боковым стеблевым почкам, а колеоптиль - предлистьям почек. Колеориза является видоизмененным главным корнем зародыша. Этот взгляд хорошо обосновывается исследователями.

Наряду с этими мнениями существуют и другие представления о природе частей зародыша. В отношении колеоптиля спорным является вопрос о его листовой природе и гомологизировании с различными частями листа. Одни авторы на основе данных эмбриогенеза считают колеоптиль первым листом зародыша (Серебряков, 1952) или третьим листом после щитка и эпибласта (Negby, Koller, 1962). Другие, принимая колеоптиль за часть семядоли - органа листовой природы, гомологизируют его с разными частями листа (язычком, выростом влагалищной части щитка) (Данилова, Соколовская, 1973; Скворцов, 1977). А Мерри (1941) и Браун (1960, 1965) отказываются от попыток гомологизировать колеоптиль и рассматривают его как структуру, свойственную исключительно зародышу злаков и отличающуюся от листьев.

Эпибласт трактуется не только как редуцированная вторая семядоля (Красовская, 1950; Смирнов, 1953; Цвелев, 1976; Negby, Koller, 1962 и др.), но

и как вырост колеоризы (Яковлев, 1939, 1950; Пояркова, Куценко, 1965; Киришин, 1967; Brown, 1960; Foard, Haber, 1962).

Колеориза до середины XX века не вызывала споров. По классическому взгляду, предложенному в 1907 г. Веленовским, колеориза является нижней частью гипокотыля, в которой эндогенно закладывается главный зародышевый корень. Некоторые современные авторы принимают колеоризу целиком за гипокотиль (Скворцов, 1977). В 1951 г. Г. Д. Пашков предложил совершенно другую точку зрения на природу колеоризы. Колеориза - это редуцированный главный корень, а зародышевый корешок является первым боковым придаточным корнем, выходящим из семядольного узла. Эту точку зрения разделяют и развивают ряд злаковедов (Киришин, 1967; Цвелев, 1976; Brown, 1960; Negby, Koller, 1962; Barnard, 1964). Т. Б. Соколовская (1967) опровергает аргументации Г. Д. Пашкова и признает колеоризу за корневой чехлик.

Воззрения на морфологическую природу мезокотыля имеют прямую связь с толкованием колеоптиля. Сторонники классической точки зрения, признающие колеоптиль как часть щитка, принимают мезокотиль за удлиненный семядольный узел. Понимание колеоптиля как независимого от щитка листового органа означает, что мезокотиль - это междоузлие от узла щитка до узла колеоптиля.

Свои воззрения на природу структур зрелого зародыша и проростка злаков авторы обосновывают экспериментальными данными по анатомии, морфологии, эмбриогенезу и гистологии. Эти обоснования подробно представлены в работах Т. Б. Соколовской (1965, 1967), Н. Н. Цвелева (1976), А. К. Скворцова (1977), Н. Г. Рытовой и Н. Н. Цвелева (1982), W. Brown (1960), M. Negby, D. Koller (1962), D. Harberd (1972).

Ряд признаков строения зерновки и зародыша являются диагностическими. **Диагностическим признаком** называется характерная черта или особенность, позволяющая отнести данное растение к одному конкретному таксону и отличать его от других. У зерновки и зародыша они следующие:

- 1 - формы и размеры зерновки и диаспоры;
- 2 - морфология рубчика;
- 3 - соотношение в размерах зародыша и эндосперма;
- 4 - типы строения крахмальных зерен эндосперма;
- 5 - строение зародыша:
  - а) расположение проводящих пучков;
  - б) присутствие или отсутствие эпибласта;
  - в) наличие или отсутствие щели между колеоризой и щитком;
  - г) форма первого листа зародыша на поперечном срезе.

На основании особенностей строения зародыша были установлены два наиболее различимых типа зародышей злаков (рис. 6).

1. **Фестукоидный тип** - зародыш небольшого размера, щитковидный проводящий пучок развивается сразу под колеоптилем, эпибласт присут-

вует, нет щели между колеоризой и нижней частью щитка, края первого листа не перекрываются. Этот тип характерен для внеарктических злаков (трибы Poae, Aveneae, Triticeae, Bromaeae и др.).

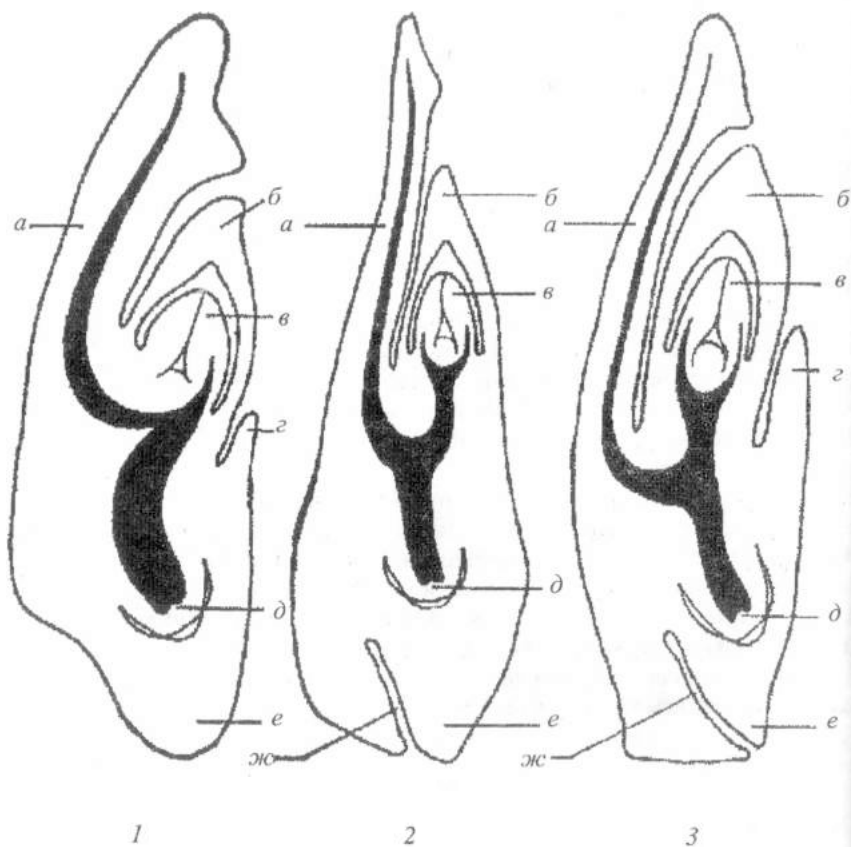


Рис. 6. Основные типы строения зародышей злаков (Цвелев, 1982):

1 - фестукоидный (у ежи); 2 - паникоидный (у ветвянки); 3 - эрагостоидный (у травы бизонов): а - щиток, б - колеоптиль, в - почечка, г - эпибласт, д - зародышевый корень, е - колеориза, ж - щель между нижней частью щитка и колеоризой

**2. Паникоидный тип** - зародыш более крупный по сравнению с эндоспермом, между местом отхождения щиткового пучка и основанием колеоптиля есть хорошо заметная «ножка», эпибласт отсутствует, щель имеется, края первого листа перекрываются, крахмальные зерна простые. Все признаки противоположны фестукоидным злакам. Тип характерен для большинства тропических злаков (трибы Paniceae, Andropogoneae).

Между этими типами выделены 4 дополнительных промежуточных типа. Например, эрагостоидный тип, сочетающий признаки фестукоидных и паникоидных злаков: присутствуют эпибласт и щель, пучок отходит от «ножки», края листа не перекрываются.

В эволюционном отношении признаки фестукоидных злаков более примитивны по сравнению с паникоидными, что также говорит о значительно большей эволюционной продвинутости последних. В системах современных авторов паникоидные расположены в конце, а центральную часть системы занимают фестукоидные злаки.

### Контрольные вопросы

1. Какие части выделяются в составе зародыша и каково их взаимное расположение?
2. Каковы функции частей зародыша злаков?
3. Проанализируйте взгляды на толкование морфологической природы органов зародыша злаков. В чем принципиальные отличия этих взглядов?
4. Сравните типы зародышей злаков и решите, какой тип зародыша у полевицы гигантской, пырея ползучего, щетинника зеленого, лисохвоста тростниковидного, риса посевного, проса посевного, ковыля, сахарного тростника, кукурузы.

### 1.1.3. Проросток

**Прорастание** семян у злаков относится к **подземному типу**: семядоля (щиток) остается в почве и не становится первым ассимилирующим органом.

Сформированный **проросток** злаков состоит из следующих частей: первый лист, конус нарастания с зачаточными листьями, колеоптиль, щиток (находится внутри покровов зерновки), мезокотиль, главный и придаточные корни, остатки колеоризы (рис. 7).

При прорастании зерновки первым прорывает покровы колеоризы. Через несколько часов со стороны, противоположной щитку, выходит эпибласт, имеющий вид чешуйки, и почти одновременно с ним через разрыв в перикарпии появляется вертикально растущий колеоптиль. Вслед за этим на колеоризе и эпибласте образуется большое количество волосков, интен-

сивно всасывающих влагу, т. е. функционирующих как корневые волоски. У многих злаков только после окончательной дифференциации колеоризы (завершения роста и появления волосков) начинает расти зародышевый (главный) корень. Он насквозь пробивает ткань колеоризы не точно по ее оси, а сбоку и растет в направлении, перпендикулярном оси зародыша.

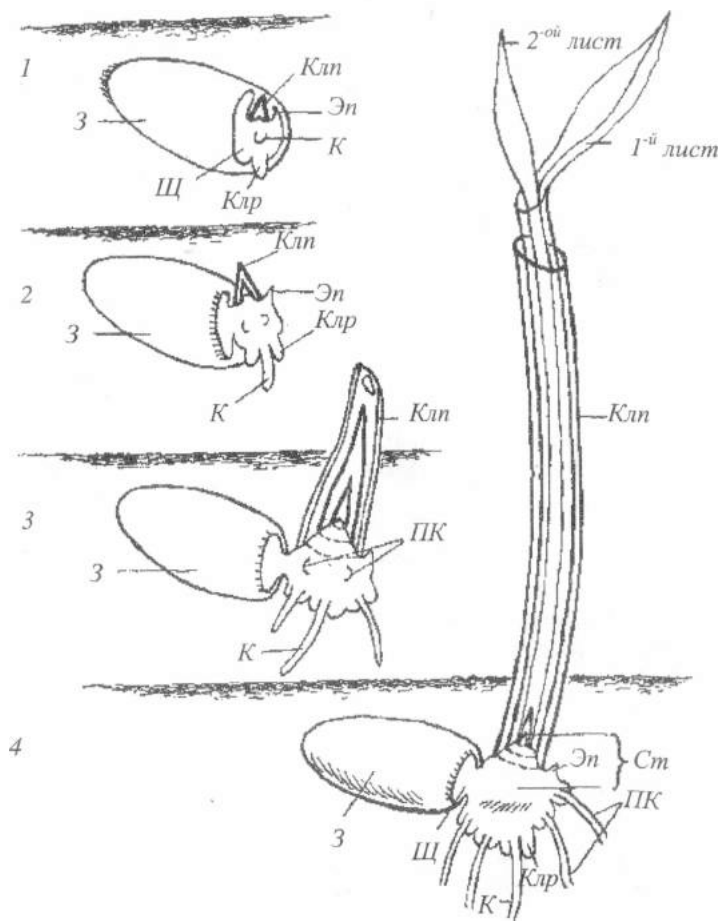


Рис. 7. Прорастание злаков (схема) (Васильев и др., 1988):  
1-4 – стадии прорастания; Щ – щиток, Клп – колеоптиль, Клр – колеориза  
К – главный корень (зародышевый корень), ПК – придаточные корни, Ст – стеблевая  
часть проростка, Эл – эпибласт, З – зерновка

Это одно из свидетельств в пользу признания зародышевого корня первым придаточным корнем.

Почечка зародыша растет внутри колеоптиля. После выхода колеоптиля на поверхность почвы его рост прекращается и ускоряется выход первого листа проростка.

Вынос верхушки колеоптиля на поверхность почвы у многих злаков осуществляется за счет роста мезокотила. Обычно мезокотиль появляется у зерновок, прорастающих в почве. Вытягивание мезокотила начинается после выхода колеоптиля из покровов зерновки, но мезокотиль удлиняется быстрее колеоптиля и выполняет существенную роль в выносе верхушки проростка на свет. Свет останавливая рост колеоптиля, подавляет и дальнейшее вытягивание мезокотила.

Уже при прорастании зерновки на стеблевой части появляются бугорки придаточных корней. Они быстро вытягиваются и образуют с главным корнем первичную корневую систему проростка, называемую **аллоризной** (от греч. allos - другой, rhiza - корень) - корневая система из разных по происхождению корней.

По Н. П. Абдулову (1931) у злаков различают два основных типа проростков:

1. **Фестукоидный тип** - первый лист проростка узкий и почти вертикально вверх направленный (у фестукоидных триб);

2. **Паникоидный тип** - первый лист широкий и почти горизонтально отклоненный от оси побега (у паникоидных триб).

Позже были выделены еще три типа проростков.

3. **Эрагристоидный тип** - промежуточный между 1 и 2 типами, т. е. восходящий тип (триба свиноевые);

4 и 5. **Бамбузоидный и оризоидный типы** - если у первых трех типов первый лист следует сразу вслед за колеоптилем, то здесь сначала появляются несколько **катафиллов** - чешуевидных листьев, а лишь затем нормально развитый лист. Катафиллы являются дополнительной защитой почечки и облегчают пробурывание почвы. У бамбузоидного типа первый лист такой же, как у паникоидного типа. Лист оризоидного типа ближе к фестукоидному.

### Контрольные вопросы

1. К какому типу относится прорастание семян злаков?
2. Какова последовательность вступления в рост отдельных органов зародыша при прорастании зерновки?
3. По каким признакам проростка можно судить о глубине заделки зерновок? Ответ обосновать.
4. Каким образом классифицируются проростки злаков?
5. Перечислите виды злаков с фестукоидным типом проростков.



## 1.2. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

От степени сформированности вегетативных органов злаков зависит интенсивность процесса фотосинтеза, способность к вегетативному размножению и плодоношению, что определяет морфологическую структуру долголетия, продуктивность растений и их способность к расселению. Поэтому умение провести морфологический анализ тела, познание закономерностей роста и формирования вегетативной сферы злаков необходимо для биологов и растениеводов, занимающихся вопросами интродукции и селекции многолетних злаков, созданием луговых фитоценозов и газонов из них, биологической рекультивацией, изучением и селекцией зерновых культур, исследованием природных фитоценозов и т.д.

Изучению развития побегов и формированию вегетативной сферы злаков посвящено много исследований. Обобщения по этим вопросам имеют ся в работах В. Р. Вильямса (1949), Р. Ю. Рожевича (1937), А. П. Шенникова (1941), А. М. Дмитриева (1948), С. П. Смелова (1947). Обзор и обсуждение современных представлений по строению и морфогенезу побегов злаков имеются в монографиях отечественных и зарубежных авторов (Смелов 1966; Серебрякова, 1971; Цвелев, 1976; Киршин, 1985; Barnard (ed.), 1964; Milthorpe, Ivins, 1966). Особое место занимает работа профессора МГУ им. В. И. Ленина Т. И. Серебряковой «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков» (1971). В монографии обобщен обширный материал, обсужденный с экологической и эволюционной точек зрения. По **морфогенезом** понимается процесс формообразования у растений, т. е. заложения, роста и развития органов (**органогенез**), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез).

В последние десятилетия (70-90 гг.) появились интересные работы по изучению особенностей морфогенеза вегетативных органов многолетних злаков. Среди них работы Н. Г. Рыговой из Ботанического института им. В. Л. Комарова, московских ботаников - учеников и последователей И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой, уральских ботаников под руководством П. В. Лебедева и И. К. Киршина, ученых Ставропольского НИИСХ украинских ботаников под руководством А. А. Лаптева и др.

### 1.2.1. Корень

У злаков главный (зародышевый) корень функционирует только в начале онтогенеза, рано отмирает. Почти одновременно с ним из узлов зародыша начинают развиваться придаточные корни. Обычно зародышевый корень слабо выделяется среди придаточных корней. Продолжительность функционирования главного корня различна у разных видов:

а) главный корень существует кратковременно - только у проростков (тростник обыкновенный);

б) у некоторых видов главный корень продолжает функционировать у ювенильных растений, отмирая к концу этого возрастного состояния (мятлик луговой, овсяница красная, полевица столонообразующая и гигантская, ячмень короткоостый);

в) главный корень деятелен у проростков и ювенильных растений, отмирает у имматурных растений (пырей ползучий, белоус торчащий).

Длительность существования каждого возрастного состояния у разных видов различна (недели, месяцы).

**Мочковатая корневая система** злаков относится к вторично **гоморизному** (греч. homos - одинаковый, riza - корень) типу. Этот морфологический тип характеризуется ранним отмиранием главного корня и формируется только из одинаковых по происхождению корней (рис. 8). У злаков из стеблеродных придаточных корней, которые образуются на каждом побеге в его зоне кущения, т.е. в нижней части, где расположены сильно оближенные узлы. Придаточные корни однородны морфологически и функционально. Только у паникоидных злаков (кукуруза, сорго, просо) образуются над поверхностью почвы воздушные опорные корни (рис. 8).

У длиннокорневищных злаков кроме мочковатой корневой системы формируется бахромчатая корневая система: придаточные корни возникают на узлах корневищ и в укороченной части побега (рис. 8).

В корнях злаков, как у всех однодольных растений, первичная структура сохраняется до конца их жизни, так как вторичные боковые меристемы - камбий и феллоген у них не образуются.

Систематическое значение из признаков корней имеют корневые волоски. Существуют два типа волосков:

1. **Фестукоидный тип** - в ризодерме чередуются длинные и короткие клетки, причем короткие образуют корневые волоски, расположенные под острым углом к поверхности ризодермы;

2. **Паникоидный тип** - клетки ризодермы почти одинаковы по размерам и образуют волоски, отходящие от них перпендикулярно.

### Контрольные вопросы

1. Какие виды корней характерны для злаков?
2. Укажите особенности корневой системы злаков?

### 1.2.2. Лист Морфология листа

Вегетативная сфера злаков на протяжении всей его жизни непрерывно перестраивается. Понять закономерности этого процесса и тем самым морфологические особенности злаков в каждый момент его жизни можно, лишь рассматривая растение в процессе развития.

Верхушечная меристема побега, или конус нарастания, начинает функционировать ещё в процессе формирования зародыша. Под **конусом нарастания** понимается часть верхушки побега, включающая в себя гладкую апикальную часть (точку роста) и зону с листовыми зачатками (рис. 9). Конус нарастания играет в жизни растения исключительно важную роль. В результате его деятельности (непрерывного деления и дифференциации клеток) образуются ткани растений, вегетативные и генеративные органы. В верхушечной меристеме происходит синтез биологически активных веществ: витаминов, ферментов, гормонов.

С точки зрения различных концепций гистологического строения верхушки побега (теории гистогенов Ганштейна, теории туники-корпуса Будера-Шмидта, теории цитологической зональности Фостера) у злаков, как и у всех цветковых, верхушечная меристема расчленена на зоны или слои. В результате деления клеток поверхностных слоев конуса нарастания (туники или периферической меристемы) происходит заложение листовых зачатков. У злаков листовые зачатки вычлняются на апексе попеременно, то на правой, то на левой стороне, т. е. двурядно. От заложения в конусе нарастания до полного развертывания листового зачатка, или примордий (лат. *primordiales* - первоначальный) проходит 5 последовательных этапов: бугорок, валик, пленчатый примордий, колпачковый лист, растущий лист и развернувшийся лист (рис. 9).

1. **Бугорок** образуется в основании точки роста в виде бокового ограниченного выступа. Затем бугорок, разрастаясь в ширину, окружает конус нарастания и превращается в кольцевой валик.

2. **Валик** охватывает узел полностью, по всей или почти по всей его окружности, быстро вертикально растет, уплотняется и в виде бесцветной пленочки, или **воротничкового листа** окружает основание конуса нарастания, т.е. превращается в пленчатый примордий. В области главной жилки (медианы) рост зачатка в длину всегда более сильный, так что примордий приобретает облик воротничка с возвышенной верхушкой, а затем колпачка.

3. **Примордий (примордиальный лист)** (воротничок с возвышенной верхушкой) прикрывает собой все позднее возникшие листовые зачатки - бугорки и валики. В некоторых случаях края примордия, встретившиеся на противоположной стороне, сливаются. Далее основание листа растет в длину, как сплошная труба (замкнутое влагалище). Если края примордия остаются свободными, то они при дальнейшем росте в ширину обычно налегают друг на друга. Примордиальный лист в результате дальнейшего верхушечного роста превращается в зеленый **колпачковый лист** (колпачок).

4. **Колпачок** целиком прикрывает конус нарастания со всеми листовыми зачатками. Уже к этому моменту - этапу колпачка - намечается граница между влагалищем и листовой пластинкой. Язычок закладывается де-

лонием клеток эпидермиса. Рост листового зачатка в длину с этого момента происходит за счет деления клеток меристематической зоны (интеркалярной меристемы), сохраняющейся в нижней части колпачка (занимает все влагалище и основание пластинки). Таким образом, верхушечный рост листа непродолжителен и завершается на этапе колпачкового листа.

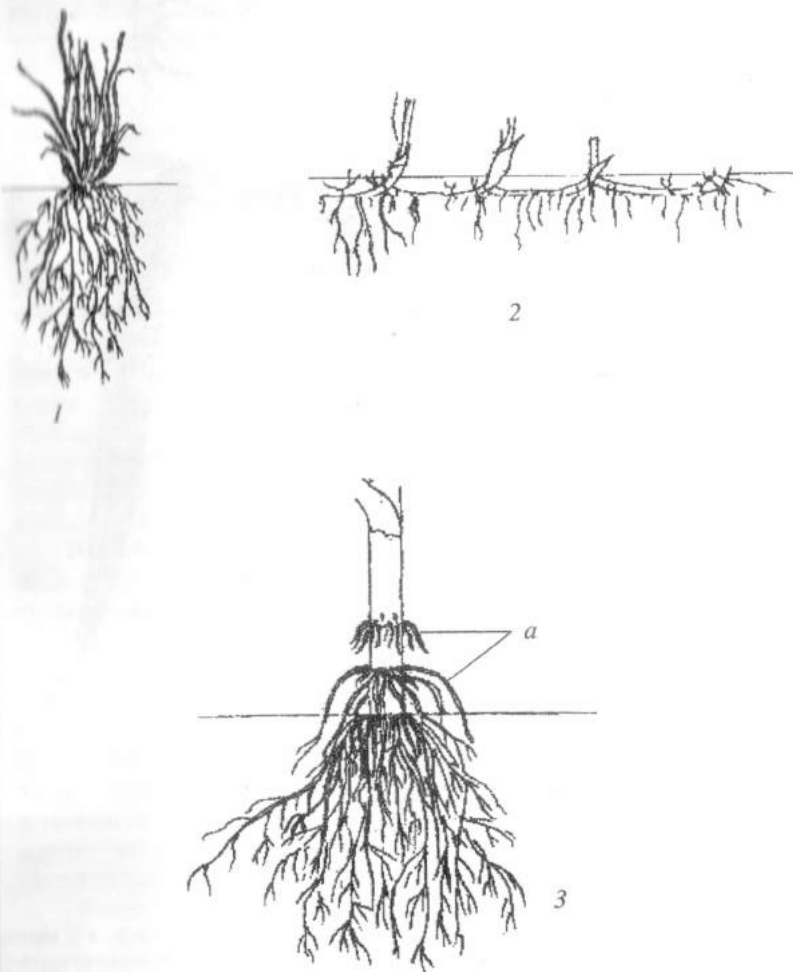


Рис. 8. Типы корневых систем злаков:

1 - мочковатая корневая система; 2 - бахромчатая корневая система (у пырея ползучего); 3 - корневая система кукурузы с воздушными опорными корнями (а)

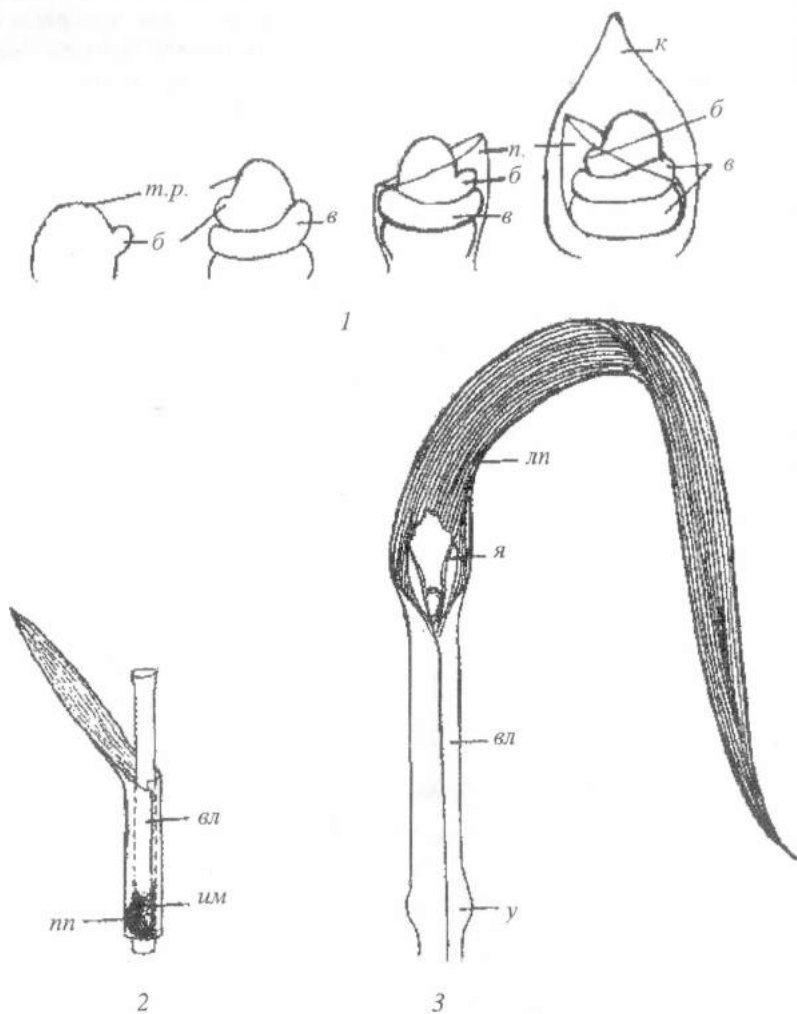


Рис. 9. Этапы формирования листа злаков:

1 – этапы формирования конуса нарастания: *т.р.* – точка роста, *б* – бугорок, *в* – валик, *п* – примордий, *к* – колпачковый лист; 2 – растущий лист: *им* – интеркалярная меристема, *вл* – влагалище, *пп* – пазушная (боковая) почка; 3 – развернувшийся лист: *у* – узел, *вл* – влагалище, *я* – язычок, *лп* – листовая пластинка

5. При дальнейшем интеркалярном (вставочном) росте колпачок превращается в **растущий лист**. Четко выяснено, что в растущем листе пластинка и влагалище растут одновременно. Выделены три этапа: I этап - рост пластинки листа внутри влагалища предыдущего листа и совместно с ним (т.е. скрыто); 2 этап - независимый вставочный рост пластинки после выхода из трубки влагалища до конечных размеров; 3 этап - рост влагалища (с пластинкой следующего листа). Таким образом, у злаков сначала растет листовая пластинка, а затем удлиняется основание листа - влагалище.

Здесь уместно отметить, что длительное сохранение интеркалярной меристемы у основания листьев обеспечивает отрастание этих листьев после срезания или скусывания.

6. У злаков лист считается полностью развернувшимся после выхода верхней части его влагалища наружу и если пластинка листа легко отгибается в сторону и виден язычок.

Итак, **развернувшийся лист** срединной формации состоит из сильно развитого влагалища, листовой пластинки и язычка на внутренней (верхней) стороне на границе влагалища и пластинки (рис.9).

**Влагалище** - по происхождению разросшееся в виде трубки основание листа - прикреплено к узлу стебля, плотно охватывает междоузлие и служит защитой для интеркалярной меристемы растущего междоузлия. У некоторых злаков, например, мятлика луковичного влагалища нижних листьев видоизменены в запасующий орган и образуют луковичку. У многих злаков отмершие влагалища нижних листьев сохраняются и защищают основание побегов от чрезмерного испарения и перегрева.

**Язычок** упругий, пружинистый и, прижимаясь к стеблю, закрывает щель между листом и стеблем, препятствует проникновению воды, микроорганизмов внутрь влагалища к интеркалярной меристеме листьев.

**Листовая пластинка** у большинства злаков линейная или линейно-ланцетная с параллельным жилкованием. Различия в морфологии пластинки выражаются в следующем: листовые пластинки могут быть плоскими, широкими (в основном у мезофильных и гигрофильных злаков), узкими, вдоль сложенными, щетиновидными, свернутыми в трубочку морфологически нижней стороной листа внутрь для уменьшения испарения у ксерофильных злаков (овсяницы, ковыли, тонконога). Кроме того бамбуки и другие паникоидные злаки имеют ланцетные или яйцевидные пластинки с дуговидными жилками и поперечными анастомозами.

Участок листа в месте сочленения влагалища и пластинки называется по П. А. Смирнову (1958) «**влагалищно-пластиночное сочленение**» (рис.10). Среди вегетативных органов этот переходной участок имеет систематическое значение. Здесь сосредоточена дополнительная диагностическая информация и при определении злаков, особенно не имеющих соцветий, полезно на неё опираться.



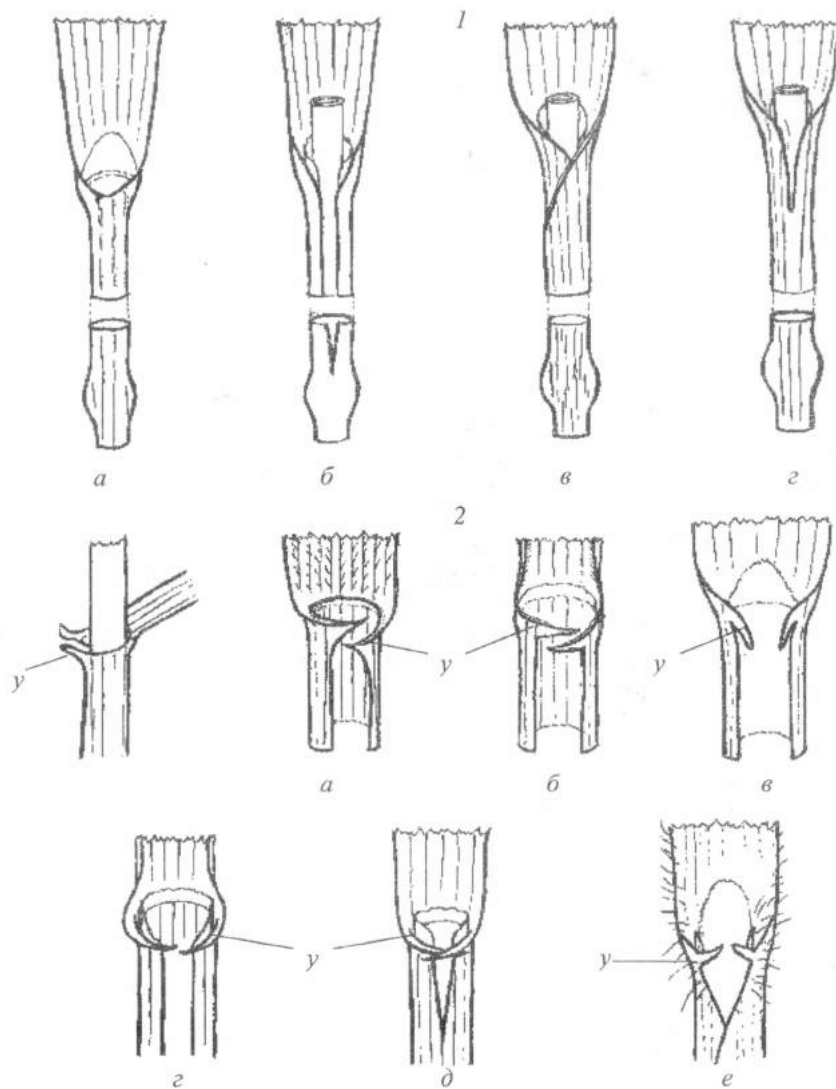


Рис. 10. Разнообразие форм влагалищно-пластинчатого сочленения:  
 1 – формы влагалища: а – замкнутое, б – открытое (расщепленное), в – открытое за-  
 вернутое, г – частично замкнутое; 2 – формы ушек (у): а – у пырея ползучего,  
 б – у пшеницы мягкой, в – у ячменя обыкновенного, г – у овсяницы луговой,  
 д – у райграса пастбищного, е – у костреца ветвистого

Во-первых, **разная степень расщепления влагалищ** (рис. 10):

а) почти доверху замкнутые, цельные, т. е. по всей длине сросшиеся концами краями в трубку (кострец, майник, перловник);

б) почти до основания расщепленные, или открытые (тростянка, бесчленица, ковыль, пырей, вейник);

в) открытые завернутые, если их свободные края налегают друг на друга (щетинник зеленый);

г) замкнутые частично, т. е. в верхней части открытые (на 1/3-1/2, 1/5-1/4, 2/3, 1/2 -3/4 и т.д. длины замкнутые) (овсяница).

Не всегда легко отличить их, так как открытые и частично замкнутые влагалища часто плотно сомкнуты и кажутся цельными. Признаком открытости служит выбегание одного края влагалища из-под другого при оттягивании листа назад. Еще лучше обнаруживается тип влагалищ при сгибании побега (стебля) на сторону, противоположную пластинке. Следует иметь в виду, что влагалища самых нижних листьев замкнуты у большинства злаков.

Во-вторых, **наличие или отсутствие, размеры, форма и консистенция язычка**. Различают длинные, короткие, языковидные, продолговатые, в виде воротничка, каймы, острые, оттянуто заостренные, притупленные, меченные, закругленные, цельные, расщепленные, разорванные, по краю зубчатые, реснитчатые, бахромчатые, в виде коронки или каймы из волосков и т. д. язычки (рис. 11). Все эти различия лучше видны у молодых свежих листьев с не подсохшими язычками. По консистенции язычок изменяется от пленчатого до кожистого. Необходимо учитывать, что морфология язычка варьирует в пределах одного растения и побега. Если растение имеет удлиненные и укороченные побеги, то язычки листьев разных побегов различаются.

В-третьих, **наличие или отсутствие ушек по краю влагалищно-пластиночного сочленения**. **Ушки** - это два ланцетных обычно серповидно изогнутых выроста по бокам верхушки влагалища листа (в месте перехода от влагалища к пластинке) - характерный признак некоторых злаков (рис. 10). Ушки, более или менее охватывающие стебель, предохраняют от разрывов влагалища и, как язычок, препятствуют проникновению воды внутрь влагалища.

В-четвертых, **наличие или отсутствие опушения, характер опушения, шероховатости на влагалищно-пластиночном сочленении**: голые, волосистые, шероховатые от коротких, крепких и густых щипиков, рассеянно волосистые, густо волосистые, коротковолосистые, длинноволосистые, оттопыренно-волосистые, полуприжато-волосистые и т.д.

Как правило, замкнутые влагалища или ушки характерны для широколистных злаков. Широкие листовые пластинки увеличивают парусность листьев и своей большой массой вызывают опасность разрыва влагалища и разрушения всего листа. Поэтому в процессе эволюции возникли два пути

предохранения широколистных видов от поломки листьев: срастание краев влагалищ и развитие ушек, уменьшающих парусность и препятствующих разрыву влагалища.

Таким образом, при практическом определении злаков нужно обращать внимание на вышеперечисленные признаки.

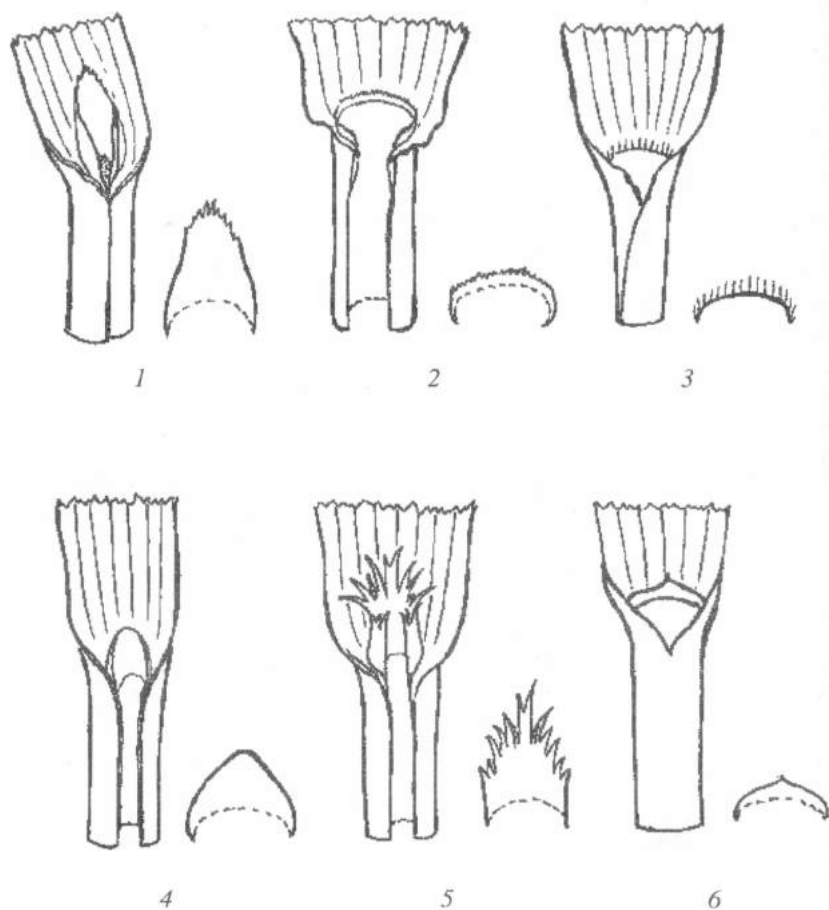
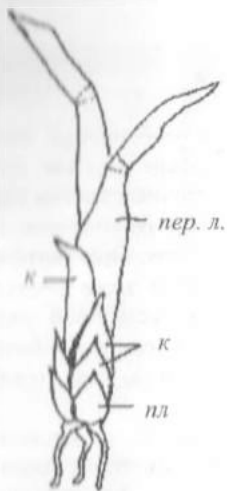


Рис. 11. Формы язычка:

1 – длинный язычок (бекманья), 2 – короткий (пырей ползучий), 3 – реснитчатый (щетинник зеленый), 4 – укороченный (бескильница), 5 – изорванный (мятлик болотный), 6 – округлый в средней части с острием (манник трехцветковый)



Кроме срединных нормально развитых листьев у многих злаков (особенно корневищных) имеются мелкие чешуевидные листья низовой формации – **катафиллы** (греч. kata - нижний, phyllon - лист) (рис. 12). Они часто кожистые, бурые, не разделенные на пластинку и влагалище (с редуцированной пластинкой), и выполняют защитную роль. У экстравагинальных побегов образуется целая серия катафиллов.

Листорасположение у злаков очередное и двурядное. В листорасположении отражается симметрия побега, поэтому его основным правилом является **правило эквидистантности** (от лат. aequus - равно, одинаково, distantia - расстояние) - равенство угловых расстояний между медианами смежных листьев, что и приводит к равномерному размещению листовых зачатков по окружности оси. У злаков это правило выражается в том, что на каждом узле находится один лист, а средние линии (медианы) всех листьев лежат в одной вертикальной плоскости, т. е. угол расхождения (угол дивергенции) между соседними листьями составляет  $180^{\circ}$  (рис. 13).

Рис. 12. Листья низовой формации:  
 пл – предлист, к – катафиллы, пер.л. – переходной лист

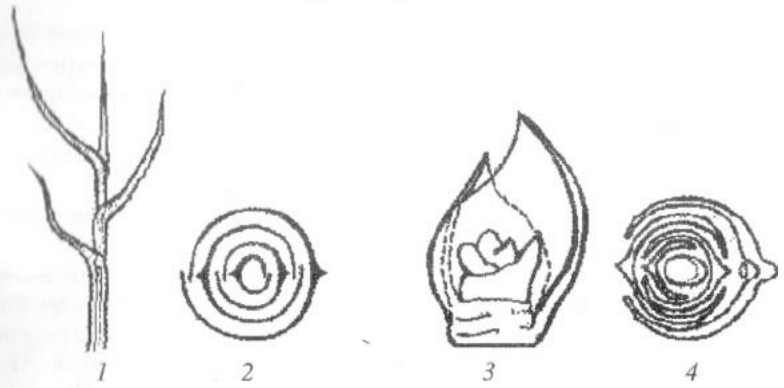


Рис. 13. Двурядное листорасположение у злаков (Васильев и др., 1988):

1 – побег, 2 – диаграмма листорасположения, 3 и 4 – продольный и поперечный разрезы почвы

Листовые зачатки вычлениются на апексе попеременно, то на правой то на левой стороне медианной плоскости.

### Анатомия листовой пластинки

Анатомическая структура листа злаков имеет свои особенности. Лист покрыт эпидермисом, у многих видов кутикулой, восковым налетом, трихомами. **Парацитные** (греч. пара - рядом) **устьица** (побочные клетки располагаются параллельно замыкающим клеткам) злаков отличаются от устьиц других растений особым типом замыкающих клеток. Они гантелеобразные, на концах расширены и тонкостенны, а в средней части прямые сужены и толстостенны. Поэтому регулирование ширины устьичной щели происходит за счет концевых участков. В отличие от двудольных у большинства злаков устьица встречаются на обеих сторонах листа, реже только на верхней стороне.

Мезофилл листа включает хлоренхиму, склеренхиму, проводящие пучки и бесцветную паренхиму. У большинства внетропических злаков хлоренхима однородна, не дифференцирована на палисадную и губчатую.

Листья злаков отличаются мощным развитием склеренхимы (рис. 14). Склеренхима окружает проводящие пучки, встречается в виде тяжей и полос под эпидермисом, в толще мезофилла и по краям пластинки. Участки склеренхимы могут находиться между проводящими пучками и эпидермисом. У ксерофильных злаков (ковыль, овсец, степные овсяницы) развивается субэпидермальный, сплошной или прерывистый слой склеренхимы (рис. 14). Характер расположения склеренхимы в листовой пластинке является важным диагностическим признаком (табл. 1).

Проводящие пучки коллатерального типа, причем крупные пучки чередуются с мелкими. Пучки окружены двумя обкладками: наружной - паренхимной, содержащей хлоропласты, и внутренней - склеренхимной. Обкладки имеют различия, которые используются в таксономических целях (табл. 1). Проводящий пучок вместе со склеренхимной обкладкой называется жилкой.

Важные в систематическом отношении признаки анатомии листа злаков представлены в табл. 1.

На основании этих признаков выделяют 6 типов анатомического строения листовых пластинок: фестукоидный, бамбузоидный, арундиноидный, паникоидный, аристидоидный и хлоридаидный, или эрагостоидный. В таблице 1 представлена характеристика трех основных типов. Анатомические признаки листа злаков широко привлекаются при решении спорных вопросов систематики и филогении злаков. Даже имеются ключи для определения видов злаков по анатомическим признакам (особенно за рубежом)

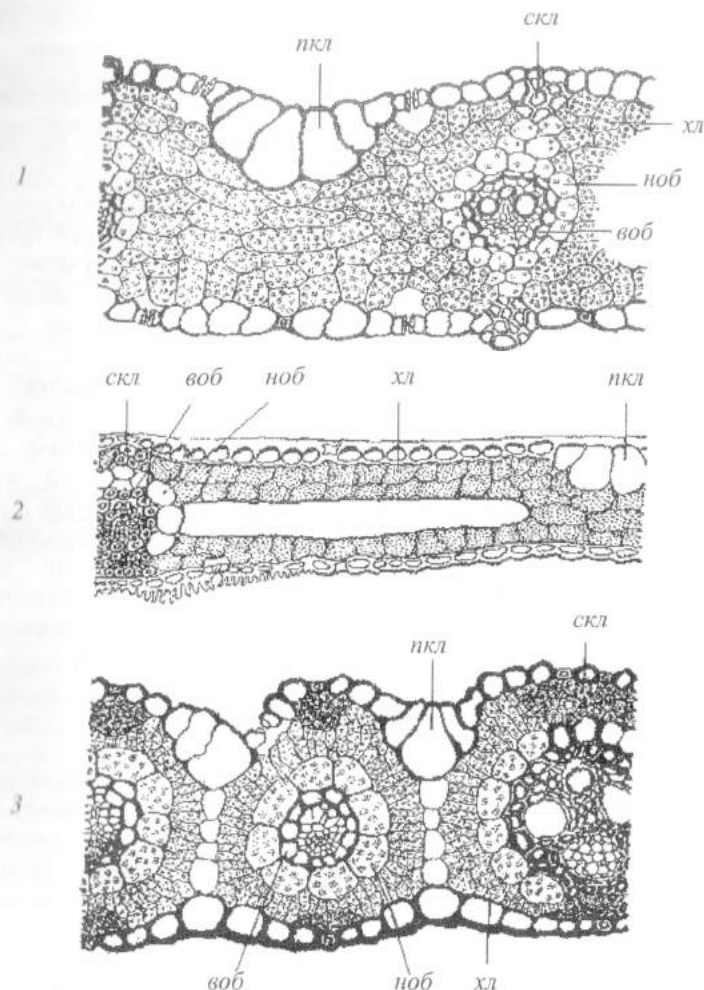


Рис. 14. Основные типы анатомического строения листовых пластинок злаков на поперечном срезе (Серебрякова, 1971): 1 - фестукоидный; 2- бамбузоидный; 3 - паникоидный; хл - хлоренхима; воб - внутренняя (склеренхимная) обкладка проводящего пучка; ноб - наружная (паренхимная) обкладка проводящего пучка; скл - склеренхима; пкл - пузырьвидные клетки эпидермиса

Типы анатомической структуры листьев злаков

Признаки	Т и п ы		
	фестукоидный	паникоидный	хлоридоидный (эрагостоидный)
1. Расположение клеток хлоренхимы	Беспорядочное, или диффузное	Радиальное, или венцовое вокруг пучков	Радиальное вокруг проводящих пучков
2. Строение обкладок проводящих пучков	Обкладок две, сильнее развита склеренхимная, паренхимная с мелкими хлоропластами и нечетко ограничена от хлоренхимы	Обкладка одна, только паренхимная, хорошо развитая и содержащая крупные хлоропласты	Обкладок две, хорошо развиты обе: внутренняя склеренхимная и наружная паренхимная с крупными хлоропластами
3. Строение эпидермиса	Двуклеточные волоски отсутствуют	Двуклеточные волоски длинные и узкие	Двуклеточные волоски короткие, вздутые и тупые
4. Представители	Внетропические трибы	Тропические трибы	Тропические трибы

### Контрольные вопросы

- С опорой на рис. 9 охарактеризуйте последовательные этапы формирования листа злаков? Укажите четкие отличия между этими этапами. Почему листья злаков быстро отрастают после скашивания?
- Каковы особенности морфологии листьев злаков? Разъясните особенности строения частей листа в связи с выполняемыми функциями.
- Как Вы понимаете термин «влагалищно-пластиночное сочленение»? Какие диагностические признаки сосредоточены в нем?
- Укажите особенности влагалищно-пластиночного сочленения у:
  - Elytrigia repens* (L.) Nevski;
  - Glyceria triflora* (Korsh.) Kom.;
  - Bromopsis karavajevii* (Tzvel.) Tzvel. comb. nova.;
  - Stipa cappilata* L.
- Что такое катафилл? Чем отличается катафилл от нормально развитого зеленого листа?
- Каковы особенности листорасположения у злаков?
- Какими анатомическими признаками листья злаков отличаются от листьев других растений?

8. Какие признаки включены при разработке типологии анатомической структуры листьев злаков?

9. Как Вы считаете, какой тип анатомической структуры у листьев:

- Festuca rubra* L.;
- Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.;
- Sorghum nervosum* Bess.

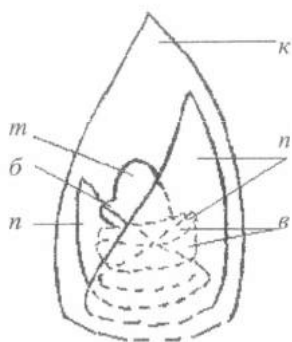
### 1.3. ПОБЕГ

К настоящему времени имеются значительные сведения по общей морфологии и классификации побегов злаков. Большая заслуга принадлежит немецким злаковедам Хаккелю (1882), Фолькарту и Кирхнеру (1913), датским ботаникам Е. Вармингу (1918) и К. Раункиеру (1906-1913), английскому морфологу Агнес Арбер (1934). Морфологии побегов злаков посвящены работы отечественных ботаников: И. Г. Серебрякова (1952), П. А. Смирнова (1958), Т. И. Серебряковой (1971), Н. Г. Рытовой (1967, 1969, 1972, 1975) и др.

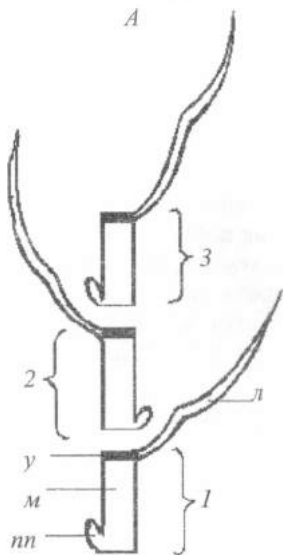
#### 1.3.1. Строение и классификация побегов

Видимым и основным структурным элементом и единицей ритма роста в масштабе растения является побег. Формирование побега - это результат длительной деятельности конуса нарастания. На нем периодически выделяются **фитомеры (метамеры)** (греч. *phyton* - растение, *meros* - часть, *doia*, *meta* - между, после, через). По мнению морфологов фитомер - это элементарная структурная единица побега (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971 и др.).

Среди однодольных встречаются растения (например, осоки), у которых боковые почки по положению на побеге бывают двух типов: пазушные и внепазушные. Злаки - это геммаксилярные растения, т. е. растения только с пазушным положением боковых почек. Пазушные почки размещаются непосредственно над узлом побега, в основании пазухи листа. Метамер большинства геммаксилярных растений состоит из узла с отходящим от него листом (листьями) с пазушной почкой (почками) и расположенного ниже междоузлия (Гатцук, 1970). Н.Г. Рытова (1967) четко выяснила, что **фитомер злаков** - это участок побега, состоящий из междоузлия, узла с листом на его верхнем конце и боковой почкой, расположенной на нижнем конце междоузлия супротивно этому листу, т. е. внепазушно по отношению к листу своего фитомера (рис. 15). Это объясняется тем, что почка по происхождению принадлежит вышерасположенному листу, но в результате интеркалярного роста междоузлия оказывается сдвинутой в пазуху крою-



*A*



*B*



*B*

Рис. 15. Фитомеры злаков:

*A* – конус нарастания побега с семью зачаточными листьями (фитомерами): *t* – точка роста,

*б* – бугорок,

*в* – валик,

*п* – примордий,

*к* – колпачковый лист.

*B* – Схема строения фитомеров злаков:

1, 2 и 3 – фитомеры;

*л* – лист,

*у* – узел,

*м* – междоузлие,

*nn* – пазушная почка.

*B* – Подпишите названия всех структур

го листа. Во всех ростовых процессах почка связана с вышележащим узлом и начинает развиваться в побег только после завершения роста своего листа, расположенного выше нее. Таким образом, в отличие от других мажоритарных растений, у злаков почка лежит на нижнем конце фитомера и даже на противоположной от своего листа стороне, но в пазухе листа следующего (нижнего) фитомера.

Таким образом, у злаков основной структурный элемент побег представляет собой систему фитомеров.

Каждый побег начинается с предлиста. **Предлист** (профиллум; греч. *pro-* - перед, раньше, *phyllum* - лист) - это редуцированный первый лист в виде чешуи, замкнутый конусообразно, с двумя килями и острой верхушкой. Предлист, как и колеоптиль, защищает конус нарастания побега от механических воздействий, а при невлагалищном возобновлении острым кончиком прорывает влагалище кроющегося листа. В одних случаях предлист тонкий, пленчатый, прозрачный, в других - короткий, плотный, бурый. За предлистом сразу развиваются настоящие зеленые листья срединной формы или сначала чешуевидные и переходные листья (катафиллы) низовой формации (рис. 16). Этот зависит от способа возобновления побегов.

Структурные признаки побегов рассмотрим совместно с классификацией побегов, так как они положены в основу классификации.

Начало научной классификации побегов принадлежит Э. Хаккелю. В 1822 году в классической работе об овсяницах он впервые дал глубокий морфологический анализ строения и происхождения побегов и, как отмечают современные злаковеды, намного опередил уровень систематики своего времени. Классификации побегов посвящены труды Варминга, опубликованные в 1883-1918 гг. Ему принадлежит терминология для обозначения подземных прямостоячих побегов (удлиненные, розеточные и полурозеточные), наземно-ползучих побегов (столоны) и продолжительности жизни побегов (моноциклические, ди-, три-, полициклические). Дальнейшее развитие идей и терминов Хаккеля, Варминга и Раункиера представлены в каталожной сводке по злакам Фолкарта и Кирхнера, опубликованной в 1913 году. Авторы особенно подчеркивают значение сочетания направления роста и распределения длин междоузлий. Современные авторы, основываясь на этих классических трудах, учитывая другие структурно-экологические признаки побегов, разрабатывают свои классификации побегов.

Рассмотрим наиболее важные и употребляемые в систематике и биологии злаков категории морфологических признаков, положенные в основу классификации побегов злаков.

#### 1. Собственно структурные признаки взрослого побега:

1) по наличию или отсутствию соцветия различают побеги **вегетативные** (стерильные, бесплодные) и **генеративные** (фертильные, репродуктивные);



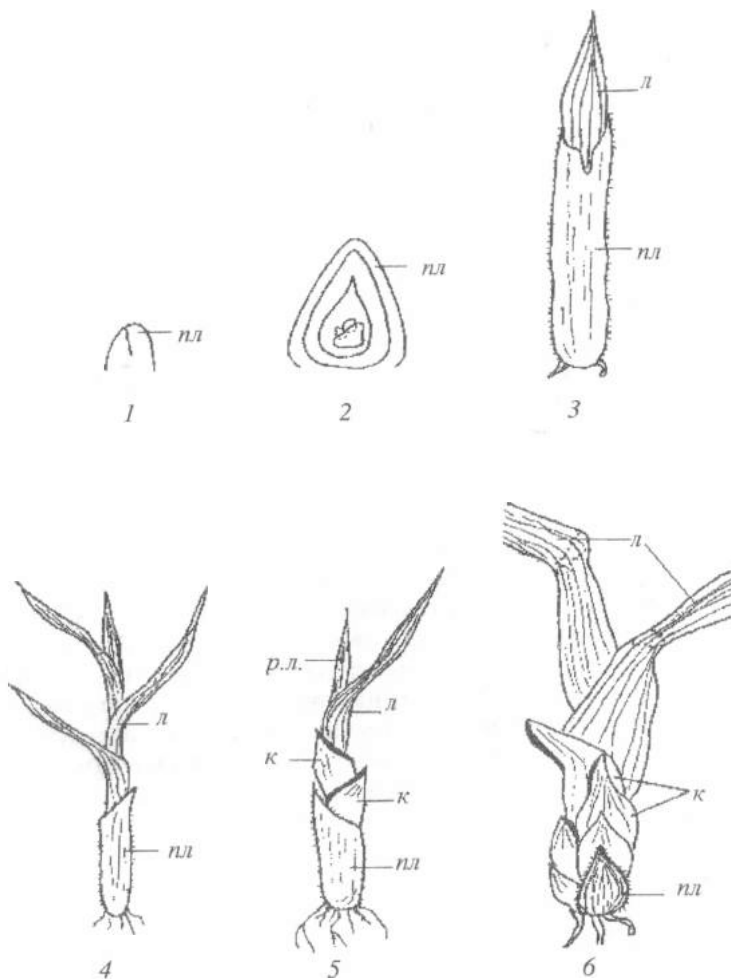


Рис. 16. Структура побегов злаков:

1 – закрытая незрелая почка; 2 – разрез закрытой почки; 3, 4 – внутривлагалищные побеги; 5, 6 – вневлагалищные побеги; пл – предлист; л – настоящий зеленый лист; к – катафиллы (чешуевидные и переходные листья)

2) по соотношению размеров междоузлий побеги подразделяют на два типа - укороченные и удлиненные побеги:

- **укороченные побеги** имеют очень сближенные узлы, буквально один над другим. Поэтому и листья, отходящие из этих узлов, очень близко располагаются друг к другу и короткие влагалища вставлены в друг друга;

- **удлиненные побеги** имеют выраженные междоузлия, узлы расставлены, поэтому влагалища хорошо видны.

Существенные различия между укороченными и удлиненными вегетативными побегами были отмечены Фолькартом и Кирхнером. Укороченные побеги обычно представляют лишь начальную (вегетативную) фазу развития побегов, позже они переходят в генеративную фазу и становятся удлиненными (генеративными) побегами, т.е. образуют соломинку. Удлиненные вегетативные побеги стерильны, не способны перейти к цветению, как правило, однолетние и отмирают одновременно с генеративными побегами. Они характерны для злаков с ползучими корневищами.

Также в зависимости от длины междоузлий Т. И. Серебрякова (1971) выделяет два типа побегов (рис. 17):

- **розеткообразующие (розеточные)** - побеги, имеющие в своем развитии фазу розетки и в структуре розеточный участок с укороченными междоузлиями и большим числом зеленых листьев;

- **безрозеточные побеги**, не имеющие в своем развитии фазы розетки, а в структуре побега розеточного участка с укороченными междоузлиями и несимметричными листьями.

2. **Направление роста побегов.** По этому признаку Э. Хаккель и П. А. Смирнов (1958) подразделяют побеги на пять типов (рис. 18):

- **аногетронные** (греч. ано - без, здесь в значении отрицания, гео - земля, tropos - направление, поворот) или ортогонные (греч. orthos - прямой) - растущие вертикально вверх;

- **геотронные** - растущие вертикально вниз;

- **диагеотронные** (греч. dia - приставка со значением через, поперек), или плагиотронные (греч. plagios - косой, боковой) - растущие горизонтально;

- **косоаногетронные, или клиноаногетронные** - растущие наклонно вверх;

- **косогетронные, или клиногеотронные** - растущие косо вниз.

3. **Отношение побегов к среде.** Различают побеги надземные и подземные (корневища).

Среди надземных побегов выделяют **столоны** - тонкие наземноползучие побеги, которые в отличие от подземных корневищ недолговечны (разрушаются за один вегетационный период) и не накапливают в себе запасных веществ.

Корневища в зависимости от происхождения Т. И. Серебрякова (1971) подразделяет на:

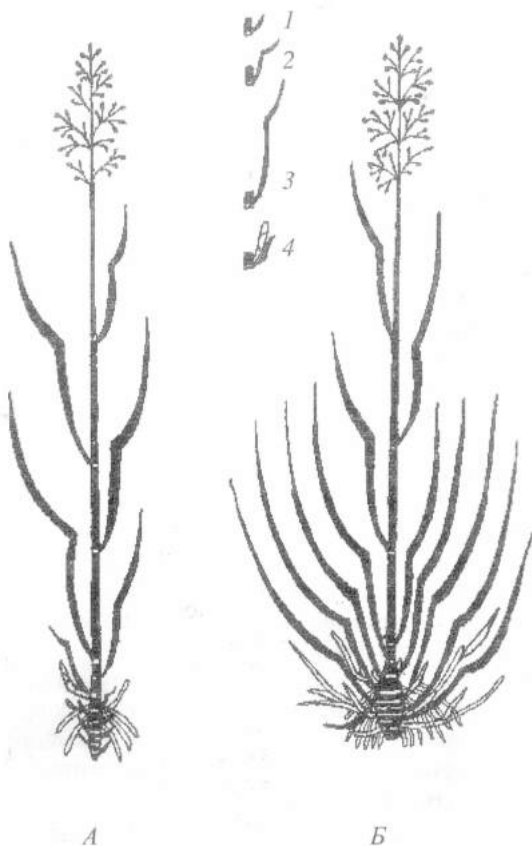


Рис. 17. Схема строения побегов фестукоидных злаков (Серебрякова, 1971):

*А* – типичный безрозеточный побег; *Б* – типичный розеткообразующий побег; 1 – чешуевидный лист; 2 – переходной лист; 3 – настоящий зеленый лист; 4 – пазушная почка

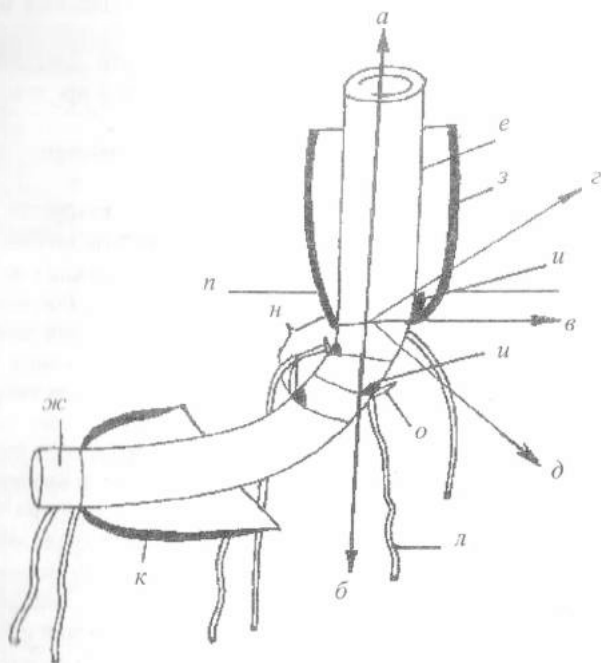


Рис. 18. Главные направления роста побега от базальной части злака (Смирнов, 1958; Федоров и др., 1962):  
*a* – апогеотропный рост побегов; *б* – геотропный; *в* – дигеотропный; *г* – клиноапогеотропный; *д* – клиногеотропный; *е* – вертикальная (апогеотропная) часть побега; *ж* – горизонтальная (дигеотропная) часть побега; *з* – влагалище листа надземной части побега; *и* – почки возобновления; *к* – чешуевидное влагалище подземной части побега; *л* – придаточные корни; *н* – дуга укороченных междоузлий; *о* – чешуи дуги укороченных междоузлий; *п* – уровень почвы

- **эпигеогенные** (греч. еpi – над, geo – земля, надземно рожденные или погружающиеся - корневища образуются из надземных побегов после их полегания и засыпания почвой;

- **гипогеогенные** (греч. hupo - ниже, под) - это специализированные подземные побеги, т.е. имеют изначально подземное происхождение и несут на себе только чешуевидные листья;

- **эпигеогенно-гипогеогенные** - корневища смешанного происхождения.

**4. Способ (тип) возобновления побегов**, который определяется направлением роста верхушки бокового побега по отношению к кроющему листу материнского побега. Следуя Э. Хаккелю различают два способа возобновления побегов и в зависимости от этого два типа побегов (рис. 19).

- **интравагинальный** (лат. intra - внутри, vagina - влагалище, обертка или внутривлагалищный - образуется тогда, когда пазушная почка растет вертикально (апогеотропно) внутри влагалища кроющего листа, прижатая к материнскому побегу. Образующийся побег остается в пазухе этого листа. У интравагинальных побегов после предлиста образуются типичные зеленые листья, четко дифференцированные на пластинку и влагалище;

- **экстравагинальный** (лат. extra - вне, сверх, снаружи), или вневагинальный - боковая почка растет горизонтально (диагеотропно, косоапотропно или косогеотропно) и прорывает верхушкой влагалище своего кроющего листа, т.е. развивается вне листовой пазухи. Экстравагинальный побег имеет выраженную корневищную часть. На побеге после предлиста сначала развиваются катафиллы и переходные листья, затем настоящие зеленые листья.

Следует подчеркнуть, что у некоторых злаков (особенно у фестуковых) у одного и того же вида имеются оба типа побегов - такое явление называют **смешанным возобновлением**.

Таковы основные категории признаков побегов, используемые разными авторами для классификации побегов.

Т. И. Серебрякова (1971) разработала свою классификацию побегов, основанную на структурном признаке, имеющем экологическое и филогенетическое значение, признает длину междоузлий («розеточность») побегов и выделяет два больших типа побегов: **безрозеточные** и **розеткообразующие**. В пределах этих двух больших типов побегов, учитывая другие вышерассмотренные структурно-экологические признаки, выделяет следующие группы побегов (рис. 20).

### I. Безрозеточные побеги

1. Удлиненные безрозеточные ортогетеротропные. Междоузлия побега, начиная со второго-третьего, удлиненные. Чешуевидные и зеленые листья раздвигаются. Побеги генеративные и удлиненные вегетативные с неполным циклом развития. Этот тип встречается у тропических злаков (бамбуки, куруза, тростниковые, перловниковые).

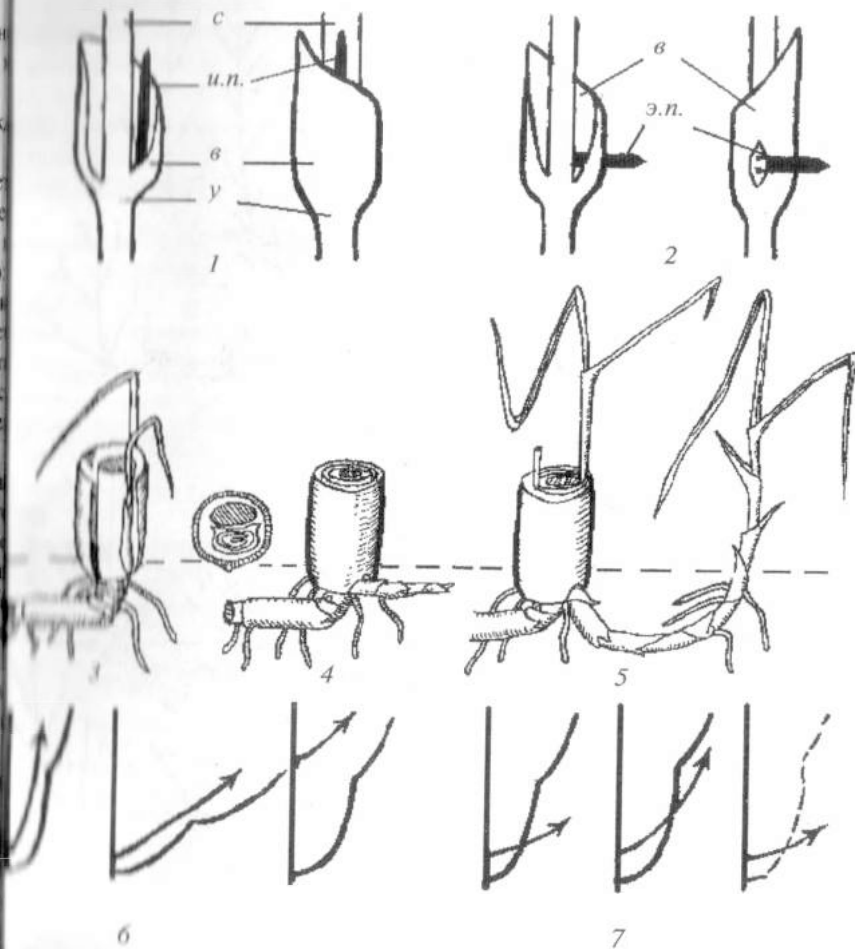


Рис. 19. Два типа побегов злаков (Смирнов, 1958):  
1, 3 и 6 - интравлагалищные (интравагинальные) побеги; 2, 4 и 7 - вневалагалищные (экстравагинальные) побеги; 5 - схема смешанного возобновления; с - стебель, в - влагалище, у - узел, и.п. - интравагинальный побег; э.п. - экстравагинальный побег

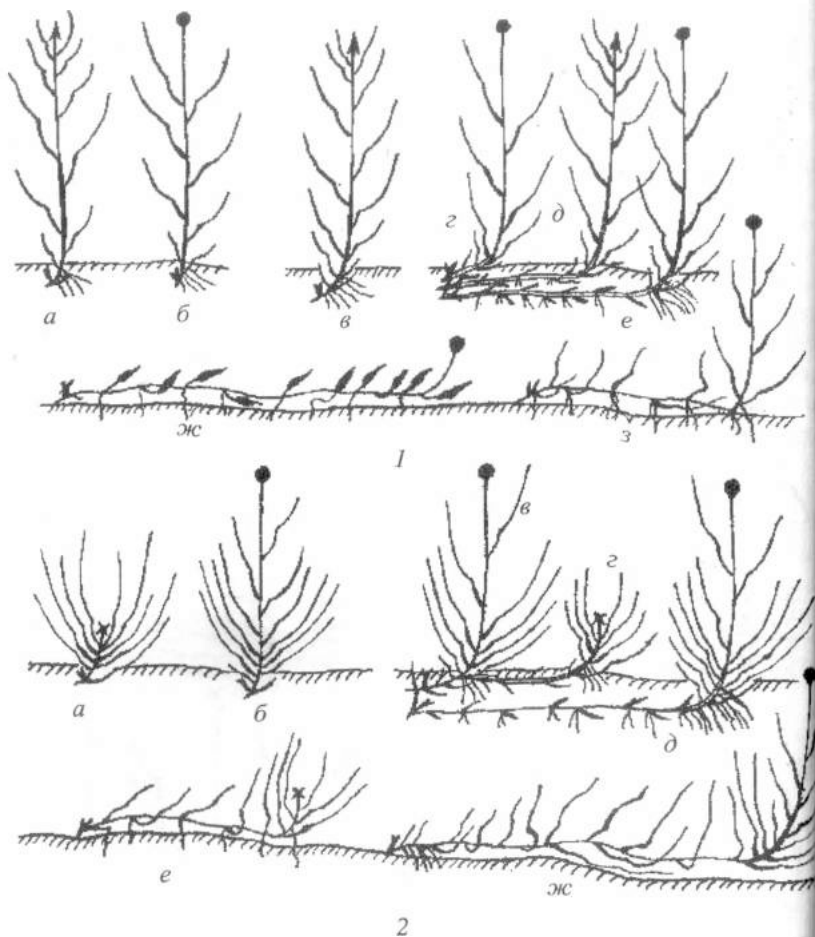


Рис. 20. Типы побегов по Т. И. Серебряковой (1971):

1 – типы безрозеточных побегов: а, б – удлиненные ортотропные безрозеточные; ортотропный безрозеточный с укороченным основанием; г – е – корневищно-безрозеточные; ж, з – стolonно-безрозеточные.

2 – типы розеткообразующих побегов: а – розеточный ортотропный; б – полурозеточный; в, д – корневищно-полурозеточные; г – корневищно-розеточный; е – стolonно-розеточный; ж – стolonно-полурозеточный

2. Безрозеточные с укороченным основанием. В нижней части имеют несколько сильно сближенных узлов, несущих чешуевидные низовые и переходные листья, а выше соломину с удлиненными междоузлиями. Чаще всего такие побеги генеративны, апогеотропны или клино-апогеотропны. Из укороченных оснований побегов в дальнейшем образуются членики эпигенных корневищ. Этот тип характерен преимущественно лесным злакам (виды мятликов, овсяниц, перловника).

3. Корневищно-безрозеточные. От первого типа отличается наличием подземного плагитропного участка – корневища разной длины с чешуями или переходными листьями. На месте перехода от плагитропной части к ортотропной междоузлия могут быть укорочены, но розетки на месте перегиба не образуются. Длинные корневища побегов, как правило, гипогенные, короткие – эпигенные или смешанного типа. Побеги – генеративные (моноклические или озимые) и удлиненные вегетативные с неполным циклом. Широко представлены у бамбуков, тростников, некоторых паникоидов. Среди фестукоидных образуются у некоторых видов манника, тростянки, вейника, костреца безостого, пырея ползучего.

4. Столонно-безрозеточные. Все междоузлия удлиненные. Побег долго растет горизонтально по поверхности почвы или воды, укореняясь, и только цветоносная часть принимает вертикальное положение. Почти все листья зеленые, срединной формации. Наиболее часто встречается у тропических и субтропических злаков, особенно лесных паникоидов. Реже среди фестукоидных злаков.

## II. Розеткообразующие побеги (розеточные в широком смысле)

Этот тип в зависимости от способов возобновления побегов разделен на две группы: вневлагалищные и внутревлагалищные (Диагнозы ..., 1997).

### А. Вневлагалищные

1. Собственно розеточные вневлагалищные (в узком смысле). Возобновление побегов вневлагалищное или смешанное, апогеотропное или косоапогеотропное. У основания побега имеется розеточная часть со сближенными узлами чешуевидных, переходных и настоящих листьев. Длина междоузлий 3-5 мм, а всей розеточной части 2-3 см. Удлиненных междоузлий нет. Побеги укороченные вегетативные в фазе розетки или с неполным циклом развития. Встречается у костреца безостого, мятлика лугового, овсяницы красной, полевицы гигантской, ячменя короткоостистого, лисохвоста лугового и др.

2. Полурозеточные вневлагалищные ортотропные. Возобновление побегов вневлагалищное или смешанное, побеги апогеотропные или косоапогеотропные. У основания побега имеется розеточная часть с сильно сближенными чешуями и зелеными листьями, за которой следует часть побега с удлиненными междоузлиями. Побеги генеративные или удлиненные веге-

тативные. Это наиболее широко распространенный тип побегов. Характерен для фестукоидных луговых злаков.

3. Корневищно-розеточные и корневищно-полурозеточные вневлагалищные плагиотропные. От предыдущей группы отличаются наличием подземного плагиотропного корневища разной длины (в зависимости от этого с приставкой - «длинно» или «коротко») с чешуевидными листьями и удлиненными междоузлиями. Корневище, загибаясь вверх, дает на изгибе розеточный участок, а затем соломинку или укороченный или удлиненный вегетативные побеги неполного цикла развития. Также распространенный тип побегов у луговых злаков (вейник наземный, мятлик луговой, овсяница красная, зубровка душистая и др.).

4. Столонно-розеточные и стolonно-полурозеточные вневлагалищные плагиотропные. Побег в начале своего развития формирует укороченную розеточную часть. В дальнейшем происходит удлинение всех междоузлий. Побег полегает, образуется наземно-ползучий участок разной длины, в некоторых узлах укореняется. В верхней части побег загибается вверх, образуется розеточная часть (дуга укороченных междоузлий), переходящая в соломинку или удлиненный вегетативный побег неполного цикла развития. Характерен для полевицы стolonообразующей.

### Б. Внутривлагалищные

1. Розеточные внутривлагалищные ортотропные. Возобновление побегов только внутривлагалищное, апо- или косоапогеотропное. У основания побега имеется розеточная часть с сильно сближенными узлами настоящих зеленых листьев. Чешуевидные и переходные листья отсутствуют. Длина междоузлий 1-2 мм, а всей розеточной части 0,3-1,0 см. Побеги укороченные вегетативные в фазе розетки или с неполным циклом развития. Распространен у степных и луговых злаков (белоус торчащий, овсец, тонконог, луговик дернистый, полевица северная и др.).

2. Полурозеточные внутривлагалищные ортотропные. Возобновление побегов только внутривлагалищное, апо- или косоапогеотропное. У основания побега имеется розеточная часть с сильно сближенными узлами и зелеными листьями, за которой следует вытянутая соломина. Обычно генеративные побеги или удлиненные вегетативные. Встречается у всех вышеперечисленных видов.

3. Ложнокорневищные розеточные и полурозеточные внутривлагалищные плагиотропные. Возобновление побегов только внутривлагалищное апо- или косоапогеотропное. Образуется при вытягивании нижних междоузлий розеточной части побегов, формируя «ложно-ползучее корневище». Длина междоузлий 3-5 (10) см. В отличие от настоящих гипогенных подземных корневищ, они возникают надземно внутривлагалищно и в начале растут апогеотропно внутри влагалища кроющего листа, но скоро, благодаря удлинению междоузлий, они выходят за его пределы, полегают на поверхность субстрата, верхушки укореняются и могут далее куститься.

Чешуевидные листья отсутствуют. Эти побеги могут быть укороченными вегетативными в фазе розетки или неполного цикла развития, генеративными или удлиненными вегетативными неполного цикла развития. Развиваются у лисохвоста влагалищного, луговика дернистого.

4. Столонообразующие внутривлагалищные ортотропные и плагиотропные. Возобновление также внутривлагалищное. У некоторых побегов все междоузлия розеточной части удлиняются. Побеги полегают, в каждом узле укореняются, в пазухах листьев наблюдается кущение. В верхней части побег загибается вверх и переходит в соломинку или остается вегетативным неполного цикла развития. В отличие от стolonно-розеточных вневлагалищных и стolonно-полурозеточных вневлагалищных побегов они возникают внутривлагалищно и не имеют чешуевидных и переходных листьев. В начале растут апогеотропно, внутри влагалища кроющего листа, затем выходят за его пределы и полегают. Это генеративные и удлиненные вегетативные с неполным циклом развития побеги. Встречается редко (полевница собачья).

В настоящее время многие исследователи пользуются классификацией Т. И. Серебряковой, в которой сочетаются морфологические и биологические признаки побегов.

### Контрольные вопросы

1. Чем отличается строение фитомера злаков от фитомеров других геммаксилярных растений?
2. Что такое предлист и какую роль играет?
3. Нарисуйте экстравагинальный побег и дайте характеристику его структуры.
4. По схеме смешанного возобновления (рис. 19, 5) детально охарактеризуйте побеги, назовите все структуры.
5. Охарактеризуйте основные признаки побегов, используемые для их классификации?
6. В чем отличие укороченных побегов от удлиненных вегетативных побегов, розеточных от безрозеточных побегов?
7. Охарактеризуйте типы побегов по способу возобновления. Что такое смешанное возобновление?
8. Какие типы побегов различают по направлению роста?
9. По какому признаку и на какие типы подразделены корневища Т. И. Серебряковой?
10. На основании каких признаков проведена классификация побегов Т. И. Серебряковой?
11. Какие типы побегов по классификации Т. И. Серебряковой у:  
а) *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.;  
б) *Agrostis gigantea* Roth;

в) *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.;

г) *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud.

12. Чем отличаются корневищно-безрозеточные злаки от корневищно-розеточных?

### 1.3.2. Зона кущения. Кущение. Куст

Злаки имеют удлиненные и укороченные побеги и в связи с этим два основных способа размещения боковых почек и побегов на материнском побеге.

1. **Рассеянное ветвление** - это развитие боковых побегов на удлиненном материнском побеге. Как правило, коррелирует с безрозеточным типом побегов. Преобладает у тропических (бамбуки, тростники) и прибрежно-водных злаков. У ряда внетропических злаков рассеянно ветвятся плагиотропные части побегов и корневища.

2. **Концентрированное ветвление, или кущение** происходит в нижней части материнских побегов в области укороченных междоузлий. Среди злаков очень широко распространено. Является основным способом ветвления внетропических злаков.

Кущение злаков привлекало внимание многих исследователей. Крупный вклад внес В. Р. Вильямс (1922, 1949), предложивший ряд схем, наглядно характеризующих процессы кущения злаков, и на этой основе сделал первый шаг в разработке классификации жизненных форм злаков. Серьезные работы проведены С. П. Смеловым (1947, 1966), И. К. Киршиным (1958, 1985), П. В. Лебедевым (1966), В. В. Скрипчинским (1970) и др. Особо надо выделить работы Т. И. Серебряковой (1959-1987), которые отличаются полнотой и разносторонностью, высоким уровнем морфологических исследований, широкими обобщениями как в сфере онтогенеза, так и филогении.

Что такое кущение, зона кущения, куст?

**Кущение** - это формирование боковых побегов только в нижней (приземной или подземной) укороченной части материнского побега в пазухах листьев на сближенных узлах. Если ветвление свойственно всему растительному миру, побегообразование - всем высшим растениям, то кущение - это форма ветвления свойственная, как правило, злакам и осокам. Кущение у злаков обычно начинается в фазе 3-4-го листа.

Особое место в кущении принадлежит так называемой зоне кущения. Термин «**зона кущения**» пришел на смену ранее употреблявшемуся и неопределенному термину «узел кущения». Последний применялся в отечественной агрономической и ботанической литературе для обозначения ветвящегося участка побега, составленного несколькими укороченными междоузлиями (Вильямс, 1922, 1949; Дмитриев, 1948 и др.). Однако этот участок имеет не один узел, а несколько сближенных узлов. Поэтому вслед за



иными ботаниками Троллем и Мора (1960) отечественные морфологи ввели в употребление более точный и удачный термин «зона кушения» (Серебрякова, 1971). Об узле **кушения** можно говорить только в отношении одного узла, из которого отходит побег кушения.

Таким образом, **зона кушения**, или **зона возобновления** - это нижняя наземная или подземная часть побега злаков, состоящая из укороченных междоузлий и тесно сближенных узлов, несущих почки возобновления в узлах листьев. В фитомерах зоны кушения рано прекращается рост междоузлий в длину, а деятельность меристемы рано перемещается с оси фитомера (междоузлий) на точки роста его почек и корней.

Первая зона кушения образуется у проростка злака у основания его главного побега. Количество узлов в ней различно у разных видов. Например, у костреца безостого и тимофеевки луговой первая зона кушения состоит из 3-5 фитомеров, у овсяницы луговой и ежи сборной из 15-18, у ячменя лугового она представлена 8-11 узлами.

**Локализация зоны кушения** у последующих побегов (второго, третьего и т.д. порядков) зависит от типа побега (рис. 21).

1. У розеткообразующих (розеточных и полурозеточных) - это розеточная часть (розетка) с сильно сближенными узлами с чешуями и зелеными листьями.

2. У безрозеточных побегов зона кушения - это участок коротких фитомеров с чешуевидными и переходными листьями.

3. У корневищных побегов зона кушения совпадает с дугой укороченных междоузлий.

Кушение, т.е. образование боковых побегов, сопровождается их укорочением. Согласно концепции фитомера у отдельного фитомера сначала вырастает лист, потом междоузлие, а потом уже корни. Образование корней у новых побегов идет у разных видов с разной интенсивностью. Например, у овсяницы красной собственные корни образуются на побегах, при разворачивании в них 3-4 и более листьев.

Для зоны кушения характерна ярусность. Основания дочерних побегов находятся выше уровня оснований материнских побегов. Ярусное расположение зон особенно характерно для луговых рыхлокустовых злаков. В течение одного вегетационного сезона зоны кушения нижних ярусов формируют побеги и почки нескольких порядков. Верхний ярус зоны кушения не успевает развернуть побеги и состоит только из почек, которые дают побеги только после перезимовки или после срезания. Эту зону называют **резервной зоной**.

Г. И. Серебрякова (1971) по величине и степени развития побегов из почек в пределах одной зоны кушения, с которым коррелирует и развитие корней, различает три типа кушения (рис. 22).

1. **Акротонное кушение** - в зонах кушения наиболее развиты 2-3 верхняя побега, а нижележащие почки или совсем не раскрываются, или дают



побеги более слабые и недолговечные. Встречается у лесных рыхлокустных злаков.

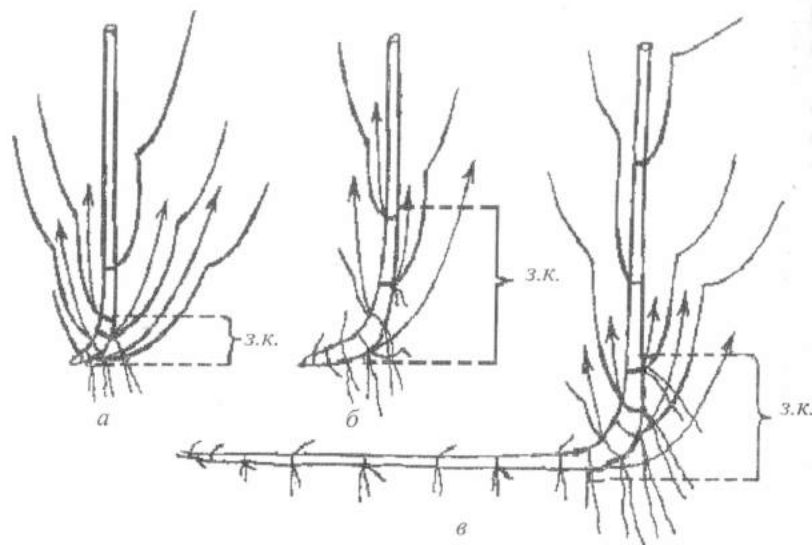


Рис. 21. Схема зон кушения (з.к.) у разных типов побегов (Серебрякова, 1971):

*a* – полурозеточный ортотропный; *б* – безрозеточный ортотропный; *в* – корневищно-полурозеточный. Боковые побеги показаны в виде стрелок

2. **Мезотонное кушение** - наиболее развиты средние побеги зоны кушения, а из верхних и нижних почек зоны кушения образуются слабые побеги.

3. **Базитонное кушение.** Его особенности:

- закономерное уменьшение числа узлов на дочерних боковых побегах в зоне кушения снизу вверх. Уменьшение идет за счет укорочения зоны кушения - уменьшение узлов на нем. Чем выше в зоне кушения расположен боковой побег, тем меньше его собственная зона кушения и тем меньше его потенциальная способность к возобновлению;

- при смешанном возобновлении интравагинальные побеги почти всегда располагаются в верхней части зоны кушения, а экстравагинальные (с большим числом узлов) - в нижней;

- при разнотипности побегов наиболее длиннокорневищные побеги образуются в нижних узлах зоны кушения, короткокорневищные - выше почти ортотропные - в самой верхней ее части.

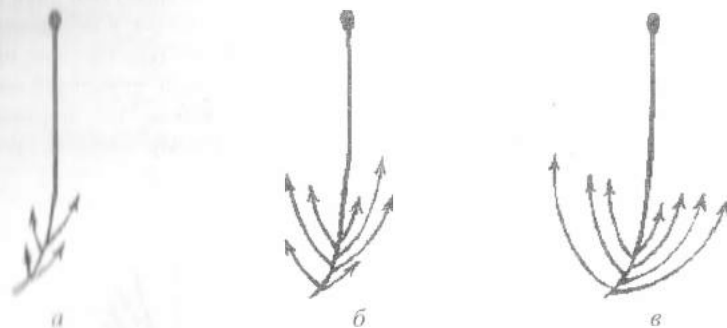


Рис. 22. Схема акротонного (*a*), мезотонного (*б*) и базитонного (*в*) кушения. ↑ - боковые побеги (Серебрякова, 1971)

Базитония - наиболее часто встречаемый тип кушения.

В результате кушения образуется **куст**. У злаков различают следующие кусты (рис. 23).

1. **Простой куст.** Образуется в результате кушения главного побега и состоит из совокупности главного побега и группы боковых побегов второго порядка.

2. **Сложный куст.** У основания побегов второго порядка в свою очередь формируются свои зоны кушения: в пазухах листьев закладываются почки, развивающиеся в побеги третьего порядка. Они по мере развития тоже образуют собственные зоны кушения и дают побеги четвертого порядка и т.д. С образованием побегов третьего порядка простой куст становится **сложным кустом**, т.е. сложный куст имеет побеги второго, третьего и т.д. порядков ветвления.

3. **Парциальные кусты.** Хорошо выражены у взрослых особей различных жизненных форм, особенно у корневищных и корневищно-узловых злаков. У последних верхушки корневищ уходят далеко от материнской зоны кушения и там образуют новые дочерние зоны кушения, являющиеся началом новым группам побегов. Они были названы парциальными кустами или партикулами. **Парциальный куст** - это группа, пучок или ветвь генеративных и вегетативных побегов, возникших в результате ветвления материнского монокарпического побега. Парциальные кусты - относительно обособленные структурные единицы, способные превратиться в самостоятельные особи. Это происходит при отмирании соединяющих их с материнским растением органа (участков корневищ, корня).

Впервые термины простой и сложный куст ввел С. П. Смелов (1966).

Е. Д. Нухимовский (1997) уточняет эти термины с предложением применять не только для злаков, но и всех кустистых растений. По Нухимов-

скому простой куст имеет в основании стеблевые (побеговые) оси двух порядков ветвления, из которых одна родительская (исходная), а остальные производные. Сложный куст - совокупность простых кустов. Каждый простой куст имеет свой порядок в структуре сложного куста, определяющийся порядком младшей стеблевой оси системы кущения, т.е. порядком младшей оси кущения. Таким образом, по Нухимовскому простой куст структурная единица сложного куста.

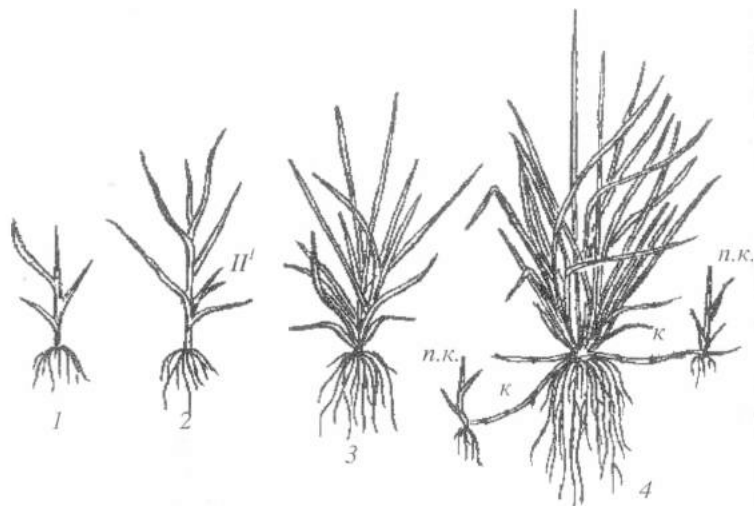


Рис. 23. Формирование куста мятлика лугового:

1 – неветвящийся главный побег; 2 – простой куст (появление первого побега второго порядка - II'); 3 – сложный куст; 4 – формирование корневищ (к) парциальных кустов (п. к.).

Большое разнообразие типов побегов, структур зон кущения и кустов разнообразие их сочетаний определяют внешний облик (габитус) злака, и его жизненную форму.

### Контрольные вопросы

1. Как Вы понимаете термин «кущение»?
2. Что Вы понимаете под терминами «узел кущения», «зона кущения» и «резервная зона»?
3. В чем отличие сложного куста от парциального?
4. Укажите особенности локализации зон кущения у побегов разных типов?

3. На основании каких признаков выделяются три типа кущения (акротонное, мезотонное и базитонное)?
6. В чем отличие базитонного кущения от других типов кущения?
7. Нарисуйте корневищный злак с тремя парциальными кустами. Обозначьте все структуры.

## 1.4. ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

### 1.4.1. Соцветия

Соцветия у злаков всегда сложные. Мелкие, невзрачные цветки собраны в очень характерные для злаков **элементарные (первичные) соцветия** - колоски, которые в свою очередь собираются в более сложные соцветия. Типичный **колосок** состоит из оси, двух колосковых чешуй и цветков, расположенных двурядно на оси колоска (рис. 24). Более крупная чешуя называется нижней (наружной) колосковой чешуей, а другая - верхней (внутренней). Существенное значение у колосковых чешуй имеют степень выраженности и число жилок, характер верхушки. На верхушке колосковой чешуи бывают заостренные, тупые, одно-, двузубчатые или часто оттянутые в ось разной длины. Редко колосковые чешуи отсутствуют или имеют только одна. Очень редко колосковых чешуй четыре (душистый колосок) из-за расщепления каждой из двух на две части. Ось колосков при созревании распадается на членики.

Обычно у злаков цветки собраны в различные сложные ботриоидные соцветия: метелка, сложный колос, сложная кисть, головка, колосовидная метелка (ложный колос, султан) (рис. 25).

**Метелка** - имеет удлиненную главную ось, от которой отходят боковые оси (ветви) с парциальными соцветиями. Парциальные соцветия - это линейные соцветия любого сложного соцветия. На осях последующих порядков развиваются частные соцветия - колоски. Главная особенность метелки в том, что боковые ветви (парциальные соцветия) у основания сильно ветвятся, а ближе к верхушке ветвление уменьшается. Происходит постепенное уменьшение степени разветвленности боковых ветвей от основания к верхушке. Поэтому типичные метелки имеют пирамидальную форму. Метелка может быть прямой, поникающей, сжатой, раскидистой, узкой, широкой, в зависимости от длины междоузлий и числа боковых ветвей - рыхлой и густой, по размеру - длинной и короткой, с прямыми и извилистыми веточками, по форме веретеновидной, цилиндрической, пирамидальной, яйцевидной и т. д.

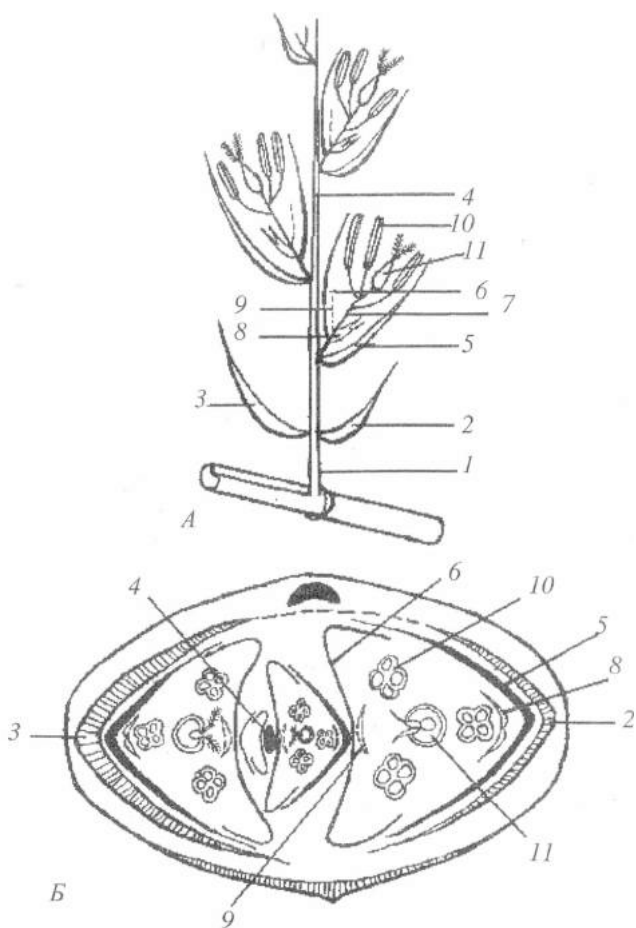


Рис. 24. Схема (А) и диаграмма (Б) многоцветкового колоска злаков (Смирнов, 1958):

1 – ножка колоска, 2 – нижняя колосковая чешуя; 3 – верхняя колосковая чешуя; 4 – ось колоска; 5 – нижняя цветковая чешуя; 6 – верхняя колосковая чешуя; 7 – ось бокового побега, несущего цветок; 8 – вентральная лодичула; 9 – дорзальная лодичула; 10 – тычинки; 11 – завязь с рыльцевыми ветвями

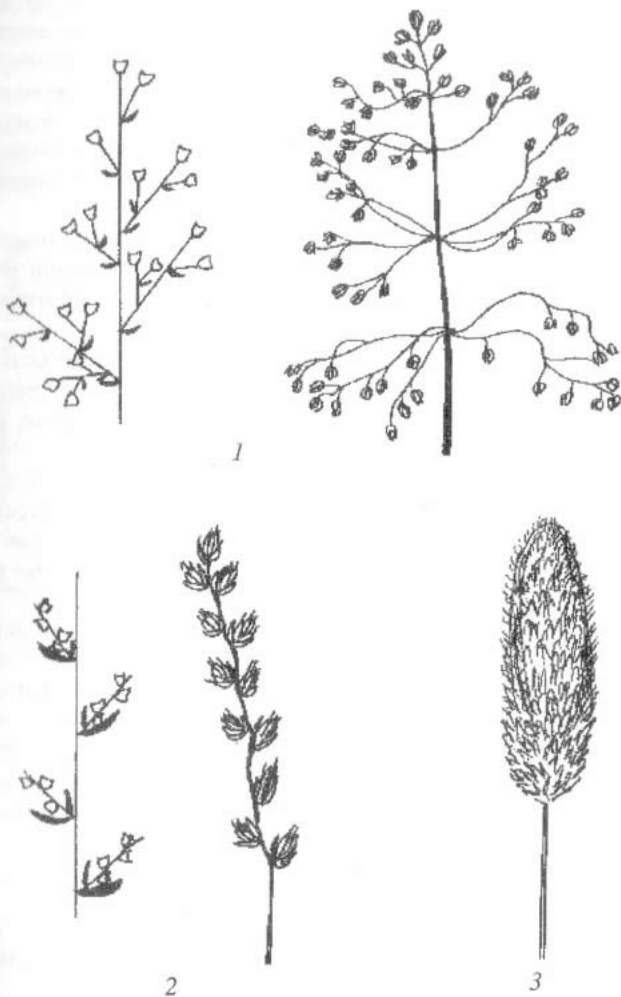


Рис. 25. Типы соцветий у злаков:  
 1 - метелка; 2 - сложный колос; 3 - султан

**Сложный колос** - на главной оси сидят не отдельные цветки, а элементарные соцветия - колоски. По размеру колос бывает длинным, очень длинным, коротким, тонким. В зависимости от расположения колосков на главной оси соцветия колос может быть плотным, густым, если междоузлия укорочены, редким (междоузлия вытянуты) и прерывистым, расставленным (длина междоузлий различна). В зависимости от положения в пространстве различают прямой, изогнутый, повислый, извилистый колос. По форме могут быть цилиндрические, продолговатые, яйцевидные, линейные и т.д.

**Султан** - по сути это очень густая метелка с короткими прижатыми веточками (колосовидная метелка), междоузлия главной и боковых осей всех порядков короткие, цветки сидят на очень коротких цветоножках. Встречается у лисохвоста и тимофеевки.

Колосовидная метелка (ложный колос) - это тоже метелка, в которой парциальные соцветия и их колоски располагаются на очень коротких боковых осях. Создается впечатление, что колоски сидячие, как в соцветии сложный колос.

**Початок** - простое ботриоидное соцветие - отличается от колоса разросшейся (толстой) осью соцветия, на котором плотно расположены сидячие цветки. У кукурузы женские цветки собраны в толстые пестичные соцветия - початки в пазухах стеблевых листьев, обернутые верхушечными листьями.

В большинстве случаев цветки обоеполые, но встречаются и раздельнополые - тычиночные и пестичные цветки. Они могут находиться в одном и том же колоске (пшеница) или в одном и том же соцветии, но в разных колосках (сорго), или в разных соцветиях, но на одном растении (однодомные) (кукуруза), или очень редко на разных растениях (двудомные).

### Контрольные вопросы

1. Как Вы понимаете термин «колосок»? Как он построен?
2. Охарактеризуйте типы соцветий злаков.
3. Как отличить ложный колос от настоящего сложного колоса?
4. При практическом определении злаков на какие признаки колосков необходимо обратить внимание?

#### 1.4.2. Цветок и интерпретации его строения

Цветки злака имеют вытянутую, уплощенную форму. Рассмотрим строение цветка вдоль его оси снизу вверх (рис. 24). Каждый цветок в основании оси имеет две цветковые чешуи, противлежащих друг другу. Снизу расположена **нижняя**, или наружная **цветковая чешуя**. Она обычно крупнее колосковых чешуй, сходна с ними по форме, с нечетным чис-

плотной консистенции. Своими краями охватывает верхнюю и нижнюю чешую, расположенную выше её на оси цветка и обращенную к оси колоска. **Верхняя**, или внутренняя **цветковая чешуя** обычно тонкая, пленчатая, мягкая, с двумя жилками, двукилеватая, между ними поперечная вогнутая, всегда безостая (рис. 26). Кили обычно покрыты длинными волосками - трихомами. Внутри верхней цветковой чешуи, в футляричке, до раскрытия цветка находятся важнейшие части цветка - антарцей и гинецей.

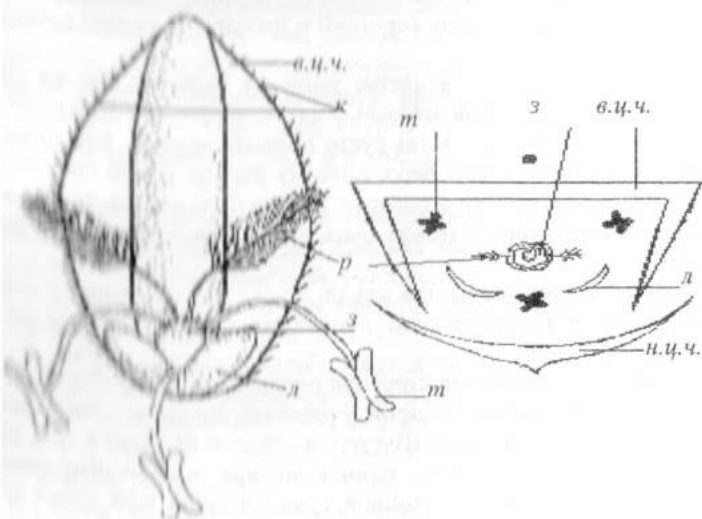


Рис. 26. Части цветка злака и его диаграмма: *в.ц.ч.* - верхняя цветковая чешуя; *к* - киль; *т* - тычинка; *з* - завязь; *р* - рыльце пестика; *н.ц.ч.* - нижняя цветковая чешуя

Между нижней цветковой чешуей и тычинками на оси цветка располагаются две мелкие, прозрачные чешуйки - цветковые пленки, или **лодикулы** (рис. 26). До цветения - это шуплые плоские чешуйки, а к моменту цветения во время него сильно разбухают - становятся сочными и увеличиваются в размерах. Лодикулы совместно с цветковыми чешуями принимают участие в создании так называемой «влажной камеры», необходимой для оплодотворения. За основные функции лодикул обычно принимают защиту цветка от механических повреждений и излишнего испарения, накопление питательных веществ и их расходование на развитие зерновки из завязи, раздвигание

плотно сомкнутых цветковых чешуй в короткий период цветения, ко-  
наружу выбрасываются рыльца и тычинки.

Выше лодикул на оси цветка располагаются **3 тычинки** (редко 6, у  
са): одна - между завязью и нижней цветковой чешуей, две другие - на  
роне завязи, обращенной к оси колоска. Тычиночные нити до цветен  
очень короткие, но при раскрытии цветка они быстро (в течение 10  
мин) вытягиваются до 1-1,5 см и выносят пыльники за пределы разош  
шихся к этому времени цветковых чешуй. Пыльники длинные, линейно  
раздваивающиеся на концах, неподвижные. Связник, находящийся в ц  
тральной части пыльника, очень короткий и пыльник выглядит качающи  
ся.

Центральное положение в цветке занимает **гинцей**. Пестик один  
округлой (вздутой) 1-гнездной завязью, с двумя перистыми рыльцами на  
верхушке. Каждая рыльцевая ветвь густо покрыта ветвями 2-го порядка  
напоминает по внешнему виду перо, поэтому рыльца злаков получили  
звание «перистые». Ветви 2-го порядка покрыты сосочками (папиллам  
Завязь имеет разную форму, может быть голой или опушенной в разн  
степени.

В толковании природы цветка злаков до сих пор нет единого мнен  
Рассмотрим разные интерпретации происхождения (гомологии) его  
дельных структур.

1. Классическая концепция строения цветка злаков - наиболее расп  
страненная и принятая в большинстве учебников ботаники - была пред  
жена в 1910 г. немецким ученым Шустером. Заслуга Шустера в том, что  
свел вместе разрозненные факты, теории, мнения, высказанные многи  
злаковедами ещё в XIX веке. Исходной, главной идеей этой точки зрен  
является признание в качестве предков злаковых лилиеподобных предк  
Цветок злаков возник из 3-членного 5-кругового ( $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ ) цветка  
лиеподобных путем метаморфоза и редукции отдельных его частей по пу  
приспособления к анемофилии.

Согласно этому взгляду:

1) нижняя цветковая чешуя - это прицветный лист цветка злака, а  
ость, если она есть, рудимент листовой пластинки;

2) верхняя цветковая чешуя образовалась в результате срастания дв  
листочков наружного круга околоцветника. Каждый киль образован  
месте сгиба по средней жилке листочка. Третий листочек редуцирован  
Таким образом, верхняя цветковая чешуя - это наружный круг прост  
околоцветника;

3) лодикеры (их 2) - это остатки 2-х листочков внутреннего круга о  
лоцветника. Третий листочек также полностью редуцирован. Таким об  
зом, у злаков от внутреннего круга остались сильно уменьшившиеся 2  
дикулы;

4) из имевшихся первоначально двух кругов андроеца из шести тычи-  
нок в типичном цветке злаков сохранились только три расположенные в  
один круг;

5) трехчленный гинцей в результате редукции одного плодолостика  
стал двухчленным, паракарпным, о чем свидетельствуют 2 рыльца.

Согласно этой точке зрения, формула цветка злаков имеет вид:  
 $\uparrow P_{(2)+3} A_3 G_{(2)}$ .

Свою концепцию Шустер подтвердил подбором ряда современных  
злаков, формула цветка которых более менее совпадает с формулой цветка  
гинейтических предков. Так, цветок примитивного тропического злака  
стрептохеты из подсемейства бамбуковых имеет формулу  $\uparrow P_{(2)+3} A_{3+3} G_{(3)}$ .  
У нее две верхние цветковые чешуи, причем они расщеплены до основа  
ния, лодикер 3. Следовательно, сохранился весь наружный и внутренний  
круги околоцветника, тычинок 6 и гинцей из 3-х сросшихся плодологи-  
ков.

2. В 1953 г. П. А. Смирнов подверг пересмотру эту точку зрения, не  
отвергая главного положения о предках злаков и идеи крайней редукции  
цветка предков. По мнению П. А. Смирнова:

1) нижняя цветковая чешуя является кроющим листом, в пазухе кото  
рого формируется видоизмененный побег - цветок;

2) верхняя цветковая чешуя и лодикеры - это не остатки околоцветни-  
ка. Если цветок - это боковой побег из пазухи нижней цветковой чешуи, то  
он должен начинаться (как обычно у всех боковых побегов злаков) пред-  
листом с 2 киями. Следовательно, этим предлистом является верхняя  
цветковая чешуя, т.к. она имеет 2 кия;

3) лодикеры - это части расщепленного почти до основания влагалища  
первого нижнего листа бокового побега;

4) сам цветок злаков голый, он состоит из тычинок и пестика. Гинцей  
анокарпный, из одного плодолостика в результате редукции двух осталь-  
ных плодолостиков. Рыльца, расположенные близ верхушки завязи, рас-  
матриваются как выросты верхних краев плодолостика.

По этой гипотезе формула цветка злаков:  $\uparrow P_0 A_3 G_1$ .

В настоящее время точка зрения П. А. Смирнова получает поддержку  
у многих морфологов.

По мнению филогенетиков эволюция генеративных органов злаков  
шла

- от метельчатых соцветий к колосовидным, головчатым,
- от многоцветковых колосков к малоцветковым,
- от большого числа чешуй к малому или к полной редукции чешуй,
- от чешуи с большим и неопределенным числом жилок к чешуям с не  
большим и постоянным количеством жилок,
- от остистых нижних цветковых чешуй к безостым,



- от трех крупных лодикул к маленьким и затем к полной редукции лодикул,

- от андроеца с 6 тычинками к 3, 2, 1.

Таким образом, эволюция цветков происходила в сторону приспособления к анемофилии (ветроопылению).

### Контрольные вопросы

1. Опишите строение цветков злаков. По каким признакам цветка можно судить о принадлежности к классу однодольных?
2. Каковы функции и специфические детали в морфологии лодикул?
3. Какие особенности строения цветка можно расценивать как черты приспособления к анемофилии?
4. Проанализируйте концепции строения цветка злаков. В чем принципиальные отличия этих концепций?

#### 1.4.3. Диагностическое значение признаков соцветий и цветка

В заключение обобщим и четко выделим особенности строения соцветий, колосков и цветков, имеющих диагностическую значимость при практическом определении триб, родов и видов злаков. К ним относится целый ряд признаков.

1. Тип сложного соцветия (рис.25). Специфичен для трибы, рода:
  - а) соцветие сложный колос у трибы пшеницевых (пырейник, пырей, житняк, колосняк, ломкоколосник и др.). Имеет значение длина всего соцветия, густота, длина междоузлий оси колоса, форма (см. выше описание сложного колоса);
  - б) соцветие метелка у триб костровых, овсовых, просовых и многих других. У метелок имеет значение степень раскидистости (сжатости), рыхлости (плотности), длина веточек, общий контур (см. выше описание метелки).

Соцветия в зависимости от положения в пространстве могут быть прямостоячими, в разной степени изогнутыми или поникающими (повислыми).

Далее рассмотрим признаки, по которым различаются колоски.

2. Форма и размеры колосков: округлые, яйцевидные, эллиптические, ланцетовидные, продолговатые, лодочкообразные, с боков сильно сплюснутые и т.д. (рис. 27).

3. Количество цветков в колоске - важнейший диагностический признак рода. Цветков в колоске может быть от 1 до 30. В зависимости от числа цветков в колоске различают (рис. 28):



Рис. 27. Разнообразие колосков по форме:  
 1 - округло-яйцевидный (трясунка); 2 - продолговатый (костер); 3 - узкий, продолговатый; 4 - яйцевидный (овсец); 5 - яйцевидный (мятлик); 6 - ланцетовидный (овсяница); 7 - колоски узкие, колосковые чешуи щетиновидные (ячмень); 8 - урновидный, колосковые чешуи сросшиеся, опушенные (лисохвост тростниковидный); 9 - округлый, сплюснутый, слабо-вздутый, колосковые чешуи ладьевидные (бисманна восточная)



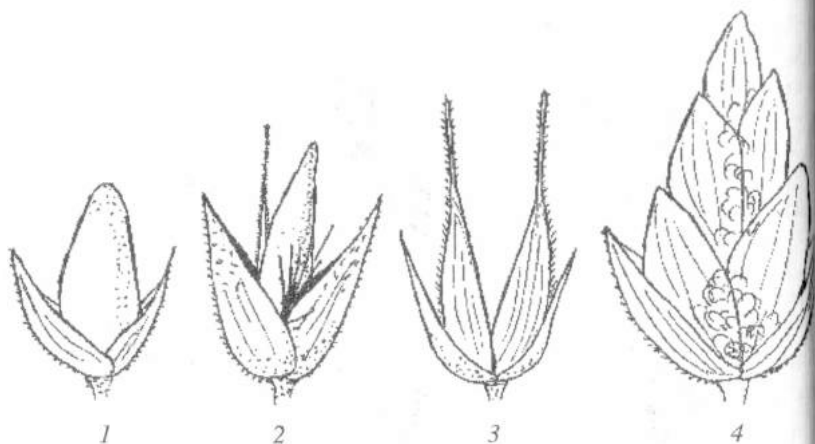


Рис. 28. Различные варианты строения колосков:  
1 – одноцветковый (полевица); 2 – одноцветковый (вейник); 3 – двухцветковый (рожь); 4 – многоцветковый (мятлик)

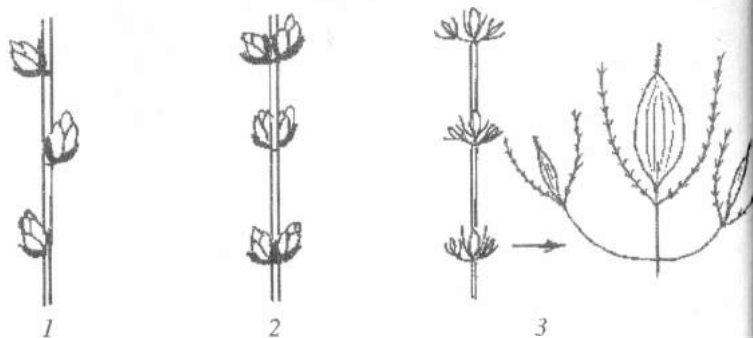


Рис. 29. Расположение колосков в узла колоса:  
1 – по одному (пырей); 2 – группами - по 2-3 (ломкоколосник);  
3 – по три (ячмень)

- а) **одноцветковые колоски** - у таких метельчатых злаков, как полевица, вейник, ковыль, арктагросис (арктополевица), двукисточник, бор, цинна, фипсия, лисохвост, тимофеевка и т.д. Из злаков с соцветием колос единственный цветок в колоске у ячменя и бекмании;
- б) **многоцветковые колоски** - у колосняка, пырейника, костреца, мятлика, овсяницы, бескильница, тростянки и т.д. Реже встречаются двухцветковые (рожь, часто у трищетинника) и трехцветковые (зубровка).
4. Количество колосков, расположенных в одном узле колоса (рис. 29):
- а) колоски на узле сидят по 1 (пырей, пырейник),
  - б) колоски сидят на узле группами по 2-4 (колосняк, ломкоколосник, у ячменя по 3).
5. Пол цветков и расположение их в колоске и соцветиях. У большинства триб и родов цветки обоеполые, реже раздельнополые. Варианты нахождения последних разные:
- а) раздельнополые цветки находятся в одном колоске, например, у просовых, а у зубровки из 3-х цветков колоска верхняя обоеполая, 2 нижних - тычиночные;
  - б) тычиночные и пестичные цветки располагаются на разных колосках:
    - одного и того же соцветия (сорго);
    - на разных соцветиях одного и того же растения (кукуруза);
    - на разных растениях (двудомность), но крайне редко.
6. Морфологические признаки колосковых чешуй. Существенное значение имеет:

- а) форма - щетиновидные или волосовидные (ячмень), ланцетовидные (бекмания), линейно-щетиновидные (ломкоколосник), от ланцетных до ланцетно-яйцевидных (житняк, тонконог), яйцевидные (бескильница), продолговатые (плевел) и др. (рис. 27);
- б) соотношение с длиной первого цветка (рис. 30, А); колосковые чешуи
  - длиннее первого цветка колоска, т.е. полностью покрывают его (полевица, зубровка, бекмания и др.);
  - равны первому цветку (тонконог и др.);
  - короче, т.е. не покрывают первый цветок (бескильница, овсяница, мятлик, кострец, пырей и др.);
- в) степень срастания (рис. 30, Б) - не сросшиеся между собой или сросшиеся от основания; например, у лисохвоста колосковые чешуи при основании сросшиеся;

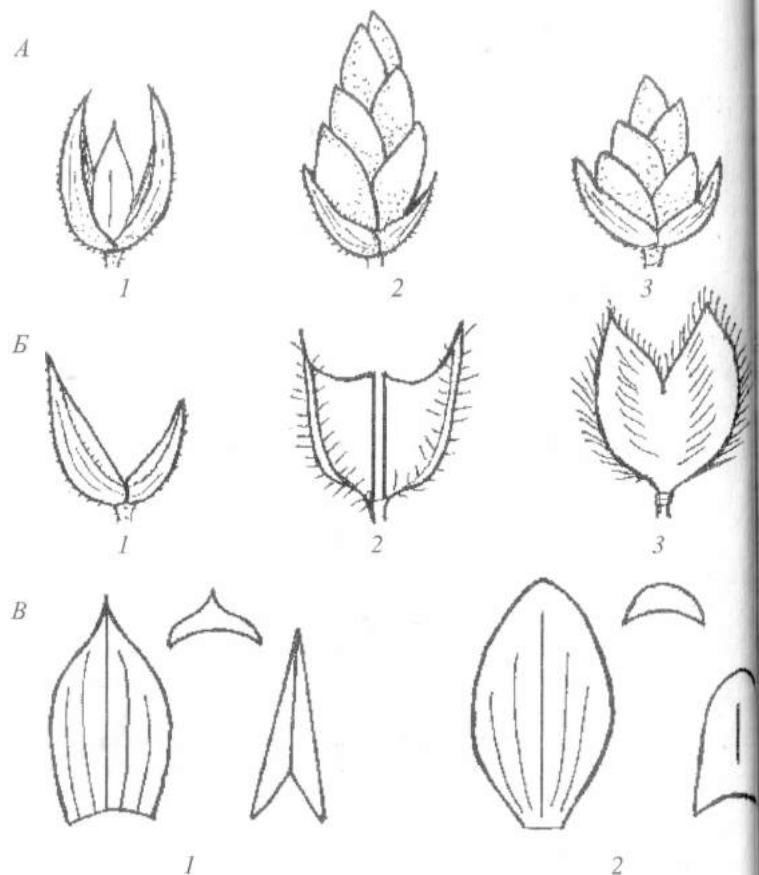


Рис. 30. Морфология колосковых чешуй:

*А* — соотношение колосковых чешуй с длиной первого цветка колоска: 1 — колосковые чешуи полностью покрывают цветок; 2 — не покрывают первый цветок; 3 — равны первому цветку.

*Б* — степень срастания колосковых чешуй: 1 и 2 — не срослись; 3 — от основания срослись.

*В* — характер спинки: 1 — киль четко выражен; 2 — киль отсутствует, спинка закруглена

г) число жилок (1-11) и степень их выраженности; например, у колосняка колосковые чешуи без заметных жилок, у манника — с 1 жилкой, а у пырея и пырейника — с 3-7 хорошо заметными жилками; у овса — с 7-11 жилками;

д) форма верхушки, наличие или отсутствие киль (рис. 30, В); например, у бескильницы колосковые чешуи короткие тупые, без киль, у тонконога — ланцетные, острые, килеватые, у овсеца узкие с 1 или 3 жилками, с выраженным килем;

е) опушение, например, у лисохвоста колосковые чешуи мягковолосистое опушенные, у ломкоколосника — шероховатые или жестковолосистые.

7. Чрезвычайно важны для диагностики злаков (родов и видов) особенности нижней цветковой чешуи, а именно:

а) форма — ланцетная, узколистная, яйцевидная, продолговатая и т.д. (рис. 31, А);

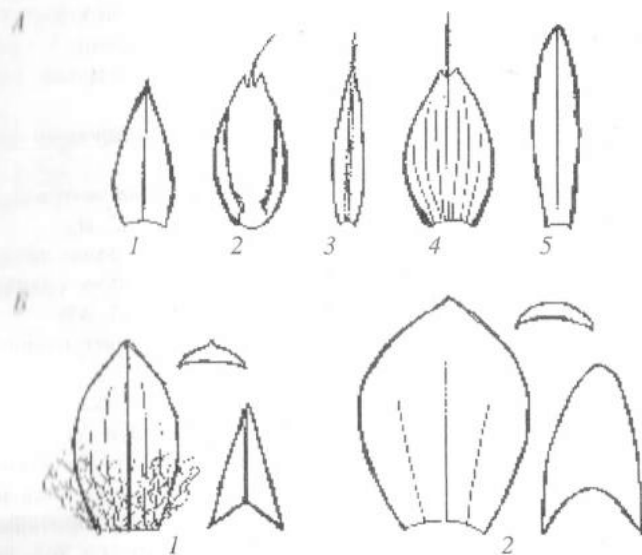


Рис. 31. Нижняя цветковая чешуя:

*А* — форма: 1, 2 — яйцевидные; 3 — ланцетная; 4 — эллиптическая; 5 — продолговатая. *Б* — характер спинки: 1 — килеватая; 2 — спинка закругленная, без киль

б) характер спинки - отсутствие или наличие киля (рис. 31, Б); киль - это острое ребро, образованное на спинке чешуи средней жилкой;

- закругленная спинка без киля характерна для овсяницы, манной пырея, тростянка, бескильницы и др.;

- киль на нижней цветковой чешуе очень четко выражен у тонконожки, слегка у коостреца, т.е. степень выраженности киля может быть разной;

в) наличие или отсутствие ости (очень важный признак) (рис. 32) Ость - это тонкий, заостренный, иногда колючий или перистый отросток нижней цветковой и колосковой чешуи. Ость на нижней цветковой чешуе отсутствует у бескильницы, манника, тонконога и т.д. При наличии ости диагностическое значение имеет:

- форма: прямая (овсяница), волнистая, изогнутая (слегка или сильно), коленчато-изогнутая (трищетинник), дважды коленчато-изогнутая (ковыль), спирально закрученная (ковыль) (рис. 32, А);

- место отхождения ости. Ость может отходить от верхушки нижней цветковой чешуи (овсяница, пырей, ячмень, ковыль и др.). Также от спинки, причем из разных её частей: нижней, т.е. ниже середины чешуи (щучья лисохвост, полевица Триннуса), средней (вейник наземный, овсец) и верхней (трищетинник) (рис. 32, Б);

- поверхность ости: голая (гладкая), покрытая щипиками (шероховатая) или волосками (перистая);

- длина ости (короткая, длинная), например, длина ости ковыля до 5 см; ость выдается над колоском или не выдается (рис. 32, В);

г) характер жилкования: число, направление (параллельные, сходящиеся у верхушки), степень выраженности жилок, а также наличие шиповатостей (шипиков) или волосков вдоль жилок (рис. 33, А);

д) характер верхушки нижней цветковой чешуи: притупленная, заостренная, острая, двузубчатая и т.д. (рис. 33, Б);

е) форма и характер опушения (длина и густота волосков) каллуса, который находится в основании нижней цветковой чешуи (рис. 33, В). Например, у ковыля каллус обычно длинно заостренный (до 5 мм длиной), бокам густо покрытый жестковатыми волосками. У пырея и житняка каллус короткий, широко закругленный, голый или с очень короткими волосками. У вейника каллус по бокам с пучком густых волосков, которые растут на нижней цветковой чешуе, длиннее или короче ее. У тростника каллус длинный, узкий, покрыт волосками.

8. Наличие или отсутствие верхней цветковой чешуи - важный систематический признак. Например, отсутствует у лисохвоста.

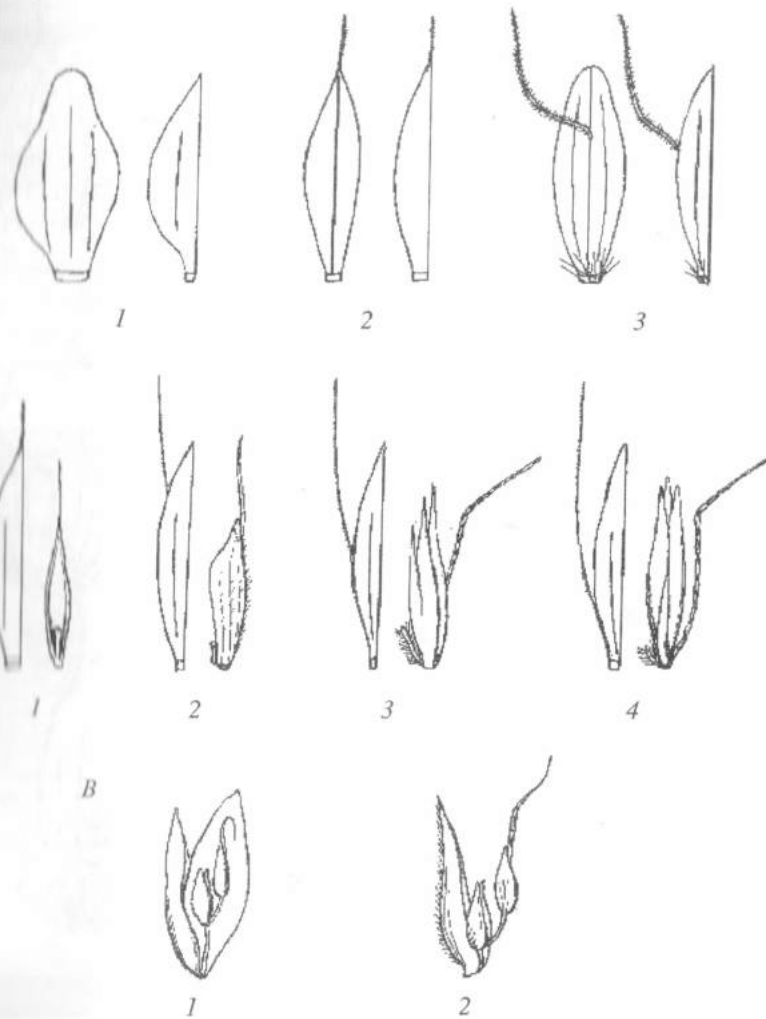


Рис. 32. Нижняя цветковая чешуя (н.д.ч.):

А - форма ости н.д.ч.: 1 - безостая; 2 - ость прямая; 3 - ость коленчато-изогнутая;  
 Б - место отхождения ости н.д.ч.: 1 - ость отходит от верхушки; 2 - от верхней части н.д.ч.; 3 - от средней части н.д.ч.; 4 - от нижней части н.д.ч.;  
 В - длина ости н.д.ч.: 1 - ость не выдается над колоском; 2 - ость выдается над колоском

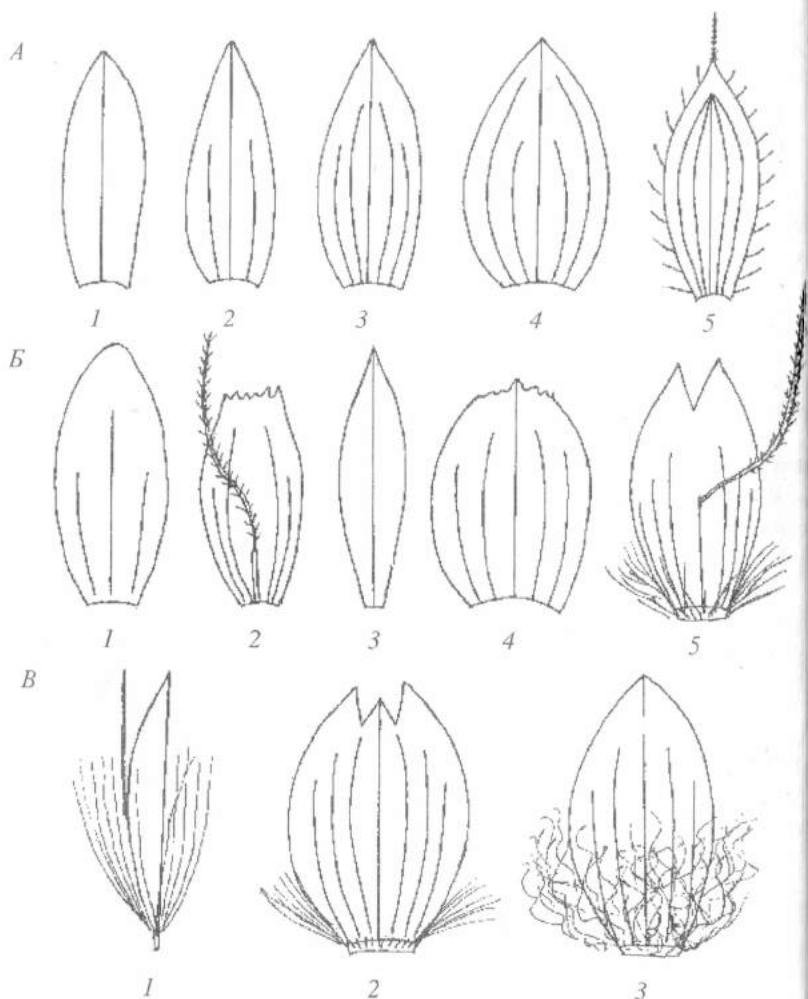


Рис. 33. Нижняя цветковая чешуя:

*A* – характер жилкования: 1 – с одной жилкой; 2 – с тремя параллельными жилками; 3–5 – с пятью сходящимися жилками.

*Б* – верхушка нижней цветковой чешуи: 1 – притупленная; 2 – срезанная; 3 – острая; 4 – тупая; 5 – двузубчатая.

*В* – характер опушения основания нижней цветковой чешуи: 1 – с пучком длинных волосков; 2 – волоски короткие; 3 – с пучком извилистых паутинистых волосков.

9. Присутствие или отсутствие лодикул, их количество, размеры, строение являются важными систематическими признаками, характерными для целых триб злаков (рис. 34). Среди злаков умеренных широт лодикулы отсутствуют у лисохвоста, а 3 лодикулы имеют виды ковылей. Различают 4-5 основных типов строения лодикул, соответствующие основным типам строения листьев:

- а) **бамбузоидный** - лодикулы обычно 3, реже 2, крупные чешуевидные с проводящими пучками;
- б) **фестукоидный** - лодикулы 2, свободные, цельные или двулопастные, короткореснитчатые, без проводящих пучков;
- в) **хлоридоидный**, или **эрагростоидный** - лодикулы 2, свободные, голые, на верхушке как бы обрубленные;
- г) **паникоидный** - лодикулы 2, они свободные, голые, клиновидные, с проводящими пучками;
- д) **меликоидный** - лодикулы 2, очень короткие, как бы обрубленные на верхушке и обычно слипающиеся спереди друг с другом, с проводящими пучками.

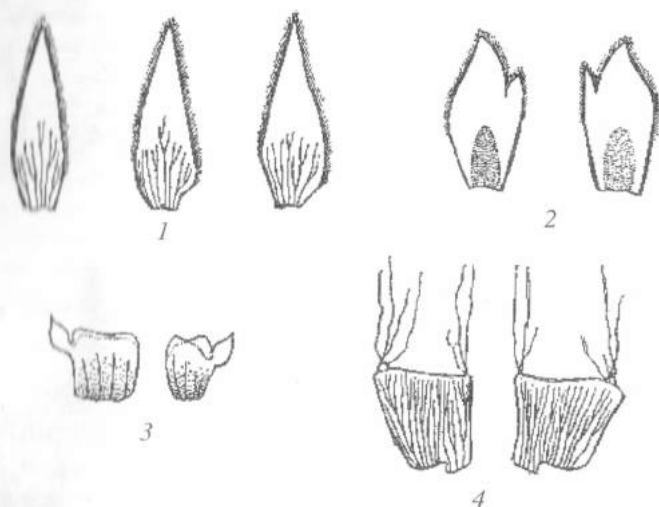


Рис. 34. Типы строения лодикул злаков  
(Цвелев, 1982);

1 - бамбузоидный; 2 - фестукоидный; 3 - эрагростоидный; 4 - паникоидный

10. Особенности морфологии гинецея, по которым отличаются три рода (рис. 35):

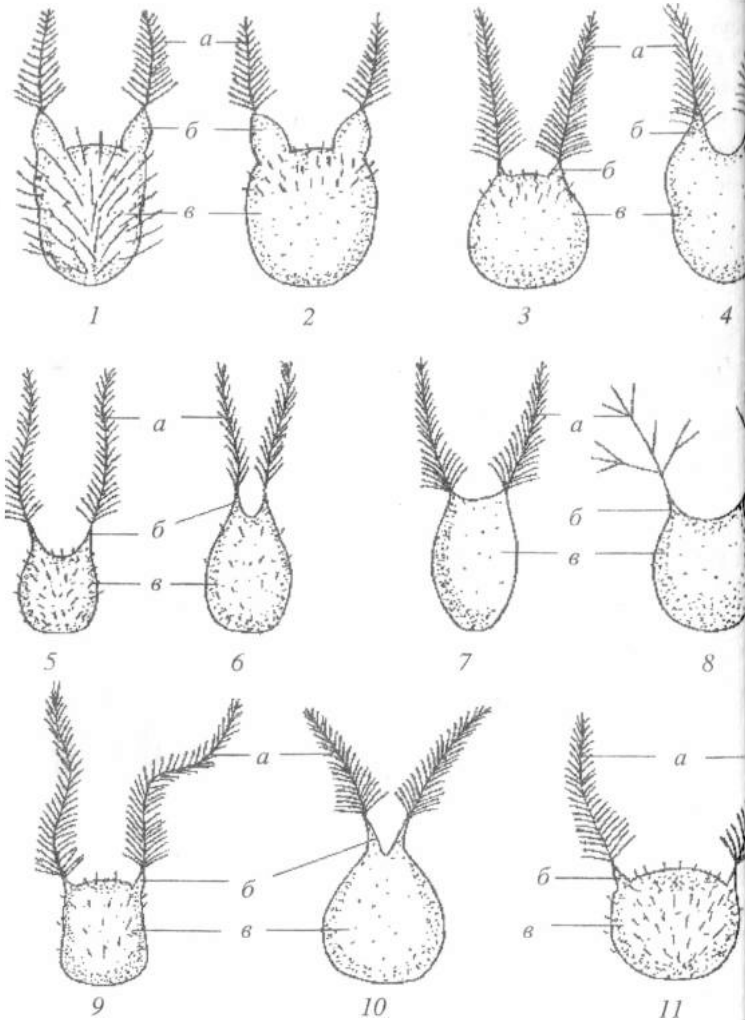


Рис. 35. Разнообразие гинецея злаков:

1 – пырей ползучий; 2 – пырейник якутский; 3 – тростянка овсяницева; 4 – мякостевидный; 5 – житняк гребенчатый; 6 – полевица гигантская; 7 – тростник обыкновенный; 8 – манник трехцветковый; 9 – вежник незамечаемый; 10 – бекмания восточная; 11 – кострец Пампеллы;

а – рыльцевые ветви; б – столбиковидные основания рылец; в – завязь

Гинецей различается по:

- форме и степени опушения завязи;
- длине столбикоподобных оснований рыльцевых ветвей и степень ветвления рылец;
- месту отхождения рылец от завязи:
  - рыльца тесно сближенные, отходящие от верхушки завязи;
  - раздвинуты друг от друга и отходят по бокам завязи.

### Контрольные вопросы

- Сравните и зарисуйте соцветия и колоски:
  - Alopecurus arundinaceus* Poir. и *Puccinellia hauptiana* V. Krecz.;
  - Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel. и *Agrostis trinii* Turcz.;
  - Wlymus sibiricus* L. и *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski.
- Какие признаки нижней цветковой чешуи имеют наиболее значимое диагностическое значение?
- Какие еще признаки генеративной сферы следует включить при составлении определителя злаков? Дайте обоснованный ответ.
- Сравните признаки соцветий, колосков и нижних цветковых чешуй трех видов злаков (табл. 2). Виды и признаки выберите сами.

Таблица 2

Сравнение генеративной сферы видов злаков

Признаки	Названия видов		

### 1.5. Жизненные формы

Жизненная форма – одно из ведущих ботанических понятий. Впервые термин «жизненная форма» был использован в 1884 г. датским ботаником Вармингом. **Жизненная форма** в настоящее время понимается как своеобразный общий облик – габитус (лат. habitus – облик, внешность) определенной группы растений, включая их надземные и подземные органы, возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды и отражающий совокупность основных приспособительных черт к среде обитания. Это определение дано в 1962 г. И. Г. Серебряковым. В 1945 г. Б. М. Козопольский ввел понятие «биоморфа» (греч. bios – жизнь, morpha – форма), вложив в него тот же смысл, т. е. совокупность признаков вегетативного тела растения, обеспечивающих его жизнедеятельность и связь с внешней средой.

Злаки, как известно, в основном травы. Древовидные жизненные формы имеют только бамбуки – это тропические виды из подсемейства бамбуковых (*Bambusoideae*). Это вечнозеленые растения с чрезвычайно быстрым

ростом и по всей длине несут чешуевидные листья - катафиллы. Цветет один раз в 30-120 лет и после этого обычно погибают.

К пониманию и классификации жизненных форм существуют различные подходы со своими принципами классификации. Во-первых, большое внимание уделялось всему комплексу физиологических и биологических особенностей как выражению приспособленности растений к условиям среды. Но эти подходы не получили в дальнейшем строгого развития. Во-вторых, подчеркивается необходимость учета комплекса эколого-морфологических особенностей растений. В-третьих, на основе предыдущего подхода в последние годы развивается учение о жизненных формах в эволюционном плане. Обзоры классификаций жизненных форм представлены в работах И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1971). Рассмотрим ряд классификаций жизненных форм, в которых большое внимание уделено злакам.

Самая известная система жизненных форм высших растений разработана в начале XX века датским ученым К. Раункиером (1903, 1907). Она основана на четком признаке - положении и способе защищенности побегов возобновления в неблагоприятный период жизни (холодный или сухой). Основные типы жизненных форм по этой классификации следующие.

1. **Фанерофиты** (греч. phaneros - видимый, открытый, phytos - растение) - растения, у которых почки возобновления зимуют или переносят зиму высоко над землей (не ниже 30 см), защищены лишь почечными чешуями, а иногда и лишены их. Относятся, главным образом, деревья и кустарники.

2. **Хамефиты** (греч. chamai - наземный) - растения с почками возобновления, расположенными невысоко над поверхностью почвы (20-30 см) и защищенные в холодное время года снежным покровом (кустарники, полукустарнички, некоторые многолетние травы).

3. **Гемикриптофиты** (греч. hēmi - полу, kryptos - скрытый) - многолетние травы, у которых почки возобновления в неблагоприятный период года находятся на уровне почвы или неглубоко погружены. Почки защищены почечными чешуями, опавшими листьями, снегом.

4. **Криптофиты** (геофиты) (греч. kryptos - скрытый, geo - земля) - вьющиеся многолетники, зимующие почки которых находятся в почве на некоторой глубине (от одного до нескольких сантиметров), располагаясь в подземных органах (корневищах).

5. **Терофиты** (греч. theros - лето) - однолетние растения, отмирающие к концу сезона и переживающие неблагоприятный период года в виде семян.

Эти крупные группы разделяются на более мелкие. По этой классификации разные злаки относятся, в основном, к гемикриптофитам, криптофитам и терофитам.

Вино (1927) на основе экологических признаков и форм роста выделяет пять типов жизненных форм злаков (древесный, тип тростника, кустовый, мезофитные и ксерофитные дерновинные, вьющиеся, лазающие и др.), основываясь на возможный филогенетический уровень.

Жак-Феликс (1962), взяв за основу классификацию Раункиера, предложил более детальное подразделение тропических злаков по общему облику. Например, гемикриптофитные злаки подразделяет на типы: дерновинный, газонный и столонообразующий.

Отечественными ботаниками были предложены разные системы жизненных форм высших растений.

Геоботаник Г. Н. Высоцкий (1915) первым предложил классификацию вьющихся многолетников, включая злаки, на основе их способности к вегетативному размножению, тесно связывая группы с экологическими условиями обитания. Выделил два отдела: не обладающие и обладающие способностью вегетативного размножения. Второй отдел подразделил на группы дерновых, корневищных, стелющихся и укореняющихся растений. Принципы его классификации легли в основу и получили дальнейшее развитие в системах Л. И. Казакевича (1922), Е. М. Лавренко (1935), Г. М. Золотникова (1959) и др.

Из отечественных классификаций жизненных форм примером наиболее разработанной для злаков умеренной зоны служит классификация В. Р. Вильямса (1922). В дальнейшем она была дополнена и уточнена М. Дмитриевым (1938), А. П. Шенниковым (1941), П. А. Смирновым (1948) и др. В основу классификации легли следующие признаки:

1. положение зоны кушения, т.е. почек возобновления по отношению к поверхности почвы (на поверхности или на определенной глубине);

2. тип возобновления (кушения) побегов, который определяется направлением роста верхушки бокового побега по отношению к кроющему побегу (внутривагинальный или вневагинальный) (по Хаккелю, соответственно, интравагинальные или экстравагинальные) и углом отхождения от материнских побегов;

3. отношение побегов к среде, т.е. побеги надземные и подземные (корневищные).

По этим признакам В. Р. Вильямс выделил три группы злаков. М. Дмитриев (1938, 1948), развивая идеи Вильямса, ввел четвертую группу - корневищно-кустовые злаки. Ниже в современной трактовке приведены эти группы.

1. **Корневищные злаки.** Имеют надземные и подземные побеги. Зона кушения (по Вильямсу узел кушения) находится на определенной глубине (10 см от поверхности почвы). От зоны кушения дигеотропно почти перпендикулярно оси материнского побега отходят экстравагинальные боковые побеги с длинными горизонтальными подземными участками - корневищами. Иногда они отходят от материнской оси на значительное расстоя-



ние (от 0,2 до 1м). На некотором расстоянии от материнского побега подземный побег изменяет направление роста в вертикальное (апogeотроп) и при выходе из почвы формирует надземный побег (рис. 36).

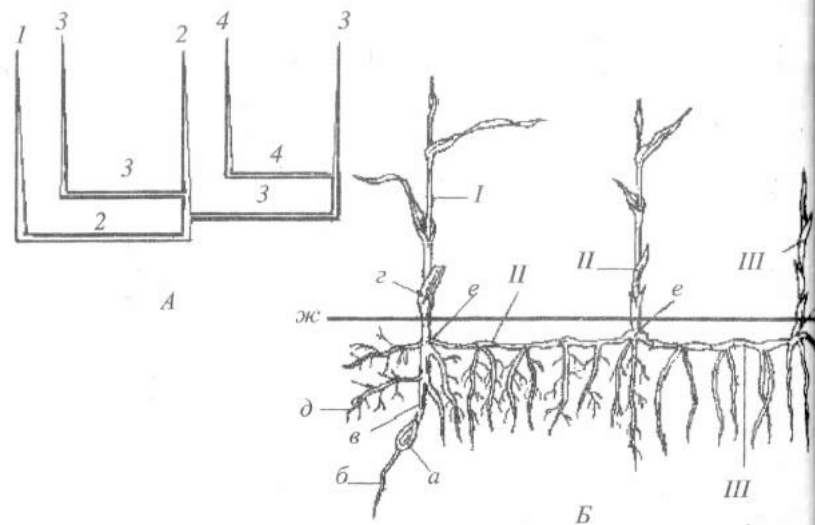


Рис. 36. Схема кущения корневищных злаков (Вильямс, 1949):

А - 1, 2, 3, 4 и Б - I, II, III, IV - побеги первого-четвертого порядков; а - остаток зерна; б - главный корень; в - первое междоузлие; г - coleoptиль; д - придаточный корень; е - почка на кущении; жс-з - поверхность почвы

На месте изменения направления роста побега формируется дуга укороченных междоузлий с почками возобновления - новая зона кущения. Она дает начало новым вневалягалищным подземным горизонтальным побегам (корневищам). Длина и число метамеров на корневищах до зоны кущения различны у разных злаков.

Некоторые утверждения В. Р. Вильямса оказались ошибочными. Например, он писал (Вильямс, 1949), что на корневищах из пазух листовых влагалищ удлинённых междоузлий никогда не образуются побеги. Исследования других авторов (Киришин, 1958, 1985; Соловьева, 1958) показали, что в узлах корневищ образуются не только придаточные корни, но и боковые побеги. Здесь нужно обратить внимание на то, что выделяются собственно корневищные злаки, у которых на концах длинных корневищ подземные побеги обычно одиночные, не образующие парциальных кустов.

Необходимо обратить внимание на правило П. А. Смирнова (1958) «правило центробежного развития вневалягалищных пазушных побегов» - развитие корневищ только в противоположную сторону от материнского побега.

Независимо от положения новых почек на дуге сближенных междоузлий старого побега (с внешней или с внутренней стороны) все они растут в противоположную сторону от него, а не к центру куста (рис. 37).

С возрастом злака происходит постепенное поднятие уровня зон кущения ближе к поверхности почвы.

Все вышесказанное и определяет своеобразие жизненной формы корневищных злаков. Таким образом, в результате вневалягалищного способа кущения вокруг материнского побега возникает система расставленных друг от друга надземных облиственных побегов, соединенных в почве корневищами с ярусным расположением зон кущения.

Корневищные злаки лучше развиваются на рыхлых почвах с хорошей аэрацией. Также произрастают на болотах, по берегам водоемов при недостатке почвенного воздуха. Типичные корневищные злаки: пырей ползучий (*Phragmites terena* L. Nevski), тростник обыкновенный (*Phragmites australis* Trin. ex Steud.), веиник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L. Roth.).

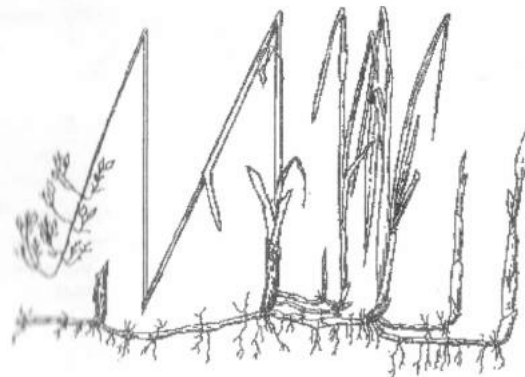


Рис. 37. Центробежное развитие подземных вневалягалищных диагеотропных побегов у зубровки душистой (Смирнов, 1958)

**3. Рыхлокустовые злаки.** Зона кущения находится в почве на глубине 10-15 см, т.е. занимает приповерхностное положение. В. Р. Вильямс утверждал, что у рыхлокустовых злаков боковые побеги всегда экстравагинальные. На самом деле побегообразование имеет как экстравагинальный, так и интравагинальный характер. Почки закладываются на вертикальной (апogeотропной) части побега (внутри самих влагалищ). Побеги имеют четко выраженную короткую плагиотропную подземную часть и растут под острым углом (45°) к материнскому, образуя при выходе из почвы рыхлый куст (рис. 38). Новые побеги также имеют свои зоны кущения, благодаря чему куст увеличивается, оставаясь рыхлым. В результате развивается

рыхлая дерновина, в которой побеги отходят от материнских под углом менее  $90^{\circ}$ . Дерновиной называют совокупность многочисленных более или менее плотно расположенных друг к другу разновозрастных побегов и их остатков, основания которых образуют многолетнюю часть дерновина, расположенную на поверхности почвы.

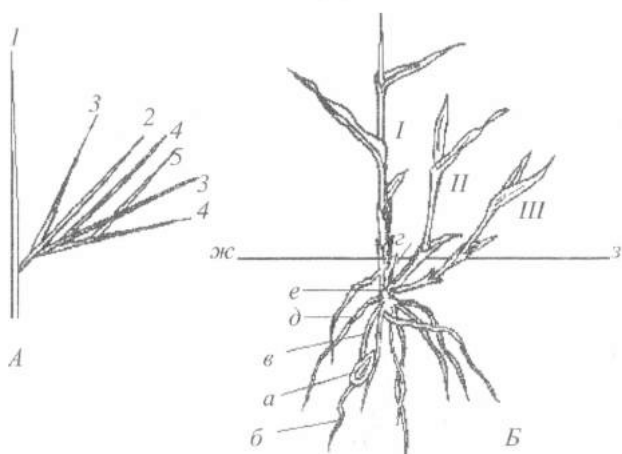


Рис. 38. Схема кушения рыхлокустовых злаков (Вильямс, 1949): А – 1, 2, 3, 4, 5 и Б – I, II, III – побеги первого-пятого порядков; а – остаток мянки; б – главный корень; в – первое междоузлие; г – coleoptиль; д – пророчный корень; е – зона кушения; ж – з – поверхность почвы

Перечисленные признаки определяют внешний облик этой жизненной формы. Таким образом, рыхлые дерновины могут образовываться и тогда формируются как внутривлагалищные, так и вневлагалищные по в пределах одной и той же особи.

Рыхлокустовые злаки менее требовательные к аэрации почвы. Они растут на неплотных суглинистых и супесчаных почвах. К этой группе относятся овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.), плевел многолетний (*Lolium perenne* L.), тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.), мятлик болотный (*Poa palustris* L.), мятлик однолетний (*Poa annua* L.), пахучеколосник душистый (*Anthoxanthum odoratum* L.) и др.

**3. Плотнокустовые (или плотнoderновинные) злаки.** Зона кушения располагается на поверхности почвы. Боковые побеги интравагинальные

растут вертикально под углом 5-10°, почти параллельно друг другу, плотно прижимаясь к материнскому побегу (рис. 39). В результате образуются компактные, очень плотные кусты (дерновины) кочкообразной формы. Эти злаки отличаются высокой интенсивностью кушения и ограниченной способностью к вегетативному разрастанию. Середина дернины у плотнокустовых злаков, как и у рыхлокустовых, является самой старой его частью.

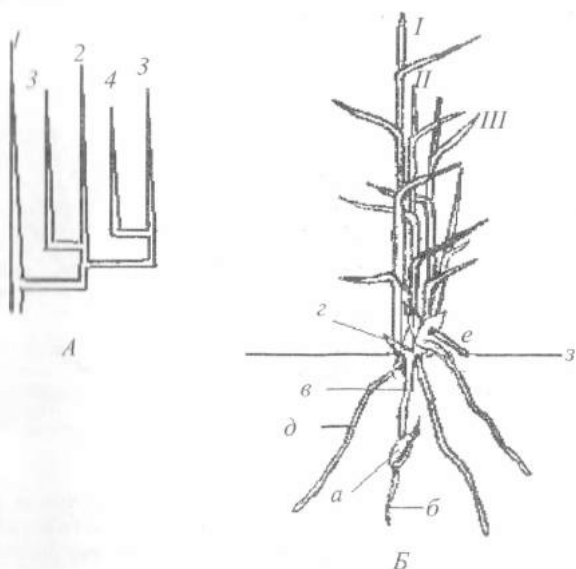


Рис. 39. Схема кушения плотнокустовых злаков (Вильямс, 1949):  
Обозначения, как на рис.38

К этой группе относятся ковыли (*Stipa* L.), овсяница ленская (*Festuca lenensis* Drob.), мятлик кистевидный (*Poa botryoides* (Trin. ex Grizeb.) Kom.), вельче торчащий (*Nardus stricta* L.), луговик (шучка) дернистый (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata* (L.) Pers.), овсец Шелля (*Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.), овсец Крылова (*H. Krylovii* (Pav.) Henr.) и др. злаки с преимущественно внутривлагалищным типом побегообразования.

Плотнокустовые злаки приурочены, как правило, к менее благоприятным местообитаниям, чем злаки других групп: к сухим, холодным, недостаточно аэрируемым и т.д. Мощно развитая корневая система и плотная

дерновина определяют значительное воздействие на среду и высокую конкурентную способность этой жизненной формы.

**4. Корневищно-рыхлокустовые злаки.** Зона кушения расположена неглубоко, ниже поверхности почвы на 2-8 см. От нее отходят многочисленные короткие корневища, дающие надземные побеги. Эти побеги в свою очередь кустятся по типу рыхлокустовых. В результате формируется система рыхлых кустов (дерновинок), соединенных корневищами (рис. 40, 41).

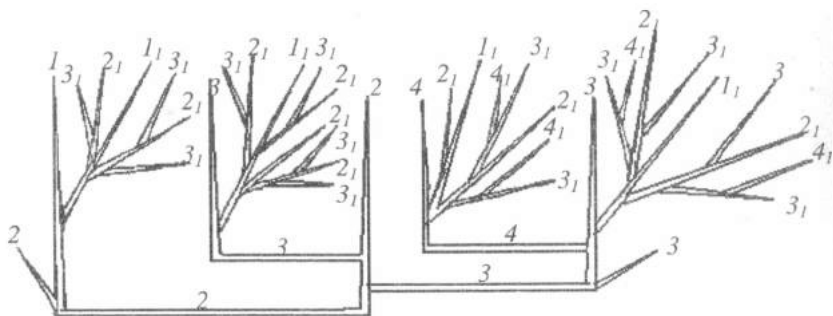


Рис. 40. Схема кушения корневищно-кустовых злаков (Лаптев, 1983):

1, 2, 3, 4 – основные корневища, отходящие от материнского растения (семенного происхождения); 1<sub>1</sub>, 2<sub>1</sub>, 3<sub>1</sub>, 4<sub>1</sub> – побеги, образующие систему кустов, связанных короткими корневищами

Таким образом, в отличие от корневищных у корневищно-рыхлокустовых злаков подземных побегов много, но они короткие и в концах не с одиночным надземным побегом, а образуют четкие парциальные кусты. В эту промежуточную группу входят кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub.), кострец Пумпелля (*B. pumpehiana* (Scribn.) Holub.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), овсяница красная (*Festuca rubra* L.) и др.

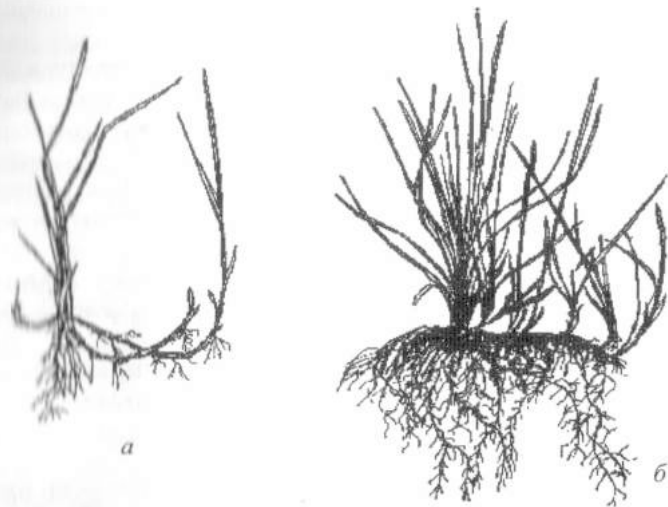


Рис. 41. Развитие корневищно-рыхлокустовых злаков (мятлик луговой):

а – развитие побегов у растения семенного происхождения; б – вегетативное разрастание побегов на корневищах материнского растения

Классификация злаков В. Р. Вильямса широко используется геоботаниками, особенно луговедами и луговодами, а также практиками-растениеводами. Как луговед В. Р. Вильямс обосновал свою классификацию экологически и ценогически. На лугах эти группы злаков приурочены к определенному комплексу почвенно-ценотических условий, указанных выше. Каждая группа злаков в процессе своей жизнедеятельности изменяет среду, в частности, степень уплотнения и задернения почвы, ее аэрацию и увлажнение, что она становится уже неблагоприятной для данной группы, благоприятствует поселению следующей.

В 1962 г. И. Г. Серебряков предложил новую систему классификации жизненных форм на основе эколого-морфологического подхода. Самые крупные единицы этой классификации - отделы - выделены на основе степени одревеснения, длительности жизни надземных осей, тесно связанных с положением зимующих почек: древесные (деревья, кустарники, кустарнички), полудревесные (полукустарники и полукустарнички) и травянистые (наземные и водные) растения. Отделы подразделяются на типы. Интересующий нас отдел наземных травянистых растений, включающий злаки, подразделен на два типа (поли- и монокарпические травы) на основе

длительности жизни растений в целом и повторяемости плодоношения. Это связано, как правило, с различной способностью к вегетативному возобновлению и размножению после плодоношения.

Типы подразделяются на классы на основании структуры побегов, а классы на подклассы на основе строения подземных органов (подземных побегов и корневой системы), направленности роста побегов, характера способа вегетативного разрастания. Класс травянистых поликарпиков с симилирующими побегами несуккулентного типа (многолетние травянистые «обычного типа») подразделен на семь подклассов, характеризующих основные направления их эволюции: стержнекорневые, кистекорневые и короткокорневищные, дерновинные, столонообразующие и ползучие, клубнеобразующие, луковичные и корнеотпрысковые травянистые поликарпиков.

Таким образом, крупные единицы (отделы, типы, классы), а у поликарпических трав даже подклассы, выделенные на основании признаков большого экологического и эволюционного значения, иллюстрируют эволюционные отношения этих групп жизненных форм.

По классификации И. Г. Серебрякова многолетние злаки относятся к отделу наземных травянистых растений, типу травянистых поликарпиков, классу поликарпиков с побегами несуккулентного типа (многолетних травянистых «обычного» типа). Большинство злаков относятся к группе короткокорневищных и к подклассу дерновинных травянистых поликарпиков. Этот подкласс подразделен на три группы: плотнокустовые дерновинные, рыхлокустовые дерновинные и длиннокорневищные. Некоторые злаки относятся к подклассу столонообразующих и ползучих травянистых поликарпиков.

Система классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова в отличие от предыдущих систем отражает более полно все многообразие растений. Она имеет единицы классификации различного ранга с четкими критериями, детальную и строгую эколого-морфологическую характеристику выделенных единиц и отражает их эволюционные отношения.

Именно эволюционное направление в изучении жизненных форм получило дальнейшее развитие в работах его учеников и последователей. Руководствуются идеей И. Г. Серебрякова, что в пределах определенных систематических групп (семейства, рода) можно строить ряды жизненных форм на основе комплекса признаков генеративной и вегетативной сферы. Эти ряды можно трактовать как эволюционные. Следует отметить, что И. Г. Серебряков основное внимание уделил анализу и классификации наземных растений.

Детальная классификация жизненных форм злаков разработана Т. И. Серебряковой (1971). Она пришла к выводу, что классификации жизненных форм злаков, в которых за главный принцип подразделения берется

характера кушения и вегетативного размножения (как у Вильямса и его последователей), не могут быть интерпретированы в эволюционном плане. Выделяемые в этих классификациях группы оказываются неоднородными, сборными по ряду существенных признаков, таких как структура побегов, их количество, расположение и соотношение в зоне кушения на терминальном кусте, количество листьев разных формаций на побеге, типы почек, сезонность развития.

Т. И. Серебрякова проанализировала злаки с другого аспекта. Анализ показал, что разнотипность побегов по комплексу признаков тесно коррелирована не со способом кушения и местообитанием, а со степенью розетчатости, т. е. отсутствием или наличием розетки. Комплекс признаков розеточных и розеточных форм оказывается более постоянным, чем комплекс признаков рыхлокустовых, корневищных, столонных и других форм.

С **безрозеточностью побега**, независимо от типа кушения, как правило, коррелируют следующие черты структуры побегов и их морфогенеза:

1. Моноцикличность (или слабая озимость).
2. Наличие большого числа чешуевидных листьев у основания побега. Побеги преимущественно экстравагинальные.
3. Однотипность побегов одного куста по длительности малого цикла по числу узлов в надземной части.
4. Обязательное присутствие в кусте побегов с неполным циклом - удлинённых вегетативных.
5. Значительная предельная емкость почек и «крупноквантность» ритма развития побега.
6. Повторное (вторичное кушение) и однократное разворачивание побега возобновления в течение сезона. Обильность кушения варьирует в разных экологических группах.
7. Кроме кушения нередко встречается рассеянное ветвление, иногда в области соломины.
8. Темп онтогенеза обычно медленный, с постепенным усилением побегов в кусте.

С **розетчатостью побегов**, как правило, коррелируют следующие признаки:

1. Длительная полицикличность всех или части побегов, растянутость малого цикла.
2. Уменьшение числа чешуй у основания побега. Побеги как экстравагинальные, так и интравагинальные.
3. Разнотипность побегов в одной зоне кушения по длительности малого цикла и числу узлов.
4. В случае наличия побегов с неполным циклом - укороченность и розетчатость этих побегов.

5. Меньшая предельная емкость почек и «мелкоквантность» внутреннего ритма развития побега.

6. Прегенеративное (первичное) кушение и иногда значительная тянутость его во времени. Обильность кушения варьирует у разных экологических групп.

7. Большая концентрация ветвления в узкой зоне кушения (рассеянное ветвление очень редко).

8. Темп онтогенеза разнообразный у разных экологических групп, нередко довольно быстрый; зацветает в первую очередь главный побег.

Придавая степени розеточности особую роль (эволюционную рассмотрим в главе 4), Т. И. Серебрякова подразделяет злаки на две категории высшего ранга - безрозеточные и розеткообразующие жизненные формы. В их пределах различаются средние категории: древесные, травянистые многолетники и однолетники. Они в свою очередь подразделяются по способу кушения и форме роста побегов. Рассмотрим эту классификацию.

### I. Безрозеточные злаки

1. Древесные и кустарниковые. Представлены только в подсемействе бамбуковых (Bambusoideae). Делятся на рыхлокустовые, длиннокорневищные, корневищно-кустовые и лиановидные.

2. Травянистые многолетние. Относятся иногда целые роды и трибы. Делятся на рыхлокустовые, корневищные (они в свою очередь делятся на длиннокорневищные и короткокорневищные), корневищно-кустовые, клубневые и луковичные, плотнокустовые, наземно-ползучие (столонообразующие), лиановидные. Безрозеточные рыхлокустовые и длиннокорневищные виды широко представлены в трибах арундиновых (Ampelaeae), арундовых (тростниковых) (Arundineae) и др. Из нашей флоры безрозеточны длиннокорневищные пырей ползучий и тростник обыкновенный. Наземно-ползучи представители подсемейства просовых (Paniculoideae). Безрозеточны многие виды рода пырейника (*Elymus*), некоторые виды манника (*Gluceria*), почти весь род перловника (*Melica*).

3. Травянистые однолетники. Делятся на прямостоячие, ползучие и выходящие.

### II. Розеткообразующие злаки

4. Травянистые многолетники. Делятся на рыхлокустовые, корневищные (длиннокорневищные и короткокорневищные), корневищно-кустовые, дерновинные (плотнoderновинные, или плотнокустовые, рыхлодерновинные, ложнокорневищные), столонообразующие (ползучие и полуползучие), клубневые и луковичные. Очень многочисленная группа, имеющая представителей во всех подсемействах травянистых злаков.

Главной чертой дерновинных злаков является внутривлагалищный рост побегов. Среди них по плотности сложения куста выделяют плотно- и рыхлодерновинные. Если плотнодерновинные злаки формируют

плотную дерновину из плотно прижатых друг к другу розеточных или вегетативных ортотропных побегов, то рыхлодерновинные имеют меньшую степень плотности сложения куста.

5. Травянистые однолетники. Делятся на рыхлокустовые, плотнокустовые и наземно-ползучие.

Необходимо подчеркнуть, что в монографии Т. И. Серебряковой «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков» (1971) дан обширный фактический материал о многообразии биоморф злаков.

Краткий обзор классификаций жизненных форм злаков, необходимо обратить внимание на многогранность этой проблемы, значимость изучения жизненных форм для фитоценологических, популяционных, экологических, филогенетических и других исследований. Жизненные формы злаков в центре внимания разных отраслей ботаники.

Подводя итог обзору морфологии злаков, еще раз нужно подчеркнуть, что морфологические особенности злаков имеют большое биологическое, систематическое и филогенетическое значение.

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятию «жизненная форма растений».
2. Сравните разные подходы к классификации жизненных форм растений.
3. Какие признаки положены в основу системы жизненных форм злаков В. Р. Вильямсом? Охарактеризуйте выделенные группы в современной трактовке.
4. Проанализируйте систему жизненных форм И. Г. Серебрякова.
5. На каких признаках, по мнению Т. И. Серебряковой, целесообразно классифицировать жизненные формы злаков?
6. Каким принципам последовали бы Вы при создании современной классификации жизненных форм злаков?
7. С опорой на рис. 39 дайте развернутую характеристику жизненной формы мятлика кистевидного (*Poa botryoides* Trin. ex Griseb.) (рис. 39).
8. Чем отличаются жизненные форм:
  - a) *Poa capillata* L. и *Poa pratensis* L.;
  - b) *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.;
  - c) *Eriophora cristata* (L.) Pers. и *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub.
  - d) *Festuca lenensis* Drob. и *Festuca rubra* L.
9. Приведите из известных Вам видов злаков примеры
  - a) корневищных;
  - b) рыхлокустовых;
  - в) плотнокустовых;

г) корневищно-рыхлокустовых злаков.

10. В чем Вы видите причины наличия различных жизненных форм одного и того же вида злака, например, у *Festuca rubra* L.?
11. Проанализируйте жизненную форму злака по гербарному образцу с позиций принципов Т. И. Серебряковой (письменно).



ОНТОГЕНЕЗ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ЗЛАКОВ

2.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Прежде всего необходимо обсудить основные понятия по онтогенезу растений.

**Онтогенез** (греч. on (ontos) - существо, genesis - происхождение) - индивидуальное развитие организмов. Это наиболее распространенная общеподологическая трактовка, уточняемая и дополняемая разными авторами особенно в понимании начала и конца онтогенеза. Многие ботаники отсчитывают начало от момента возникновения зиготы, споры или вегетативного зачатка, объединяемых под термином «диаспора», а конец онтогенеза как естественная смерть организма (Левин, 1964; Гупало, 1969 и др.). В палеофитологии растений чаще принято следующее определение: **онтогенез** - это генетически обусловленная последовательность этапов развития одной особи от ее зарождения в результате полового (полный онтогенез) или вегетативного размножения (сокращенный онтогенез) до ее естественной отмирания или преждевременной смерти из-за внешних причин (Бонанов, Алексеев, Карпухина, 1993). Л. И. Жукова (1983, 1995), учитывая вегетативное потомство материнской особи, под **полным онтогенезом** предлагает понимать полную последовательность всех этапов развития одной или ряда поколений особей от любой диаспоры до естественной смерти в завершающих этапах вследствие старения.

Полный онтогенез не представляет собой замкнутого процесса как цикл развития (чередование спорофита и гаметофита), а имеет свое начало и свой естественный конец и не ограничивается только процессами, непосредственно связанными с воспроизведением и с переходом растений от вегетативного состояния к генеративному.

Кроме полного онтогенеза различают **неполный** (в случае более раннего отмирания особи или возникновения ее из вегетативной диаспоры) и **сокращенный** (в случае возможности пропуска отдельных состояний или фазов).

В процессе эволюции у цветковых растений сложились два типа онтогенеза: монокарпический и поликарпический. В соответствии с этим растения подразделяют со времен Декандоля на монокарпические и поликарпические.

1 **Монокарпические растения** (греч. monos - один, единственный, fructus - плод), или **монокарпика** - растения цветущие и плодоносящие один раз в жизни, после чего полностью отмирают. К ним из злаков отно-

сятся все однолетники, озимые зерновые, а из многолетних отдельные виды бамбуков.

**2. Поликарпические растения** (греч. poly - много), или поликарпические растения многократно цветущие и плодоносящие в течение жизни. К ним относятся все многолетние злаки. Но возникающие ежегодно побеги развиваются по монокарпическому типу. **Монокарпическими** называются побеги, развивающиеся из почек возобновления и завершающие свой малый жизненный цикл образованием соцветия и отмирающие после плодоношения до базальной части, на которой располагаются почки возобновления.

Понятия «большой жизненный цикл» и «малый жизненный цикл» введены А. П. Шенниковым (1941, 1964) и С. П. Смеловым (1947, 1967) для многолетних трав (поликарпиков). **Большой жизненный цикл** - это жизненный цикл особи, период от прорастания семени до отмирания вегетативных поколений, т. е. соответствует полному онтогенезу. **Малый жизненный цикл** - это развитие отдельного побега. В его трактовке имеются различия. По А. П. Шенникову (1941) и И. Г. Серебрякову (1952), малый цикл - это цикл развития побега от разворачивания почки до отмирания после цветения и плодоношения. С. П. Смелов понимает под малым циклом жизнь побега от заложения до отмирания, который включает эмбриональную (почечную) фазу развития побега, жизнь собственно этого побега и его дочерних побегов (порядка побегов), т. е. куста. Во избежание путаницы Т. И. Серебрякова (1971) ввела термин «**полный онтогенез побега**» - жизнь побега от возникновения эмбрионального бугорка до отмирания его частей. Термин «малый цикл» применяется в трактовке Шенникова и Серебрякова, т. е. охватывает только внепочечную фазу развития побега. Малый жизненный цикл отражает важные биологические особенности побегов, связанные с длительностью существования надземной ассимилирующей части побега и приспособлениями к неблагоприятным условиям.

В ходе онтогенеза происходит развитие организма, как в пространстве так и во времени. Два термина - дифференциация и морфогенез - означают развитие организма в пространстве, по различным его органам и тканям. **Дифференциация** (лат. differentia - различие) - процесс возникновения биологических и морфологических различий у однородных клеток и тканей. В результате дифференциации происходит усложнение структуры организма, специализация его клеток, тканей и органов. **Морфогенез** (греч. morphe - вид, форма) - формообразование, процесс заложения, роста и развития структур: органов (**органогенез**), тканей (**гистогенез**) и клеток (**цитогенез**).

Кроме развития в пространстве в ходе онтогенеза происходят изменения организма во времени. В определенной последовательности совершаются различные процессы: биохимические, физиологические и морфологические. Поэтому онтогенез особи или побега подразделяют на периоди-

ческие (табл.). К настоящему времени разработаны разные периодизации онтогенеза.

## Контрольные вопросы

1. Как Вы понимаете термины «онтогенез», «полный онтогенез», «неполный онтогенез»?
2. Чем отличаются монокарпические растения от поликарпических?
3. Что Вы понимаете под терминами «большой жизненный цикл», «малый жизненный цикл» и «полный онтогенез побега»? В чем их отличие?

## 3.3. Онтогенез монокарпического побега и малый жизненный цикл

Таким образом, монокарпический побег цветет и плодоносит один раз, после чего верхняя часть побега отмирает, а нижняя с почками возобновления сохраняется. Понятие «монокарпический побег» ввел И. Г. Серебряков. Жизнь развития монокарпического побега от разворачивания из почки до плодоношения часто длится несколько лет. Поэтому введено понятие «**годичный побег**» - это побег, цикл развития которого длится один вегетационный период. Таким образом, монокарпический побег представляет собой цикл последовательных годичных побегов.

В основе развития побега лежит деятельность конуса нарастания. В процессе его ритмической деятельности образуются фитомеры - единицы структуры побега, из которых в ходе дальнейшего роста и развития строится годичный побег. Отрезок времени между формированием двух последовательных фитомеров на конусе нарастания называется **пластохроном** (от греч. phyllo - выделенный, chronos - время). Кроме пластохрона у злаков в процессе развития побега выделяют **филлохрон** (греч. phyllon - лист) - промежуток времени между появлением соседних листьев. Величина пластохрона и филлохрона является удобной единицей ритма развития побега. Если времени, построенные на их основе, характеризуют биологический ритм побега, шкала пластохронов демонстрирует внутренний ритм закладки новых фитомеров (зачатков листьев), а шкала филлохронов - ритм закладывания уже заложенных фитомеров (листьев). Шкала филлохронов годового побега злаков используется для характеристики биологического (физиологического) возраста особи.

Главный побег образуется из зародышевой почки зерновки, а боковые побеги разных порядков из боковых (пазушных) почек. Зародышевая почка защищена coleoptилем, а каждая боковая почка сверху покрыта пленчатой чешуей.

Под морфогенезом боковой почки понимается весь процесс формирования от заложения в конусе нарастания до полного созревания.

Различают два типа почек - закрытую и открытую (рис.42). Почки злаков, содержимое которых скрыто под замкнутой защитным органом - колпачком, предлистом или катафиллом - называются **закрытыми**. Почки растущего побега, скрытая влагалищами развернувшихся листьев, называется **открытой**.

Важным признаком почки является **емкость почки** - это число листовых зачатков всех возрастов от первого видимого примордия до вполне сформированного растущего листа, заключенных в почке. Другими словами - это общее число фитомеров, находящихся под покровом колпачка предлиста, замкнутой чешуи или влагалища последнего развернувшегося зеленого листа (рис. 42-45).

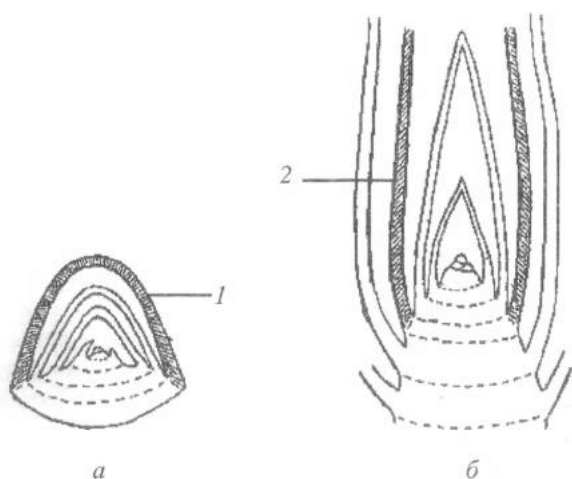


Рис. 42. Закрытая (а) и открытая (б) почки злаков (Серебрякова, 1971):

1 - предлист; 2 - влагалище последнего развернувшегося листа.

Емкость закрытой почки - 4 зачатка (2 колпачка, 2 примордий и 2 валика); емкость открытой почки - 5 зачатков (2 колпачка, 1 примордий и 2 валика)

Порция фитомеров, часто совпадающая с емкостью закрытой или открытой почки, была названа «квантом». Термины «емкость почки» «квант» были предложены Т. И. Серебряковой (1959, 1971). Они как количественные показатели помогают выяснить ритм и характер деятельности конуса нарастания, от которого зависит темп побегообразования и пере-

побега от вегетативного состояния к генеративному. «Квант» - это промежуточный ритм развития монокарпического побега между элементарным ритмом деятельности конуса нарастания (пластохроном) и годичным ритмом роста и развития злаков.

Емкость почки увеличивается в онтогенезе до определенного максимума. Под **максимальной емкостью почки** понимается максимальное количество листовых зачатков в ней. Максимальная емкость почки у разных видов многолетних злаков различна и колеблется в среднем от 4 до 8 листовых зачатков. Накопление листовых зачатков в закрытой почке называется **зреланием почки**. Почка, достигшая максимальной емкости, называется **зрелой**.

По Т. И. Серебряковой (1971) в морфогенезе боковой почки выделяется несколько этапов:

- 1) конус нарастания без примордия (бугорок меристематической ткани);
- 2) этап незакрытой незрелой почки – конус нарастания неприкрытый с маленькими валиками и примордиями, еще без защитного колпачка (рис. 43), у многих видов очень короток и продолжается всего один пластохрон;

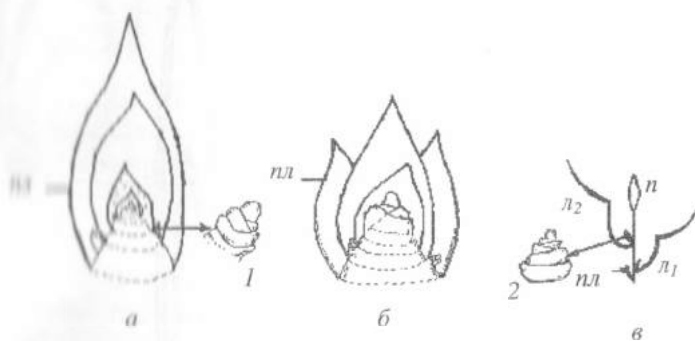


Рис. 43. Почки злака (Серебрякова, 1971):

*п* – закрытая зрелая почка (емкость ее 6-7 зачатков; видны 4 «почки в почке»); *1* – вторая снизу дочерняя почка – «незакрытая незрелая», имеет 5 заложившихся фитомеров; *б* – тронувшаяся в рост почка (предлист раскрылся, видны 4 «почки в почке», незакрытые, незрелые); *2* – незакрытая незрелая почка (зачаток закладывается в 4 валика) в пазухе последнего развернувшегося листа молодого двухлетнего бокового побега (*в*); *пл* – предлист; *л* – листья; *п* – верхушечная почка этого листа

- 3) закрытая незрелая почка – предлист над конусом нарастания закрывается, образуя замкнутый колпачок; происходит накопление зачаточных фитомеров (рис. 44, *а*);
- 4) закрытая зрелая почка – почка достигает максимальной емкости; зачаток следующего фитомера служит толчком к разворачиванию почки;
- 5) закрытая растущая почка – происходит разворачивание низовых листьев; например, на рис. 44 (*б*) у костреца безостого предлист и первая чешуя развернулись, а почку закрывает замкнутая вторая чешуя ( $ч_2$ ). На рис. 44 (*в*) за предлистом следуют три развернувшиеся чешуи и четвертая замкнутая чешуя ( $ч_4$ ), закрывающая почку. Этот этап выпадает у видов, не имеющих в основании побега чешуевых листьев;
- 6) открытая вегетативная почка – разворачивание листьев растущего побега (рис. 45, *а*);
- 7) открытая генеративная почка – зачаток на конусе нарастания зачаточного соцветия (рис. 45, *б*).

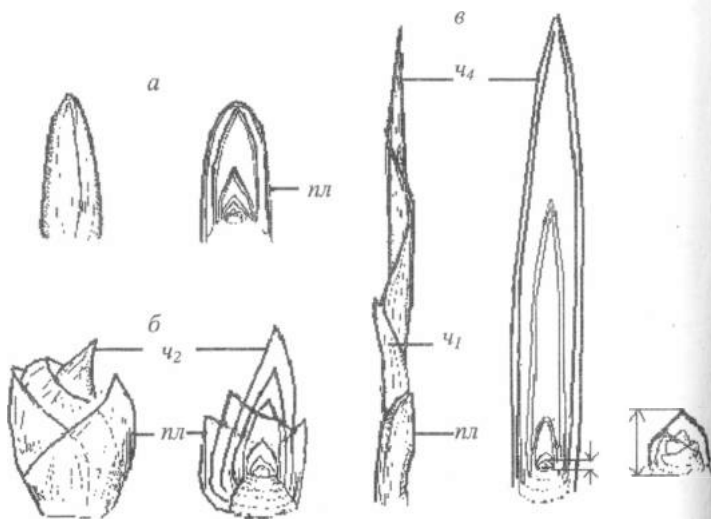


Рис. 44. Закрытые почки костреца безостого (Серебрякова, 1971):

*а* – закрытая незрелая почка длиной 2 мм, емкость почки – 5 зачатков; *б* – закрытая растущая почка длиной 2 мм, емкость ее – 5 зачатков; *в* – закрытая растущая почка-побег длиной 20-30 мм, емкость почки – 5 зачатков (конус нарастания с самыми молодыми примордиями изображен отдельно); пл – предлист;  $ч_1$  – первая чешуя;  $ч_2$ ,  $ч_4$  – вторая и четвертая замкнутые чешуи

Известны разные схемы деления онтогенеза побега злаков на фазы. Наиболее известная принадлежит И. Г. Серебрякову (1959). В основе ее лежит физиологический подход. Каждый монокарпический побег проходит по существу две фазы развития:

1) внутриночечную, или эмбриональную в виде почки, в которой происходит заложение фитомеров, этапы развития листовых зачатков (бульбовые, примордий и колпачок) и заложение пазушных почек;

2) внешнеочечную фазу в виде: а) вегетативного побега с зелеными листьями (завершается рост всех частей фитомера - листа, междоузлия, боковой почки, заложение и рост придаточных корней); б) цветonoсного побега, окончательного цикла развития побега образованием плодов и семян.

Для С. П. Смелова (1966) существенным является анализ физиологии и связей побега при развитии его от почки до отмирания с другими частями. На основе этого физиологического подхода автор выделяет следующие фазы развития побега многолетнего злака:

1) почка (незрелая с малым числом листовых зачатков и зрелая с большим числом зачаточных листьев), физиологически зависимая;

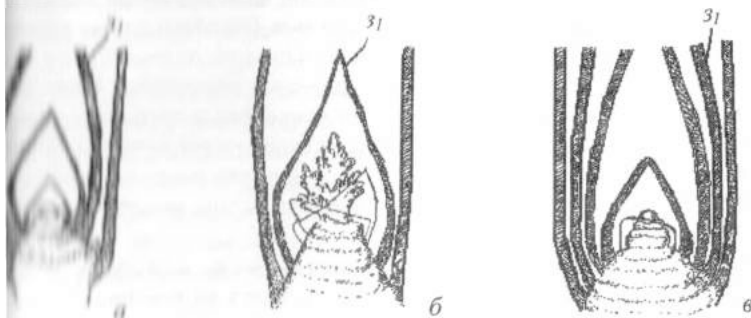


Рис. 43. Открытые почки коостреца безостого (Серебрякова, 1971): а) вегетативная почка на верхушке главного побега молодого трехлистника (емкость - 5 зачатков); б - открытая генеративная почка на верхушке главного побега (в мае) (емкость - 4 зачатка и зачаток соцветия); в - вегетативная почка на верхушке удлиненного вегетативного побега; з1 - первый зачаток внутри влагалища последнего развернувшегося листа

ниже - осунок без собственной корневой системы, но с зелеными листьями, физиологически зависимый;

автономный побег с собственной корневой системой и зелеными листьями, способный к самостоятельному существованию;

4) куст простой и сложный с вегетативными и генеративными кустящимися побегами;

5) клон (греч. klon - отпрыск, веточка) - материнский побег и его зона кущения мертвые; парциальные кусты, сформированные дочерними побегами, обособляются в самостоятельные особи. **Клон** - это совокупность парциальных кустов, образовавшихся в результате распада особи на части. Взаимоотношения между частями особи из физиологических становятся фитоценоотическими.

Т. И. Серебрякова (1971), исходя из морфологического подхода и используя схему С. П. Смелова, **полный онтогенез побега** злаков подразделяет на **семь фаз**.

1) **Фаза созревания почки, или эмбриональная.** Начинается от возникновения зачаточного конуса нарастания и завершается началом разворачивания почки. Почка проходит этапы незакрытой незрелой почки, незрелой закрытой почки и зрелой закрытой почки, которая снаружи покрыта колеоптилем или предлистом.

2) **Фаза разворачивания низовых листьев, или фаза растущей почки.** Начинается от разворачивания предлиста и продолжается до разворачивания первого полного ассимилирующего листа. В это время происходит рост оснований чешуевидных низовых листьев (катафилл) и их раздвигание из-за вытягивания междоузлий. При большом числе чешуй и заметном вытягивании междоузлий образуются длинные корневища. Если чешуй мало и междоузлия короткие, получается укороченное дуговидное основание побега - короткое корневище. Верхушечная почка остается закрытой чешуевидным листом. Эта фаза выпадает у интравагинальных побегов, не имеющих чешуй между предлистом и первым листом, и четко выражена у корневищных.

3) **Фаза неветвящегося розеточного побега, или фаза розетки.** Длится от разворачивания первого зеленого листа на розеткообразующем побеге до начала разворачивания одной из боковых почек в его зоне кущения. На конусе нарастания продолжается формирование листовых зачатков. Верхушечная почка побега открытая. Побег растет, разворачивая розеточные листья, и формирует свою зону кущения (боковые почки). Эта фаза отсутствует у безрозеточных побегов.

4) **Фаза первичного, или прегенеративного кущения побега.** Начинается с разворачивания первой боковой почки в зоне кущения розеткообразующих побегов и завершается с появлением первых длинных междоузлий соломины, т. е. выходом в трубку. В течение этой фазы в зоне кущения этого побега развиваются и проходят первую-третью и даже четвертую фазу побеги второго порядка, а на них происходит заложение побегов третьего порядка и т. д. Конус нарастания побега продолжает формировать листовые зачатки, а к концу фазы удлиняется, сегментируется, образуя ось соцветия.



5) **Фаза формирования соцветия и цветоносного стебля (соломины).** Начинается с образованием на конусе нарастания зачатков ветвей соцветия и колосков (IV этап органогенеза по Куперман) и кончается выходом соцветия из влагалища последнего стеблевого листа (включает феноны стеблевания, выхода в трубку и колошения). У удлиненных вегетативных побегов на конусе нарастания продолжается заложение примордиального формирования соцветия выпадает, но соломина образуется.

6) **Фаза цветения и плодоношения.** В течение этой фазы заканчивается интеркалярный рост соломины, происходит открывание цветков, опыление, оплодотворение и созревание плодов. После оплодотворения начинается (сверху) засыхание соломины, приводящее к ее отмиранию.

7) **Фаза вторичной деятельности корневища и зоны кушения (клубка).** Корневище и зона кушения вместе с придаточными корнями остаются живыми после отмирания соломины. Их деятельность заключается, во-первых, в образовании боковых побегов из резервных почек, оставшихся на корневище и в зоне кушения. Это явление называется вторичным, или регенеративным кушением. Во-вторых, в течение 2-7 и более лет служат для поддержания связи между побегами более высоких порядков, обеспечивая существование единого куста. После отмирания и этого участка существование побега прекращается, а его вегетативное потомство, до этого являвшееся в состав куста, образует клон.

Итак, фазы онтогенеза побега, выделенные Т. И. Серебряковой, достаточно четко морфологически и функционально различимы. В течение каждой фазы строится определенная структурная часть побега. Вместе с тем у разных типов побегов отдельные фазы могут выпадать и иметь различную продолжительность. Каждая фаза включает в себя ряд параллельно идущих процессов. Фазы могут перекрывать друг друга, границы между ними не всегда четко выражены. Первые четыре фазы - вегетативные, пятая и шестая - регенеративные, седьмая - вторично-вегетативная. Эта схема онтогенеза побега многими ботаниками и используется при исследовании злаков.

Таким образом, часть полного онтогенеза побега, включающая 3-6 фазы, представляет малый цикл развития в смысле Шенникова - Серебрякова.

По длительности малого цикла монокарпические побеги подразделены Серебряковым (1952) на 4 типа:

1) **моноциклические**, или однолетние побеги - цикл развития побега от раскрытия почек до цветения и плодоношения завершается в течение одного вегетационного периода, после чего побеги отмирают до зоны возобновления;

2) **взимные** побеги - длительность малого цикла более одного, но менее двух вегетационных периодов; почки развиваются в течение первой половины вегетационного периода, побеги разворачиваются из почек во второй половине лета или осенью, образуют розетку зеленых листьев, перезимовывают и на следующий год переходят к цветению и плодоношению, после

чего цветоносная часть отмирает (в конце второго вегетационного периода);

3) **дициклические**, или двухлетние побеги - цикл развития побега от разворачивания почки до цветения занимает два вегетационных периода; в течение первого вегетационного периода при раскрытии почек развивают розетку зеленых листьев и только на второй год после перезимовки завершают свое развитие, образуя соцветия; малый цикл складывается из двух годичных побегов - вегетативного и генеративного.

4) **полициклические**, или многолетние побеги - существуют несколько лет в виде вегетативной розетки и лишь затем переходят к образованию соцветий, после цветения отмирают до базальной части; эти побеги представляют собой систему сменяющих друг друга годичных вегетативных побегов.

Все 4 типа побега - **побеги с полным циклом развития**, т. е. они рано или поздно доходят до цветения. Озимые, ди- и полициклические побеги зимуют в виде укороченных побегов. Кроме того имеются **побеги с неполным циклом развития**, которые отмирают в вегетативном состоянии. Их также можно относить к моно-, ди-, полициклическим от разворачивания до отмирания.

Подведем некоторый итог вышесказанному. Характерной чертой онтогенеза злаков является ритмичность образования структур. Элементарными единицами структуры и ритма развития являются фитомеры - результат ритмической деятельности конуса нарастания. Из фитомеров строится монокарпический побег - видимый и основной структурный элемент и единица ритма роста в масштабе особи. Цикл его развития от возникновения до отмирания - малый жизненный цикл или полный онтогенез побега продолжается один или несколько вегетационных периодов. Структурным выражением ритма развития за один вегетационный период, т. е. годичного ритма развития, является годичный побег. Более крупные структурные единицы злаков - это куст (совокупность монокарпических побегов), парциальный куст и клон.

### Контрольные вопросы

1. В чем отличие монокарпического и годичного побегов?
2. В чем сущность и отличительные черты шкалы пластохронов и шкалы филлохронов?
3. Дайте определения терминам «закрытая почка», «открытая почка», «емкость почки» и «квант».
4. Нарисуйте разные варианты
  - а) закрытой почки, емкость которой равна 6;
  - б) открытой почки, емкость которой равна 7.
5. Какова емкость почки на рис. 45 в?

6. Какие основные признаки легли в основу выделения фаз развития побега по С. П. Смелову?
7. Как происходит образование клона?
8. Исходя из описаний 7-ми фаз онтогенеза побега по Т. И. Серебряковой, четко выделите принципы, на основании которых проведено данное подразделение.
9. Проанализируйте типы малого цикла развития монокарпических побегов по И. Г. Серебрякову.
10. Укажите тип цикла развития монокарпического побега, развернувшегося из почки в
  - а) августе и перешедшего к цветению в первой половине третьего вегетационного периода;
  - б) июле и перешедшего к фазе колошения в мае следующего года;
  - в) сентябре и отмершего зимой.

### 2.3. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА ЗЛАКОВ

Рассмотрим онтогенез многолетних злаков как развитие особи по пути воспроизведения потомства. В зависимости от того, какие стороны жизнедеятельности и методы изучения кладутся в его основу онтогенез подразделяют на:

- 1) два основных периода развития:
  - а) период вегетативного развития - период формирования вегетативных органов (вегетативной сферы);
  - б) период репродуктивного развития - наряду с образованием вегетативных органов происходит формирование генеративных органов (генеративной сферы) - цветков, плодов и семян при половом (генеративном) размножении и органов вегетативного воспроизведения - при вегетативном размножении;
- 2) фенологические фазы развития;
- 3) возрастные периоды и состояния;
- 4) этапы органогенеза;
- 5) эколого-физиологические стадии.

Теперь рассмотрим каждую периодизацию подробнее с разъяснениями используемых терминов и понятий.

#### 2.3.1. Периодизация по фенологическим фазам развития злаков

Эта периодизация проводится по внешним морфологическим изменениям. Бельгийский ботаник Ш. Морран в 1853 г. предложил термин «**фенология**» (греч. *phainomena* - явления) для обозначения учения о периодических явлениях природы, сроках их наступления и их взаимосвязях. У

растений фенология (фитофенология) изучает сезонные изменения, связанные с ритмом климатических явлений и легко поддающихся регистрации.

Фенологические наблюдения ведутся в период активной жизнедеятельности растений, называемой **вегетационным периодом**. Ход сезонного развития растений в этот период состоит из закономерно сменяющихся друг друга и четко улавливаемых глазом (визуально) морфологически различных этапов. Каждый из этих этапов называется фенологической фазой развития (фенофазой), или фенологическим состоянием. Итак, **фенологические фазы** - это фазы онтогенетического развития растений, фиксируемые по внешним морфологическим признакам.

Фенологическое развитие злаков имеет особенности. Принято выделять следующие фенофазы развития злаков (Бейдеман, 1974) (рис. 46).

1. **Всходы** - молодые растения, возникшие из семян, в строении которых четко видны coleoptиль и первые зеленые листья.

2. **Развитие третьего листа** - из пазухи развернувшегося ранее второго листа показывается верхушка третьего листа.

3. **Кушение** - образование боковых побегов - из влагалищной части листа появляется верхушка пазушного побега, прорывающая предлист.

4. **Выход в трубку (трубкование)** - это фаза формирования стебля. За счет деятельности интеркалярной меристемы быстро удлиняются междоузлия, раздвигаются узлы и листья, стебель растет, становится ясно видимым - формируется соломина. Внутри влагалища верхнего листа находится соцветие.

5. **Колошение (выметывание)** - из влагалища верхнего листа выходит соцветие - половина колоса или 2-4 верхушечных колоска метелки, продолжается интеркалярный рост междоузлий генеративных побегов.

6. **Цветение** - происходит раскрытие цветковых чешуй отдельных цветков, которое начинается у одних видов с верхних цветков соцветия, а у других - с нижних; снаружи колосков появляются созревшие пыльники, выбрасывающие пыльцу.

7. **Плодоношение** подразделяется на подфазы:

а) **молочная спелость** - зерновка в средней части колоса или в верхушечных колосках метелки занимает всю внутреннюю часть между цветковыми чешуями, а содержимое зерновки жидкое (имеет вид молока или свернувшегося белка), зерновка и генеративные побеги зеленые;

б) **восковая, или желтая спелость** - зерновка в этих же частях соцветий целиком пожелтела, мнется как воск и легко режется ногтем;

в) **полная спелость** - полное затвердевание и осыпание зерновок, зерновка легко отделяется от колоска, побег желтый, листья подсыхают.

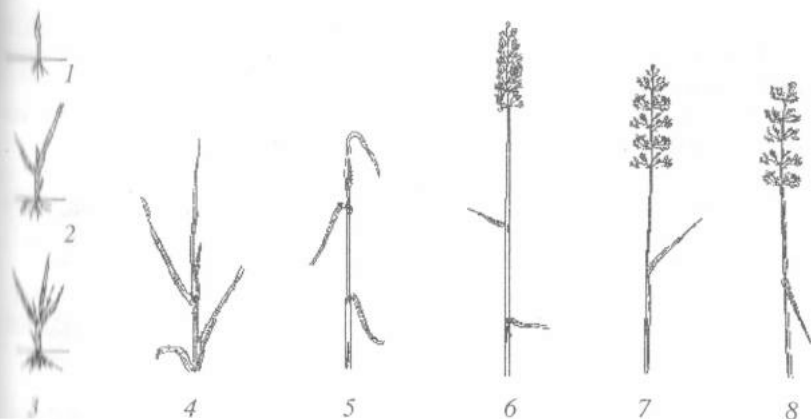


Рис. 46. Фенологические фазы развития злаков:

1 - всходы; 2 - развитие третьего листа; 3 - кущение; 4 - выход в трубку; 5 - колошение; 6 - цветение; 7 - плодоношение, молочная спелость; 8 - восковая спелость

**8. Отмирание** - у однолетников прекращается ассимиляция, листья и стебель засыхают и растение отмирает, а у многолетних злаков происходит отмирание только генеративных побегов.

У многолетних злаков дополнительно регистрируется еще две фенофазы: весеннее отрастание и прекращение вегетации осенью.

**9. Отрастание** - начинается с момента роста новых листьев монокарпических побегов и раскрытия почек возобновления. Кроме весеннего отрастания отмечают отрастание после скашивания травостоя. За весенним отрастанием следуют фазы кущения, выхода в трубку и т. д.

**10. Прекращение вегетации** - регистрируется тогда, когда массово увядают и отмирают зеленые побеги (листья) или прекращаются видимые ростовые процессы, так как многие многолетние злаки уходят в зиму с зелеными листьями.

К вегетативным фенофазам относятся 1-4 и 8-10, а к генеративным - 5-7 фенофазы.

Виды злаков имеют разный ритм сезонной вегетации, т. е. относятся к разным феноритмотипам. Этот термин введен в 1965 г. И. В. Борисовой. К одному **феноритмотипу** относятся растения с одинаковым ходом фенологического развития, когда время и длительность вегетации, покоя, цветения и плодоношения у них совпадают. Феноритмотипы выделяются по следующим признакам: по состоянию ассимилирующего аппарата, длительности и приуроченности вегетации и покоя к определенным сезонам года и по

времени цветения. Рассмотрим классификацию растений (в том числе и злаков) по времени цветения. В зоне умеренного климата выделяются семь основных фенологических типов.

1. Ранневесенние - цветут в конце апреля - начале мая. В Центральной Якутии с момента схода снега до 20-25 мая.

2. Средневесенние - цветут в первой половине мая.

3. Поздневесенние - во второй половине мая. В Центральной Якутии с последней декады мая до 1-5 июня.

4. Раннелетние - в конце мая - начале июня, в Якутии с 5 по 20 июня.

5. Среднелетние - в конце июня - середине июля, в Якутии до 20 июля.

6. Позднелетние - в конце июля - середине августа. В Центральной Якутии с 10 июля до середины августа.

7. Раннеосеннее - цветение в конце августа - начале сентября.

Многие виды злаков относятся к среднелетним и раннелетним фенологическим типам.

Кроме биологических особенностей на фенологию растений влияют многие факторы среды: долгота дня, температура, заморозки, гидрологический (паводковый) режим, атмосферные осадки, а в Якутии также сокращенность сроков вегетации. Особенно влияют факторы среды на начало весеннего отрастания.

Периодичность фенологических наблюдений, т. е. их частота зависит от продолжительности фенофаз. Весенние и раннелетние фазы, такие как отрастание, начало выхода в трубку, начало колошения и особенно цветение требуют частых наблюдений. Лучше проводить их в этот период через день. Графическое изображение прохождения фенологических фаз видами называется фенологическим спектром. На рис. 47 представлены фенологические спектры ряда злаков, произрастающих в долине средней Лены. Феноспектры построены по методике А. П. Шенникова (1964) в виде полосы. Смена фенофаз показана разделением полосы на отрезки, соответствующие длительности фенофаз. Следуя А. П. Шенникову, точки начала и конца фенофаз соединены наклонными линиями, чтобы показать неодновременность прохождения одной и той же фенофазы разными особями популяции.

Значимость фенологических исследований велика для сельского хозяйства, озеленения, интродукционных работ, а также при изучении флоры и растительности. Например, устанавливаются сроки борьбы с вредителями, сроки посева, уборки, внесения удобрений, полива зерновых культур, многолетних злаков, начало сенокоса и выпаса на лугах. Изучение сроков прохождения фенофаз видами злаков, преобладающих в разных луговых и степных фитоценозах, используется для установления сезонной изменчивости и флуктуации растительных сообществ.

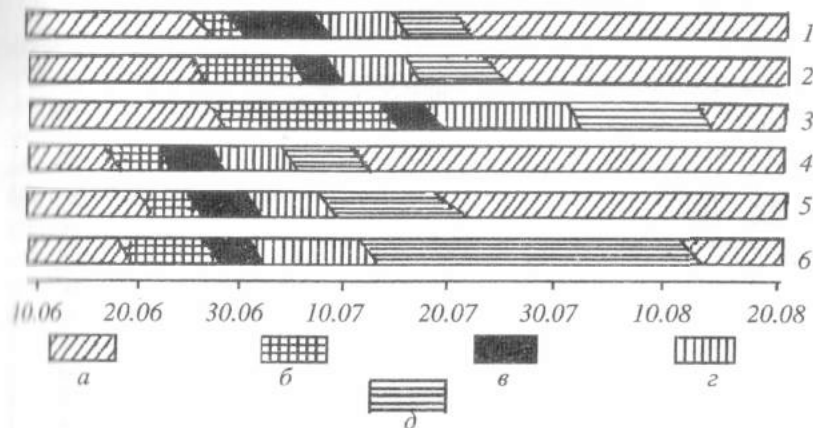


Рис. 47. Феноспектр злаков настоящего (1,2,3) и остепненного (4,5,6) лугов (Кононов, 1982):

1 - *Poa subfastigiata*; 2 - *Hordeum brevisubulatum*; 3 - *Elytrigia repens*; 4 - *Poa pratensis*; 5 - *Bromopsis pumPELLIANA*; б - *Hordeum brevisubulatum*; а - кущение и выход в трубку; б - колошение; в - цветение; г - созревание семян (плодоношение); д - обливание зерновок

### 2.3.2. Периодизация онтогенеза (большого жизненного цикла) по возрастным периодам и состояниям

Важным признаком особи является ее возрастное состояние, с которым тесно связана роль растения в популяции и фитоценозе. В 1950 г. Т. А. Работнов подразделил большой жизненный цикл луговых многолетних трав на 4 периода и 8 возрастных состояний. В дальнейшем периодизация генеративного периода была детализирована и дополнена А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляция растений, 1976; Диагнозы ..., 1997). Было описано 10 возрастных состояний, последовательно сменяющих друг друга на протяжении полного онтогенеза (табл. 3). Одновременно А. А. Уранов предложил индексы возрастных состояний, обозначаемые первыми буквами их латинских названий.

Эта периодизация онтогенеза легла в основу популяционно-онтогенетического метода исследований популяции (ценопопуляций), в которых структурно-функциональной единицей является особь.

## Периодизация полного онтогенеза растений (Уранов, 1975)

№	Периоды	Возрастные состояния	Индексы
I	Первичного покоя (латентный)	1. Покоящиеся семена	se
II	Прегенеративный (виргинильный)	2. Проросток 3. Ювенильные растения 4. Имматурные растения 5. Виргинильные (молодые вегетативные) растения	p j im v
III	Генеративный	6. Молодые генеративные растения 7. Средневозрастные (зрелые) генеративные растения 8. Старые генеративные растения	g <sub>1</sub> g <sub>2</sub> g <sub>3</sub>
IV	Постгенеративный (старческий, или сенильный)	9. Субсенильные (старые вегетативные) растения 10. Сенильные растения	ss s

**Возрастное**, или онтогенетическое **состояние** особи рассматривается как определенный этап онтогенеза растения, отличающийся специфическим физиолого-биохимическим состоянием, наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, определенным положением особи в пространстве и особым взаимоотношением со средой. Каждый этап онтогенеза характеризует биологический возраст особи. Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков. Наиболее существенными из них являются следующие:

- способ питания (полностью автотрофный или за счет питательных веществ, находящихся в семени);
- различие зародышевых, ювенильных или взрослых структур побегов и корневых систем;
- появление способности особей к семенному размножению, ее максимальное проявление и утрата;
- соотношение процессов новообразования и их отмирания;
- целостность или различные этапы распада особи на части (**партикуляция**);
- способность к вегетативному размножению и его интенсивность;



- степень сформированности у особи основных признаков жизненной формы.

Следует подчеркнуть, что жизненная форма определяется по взрослым особям. Для разных жизненных форм качественные признаки возрастных состояний имеют специфическое выражение. Например, у плотнодерновинных и рыхлокустовых злаков существенное значение имеет сопоставление размеров живой и отмершей частей дерновины, у длиннокорневищных растений - соотношение молодых растущих и взрослых корневищ. Дополнительно к качественным признакам для характеристики возрастных состояний используются количественные показатели: число, размеры, биомасса отдельных органов или всей особи. Но они, в отличие от качественных признаков, могут изменяться в разных условиях.

Рассмотрим основные критерии возрастных состояний злаков (рис.48-50).

1. **Семена (se)** (лат. semen - семя) находятся в состоянии **первичного, или латентного** (лат. latens - скрытый, невидимый) покоя в виде зерновки.

2. **Проростки (p)** (лат. plantula - проросток) - сохраняется связь с зерновкой, формируются зародышевые структуры - первичный (главный) побег и зародышевый корень. Зародышевый (главный) побег начинается с колютиля, за которым следуют зеленые ассимилирующие листья с хорошо выраженными влагалищами. В пазухе листьев закладываются почки. Питание смешанное (за счет веществ семени и собственной ассимиляции первых листьев).

3. **Ювенильные растения (j)** (лат. juvenilis - молодой, юношеский) - потеря связи с зерновкой, сохранение и дальнейшее развитие первичного побега и корня. Листья иной формы, чем у взрослых особей, часто более мелкие и узкие. Появление придаточных корней. В целом - простота организации особи, несформированность признаков взрослых растений.

4. **Имматурные растения (im)** (лат. immaturus - незрелый) - начало существования, признаки листьев, корневой и побеговой систем переходного типа от ювенильных к взрослым растениям. Корневая система мочковатая, главный корень не выражен.

5. **Виргинильные растения (v)** (лат. virgo - девственный) - интенсивные процессы новообразования побегов и корней уже взрослого типа. Появление основных черт жизненной формы, типичной для взрослых особей вида. Генеративных органов еще нет.

6. **Молодые генеративные растения (g<sub>1</sub>)** (лат. generare - рождать) - появление первых генеративных побегов. Окончательно сформированы взрослые структуры. Процессы новообразования побегов и корней преобладают над отмиранием.

7. **Средневозрастные генеративные растения (g<sub>2</sub>)** - уравнивание процессов новообразования и отмирания побегов и корней. Отмечают

ся максимальные показатели морфологических параметров, прироста биомассы и семенной продуктивности.

**8. Старые генеративные растения ( $g_3$ )** - резкое снижение генеративной функции (генеративных побегов мало), ослабление корне- и побегообразования, преобладание процессов отмирания над процессами новообразования (увеличивается количество отмерших побегов, корней). В некоторых случаях ослабляется или теряется способность к образованию некоторых типов побегов, что ведет к упрощению жизненной формы.

**9. Субсенильные растения ( $ss$ )** (лат. sub - под, senilis - старческий) - отсутствие генеративных побегов, резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием, дальнейшее упрощение побеговой системы, сменяются способы нарастания, ослабевает корнеобразование, вторично появляются листья переходного типа (похожие на ювенильные). Накапливаются отмершие части растения.

**10. Сенильные растения ( $s$ )** - предельное упрощение структуры живой части (жизненной формы), преобладание отмерших и прекративших рост частей растения, появление некоторых ювенильных черт в характере побегов, форме и размерах листьев. Часто полное отсутствие почек возобновления, молодых корней и других новообразований.

В качестве примера описаний возрастных состояний злаков рассмотрим онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski).

Пырей ползучий - многолетний поликарпический злак с вневлагалищным типом возобновления побегов, образующий длинные плагитотропные гипогеогенные корневища. Его онтогенез впервые описан Л. А. Жуковой (1980) и представлен на рис. 48.

**Проростки** - удлиненный побег с колеоптилем и 2-3 короткими узколинейными листьями. Колеоптиль синевато-красный, пластинки листьев темно-зеленые, длиной до 6-10 см, шириной - 0,5-2 мм, с четко выраженной средней жилкой; влагалища открытые, красновато-зеленые. Четко выражен зародышевый корень и 3-4 придаточных корня. Продолжительность состояния от нескольких дней до 1-2 месяцев.

**Ювенильные растения** - с одним удлиненным побегом с 3-4 узколинейными листьями, с коротким язычком и едва намечающимися узлами; влагалища открытые, густо опушенные, листовые пластинки - до 15 см, ширина - 2-4 мм. Зародышевый корень слабо выделяется. Продолжительность состояния от 2 недель до нескольких месяцев.

**Имматурные растения** - начинается кущение и образуется несколько удлиненных вегетативных побегов II-IV порядков. Побеги чаще безрозеточные или со слабо выраженной розеточной частью. Листья мелкие, ювенильного и вполне взрослого типа, длина пластинок до 25 см, ширина - до 1 см. Иногда начинают формироваться 1-2 молодых корневища (отбеги). Корневая система увеличивается за счет молодых придаточных корней на побегах разных порядков. Состояние длится несколько месяцев.

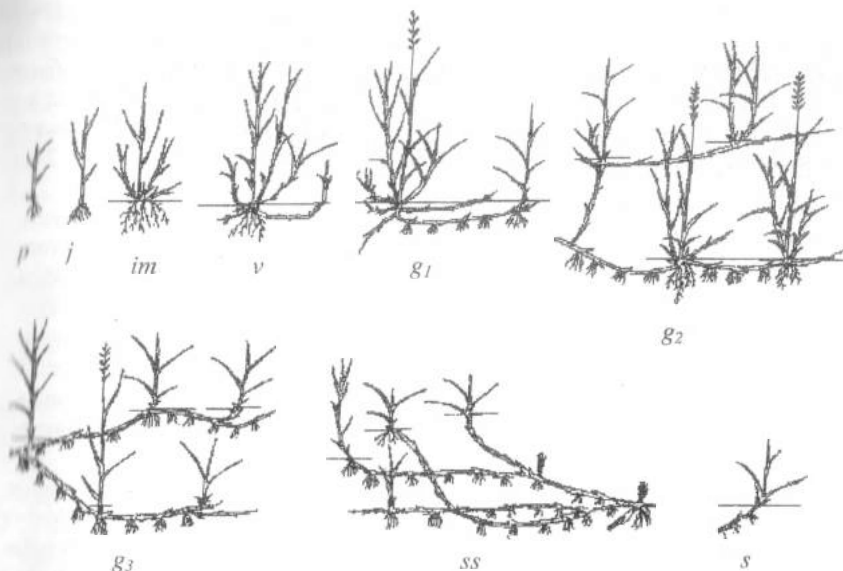


Рис. 48. Онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) (Жукова, 1997):

$p$  - проросток;  $j$  - ювенильное растение;  $im$  - имматурное растение;  $v$  - виргинильное;  $g_1$  - молодое генеративное;  $g_2$  - среднегенеративное;  $g_3$  - старое генеративное;  $ss$  - субсенильное;  $s$  - сенильное растение

**Виргинильные растения** - представлены полицентрической системой из 2-3 парциальных кустов, соединенных гипогеогенными корневищами, которые принято называть **коммуникационными** (термин введен в 1967 г. О. В. Смирновой). Парциальные кусты возникают из верхушечных почек молодых корневищ - отбегов, когда они, загибаясь вверх, выходят на поверхность почвы и дают начало побегам III-IV порядков. Каждый парциальный куст имеет 4-6 отбегов и 1-2 коммуникационных корневища. Отбеги формируются из пазушных почек нижних узлов надземных побегов.

У особой семенного происхождения в системе парциальных кустов сохраняется первичный куст с розеточными побегами. Вегетативные побеги других парциальных кустов часто имеют небольшую розеточную часть и относятся к корневищно-полурозеточным побегам. У особой вегетативного происхождения имеется по меньшей мере один трехлетний куст и несколько более молодых парциальных кустов. Продолжительность состояния - 2-3 года.

Молодые генеративные растения - образуют систему из 4-6 парциальных кустов. У семенной особи сохраняется первичный куст, впервые формирующий 1-2 безрозеточных генеративных побега. У особой вегетативного происхождения корневищно-безрозеточные генеративные побеги возникают в более старых кустах; число коммуникационных корневищ в 2-3 раза меньше числа отбегов. Корневая система состоит из молодых светлых и более старых темных корней. Продолжительность состояния - 2-3 года.

Средневозрастные генеративные растения - образуют полицентрическую систему из многих 1-3-летних парциальных кустов. Первичный куст семенной особи отмирает в надземной части, но благодаря прочности коммуникационных корневищ связь между парциальными кустами сохраняется. Корневища могут ветвиться. Число отбегов равно числу коммуникационных корневищ как в системе в целом, так и для отдельного парциального куста. Генеративных побегов нет. Корневая система мощная, представлена многочисленными светлыми и старыми темными корнями. Продолжительность состояния - 3-5 лет.

Старые генеративные растения - разрушаются более старые парциальные кусты, а единая полицентрическая особь распадается, образуя клон. Увеличивается число отмерших парциальных кустов и коммуникационных корневищ, сокращается число отбегов. Часть парциальных кустов не дает генеративных побегов, чаще формируются побеги с неполным циклом.

Субсенильные растения - представлены системой из 2-3 парциальных кустов, связанных еще не разрушенными коммуникационными корневищами. Генеративные побеги отсутствуют. Листья взрослого типа. Корневая система менее мощная, в основном, из старых темных корней, молодые корни единичны.

Сенильные растения - отмирающие парциальные кусты с одичными живыми вегетативными розеточными побегами с листьями ювенильного типа. Сохраняются единичные старые придаточные корни.

На рис. 49 представлен ход онтогенеза отличного кормового растения ячменя короткоостого (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.). Это многолетний поликарпический рыхлокустовой злак с вневлагалищным и внутривлагалищным типами возобновления побегов. Вегетативные побеги розеточные, генеративные - полурозеточные ди-, трициклические. В ходе онтогенеза ячменя короткоостого единство особи сохраняется до молодого генеративного состояния. В молодом генеративном состоянии дерновина распадается, образуя клон. В дальнейшем дерновина развивается в форме клона, сначала компактного, затем из разобщенных партикул. Партикулы отличаются друг от друга по совокупности признаков, которые характеризуют их возрастное состояние.

Ход онтогенеза типичного плотнoderновинного злака овсеца пустынного (*Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski) представлен на рис. 50. Это многолетнее поликарпическое растение с внутривлагалищным типом возобновления побегов. Вегетативные побеги розеточные, генеративные - полурозеточные ди-, полициклические.

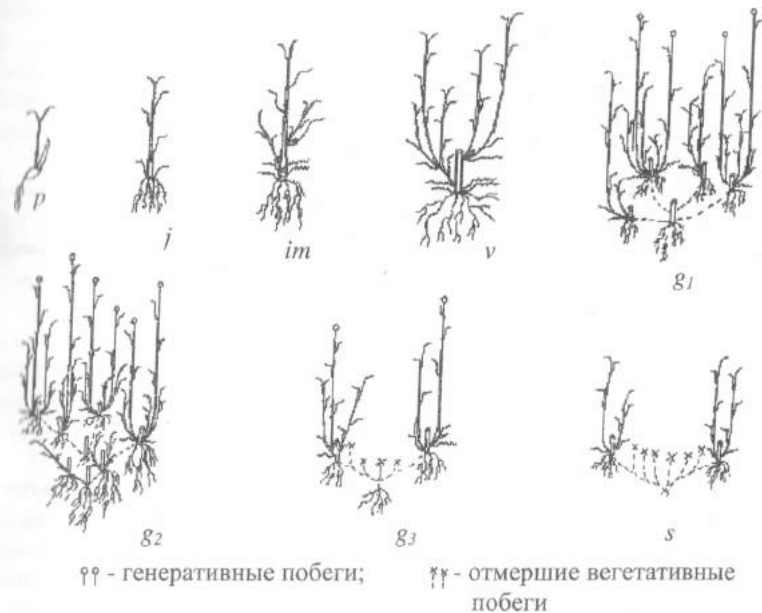


Рис. 49. Онтогенез *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. (Бардонова, 1997). Обозначения, как на рис. 48

Таким образом, современная периодизация полного онтогенеза растений позволяет рассматривать онтогенетические состояния как узловые моменты развития. Они отличаются особенностями морфогенеза, определенными отношениями новообразования и отмирания, морфологическими инверсиями, спецификой физиолого-биохимических процессов.

Особенности возрастных состояний 29 видов многолетних злаков разных жизненных форм представлены в методическом пособии «Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков» (1997). В этом пособии, разработанном сотрудниками Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПУ им. В. И. Ленина, приводятся описания диагнозов и рисунки возрастных состояний таких ценных луговых злаков, как мятлик луговой,

овсяница красная, полевица гигантская, ячмень короткоостистый, коостри безостый и других.

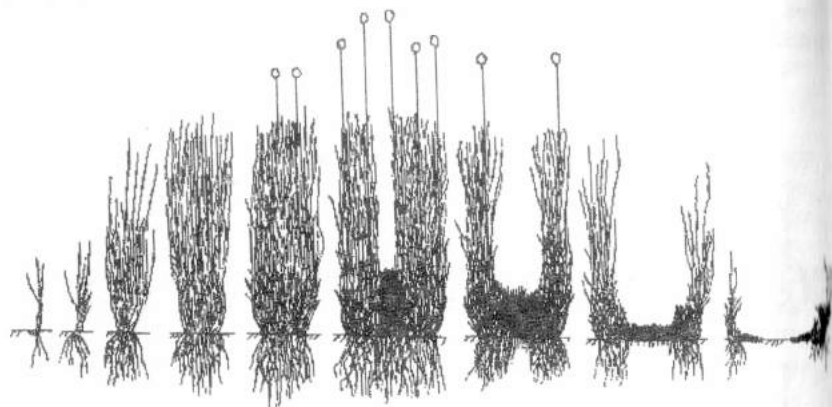


Рис. 50. Онтогенез *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski  
(Чебураева, 1997)  
Обозначения, как на рис. 48 и 49

Длительность возрастного состояния и полного онтогенеза злаков одинакова у разных жизненных форм, а также зависит от других внутренних и внешних факторов. Л. А. Жукова (1995) предлагает по аналогии пластохрономом и филлохрономом ввести понятие «онтохрон» как временной интервал в абсолютных единицах (дни, месяцы, годы), необходимый для прохождения каждого возрастного состояния.

Детальное изучение возрастной структуры ценопопуляций многолетних злаков в разнообразной экологической и ценотической обстановке, выявление степени динамических явлений в ценопопуляциях и основных механизмов их динамики позволяет решить ряд теоретических и практических задач. Эти исследования проводятся для мониторинга, диагностического и эффективного контроля за состоянием ценопопуляций злаков в природных и искусственных сообществах. Они являются научной основой для рационального использования лугов при все возрастающей антропогенной нагрузке, реконструкции естественных лугов, создания луговых агроценозов, обоснования выбора охраняемых территорий (заповедников, заказников и т.д.), охраны и восстановления популяций редких видов злаков, интродукции и т. д.

### 2.3.3. Периодизация онтогенеза по этапам органогенеза

Периодизация онтогенеза по этапам органогенеза производится на основе морфофизиологического метода. Суть его состоит в последовательном морфологическом анализе конуса нарастания побега (по заложению на нем меристематических зачатков органов будущего соцветия) и дальнейшего роста и формирования генеративного побега. Для детального изучения последовательности образования и морфологии формирующихся элементов соцветия и частей цветка применяют анатомические и гистологические методы исследования.

Согласно исследованиям Ф. М. Куперман (1955, 1984) цикл генеративного развития побегов злаков включает 12 этапов органогенеза. На каждом этапе происходит образование определенных органов побега (рис. 51, 52). Этапы отличаются морфологически и функционально, т. е. морфофизиологически.

**I этап органогенеза** - формирование конуса нарастания из инициальных клеток, образуется зародышевая почка в семени, т. е. этот этап совпадает с процессом формирования семян и происходит еще на материнском растении. Завершается I этап в фазу прорастания семян и появления всходов.

**II этап органогенеза** - начинается с появления всходов (первого зеленого листа), происходит заложение и формирование вегетативной сферы побега - листьев, узлов, междоузлий, боковых побегов. Основание конуса нарастания дифференцируется на зачаточные узлы и междоузлия стебля и зачаточные листья. В пазухах листовых зачатков (примордиев) закладываются бугорки (пазушные почки) - зачатки побегов второго порядка. На этом этапе определяется не только число узлов и междоузлий, но также степень и характер ветвления главного и боковых побегов. Конус нарастания на II этапе представляет собой бугорок с примордиями, валиками и прикрыт колпачковыми листьями.

**III этап органогенеза** - формирование оси зачаточного соцветия. Происходит вытягивание в длину и сегментация конуса нарастания на членики в результате заложения листовых зачатков - брактеей. Они представлены листовыми валиками и видны в виде сегментов. Этот процесс формирования оси зачаточного соцветия протекает быстро. Между нижним валиком и точкой роста у разных злаков происходит заложение разного числа брактеей. У некоторых метельчатых злаков конус нарастания на III этапе органогенеза сегментируется не полностью в сравнении с колосовидными злаками. У них в виде сегментов закладывается только часть узлов будущего соцветия. Остальные узлы соцветия формируются на IV этапе органогенеза во время ветвления оси соцветия. В дальнейшем рост и дифференциация брактеей прекращается, они остаются в редуцированном состоянии. На III этапе в нижней части конуса нарастания видны примордии.

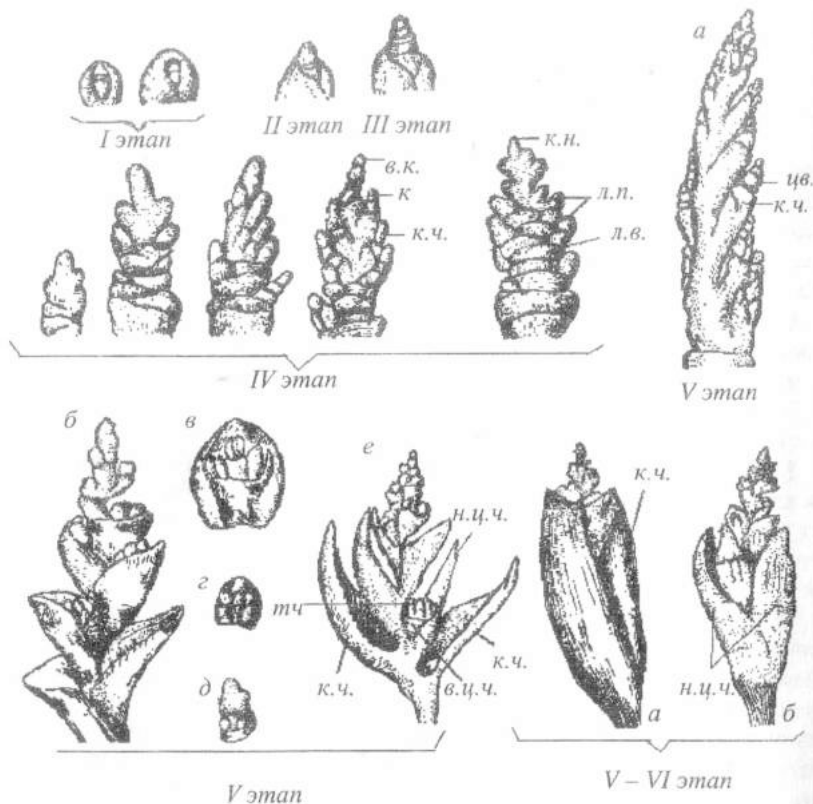


Рис. 51. Этапы органогенеза овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) (Куперман и др., 1982):

I – VI – этапы органогенеза; IV этап – последовательная дифференциация конуса нарастания на IV этапе органогенеза; V этап: а – начальная дифференциация колосков и цветков; б – зачаточный колосок в период дифференциации цветков; в – нижний цветок колоска; г – цветок из средней части колоска; д – верхний цветок колоска; е – рост колосковых и цветковых чешуй и дальнейшая дифференциация цветка; V – VI этап – колосок на V – VI этапах органогенеза: а – закрытый колосковыми чешуями; б – колосок без колосковых чешуй; к.н. – конус нарастания; в.к. – верхушечный колосок; к. – колосок; к.ч. – колосковая чешуя; л.п. – лопасти соцветия; л.в. – листовый валик; цв. – цветок; н.ц.ч. – нижняя цветковая чешуя; в.ц.ч. – верхняя цветковая чешуя; т.ч. – тычинка

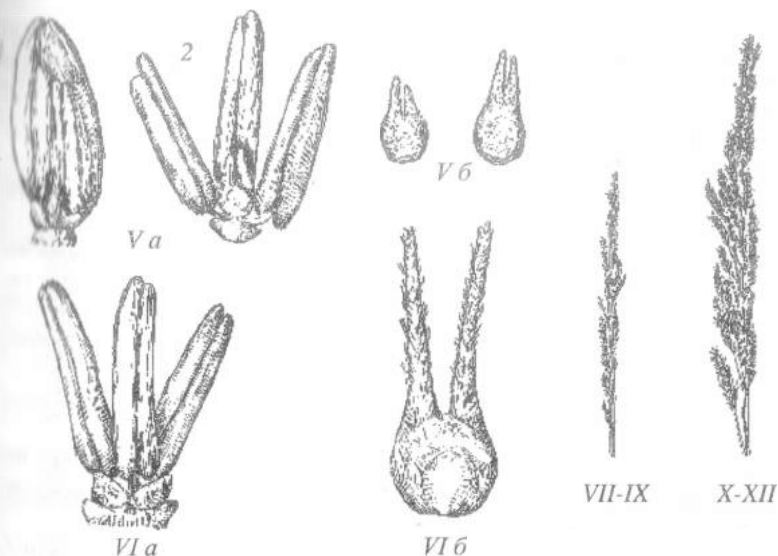


Рис. 51. Продолжение:

*Va* – вид цветка на V этапе органогенеза: 1 – со стороны нижней цветковой чешуи; 2 – со стороны верхней цветковой чешуи; *Vб* – разная величина пестика на V этапе; *VIa* – цветок на VI этапе со стороны нижней цветковой чешуи; *VIб* – пестик на VI этапе; *VII-IX* – метелка на VII-IX этапах; *X-XII* – метелка на X-XII этапах органогенеза

Колпачковый лист часто отсутствует. Задержка в развитии на III этапе приводит к увеличению числа листовых валиков на конусе нарастания.

**IV этап органогенеза** – заложение ветвей зачаточного соцветия, включая меристематические зачатки цветков. Этот этап начинается с появления боковых конусов нарастания на зачаточной оси соцветия – генеративных бугорков (лопастей соцветия) в пазухах брактеей. У злаков с соцветием сложный колос (пшеница, рожь и др.) из лопастей образуются колосковые бугорки. У метельчатых злаков эти лопасти – конусы нарастания ветвей 2-го порядка. В свою очередь они начинают ветвиться и появляются боковые веточки 3-го, 4-го и последующих порядков. Ветвление завершается образованием колосковых бугорков. Степенью ветвления зачаточного соцветия определяется два элемента структуры соцветия – число узлов и колосков. Завершается IV этап образованием недифференцированных цветочных бугорков в колосках.

**V этап органогенеза** – формирование цветков: заложение покровных органов, тычинок, пестика, лодикул, образование спорогенной ткани. Этот



этап начинается с заложения и формирования колосковых чешуй в основании зачаточных колосков и дифференциации цветочных бугорков. Последние вытягиваются и сегментируются, так как вначале закладываются покровные органы цветка - зачатки цветковых чешуй. После этого цветочные бугорки (точнее конусы нарастания цветкового зачатка), находящиеся в пазухах зачаточных нижних цветковых чешуй, дифференцируются на три тычиночных бугорка и пестичный бугорок (в центре).

Завершается морфологическая дифференциация на V этапе образованием всех частей цветка. Из тычиночных бугорков формируются три тычинки, вначале образуются пыльники, затем тычиночные нити. Пестичный бугорок вытягивается и дифференцируется на пестичный валик, окружающий зачаток семязпочки. Конец V этапа характеризуется ростом всех элементов цветка (особенно покровных) и образованием качественно новой ткани - спорогенной (археспориальных клеток).

Таким образом, на протяжении V этапа органогенеза происходит непрерывное заложение цветков на оси колоска и поэтому окончательно определяется число зачаточных цветков в соцветии.

**VI этап органогенеза** - формирование пыльников и завязи пестика микро- и макроспорогенез. Этот этап начинается с деления (мейоза) археспориальных клеток в пыльнике и семязпочке. В пыльнике образуются тетрады микроспор, которые распадаются на отдельные микроспоры - будущие пыльцевые зерна. В семязчатке образуются мегаспоры. Отмечается заметный рост цветковых чешуй, их размеры приближаются к конечным размерам. Формирование покровных частей цветка завершается значительно раньше, чем половых, что соответствует их защитной функции. Междоузлия стебля удлиняются, соцветие выходит из трубки побега.

**VII этап органогенеза** - формирование мужского и женского гаметофитов, усиленный рост соцветия. В пыльниках происходит деление микроспор и под общей оболочкой пыльцевого зерна начинается формирование мужского гаметофита. В семязпочке начинается формирование зародышевого мешка - женского гаметофита. Все это сопровождается усиленным ростом в длину членников соцветия, оси колоска, колосковых и цветковых чешуй.

**VIII этап органогенеза** - завершение гаметогенеза, т. е. созревание пыльцевых зерен и зародышевого мешка. В пыльцевом зерне из генеративной клетки образуются два спермия. В семязпочке завершается формирование типичного для всех злаков зародышевого мешка (из двухъядерного результате делений формируется восьмиядерный зародышевый мешок). Таким образом, на VIII этапе полностью завершается формирование цветков.

**IX этап органогенеза** - цветение, оплодотворение, образование зиготы. Происходит усиленный рост тычиночных нитей, выносящих пыльники наружу, после чего пыльники лопаются и созревшая пыльца высыпается.



них. Растет завязь с рыльцами, т. е. андроцей и гинецей достигают своих конечных размеров и приобретают свою форму. В течение VII-IX этапов органогенеза у многих злаков наблюдается редукция зачатков цветков, что снижает продуктивность соцветия.

**X этап органогенеза** - формирование зародыша и рост в длину зерновки, начало молочной зрелости.

**XI этап органогенеза** - накопление питательных веществ в зерновке. Совпадает с фенофазой молочной спелости.

**XII этап органогенеза** - превращение питательных веществ в запасные, обезвоживание зерновки. Совпадает с фазой восковой спелости и завершается полной спелостью зерновок. На X-XII этапах начинается I этап органогенеза дочернего растения.

Процессы, происходящие на X-XII этапах органогенеза, определяют формирование очень важных показателей качества - размеры и массу семян.

Итак, выделяемые этапы отражают последовательное образование органов онтогенетически более высокого ранга, имеющих другую структуру и функцию. Для каждого этапа установлены морфологические критерии и физиологические процессы.

Следует иметь в виду, что заложение колосков и особенно цветков в соцветии происходит неодновременно, что приводит к их морфофизиологической разнокачественности.

На морфофизиологическое развитие злаков влияют условия (влажность, температура, минеральное питание), в которых проходят определенные этапы органогенеза. Продолжительность этапов разная. У многолетних злаков наиболее продолжительны II и IV этапы - от нескольких недель до нескольких месяцев, а самые кратковременные VII, VIII и IX этапы составляют несколько дней.

Рассмотрим связь между этапами органогенеза и фенологическими фазами развития злаков (рис. 52).

I этап органогенеза совпадает с прорастанием семян, фазой всходов.

II этап - с фазой третьего листа и фазой кущения.

III этап органогенеза также совпадает с фазой кущения.

IV этап совпадает с фазой кущения или началом фазы выхода в трубку, или стеблевания. У большинства многолетних злаков этот этап проходит во время фазы кущения. У пшеницы и кукурузы в период IV этапа начинается фаза стеблевания (Куперман и др., 1982).

V этап органогенеза совпадает с фазой выхода в трубку. Фенологическим признаком VI этапа является начало колошения, когда из влагалища последнего листа появляется верхушка соцветия. VII и VIII этапы органогенеза совпадают с фазой колошения, или выметывания - полным выходом соцветий из влагалища листа за счет удлинения междоузлий соломины.

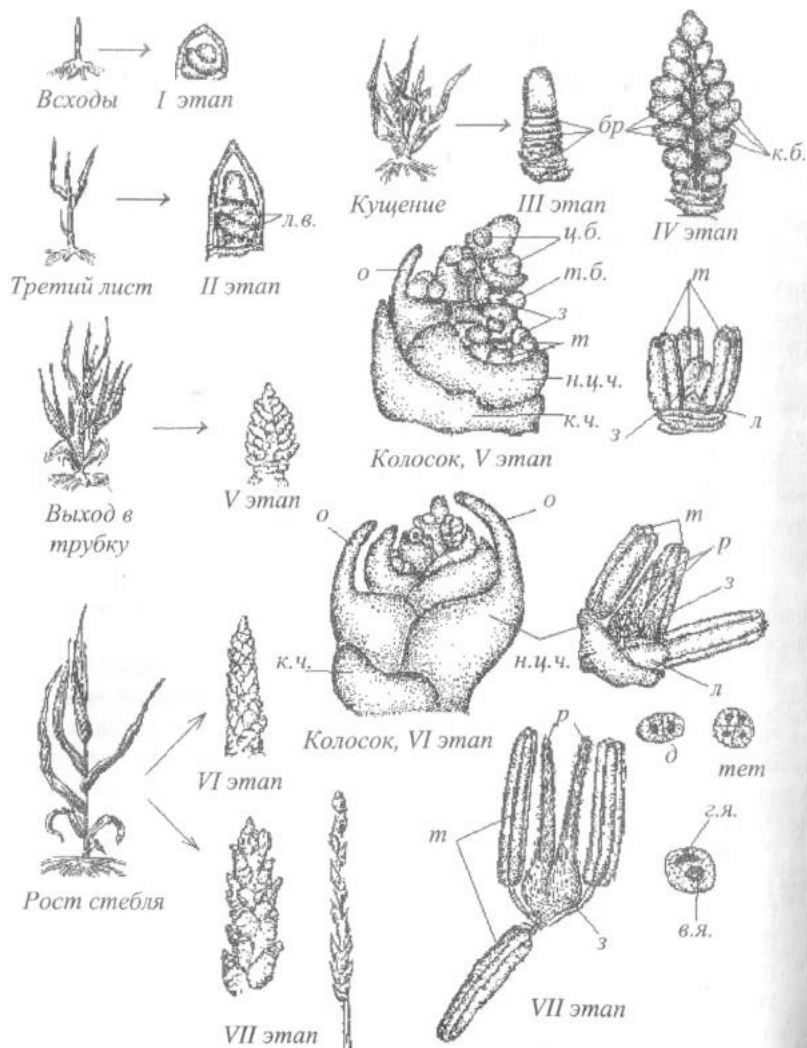


Рис 52. Фенофазы развития и этапы органогенеза пшеницы (Куперман и др. 1982):

л.в. – листовый валик; к.б., ц.б., т.б. – колосковый, цветковый, тычиночный буторок; бр – брактен; к.ч. – колосковая чешуя; н.ц.ч. – нижняя цветковая чешуя; з – завязь; р – рыльце; т – тычинка; о – ость; формирование пыльцы: д – диада; тет – тетрада; г.я. – генеративное ядро; в.я. – вегетативное ядро, сп – спермий

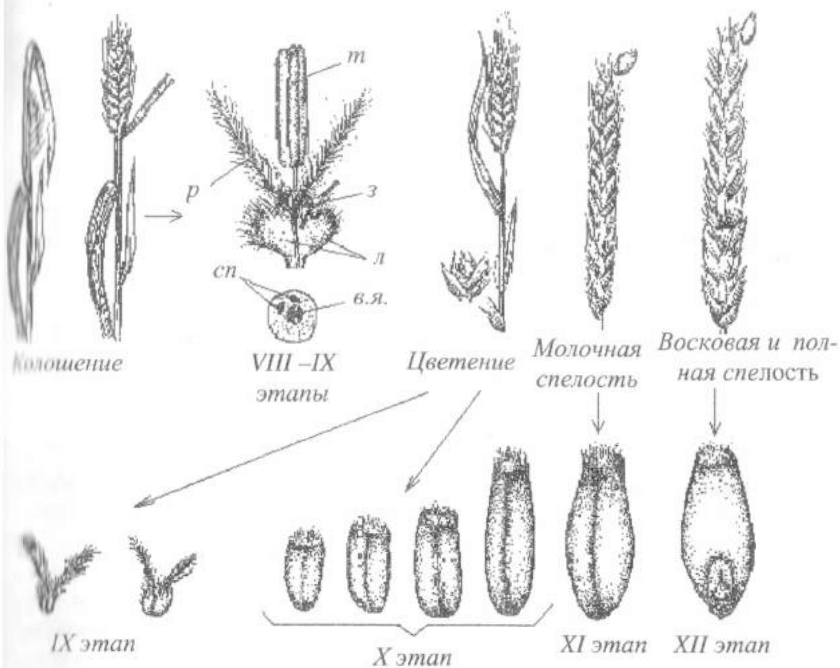


Рис. 52. Продолжение

IX этап совпадает с фенофазой цветения, а X - XII - этапы с фазой пло-  
доношения.

В настоящее время достаточно полно изучен морфогенез соцветия у  
многих видов злаков, особенно зерновых (Куперман, 1977; Куперман и др.  
1982).

На основании изучения этапов органогенеза у злаков определяются  
критические периоды морфогенеза, разрабатываются приемы биологиче-  
ского контроля и управления развитием, ростом, структурой и величиной  
урожака зерновых культур и посевов многолетних злаков. Морфофизиоло-  
гический метод определения развития побегов по этапам органогенеза ис-  
пользуется в интродукционных и селекционных работах.

### 2.3.4. Периодизация онтогенеза по эколого-физиологическим стадиям

Такая периодизация впервые стала разрабатываться в 1918 г. немецким физиологом Клебсом, обратившего внимание на стадийность в развитии озимых растений. Позднее стадийность, или этапность у озимых и полуозимых форм многолетних злаков обнаружили В. И. Разумов (1961) М. Х. Чайлахян (1964, 1988), И. К. Киршин (1967, 1985), А. К. Федоров (1968, 1989), Н. П. Аксенова и др. (1973), Cooper (1960), Calder (1966) и др.

К настоящему времени в онтогенезе озимых форм многолетних злаков умеренных и северных широт выделяются 4 эколого-физиологические стадии или этапы развития: 1) ювенильная, 2) яровизация или осенняя индукция цветения, 3) фотопериодическая индукция цветения и 4) формирование генеративного побега.

**1. Ювенильный этап развития** - период жизни, когда молодые вегетативные растения совсем не способны переходить к цветению. До тех пор, пока растения находятся в ювенильном этапе (фазе), они полностью не чувствительны к условиям, которые позднее будут стимулировать переход к цветению.

Ювенильные растения отличаются от взрослых комплексом физиологических и морфологических признаков. Например, более активным ростом вегетативных органов и общим габитусом. Морфологически окончание ювенильной фазы связано у многих злаков с разворачиванием определенного числа листьев (фитомеров) на главном побеге. Так, у овсяницы луговой - 5-6-го листа, ежи сборной и мятлика лугового - 6-7-го, костреца безостого - 3-4-го, райграса пастбищного - 1-3-го, овсяницы красной - 8-го листа на главном побеге.

Ювенильная фаза установлена также у овсяницы луговой, овсяницы тростниковидной, гребенника, мятлика обыкновенного, мятлика живородящего, полевицы белой, райграса пастбищного и других видов.

Таким образом, у многих поликарпических злаков ювенильный этап первое обязательное звено их репродуктивного развития. Только по достижении определенного биологического возраста, т. е. после снятия возрастного ограничения они становятся восприимчивыми к индукции цветения. **Под индукцией цветения** понимается влияние внешних факторов, приводящее к детерминации развития организма, т. е. к приобретению организмом состояния готовности перехода в генеративное состояние.

**2. Яровизация, или осенняя индукция цветения.** Термин «яровизация» в прямом смысле обозначает регулирующее влияние пониженных температур на процесс подготовки растений к цветению у зимующих двулетних и озимых многолетних трав, которые для перехода к цветению нуждаются в предварительном длительном периоде пониженных температур. Более эффективными являются температуры от 0 до +10 °С, соответствующие

ные обычным условиям их мест обитания в поздний осенний или ранний весенний период. Таким образом, **яровизация** - это индукция или стимуляция цветения озимых форм при воздействии пониженных температур. И. И. Разумов (1961) определял яровизацию как ускорение развития озимых форм при воздействии на них длительного интервала пониженных температур и рассматривал как этап подготовки растений к цветению. По М. Х. Чайлахяну (1988) яровизация - это собственно термоиндукция озимых форм, осуществляемая с помощью пониженной температуры, и приспособительное свойство к перезимовке. Яровизация встречается у видов, обитающих в местностях с суровыми зимами.

У растений, нуждающихся в яровизации, существуют виды с абсолютной потребностью (качественная реакция) и виды, для которых яровизация не обязательна (количественная реакция).

Исследования показали, что пониженная температура не единственный экологический фактор, обеспечивающий осеннюю индукцию цветения. У ряда многолетних злаков умеренных и северных широт индукция цветения происходит под совместным влиянием пониженной температуры и короткого дня - естественных условий в осенний период. Сочетание этих двух приспособительных реакций надежно оберегает растения от зацветания осенью, обеспечивает благоприятную перезимовку и приурочивает переход к генеративному развитию в весенне-летний сезон. В природных условиях осенняя индукция цветения прекращается с установлением устойчивых отрицательных температур.

Имеются экспериментальные данные о самостоятельном значении короткого дня в индукции цветения без воздействия пониженных температур. Например, предварительное выращивание на коротком дне при летних высоких температурах обеспечило выколашивание ежи сборной, костреца восточного, овсяницы тростниковидной (Корякина, 1964; Киршин, 1967, 1972 и др.). Пониженные температуры для этих растений можно заменить коротким днем. Опыты по определению сроков начала и окончания яровизации растений осенью позволяют заключить, что в комплексе осенних условий решающим фактором яровизации многих озимых злаков является короткий день. Сочетание в эксперименте фактора естественного хода температуры и искусственного удлинения фотопериода не обеспечивают продолжение процесса яровизации, а сочетание высокой температуры и короткого дня, как сказано выше, обеспечивают (Федоров, 1968, 1989; Киршин, 1971, 1985).

Реакция растений на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий, называется фотопериодизмом. Термины «фотопериод» и «фотопериодизм» ввели американские ученые В. Гарнер и Х. Аллард. Они открыли явление фотопериодизма в 1920 г. по реакции растений на изменение длины дня уско-

рением или задержкой цветения. Таким образом, одним из основных проявлений фотопериодизма является фотопериодическая реакция, контролирующая переход растений из вегетативного состояния в генеративное, т.е. переход от последовательного заложения вегетативных фитомеров к дифференциации репродуктивных органов.

**3. Фотопериодическая индукция цветения** - влияние временного воздействия благоприятной длины дня на развитие растений, приводящее к последующему их зацветанию независимо от длины дня. Фотопериодическая индукция цветения состоит из двух фаз:

- первая фаза - короткодневная, ее злаки получают под воздействием коротких осенних дней;

- вторая фаза - длиннодневная индукция цветения наступает после перезимовки под воздействием длинного весеннего дня. Это завершающий этап, приводящий к последующему цветению.

Морфологически завершенность индукции цветения определяется по превращению конуса нарастания в зачаточное соцветие (IV этап органогенеза по Куперман). Наступление этого момента у разных видов и популяций на разных географических широтах с неодинаковыми сезонными изменениями фотопериода и температуры происходит в разное время. Например, мятлик луговой, лисохвост луговой и зубровка душистая формируют зачаточное соцветие осенью независимо от географических и экологических условий мест произрастания (происхождения) популяций. У многих других злаков соцветие закладывается только после перезимовки в фотопериодических условиях апреля-мая. У овсяницы красной в Ставрополье, Прибалтике и Подмоскovie формирование соцветия начинается весной, в северо-западе России (Хибины, Ленинградская область) - с осени, на Урале и в Якутии - у крупных побегов - осенью, а у остальных - весной.

Прохождение фотопериодической индукции цветения зависит от возраста растений и монокарпических побегов, воспринимающих индукцию. С увеличением возраста растения и количества листьев (фитомеров) на побегах, во-первых, ускоряется прохождение индукции и, во-вторых, уменьшается длина критических фотопериодов, при которых начинается образование зачаточного соцветия. Виды, популяции и сорта многолетних злаков различаются по длительности периода фотопериодической индукции и требованиям критической длины дня.

**4. Формирование генеративных побегов** многолетних злаков начинается после завершения индуктивных процессов зацветания, протекающих у растений озимого типа развития осенью и ранней весной.

Характерная для генеративных побегов злаков структура, создающаяся в процессе морфогенеза, определяется в основном особенностями роста стебля. На удлинённой части стебля у большинства луговых злаков формируется от 3 до 8 удлинённых междоузлий: у костреца беззостого - 6-8, у овсяницы луговой - 3-6, у ежи сборной - 5-6, у тимофеевки луговой - 4-8 и т.д.

У тростника обыкновенного число их достигает 20 и более. Изменение числа междоузлий стебля в пределах каждого вида связано с порядком и ярусом бокового побега. У позднее возникающих побегов II и III порядков образуется меньше удлинённых междоузлий. У генеративных побегов злаков установлено закономерное изменение длины междоузлий: каждое последующее междоузлие длиннее предыдущего. Самым длинным оказывается последнее междоузлие, с ростом которого и выносятся соцветия из влагалища последнего листа на побеге. В 1889 г. А. Новацкий установил правило, согласно которому длина любого удлинённого междоузлия стебля составляет среднюю арифметическую из длины двух соседних с ним междоузлий.

В отличие от многих других растений стебель генеративного побега злаков начинает расти после заложения зачаточного соцветия и происходит это одновременно в нескольких междоузлиях. Рост постепенно распространяется снизу вверх. Сначала трогаются в рост 1-е, затем 2-е и 3-е междоузлие. Потом, еще до начала удлинения следующих междоузлий, начинает расти последнее междоузлие и лишь после этого 4-е, 5-е и т.д. Интеркалярная меристема располагается узким кольцом в основании растущего междоузлия. Короткие междоузлия состоят из меньшего числа клеток (причем более коротких), чем длинные междоузлия.

Переход побега в генеративное состояние не сопровождается немедленным ростом стебля. Нормальное формирование соцветия и рост стебля у многолетних злаков умеренных и северных широт протекает в условиях длинного дня. При коротком фотопериоде удлинение междоузлий стебля не происходит и растения остаются в состоянии укороченных побегов.

По фотопериодической реакции цветения (формирования соцветий и роста междоузлий стебля) выделяются следующие фотопериодические группы растений.

**1. Длиннодневные растения**, или растения длинного дня - зацветают или ускоряют переход к цветению при длине дня (светового периода), которая больше критической. Причем для каждого вида критическая длина определенная, т. е. абсолютная величина критической длины дня колеблется у разных видов в широких пределах. В зависимости от географических и экологических условий в местах происхождения видов, популяций и сортов нижний предел длины дня чаще составляет 12-16 часов в сутки. Если длина дня меньше критической, то развитие замедляется или растения совсем не зацветают. Верхнего критического предела длины фотопериода у этих растений нет. Происходят преимущественно из северных широт.

**2. Короткодневные растения** - зацветают или ускоряют переход к цветению при уменьшении длины дня ниже определенной критической величины, которая в большинстве случаев составляет 13-15 часов в сутки. Это верхний критический предел длины фотопериода и при дальнейшем увеличении длины дня их зацветание не происходит или резко задержива-



ется. У них есть нижний предел длины дня, так как растения совсем без света жить не могут. Он составляет у разных растений 3-5 часов в сутки. Таким образом, растения короткого дня имеют две критические длины дня, ограничивающие их переход к цветению. Происходят преимущественно из южных широт.

**3. Нейтральные растения** - не обладают фотопериодической чувствительностью перехода к цветению и зацветают при любой длине дня, не вызывающей голодания из-за ограничения времени фотосинтеза.

**4. Стенофотопериодические растения** - имеют верхний и нижний критический предел, но границы этих пределов очень сближены. Например, 13,5 и 14 часов, т.е. растения зацветают только в пределах этого очень узкого промежутка. Группа очень немногочисленная.

**5. Амфифотопериодические растения** - наоборот, зацветают либо на коротком, либо на длинном дне. Не имеют верхнего критического предела длины дня.

**6. Длиннокороткодневные растения** - переходят от вегетативного состояния к генеративному и цветут после воздействия на них сначала длинного, затем короткого дня. При изменении очередности фотопериодов к цветению не переходят.

**7. Короткодлиннодневные растения** - наоборот, зацветают после воздействия сначала короткого, затем длинного дня.

Различают качественный и количественный типы фотопериодической реакции. При качественном типе растения жестко требуют обязательного прохождения благоприятных фотопериодов (абсолютная потребность). В условиях неблагоприятного фотопериода растения не зацветают, остаются в вегетативном состоянии. При количественном типе в условиях благоприятной длины дня цветение ускоряется, а в условиях неблагоприятной - задерживается, но все же растения зацветают.

Основная масса растений разных семейств относится к первым трем фотопериодическим группам. Последние четыре группы пока немногочисленны.

По своей фотопериодической реакции формирования соцветий и роста междоузлий стебля, исследованные в этом плане многолетние злаки умеренных и северных широт, относятся к количественным длиннодневным и короткодлиннодневным растениям (овсяница красная, мятлик луговой, козлец безостый, ежа сборная и др.).

Таким образом, многолетние злаки озимого типа развития в своем цикле проходят все 4 эколого-физиологические стадии, или этапы. У них формированию генеративного побега предшествует ювенильная фаза, индукция цветения под влиянием комплекса осенних условий и фотопериодическая индукция длинным весенним днем. Кроме того у поликарпиков каждый монокарпический побег становится генеративным только после самостоятельного прохождения этапов индукции цветения.

В заключение необходимо обратить внимание на то, что в луговодстве по сложившимся эволюционным темпам развития злаки делятся на три типа: яровые, двуручки и озимые. Количество регистрируемых этапов у них не одинаково. Мы подробно рассмотрели этапы онтогенеза многолетних злаков **озимого типа развития**, у которых генеративные побеги образуются только после перезимовки.

У **яровых злаков (ярового типа развития)** генеративные побеги образуются уже в первый год жизни, а также после скашивания сразу же выколашиваются побеги отрастания. У них первые этапы отсутствуют и в цикле развития выделяются только два этапа: фотопериодической индукции цветения и формирования генеративного побега, т.е. детерминация цветения происходит в один этап - фотопериодической индукцией на длинном дне. К многолетникам ярового типа развития относятся тимофеевка луговая, пырейник волокнистый, плевел многолетний (райграсс пастбищный), плевел многоцветковый (райграсс многоукусный), пырейник новоанглийский (пырей бескорневищный), райграсс высокий, бекманья восточная, бекманья обыкновенная. Однолетними яровыми злаками, у которых онтогенез протекает в течение одного вегетационного периода, являются многие зерновые культуры.

Озимые однолетники должны пройти яровизацию. **Двуручки** - это растения, способные к озимому и яровому образу жизни в зависимости от сроков посева, т.е. это переходные формы озимых растений, способные цвести и плодоносить как после яровизации, так и без нее. Из многолетних двуручками являются полевица гигантская, лисохвост луговой и др. У пшеницы имеются не только яровые и озимые сорта, но и сорта двуручки.

Общим для всех типов злаков является то, что формирование генеративного побега происходит нормально в условиях длинного дня. Неблагоприятная длина дня не только задерживает развитие, но также вызывает отклонения от нормального морфогенеза соцветия и роста соломины. Наблюдаются следующие аномалии соцветий: образование вегетативных побегов из колосков (вместо цветков и семян), сильное вытягивание колосковых и цветковых чешуй, отсутствие отдельных элементов цветка (цветковых чешуй, тычинок и пестика), изменение направлений роста соцветия, сильное ветвление соцветий, скручивание междоузлий и др. (рис. 53). Таким образом, ненормальное развитие генеративных органов, или **пролификация**, у злаков проявляется в виде вегетативного израстания соцветий.

Изучение этапов развития злаков, связанных с переходом побегов к цветению, в сочетании с фенологическими и морфофизиологическими исследованиями имеет большое теоретическое и практическое значение. Они необходимы для успешных работ по интродукции и селекции злаков. В сельскохозяйственной практике очень полезны для контроля за развитием растений и состоянием посевов зерновых, кормовых и декоративных многолетних злаков, для правильной организации семеноводства и ускоренного размножения злаков, для разработки частной физиологии и агротехники.



Рис. 53. Израстание соцветий *Festuca rubra* L. в условиях короткого дня

### Контрольные вопросы

1. Какие виды периодизации онтогенеза существуют?
2. Охарактеризуйте особенности фенологического развития злаков по сравнению с другими группами растений.
3. Как практически распознать фазу выхода в трубку?
4. С опорой на рис. 47 дайте сравнительную характеристику прохождения фенофаз:
  - а) *Hordeum brevisubulatum* в разных типах лугов;
  - б) *Poa subfastigiata* и *Elytrigia repens*;
  - в) *Poa pratensis* и *Bromopsis pumpehiana*.
5. К какому фенологическому типу Вы отнесете
  - а) *Hordeum brevisubulatum* (рис. 48)?
  - б) *Elytrigia repens* (рис. 48)?
  - в) *Hierochloe odorata*?
6. Что Вы понимаете под «возрастным состоянием особи»? Перечислите периоды и возрастные состояния растений по А. А. Уранову.

7. Опираясь на рис. 49 и 50, приведите подробные диагнозы возрастных состояний рыхлодерновинного и плотнодерновинного злаков.
8. Проведите анализ хода онтогенеза злаков разной жизненной формы.
9. В чем суть морфофизиологического метода?
10. Нарисуйте конус нарастания побега на
  - а) II этапе органогенеза с емкостью открытой почки, равной 6;
  - б) IV этапе органогенеза;
  - в) V этапе органогенеза.
11. Разъясните отличия
  - а) IV и V этапов органогенеза;
  - б) V и VI этапов органогенеза;
  - в) VIII и IX этапов органогенеза.
12. На каких этапах органогенеза происходит образование мужского и женского гаметофитов? Какими видимыми процессами это сопровождается?
13. Какому этапу органогенеза соответствует
  - а) фазы колошения и выхода в трубку?
  - б) фазы цветения и плодоношения?
  - в) фаза кущения?
14. В чем суть периодизации онтогенеза по эколого-физиологическим стадиям?
15. Дайте определение понятиям «ювенильный этап развития» и «индукция цветения».
16. Дайте сравнительную характеристику процессам осенней индукции цветения и фотопериодической индукции цветения.
17. Охарактеризуйте фотопериодические группы растений.
18. В чем практическая значимость перечисленных видов периодизации онтогенеза злаков?

#### 2.4. Антэкология

В онтогенезе злаков цветение и опыление имеет особое значение, так как от успешности процессов опыления и оплодотворения во многом зависят количество и качество семян. Злаки - типичные **анемофилы** (греч. *anemos* - ветер, *philia* - дружба, склонность). Особенности цветения и опыления злаков представляют интерес для диагностики, систематики и эволюции злаков, имеют большое значение для решения некоторых теоретических вопросов, связанных с расселением растений и видообразованием. Кроме того эти вопросы тщательно изучаются в связи с практической значимостью злаков. Накопленные сведения используются в селекции, гибридизации, растениеводстве (повышение урожайности культурных растений, семеноводство).

Еще в конце XIX века наметились два направления в изучении цветения и опыления злаков:

- биологическое, или экология цветка - изучение различных приспособлений в цветке, в основном морфологического и физиологического характера, обеспечивающих ветроопыление, особенно перекрестное (структурная анемофилия);

- экологическое, или экология опыления - выяснение разнообразных связей между цветком и средой, зависимости процессов цветения и опыления от всей совокупности экологических факторов среды, главным из которых является суточная периодичность цветения и опыления (динамическая анемофилия).

Такой подход осуществлялся Гильдебрандом, Годроном, Аскенази и Хаккелем (1873 - 1880 гг.). В 1904 г. Х. Робертсон предложил емкий по содержанию термин «антэкология» (греч. anthos - цветок, oikos - жилище, logos - учение), объединяющий оба направления.

Большой вклад в антэкологию злаков сделан ботаниками Пермского (руководитель А. Н. Пономарев) и Харьковского (руководитель Ю. Н. Прокудин) университетов. Подробные сведения о цветении злаков представлены в сводке А. Н. Пономарева (1964), в статьях (Пономарев, 1966; 1970; Пономарев, Русакова, 1968; Пономарев, Банникова, 1969; Прокудин, 1969, 1972; Прокудин и др., 1969; Пономарев, Прокудин, 1975; Вовк, Ильинская, 1980 и др.) и в результатах исследований учеников, опубликованных в межвузовском сборнике научных трудов «Экология опыления» (Пермь, 1979, 1980, 1981, 1984, 1987). Антэкология злаков Арктики и Субарктики изучалась В. П. Левковским (1978, 1981) и Е. А. Тихменевым (1981, 1989, 1990, 1996).

Злаки - высокоспециализированная группа однодольных с ярко выраженным комплексом признаков структурной анемофилии, т.е. приспособлений цветка к ветроопылению (рис. 54):

- мелкие размеры цветков, редукция и невзрачность околоцветника;
- собрание цветков в соцветия, которые к моменту цветения выносятся вверх за счет интеркалярного роста соломины;
- тычинки и рыльца пестиков выступают далеко за пределы покровов цветка;
- тычиночные нити длинные, пыльники крупные раскачивающиеся;
- пыльца сухая (сыпучая) с тонкой гладкой экзиной; сыпучесть связана с малым количеством (или отсутствием) клейких веществ и жирных масел на поверхности пыльцы, поэтому пыльцевые зерна сухие, обособленные не склеены друг с другом;
- рыльца крупные перистые с огромной воспринимающей поверхностью, массово улавливают пыльцу из воздуха, попавшая пыльца хорошо задерживается между густыми ветвями 2-го порядка и папиллами (сосочками);

- относительная долговечность рылец;
- отсутствие нектарников и запаха;
- уменьшение количества семязачатков в завязи до одного.

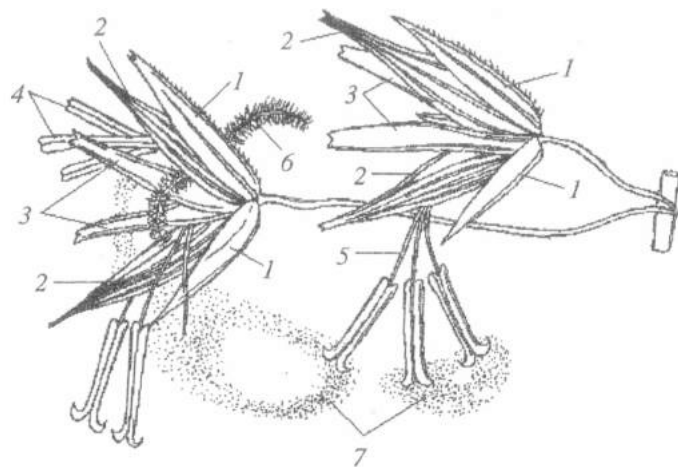


Рис. 54. Цветение злака (схема). Изображена часть метельчатого соцветия с двухцветковыми колосками:

1 - колосковые чешуи; 2 - нижняя цветковая чешуя; 3 - верхняя цветковая чешуя; 4 - пыльники; 5 - пыльники на длинных тычиночных нитях; 6 - перистые рыльца; 7 - пыльца

Рассмотрим подробнее приспособления злаков к перекрестному опылению, или аллогамии (греч. allos - другой, gamos - брак).

У большинства злаков цветки обоеполые. Однополые (раздельнополые) цветки встречаются преимущественно у тропических видов (кукуруза, некоторые роды просовых, сорговых, рисовых). Нередки полигамные злаки, имеющие одновременно обоеполые и однополые цветки (чаще тычиночные). К полигамным относятся тропические и субтропические злаки триб бородавчовниковых (сорго, бородач), просовых и др., а из злаков умеренной зоны - зубровка (у неё колосок трехцветковый, из которых верхний - обоеполый, а 2 нижних - тычиночные).

Однодомные и двудомные злаки редки. Типичным однодомным злаком является кукуруза, или маис (*Zea mays*): её соцветия раздельнополые, метелки из мужских цветков, початки из женских, но находятся на одном и том же растении. Другим вариантом однодомного злака является родствен-

ный кукурузе род трипсакум (*Tripsacum*). У него соцветие метелка, но веточки колосовидные, так как колоски сидячие. В нижней части веточек сосредоточены колоски с женскими цветками, а в их верхней части - с мужскими. Имеются и другие варианты расположения однополых колосков у тропических однодомных злаков.

Примерами двудомных злаков являются пампасская трава (*Cortaderia selloana*) и трава бизонов (*Buchloë dactyloides*) из американских прерий.

Раздельнополость один из самых надежных путей предотвращения самоопыления.

У злаков происходит **хазмогамия** (греч. *chasma* - зияние, зев, *gamos* - брак) - опыление в цветках с раскрытым околоцветником. Это приспособление к перекрестному опылению. Разные злаки проявляют себя как облигатные (лат. *obligatus* - обязательный, неперменный) или факультативные (необязательные) перекрестники. Перекрестное опыление происходит путем опыления других цветков того же самого растения (**гейтеногамия**: греч. *geiton* - сосед) и цветков другого растения (**ксеногамия**: греч. *ksenos* - чужой).

В качестве резервного способа встречается самоопыление, или **автогамия** (греч. *autos* - сам, *gamos* - брак). Много самоопыляющихся среди культурных зерновых (пшеница, овес, ячмень). Они, вероятно, были созданы человеком путем бессознательного отбора. В то же время автогамия отсутствует у таких старых культурных злаков как рожь и кукуруза.

Одной из форм самоопыления у злаков является **клеистогамия** (греч. *kleistos* - закрытый, *gamos* - брак) - самоопыление в нераскрывающихся (клеистогамных) цветках, т.е. при сомкнутых чешуях. Чаще встречается экологическая клеистогамия, вызванная неблагоприятными для открытого (хазмогамного) цветения условиями. Особенно при недостатке тепла и влаги. Например, у арктических злаков при особенно холодном сезоне и у ковылей в засушливые годы. Встречаются виды, которые кроме обычных колосков с хазмогамными цветками, развивают еще колоски с клеистогамными цветками. Это гарантирует семенное размножение при неблагоприятных условиях.

Для предотвращения самоопыления у злаков широко распространена **дихогамия** (от греч. *dicha* - отдельно, врозь, *gamos* - брак) - одновременное созревание пыльников и рылец в одном и том же цветке, т.е. временное разделение функций генеративных структур цветка. При дихогамии выделяется две фазы цветения: тычиночная и рыльцевая, или пестичная (рис. 55). Первым дихогамно у злаков обнаружил Гильдебрант.

При **протерандрии** раньше протекает тычиночная фаза цветения пыльники вскрываются и цветок пылит, когда рыльце ещё не созрело. В этом случае из раскрывшегося цветка высвобождаются пыльники тычинок, затем их нити за счет интеркалярного роста быстро вытягиваются, тычинки

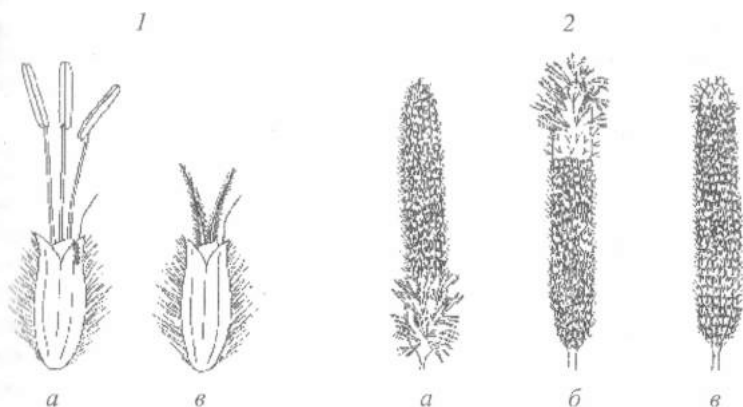


Рис. 55. Дихогамия (протерогиния) у *Alopecurus arundinaceus* Poir.  
(Банникова, 1984):

1 – одноцветковый колосок; 2 – соцветие: а – рыльцевая фаза; в – тычиночная фаза цветения; б – совмещение фаз в соцветии

повисают и пыльники начинают раскачиваться. Тычиночная нить практически лишена опорных тканей, поэтому вначале она держится в горизонтальном положении за счет тургора, затем повисает. Вскрываются пыльники на концах, поэтому пыльца высыпается только тогда, когда пыльник обращен концом вниз. Через некоторое время наступает пестичная фаза цветения, из цветка выдвигается перистое рыльце, тоже интеркалярно вытягивающееся. Резко протерандрия выражена у полевицы столонообразующей.

При **протерогинии** только после увядания рылец из цветка выдвигаются созревшие пыльники, т.е. последовательность фаз цветения обратная. Четко выражена у видов лисохвоста, у которого отмечена облигатная ксеогамия.

Протерогиния у лисохвоста не исключает возможности самоопыления в форме гейтеногамии. Это может произойти во время совмещения тычиночной фазы в верхней части соцветия с рыльцевой фазой при его основании (рис. 55).

Дихогамия может быть неполной или полной, когда пыление прекращается раньше, чем созреют рыльца, или рыльца засыхают раньше, чем созреет пыльца, т.е. протерандрия и протерогиния могут быть слабо и резко выраженными.

Многочисленны **гомогамные** (от греч. homoios - одинаковый) **злаки**, у которых рыльца и пыльца созревают одновременно. У них имеется вероятность как перекрестного опыления, так и самоопыления. Самоопыление



пыльцой собственного цветка предотвращается благодаря тому, что пыльники в момент начала пыления располагаются ниже рыльца того же цветка.

Исследования показали, что рыльца злаков весьма долговечны. Так, у пшеницы рыльца сохраняют восприимчивость до 8-10 суток, у ржи - 10-14, у кукурузы - 10-20, у ячменя - 5-6, у сорго - 8-16.

У луговых злаков рыльца остаются свежими в течение 1-4 суток. Приведем данные П. Г. Кевана и Е. А. Тихменева (1996). У протогиничных цветков тимфеевки луговой после того как цветок отпылил, рыльце пестика остается свежим еще 3-4 суток. Гомогамные цветки ежи сборной и овсяницы луговой полностью раскрываются в течение 5-18 мин, пыление отдельного цветка длится до 30-40 (60) мин. Они остаются открытыми еще 1,5-3 ч, в течение которых рыльца являются легко доступными пыльце, затем закрываются. Быстрое увядание их в природной обстановке вызывается завершением опыления, а не свидетельство их недолговечности. Большая длительность жизни рылец повышает шансы перекрестного опыления.

Пыльца злаков однообразна по форме (шаровидная, яйцевидная или эллиптическая), с гладкой поверхностью, без скульптуры, с одной порой и тонкой экзиной. Размеры и количество пыльцы в одном цветке у разных видов злаков отличаются. Крупная пыльца у зерновых культурных злаков (более 35  $\mu$ , чаще 50-60  $\mu$ , у кукурузы свыше 100  $\mu$ ), а у дикорастущих - более мелкая (20-30  $\mu$ ). Больше образуется пыльцы у костреца безостого, ежи сборной, мятлика лугового, тимфеевки луговой, ржи посевной, тогда как овсяница овечья, просо лозное и ковыль продуцируют относительно мало пыльцы.

Прежнее единое мнение о том, что одним из важных структурных адаптаций злаков к анемофилии является обилие, легкость и летучесть пыльцы, после детальных исследований подвергается сомнению.

Во-первых, спорным является вопрос о количестве пыльцы. Так, А.Г. Араратяном (1956) установлено, что в одном пыльнике пшеницы содержится 2800 пыльцевых зерен, а у насекомоопыляемого тюльпана 26000. Немецкий ученый Франц Поль (1937) пришел к заключению, что для эффективности опыления имеет значение не абсолютное, а относительное количество пыльцевых зерен, продуцируемое на один семязачаток. Сделанные расчеты показали, что анемофильная рожь образует пыльцы на 1 семязачаток намного меньше (52310), чем энтомофильные (греч. *entomo* - насекомое, *phileo* - люблю, *philia* - дружба, расположение к чему-либо) конский каштан, клен, груша (соответственно 451546, 94078 и 60778), но больше, чем энтомофильные липа мелколистная (43500) и кровохлебка аптечная (11040). Тогда как липа продуцирует больше пыльцы, чем кукуруза (14636). Таким образом, представление о более высокой пыльцевой продукции анемофильных злаков по сравнению с энтомофилами не доказано.

Во-вторых, вопрос о легкости и летучести пыльцы также подвергается сомнению. Пыльца злаков очень богата крахмалом в отличие от пыльцы

энтомофилов, богатых жирами и сахарами, которые служат пищей для насекомых. Обилие крахмала утяжеляет пыльцу, увеличивает ее удельный вес и она мало пригодна для дальнего транспорта воздушным путем. Американцы Джонс и Ньюэлл (1946) на примере 7 видов злаков (кострец безостый, житняк гребенчатый, кукуруза, просо, рожь посевная) показали, что содержание пыльцы в приземном слое воздуха составляло на расстоянии 25 м от источника ее 31%, 75 м - 10%, 125 м - 4,4%, 200 м - 1,2%, 300 м - 0,8% от того количества ее, которое имелось в центре поля (100%). Таким образом, эти и другие наблюдения показали, что основная масса пыльцы оседает неподалеку от продуцирующего растения и эффективное перекрестное опыление осуществляется в популяции преимущественно между ближайшими особями. Поэтому для сохранения генетической чистоты сортов злаков достаточной считается пространственная изоляция в 300-500 м.

Эффективность опыления зависит не только от количественного содержания, но и жизнеспособности пыльцы в воздухе. Пыльца злаков недолговечна, особенно при высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха. Пыльца быстро испаряет влагу (так как экзина тонкая), сморщивается и отмирает. Она утрачивает жизнеспособность при полете на большие расстояния, особенно в послеполуденные часы, когда цветут и пылят многие злаки.

Цветение каждого вида злаков зависит от определенного периода суток и в значительной степени от погодных условий, так как перенос пыльцы осуществляется потоками теплого воздуха, поднимающимся от нагретой почвы. В дождливую погоду злаки обычно не цветут. Определенное сочетание температуры и относительной влажности воздуха обуславливает набухание лодикул в готовых к цветению цветках. Лодикулы раздвигают цветочные чешуи, открывая андроцей и гинецей. В метельчатых соцветиях (у овсяниц, мятликов, бескильниц, полевиц) веточки метелки перед цветением меняют свое положение, оттопыриваясь горизонтально так, что раскрывающиеся цветки размещаются просторнее. Одновременно зацветают 1-2 цветка в многоцветковых колосках или некоторое количество одноцветковых колосков в определенной части сложного соцветия.

Важным и удивительным приспособлением к ветроопылению является резко выраженная **суточная ритмика цветения** - приуроченность активного опыления к определенному периоду суток. Это явление составляет суть динамической анемофилии, открытой более 120 лет назад. Только во второй половине XX века выяснилась её ценность для таксономических целей и роль в процессе видообразования у злаков.

А. Н. Пономаревым (1964) в зависимости от типа суточного ритма цветения и опыления выделяются следующие группы злаков.

**1. Утренние злаки.** Утро - это наиболее благоприятное время для цветения злаков, когда понижена температура воздуха (менее +16 - +18 °C),

наиболее повышена относительная влажность воздуха (свыше 70-80 %) и растения покрыты росой. Цветки открываются рано утром (с 4-5 часов утра). Цветение длится около 4-6 часов, постепенно нарастает и, достигнув максимума, так же плавно уменьшается, полностью прекращаясь к полудню (рис. 56). Такое цветение можно назвать постепенным.

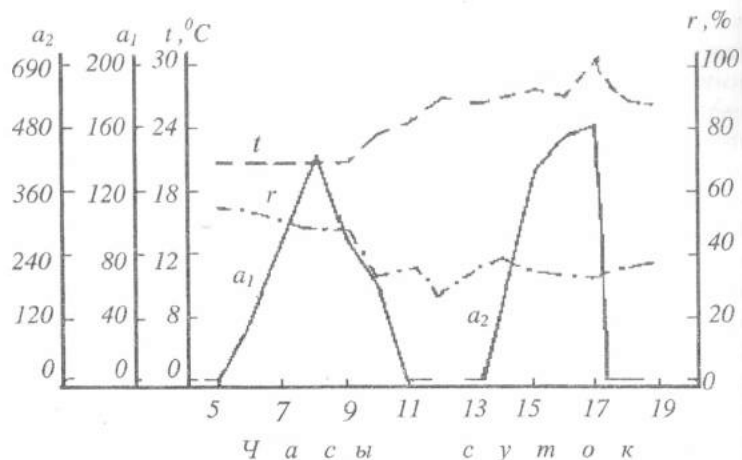


Рис. 56. Суточный ритм цветения *Festuca pratensis* ( $a_1$ ) и *F. rubra* ( $a_2$ ) (Кеван, Тихменев, 1996):  $a$  — количество раскрывшихся цветков;  $t$  — температура воздуха на уровне соцветий;  $r$  — относительная влажность воздуха

С экологической точки зрения утреннее цветение и опыление наиболее благоприятно, так как обеспечивается длительное сохранение жизнеспособности пыльцы (несколько часов и даже суток) и восприимчивости рылец, очень чувствительных к сухости воздуха и высокой температуре. В умеренном поясе большинство злаков цветет утром (мятлик луговой, полевица столонобразующая, ковыли, овсяница луговая, райграс высокий, тонконог гребенчатый и др.). Мятлики пылят между 4-6 часами утра, щучки — в 6-7 часа утра, вейник наземный с 6 до 8 часов, лисохвост тростниковидный и бекмания восточная массово цветут с 6 до 10 часов.

2. **Околополуденные**, цветущие в середине дня. Пик цветения приходится на 12-14 часов при высоких значениях температуры воздуха, освещенности, наименьшей влажности.

3. **Послеполуденные злаки**, цветущие между 14 и 19 часами (массово в 14-16 часов) во время максимума температуры, освещенности и миниму-

ма относительной влажности воздуха (рис. 56). В таких условиях пыльца теряет жизнеспособность уже через 3-5 минут после рассевания. У этой группы злаков как адаптация к экстремальным условиям среды возникла способность к **взрывчатому и порционному цветению**, открытому и изученному А. Н. Пономаревым и его сотрудниками.

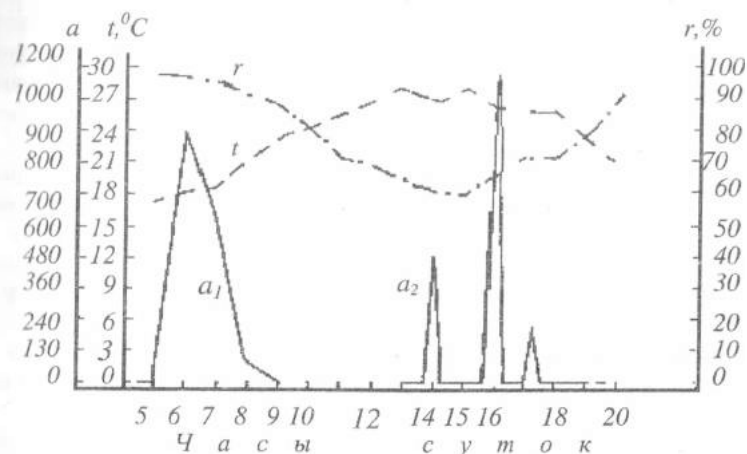


Рис. 57. Суточный ритм цветения *Phleum pratense* ( $a_1$ ) и *Elytrigia repens* ( $a_2$ ) (Кеван, Тихменев, 1996). Условные обозначения как на рис. 56

**Взрывчатое цветение** — это внезапное, стремительное, одновременное и массовое раскрытие цветков у локальной популяции вида. Взрыв цветения происходит у массы особей одновременно в течение короткого времени (рис. 57). Различают 2 формы взрывчатого цветения: одиночные и порционные взрывы цветения. Явление повторения взрывов (порций) цветения в течение дня (обычно 2-3 раза), так как последовательно раскрываются цветки в разных зонах соцветия, носит название **порционного цветения**.

Взрывы цветения длятся всего 3-5 (10) мин, а межпорционные паузы, когда раскрытия цветков совсем не происходит, продолжаются обычно 0,5-1 час, но могут достигать 1,5-3 часов. «Вспышки» цветения вызываются перепадами внешних факторов — температуры воздуха (0,5-2,0  $^{\circ}\text{C}$ ) или освещенности, чаще всего в сторону понижения.

Таким образом, взрывчатое и порционное цветение — это очень тонкое, гибкое приспособление злаков к ветроопылению, когда создается повышенная концентрация пыльцы в воздухе в очень короткие промежутки времени. Это позволяет пыльце избежать губительного воздействия высокой температуры и сухости воздуха и эффективно опылить растения на

большой площади. Поэтому у послеполюденных злаков образование семян происходит также успешно, как и у утренних.

К этому типу относятся кострец безостый, кострец береговой, ячмень короткоостый, полевица гигантская, пырей ползучий, виды житняков, пырейников, зубровки, овсецы, колосняки и др.

4. **Злаки с двухфазным (утренним и вечерним) цветением** в течение суток. У них интенсивность раскрытия цветка нарастает и, достигнув максимума, постепенно затухает. Первый пик цветения наблюдается утром при еще незначительной температуре и высокой влажности воздушной среды. К полудню цветение затухает, а второй пик наступает поздно вечером. Овсяница алтайская, ячмень, пшеница.

5. **Вечерние злаки**, цветущие между 18-19 и 23-24 часами. Раскрытие цветков и опыление довольно длительное и продолжается 2-4 часа. Цветение нарастает и затухает постепенно, максимум цветения один.

6. **Ночные злаки**, у них максимум цветения происходит после полуночи. Для них отсутствие света играет решающую роль. Встречается у некоторых тропических злаков (сорго).

#### 7. **Круглосуточно цветущие.**

Четкой границы между отдельными группами не всегда можно провести.

Упорядоченность ритмов цветения повышает вероятность опыления рылец пыльцой того же вида и предотвращает напрасный расход пыльцы.

Ведущим экологическим фактором цветения злаков является температура. Для каждого вида имеются свои кардинальные температурные точки цветения (максимальная, минимальная, оптимальная). Относительная влажность воздуха не регулирует суточных сроков цветения, но является важным фактором экологии опыления, так как пыльца злаков очень чувствительна к сухости воздуха. Интенсивность света для дневных злаков не играет роли. Ветер усиливает и ускоряет цветение злаков. Из-за погоды время цветения видов может растягиваться или сокращаться, сдвигаться в ту или иную сторону. Но изменчивость ритмов проявляется лишь в определенных пределах. Суточная ритмика цветения и опыления злаков генетически детерминирована и четко сохраняется в различных природных климатических условиях.

Отличие суточных ритмов цветения близких видов и даже отдельных внутривидовых таксонов дает основание использовать их как дополнительный таксономический признак при решении спорных вопросов таксономии злаков. Кроме того не только близкие виды и подвиды, но и отдельные экотипы, популяции одного вида часто различаются суточными ритмами опыления, т. е. при совместном обитании не могут переопыляться. Это влечет за собой их биологическую изоляцию и внутривидовую дифференциацию, а это уже начальный этап видообразования. Механизм, определяющий суточный ритм цветения, является здесь фактором микроэволюции.

## Контрольные вопросы

1. Раскройте понятия «структурная анемофилия», «динамическая анемофилия» и «антэкология».
2. Какие приспособления к перекрестному опылению имеются у злаков?
3. Какова роль гейтеногамии, ксеногамии и клейстогамии у злаков?
4. Какие признаки структурной анемофилии являются спорными и почему?
5. Данные какого рода по цветению и опылению злаков необходимы для селекции и семеноводства злаков?
6. Что Вы понимаете под «суточной ритмикой цветения»?
7. Дайте определения понятиям «взрывчатое цветение» и «порционное цветение».
8. В чем адаптационная сущность и отличительные черты взрывчатого цветения от постепенного?
9. По рис. 57 составьте развернутый анализ суточного ритма цветения тимофеевки луговой и пырея ползучего.
10. Составьте график суточной периодичности цветения злаков с двухфазным цветением и вечерних злаков с разъяснениями.
11. Какой тип суточного ритма цветения наиболее благоприятен экологически?
12. Подумайте, как можно вызвать взрыв цветения злаков искусственно?
13. Назовите известные Вам виды злаков, относящихся к определенным группам злаков по суточной ритмике цветения?
14. Каково практическое и теоретическое значение антэкологии злаков?

## 2.5. СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПЛОДОВ ЗЛАКОВ

Для обозначения любых частей растения, естественно отделяющихся от материнской особи и служащих для размножения и расселения существует международный термин **диаспора** (греч. diaspeiro - рассеиваю, распространяю). Диаспора – зачаток растения. Процесс распространения диаспор называется **диссеминацией**. У злаков чаще всего единицей распространения плодов - диаспорой - является так называемый **антедий**, или **членичатая зерновка** - зерновка, заключенная в цветковые чешуи с каллусом и с прилегающим к ним члеником оси колоска (стерженьком) (рис. 3). Реже диаспорами служат голые зерновки, целые колоски, части общего соцветия, все общее соцветие или даже все растение, переносимое ветром в сухом состоянии по типу «перекасти-поле».

У злаков почти одинаково представлены два способа диссеминации: **анемохория** (с помощью ветра) и **зоохория** (с помощью животных). У многих видов диаспоры могут эффективно распространяться обоими путями. У водных и прибрежных злаков диаспоры разносятся водой - **гидрохория**.

**Анемохорные** злаки, приспособившиеся в процессе эволюции к использованию ветра в качестве агента распространения, обычно имеют более мелкие зерновки с малым удельным весом и разные приспособления, увеличивающие парусность диаспор.

1. У диаспор, представленных антецием, особенно часто парусность увеличивается за счет длинных волосков, которые могут располагаться по-разному:

- а) на каллусе нижней цветковой чешуи (у тростника, вейников);
- б) на сильно удлинённых остях, называемых перистыми (у многих ковылей);
- в) по бокам нижней цветковой чешуи (у перловника трансильванского).

Волоски гигроскопичны. В сухом воздухе они расправляются и служат летательным аппаратом. При горизонтальных порывах ветра служат парусом, а попадая в восходящие потоки воздуха (турбулентные потоки), поднимаются на большую высоту. Степные ковыли - высокоспециализированные анемохоры с очень длинными (до 40 см) дважды коленчатосогнутыми остями. Верхняя часть ости длинно-волосистая (перистая), а нижняя часть ости закручена. Пленчатая зерновка ковылей очень узкая, в основании с длинным и острым каллусом с пучком направленных вверх жестких волосков. Когда диаспора каллусом вонзается в почву, эти волоски закрепляют её, гигроскопичная скрученная часть ости при повышении влажности раскручивается и зерновка вбуравливается в почву.

Встречаются диаспоры-антеции, увеличивающие парусность благодаря сильно расширенным и почти целиком перепончатым нижним цветковым чешуям.

2. У диаспор, состоящих из целого колоска, парусность увеличивается за счет крылатых колосковых чешуй (у канареечника) или за счет мешковидного вздутия (у бекмании).

3. Также ветром могут переноситься группы колосков, сцепленные вместе длинными и тонкими остями (у ячменя гривастого), или целые соцветия крупных растопыренных метелок (у мятлика широкометельчатого), сцепленных вместе в шарообразные перекасти-поле, легко переносимые ветром на большие расстояния. При этом зерновки постепенно выпадают из соцветий.

**Зоохория** у злаков осуществляется тремя формами.

1. **Эндозоохория** (греч. endos - внутри), при которой диаспоры целиком поедаются, проходят через пищеварительный тракт животного, а семе

на выбрасываются неповрежденными с экскрементами. Птицы и звери поедают ягодообразные зерновки с толстым мясистым околоплодником некоторых бамбуковых. Поедаются птицами (орнитохория) колоски тропического рода лазиацис из-за накопления масел в утолщенных колосковых чешуях. Значительно больше встречается распространение зерновок, поедаемых попутно с зеленым кормом травоядными животными (овцы, крупный рогатый скот и др.). Например, в помете северного и европейского оленей обнаружены всхожие семена мятлика лугового и тимофеевки альпийской.

2. **Синзоохория** (греч. *syn* - вместе) - активное растаскивание диаспор в гнезда для поедания. У злаков встречается мирмекохория (распространение диаспор муравьями) - наиболее прогрессивная форма синзоохории. Многие виды перловника имеют на верхушке оси колоска сочные придатки из недоразвитых цветковых чешуй. Эти придатки, называемые элайосомами (греч. *elaion* - масло и *soma* - тело), богаты маслами и служат приманкой для муравьев. Придатки потребляются, а неповрежденные диаспоры выбрасываются. Кроме того часть диаспор теряется и по пути к муравейнику.

3. **Эпизоохория** (греч. *epi* - на, над, сверху) - пассивный перенос животными на поверхности тела прицепившихся или прилипших диаспор. Чаще всего у злаков антеции цепкие. Прицепками служат коленчатосогнутые шероховатые и перистые ости, жесткие волоски на каллусе, очень редко крючковатые шипики на нижней цветковой чешуе. Клейкие диаспоры в результате их ослизнения встречаются у тропического рода споробола. Кроме того эпизоохорией переносятся диаспоры, не имеющие специальных приспособлений. Они прилипают к животным вместе с илом, комочками сырой земли и пр.

Роль диссеминации злаков в ходе семенного возобновления заключается, во-первых, в таком распределении в почве семян данного вида, которое обеспечивает более высокую выживаемость всходов. Происходит более или менее равномерное рассеивание семян, что снижает конкуренцию между всходами. Во-вторых, в заселении участков, освободившихся в силу разных причин от растительного покрова. В-третьих, особое значение диссеминация имеет в «растекании генов» в популяции, что повышает общий уровень гетерозиготности и, следовательно, устойчивости вида.

### Контрольные вопросы

1. Что такое диаспора, антеций?
2. Нарисуйте пленчатую зерновку.
3. Перечислите приспособления злаков к анемохории.



4. Перечислите приспособления злаков к зоохории.
5. Проанализируйте известные Вам виды злаков по способу диссеминации?

## 2.6. СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ЗЛАКОВ

Злаки размножаются семенами и различными способами вегетативно-го размножения.

Семенное размножение – строго последовательный процесс. Его этапы: заложение генеративных почек – цветение и опыление – оплодотворение и завязывание семян – поспевание семян и диссеминация – прорастание семян – семенное возобновление.

Развитию зародыша семени предшествуют процессы опыления и двойного оплодотворения. Типичный зародыш семени развивается из зиготы. Зигота - результат **амфимиксиса** - полового размножения посредством слияния в зародышевом мешке одного из спермиев с яйцеклеткой. Но у некоторых злаков встречается явление **апомиксиса** (греч. аро - без, часть сложных слов, обозначающая удаление, отрицание, утрату, отсутствие, *mixis* - смешение, совокупление), при котором зародыш развивается без предварительного амфимиксиса. Этот способ семенного размножения заслуживает особого внимания.

В настоящее время термин «апомиксис» в его устаревшем широком смысле все чаще заменяется термином «агамоспермия» (греч. *agamos* - безбрачный, *spema* - семя) - образование семян с зародышем без участия оплодотворения, т.е. без полового процесса. А термин «апомиксис» применяется в более точном смысле как процесс образования зародыша из яйцеклетки или синергид без оплодотворения. Различают две основные формы агамоспермии (Сладков, Гревцова, 1991; Терехин, 1996).

1. **Гаметофитный апомиксис** - зародыш развивается из клеток зародышевого мешка. В свою очередь гаметофитный апомиксис по способу образования зародышевого мешка подразделяется тоже на две формы.

1) **Ненаследуемый (нерегулярный) апомиксис** - зародышевый мешок (женский гаметофит) образуется из гаплоидной мегаспоры, т.е. мейоз при образовании мегаспоры протекает обычным путем. Поэтому все клетки зародышевого мешка гаплоидны. Варианты развития зародыша следующие:

а) зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, т.е. происхождение, возникновение); партеногенетически (от греч. *parthenos* - девственница, *genesis* – происхождение, возникновение).

б) зародыш образуется также партеногенетически из синергиды или антипода.

Таким образом, гаплоидными оказываются и сами зародыши, а также развивающиеся из них растения. В естественных условиях они обычно не оставляют потомства, так как исключается возможность образования ими жизнеспособных спор, гаметофитов и гамет, а в итоге - повторного возникновения зародышей тем же путем.

2) При наследуемой форме гаметофитного апомиксиса (**регулярный апомиксис**) образование зародышевого мешка происходит на основе процессов, исключających или как бы «обходящих» мейоз. Зародышевый мешок образуется непосредственно из диплоидной клетки нуцеллуса, минуя мейоз. Такое развитие женского гаметофита без образования мегаспоры (гаплоидной фазы развития) называется апоспорией, или апомегаспорией (греч. apo - без, spora - семя). Поэтому все клетки зародышевого мешка тоже диплоидны. Зародыш, развивающийся партеногенетически из диплоидной яйцеклетки, синергиды или антиподы, также имеет двойной набор хромосом. Такие зародыши способны давать потомство. Следовательно, в течение всего цикла развития сохраняется двойной набор хромосом.

Чередувание поколений (спорофит - гаметофит - спорофит) при гаметофитном апомиксисе сохраняется.

2. **Адвентивная эмбриония** (лат. adventicus - пришлый, чуждый, embryo - зародыш), или **эмбриондогения** - форма агамоспермии, при которой из клеток нуцеллуса или интегумента, примыкающих к зародышевому мешку, образуются зародышеподобные структуры, называемые **эмбриоидами**. Из них развиваются растения-спорофиты. Эмбриоиды способны развиваться только в эндосперме (это особенность эмбриондогении) и, следовательно, образование и развитие зародышевых мешков при этом способе воспроизведения необходимо. Однако в формировании нового поколения участвуют только эмбриоиды, тогда как яйцеклетки в зародышевых мешках отмирают. Смена поколений происходит по типу клонального размножения (спорофит - спорофит).

Природа эмбриондогении была раскрыта Т. Б. Батыгиной (1993), предложившей считать её новым типом воспроизведения и размножения у цветковых растений.

Наследуемый гаметофитный апомиксис довольно часто встречается в тропических трибах просовых и сорговых (бородачовниковых), в частности, в родах перистошестинник (*Pennisetum*), гречка (*Paspalum*), просо (*Panicum*), сорго (*Sorghum*) - важнейших пищевых и кормовых злаков. Также обнаружен у некоторых хлоридоидных злаков, например, у полевички (*Eragrostis*). Из внетропических злаков апомиктические формы выявлены у видов мятлика, овсяницы, зубровки и вейника. Обычно это крупные полиморфные роды, широко представленные в современной флоре. Например, у



мятлика лугового (*Poa pratensis*) встречаются обе формы агамоспермии: наследуемый апомиксис и адвентивная эмбриония. Эмбриониды образуются либо из одной клетки нуцеллуса, либо из клеток зародышевого мешка (яйцеклетки, синергиды или антипода). У овсяниц отмечен нерегулярный апомиксис.

Практическое значение особенно в сельскохозяйственном производстве имеют наследуемая форма гаметофитного апомиксиса и эмбрионидогения. Они дают принципиальную возможность размножать семенами растения с материнской наследственностью, т.е. практически с полным сохранением признаков и свойств материнского растения (спорофита), что особенно важно при удачном сочетании наследственных признаков. В течение веков эта задача осуществлялась путем вегетативного размножения. В настоящее время эмбрионидогению широко используют в семенном воспроизводстве цитрусовых.

Кроме этого преимущество апомиктических растений состоит в том, что они меньше зависят от опыления, которое не всегда бывает надежным.

Таким образом, наследуемая агамоспермия дополняет разнообразие форм семенного размножения. Часто агамоспермия оказывается факультативной и периодически появляются половые формы.

У злаков кроме моноэмбрионии (развития одного зародыша в семязачатке) известны случаи развития в одном семязачатке двух и большего числа зародышей, т.е. полиэмбрионии.

Конечный итог семенного размножения – это семенная продуктивность. Начало интенсивному изучению семенного размножения травянистых растений (в том числе злаков) положили исследования луговедов Т. А. Работнова (1950, 1960). Он впервые ввел понятие **средняя семенная продуктивность**, т.е. среднее число семян на одну особь или генеративный побег. Понятие урожай семян в трактовке Т. А. Работнова – это число семян, продуцируемых видом на единицу площади.

Семенная продуктивность у злаков складывается из следующих элементов: число генеративных побегов на одну особь или единицу площади, число колосков в соцветии, число колосков в соцветии, число цветков в колоске и на один генеративный побег. В свою очередь, по Р. И. Левиной (1981) элементы являются составляющими следующих показателей семенной продуктивности. Во-первых, обязательным показателем является **потенциальная семенная продуктивность (ПСП)** – число семязачатков на единицу учета (генеративный побег или особь), но для злаков – число цветков, так как они имеют односемянной плод – зерновку. Во-вторых, **реальная семенная продуктивность (РСП)** – число спелых неповрежденных семян на единицу учета. В-третьих, отражением воздействия всех встречаемых факторов на пути от заложившейся семязачатки до полноценного семени является отношение реальной к потенциальной продуктивности, называемый **коэффициентом продуктивности ( $K_{пр.}$ )**.

Выделяют две группы факторов, от которых зависит конечный результат многоступенчатого процесса формирования семян: абиогенные (температура, влажность, минеральное питание, световой режим, ветер) и биогенные. Дефектность пыльцы, гибель жизнеспособной пыльцы, вынужденное самоопыление, нарушение суточного ритма цветения - все эти биогенные процессы, вызывая недостаточность опыления, испытывают прямое или косвенное воздействие абиотических факторов. Дефектность семян, отсутствие или нарушение оплодотворения, нарушение эмбриогенеза, недоспевание и повреждение семян также являются существенными биогенными факторами неполноценности семян.

Выделяют две группы факторов, от которых зависит конечный результат многоступенчатого процесса формирования семян: абиогенные (температура, влажность, минеральное питание, световой режим, ветер) и биогенные.

Теперь рассмотрим способы вегетативного размножения у злаков, при котором происходит отделение от материнского организма его частей, способных к самостоятельному существованию, развитию и регенерации - восстановлению целого из части.

Наиболее обширно у злаков представлено вегетативное размножение с помощью корневищ разного происхождения (особенно гипогеегенных) и столонов, укореняющихся в узлах. Новые дочерние зоны кущения дают начало парциальными кустами, способным через некоторое время отделяться и стать самостоятельными. Это происходит при отмирании участков коммуникационных корневищ и столонов, соединяющих их с материнским кустом.

У пырея ползучего по данным Л. А. Жуковой (1995) первые **отбег**и (молодые корневища) появляются в виргинильном состоянии (рис. 48). Отбег формируются из пазушных почек нижних узлов надземных побегов. Число отбегов к молодому генеративному состоянию ( $g_1$ ) увеличивается до 2-13. Общая их длина варьирует от 4 до 40 см, реже - до 100 см. Общая протяженность коммуникационных корневищ в  $g_1$  состоянии крайне незначительна - 6-10 см. Именно виргинильному и молодому генеративному состоянию свойственна наиболее высокая интенсивность захвата территории, составляющая от 1 до 13 отбегов на 1 полицентрическую особь, длина одного корневища колеблется от 20 до 80 см, суммарная длина корневищ составляет 0,3-3,6 м. Число парциальных кустов в полицентрических системах пырея ползучего изменяется от 1-2 у виргинильных, до 16-78 - у средневозрастных генеративных и 1-2 - у растений в субсенильном состоянии. Интенсивность вегетативного размножения зависит от количества почек на корневищах и от частоты нарушений целостности полицентрической особи. **Полицентрическими** называются взрослые особи, имеющие несколько выраженных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления, соединенных между собой коммуникациями (гипогеегенными корне-

вищами, столонами плетями и др.). У злаков такими центрами являются парциальные кусты, при отделении самостоятельно существующие и дающие новые центры.

Благодаря интенсивной регенерации пырей ползучий отлично осваивает пахотные земли, являясь злостным сорняком, и аллювиальные наносы в пойме. Из отрезка корневища в 3-4 см и с 1-2 почками может сформироваться новое растение, неполный онтогенез которого начинается с ювенильного состояния.

Злаки играют значительную роль в луговых экосистемах. Л. А. Жукова (1995) предложила в основу классификации ценопопуляций луговых растений, в том числе и злаков, один из существенных характеристик любой популяции – тип самоподдержания. В луговых экосистемах для ценопопуляций растений Л. А. Жукова предлагает выделять 5 наиболее распространенных типов самоподдержания:

**I. Семенной способ самоподдержания популяций луговых трав.** Характерно для однолетних и малолетних рыхлодерновинных злаков, таких как мятлик однолетний (*Poa annua* L.), костер мягкий (*Bromus mollis* L.), лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus* L.), лисохвост равный (*Alopecurus aequalis* Sobol.) и др. Обычно эти виды встречаются в растительных группировках на залежах, в качестве сорных растений у дорог, на полях, приречных песках и галечниках, на лугах и болотах. Для них характерны высокая семенная продуктивность и наиболее краткий полный онтогенез - они живут 1-2 года, иногда дольше. Являются типичными эксплорентами (от лат. *explere* - выполняющий) - растениями, обладающими низкой ценообразующей мощностью, но способные очень быстро, хотя и на непродолжительный срок, захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями. Их низкая конкурентоспособность приводит к быстрому падению численности и исчезновению ценопопуляций в сомкнутых ценозах.

**II. Семенной и частично вегетативный способ самоподдержания популяций; на последних этапах полного онтогенеза - старческая партикуляция без омоложения клонистов.** Характерен для плотнодерновинных и рыхлодерновинных поликарпических злаков.

Дерновины плотнокустовых растений представлены системой симподиально возобновляющихся полициклических монокарпических побегов (рис. 39). В основании каждого ортотропного монокарпического побега формируется зона укороченных междоузлий с почками возобновления и придаточными корнями. Симподиальная система укороченных оснований монокарпических побегов образует многолетнюю часть плотнодерновинного растения (Серебрякова, 1971). Для луговых плотнодерновинных злаков наиболее существенных механизмов адаптации является высокая интенсивность кущения, приводящая к разветвлению большого числа интравагинальных побегов разных порядков, созданию значительного запаса

спящих почек. Эта жизненная форма отличается высокой конкурентноспособностью из-за мощно развитой корневой системы и плотной дернины сильно влияющих на среду.

Плотнoderнинные злаки являются основными ценозообразователями равнинных и горных степей, полупустынь, болот и лугов. Продолжительность полного онтогенеза этих растений составляет 30-50 и более лет. Обычно наиболее кратким является прегенеративный период (от 2 до 5-10 лет).

У плотнoderнинных злаков основным способом самоподдержания ценопопуляции является семенное размножение. Максимальная семенная продуктивность отмечена в средневозрастном генеративном состоянии. Например, на 1 особь щучки дернистой приходится 245-711 зерновок. Урожай зерновок в популяции колеблется от 1600 до 11,7-50 тыс. на 1 м<sup>2</sup>. У белоуса торчащего семенная продуктивность особи несколько меньше - 200 зерновок, а урожай семян составляет 15 - 21 зерновок на 1 м<sup>2</sup>.

Большая часть зерновок луговика дернистого сохраняется в почве до 20 лет и прорастает порционно, т.е. для регулярного семенного возобновления создается высокий «запас прочности». Вегетативное размножение луговика дернистого и белоуса торчащего осуществляется по типу старческой партикуляции, обеспечивающей самоподдержание популяции при нерегулярном семенном размножении или его отсутствии. Таким образом, происходит более быстрая смена вегетативно возникших неомоложенных особей, выполняющих роль вегетативных диаспор.

У рыхлoderнинных трав процессы самоподдержания ценопопуляций осуществляются двумя способами: семенным и вегетативным (старческая партикуляция). Для растений этой биоморфы характерен достаточно высокий урожай зерновок - от нескольких сотен до десятков тысяч. Например, у мятлика однолетнего 29274 зерновки на 1 м<sup>2</sup>, у душистого колоска - 218-715 зерновок на 1 м<sup>2</sup>. В условиях культуры урожай зерновок в 2-3 раза выше.

Среди рыхлoderнинных злаков предлагается выделить 3 группы видов по длительности полного онтогенеза:

1 группа — длительно живущие рыхлoderнинные злаки (15-30 и более лет), например, ежа сборная, тимофеевка степная.

2 группа — рыхлoderнинные травы со средней продолжительностью онтогенеза (5-15 лет, реже более), например, гребенник обыкновенный, душистый колосок, мятлик болотный, овсяница луговая, полевица гигантская, полевица тонкая, плевел многолетний, тимофеевка луговая.

3 группа — одно-малолетники (1-4 года), например, костер мягкий, лисохвост коленчатый, мятлик однолетний, райграс французский.

Сопоставление биологических свойств и поведения рыхлoderнинных злаков в фитоценозах показывает, что они в разной степени сочетают черты конкурентоспособности и толерантности к различным неблагоприятным

ятным экологическим и ценотическим ситуациям. Являются единственными доминантами или содоминантами.

Рассмотрим III и IV типы самоподдержания ценопопуляций - **семенами и вегетативными диаспорами с разной степенью омоложения, т.е. смешанные типы**. К III типу принадлежат некоторые дерновинно-корневищные, дерновинно-столонообразующие, короткокорневищные, длиннокорневищные злаки. Наземно-столонные относятся к IV типу самоподдержания, у которого усиливается вегетативное размножение сильно омоложенными диаспорами. В различной экологической и ценотической обстановке в популяциях этих биоморф может преобладать то вегетативное, то семенное размножение, а в крайних вариантах — исключительно вегетативное. Поэтому выделенные выше III, IV и V типы самоподдержания носят несколько условный характер и часто рассматриваются как единый смешанный тип самоподдержания (Смирнова, 1987). Однако, как считает Л. А. Жукова (1995), для моделирования ценопопуляции необходима более детальная классификация, точно учитывающая долю каждого способа размножения в конкретных ситуациях. Поэтому целесообразно сохранить более дробное деление типов самоподдержания.

Вышеперечисленные биоморфы злаков являются полицентрическими. Для них существенное значение имеют длительность жизни каждого элемента в самой системе и после его отделения; темпы его дальнейшего разрастания и размножения, способность проникновения на занятые территории и быстрота захвата освободившихся микроучастков. Поэтому длина коммуникаций и отбегов корневищ, столонов, корней размножения, темпы их прироста, число возникающих центров закрепления (побегов и парциальных кустов) играют большую роль в оценке конкурентных свойств каждой ценопопуляции и ее роли в сообществе.

Длительность полного онтогенеза этих злаков точно неизвестна. В посевах многолетних трав она у пырея ползучего, предположительно, составляет 10-15 лет. Продолжительность жизни парциального куста или побега составляет от 2-3 до 8-10 лет. Пырей обычно размножается зерновками, которые прорастают на свободных территориях: первичном аллювии, на залежах, по обочинам дорог. Первичная инвазия возможна и с помощью участков корневищ. Как правило, при первичной инвазии приживается небольшое число проростков и ювенильных растений; темп их развития высок при благоприятно складывающейся экологической ситуации и отсутствии конкуренции.

Наиболее ярко выраженными признаками толерантности является способность пырея к регенерации. Выше упоминалось, что новая особь может образоваться из короткого отрезка корневища в 3-4 см и с 1-2 почками, начинаясь с ювенильного состояния. Именно это позволило пырею освоить пахотные земли и стать одним из злейших сорняков. Для пойменных лугов, в первую очередь, в прирусловой пойме, эта способность пырея к регене-

рации имеет большое значение при повреждении растений в период половодья и при образовании аллювиальных наносов (Работанов, 1974).

Таким образом, ценопопуляции большинства злаков разных жизненных форм состоят из элементов семенного и вегетативного происхождения, развивающихся по сокращенной онтогенетической программе. Это обеспечивает более быструю смену поколений в популяционных потоках.

**V тип - самоподдержание происходит исключительно вегетативным путем.** Например, у видов, способных к живорождению и у видов различных биоморф в различные периоды жизни ценопопуляций.

### Контрольные вопросы

1. Раскройте понятия «амфимиксис», «апомиксис» и «агамоспермия».
2. Какие основные формы агамоспермии различают?
3. В чем сущность и отличительные черты нерегулярного и регулярного апомиксиса?
4. Закончите предложение: эмбриодогения - это форма ...
5. Объясните отличия адвентивной эмбрионии от гаметофитного апомиксиса?
6. В чем практическое значение форм апомиксиса?
7. Дайте определение понятию «эмбриоид».
8. У каких злаков и какие формы агамоспермии выявлены?
9. Из каких элементов складывается семенная продуктивность у злаков?
11. Объясните сущность показателей семенной продуктивности?
12. Чем можно объяснить разные показатели  $K_{пр}$  злака (0,12; 0,53 и 0,95) в разных ценопопуляциях.
13. Какие способы размножения характерны для:
  - а) полицентрических злаков?
  - б) рыхлодерновинных поликарпиков?
  - в) ломкоколосника ситниковидного?
14. Чем Вы объясните разную длительность полного онтогенеза у злаков с разным типом самоподдержания?

## ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СЕМЕЙСТВА

Таксономия – это учение о принципах и практике классификации организмов на соподчиненные ранги или уровни, т.е. таксономические категории (вид, род, семейство и т.д.). В отличие от абстрактных таксономических категорий таксоны конкретны. **Таксоны** – это реально существующие или существовавшие группы организмов, отнесенные в процессе классификации к определенным таксономическим категориям. По Н. Н. Цвелеву (1995), таксоны – это обособившиеся в процессе эволюции иерархические наиндивидуальные уровни или категории биоты, характеризующиеся определенной совокупностью признаков, ареалом и экологией, а также некоторой устойчивостью во времени и пространстве до наступления критического для каждого конкретного таксона периода в его истории.

Семейство Злаки традиционно считается «трудным» для таксономического исследования из-за очень большого разнообразия и значительного полиморфизма.

Изучением семейства злаков занимались крупные систематики XIX века: немецкий ученый Э. Хаккель, первый российский агростолог К. А. Триниус, А. Гризобах, позже (XX век) В. Л. Комаров, Р. Ю. Рожевиц, С. А. Невский и др. К. А. Триниусом было описано огромное количество новых видов злаков, что отражается в самом авторстве видов.

Долгое время общепринятой была система Э. Хаккеля (1887), построенная по принципу постепенного усложнения строения колосков: от одноцветковых колосков к многоцветковым. Хаккель впервые ввел в систематику категорию **трибы** - промежуточную таксономическую категорию между подсемейством и родом, объединяющую близкие роды. Он считал самыми примитивными трибы сорговых и просовых, обычно имеющих колоски с одним развитым цветком, и поместил их в начале своей системы. В конце системы оказались бамбуковые, многие из которых имеют многоцветковые колоски очень примитивного строения. По этой системе были расположены злаки и во «Флоре СССР» (1934), и в региональных сводках вплоть до 60-70 гг. XX века.

Однако позже накопилось много новых данных, которые позволили коренным образом пересмотреть систему Хаккеля. Стало ясно, что основным направлением эволюции генеративных органов злаков было не усложнение, а, напротив, упрощение в результате перехода от энтомофилии к анемофилии. Таким образом, критерием эволюционной продвинутости (специализации) у злаков является степень вторичного упрощения колосков и цветков: уменьшение количества цветков в колоске, редукция околоцветника (чешуй и пленок), частей андрогцея и гинецея.



Все более значимыми при исследованиях по систематике растений становятся хромосомные числа: их используют при анализе взаимоотношений таксонов и путей эволюции. В классической работе «Кариосистематическое исследование семейства злаковых» Н. П. Авдулов (1931) установил ряд важных закономерностей в эволюции злаков:

1. Величина хромосом и их основное число ( $x$ ) в семействе злаков являются признаками постоянными в пределах большинства родов и даже триб.

2. В пределах рода процесс формо- и видообразования осуществляется главным образом путем полиплоидии. В эволюционных процессах, выходящих за пределы рода, главную роль играют неполиплоидные отношения.

3. Мелкие хромосомы при высоком основном числе равном 12, характерны преимущественно для древних тропических злаков (трибы арундиinarieвые, бамбуковые). Более молодые в эволюционном отношении злаки имеют крупные хромосомы и малое основное число, равное 5, 6, 7 и 9 (трибы мятликовые, овсовые и др. внетропические злаки). Расцвет семейства произошел при основном числе 7.

В последнее время у некоторых видов злаков были открыты ещё более низкие основные числа, равные 4, 3 и даже 2. Оказалось, что эти виды являются далеко продвинутыми по пути эволюции, что подтверждает правильность вывода Авдулова о направлении эволюции семейства в сторону уменьшения основного числа.

Увеличение размеров хромосом Н. П. Авдулов связывает с защитой организма от холода, основываясь на том факте, что мелкохромосомные виды в своем распространении приурочены к тропикам и субтропикам, а крупнохромосомные распространены в умеренных и холодных поясах земного шара.

Противоположного мнения придерживается Н. Н. Цвелев (1976). Согласно своей гипотезе горного происхождения злаков, он считает, что эволюция шла от крупных хромосом к более мелким. Мелкохромосомность тропических злаков объясняет не её первичность в пределах семейства, как считал Авдулов, а приспособлением злаков к более теплему климату равнин, т.е. ксеро-морфогенезом. Таким образом, тропические злаки оказываются более специализированными, чем внетропические.

В целом же общепризнанно, что кариологические данные представляют собой ценный диагностический признак. Однако до сих пор лишь около 1/3 всех видов злаков земного шара изучены в отношении хромосомных чисел.

Основой современной систематики остаются морфолого-анатомические данные. В систематике злаков используются многие ус-

тойчивые и специфичные в пределах рода и даже трибы признаки микро-структуры:

- анатомические признаки: характер расположения клеток хлоренхимы, проводящих пучков, строение обкладок сосудистых пучков, строение эпидермы (форма клеток устьиц, трихом и окремневших клеток) и др.;

- детали строения цветка (лодикул, гинецея); зародыша, проростков, крахмальных зерен и др.

Из макроморфологических признаков, как было рассмотрено выше, важное систематическое значение придается жизненной форме, типологии побегов, их структуре и функциям, особенностям влагалищно-пластиночного сочленения (характер язычка, степень замкнутости, опущенности влагалища), форме листовой пластинки, характеру ее поверхности и т.д. В репродуктивной сфере важны признаки общих соцветий, колосков, антеция, его частей, широкий спектр признаков чешуй, признаки каллуса, оси колоска.

В последние годы начинают использовать паразитологические данные в систематике злаков. Специфичность взаимоотношений облигатного паразита и растения-хозяина позволяет получить важную информацию о родственных отношениях у злаков (Пробатова, 1993).

Таким образом, современные систематики решают вопросы таксономии, подтверждают филогенетические связи, разрабатывают и уточняют филогенетические системы злаков на основании комплекса признаков.

Известны ряд систем злаков зарубежных авторов: системы Хаббарта (1959), Прата (1960), Пильгера (1954), Татеоки (1957), Стебинсона и Крамптона (1961). Разные авторы, по-разному трактующие объем вида, насчитывают в семействе злаков 7000 (Прат, 1960), 10000 (Тахтаджян, 1966), 10300 видов (Цвелев, 1987).

В настоящее время семейство злаков делится на ряд подсемейств и триб. Число подсемейств, принимаемое разными авторами, колеблется от 2 до 13, но более общеприняты 6. Перечислим эти подсемейства:

1. Подсемейство бамбуковидные (бамбукообразные) - *Bambusoidea*.
2. Подсемейству рисовые - *Oryzoideae*.
3. Подсемейство мятликовые - *Pooideae*.
4. Подсемейство тростниковые - *Arundinoideae*.
5. Подсемейство полевищниковые - *Eragrostideae*.
6. Подсемейство просовые - *Panicoideae*.

Существенным вкладом в систематику злаков служит классическая сводка Н. Н. Цвелева (1976) «Злаки СССР». В этой монографии автор выделяет лишь 2 подсемейства: Бамбуки (*Bambusoidea*) с 3 трибами и Настоящие злаки (*Pooideae*) с 28 трибами (всего 31 триба). В последующей работе (Цвелев, 1987) система пересмотрена: подразделение на 2 подсемейства сохранено, но первое подсемейство, названное Бамбукообразные злаки, делит

ся на 14 триб, а подсемейство Настоящие злаки - на 27 триб (всего 41 триба). Таким образом, количество триб увеличено на 10.

Обработка злаков СССР Н. Н. Цвелева имела большое значение для развития региональной агроэкологии – науки о злаках. Проводится критическое изучение таксономического состава злаков флоры регионов, составляются ключи для определения родов и видов, уточняются сведения о географическом распространении и эколого-фитоценологических особенностях видов, изучается эндемизм и разрабатываются принципы охраны генофонда злаков региона, обобщаются и дополняются сведения о полезных свойствах злаков регионов.

Рассмотрим характеристику 6 подсемейств и основные трибы.

**1. Подсемейство бамбуковидные** (бамбукообразные) *Bambusoideae*. Принимается всеми систематиками. Отличается большим разнообразием жизненных форм (от древовидных бамбуков до многолетних и однолетних трав) и строения генеративных органов.

Стебли часто с большим количеством расставленных узлов и разветвленные в верхней части. Листовые пластинки бамбуков обычно ланцетны. В отличие от других злаков листья, как правило, с черешками разной длины. Черешок соединен с расщепленным до основания влагалищем, имеющим на верхушке ушки. Анатомия листовой пластинки бамбукоидная. У большинства бамбуковых листовые пластинки имеют хорошо развитые поперечные анастомозы между параллельно проходящими основными жилками. Общее соцветие – различного облика метелка. Тип зародыша обычно бамбукоидный. Хромосомы мелкие;  $x=9, 10, 11, 12$ , редко 7, 23.

У представителей подсемейства встречаются признаки, совершенно несвойственные другим злакам:

- мутовчатое расположение боковых ветвей;
- стреловидные и сердцевидные листовые пластинки;
- очень длинные черешки (до 25 см);
- перистое жилкование листовых пластинок;
- многочисленные тычинки, срастающиеся в трубку нитями;
- более или менее одревесневающие стебли-соломины, достигающие 35-45 м высоты и 10-20 см толщины. Как правило, древовидные бамбуковые цветут один раз в 30-120 лет и после этого погибают, т. е. являются многолетними монокарпиками. Изредкости цветения они все еще недостаточно изучены. Травянистые же бамбуковые цветут ежегодно;
- орехообразные или костянообразные плоды и т. п.

Бамбуковые с одревесневающими стеблями сохранили много примитивных признаков:

- большое (более 9) и неопределенное число жилок на цветковых чешуях;

- большое количество цветков в колосках, которые даже ветвятся (поэтому в пазухах нижних цветковых чешуй образуются не цветки, а многоцветковые колоски, но без колосковых чешуй);

- 3 крупные лодикулы;

- 6 тычинок;

- 3 рыльца.

Бамбуковые – наиболее «тропическое» из всех подсемейств. В основном это лесные растения. Бамбуковые с одревесневающими стеблями также в основном тропические растения, но среди них имеется целый ряд субтропических родов. Несколько видов рода саза (*Sasa*) высотой до 2,5 м встречается даже в России на Южном Сахалине и Южных Курилах. Саза курильская (*Sasa kurilensis*) дальше всех других бамбуковых проникает на север: на Сахалине до 51° с. ш. Древовидные бамбуковые поднимаются в горы выше травянистых: в Андах до 4000 м, в Гималаях некоторые виды до 3300 м, в горах Африки до 3000 м над уровнем моря. Наибольшее количество родов бамбуковых с одревесневающими стеблями (около 22) сосредоточено в Восточной и Южной Азии, в Америке их 15, на Мадагаскаре - 8, в Африке - 3, в Австралии - 2, в Новой Каледонии - 1. В горах распространен род арундинария, а в тропических областях - род бамбук (*Bambusa*).

Подсемейство делят на 10-14 триб, включающих 111 родов и 1136 видов.

Травянистые бамбуковые распространены исключительно в тропиках, большинство их (20 родов) сосредоточено в Центральной и Южной Америке, 5 родов - в Африке и т. д. Они не поднимаются в горы выше 850 м над уровнем моря. Травянистые бамбуковые делят на 7 - 8 триб на основании особенностей строения колосков, частей цвета или вегетативных органов. Большинство из них включают всего 1 (трибы стрептогиновых - *Streptogyneae*, стрептохетовых - *Streptochaeteae*, аномохловых - *Anomochloaeae* и бюргерсиохловых - *Buergersiochloaeae*) или 2 рода (триба лептосписовых, или фарусовых - *Leptaspideae*). Триба париановых (*Parianeae*) включает 2-3 рода с распадающимися на членики колосовидными соцветиями с раздельнополыми одноцветковыми колосками, мужские цветки с 2 или 10-40 тычинками. Самая крупная триба травянистых бамбуковых олировые (*Olygeae*) включает 14 родов, распространенных в тропической Америке, но один из видов - олира широколистная (*Olyra latifolia*) - широко распространился и в тропиках Старого Света. Однополые одноцветковые колоски олировых собраны в метелки или кисти.

Бамбуковые с одревесневающими стеблями делят на 6-7 триб. Самой примитивной из них по строению колосков является триба арундинариевых (*Arundinarieae*), к которой принадлежит 8-10 родов, распространенных главным образом в субтропических и умеренно теплых областях Восточной и Юго-Восточной Азии. Кроме того, некоторые виды арундинарии (*Arundinaria*) в более широком понимании этого рода встречаются в Север-

ной Америке (до 40° с. ш.), а также в горных районах тропиков Африки, Южной Азии и Австралии. Для этой трибы характерны лептоморфные (греч. leptos – тонкий) корневища (тонкие, моноподиальные с полыми длинными междуузлиями), относительно невысокие и слабодревесневающие стебли, многоцветковые колоски, собранные в метелки или кисти. Цветки имеют 3 довольно крупные лодукулы, часто 6 тычинок и 3 рыльцевые ветви.

Близка с арундиinarieвыми триба шибатеевых (Shibataeae), имеющая 3-4 рода. Основные отличия: более сильное одревеснение и разветвление стеблей, меньше цветков в колосках, образующихся в большом количестве на сильно разветвленных цветущих ветвях и часто окутанных чешуевидными или имеющими очень мелкие пластинки верхушечными листьями. Наиболее известен род филлостаксис, или листоколосник (Phyllostachys), многие виды которого культивируются в качестве технических и декоративных растений. Во многих странах особенно распространен филлостаксис бамбуковидный.

В отличие от двух предыдущих триб представители трибы бамбуковых (Bambuseae) имеют пахиморфные (греч. pachys – толстый) корневища, т. е. короткие и толстые, симподиальные, с заполненной сердцевинной ассимметричными междуузлиями, ширина которых больше длины. Колоски у них обычно многоцветковые, с обоеполыми цветками, расположенные по одному или группами на цветущих ветвях; тычинок 6, реже 3, 2-3 (4) рыльцевые ветви. Плоды иногда орехообразные или костянообразные. Это довольно полиморфная триба, объем которой не вполне ясен, так как к ней продолжают относить целый ряд родов с недостаточно выясненным систематическим положением, распространена в тропических странах обоих полушарий, преимущественно в Юго-Восточной Азии. Лишь наиболее крупный (около 80 видов) род трибы бамбук (Bambusa) встречается за пределами Азии - в тропиках Америки и Австралии.

Следующая монотипная триба окситенантеровых (Oxytenanthereae) приурочена к тропической Африке. Характерные признаки трибы - общее соцветие головчатое шаровидное, цветки без лодукул, нити 6 тычинок сросшиеся в трубку, рылец 3.

Триба дендракаламусовых (Dendrocalameae) включает 3-4 рода, имеет афроазиатский ареал и во многом сходна с трибой бамбуковых. Триба ягодоносных (Bacciferae) состоит из 8 родов. Эта триба подразделяется разными авторами на ряд триб.

**2. Подсемейство рисовые *Oryzoideae*.** Выделяется в особое подсемейство на основании наличия диффузной хлоренхимы, 6 тычинок в цветке, проростков с несколькими чешуевидными листьями. Эти же признаки являются общими с бамбукообразными. По жизненной форме однолетние или многолетние травы. Пластинки листьев линейные или линейно-

ланцетные, язычки перепончатые. Влагалища почти до основания расщепленные, без ушек. Анатомия листовой пластинки фестукоидная.

Общие соцветия метелкообразные, реже кистевидные. Для представителей этого подсемейства характерны сплюснутые с боков колоски с одним развитым обоим цветком, но часто еще с 2 нижними недоразвитыми цветками. Ось колоска с сочленением над колосковыми чешуями, которые, однако, сильно редуцированы. Нижние цветковые чешуи с 3—9 жилками, остистые или безостые. Лодикулы 2, свободные, цельные или двуплостные. Тычинок 6 (редко 3 или 1), завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с линейным рубчиком. Зародыш небольшой, с эпибластом, смешанного типа (оризоидный). Крахмальные зерна сложные, фестукоидного типа. Хромосомы мелкие,  $x=12$ . Подсемейству принадлежит 13 родов и 70 видов.

Подсемейство рисовые (*Oryzoideae*) во многих отношениях (например, по анатомии листьев, строению зародыша и проростков) занимает как бы промежуточное положение между бамбуковыми и мятликовыми.

Представители подсемейства распространены главным образом в тропиках и субтропиках, но заходят довольно далеко и в умеренно теплые зоны обоих полушарий. Это наиболее гидрофильное подсемейство из влаголюбивых и водных растений.

К подсемейству прежде относили лишь одну трибу рисовых, в последнее время к ней присоединяют еще 2 тропические трибы.

Самая большая триба подсемейства - рисовые (*Oryzeae*) - объединяет 9-10 родов, виды которых являются прибрежными или болотными. Из них наиболее известен рис, один из видов которого - рис посевной (*Oryza sativa*) - одно из основных пищевых растений в тропиках и субтропиках. В теплых районах России встречается близкий к рису болотный вид леерсии рисовидная (*Leersia oryzoides*) - пример злака с клейстогамными колосками, скрытыми во вздутом влагалище верхнего стеблевого листа.

Из родов с однополыми колосками, иногда выделяемых в самостоятельную трибу зизаниевых (*Zizanieae*), наиболее известен водяной рис, или зизания (цицания) (*Zizania*) с 4 видами. Зизания широколистная (*Zizania latifolia*) встречается в Восточной Азии, а 3 вида в Северной Америке. Довольно крупные зерновки зизании служат хорошим кормом для травоядных животных и водоплавающей птицы. Поэтому в России они интродуцированы в водоемы охотничьих хозяйств. Прежде зерновки зизании использовались также в пищу индейцами Северной Америки, а молодые побеги и корневища зизании широколистной (особенно основания побегов, пораженные особым видом головневого грибка) и в настоящее время используются в Китае в качестве овоща.

Зизания и леерсия нередко встречаются в довольно глубоких водах, но среди рисовых есть и настоящие водные растения, например юж

поазиатская гигрориза (*Hugrogyza*) с розетками коротких и широких листьев, плавающих на поверхности воды с помощью вздутых влагалищ.

Триба филлорахисовых (*Phyllorachideae*) включает 2 рода, распространенных во влажных тропических лесах Африки и Мадагаскара. Отличительные признаки трибы: однополые колоски, образующие односторонние колосья с листовидно расширенной осью, и листья с широколанцетными, у основания стреловидными пластинками, не встречающиеся у всех других злаков.

Триба эрхартовых (*Erharteae*), состоящая из 3-4 родов, распространена в тропических и умеренно теплых областях Южной Африке, а также в Австралии и Новой Зеландии.

**3. Подсемейство мятликовые *Pooideae*.** К нему принадлежит большинство внетропических злаков, а из тропических обычно высокогорные. Виды многочисленных родов - обычные растения умеренных широт. Подсемейство характеризуется более полным набором признаков фестукоидного типа: анатомия листьев, строение зародыша, лодикул, крахмальных зерен и др. Хромосомы крупные, реже средние и мелкие,  $x=7$ , редко 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13 или 19.

Из 12-15 принадлежащих подсемейству триб, рассмотрим только важнейшие и наиболее известные.

К **трибе пшеницевых (*Triticeae*)** принадлежат 24 рода и 441 вид, распространенных во внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков. Представители этой трибы легко узнаются по общему колосовидному соцветию. Колоски (обычно крупные многоцветковые) расположены двумя или несколькими правильными продольными рядами на неразветвленной оси колосьев. Нижние цветковые чешуи с (3) 5-9 (11) жилками, часто остистые, лодикеры 2, обычно цельные. Завязь и зерновки на верхушке густоволосистые. Зерновка крупная эллипсоидальная с линейным рубчиком, крахмальные зерна простые, разной величины, без граней. Хромосомы крупные,  $x=7$ .

К этой трибе относятся такие важнейшие продовольственные и кормовые культуры, как пшеница (*Triticum*), рожь (*Secale*) и ячмень (*Hordeum*). Многие многолетние злаки из родов пырей (*Elytrigia*), житняк (*Agropyron*), пырейник (*Elymus*), колосняк (*Leymus*), ячмень (*Hordeum*), ломкоколосник (*Psathyrostachys*) играют большую роль в сложении растительных сообществ.

Колоски пшеницы и ржи располагаются на оси сложного колоса по одному двумя правильными рядами. Соцветия пшеницы и ржи различаются по строению колосковых чешуи, которые у ржи ланцетно-линейные или линейные, постепенно переходящие в короткую ось. У пшеницы они продолговатые, часто широкие, острокилеватые, на верхушке с 2 зубцами, из которых один переходит в короткую ось.



У ячменя на каждом узле общего соцветия располагаются по 3 колоска, но боковые колоски каждой группы обычно недоразвиты и расположены на коротких ножках. Поэтому рассматривать колос надо очень внимательно. Кроме того колосковые чешуи очень узкие, щетиновидные и смещены на наружную сторону колосков.

У пырея и пырейника колоски расположены в узлах колосьев по 1, а у ломкоколосника и колосняка чаще всего группами по 2-3, реже по 1 или 4.

Представители **трибы костровых Bromaeae** (9 родов и 108 видов) во многом сходны с пшеницевыми (по анатомии листьев, форме лодикул, типу крахмальных зерен, строению завязи и зародыша), но имеют метелкообразные или кистевидные общие соцветия, замкнутые почти по всей длине влагалища листьев и зародыш без эпибласта. Колоски сидят по одиночке на длинных ножках, с 3-15 (20) обоеполыми цветками. Нижняя цветковая чешуя с 5-11 (13) жилками, часто остистые. Хромосомы крупные,  $x=7$ . К костровым принадлежит обычный в умеренной зоне длиннокорневищный луговой вид - кострец безостый (*Bromopsis inermis*) - ценнейший кормовой злак, введенный в культуру. Среди костровых много однолетников, преимущественно средиземноморских эфемеров.

У представителей **трибы овсовых Aveneae** (более 50 родов) общее соцветие метелка, реже кисть, колосковые чешуи почти перепончатые и обычно нижние цветковые чешуи с остью, отходящей не от верхушки, как у многих костровых и мятликовых, а от их спинки и часто коленчато-согнутых. Влагалища листьев овсовых обычно почти до основания расщепленные, как и у трибы мятликовых. К овсовым принадлежит овес посевной (*Avena sativa*) - одно из важнейших пищевых и кормовых растений. Довольно крупные немногочетковые колоски овса собраны в метелковидные общие соцветия, а ость нижней цветковой чешуи обычно недоразвита. Более длинные коленчато-согнутые ости имеет близкий дикорастущий вид - овес овсюг (*Avena fatua*), являющийся злостным сорняком посевов овса посевного. К овсовым принадлежат также многие степные и луговые злаки (тонконог, овсец, трищетинник, райграс и др.). Виды овсовых с одноцветковыми колосками представлены многими луговыми, болотными и лесными растениями из родов полевица и вейник.

Из овсовых в качестве самостоятельных триб раньше выделялась триба полевицевых (*Agrostideae*) с одноцветковыми колосками (вейник, полевица).

Представители **трибы мятликовых Pooae** отличаются от овсовых более мелкими колосковыми чешуями, не отличающимися по консистенции от нижних цветковых чешуй, и верхушечными остями, если последние имеются. К трибе принадлежат 2 крупнейших рода внетропических злаков - мятлик и овсяница с многочисленными луговыми, лесными, болотными и степными видами. Также относятся роды плевел, бескильница, ежа и др.

Н. Н. Цвелев (1987) принимает трибу мятликовых в более широком объеме, включая в нее и трибу овсовых, и объединяет в эту трибу 157 ро-

дов и 2079 видов. Это наиболее крупная и наиболее полиморфная из триб «фестукоидной» группы. Широко распространена во всех внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков.

К овсовым и мятликовым примыкает небольшая **триба тимофеевых Phleaeae** с 19 родами и 126 видами. В умеренной зоне наиболее известны 3 рода – тимофеевка (*Phleum*), лисохвост (*Alopecurus*) и бекмания (*Beckmannia*) – ценные луговые виды. Некоторые виды введены в культуру. Общие соцветия обычно очень густые колосовидные, часто цилиндрической формы, иногда головкообразные метелки. У лисохвоста и тимофеевки цилиндрической форм, называемые «ложными колосьями», или султанами. Колоски с 1 (timoфеевка, лисохвост, бекмания) или многими обоепольными цветками. Эта триба очень близка к предыдущей, отличаясь от нее главным образом рыльцами на длинных, часто срастающихся основаниями друг с другом столбиками. Среди этой трибы довольно часто встречаются различные срастания чешуй колоска, редукция лодикул, а иногда и верхних цветковых чешуй.  $X=7$ , реже 5, 6 или 9.

Также небольшая **триба перловниковых Meliceae** включает 9 родов и 150 видов. Отличается от предыдущих триб строением лодикул, как бы обрубленных сверху и слипающихся друг с другом спереди, более длинными расставленными стилодиями, а также замкнутыми почти по всей длине влагалищами листьев и основным числом хромосом, равным 9 или 10 (а не 7). Перловник поникший (*Melica nutans*) – обычный лесной вид, а несколько видов манника (*Glyceria*) – обычные болотные и прибрежные растения в умеренной зоне.

**Триба ковыльевые Stipeae** включает 18 родов и 432 вида. Близка к трибе Poeae, но обладает таким примитивным и свойственным многим бамбукам признакам, как 3 относительно крупных лодикул. В других отношениях высоко специализирована. Колоски с 1 цветком, нижние цветковые чешуи с 3-5 (7) жилками, остистые. В эпидермисе листьев присутствуют гантелевидные кремневые клетки. Основное число хромосом варьирует:  $x=11, 12, 22$ , редко 7, 9, 13, 17. Ареал трибы занимает умеренно теплые области обоих полушарий и горы тропиков. Самые известные роды ковыль (*Stipa*) и чий (*Achnatherum*). Многие виды ковыля являются эдификаторами и доминантами прежде широко распространенных в степной Евразии ковыльных степей. Многочисленны ковыльевые и в полупустынных районах Евразии и Америки.

**Триба белоусовых (Nardeae)** монотипна, имеет только 1 род и 1 вид – белоус торчащий (*Nardus stricta*). Ареал внетропический – Европа, Юго-Западная Азия и восток Северной Америки. Имеются изолированные местонахождения в Сибири близ Байкала. Этот вид обособлен от остальных внетропических злаков. Общие соцветия – узкие, односторонние колосья, колосковые чешуи редуцированы, в единственной цветке колоска отсутст-

вуют лодикулы, завязь голая, рыльце 1. Хромосомы довольно крупные,  $x=13$ .

**4. Подсемейство тростниковые Arundinoideae.** Имеет много общих черт с мятликовыми. Для тростниковых характерны линейные или линейно-ланцетные листовые пластинки, язычок из ряда волосков, расщепленные влагалища, особый, так называемый арундиноидный тип анатомии листьев (обкладка проводящего пучка двойная, но лучше развита внешняя, хлоренхима диффузная, редко венцовая) и арундиноидный тип строения зародыша. Общие соцветия метелкообразные или кистевидные. Колоски с (1)2-11 обоюполюми, редко раздельнополюми цветками. Нижние цветковые чешуи с остистые или безостые. Лодикул 2 (3), завязь голая. Зерновки эллипсоидальные, крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие, при основном числе равном 6, 9 или 12. Подсемейство представлено лишь немногими очень обособленными родами, в том числе обычным для лесной зоны видом - тростником обыкновенным. К этому подсемейству относят 4 трибы, но Н. Н. Цвелев (1987) объединяет их в одну – трибу арундовых (Arundineae).

Триба молиниевых (Molinieae) с единственным родом молиния (*Molinia*), включающим всего 3-5 вида, распространена в Европе, Северной Африке, Западной и Восточной Азии. Восточноазиатские виды иногда выделяются в особый род молиниопсис (*Moliniopsis*). Характерная особенность распространенной в Европе молинии голубой (*Molinia coerulea*) – наличие в генеративном побеге (высотой 40-180 см) почти только одного, но очень длинного междоузлия под соцветием.

Триба тростниковых (Arundineae) включает всего 2 рода: тростник (*Phragmites*) с 5 видами и арундо (*Arundo*) с 3 видами, для которых характерны высокие многоузловые стебли, сильно развитые корневища и многоцветковые колоски, несущие длинные волоски. Тростник обыкновенный (*P. australis*) является почти космополитом и образует большие заросли по берегам водоемов, в болотистых лесах. Арундо тростниковый распространен главным образом в Средиземноморье, Западной, Средней и Южной Азии.

Триба кортадериевых (Gortaderieae) монотипная. Род кортадерия, или пампасская трава (*Cortaderia*), включает около 25 видов, распространенных в Южной Америке и Новой Зеландии. Отличается от родов трибы тростниковых прежде всего габитуально. Это высокие растения, образующие очень густые дерновины с узкими и жесткими листьями. Двудомная кортадерия Селло, или пампасская трава (*C. selloana*), введена в культуру как декоративное растение.

Триба дантониевых (*Danthonieae*) приурочена главным образом к южному полушарию. По многим признакам эта триба занимает промежуточное положение между подсемействами тростниковых и полевищковых. Кроме того, многие роды трибы (особенно виды дантонии — *Danthonia*) по внешнему облику очень сходны с родами трибы овсовых из подсемейства мятликовых.

**5. Подсемейство полевичковые Eragrostideae.** Характеризуется хлоридоидным (или эрагостоидным) типом анатомии листовой пластинки (склеренхимная и паренхимная обкладки сосудистых пучков хорошо развиты, хлоренхима венцовая, радиально расположенная вокруг сосудистых пучков) и строения зародыша. По этим признакам полевичковые сходны с паникоидными злаками, но по внешним морфологическим признакам имеют большое сходство с подсемействами мятликовых и тростниковых. Общее соцветие – раскидистые или сжатые метелки или соцветие состоит из пальчато расположенных колосовидных веточек. Единственным видом флоры России с пальчатым соцветием является свинорой пальчатый, или бермудская трава (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.), распространенный в степной зоне. Характерный признак подсемейства – 1-3 жилки на колосковых чешуях. Цветковые чешуи не прилегают плотно к зерновке.

Полевичковые – большое и преимущественно тропическое подсемейство, приуроченное главным образом к засушливым районам тропиков. Из 8—10 триб этого подсемейства рассмотрим только важнейшие.

Триба прибрежницевые (*Aeluropodeae*) – небольшая триба галофильных злаков со стелющимися надземными побегами, многоцветковыми колосками и большим количеством (7-11) хорошо заметных жилок на нижней цветковой чешуе. Кроме широко распространенного на солончаках Евразии и Северной Африки рода прибрежница (*Aeluropus*), к ней принадлежат еще 3-4 американских рода, из которых дистихлис (*Distichlis*) представлен многими видами в североамериканских прериях.

Триба хохолконосниковых (*Pappophogae*) включает 4 рода, распространенных в тропических, субтропических, а отчасти и в умеренно теплых областях обоих полушарий. Соцветия очень густые колосовидные. Колоски с 2-3 цветками, только нижний цветок обоеполюй. Наиболее характерным признаком является строение нижних цветковых чешуй: многочисленные жилки чешуй переходят на верхушке в ости. Количество остей достигает 5-23, они шероховатые или перистоволосистые.

Триба полевичковых (*Eragrostideae*), объединяющая более 50 родов, выходит за пределы тропиков. Соцветие – метелка из многоцветковых или одноцветковых колосков. В России наиболее обычны змеевка (*Cleistogenes*) – преимущественно степные и полупустынные растения с клейстогамными волосками во влагиалищах стеблевых листьев, и полевичка (*Eragrostis*), некоторые виды которой являются сорняками полей и плантаций различных культур. Род скрытница (*Crypsis*) (однолетники, обитающие на прибрежных отмелях, солончаках и песках) и широко распространенный в тропиках род споробол (*Sporobolus*), имеют одноцветковые колоски в метелкообразных обличиях соцветиях и зерновки с семенем, не слипающимся с околоплодником (перикарпием). Это так называемые мешочкообразные вскрывающиеся зерновки. На этом основании иногда их выделяют в особую трибу спороболовых (*Sporoboleae*).

Триба свиноевые, или хлорисовые (*Cynodonteae*, или *Chlorideae*) отличается от предыдущей лишь упорядоченным расположением колосков на одной стороне колосовидных веточек, расположенных, в свою очередь, очередно или пальчато на оси общего соцветия, а также более частой редукцией количества цветков в колосках до 1-2. Хромосомы мелкие,  $x=9$  или 10. Многие авторы обе трибы объединяют под приоритетным названием свиноевые. Во внетропической Евразии представлены лишь немногие виды этой трибы, из которых наиболее известен злостный сорняк тропических и субтропических культур — свиной пальчатый (*Cynodon dactylon*). Этот вид имеет длинные ползучие подземные побеги и стелющиеся надземные побеги с соцветиями из 3—8 пальчаторасположенных колосовидных веточек. Для прерий Северной Америки очень характерны трава бизонов (*Buchloe dactyloides*) и многие виды рода бутелуа (*Bouteloua*), имеющие там большое значение в качестве пастбищных кормовых растений.

Триба триостренницевых (*Aristideae*) высокоспециализирована и ее два рода триостренница (*Aristida*) и селин (*Stipagrostis*), содержащие вместе более 300 видов, приурочены к аридным районам — пустыням и полупустыням обоих полушарий. Общие соцветия метелкообразные или кистевидные, колоски с 1 цветком. Нижние цветковые чешуи с 1-3 жилками, на верхушке с трехраздельной остью. Хромосомы мелкие,  $x=11$ . Во многих отношениях сходны с родами трибы ковылевых в подсемействе мятликовых, но ось нижних цветковых чешуй разделена на 3 ветви. У видов триостренницы все ветви ости голые, а у видов селина все или только одна из ветвей перистоволосистые, играющие роль высокоспециализированного летательного аппарата, подобного перистым остям ковылей. Виды рода селин играют существенную роль в песчаных пустынях Средней Азии. Длинноостистые виды селина (например, селин паутинистый — *S. arachnoidea*) из Средней Азии не уступают по красоте перистым ковылям.

**6. Подсемейство просовые *Panicoideae*** — это наиболее высоко специализированное подсемейство. Для него характерен полный набор паникоидных признаков: типы анатомического строения листовых пластинок, строения лодикул, зародыша, проростка, крахмальных зерен. Общие соцветия и колоски отличаются большим полиморфизмом и сложно построены. Особенно распространено строго определенное расположение колосков по одному или группами по 2-3 на колосовидных веточках. Колоски с 2 цветками, но нижний цветок, как правило, редуцирован, хотя от него остаются 1-2 цветковых чешуи. Хромосомы мелкие  $x=9$  или 10, редко 5, 7, 8, 11-15, 17, 19.

Две основные трибы подсемейства соответствуют двум основным направлениям эволюции в строении колосков: у трибы просовых *Panicaceae* защита цветков и зерновок от внешних воздействий осуществляется за счет сильно отвердевающих цветковых чешуй развитого цветка, а у трибы сорговых *Andropogoneae* — за счет колосковых чешуй, при нередко имеющейся тенденции к редукции цветковых чешуй. Обе трибы принадлежат к числу

лу крупнейших в семействе, но распространены преимущественно в тропиках в субтропиках, где встречаются в разнообразных экологических условиях. Лишь немногие виды заходят в умеренно-теплую зону в качестве сорных или культивируемых растений.

**Триба просовых (Paniceae)** – наиболее богатая видами триба злаков включает 121 род и 2266 видов. Из культивируемых крупяных растений широко известно просо посевное (*Panicum miliaceum*) – представитель наиболее крупного рода злаков, содержащего свыше 600 видов. Род ежовник, или куриное просо (*Echinochloa*), известен, прежде всего, по почти космополитному (отсутствует в Арктике и северной части лесной зоны) сорняку – ежовнику обыкновенному (*E. crusgalli*), который наносит большой вред посевам и плантациям различных культур. Несколько видов ежовника являются специализированными сорняками риса. Однако в этом роде имеются и пищевые растения, дающие крупу: ежовник хлебный (*E. frumentacea*) из Южной Азии и ежовник полезный (*E. utilis*) из Восточной Азии. Культивируемые в качестве крупяных растений виды имеются также в очень больших по объему родах гречка (*Paspalto*) с 400 видами и росичка (*Digitaria*) с 350 видами. Для содержащего около 150 видов рода щетинник (*Setaria*) характерны густые колосовидные метелки, часть веточек которых видоизменена в щетинки, окружающие основание колосков. На юге умеренно теплой зоны и в субтропиках под названием могара, чумизы или гоми довольно часто культивируется щетинник итальянский (*S. italica*), дающий крупу и ценный концентрированный корм для домашних животных. Щетинник зеленый (*S. viridis*) и щетинник сизый (*S. glauca*), как и многие тропические виды этого рода, являются злостными сорняками посевов и плантаций различных культур. Гигантский лесной вид из Южной Азии – щетинник пальмолистный (*S. palmifolia*) с широкими, но суженными у основания листовыми пластинками культивируется в качестве декоративного растения в оранжереях. У близкого рода перистощетинник (*Pennisetum*) опадающие вместе с колосками щетинки часто несут волоски – это приспособление к анемохории. Благодаря таким щетинкам общие соцветия некоторых видов очень декоративны. Перистощетинник американский, или африканское просо (*P. americanum*) – одно из важнейших пищевых растений Африки (дает крупу и муку). Название «американский» было дано этому виду К. Линнеем по ошибке. Близкий к нему перистощетинник пурпурный (*P. purpureum*) высотой до 3-5 м, называемый потому «слоновой травой», имеет большое кормовое значение в условиях тропиков. Дальнейшее усложнение соцветий имеет место у рода колючецетинник (*Cenchrus*), у которого видоизмененные в колючки щетинки сростаются друг с другом в обертку, окружающую группу из нескольких колосков и опадающую вместе с ними.

**Триба сорговых, или бородачовниковых (Andropogoneae)**, объединяет 117 родов и 1115 видов, т.е. по числу видов значительно уступает просовым. Она отличается исключительным разнообразием в строении ко-

лосков и общих соцветий. Так, у кукурузы колоски с женскими цветками сидят рядами на сильно утолщенной оси общих соцветий - початках, а у бусенника они расположены внутри как бы выточенных из кости ложных плодов различной формы. Кроме одного из важнейших пищевых и кормовых растений человечества - кукурузы, или маиса (*Zea mays*), к сорговым принадлежат еще 2 рода, имеющие большое хозяйственное значение. К одному из них принадлежит сахарный тростник (*Saccharum officinarum*) - одна из основных культур для производства такого важного пищевого продукта, как сахар. Сочная сердцевина его стеблей, содержащая до 20% сахара, употребляется в пищу и без переработки - в качества лакомства. Этот широко культивируемый почти во всех тропических странах вид имеет высокие (до 7-9 м) многоузловые стебли и метелки, веточки которых покрыты длинными серебристыми волосками. Другой очень важный в хозяйственном отношении род трибы - сорго (*Sorghum*), многие виды которого культивируются в качестве пищевых (крупяных) и кормовых растений, особенно в Африке, Южной и Восточной Азии. В Восточной Азии, в том числе и на юге Дальнего Востока, наиболее обычен гаолян, или сорго жильчатое (*S. nervosum*), в Средней Азии — джугара, или сорго поникающее (*S. ceruuum*). Суданка, или сорго суданское (*S. sudanense*) - очень ценное кормовое растение. Некоторые разновидности сорго сахарного (*S. saccharatum*) широко используют для изготовления веников. Есть среди видов сорго и широко распространившийся в тропиках и субтропиках обоих полушарий злостный сорняк плантаций различных культур - сорго алеппское, или гумай (*S. halepense*). Много преимущественно тропических сорняков имеется и в других родах трибы.

Очень существенную роль сорговые играют в растительности саванн, достигая там очень крупных размеров. Доминантом некоторых степей на юге России является бородач обыкновенный.

### Контрольные вопросы

1. Каковы принципы построения системы злаков?
2. Каковы особенности подсемейства бамбузоидных?
3. Дайте эколого-фитоценологическую характеристику представителям подсемейства рисовых?
4. Каковы характерные признаки подсемейства мятликовых и принципы деления его на трибы?
5. Проведите эколого-фитоценологический обзор представителей триб подсемейства мятликовых.
6. Каковы характерные признаки подсемейств тростниковых и полевищковых?
7. Охарактеризуйте важнейшие пищевые и кормовые растения из подсемейства просовых.



О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ОСНОВНЫХ  
НАПРАВЛЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ

4.1. О ПРОИСХОЖДЕНИИ КЛАССА ОДНОДОЛЬНЫХ

Злаки - представители отдела Покрытосеменных (Angiospermae), или Цветковых (Magnoliophyta), класса однодольных (Monocotyledones, или Liliopsida), монотипного порядка злакоцветных (Graminales, или Poales), содержащего только одно семейство злаковых, или мятликовых (Gramineae, или Poaceae). Поэтому, прежде всего, необходимо разобраться в одном из узловых вопросов в систематике высших растений - о происхождении однодольных, являющийся предметом дискуссий многих поколений филогенетиков. В общем виде на него давалось три разных ответа:

- 1 - двудольные произошли от однодольных,
- 2 - однодольные произошли от двудольных,
- 3- и те и другие возникли независимо от более или менее далеких (или, напротив, более или менее близких) предков, которыми могут быть голосеменные.

Порядок этих ответов до некоторой степени отражает историческую последовательность их появления.

Впервые термин «однодольные» наряду с «двудольными» появляется у Джона Рея в 1682 г. В своей классификации Джон Рей все растения делит вначале на травянистые и древесные, а потом каждую из групп - на однодольные и двудольные.

Многие ботаники XIX века - создатели естественных систем - швейцарский ученый Огюст Пирам Декандоль, Павел Федорович Горяинов, немецкие систематики Александр Браун и Август Эйхлер считали однодольных примитивнее двудольных (например, у злаков проще строение цветка и вегетативных органов) и помещали их в начале системы покрытосеменных.

Позже возникли другие точки зрения. В начале XX века в 1907 г. английские палеоботаники Е. Арбер и Дж. Паркин, опираясь на строение шишки (стробила) мезозойских беннетитовых, выдвинули стробилиарную теорию происхождения цветка. Согласно этой теории наиболее примитивным цветком покрытосеменных был признан цветок типа магнолии, отсутствующий среди однодольных. Поэтому двудольные стали рассматриваться как более древняя группа, а однодольные были признаны их производными. Спорным является вопрос о предках однодольных среди двудольных. Здесь можно выделять две основные точки зрения: полифилетическое и монофилетическое происхождение однодольных. Ряд систематиков (Кузнецов, 1936; Буш, 1944; Гроссгейм, 1945; Чадефатт, Эмбергер, 1960) делят

однодольные на несколько отдельных, не связанных между собой групп, которые выводятся независимыми линиями (ветвями) от разных двудольных: чаще всего от лютиковых к болотниковым и от перечных к ароидным. Необходимо отметить, что сторонники полифилетического происхождения однодольных занимают оригинальную позицию: четко не подразделяют покрытосеменные на однодольные и двудольные.

В настоящее время большинство систематиков и филогенетиков считают однодольные группой монофилетической, т. е. единой по происхождению естественной ветвью, произошедшей от одной из групп двудольных. К такому выводу впервые пришли независимо друг от друга два систематика: голландец Ганс Галлир (1912) и американец Чарльз Бесси (1915). Идеи Галлира - Бесси были развиты их последователями. Среди них Х. Гоби (1916), Б. М. Козопольский (1922), Д. Шэффнер (1934), Дж. Хатчинсон (1934, 1959), А. Л. Тахтаджян (1942-1987), Кимура (1956), Ф. Новак (1961), А. Кронквист (1957, 1981), Р. Торн (1968, 1978), Дальгрэн (1975, 1980).

По вопросу о путях образования одной семядоли также были высказаны самые различные гипотезы. Рассмотрим их.

1. Гипотеза **гетерокотилии** (греч. heteros - иной, другой, kotyle - доля) - предположение о недоразвитии в процессе онтогенеза одной семядоли, выдвинутое в 1878 г. немецким ботаником Х. Ф. Хегельмайером (1833-1907). Сторонником этой гипотезы был крупнейший американский морфолог и анатом Артур Имс (1961). Подтверждением гетерокотилии является наличие «ложнооднодольных» двудольных, у которых нормально развивается только одна семядоля. Например, у *Ranunculus ficaria*, *Dicentra cucularia*, *Corydalis intermedia*, некоторые виды *Peperomia*, *Abronia* и др.

2. Гипотеза **синкотилии** (греч. syn - вместе, kotyle - доля) - однодольность возникла в результате срастания 2-х семядолей - выдвинута английским ботаником Сарджентом в начале XX века (1902-1908).

Эти две гипотезы сегодня представляют только исторический интерес.

3. Гипотеза о превращении одной семядоли в сосудистый орган зародыша, а второй в ассимилирующий лист.

В настоящее время представляет большой интерес гипотеза А. Л. Тахтаджяна (1961) о происхождении односемядольности, основанная на изучении большого количества данных по развитию зародышей на ранних этапах онтогенеза многих однодольных (*Liliaceae*, *Poaceae* и т.д.). Он также рассматривает двудольные в качестве предков однодольных. А. Л. Тахтаджян отвергает гипотезу гетерокотилии, так как одна развившаяся семядоля располагается четко апикально, а синкотилию - по причине отсутствия в верхушечной по положению семядоле следов срастания. А. Л. Тахтаджян пришел к выводу, что на ранних этапах эволюции примитивных двудольных, видимо, в результате каких-то мутаций клетки, дающие начало второй семядоле, задерживали или прекращали свое деление. В результате этого

формируется только одна семядоля апикального положения и, соответственно, с одним, а не двумя (как должно быть при допущении срастания) проводящим пучком.

Можно полагать, что возникновение односемядольности в силу сопряженности процесса эволюции коррелировало с развитием других признаков однодольных растений (как вегетативных, так и генеративных органов). В ходе эволюции эти признаки закрепились в результате движущего отбора. В дальнейшем развитие однодольных пошло уже собственным независимым путем.

Следующим закономерным вопросом по проблеме происхождения однодольных от двудольных является вопрос: от каких двудольных могли возникнуть однодольные, или каковы филогенетические связи класса однодольных? На этот счет также имеются различные представления.

Голландский ботаник Ганс Галлир (1912) и английский ученый Дж. Хатчинсон (1959) выводили однодольные от представителей порядка *Ranunculales* с апокарпным гинецеом. Однако оказалось, что они имеют многобороздные, трехбороздные и многопоровые пыльцевые зерна. Следовательно, представители *Ranunculales* эволюционно более продвинутые.

Всесторонний анализ характерных черт примитивных однодольных растений (с применением современных методов исследования) показал, что предков однодольных нужно искать среди древних двудольных, сочетающих следующие примитивные признаки: однобороздность пыльцевого зерно (1-кольчатая пыльца), апокарпность гинецея, бессосудистость и отсутствие древесной жизненной формы. Всем этим требованиям из двудольных отвечают лишь представители порядка *Nymphaeales*. Поэтому именно на этот порядок указывают многие систематики как на наиболее близкий из двудольных растений к возможным предкам однодольных (Тахтаджян, 1961, 1966, 1987; Чидл, 1953; Кронквист, 1968).

Среди апокарпных и однобороздных двудольных бессосудистые формы сохранились также у части представителей порядка *Magnoliales*, однако они представлены древесными формами. В связи с этим они исключены из списка возможных предков однодольных. Также исключены из этого списка представители порядка *Piperiales* из-за отсутствия бессосудистых форм.

Известно, что представители *Nymphaeales* ведут водный образ жизни. В связи с этим можно думать, что они не являются первично-бессосудистыми, т. е. отсутствие сосудов у нимфейных - это вторичный признак, результат их редукции в водной среде. Однако Чидл и Кронквист обосновали первичность бессосудистости нимфейных следующим образом. Если сосуды имеются в корнях таких типичных водных растений как все *Alismatales*, большинство *Najadales*, *Pontederiaceae*, *Mayacaceae* и др., то сосуды вполне могли сохраниться и в корнях нимфейных, если бы они были у них в прошлом. Но они совершенно отсутствуют в корнях и даже в мощных корневищах *Nymphaeaceae*.

Между нимфейными и примитивными однодольными действительно много общего. Так, у нимфейных, как у однодольных, стебли с закрытыми и рассеянными проводящими пучками (атактостела), а первичный корень более или менее редуцирован. А большинство примитивных однодольных тяготеют к водному или земноводному образу жизни, как нимфейные. Особенно четко эти черты проявляются в самом примитивном семействе порядка *Nymphaeales* - семействе *Calombaceae*, сочетающем в какой-то мере признаки и двудольных, и однодольных. Это сходство настолько велико, что иногда порядок *Nymphaeales* вообще относят к однодольным, но все нимфейные имеют зародыш с двумя семядолями.

А. Л. Тахтаджян полагает, что в формировании однодольных большую роль сыграла **неотения** (греч. *neos* - новый, юный, *tenio* - растягиваю, удлиняю) - незавершенность онтогенеза и способность организма переходить к размножению на ранних (ювенильных) стадиях развития (при преждевременном завершении онтогенеза). По его мнению, все однодольные характеризуются некоторой «инфантильностью» своей вегетативной сферы. Они несут определенную печать упрощения, как бы задержки на более ранней ступени развития.

А. Л. Тахтаджян рассматривает однодольное как результат гидрофильной эволюции травянистых двудольных типа *Nymphaeales*, но более примитивных и менее редуцированных, чем современные их представители. В монографии «Система магнолиофитов» (Тахтаджян, 1987) он подчеркивает, что однодольные не выводятся непосредственно от такой специализированной группы как *Nymphaeales*, а более вероятно их общее происхождение. Вначале в результате возвращения к гидрофилии происходит подавление камбиальной активности, редуцируется проводящая система, подавляется развитие главного корня, т.е. проявляется неотения. В дальнейшем однодольные растения прошли в своей эволюции геофильную стадию, естественным результатом которой явилось формирование **атактостели** - системы закрытых проводящих пучков, свободно разбросанных по всему поперечному сечению стебля. Этот тип стели является прогрессивным по сравнению со строением стебля травянистых двудольных, т.к. проводящие ткани имеют большую площадь контакта с другими тканями - фотосинтезирующими, запасающими и т.д. Усиливается паренхиматизация стебля. Листья однодольных произошли по всей вероятности из простых цельных листьев с перистым жилкованием, ясно дифференцированных на черешок и пластинку. По мнению Сарджента (1903) форма и жилкование листьев однодольных являются наиболее подходящими для прикрепления к укороченной оси, а также для проталкивания через почву. Как признаки прогрессивной организации нужно рассматривать преобладание травянистых форм.

Теория происхождения однодольных от двудольных получила самое широкое распространение в середине XX века. Однако в последние десяти-

летия подвергается критике со стороны сторонников гипотезы происхождения однодольных от голосеменных.

Ещё с первой половины XX века многие видные ботаники и среди них А. Энглер, Д. Кэмбел, Е. Варминг, С. Бэсси, С. Г. Навашин, Томсон и даже отчасти Б. М. Козопольский и Шаффнер допускали возможность независимого происхождения однодольных от каких-то голосеменных предков. Позже с 40-50 гг. появляются работы зарубежных и отечественных ученых, доказывающие родство однодольных с голосеменными или указывающих на независимое происхождение однодольных и двудольных. Дальше эти идеи развил А. П. Хохряков (1975). Однако полученные сведения, изложенные во многих работах, не успели найти отражение в учебных пособиях, как теория А. Л. Тахтаджяна. А. П. Хохряков считает, что теория происхождения однодольных от двудольных представляет собой чисто морфологическое построение и до сих пор не получила весомых доказательств, а главное - не подтверждена экологически. Например, по мнению Хохрякова, спорна мутационная гипотеза А. Л. Тахтаджяна о том, что в эволюции превращение двудольного зародыша в однодольный произошло скачкообразно, в форме какой-то гигантской мутации. Он полагает, что для того, чтобы произошло эволюционно значимое изменение строения органов необходимо глубокое изменение экологических условий (внешней среды). Гипотеза же А. Л. Тахтаджяна не дает экологического объяснения происхождения однодольного зародыша и листа однодольных.

А. П. Хохряков провел анализ разнообразных сведений и пришел к выводу, что из однодольных более всего сходны с голосеменными (точнее с саговниковыми) древесные лилиецветные. Наибольшая сумма древних примитивных признаков, сходных с саговниковыми, принадлежит семейству ксанторреевых. В связи с этим А. П. Хохряков выдвигает теорию происхождения однодольных от голосеменных саговникообразного типа и предлагает назвать её «теорией ксанторреи».

Ксанторреевые унаследовали от саговников следующие архаичные признаки: моноподиальное ветвление, полное отсутствие пазушных и спящих почек (т.е. не ветвятся), центробежное заложение меристематических колец при вторичном утолщении, бессосудистость ксилемы, жилкование листьев, примитивный тип устьичного аппарата, трехбороздную пыльцу, крупные размеры семян, недозревший зародыш и др. Предполагается, что другие признаки (сосуды, широкое основание листьев, атактостела) были приобретены самими однодольными в процессе ксероморфогенеза, т.е. по линии эволюции приспособления к обитанию в засушливых условиях. Это соответствует гипотезе происхождения покрытосеменных М. И. Голенкина. Однодольность же развилась, по-видимому, ещё у предков однодольных. Редукция числа семядолей у саговников связана по Хохрякову с тем, что семядоли у них стали выполнять гаусториальную функцию, которую одинаково хорошо могли выполнить как три, так и одна семядоля (извест-

но, что число семядолей у саговников варьирует от трех до одной). Таким образом, гипотеза происхождения однодольных от голосеменных дает возможность объяснить своеобразие их структур, не прибегая к теории скачков.

В заключение следует подчеркнуть, что проблема происхождения однодольных растений ещё окончательно не решена и на данном этапе не все факты удовлетворительно объяснены с позиций этих теорий.

### Контрольные вопросы

1. Раскройте суть гипотез гетерокотилии и синкотилии и причины их несостоятельности.
2. Каковы основные положения гипотезы А. Л. Тахтаджяна о происхождении однодольных?
3. Комплекс каких признаков и почему учитывается А. Л. Тахтаджяном при поиске вероятных предков однодольных?
4. Как Вы поняли смысл термина «неотения»?
5. Каковы основные доводы гипотезы А. П. Хохрякова о происхождении однодольных от голосеменных?

### 4.2. О ПРОИСХОЖДЕНИИ СЕМЕЙСТВА ЗЛАКОВЫХ

Следующий спорный вопрос о происхождении злаков. Среди различных точек зрения на этот счет наиболее четко выделяются три гипотезы.

1. Гипотеза А. Л. Тахтаджяна (1966, 1987) - Poales произошли от древних представителей порядка рестиевых (*Restionales*) семейства флагелляриевых (*Flagellariaceae* Dum.). Близость этих двух порядков подтверждается сходством целого ряда признаков: строения клеток эпидермиса, устьиц, зародыша, крахмальных зерен, морфологии пыльцы, наличием язычка у листьев некоторых рестиевых.

2. Гипотеза Н. Н. Цвелева (1976) - злаки возникли из целого пучка параллельно эволюционировавших филумов (ветвей) очень древних покрытосеменных растений. Это, видимо, произошло еще до появления существующих в настоящее время семейств двудольных и однодольных растений. В основу этой гипотезы легла мысль об обособленности злаков среди покрытосеменных. Эта обособленность проявляется не только в их своеобразном внешнем виде, но и во внутреннем строении. Злаки наиболее четко отличаются от всех других порядков по составу ДНК, содержанием в зерновках особых белков проламинов, отсутствующих у других растений и животных, уникальным типом эмбриогенеза, своеобразным строением зародыша, гомология частей которого частям зародыша других цветковых растений еще не вполне ясна, наличием особого выроста - колеоризы. Поэтому ни один из современных порядков отдела покрытосеменных, вклю-

чая и вымершие формы, невозможно сблизить со злаковыми и признать их предком. В 1985 году Н. Н. Цвелев на Комаровских чтениях сообщил, что непосредственными предками злаков, по-видимому, следует считать несуществующие в настоящее время первичные однодольные растения, обладавшие розеточной или полурозеточной жизненной формой при отсутствии корневищ и других специализированных подземных органов и строением цветков и плодов, близким к цветкам и плодам современных порядков *Commelinales* (коммелиновых) и *Restionales* (рестиевых) (Цвелев, 1987).

3. Гипотеза А. П. Хохрякова (1975) - непосредственными предками злаков являются пальмы. Обосновывается эта точка зрения сходством некоторых деталей строения этих растений: присутствием язычка в листьях пальм и злаков, сходством строения гинецея (из одного плодолистика, т.е. апокарпного), анатомии древесины, нахождением гомологичных признаков в строении семян и проростков, сходством стеблей (у многих пальм стебли членистые, как у злаков).

Таким образом, основные положения гипотез противоречат друг другу.

В настоящее время из этих трех точек зрения на происхождение злаков наиболее убедительными являются гипотезы А. Л. Тахтаджяна и Н. Н. Цвелева. Многие ботаники не соглашаются с точкой зрения А.П. Хохрякова. Наиболее веским аргументом против распространения этой гипотезы является то, что пальмы - высокоспециализированная древесная форма - являются самостоятельной туниковой ветвью однодольных и не могут быть предками других таксонов. Пальмы относятся к числу древнейших из современных покрытосеменных растений (палеоботанические остатки известны с юрских отложений мезозоя), а значительная древность современных таксонов говорит об их очень высокой специализации и невозможности выведения из них других современных таксонов (Цвелев, 1976).

Использование биохимических данных опровергает возможность происхождения злаков из всех ныне существующих порядков однодольных, с которыми связывают происхождение злаков (Семихов и др., 1998). Главные аргументы в пользу этого мнения: характерный аминокислотный состав зародыша, иммунохимические данные, содержание в белковом комплексе семян специфических белков проламинов и др.

Таким образом, проблема происхождения злаков дискуссионна и требует привлечения дополнительной информации.

Палеоботанические исследования до настоящего времени не дают точной информации о времени и месте происхождения злаков. В ботанической литературе по этому вопросу также идут дискуссии.

По гипотезе Бьюса (1929) - Н. П. Абдулова (1931) и ряда других авторов первые злаки появились в условиях влажного тропического леса - это



гипотеза тропического происхождения злаков. Позже они расселились по всей Земле.

Ведущий злаковед Н. Н. Цвелев (1975, 1976) предложил интересную гипотезу политопного горного происхождения злаков во время одного из орогенезов первой половины мела мезозойской эры. Это идея формирования злаков не на какой-то одной ограниченной территории, а одновременно в разных горных системах. В это время происходили грандиозные геологические события: раскол древнего континента Гондваны, возникновение впадин Атлантического и Индийского океанов. Все это привело к обще-земному изменению климата. Возрастание его континентальности - основная причина вымирания тепло- и влажнолюбивых мезозойских высших споровых растений и голосеменных и замещение их спускавшимися с гор покрытосеменными растениями, в том числе и злаками. Первичные злаки имели разорванный (дизъюнктивный) ареал.

При разработке гипотезы горного происхождения злаков Н. Н. Цвелев исходил из следующих предпосылок. Злаки - ветроопыляемые растения. Маловероятно, чтобы переход от энтомофилии к анемофилии, создавший злаки, смог произойти в условиях тропического леса, который способствует эволюции в направлении узкоспециализированной энтомофилии. Поэтому Цвелев четко указывает, что злаки возникли из энтомофильных предков, вышедших на открытые пространства выше пояса мезозойских лесов гор, где господствовали ветры и было мало летающих насекомых. Только на открытых местообитаниях анемофилия могла дать злакам существенные преимущества по сравнению с энтомофилией их предков. Кроме того переход от энтомофилии к ветроопылению сопровождался криофилизацией (греч. *kyos* - холод) и ксероморфизацией (*xeros* - сухой), т.е. приспособлениями к холодным и сухим местообитаниям. Уже первые злаки имели многие морфологические и физиологические признаки, обеспечившие им процветание в условиях возрастания континентальности климата в конце мезозоя и кайнозое. Таким образом, гипотеза Н. Н. Цвелева опровергает происхождение злаков в недрах тропического леса.

Здесь уместно вспомнить гипотезы о времени и месте происхождения отдела покрытосеменных растений в целом (безотносительно классов). Известный советский палеоботаник А. Н. Криштофович (1886-1953) был сторонником арктического происхождения покрытосеменных, так как первоначально именно в Арктике были найдены представители наиболее архаичных (примитивных) семейств. Однако позже там же были обнаружены остатки представителей высокоорганизованных семейств. Эти материалы показали несостоятельность гипотезы арктического происхождения цветковых растений.

Анализ географического распространения, филогенетических отношений наиболее архаичных групп ныне живущих цветковых и привлечение других новых данных, полученных с использованием современных мето-

дов, позволили А. Л. Тахтаджяну (1970, 1987) обосновать горно-катазионную гипотезу происхождения: первичный центр формирования и дифференциации отдела цветковых находится в горных областях тропической зоны Юго-Восточной Азии (древний район Катазия). Происходили эти процессы в первой половине мела.

Гипотеза известного палеофлориста С. В. Мейена (1981) в большей степени опирается на палеоботанический фундамент. Глубокая проработка ископаемых форм показывает, что цветковые возникли в нижнем мелу вдоль всего экваториального пояса независимо от форм рельефа.

Таким образом, в настоящее время вопросы происхождения отдела покрытосеменных, класса однодольных и семейства злаков тесно взаимосвязаны и от решения каждого вопроса зависит создание целостной картины происхождения этих таксонов разного систематического ранга. Каждая гипотеза в определенный момент (отрезок времени) может оцениваться выше из-за более убедительных аргументов, но появление принципиально новых фактов может стать веским доказательством ее ошибочности и несостоятельности.

### **Контрольные вопросы**

1. Изложите суть гипотез о предках злаков?
2. Проанализируйте основные положения гипотез о предках злаков, противоречащие друг другу?
3. Каковы Ваши предположения о причинах отсутствия единой теории о происхождении однодольных и предках злаков?

### **4.3. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ**

Проблемы эволюции и систематики любого таксона обсуждаются на основе общего методологического принципа - триады немецкого биолога Эрнста Геккеля (1834-1919), или трех источников филогенеза (филогении) (греч. *phyle* - род, племя, *genesis* - происхождение): данные палеонтологии, онтогенеза и сравнительной морфологии. Э. Геккель называл его методом тройного параллелизма. Однако использовать все три источника одновременно почти невозможно, так как часто отсутствует наиболее ценный, достоверный источник - ископаемые материалы. Поэтому на основе сравнительно-морфологического анализа органов современных растений, выделения комплекса сходных, взаимосвязанных и гомологичных признаков проводится систематическая и эволюционная оценка признаков и в итоге построение филогенетических рядов. Применение классических и современных методов (генетики, биохимии, молекулярной биологии, физиологии, биогеографии, паразитологии, иммунологии и др.) исследования организмов, математического анализа определяет использование все большего ко-

личества признаков для решения вопросов филогенеза. Палеоботанические находки и их глубокая проработка могут привести к пересмотру современного материала и дать им определенную ориентацию.

Наиболее достоверные палеоботанические остатки злаков известны с верхнего мела палеозойской эры. Были найдены отпечатки листьев, сходные с листьями современных бамбуков и тростников. Однако это были не первичные злаки, а уже сильно дифференцированные (более специализированные) группы. Поэтому еще не известен точный абсолютный возраст злаков, как и целом цветковых растений.

Филогения, или филогенез злаковых из-за неполноты геологической летописи имеет недостаточное палеоботаническое обоснование и в целом основана на изучении ныне живущих представителей. Поэтому филогения злаков является «горизонтальной».

По Н. Н. Цвелеву (1976) все современные трибы злаков возникли в результате адаптивной иррадиации (лат. *irradiatio* - сиять, испускать лучи) первичных злаков. **Адаптивная иррадиация** - это многократно повторяющаяся дивергенция (лат. *divergere* - обнаруживать расхождение) признаков в пределах одной неспециализированной таксономической группы (в данном случае первичных злаков), приспособляющейся к разным условиям существования. Это неизбежно приводит к тому, что исходная форма образует пучок расходящихся форм, каждая из которых, приспособляясь к определенной нише, обособляется. Таким путем создается многообразие злаков. Вместе с тем эволюция (от примитивных к эволюционно подвинутым признакам) злаков проходила в разных филумах (ветвях) параллельно, независимо друг от друга. Это привело к независимому приобретению отдельными структурами и органами в сходной обстановке новых сходных приспособительных признаков, указывающих на общность происхождения и общность резерва наследственной изменчивости, унаследованной от общего предка. Это пример действия закона гомологических рядов наследственной изменчивости признаков Н. И. Вавилова.

Современная филогенетическая систематика преследует две цели: определение высоты эволюционной примитивности - подвинутости и группировку таксонов согласно их истинному родству. Эволюционная оценка (взвешивание) признаков основывается на ряде крупных биологических законов и закономерностей эволюционного процесса.

Н. Н. Цвелев (1976) построил морфогенетические ряды признаков в пределах злаков как отражение путей их эволюции (табл. 3) на основе своей гипотезы о происхождении злаков и предпосылки, что современные бамбуки, являясь древними формами, прошли очень быстрыми темпами эволюцию в направлении высокой специализации вегетативных органов. Поэтому их признаки, особенно вегетативной сферы, не являются примитивными.

Эволюционная оценка морфологических признаков злаков  
(Н. Н. Цвелев, 1976)

Органы	Примитивные признаки	Продвинутые признаки
1. Плод	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Типичная зерновка с тонким перикарпием, длинным линейным рубчиком, выраженной бороздкой;</li> <li>- зародыш по отношению к эндосперму маленький;</li> <li>- зерновка свободная, не слипается с чешуями;</li> <li>- семязачаток анатропный;</li> <li>- твердый мучнистый эндосперм;</li> <li>- крахмальные зерна тритикоидного типа (простые);</li> <li>- зародыш с хорошо развитым эпибластом;</li> <li>- преимущественно зоохория.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Орешковидная, ягодовидная зерновка с утолщенным перикарпием, маленьким рубчиком и без бороздки;</li> <li>- зародыш более крупный по отношению к эндосперму;</li> <li>- зерновка слипается с цветковыми чешуями;</li> <li>- семязачаток атропный;</li> <li>- богатый маслами жидкий эндосперм;</li> <li>- зерна других типов (сложные);</li> <li>- зародыш без эпибласта;</li> <li>- преимущественно анемохория.</li> </ul>
2. Вегетативные органы	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Стрелкообразные стебли со сближенными у их основания узлами (за исключением узлов соцветия);</li> <li>- рыхлокустовые злаки со смешанным или внутривлагалищным типом развития побегов;</li> <li>- побеги без катафиллов (чешуевидных листьев);</li> <li>- ветвление концентрическое;</li> <li>- жизненная форма - многолетние травы;</li> <li>- побеги прямостоячие надземные;</li> <li>- язычки короткие, травянистые;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Стебли с многочисленными расставленными узлами;</li> <li>- длиннокорневищные злаки с вневлагалищными побегами и плотнодерновинные злаки с внутривлагалищными побегами;</li> <li>- побеги с катафиллами у основания или по всей длине;</li> <li>- ветвление рассеянное;</li> <li>- древовидные и кустарниковые или однолетники;</li> <li>- побеги у основания клубневидно или луковичеобразно утолщенные или стелющиеся, лазающие;</li> <li>- язычки длинные перепончатые или заменены на ряд во-</li> </ul>

	<ul style="list-style-type: none"> <li>- наличие ланцетных ушек на верхушке влагалищ;</li> <li>- листовые пластинки плоские линейные (или линейно-ланцетные);</li> <li>- листья с многочисленными тонкими жилками;</li> <li>- листовые пластинки не сужены к основанию;</li> <li>- анатомия листовых пластинок фестукоидного типа.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>лосков, реже их редукция;</li> <li>- ушки редуцированы;</li> <li>- листовые пластинки широкие яйцевидные или очень узкие, вдоль сложенные;</li> <li>- жилок мало, они утолщенные и выступающие в виде ребер;</li> <li>- листовые пластинки имеют у основания черешок;</li> <li>- все другие типы анатомии листовых пластинок (паникоидный, аристидоидный, хлоридаидный, или эрагростоидный и др.)</li> </ul>
<p>3. Генеративные органы</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Соцветие – метелка;</li> <li>- веточки соцветия шероховатые;</li> <li>- рассеянное расположение колосков на веточках;</li> <li>- колоски многоцветковые;</li> <li>- колоски однотипные;</li> <li>- многоцветковые колоски с одинаковым строением антециев;</li> <li>- колоски с распадающейся при плодах осью;</li> <li>- антеции выступающие из колосковых чешуй;</li> <li>- цветковые и колосковые чешуи с большим и непостоянным количеством жилок;</li> <li>- эти чешуи сходны по консистенции с листовым влагалищем;</li> <li>- нижние цветковые чешуи с остью (остистые);</li> <li>- лодикул 3, они крупные, с жилками, сходны по конси-</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Колосовидные, головкообразные соцветия;</li> <li>- веточки соцветия голые, гладкие или волосистые;</li> <li>- упорядоченное расположение колосков;</li> <li>- колоски одноцветковые;</li> <li>- колоски разнотипные;</li> <li>- малоцветковые колоски с антециями разного строения;</li> <li>- колоски при плодах опадают целиком (ось целая);</li> <li>- антеции скрыты в колосковых чешуях;</li> <li>- чешуи с небольшим и постоянным количеством жилок, иногда без них или полная редукция чешуй;</li> <li>- чешуи перепончатые или пленчатые, или, напротив, толстокожистые или хрящеватые;</li> <li>- нижние цветковые чешуи безостые;</li> <li>- лодикулы маленькие мясистые, без жилок или полная</li> </ul>

	стениции с цветковыми чешуями; - тычинок 6; - рыльцевые ветви (или рыльца) почти сидячие; - верхушка завязи, пыльников и лодикул коротковоло- систая.	их редукция; - тычинок 3, 2 или 1; - рыльцевые ветви на длин- ных столбикообразных осно- ваниях; - завязь, пыльники и лодику- лы голые.
--	---	---

Если исходить из гипотезы Бьюса - Авдулова о тропическом происхождении злаков и примитивности более древних групп современных злаков (бамбуков), то логично подходят морфогенетические ряды по вегетативной сфере известного морфолога Т. И. Серебряковой (1971). Она представила направления эволюции от примитивных к продвинутым признакам структуры побега следующим образом.

1. От безрозеточных побегов с многоузловой соломиной к побегам с многолистной розеткой и малоузловой соломиной.
2. От побегов с большим числом катафиллов у основания к побегам у основания без катафиллов (но с предлистом).
3. От побегов моноциклическим к побегам полициклическим.
4. От почек с большой емкостью к почкам с малой емкостью.
5. От вневлагилистного ветвления к внутривлагилистному.
6. От рассеянного ветвления к концентрированному.
7. От позднего (постгенеративного) кущения к раннему (прегенеративному).
8. От однолетних (в пределах куста) побегов к побегам, разнообразным по длительности малого цикла и числу узлов.

Таким образом, в отражении морфологической эволюции злаков в настоящее время нет единого мнения. Имеются очень большие трудности из-за отсутствия палеоботанического материала, **мозаичной эволюции** (неодинакового темпа преобразования различных органов при становлении новых групп), или **гетеробатмии** (греч. heteros - иной, другой, bathmos - ступень, степень, уровень) - различного уровня дифференциации, «разноступенчатости» разных органов. Поэтому имеется разная интерпретация рассмотренной проблемы.

В заключение главы следует отметить, что каждую гипотезу гложет «червь сомнения».

## Контрольные вопросы

1. В чем суть методологического подхода к проблемам эволюции и систематики таксонов?
2. Что значит «горизонтальная» филогения?
3. Что означает понятие «адаптивная иррадиация»?
4. Прокомментируйте табл. 4. Охарактеризуйте направления эволюции злаков по Н. Н. Цвелеву.
5. Назовите и прокомментируйте направления эволюции злаков по Т. И. Серебряковой.
6. Каковы причины неоднозначности мнений о направлениях эволюции злаков?



## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б. Хлебное зерно: Атлас. – Л.: Наука, 1987. – 103 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – 141 с.
- Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. – М.: Наука, 1982. – 242 с.
- Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
- Ценопопуляции растений: (Развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 132 с.
- Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985. – 207 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Кишин И. К. Рост и развитие многолетних злаков. – Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1985. – 200 с.
- Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
- Куперман Ф. М., Ржанова Е. И., Мурашев В. В. и др. Биология развития культурных растений. – М.: Высшая школа, 1982. – 343 с.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
- Пономарев А. Н. Цветение и опыление злаков // Уч. зап. Пермского гос. ун-та, 1964, т. 114. – С. 115-179.
- Работнов Т. А. Луговедение. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 384 с.
- Работнов Т. А. Экология луговых трав. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 176 с.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
- Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. – М.: Колос, 1966. – 367 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 661.
- Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. – СПб.: Мир и семья-95, 1996. – 377 с.
- Флора Сибири. Poaceae (Gramineae) /Сост. Г. А. Пешкова, О.Д. Никифорова, М.Н. Ломоносова М. Н. и др. – В 14 т. – Новосибирск: Наука Сиб. Отд-ние, 1990. – Т. 2. – 361 с.
- Цвелев Н. Н. Злаки. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
- Цвелев Н. Н. Порядок злаки (Poales) // Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1982. – С. 341-377.
- Цвелев Н. Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. – Л.: Наука, 1987. – 75 с.

**А**

- Автогамия – 117
- Агамоспермия – 127
- Адаптивная иррадиация – 158-159
- Адвентивная эмбриония – 128
- Аллогамия – 117
- Амфимиксис – 127
- Амфифотопериодические растения - 111
- Анемохория – 125
- Антеций – 124
- Антэкология – 115
- Апомиксис – 127 -
  - гаметофитный – 127
  - нерегулярный (ненаследуемый) – 127
  - регулярный (наследуемый) – 127
- Апоспория – 128
- Апомегаспория – 128
- Атакостель – 152

**Б**

- Бороздка – 6
- Большой жизненный цикл – 81

**В**

- Валик – 22
- Вегетационный период – 90
- Ветвление – 45
  - рассеянное – 45
  - концентрированное – 45
- Виргинильные растения – 95
- Влагалище – 25
- Влагалищно-пластиночное сочленение – 25
- Возрастное состояние – 94
- Восковая спелость – 91
- Всходы – 90
- Выметывание – 90
- Выход в трубку (трубкование) – 90

## Г

- Гейтеногамия – 117
- Гемикриптофиты – 69
- Генеративный период – 94
- Генеративные растения – 95
  - молодые генеративные растения – 95
  - средневозрастные генеративные растения – 95
  - старые генеративные растения – 96
- Гетеробатмия – 161
- Гетерокотилия – 150
- Гидрохория – 125
- Гилум – 6
- Гипокотиль – 13
- Гомогамные злаки – 119

## Д

- Двуручки – 112
- Диагностический признак – 15
- Диаспора – 124
- Диссеминация – 124
- Дифференциация – 81
- Дихогамия – 118
- Длиннодневные растения – 111

## Е

- Емкость почки – 82
  - максимальная – 83

## Ж

- Жизненная форма – 68
  - корневищная – 70
  - корневищно-рыхлокустовая – 74
  - плотнокустовая – 73
  - рыхлокустовая – 72

## З

- Зародыш – 9
  - паникоидный – 15

- фестукоидный – 15
- эрагостоидный – 17
- Зерновка – 6
  - пленчатая – 6, 124
- Зона кущения (зона возобновления) – 46
  - локализация – 46
- Зоохория – 125

## И

- Имматурные растения – 95
- Индукция цветения – 108

## К

- Каллус – 1
- Катафилл – 29
- Квант – 83
- Киль – 62
- Клейстогамия – 117
- Клон – 86
- Колеоптиль – 12
- Колеориза – 13
- Колосок – 50
- Колошение – 90
- Колпачковый лист (колпачок) – 22
- Конус нарастания – 22
- Корневая система – 19
  - аллоризная – 19
  - гоморизная – 21
- Корневые волоски – 21
  - фестукоидные – 21
  - паникоидные – 21
- Корневища – 37
  - гипогеогенные – 37
  - коммуникационные – 97
  - эпигеогенные – 37
  - эпигеогенно-гипогеогенные – 37
- Короткодневные растения – 111
- Коэффициент продуктивности – 129
- Крахмальные зерна – 11
  - паникоидные – 11
  - простые – 11

- сложные – 11
- тритикоидные – 11
- фестукоидные – 11

Криптофиты – 69

Ксеногамия – 117

Куст – 48

- простой – 48
- сложный – 48
- парциальный – 48, 49

Кушение – 46, 90

- акротонное – 47
- базитонное – 48
- мезотонное – 47
- постгенеративное (вторичное) – 87
- прегенеративное (первичное) – 87

## Л

Лист – 21

- бугорок – 22
- воротничковый (валик) – 22
- колпачковый (колпачок) – 22
- примордиальный (примордий) – 22
- развернувшийся – 25
- растущий – 25

Листовая пластинка – 31-33

- паникоидный тип – 31,32
- фестукоидный тип – 31,32
- хлоридоидный (эрагостоидный) тип – 31,32

Лодикулы – 54

- бамбузоидный тип – 65
- меликоидный тип – 65
- паникоидный тип – 31,32
- фестукоидный тип – 31,32
- хлоридоидный (эрагостоидный) тип – 31,32

## М

Малый жизненный цикл – 81

Мезокотиль – 13

Метамер – 33

Метелка – 50

Мозаичная эволюция – 162

Молочная спелость – 91  
Монокарпики, или монокарпические растения – 80  
Монофилетическое происхождение – 150  
Моноэмбриония – 129  
Морфогенез – 20, 81

## Н

Нейтральные растения – 111  
Неотения – 152

## О

Озимый тип развития – 112  
Онтогенез – 80

- полный – 80
- полный онтогенез побега – 81,86-88
- неполный – 80
- сокращенный – 80
- фазы онтогенеза побега – 86-87
  - созревания почки (эмбриональная) – 86
  - растущей почки – 87
  - розетки – 88

Органогенез – 81  
Осенняя индукция цветения – 108  
Ость – 62  
Отбеги – 130  
Отрастание – 91

## П

Партикуляция – 95  
Период – 93-94

- виргинильный (прегенеративный) – 94
- возрастной – 94
- генеративный – 94
- латентный (первичного покоя) – 94, 95
- старческий, или сенильный (постгенеративный) – 94

Пластохрон – 82  
Побег

- апогеотропный – 37
- безрозеточный – 37
- геотропный – 37

- годичный - 82
- диагеотропный – 37
- дициклический
- интравагинальный - 37
- косоапотропный – 37
- косогеотропный – 37
- монокарпический – 81
- моноциклический – 88
- озимый – 88
- полициклический - 88
- розеткообразующий (розеточный) – 37
- с полным циклом развития – 88
- с неполным циклом развития - 88
- удлиненный - 35
- укороченный – 35
- фазы развития побега – 85
  - внутрпочечная (эмбриональная) – 85
  - внепочечная – 85
- экстровагинальный – 40

Подземный тип прорастания – 17

Покровы – 9

Полигамные злаки – 117

Поликарпики (поликарпические растения) – 80

Полицентрическая особь – 130

Полиэмбриония – 129

Полная спелость – 92

Полный онтогенез побега – 81

Постгенеративный период – 94

Початок – 53

Почка – 82

- закрытая – 82
- зрелая – 83
- открытая – 82

Правило центробежного развития вневагинальных пазушных почек (правило П. А. Смирнова) – 71

Правило эквидистантности – 29

Предлист – 33

Примордий – 22

Пролификация - 113

Проросток – 17,95

- бамбузоидный тип – 19
- оризоидный тип – 19
- паникоидный тип – 19



- фестукоидный тип – 19
- эрагостоидный тип – 19

Протерогиния – 118

Протерандрия – 118

## Р

Резервная зона – 47

Рубчик – 6

## С

Семенная продуктивность – 129

- потенциальная (ПСП) – 129

- реальная (РСП) - 129

Сенильные растения - 96

Синзоохория – 131

Синкотилия – 150

Сложный колос – 53

Смешанное возобновление – 40

Созревание почки – 83

Субсенильные растения – 96

Султан – 53

Суточная ритмика цветения – 120

## Т

Таксон – 135

Терофиты – 69

Триба – 135

## У

Узел кущения – 47

Урожай семян – 129

Устьица парацитные – 31

Ушки – 27

## Ф

Фанерофиты – 68

Фенология – 90

Фенологический спектр – 92

Фенологические фазы – 90  
Феноритмотипы – 92  
Филлохрон – 82  
Фитомер – 33, 82  
Фотопериодическая индукция цветения – 109  
Фуникулус – 6

## Х

Хазмогамия – 117  
Хамефиты – 68

## Ц

Цветение – 122  
- взрывчатое – 122  
- порционное – 122  
Цветковая чешуя – 54  
- нижняя – 54  
- верхняя – 54

## Щ

Щиток – 12

## Э

Эмбриоидогения – 129  
Эмбриониды – 129  
Эндозоохория – 131  
Эндосперм – 9  
Эпизоохория – 131  
Эпикотиль – 13  
Этапы органогенеза – 101-104  
- I, II, III, IV этапы – 101  
- V этап – 103  
- VI – XII этапы – 104

## Ю

Ювенильные растения – 95  
Ювенильный этап развития (ювенильная фаза) – 108

## Я

Язычок – 25

Яровизация – 108

Яровые злаки – 112

Яровой тип развития – 112

*Кардашевская Вилюра Егоровна*

## **ЗЛАКИ**

Учебное пособие

Редактор *С.П. Сивцев*

Технический редактор *К.К. Дьячковский*

Изд. лиц. № 000053 от 20.09.1997. Подписано в печать 18.02.2003.  
Формат 60x84/8. Бумага тип. № 2. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная.  
Печ. л. 11,25. Уч.-изд. л. 14,06. Тираж 300 экз. Заказ 57.

Издательство ЯГУ. 677891, г. Якутск, ул. Белинского, 58