



КОМАРОВСКИЕ
ЧТЕНИЯ

XXXVII

Н. Н. ЦВЕЛЕВ

СИСТЕМА
ЗЛАКОВ (РОАСЕАЕ)
И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ



Издательство „Наука“
Ленинградское отделение

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

КОМАРОВСКИЕ ЧТЕНИЯ

XXXVII

Н. Н. ЦВЕЛЕВ

СИСТЕМА ЗЛАКОВ (РОАСЕАЕ) И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

*Доложено на тридцать седьмом ежегодном
Комаровском чтении
11 февраля 1985 г.*



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

N. N. Tzvelev

SYSTEMA GRAMINEARUM (POACEAE)
AC EARUM EVOLUTIO

Relatio in sessione Komaroviana annua XXXVII
die 11 mensis Februarii anno 1985

УДК 582.542.1.

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

В книге обосновывается предлагаемая автором система семейства злаков (*Poaceae*) — одного из наиболее крупных и важных в практическом отношении семейств покрытосеменных растений. Согласно этой системе, злаки делятся на 2 подсемейства: бамбукообразные злаки (*Bambusoideae*) с 14 трибами и настоящие злаки (*Pooideae*) с 27 трибами. Приводится список всех родов злаков, расположенных по принятым подсемействам и трибам, с указанием для каждого рода его автора, года описания, количества видов и кратких сведений об ареале. Для злаков в целом принимается горное происхождение с последующим спуском их в низкогорья и на равнины. Дифференциация их на подсемейства и трибы была связана с приспособлением к определенным экологическим условиям. Большое значение в эволюции злаков придается процессу гибридизации.

Книга предназначена для ботаников различных специальностей, студентов-биологов высших учебных заведений и специалистов в области селекции и интродукции растений. Библиогр. 80 назв.

Ответственный редактор
академик А. Л. Тахтаджян

ВВЕДЕНИЕ

Злаки — одно из самых больших семейств покрытосеменных растений и в то же время семейство, имеющее наибольшее значение как в хозяйственной деятельности человека, так и в сложении естественных растительных сообществ. По уточненным нами данным, оно включает 898 родов и 10 300 видов, но, так как для многих родов точное указание количества видов невозможно, общее число видов злаков, по-видимому, можно считать равным 10 000—11 000. Только 3 семейства превышают злаки по количеству видов: сложноцветные (*Asteraceae*) — около 1200 родов и 20 000 видов, орхидные (*Orchidaceae*) — около 800 родов и 20 000 видов и бобовые (*Fabaceae*) в широком понимании — около 700 родов и 17 000 видов; все остальные семейства значительно уступают им по числу родов и видов.

В отличие от многих других крупных семейств покрытосеменных растений, распространенных преимущественно в тропиках (например, *Rubiaceae* и *Euphorbiaceae*) или преимущественно вне тропиков (например, *Brassicaceae* или *Apiaceae*), злаки довольно равномерно распространены по всем континентам и всем климатическим зонам. В Арктике они нередко выходят на первое место среди семейств по числу видов, а в Антарктике входят в число немногих видов цветковых растений, обитающих на покрытой ледниками Антарктиде. Очень значителен процент злаков и во флоре высокогорных областей, где они доходят до верхних пределов существования цветковых растений.

К злакам принадлежат важнейшие пищевые растения человечества: пшеница, рис и кукуруза; представители многих других родов также используются для получения муки и крупы. Широко культивируемый в тропиках сахарный тростник служит одним из основных источников получения такого ценного пищевого продукта, как сахар. Очень велико значение злаков в качестве кормовых растений. К ним принадлежат как многие пищевые культуры (особенно кукуруза, овес, ячмень и др.), так и многочисленные виды разных родов, культивируемые на искусственных сенокосах и пастбищах (например, овсяницы луговая и тростниковая, тимофеевка луговая, костер безостый и др.). Многие бамбуки, а отчасти и другие высокие злаки дают ценный строительный материал,

материал для производства бумаги и различного рода поделок. Возрастающее хозяйственное использование злаков, введение в культуру все новых и новых кормовых трав, необходимость в постоянной селекции культивируемых видов — все это делает особенно важной разработку естественной системы этого семейства. Не случайно число научных работ, имеющих непосредственное отношение к систематике злаков, возрастает с каждым годом.

СИСТЕМА ЗЛАКОВ

Первые системы злаков основывались на признаках макроструктуры, главным образом на строении колосков и общих соцветий. Такова, например, получившая широкое распространение система выдающегося агростолога Nасkel (1887) в известной сводке «Die natürlichen Pflanzenfamilien», основывающаяся на более ранних работах Bentham (1881, 1883). Роды в этой системе располагались главным образом по принципу постепенного усложнения строения колосков: от одноцветковых колосков к многоцветковым, а на первое место в системе была помещена наиболее высокоспециализированная триба злаков *Andropogoneae*.

Приоритет в описании многих триб и подтриб настоящих злаков принадлежит Dumortier (1823), который дал для них довольно точные и соответствующие действующим в настоящее время номенклатурным правилам диагнозы. Предлагавшиеся до него, а отчасти и после него другими авторами надродовые подразделения без точного указания их ранга мы не считаем трибами, хотя Butzin (1973) в очень ценной сводке по надродовым таксонам злаков полагает это в ряде случаев возможным. На наш взгляд, не следует считать трибами и опубликованные после работы Dumortier надродовые таксоны Reichenbach (1828). Хотя этот автор в заглавии своей работы приводит название «трибы», он явно принимает за них всякие таксоны, стоящие между семейством и родами, а их у него несколько категорий, причем многие из этих категорий не имеют диагнозов.

Уже в прошлом веке стали появляться публикации о признаках микроструктуры, из которых особенно ценной была работа Duval-Jouve (1875) по сравнительной анатомии листовых пластинок у злаков, долго остававшаяся неиспользованной систематиками. Лишь после выхода в свет классической работы «Кариосистематическое исследование семейства злаков» Н. П. Авдулова (1931), который свел в одно целое результаты своих кариосистематических исследований, данные Duval-Jouve и некоторых других авторов, стало ясно, что система злаков нуждается в коренной переработке. Авдулов предложил свой вариант естественной системы злаков, но, к сожалению, не оформил ее с номенклатурной точки зрения.

В дальнейшем для целей построения и уточнения системы злаков были привлечены многие признаки микроструктуры: анатоми-

ческое строение стебля и листьев, в том числе форма клеток устьиц, трихом и окремневших клеток эпидермиса, детали строения цветковых пленок — лодикул, гинецея и зародыша семени, строение крахмальных зерен, хромосомные числа и морфологии хромосом, а также форма и положение первого листа проростков. Из макро-морфологических признаков довольно существенными оказались строение язычка листьев и степень замкнутости влагалищ.

В результате этих исследований система злаков была основательно перестроена и несомненно стала более естественной. Главным образом на основании признаков микроструктуры все злаки были разделены на 6 основных групп: бамбуковидные, или «бамбузоидные» злаки, распространенные главным образом во влажных тропиках; овсяницеvidные, или «фестукоидные» злаки, к которым принадлежит значительное большинство внетропических родов; присовидные, или «оризоидные» злаки, наиболее гидрофильные и преимущественно тропические, но далеко заходящие и в умеренно теплую зону; тростниковидные, или «арундиноидные» злаки, сходные по распространению с «оризоидными», но наиболее многочисленные в южном полушарии; полевицковидные, или «эрагостоидные» («хлоридоидные») злаки, распространенные преимущественно в аридных районах тропиков и субтропиков; наконец, просовидные, или «паникоидные» злаки, к которым принадлежит большинство тропических и субтропических злаков. Позднее этим группам был придан таксономический ранг подсемейств, получивших широкое распространение в литературе. Некоторые авторы добавляют к ним еще несколько подсемейств, в которые выделяются или группы родов, промежуточные между другими подсемействами, или очень оригинальные по своим признакам роды (например, австралийский род *Micraira* со спиральным, а не двурядным, как у остальных злаков, расположением листьев, или бразильский род *Anomochloa*, больше похожий по облику на представителей семейств *Zingiberaceae* или *Maranthaceae*, чем на какой-либо злак). Наибольшее число подсемейств (13) приводится в работе Caro (1982): 1. *Bambusoideae* Nees; 2. *Streptochoetoideae* Butzin; 3. *Anomochlooideae* Pilg. ex Potzt.; 4. *Olyroideae* Pilg.; 5. *Centostecoideae* Soderstr.; 6. *Oryzoideae* Parodi ex Caro; 7. *Ehrhartoidae* Jacq.-Félix ex Caro; 8. *Phragmitoideae* Parodi ex Caro; 9. *Festucoideae* Rouy; 10. *Eragrostoideae* Pilg.; 11. *Aristidoideae* Caro; 12. *Panicoideae* A. Braun; 13. *Micrairoideae* Pilg.

И в настоящее время исследования признаков микроструктуры у злаков проводятся очень интенсивно. При этом нередко обнаруживаются исключения по отдельным признакам, хотя в большинстве случаев принадлежность того или иного рода к определенному подсемейству может быть установлена по совокупности признаков. Нам все же кажется, что значение признаков микроструктуры несколько преувеличено. Все они, как и признаки макроструктуры, являются приспособительными к определенным экологическим условиям, и потому во многих случаях очень вероятно, что они приобретались параллельно во многих эволюционных

линиях, подобно тому как одноцветковые колоски или колосовидные соцветия формировались независимо во многих группах злаков различного родства из многоцветковых колосков и метельчатых обих соцветий.

Так, при разграничении подсемейств злаков большое значение придается анатомическому строению листьев на поперечном срезе. У внетропических «фестукоидных» злаков клетки хлоренхимы расположены без определенного порядка, диффузно, а клетки обкладок проводящих пучков лишены специализированных пластид. Напротив, у преимущественно тропических и субтропических «эрагостоидных» и «паникоидных» злаков клетки хлоренхимы расположены радиально по отношению к проводящим пучкам, наружная (паренхимная) обкладка которых имеет специализированные пластиды. Как выяснилось, с радиальным или венцовым расположением хлоренхимы связан особый, так называемый C_4 -путь фотосинтеза, очень экономичный в аридных условиях.

Казалось бы, этот признак действительно очень важен при построении системы злаков, однако в настоящее время стало известно, что в пределах «паникоидной» трибы просовых (*Paniceae*) имеется ряд родов (*Sacciolepis*, *Oplismenus* и др.) с «фестукоидной» анатомией листьев и C_3 -путем фотосинтеза, характерным для «фестукоидных» злаков. Более того, даже в пределах обширного (более 600 видов) рода *Panicum* обнаружено, что один подрод (теперь он выделен в особый род *Dichantherium*) и некоторые виды типового подрода также имеют диффузную хлоренхиму и C_3 -путь фотосинтеза. Все просовые с таким путем фотосинтеза — растения лесные или болотные, из чего можно заключить, что к C_4 -фотосинтезу в ходе эволюции трибы *Paniceae* параллельно перешли те группы видов, которые обитали на территориях, подвергнувшихся некоторой аридизации. В последние годы роды и виды с диффузной хлоренхимой и C_3 -путем фотосинтеза обнаружены еще в трибах *Cynodonteae* (у родов *Eragrostis walteri*; Ellis, 1984) и *Arundinelleae* (у родов *Jansenella* и *Chondrusekharania*; Renvoize, 1985). В трибе *Arundineae* (включая *Danthonieae*) из «арундиноидных» злаков большинство родов, напротив, имеет C_3 -путь фотосинтеза, но ряд родов, приуроченных к пустынным районам восточного полушария (например, встречающийся в Средней Азии род *Centropodia*), имеет венцовое расположение хлоренхимы и C_4 -путь фотосинтеза. Имеются роды и с неясно радиальным расположением хлоренхимы, в листьях которых могут осуществляться оба пути фотосинтеза. В общем, нельзя не признать, что переход к C_4 -фотосинтезу и связанному с ним анатомическому строению листьев происходил независимо и параллельно в разных группах злаков, возможно, являясь даже результатом одной макромутации. Этот переход — лишь одно из приспособлений к нарастающей аридизации климата, одно из проявлений ксероморфогенеза в его широком понимании.

Нередки исключения и в отношении признаков, связанных с хромосомами. В отношении величины хромосом переход от внетропических крупнохромосомных злаков к мелкохромосомным

тропическим достаточно постепенен. Так, многие роды «фестукоидной» трибы *Meliceae* имеют довольно мелкие хромосомы, а основное число хромосом у них равно 9 или 10 в отличие от характерного для «фестукоидных» злаков основного числа 7 (его мы считаем первичным для злаков, как и для всех покрытосеменных растений). Очень мелкие хромосомы имеет «фестукоидная» триба *Brachypodieae*. В пределах одного вида «фестукоидного» рода *Milium* — *M. vernale* А. П. Соколовской и Н. С. Пробатовой обнаружены таксоны подвидового ранга с основными числами хромосом 4, 5, 7 и 9 (Пробатова, 1977). У «паникоидных» триб основное число хромосом обычно равно 9 или 10, но и здесь иногда встречается «фестукоидное» основное число хромосом (x), равное 7 (например, у видов рода *Dimeria* из рода *D. ornithopoda*).

Существенное значение при разграничении подсемейств злаков придается также деталям строения зародыша. Reeder (1957, 1962) предложил формулу для обозначения типов зародыша, в которую входят 4 наиболее варьирующих признака: ход проводящих пучков в зародыше, присутствие или отсутствие эпипласта, присутствие или отсутствие щели между нижней частью щитка и колеоризой и вдоль сложенного или свернутого (с перекрывающимися краями) положение зачатка первого листа почечки. У внетропических «фестукоидных» злаков ветвь пучка, идущая к почечке, слабо развита, эпипласт имеется, щель между нижней частью щитка и колеоризой отсутствует, края зачатка первого листа почечки не перекрываются; у преимущественно тропических «паникоидных» злаков ветвь пучка, идущая к почечке, сильно развита, эпипласт отсутствует, щель между щитком и колеоризой имеется, края зачатка первого листа почечки перекрываются. Если обозначить присутствие или отсутствие эпипласта знаками + и —, а остальные признаки буквой «F», если они «фестукоидные», или буквой «P», если они «паникоидные», то мы получим для «фестукоидных» злаков формулу $F+FF$, а для «паникоидных» злаков — $P-PP$. Для остальных подсемейств злаков характерны разные сочетания этих же признаков.

Однако так ли уж важны отмеченные выше признаки зародыша? Различия в степени развития почечковой ветви проводящего пучка мы считаем возможным связывать с различиями в отношении энергии прорастания. У «фестукоидных» злаков, обитающих в условиях сезонного климата, быстрое развитие проростков не требуется, так как здесь всегда возможны резкие перепады температур, могущие повредить проросток. Для тропических злаков, напротив, быстрое развитие проростков очень важно: при острой конкуренции в оптимальных условиях обитания оно может дать существенные преимущества. И действительно, проростки «паникоидных» злаков растут значительно интенсивнее, чем «фестукоидных».

Следуя многим другим авторам, мы считаем, что эпипласт является складкой передней стенки небольшого углубления, в котором находится почечка зародыша. Поскольку последняя полностью

гомологична боковой почке взрослого растения (Рытова, Цвелев, 1982), эпипласт в какой-то степени оказывается гомологичным кроющему листу боковой почки. Хотя присутствие эпипласта производит впечатление примитивного признака (он обычно имеется и у бамбуков), степень его развития очень варьирует. У «фестукоидной» трибы *Bromeae* он обычно отсутствует, а у такого типичного по другим признакам «паникоидного» злака, как *Andropogon gayanus*, эпипласт имеется, но отсутствует щель между колеоризой и нижней частью щитка (Bowden, 1964).

Степень развития вышеупомянутой щели также очень варьирует, хотя у «фестукоидных» злаков она всегда отсутствует. На наш взгляд, разрастание нижней части щитка, которое приводит к образованию щели, связано все с той же энергией прорастания, высокая степень которой характерна для тропических злаков. Этим же, вероятно, определяются и более крупные размеры зародыша «паникоидных», а обычно и «эрагостоидных» злаков по сравнению с эндоспермом. У «фестукоидных» злаков зародыш, как правило, маленький, в несколько раз короче всей длины зерновки.

Последний признак, включаемый в предложенную Reeder формулу, — форма зачатка первого листа почечки — на поперечном срезе определяется шириной пластинок у проростков и взрослых растений. У «фестукоидных» и «эрагостоидных» злаков первый лист проростка линейный и пластинки остальных листьев обычно линейные. Поэтому и края зачатка первого листа зародышевой почечки у них не перекрываются. У «паникоидных» злаков первый лист проростка широкий и отклонен почти горизонтально от его оси, а листовые пластинки взрослого растения часто широкие до ланцетных и ланцетно-яйцевидных. Понятно, что и первый лист почечки у них вдоль свернутый (с перекрывающимися краями). Приспособительное значение такого признака, как ширина листовых пластинок, сомнений не вызывает: у лесных злаков они обычно широкие, а у злаков сухих, в том числе и физиологически сухих местообитаний они становятся очень узкими до щетиновидных.

Другие микропризнаки, используемые в систематике злаков, например форма окремневших клеток эпидермиса, форма двуклеточных микроволосков, строение крахмальных зерен, часто бывают выдержанными в пределах целых триб, однако для характеристики таксонов такого высокого ранга, как подсемейства, они, естественно, могут иметь только второстепенное значение. Так, большое разнообразие в отношении формы окремневших клеток, среди которых встречаются обычные у «паникоидных» злаков клетки гантелевидной формы, характерно для наиболее древних триб (например, *Arundineae*), а у «фестукоидных» злаков форма их мало варьирует и вообще более простая. Двуклеточные микроволоски всегда отсутствуют у типичных «фестукоидных» злаков, в то время как у представителей других групп они обычно имеются, а для трибы *Cynodonteae* очень характерны микроволоски с сильно вздутой конечной клеткой.

Мы считаем, что таксоны ранга подсемейств отличаются от таксонов ранга триб тем, что они могут быть выделены и в самостоятельные семейства, чего никак нельзя сказать о большинстве подсемейств злаков. В этом отношении подсемейства аналогичны подродам, которыми, на наш взгляд, могут быть признаны только те секции, которые заслуживают родового ранга (Цвелев, 1976:8). «Фестукоидные» злаки через трибы *Meliceae*, *Stipeae* и другие настолько тесно связаны с «арундиноидными», что между ними невозможно провести сколько-нибудь четкую границу. С другой стороны, «арундиноидные» злаки не менее тесно связаны и с «эрагостоидными» злаками, а через трибу *Arundinelleae* и с «паникоидными» злаками. Триба *Oryzaceae*, показывающая наибольшую близость к «бамбузоидным» злакам, могла бы быть выделена в особое подсемейство *Oryzoideae*, но и она через трибу *Ehrharteae* довольно тесно связывается с «арундиноидными» злаками.

Исходя из сказанного, мы приходим к выводу о целесообразности выделения в пределах семейства злаков лишь 2 подсемейств: бамбукообразных злаков — *Bambusoideae* и настоящих злаков — *Pooideae*, которые в свою очередь могут быть разделены на ряд триб, выделяемых главным образом по строению репродуктивных органов, но с учетом упомянутых выше признаков микроструктуры. Некоторое, хотя и второстепенное значение при характеристике триб имеют и такие признаки макроструктуры, как строение общих соцветий, форма влагалищ, язычков и пластинок листьев.

Какие же основания имеются для выделения этих двух подсемейств? Хотя все признаки бамбуков выдержаны не полностью и изредка встречаются в древних, но далеко не всегда примитивных трибах настоящих злаков, совокупность этих признаков достаточно хорошо характеризует бамбуки, положение которых по отношению к настоящим злакам вполне сравнимо с тем положением, которое занимают *Caesalpinaceae* и *Mimosaceae* по отношению к *Fabaceae* в узком понимании или *Araliaceae* по отношению к *Apiaceae*. Не случайно и бамбуки выделялись в особое семейство *Bambusaceae* (Link, 1833; Nakai, 1933).

В отношении жизненной формы среди бамбукообразных злаков преобладают роды с одревесневающими стеблями — соломинами, часто сильно разветвленными в верхней части, а настоящие злаки почти всегда травянистые растения (лишь некоторые виды рода *Lasiacis* из *Panicaceae* несколько приближаются к бамбукам в этом отношении). Листовые пластинки бамбуков сужены у основания в черешок, обычно сочлененный с влагалищем. Мы считаем этот черешок настоящим, а не «ложным», как иногда считают, так как расположенное ниже влагалища является разросшимся основанием листа и фактически имеет стеблевое происхождение, да и по своей функции имеет непосредственное отношение к стеблю: служит прочным футляром и влажной камерой для растущего междоузлия стебля (Рытова,

Цвелев, 1982:82). У настоящих злаков листья со слабо развитыми черешками имеются только у немногих тропических родов из триб *Centostecceae*, *Phaenospemateae* и *Panicaceae*.

Имеется существенное отличие бамбуков от настоящих злаков и в строении зародыша (Soderstrom, 1981). У настоящих злаков под основанием почечки образуется слой меристемы, благодаря деятельности которой основание почечки под колеоптилем при прорастании может сильно удлиняться, а под узлом колеоптиля могут образовываться придаточные корни. У бамбуков такая меристема отсутствует, вследствие чего основание колеоптиля остается при прорастании на своем месте, а придаточные корни в узле колеоптиля и под ним не образуются. Поскольку появление меристемы под почечкой несомненно является прогрессивным новообразованием, подсемейство бамбуков можно считать на основании этого признака стоящим на более низком эволюционном уровне, чем настоящие злаки. Если у настоящих злаков почечка зародыша выносятся на поверхность почвы благодаря деятельности расположенной под ней меристемы и с помощью острого колеоптиля, то у бамбуков отсутствие этой возможности компенсируется за счет быстрого роста нижних междоузлий проростка, которые несут чешуевидные листья, выполняющие функцию колеоптиля. Среди настоящих злаков чешуевидные листья проростков, следующие за колеоптилем, имеются только у представителей наиболее близкой к бамбукам трибы рисовых (*Oryzaceae*).

Анатомически листья бамбуков также имеют ряд характерных признаков, отличающих их от листьев значительного большинства настоящих злаков. Из них можно отметить строение хлоренхимы, состоящей из расположенных продольными рядами своеобразных лопастных клеток, среди которых встречаются крупные бесцветные клетки веретеновидной формы.

В пределах обоих принимаемых нами подсемейств расположить входящие в них трибы линейно и в соответствии с их родством очень трудно вследствие широкого распространения мозаичной эволюции, а, вероятно, также вследствие гибридного происхождения многих триб. Наиболее удобным представляется нам приводимый ниже вариант системы, который будет более подробно рассмотрен в следующей главе.

Подсем. 1. BAMBUSOIDEAE Aschers. et Graebn.

Трибы: 1. *Arundinarieae* Aschers. et Graebn.; 2. *Shibataeae* Nakai; 3. *Bambuseae* Nees; 4. *Dendrocalameae* (Benth.) Keng; 5. *Bacilliferae* E.-G. Camus; 6. *Oxytenanthereae* Tzvel.; 7. *Atractocarpeae* (E.-G. Camus) Jacq.-Félix; 8. *Streptogyneae* (Jacq.-Félix) C. E. Hubb.; 9. *Streptochaeteae* C. E. Hubb.; 10. *Buergersiochloae* Blake; 11. *Olyreae* Spenn.; 12. *Parianeae* C. E. Hubb.; 13. *Leptaspideae* Tzvel.; 14. *Anomochloae* C. E. Hubb.

Подсем. 2. POOIDEAE

Трибы: 15. *Brachypodieae* (Hack.) Hayek; 16. *Triticeae* Dum.; 17. *Bromeae* Dum.; 18. *Poeae*; 19. *Phleaeae* Dum.; 20. *Meliceae* Endl.; 21. *Brylkinieae* Tateoka; 22. *Diarrheneae* Tateoka ex Campbell; 23. *Brachyelytreae* Ohwi; 24. *Ampelodesmeae* (Conert) Tutin; 25. *Stipeae* Dum.; 26. *Lygeaeae* Lange; 27. *Nardeae* Anderss.; 28. *Phaenospemateae* Renvoize et Clayton; 29. *Oryzeae* Dum.; 30. *Phyllorachidaeae* C. E. Hubb.; 31. *Ehrharteae* Nevski; 32. *Centosteceae* Ridley; 33. *Arundineae* Dum.; 34. *Thysanolaeneae* C. E. Hubb.; 35. *Micraireae* Pilg.; 36. *Aristideae* C. E. Hubb.; 37. *Cynodonteae* Dum.; 38. *Arundinelleae* Stapf; 39. *Isachneae* Benth.; 40. *Paniceae* R. Br.; 41. *Andropogoneae* Dum.

Система бамбукообразных злаков еще слабо разработана, главным образом вследствие редкости цветения и плодоношения многих их представителей, часто монокарпиков, цветущих один раз в 10—40 лет. Только в последние десятилетия найдены и описаны многие роды бамбуков американских тропиков (McClure, 1973; Calderon, Soderstrom, 1980), а многочисленные бамбуки южных провинций Китая еще только начинают изучаться (Keng, 1982—1984). Первые 6 триб в принимаемой нами системе составляют бамбуки с одревесневающими стеблями, к которым принадлежит значительное большинство подсемейства (974 вида из 1133). Среди них много родов, обладающих очень примитивными признаками в строении репродуктивных органов: 3 крупными лодиклами, 6 тычинками, 3 рыльцами, колосками с большим и неопределенным количеством цветков, а нередко еще и разветвленными (при этом в пазухах нижних цветковых чешуй образуются не цветки, а многоцветковые колоски, но без колосковых чешуй). Однако вследствие мозаичной эволюции здесь нередки и признаки очень высокой специализации, отсутствующие у настоящих злаков, например орехообразные и костянообразные зерновки (у рода *Melocanna* не имеющие эндосперма), срастающиеся в трубку нити тычинок, которые у рода *Ochlandra* многократно разветвлены, так что число тычинок в одном цветке может достигать 100—120.

Признаками высокой специализации являются и одревесневающие стебли этих бамбуков, первичные надземные побеги которых покрыты чешуевидными листьями и представляют как бы выпрямленные корневища, а также широкие листовые пластинки на черешках. Таким образом, у бамбуков хорошо выражено имеющее место и в других семействах покрытосемянных растений несоответствие в степени эволюционной продвинутости вегетативных и репродуктивных органов (Цвелев, 1974, 1976). Если бамбуки с одревесневающими стеблями сохранили много примитивных признаков в строении цветков и соцветий, то более примитивные в отношении жизненной формы травянистые бамбуки имеют высокоспециализированные репродуктивные органы, являясь своеобразными «монстрами» среди злаков. Несответствие в темпах эволюции вегетативных и генеративных органов отмечает и Soderstrom

(1981), также принимающий первичную травянистость бамбуков и злаков в целом. В этой же работе отмечается и большая примитивность травянистых бамбуков в отношении хромосомных чисел (деревянистые бамбуки — полиплоиды более высоких уровней). Согласно Soderstrom (1981), цветок травянистого бамбука *Streptochaeta*, считавшийся многими авторами очень примитивным, скорее является высокоспециализированным, о чем свидетельствуют редукция лодиклы и верхней цветковой чешуи при единственном цветке разветвленного колоска, сросшиеся нити тычинок и длинный столбик, хотя наличие 6 тычинок и 3 короткосочковых рылец — примитивный признак.

Среди травянистых бамбуков имеются еще такие замечательные злаки, как роды *Pharus* и *Leptaspis* из пантропической трибы *Leptaspideae* с перистым жилкованием листовых пластинок и длинными черешками, пантропический род *Streptogyna* с жесткими и цепкими при плодах рыльцами, бразильский род *Anomochloa* — полурозеточное растение с длинночерешковыми листьями, кольцом волосков у основания тычинок и единственным короткосочковым рыльцем. Трибы *Buergersiochloaeae*, *Olyreae*, *Parianeae* и *Leptaspideae* имеют раздельнополые одноцветковые колоски очень оригинального строения, и потому помещены нами в конце системы бамбукообразных злаков вместе с наиболее обособленной трибой *Anomochloaeae*.

В принимаемом варианте системы настоящие злаки (*Pooideae*) представлены 27 трибами, из которых 4: *Poeae*, *Cynodonteae*, *Panicaceae* и *Andropogoneae*, содержат каждая более 100 родов и 1000 видов. Мы присоединяем к *Poeae* трибы *Aveneae* и *Agrostidaeae*, а к *Cynodonteae* — *Pappophoreae*, *Aeluropodeae*, *Eragrostidaeae* и *Zoysieae*, принимавшиеся многими авторами традиционно, но, на наш взгляд, без достаточных оснований, так как даже скольнибудь существенные отличия в строении цветков и плодов у них отсутствуют. Следуя Renvoize (1981), мы принимаем в более широком понимании также трибу *Arundineae* (включая в нее *Molinieae*, *Cortaderieae* и *Danthonieae*). Кроме того, у нас имеются некоторые сомнения в целесообразности выделения принятых нами триб *Phleaeae* из *Poeae* и *Isachneae* из *Panicaceae*.

На наш взгляд, систему настоящих злаков удобнее всего начинать с «фестукоидных» триб, во многих отношениях являющихся довольно примитивными (в частности, среди них обычны многоцветковые колоски, сходные по строению с колосками примитивных бамбуков трибы *Arundinarieae*), и заканчивать ее «паникоидными» трибами, многие роды которых очень высоко специализированы по строению колосков и общих соцветий. Такое расположение удобно еще и потому, что трибы средней части системы — между «фестукоидными» и «паникоидными» злаками — являются во многих отношениях (по строению зародыша, анатомии листьев и другим признакам) промежуточными между ними. У триб средней части системы встречаются отдельные признаки, характерные для бамбуков. Отчасти они являются примитивными (например, 3 ло-

дикулы у *Stipeae* и 6 тычинок у многих *Oryzeae*), отчасти результатом высокой специализации (например, черешковые листья у многих *Centostecae* и чешуевидные листья проростков у *Oryzeae*), но степень общей специализации этих триб, если ее вообще можно оценить, более высокая, чем у «фестукоидных» злаков, хотя они превосходят последние в отношении древности (т. е. абсолютного возраста). «Оризоидные» и «арундиноидные» трибы настоящих злаков не стоит ставить в начало системы подсемейства и потому, что в этом случае нарушилась бы стройность системы: разрыв между стоящими рядом «фестукоидными» и «паникоидными» трибами был бы слишком резким. Среди настоящих злаков имеются довольно оригинальные роды (например, евразийский *Nardus*, западнотеррасный *Lygeum* и австралийская *Micraira*), выделяемые в монотипные трибы, однако в целом настоящие злаки составляют все же значительно более компактную (с меньшим диапазоном изменчивости) группу по сравнению с бамбукообразными злаками.

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ ЗЛАКОВ

На основании имеющейся в нашем распоряжении литературы учтено 898 родов злаков с 10 300 видами. Эти цифры, конечно, остаются приблизительными, так как и объем родов, и количество приводимых для них видов определяются разными исследователями довольно субъективно, а обработать злаки в полном объеме одному исследователю в настоящее время уже невозможно. Мы считаем целесообразным привести ниже полный перечень родов злаков, распределив их по принимаемым нами подсемействам и трибам. При каждом роде, кроме его автора и года описания, в скобках приведено количество видов и очень краткая характеристика ареала рода. Чтобы не увеличивать объем книги, нам пришлось отказаться от приведения полных цитат первоисточников при названиях родов. Названия важнейших синонимов родов приведены после общего обзора родов по алфавиту с указанием номера того рода, синонимом которого они являются. При этом отмечены звездочкой те синонимы, которые при более узком понимании родов могут быть выделены в самостоятельные роды. В пределах триб роды также размещены по алфавиту, что более удобно для справок при отсутствии указателя латинских названий. Кроме того, система наиболее крупных триб еще недостаточно разработана, а признаваемые некоторыми авторами (в том числе и нами: Цвелев, 1976) подтрибы (*subtribus*) далеко не всегда могут считаться естественными. Для подсемейств и триб после краткого диагноза указано общее количество родов и видов, что делает их сравнимыми в отношении объема. Необходимые комментарии для триб даются после перечисления входящих в них родов.

При указании ареала родов приняты наиболее простые сокращения, обычно понятные без каких-либо разъяснений. Так, Европа, Азия, Евразия, Африка, Австралия, Америка соответственно сокращаются: Евр., Аз., Евраз., Афр., Австр., Ам. Стороны света сокращены до одной буквы, например южный — ю., юго-восточный — ю.-в.; до одной буквы сокращаются также слова: центральный — ц. и новый — н. Часто употребляются также сокращения: тр. — тропический (в том числе пантр., палеотр., неотр. и т. п.), ум. — умеренно теплый, ср. — средний, аркт. — арктический, горн. — горный, культ. — культивируемый. Сокращения государств или островов для более узко распространенных родов легко расшифро-

вырастают, например Инд. — Индия, Кит. — Китай, Мекс. — Мексика, Мадаг. — Мадагаскар и т. п. Индонезия и Филиппины обычно включены в Юго-Восточную Азию (Ю.-В. Аз.), а Антильские острова — в Центральную Америку (Ц. Ам.).

Подсемейство 1. БАМБУКООБРАЗНЫЕ ЗЛАКИ — BAMBUSOIDEAE Aschers. et Graebn.

1902, Syn. Mitteleur. Fl. 2, 1: 769. — *Olyroideae* Pilg. 1956, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 14d: 168. — *Anomochloideae* Butz. 1965, Neue Unters. Blüte Gram.: 148

Многолетники, нередко многолетние монокарпики; стебли обычно б. м. одревесневающие, реже травянистые, часто с большим количеством расставленных узлов и разветвленные в верхней части; листья почти всегда с черешками, опадающие по сочленениям, реже не опадающие; пластинки их обычно от линейно-ланцетных до ланцетно-ййцевидных, очень редко линейные; анатомия их «бамбукоидная»; путь фотосинтеза C_3 . Колоски часто с неопределенным количеством цветков, нередко разветвленные («ложные колоски»), у основания часто более чем с 2 колосковыми чешуями; нижние и верхние цветковые чешуи обычно с большим и неопределенным количеством (до 25) жилок; лодикулы обычно 3, реже 2, более 3 или отсутствуют; тычинок обычно 6, реже 3, иногда 2, 4 или более 6 (до 120), нередко срастающихся нитями в трубку; рылец обычно 2—3, реже 1 или 4—6, нередко на длинном столбике. Зерновки часто с утолщенным в верхней части или равномерно околоплодником, нередко орехобразные или косянкообразные; тип зародыша обычно P+PP или F+PP, редко F—PP; меристема под основанием почечки зародыша отсутствует. Хромосомы мелкие; $x=9, 10, 11, 12$, редко 7, 23. — Т и п: *Bambusa* Schreb. — 111 родов и 1136 видов.

Триба 1. АРУНДИНАРИЕВЫЕ — ARUNDINARIEAE Aschers. et Graebn.

1902, l. c.: 770

Стебли обычно слабо одревесневающие; корневища обычно лептоморфные. Колоски многоцветковые, собранные в метелкообразные или кистевидные общие соцветия; цветки обоюполюе; лодикулы 3; тычинок 3, 6, редко 4, со свободными нитями; завязь голая, с 2 или 3 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки с тонким околоплодником, слипающимся с семенем. Основное число хромосом (x)=12. — Т и п: *Arundinaria* Michx. — 21 род и 272 вида.

1. *Acidosasa* Chu et Chao, 1980 (2; Ю.-В. Аз.). — 2. *Ampelocalamus* Chen, Wen et Sheng, 1981 (7; Ю.-В. Аз.). — 3. *Arundinaria* Michx. 1803 (2; Ум. и Субтр. С. Ам., Горн. Афр.). — 4. *Bashania*

Keng f. et Yi, 1982 (3; Ю.-В. Аз.). — 5. *Burmabambus* Keng f. 1982 (1; Бирма). — 6. *Clavinodum* Wen, 1984 (2; Ю.-В. Аз.). — 7. *Drepanostachyum* Keng f. 1983 (4; Ю.-В. Аз., Гимал.). — 8. *Fargesia* Franch. 1893 (± 30 ; Ю.-В. Аз.). — 9. *Ferrocalamus* Hsueh et Keng f. 1982 (2; Ю.-В. Аз.). — 10. *Gelidocalamus* Wen, 1982 (5; Ю.-В. Аз.). — 11. *Himalayacalamus* Keng f. 1983 (1; Гимал.). — 12. *Indocalamus* Nakai, 1925 (± 20 ; Ю.-В. Аз.). — 13. *Neomicrocalamus* Keng f. 1983 (3; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 14. *Oligostachyum* Wang et Ye, 1982 (1; Ю.-В. Аз.). — 15. *Pleiblastus* Nakai, 1925 (± 50 ; В. и Ю.-В. Аз.). — 16. *Pseudosasa* Makino et Nakai, 1925 (± 20 ; В. и Ю.-В. Аз.). — 17. *Sasa* Makino et Shibata, 1901 (± 60 ; В. Аз.). — 18. *Sasaella* Makino, 1929 (± 30 ; В. и Ю.-В. Аз.). — 19. *Sasamorpha* Nakai, 1931 (± 15 ; В. Аз.). — 20. *Thamnocalamus* Munro, 1868 (6; Ю. и Ю.-В. Аз., Ю. Афр.). — 21. *Yushania* Keng f. 1957 (8; Ю.-В. Аз., Тибет).

Эта триба характеризруется обычно относительно тонкими (лептоморфными) моноподиальными корневищами, многоцветковыми колосками, обоюполюми цветками обычного для большинства злаков строения и зерновками с тонким, не утолщенным на верхушке околоплодником («*Arundinaria* type of ovary»; Holttum, 1956). Достаточно четко выделяется она и по анатомическому строению стебля («Group A»; Grosser, Liese, 1973). Роды этой трибы, разделенной в последнее время (Keng, 1982—1984) на 3 подтрибы: *Thamnocalaminae* Keng f., *Pleiblastinae* Keng et Keng f. и *Sasinae* Keng f., встречаются главным образом в Восточной и Юго-Восточной Азии, а в Северной Америке и Африке она представлена лишь 2 видами рода *Arundinaria* и 1 видом *Thamnocalamus*. В отличие от других триб бамбуков, распространенных исключительно в тропиках, триба *Arundinarieae* является преимущественно субтропической и горно-тропической, а 2 ее рода: *Sasa* в Восточной Азии и *Arundinaria* в Северной Америке — единственные роды бамбуков, заходящие в пределы умеренно теплой зоны. Некоторые роды трибы имеют почти травянистые, иногда карликовые (15—30 см выс.) виды. Цветущие и плодоносящие особи большинства родов встречаются редко и слабо представлены в гербариях, чем отчасти объясняется еще недостаточная изученность трибы.

Триба 2. ШИБАТЕЕВЫЕ — SHIBATAEAE Nakai

1933, Journ. Jap. Bot. 9: 83

Стебли одревесневающие; корневища лептоморфные или пахиморфные. Колоски обычно с (1) 2—4 (6), реже с многочисленными цветками, собранные в кистевидные или метелкообразные общие соцветия; цветки обоюполюе; лодикулы обычно 3; тычинок 3, реже 6, со свободными нитями; завязь голая, с 3, реже 2 короткососочковыми рыльцами на срастающихся друг с другом столбиках. Зерновки с тонким околоплодником, обычно слипающимся с семенем. $X=12$. — Т и п: *Shibataea* Makino et Nakai — 10 родов и 129 видов.

22. *Brachystachyum* Keng, 1940 (1; Ю. Кит.). — 23. *Chimonobambusa* Makino, 1914 (± 15 ; В. и Ю.-В. Аз.). — 24. *Hibanobambus* Maruyama et Okamura, 1979 (1; Ю. Япон.). — 25. *Indosasa* McClure, 1940 (10; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 26. *Oreocalamus* Keng, 1940 (2; Ю. Кит.). — 27; *Phyllostachys* Sieb. et Zucc. 1843 (± 70 ; В. и Ю.-В. Аз., Культ.). — 28. *Qiongzhuea* Hsueh et Yi, 1980 (3; Ю.-В. Аз.). — 29. *Semiarundinaria* Makino ex Nakai, 1925 (± 5 ; Ю.-В. Аз.). — 30. *Shibataea* Makino et Nakai, 1935 (6; В. и Ю.-В. Аз.). — 31. *Sinobambusa* Makino ex Nakai, 1925 (16; Ю.-В. Аз.).

Триба занимает промежуточное положение между *Arundinarieae* и *Bambuseae*. По сравнению с первой из этих триб она более высокоспециализирована, в частности, имеет более одревесневающие стебли, колоски обычно с меньшим количеством цветков (но у *Sinobambusa* они с многочисленными расставленными цветками) и срастающиеся в нижней части столбики. От *Bambuseae* отличается преимущественно лептоморфными корневищами и зерновками с тонким, слипающимся с семенем околоплодником. Роды *Shibataeae* приурочены исключительно к Южной и Юго-Восточной Азии, хотя виды *Phyllostachys* интродуцированы во многие страны других континентов. Род *Hibanobambus*, по-видимому, имеет гибридное происхождение: *Semiarundinaria* \times *Sasa*.

Триба 3. БАМБУКОВЫЕ — BAMBUSEAE Nees

1895, Linnaea, 9: 462, 465. — *Chusqueae* E.-G. Camus, 1913; *Bambus.*: 16. — *Arthrostylidiae* E.-G. Camus, 1913, l. c.: 16. — *Glaziophytoneae* Keng f. 1984, *Journ. Bamboo Res.* 3, 2: 3, descr. sin. — *Neuroleptidae* Keng f. 1984, l. c.: 3, descr. sin.

Стебли одревесневающие, редко (у *Guaduella*) травянистые; корневища пахиморфные. Колоски одноцветковые или многоцветковые, собранные в метелкообразные, кистевидные или колосовидные, редко головкообразные общие соцветия; цветки обоеполые, реже раздельнополые; лодикулы 3, реже 2 или они отсутствуют; тычинок 6 или 3, со свободными, редко немного срастающимися у основания нитями; завязь голая или волосистая, с 2—3 обычно длинносопочковыми рыльцами на коротких, реже более длинных, иногда срастающихся в нижней части столбиках. Зерновки обычно с утолщенным в верхней части и легко отделяющимся от семени, редко с неравномерно толстым или тонким околоплодником, иногда орехообразные или костянообразные. $X=9, 10, 12, 23$. — Т и п: *Bambusa* Schreb. — 38 родов и 464 вида.

32. *Actinocladium* McClure ex Soderstr. 1981 (1; Бразил.). — 33. *Apoclada* McClure, 1967 (4; Бразил.). — 34. *Arthrostylidium* Rupr. 1840 (± 25 ; Ц. и Ю. Ам.). — 35. *Atractantha* McClure, 1973 (± 10 ; Бразил.). — 36. *Athroostachys* Benth. 1883 (1; Бразил.). — 37. *Aulonemia* Goudot, 1846 (± 20 ; Ц. и Ю. Ам.). — 38. *Bambusa* Schreb. 1789 (± 70 ; Ю. и Ю.-В. Аз., Н. Гвин., С. Австр.). — 39. *Bonia* Bal. 1890 (1; Ю.-В. Аз.). — 40. *Butania* Keng f. 1982 (1; Бутан). — 41. *Chimonocalamus* Hsueh et Yi, 1979 (± 13 ; Ю. и

Ю.-В. Аз.). — 42. *Chloöthamnus* Büse, 1854 (3; Ю.-В. Аз.). — 43. *Chusquea* Kunth, 1822 (± 100 ; Ц. и Ю. Ам.). — 44. *Colantheia* McClure et E. W. Smith, 1973 (7; Ю.-В. Бразил.). — 45. *Decaryochloa* A. Camus, 1946 (1; Мадаг.). — 46. *Dendrocalamopsis* (Chia et Fung) Keng f. 1983 (9; Ю.-В. Аз.). — 47. *Dinochloa* Büse, 1855 (20; Ю.-В. Аз.). — 48. *Elytrostachys* McClure, 1942 (2; Тр. Ам.). — 49. *Glaziophyton* Franch. 1889 (1; Бразил.). — 50. *Greslania* Bal. 1872 (4; Н. Калед.). — 51. *Guadua* Kunth, 1822 (± 30 ; Тр. Ам., Филипп.). — 52. *Guaduella* Franch. 1887 (8; Ц. и З. Афр.). — 53. *Hickelia* A. Camus, 1924 (1; Мадаг.). — 54. *Hitchcockella* A. Camus, 1925 (1; Мадаг.). — 55. *Linguania* McClure, 1940 (± 10 ; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 56. *Melocalamus* Benth. 1881 (2; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 57. *Merostachys* Spreng. 1825 (± 40 ; Тр. Ам.). — 58. *Myriocladus* Swall. 1951 (± 20 ; Венесуэла). — 59. *Nastus* Juss. 1789 (± 10 ; Ю. Аз., Мадаг., Н. Гвин.). — 60. *Neurolepis* Meisn. 1843 (± 10 ; Тр. Ю. Ам.). — 61. *Olmea* Soderstr. 1981 (2; Ю. Мекс.). — 62. *Oreostachys* Gamble, 1908 (5; Ю.-В. Аз.). — 63. *Otatea* (McClure et E. W. Smith) Calder. et Soderstr. 1957 (2; Ц. Ам.). — 64. *Perrierbambus* A. Camus, 1924 (2; Мадаг.). — 65. *Pseudocoix* A. Camus, 1924 (1; Мадаг.). — 66. *Racemobambos* Holttum, 1956 (5; Ю.-В. Аз., Н. Гвин.). — 67. *Rhipidocladum* McClure, 1973 (± 10 ; Ц. и Ю. Ам.). — 68. *Swallenochloa* McClure, 1973 (± 10 ; Тр. Ам.). — 69. *Thyrstachys* Gamble, 1894 (2; Ю.-В. Аз.).

В отличие от 2 предыдущих триб для этой трибы характерны сильно утолщенные (пахиморфные) симподиальные корневища. Значительному большинству ее родов свойственны также зерновки с утолщенным равномерно или только в верхней части околоплодником, нередко орехообразные или костянообразные. При более детальном исследовании репродуктивных органов всех представителей трибы она, вероятно, будет разделена на несколько триб меньшего объема, среди которых найдут свое место и помещенные нами в синонимы трибы *Chusqueae* и *Arthrostylidiae*. Не случайно известные специалисты по бамбукам Calderon a. Soderstrom (1980: 16) оставили 10 американских родов, включенных нами в *Bambuseae*, вне известных триб. На наш взгляд, среди этих родов, как можно судить по превосходной работе McClure (1973), наиболее обособлен и несомненно заслуживает выделения в особую трибу род *Athroostachys*, имеющий очень оригинальные и уникальные среди злаков лодикулы (2 передние асимметричные лодикулы на верхушке внезапно оттянуты в остевидные окончания), а также относительно короткосопочковые рыльца на довольно длинном столбике. Кроме того, общие соцветия у этого рода головкообразные, очень похожие на общие соцветия африканского рода *Oxytenanthera*. Довольно обособлены также роды *Elytrostachys* с короткосопочковыми рыльцами, *Merostachys* с зерновками без продольной бороздки со слабо заметным рубчиком и *Myriocladus* с очень мелкими колосками и зерновками с тонким околоплодником. Отклонения в строении вегетативных

органов, даже такие оригинальные, как поперечно-перегородчатые стебли с чешуевидными листьями у *Glaziophyton*, по-видимому, не стоит считать признаками, характеризующими трибы. Возможно, выделения в особую трибу заслуживают еще роды *Dinochloa*, *Melocalamus* и *Olmeca* с костянообразными зерновками. Не совсем ясно для нас систематическое положение мадагаскарских бамбуков *Hickelia*, *Perrierbambus* и *Pseudocoix*, выделявшихся в особые подтрибы. Роды *Bambuseae* — преимущественно обитатели влажных тропиков, хотя некоторые из них поднимаются довольно высоко в горы (до 3500 м и выше). Особенно обильно они представлены в Южной и Юго-Восточной Азии, а также в Южной и Центральной Америке, причем в Азии преобладают роды с 3 рыльцами, а в Америке — с 2. В Африке, за исключением Мадагаскара с 4 эндемичными родами, триба представлена лишь оригинальным травянистым родом *Guaduella*. Последний род нередко сближается с другими африканскими травянистыми родами *Puella* и *Atractocarpa*, имеющими, однако, совершенно иное строение репродуктивных органов. В Австралию заходит лишь род *Bambusa*, но на Новой Гвинее встречаются уже 3 рода. Род *Greslania* — эндемик Новой Каледонии. Американский род *Guadua* нередко присоединяется к очень близкому роду *Bambusa*, и тогда последний род имеет почти пантропический ареал.

Триба 4. ДЕНДРОКАЛАМУСОВЫЕ — DENDROCALAMEAE (Benth.) Keng

1959, Fl. III. Pl. Prim. Sin. Gram.: 63, comb. invalid. — Subtrib. *Dendrocalameae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 19: 31; id. 1883, in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. 3: 1076, s. restr. — A tribu *Bambuseae* imprimis stylo longo et stigmatе vulgo uno brevipapillato differt

Стебли одревесневающие; корневища пахиморфные. Колоски двцветковые или многоцветковые, обычно расположенные пучками на ветвях метелкообразного общего соцветия; цветки обычно обоеполые; лодикулы 3, реже 2 или они отсутствуют; тычинок 6 со свободными или сросшимися в трубку нитями; завязь 6. м. волосистая, с длинным столбиком и одним, редко 2—3 короткососочковыми рыльцами. Зерновки с сильно и часто равномерно утолщенным околоплодником, легко отделяющимся от семени. $X=12$ (36). — Лектотип: *Dendrocalamus* Nees. — 5 родов и 57 видов.

70. *Dendrocalamus* Nees, 1835 (± 20 ; Ю. и Ю.-В. Аз., Тибет). — 71. *Gigantochloa* Kurz ex Munro, 1868 (± 20 ; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 72. *Neosinocalamus* Keng f. 1983 (6; Ю.-В. Аз.). — 73. *Oreobambos* Schumann, 1896 (1; Тр. Афр.). — 74. *Sinocalamus* McClure, 1940 (± 10 ; Ю. и Ю.-В. Аз.).

Тропическая афроазиатская триба, наиболее характерным признаком которой является оригинальное строение гинецея, имеющего очень длинный столбик с обычно цельным короткососочковым рыльцем. Среди злаков этот признак встречается еще

у таких замечательных и в других отношениях монотипных триб, как *Anomochloae* из травянистых бамбуков, *Nardeae* и *Lygeae* из настоящих злаков. *Dendrocalameae* — обычно крупные бамбуки, но в горных районах Африки и Юго-Восточной Азии поднимаются в горы до 2000 м и выше.

Триба 5. ЯГОДОНОСНЫЕ — BACCIFERAE E.-G. Camus

1943, l. c.: 17, s. restr. — Subtrib. *Melocanneae* Benth. 1881, l. c.: 31. — Trib. *Melocanneae* (Benth.) Keng, 1959, l. c.: 31, comb. invalid.

Стебли одревесневающие; корневища пахиморфные. Колоски с одним или многими цветками, часто разветвленные («ложные колоски»), обычно расположенные пучками на облиственных или безлистных ветвях; цветки обычно обоеполые; лодикулы 3 или они отсутствуют; тычинок 6, реже более 6 (до 120 у *Ochlandra*), со свободными или сросшимися нитями; завязь голая, на верхушке оттянутая в длинное полое столбикообразное окончание, несущее 3, реже 2 или 4—6 короткососочковых рылец. Зерновки с сильно утолщенным околоплодником, легко отделяющимся от семени, орехообразные или костянообразные. $X=12$ (36). — Лектотип: *Melocanna* Trin. — 8 родов и 72 вида.

75. *Cephalostachyum* Munro, 1868 (± 10 ; Ю. Аз., Мадаг.). — 76. *Leptocanna* Chia et Fung, 1981 (1; Ю. Кит.). — 77. *Melocanna* Trin. 1821 (2; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 78. *Neohouzeaua* A. Camus, 1922 (5; Ю.-В. Аз.). — 79. *Ochlandra* Thwaites, 1864 (12; Ю. Аз., Мадаг.). — 80. *Pseudostachyum* Munro, 1868 (2; Ю. Аз.). — 81. *Schizostachyum* Nees, 1829 (± 35 ; Ю. Аз., Н. Гвин., Мадаг.). — 82. *Teinostachyum* Munro, 1868 (± 5 ; Ю. Аз.).

Роды *Melocanna* и *Ochlandra* довольно сильно отличаются от других родов этой трибы, имеющих мелкие орехообразные зерновки, более крупными костянообразными зерновками с толстым мясистым околоплодником. Кроме того, *Melocanna* уникальна среди злаков отсутствием в зрелых зерновках эндосперма, который полностью используется зародышем еще до отделения зерновки от материнского растения, а *Ochlandra* имеет сильно разветвленные тычинки, число которых в одном цветке варьирует от 6 до 120 (эта оригинальная особенность среди злаков свойственна еще роду *Pariana* из трибы *Parianeae*). *Melocanna* и *Ochlandra* могли бы быть выделены в особые монотипные трибы, однако они имеют настолько сходное строение гинецея (оттянутая в длинное полое столбикообразное окончание верхушка завязи) со *Schizostachyum* и близкими к нему родами, что, следуя Holttum (1956), мы считаем возможным относить все эти роды к одной трибе. Для *Bacciferae* очень характерны еще не вполне стабилизировавшиеся элементарные соцветия — колоски, имеющие разветвленную ось и фактически являющиеся ветвями более сложного общего соцветия или «ложными колосками» (McClure, 1934). Эту особенность, встречающуюся еще в некоторых родах *Bambuseae*, у рода *Sinobambusa*

из *Shibataeae*, а также у *Streptochaeteae*, нельзя не признать очень примитивным признаком, в то время как формирование орехообразных и костянообразных зерновок, как и ветвление тычинок, мы считаем признаками высокой специализации. Все роды *Bacciferae* приурочены к влажным тропикам Южной Азии, Мадагаскара и Новой Гвинеи.

Триба 6. ОКСИТЕНАНТЕРОВЫЕ —
OXYTENANTHEREAE Tzvel. trib. nova

Culmi lignoscentes; rhizomata pachymorpha. Spiculae 1—4-flo-
rae, in inflorescentiam congestae; flores hermaphroditi, lodiculae
vulgo desunt; stamina 6, filamentis connatis; germen apice pilosum,
longe styliformiter productum et stigmatis 3 brevibus terminatum.
Caryopsides pericarpio tenui conglutinato. — Стебли одревесне-
вающие: корневища пахиморфные. Колоски с 1—4 цветками, ску-
ченные в головчатое общее соцветие; цветки обоеполые; лодикулы
обычно отсутствуют; тычинок 6, со сросшимися в трубку нитями;
завязь на верхушке волосистая, оттянутая в длинное полое стол-
бикообразное окончание и заканчивающаяся 3 короткими и ко-
роткососочковыми рыльцами. Зерновки с тонким перикарпием,
слипающимся с семенем. $X=12$ (36). — Тип (typus): *Oxyte-
nanthera* Munro. — 1 род и 2 вида.

83. *Oxytenanthera* Munro, 1868 (2; Тр. Аф.).

По строению гинецея эта триба близка к предыдущей, но имеет
зерновки с тонким, слипающимся с семенем околоплодником
(более примитивный признак!) и своеобразные головкообразные
общие соцветия. Приурочена к тропической Африке, где поднимает-
ся в горы до 2000 м (Clayton, 1970: 13). Прежде к роду *Oxyte-
nanthera* относили еще несколько южноазиатских видов, принад-
лежащих к родам *Dendrocalamus* и *Gigantochloa* из трибы *Dendro-
calameae* (Holttum, 1956).

Триба 7. АТРАКТОКАРПОВЫЕ —
ATRACTOCARPEAE (E.-G. Camus) Jacq.-Félix

1962, *Gram. Afr. Trop.* 1: 117, comb. invalid. — Subtrib. *Atractocarpeae* S.-G. Ca-
mus, 1913, l. c.: 17. — Subtrib. *Puellinae* Stapf, 1917, *Fl. Trop. Afr.* 9: 25. —
Trib. *Puelliae* (Stapf) Potzt. 1964, in *Engl. Syllabus*, 12. Aufl. 2: 577, comb. invalid.

Стебли травянистые. Колоски с 4—6 обоеполыми и пестичными
цветками, собранные в узкие метелкообразные или кистевидные
общие соцветия; лодикулы 3; тычинок 6 со сросшимися в трубку
нитями; завязь голая, с длинным столбиком и 3 короткососочко-
выми рыльцами. Зерновки с тонким околоплодником. $X=12$. —
Тип: *Atractocarpa* Franch. — 2 рода и 5 видов.

84. *Atractocarpa* Franch. 1887 (1; 3. Тр. Аф.). — 85. *Puellia*
Franch. 1887 (4; Тр. Аф.).

Роды этой трибы по строению цветков напоминают предыду-

щую трибу, но, по-видимому, более близки к родам трибы *Dendro-
calameae*, хотя являются вполне травянистыми растениями. С ро-
дом *Puellia* иногда сближают другой род африканских травянистых
бамбуков — *Guaduella*, однако по строению цветков мы предпочи-
таем относить его к трибе *Bambuseae*.

Триба 8. СТРЕПТОГИНОВЫЕ —
STREPTOGYNEAE (Jacq.-Félix) C. E. Hubb.

1956, in *Hook. Icon. Pl.* 36: tab. 3572. — Subtrib. *Streptogyninae* Jacq.-Félix, 1955,
Journ. Agric. Trop. Bot. Appl. 2: 427

Стебли травянистые. Колоски с 3—7 обоеполыми цветками,
собранные в одностороннюю кисть; лодикулы 3; тычинок 2
с длинными свободными нитями; завязь на верхушке волосистая,
с довольно длинным столбиком, переходящим в длинные голые
основания 2 рылец; рыльца длинные, покрытые назад обращен-
ными шипиками и сохраняющиеся при плодах (способствуют
зоохорному распространению диаспор). Зерновки с тонким около-
плодником. $X=12$. — Тип: *Streptogyna* Beauv. — 1 род и
2 вида.

86. *Streptogyna* Beauv. 1812 (2; Ю. Аз., Тр. Афр. и Ам.).

Афроазиатский и американский виды единственного рода этой
трибы уникальны среди злаков (и среди всех однодольных) остаю-
щимися при плодах рыльцами, покрытыми не сосочками, а назад
обращенными шипиками (признак очень высокой специализа-
ции!). Обитают они во влажных тропических лесах.

Триба 9. СТРЕПТОХЕТОВЫЕ —
STREPTOCHAETEAE C. E. Hubb.

1934, in *Hutch. Fam. Flow. Pl.* 2: 205

Стебли травянистые; корневища симподиальные. Колоски
с 1 развитым обоеполым цветком, собранные в кистевидное или
почти колосовидное общее соцветие; лодикулы отсутствуют; тычи-
нок 6, с нитями, сросшимися в большей нижней части в трубку,
тесно примыкающую к гинецею; завязь голая, с длинным столби-
ком и 3 довольно длинными, но очень короткососочковыми рыль-
цами. Зерновки с тонким околоплодником. $X=11$. — Тип: *Strepto-
chaeta* Schrad. ex Nees — 1 род и 3 вида.

87. *Streptochaeta* Schrad. ex Nees, 1829 (3; Тр. Ам.).

Единственный род трибы, распространенный во влажных лесах
тропической Америки, нередко принимался за наиболее примитив-
ный среди современных родов злаков, имеющий, в частности,
3 очень крупные спирально расположенные лодикулы и двураз-
дельную верхнюю цветковую чешую при единственном цветке. Од-
нако нам представляется более правильной точка зрения So-
derstrom (1981), согласно которой лодикулы и верхняя цветковая
чешуя при развитом цветке стрептохеты редуцированы, а имею-

щиеся в колосках этого рода чешуи, исключая нижнюю цветковую чешую при развитом цветке, являются нижними цветковыми чешуями редуцированных нижних цветков разветвленного («ложного») колоска. Присутствие в цветке стрептохеты 6 тычинок и 3 короткососочковых рылец, а также зерновки с тонким околоплодником и травянистую жизненную форму следует относить к примитивным признакам (следствие мозаичной эволюции).

Триба 10. БЮРГЕРСИОХЛОЕВЫЕ — BUERGERSIOCHLOEAE Blake

1946, *Blumea*, Suppl. 3: 62

Стебли травянистые. Колоски одноцветковые, раздельнополые, в сжатом метелкообразном общем соцветии; лодикулы 2—3, очень мелкие; тычинок 2—3 со сросшимися нитями; завязь на ножке, голая, с 2 лишь близ основания свободными, а выше срастающимися друг с другом столбиками и короткососочковым рыльцем. Зерновки неизвестны. — Тип: *Buergerstochloa* Pilg. — 1 род и 2 вида.

88. *Buergerstochloa* Pilg. 1914 (2; Н. Гвин.).

Единственный род трибы, обитающий во влажных лесах Новой Гвинеи, принадлежит к травянистым бамбукам с раздельнополыми цветками. Пестичные цветки имеют уникальное среди злаков строение гинецея.

Триба 11. ОЛИРОВЫЕ — OLYREAE Spreng.

1825, *Fl. Friburg*, 1: 172

Стебли травянистые; корневища симподиальные. Колоски одноцветковые, раздельнополые, в метелкообразных или кистевидных общих соцветиях; лодикулы 3, реже 2, обычно небольшие и на верхушке как бы обрубленные; тычинок 3, реже 2, со свободными нитями; завязь голая, с длинным столбиком и 2 относительно короткими длинососочковыми рыльцами. Зерновки с тонким околоплодником. $X=9, 10, 11$, редко 7. — Тип: *Olyra* L. — 16 родов и 74 вида.

89. *Arberella* Soderstr. et Calder. 1979 (4; Тр. Ам.). — 90. *Cryptochloa* Swall. 1942 (8; Тр. Ам.). — 91. *Diandrolyra* Stapf, 1906 (7; Бразил.). — 92. *Ekmanochloa* Hitchc. 1936 (2; Куба). — 93. *Froesiochloa* G. Black, 1950 (3; Тр. Ю. Ам.). — 94. *Lithachne* Beauv. 1812 (4; Тр. Ам.). — 95. *Maclurolyra* Calder. et Soderstr. 1973 (1; Панама). — 96. *Mnlochloa* Chase, 1908 (2; Куба). — 97. *Olyra* L. 1759 (± 25 ; Тр. Ам. и Афр., Мадаг.). — 98. *Piresia* Swall. 1964 (2; Тр. Ю. Ам.). — 99. *Raddia* Bertol. 1819 (5; Бразил.). — 100. *Raddiella* Swall. 1956 (1; Бразил.). — 101. *Rehia* Fijten, 1975 (1; Тр. Ю. Ам.). — 102. *Reitzia* Swall. 1956 (1; Бразил.). — 103. *Strepthium* Schrad. ex Nees, 1829 (5; Тр. Ю. Ам.). — 104. *Sucreea* Soderstr. 1981 (3; Бразил.).

Наиболее богатая видами триба травянистых бамбуков, для которой характерны довольно высокоспециализированные одноцветковые раздельнополые колоски. Ее роды приурочены к тропической Америке, за исключением встречающегося и в Африке (включая Мадагаскар) рода *Olyra*, и обитают в лесах. Среди них 2 рода эндемичны для Кубы и 1 род — для Панамы.

Триба 12. ПАРИАНОВЫЕ — PARIANEAE C. E. Hubb.

1934, l. c.: 219

Стебли травянистые; корневища моноподиальные. Колоски одноцветковые, раздельнополые, расположенные по 5—6 в узлах ломкой оси колосовидного общего соцветия (в каждой ложной мутовке один колосок пестичный); лодикулы 3, довольно крупные; тычинок 6—40 или 2, с частично срастающимися нитями; завязь голая, с длинным столбиком и 2 длинно-, реже короткососочковыми рыльцами. Зерновки с тонким околоплодником. — Тип: *Pariana* Aubl. — 3 рода и 37 видов.

105. *Eremitis* Doell, 1877 (± 7 ; В. Бразил.). — 106. *Pariana* Aubl. 1775 (± 30 ; Тр. Ам.).

Два рода этой трибы, для которых характерны колосообразные общие соцветия с ломкой осью, по-видимому, заслуживают ранга самостоятельных триб, так как *Eremites* имеет в цветках 2 тычинки и короткососочковые рыльца, а *Pariana* — 6—40 тычинок и длинососочковые рыльца. Обитают в лесах тропической Америки, преимущественно в бассейне Амазонки.

Триба 13. ЛЕПТАСПИСОВЫЕ — LEPTASPIDAEAE Tzvel. trib. nova

Phareae Stapf, 1898, in Dyer, *Fl. Cap.* 7: 319, nom. illeg.

Culmi herbacei; foliorum laminae pinnatinerves. Spiculae uniflorae, unisexuales, in panícula dispositae; lodiculae 3 vel desunt; stammina 6, filamentis liberis; germen glabrum, apice styloformiter productum et stigmatibus 3 brevissime pilosis terminatum. Caryopsides pericarpio tenui. — Стебли травянистые; пластинки листьев с перисто расположенными боковыми жилками. Колоски одноцветковые, раздельнополые, собранные в метелкообразное общее соцветие и обычно расположенные группами по 2—3; 1 тычиночный на ножке и 1—2 пестичных сидячих или на короткой ножке; лодикулы 3 или они отсутствуют; тычинок 6 со свободными нитями; завязь голая, на верхушке столбикообразно оттянутая и заканчивающаяся 3 очень короткососочковыми рыльцами. Зерновки с тонким околоплодником. $X=12$. — Тип (typus): *Leptaspis* R. Br. — 2 рода и 14 видов.

107. *Leptaspis* R. Br. 1810 (± 6 ; палеотр.). — 108. *Pharus* P. Browne, 1756 (± 8 ; Тр. Ам.).

Эта триба уникальна среди злаков перистым расположением

боковых жилок на листовых пластинках с довольно длинными черешками. От трибы *Olyreae*, также имеющей раздельнополые одноцветковые колоски, отличается еще присутствием в тычиночных цветках 6, а не 2—3 тычинок и очень короткососочковыми рыльцами. Оба рода обитают в тропических лесах, но один в палеотропиках, а другой — в Америке. К сожалению, от широко распространенного названия этой трибы — *Phareae* приходится отказываться по номенклатурным соображениям: при первоописании в нее был включен тип ранее описанной трибы *Olyreae*.

Триба 14. АНОМОХЛОЕВЫЕ — ANOMOCHLOEAE C. E. Hubb.

1934, l. c.: 210

Стебли травянистые; листья преимущественно прикорневые, с черешками до 25 см дл. Колоски с одним обоеполым цветком, расположенные по 2—3 в пазухах крупных прицветников на верхушке стебля; лодикулы отсутствуют, но вокруг основания тычинок имеется кольцо густо расположенных волосков; тычинок 4 со свободными нитями; завязь голая с длинным столбиком, переходящим в длинное, но очень короткососочковое рыльце. Зерновки с тонким околоплодником. — Т и п: *Anomochloa* Brongn. — 1 род и 1 вид.

109. *Anomochloa* Brongn. 1851 (1; Бразил.).

Отличается от всех других злаков оригинальным общим обликом (особенно длинночерешковыми прикорневыми листьями), сходным с обликом некоторых родов из семейств *Zingiberaceae* и *Maranthaceae*, а также присутствием волосистого кольца вокруг основания тычинок, которое, по-видимому, замещает отсутствующие лодикулы.

Роды *Vambusoideae* неясного положения. — 2 рода и 2 вида.

110. *Dendrochloa* Parkinson, 1933 (1; Бирма). — 111. *Kle-machloa* Parker, 1932 (1; Бирма).

Подсемейство 2. НАСТОЯЩИЕ ЗЛАКИ — POOIDEAE

Panicoidae A. Br. 1864, in Aschers. Fl. Prov. Brandenb. 1: 799. — *Micratro-ideae* Pilg. 1956, l. c.: 167. — *Eragrostoidae* Pilg. 1956, l. c.: 167. — *Arundinoideae* Tateoka, 1957, Journ. Jap. Bot. 32, 9: 277. — *Cenostecoideae* Soderstr. 1981, Taxon, 30, 3: 615. — *Oryzoideae* Parodi ex Caro, 1982, Dominguezia, 4: 10. — *Ehrhartoidae* Jacq. Félix ex Caro, 1982, l. c.: 11. — *Phragmitoidae* Parodi ex Caro, 1982, l. c.: 13. — *Aristidoideae* Caro, 1982, l. c.: 16

Многолетники или однолетники; стебли травянистые, очень редко слабо одревесневающие, обычно с небольшим количеством расставленных узлов и разветвленные блиа основания; листья без черешков, не опадающие, очень редко с короткими черешками; пластинки их обычно линейные, редко ланцетные или ланцетно-йцевидные; анатомия их не «бамбузоидная»; путь фотосинтеза C_3 или C_4 . Колоски с определенным или неопределенным количеством

цветков, не разветвленные, у основания с 2 колосковыми чешуями, редко без них или с 1 чешуей; нижние цветковые чешуи обычно с (1) 3—9 (11) жилками, верхние цветковые чешуи с 2 образующими кили жилками; лодикулы обычно 2, редко 3, различных типов; нередко они отсутствуют; тычинок обычно 3, очень редко 1, 2, 4 или 6 со свободными нитями; рылец 2, очень редко 3 или 1, на очень коротких или более длинных стилодиях, очень редко сростающихся у основания в короткий столбик. Зерновки всегда с тонким, слипающимся с семенем, реже отделенным от него околоплодником, иногда мешочкообразные; типы зародыша различные, обычно F+FF, P—PP или P+PF; под колеоптилем имеется слой меристемы, вследствие чего основание почечки может при прорастании удлиниться и давать придаточные корни. Хромосомы мелкие или крупные; $x=2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12$ и больше. — Т и п: *Poa* L. — 778 родов и 9255 видов.

Триба 15. КОРОТКОНОЖКОВЫЕ — BRACHYPODIEAE (Hack.) Hayek

1925, Oesterr. Bot. Zeitschr. 74, 10: 253. — Subtrib. *Brachypodinae* Hack. 1887, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2, 2: 75, s. restr.

Пластинки листьев линейные; хлоренхима расположена диффузно; обкладка сосудистых пучков двойная (внешняя паренхимная и внутренняя склеренхимная); окремневшие клетки эпидермиса простые; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с 3—20 (30) обоеполыми цветками, собранные в колосообразные общие соцветия; ось колоска с сочленениями под каждым цветком; нижние цветковые чешуи с 5—11 жилками, обычно остистые; лодикулы 2, довольно крупные, продолговатые или широколанцетные, обычно короткореснитчатые; тычинок 3; завязь на верхушке волосистая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на очень коротких столбиках. Зерновки узкоэллипсоидальные, свободные или немного слипающиеся с цветковыми чешуями, с продольной бороздкой и линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F+FF, реже F—FF; крахмальные зерна простые, разной величины, без граней; сахар в эндосперме типа левулёзы, а не сахарозы, как у других «фестукоидных» триб. Хромосомы мелкие; $x=5, 7, 9$. — Т и п: *Brachypodium* Beauv. — 2 рода и 22 вида.

112. *Brachypodium* Beauv, 1812 (± 20 ; Ум. Евраз. и Афр., Горн. тр.). — 113. *Trachynia* Link, 1827 (2; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз., Эфиоп., Ю. Афр.).

Роды этой трибы внешне очень похожи на роды следующей трибы (особенно на *Elymus*), но имеют мелкие хромосомы с разными основными числами. Кроме того, имеются существенные различия между этой трибой и *Triticeae* по содержащимся в зерновках белкам и сахарам (Smith, 1969; В. Ф. Семиков, уст. сообщ.). Основной род трибы — *Brachypodium* — имеет очень разор-

ванный ареал, что свидетельствует о его значительной древности.

Триба 16. ПШЕНИЦЕВЫЕ — TRITICEAE Dum.

1823, Observ. Gram. Belg. : 82, 91

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневидные клетки эпидермиса простые; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные или б. м. замкнутые. Колоски с 1—9 (12) обоюполюсными цветками, реже боковые в группах из 3 колосков с 1 мужским или недоразвитым цветком; общие соцветия колосовидные; ось колосков обычно с сочленениями под каждым цветком; нижние цветковые чешуи с (3) 5—9 (11) жилками, часто остистые; лодикулы 2, обычно цельные и короткореснитчатые; тычинок 3; завязь на верхушке волосистая, с 2 почти сидячими длиннососочковыми рыльцами. Зерновки эллипсоидальные, свободные или слипающиеся с цветковыми чешуями, с продольной бороздкой и линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна простые, разной величины, без граней. Хромосомы крупные; $x=7$. — Т и п: *Triticum* L. — 24 рода и 441 вид.

114. *Aegilops* L. 1753 (± 25 ; Ю. Евр., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр., Эфиоп.). — 115. *Agropyron* Gaertn. 1770 (± 15 ; Ум. Евраз., С. Афр.). — 116. *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig. 1929 (1; Ю.-З. Аз.). — 117. *Australopyrum* (Tzvel.) A. Löve, 1984 (2; Австр.). — 118. *Cockaynea* Zotov, 1943 (2; Н. Зеланд.). — 119. *Cri-thopsis* Jaub. et Spach, 1851 (1; Крит, Ю.-З. Аз., С.-В. Афр.). — 120. *Dasypyrum* (Coss. et Dur.) Durand, 1888 (2; Средиз.). — 121. *Elymus* L. 1753 (± 150 ; Внетр., Горн. тр.). — 122. *Elytrigia* Desv. 1810 (± 80 ; Внетр.). — 123. *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach, 1851 (10; Ю. Евр., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр.). — 124. *Festucopsis* (C. E. Hubb.) Meld. 1978 (3; Балк. п-ов). — 125. *Henrardia* C. E. Hubb. 1946 (2; В. Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 126. *Heterantherum* Hochst. 1843 (1; В. Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз., С.-В. Афр.). — 127. *Hordelymus* (Jess.) Harz, 1885 (1; Евр., Ю.-З. Аз.). — 128. *Hordeum* L. 1753 (± 40 ; Внетр., Горн. тр.). — 129. *Hystrix* Moench, 1794 (± 10 ; Ум. Аз., С. Ам.). — 130. *Leymus* Hochst. 1848 (± 50 ; Внетр., Горн. тр.). — 131. *Pascopyrum* A. Löve, 1980 (1; Ум. С. Ам.). — 132. *Psathyrostachys* Nevski, 1934 (10; Ю.-В. Евр., Ум. Аз.). — 133. *Secale* L. 1753 (8; Средиз., Ю.-В. Евр., Ю.-З. Аз., Ю. Афр., Культ.). — 134. *Sitanion* Raf. 1819 (4; Ум. С. Ам.). — 135. *Taenitherum* Nevski, 1934 (3; Средиз.). — 136. *Terrellia* Lunell, 1915 (± 5 ; Ум. С. Ам.). — 137. *Triticum* L. 1753 (± 25 ; В. Средиз., Ю.-З. Аз., Культ.).

Типичная «фестукоидная» триба, роды которой широко распространены вне тропиков и в горных районах тропиков. От трибы *Poeae* отличается главным образом простыми крахмальными

зернами разной величины («тритикоидный» тип). Для *Triticeae* очень характерны также колосообразные общие соцветия, встречающиеся среди *Poeae* довольно редко.

Триба 17. КОСТРОВЫЕ — BROMEAE Dum.

1823, l. c. : 82, 115

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневидные клетки эпидермиса простые; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища почти всегда замкнутые по всей длине и у всех листьев. Колоски с 3—15 (20) обоюполюсными цветками, собранными в метелкообразные или кистевидные общие соцветия; ось колоска с сочленениями под каждым цветком; нижние цветковые чешуи с 5—11 (13) жилками, часто остистые; лодикулы 2, продолговатые, голые или реснитчатые; тычинок 3, редко 1—2; завязь на верхушке волосистая, с 2 почти сидячими длиннососочковыми рыльцами, немного смешенными с верхушки завязи. Зерновки эллипсоидальные, обычно слипающиеся с цветковыми чешуями, с продольной бороздкой и линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F—FF; крахмальные зерна простые, разной величины, без граней. Хромосомы крупные, реже средней величины; $x=7$. — Т и п: *Bromus* L. — 9 родов и 108 видов.

138. *Anisantha* C. Koch, 1848 (± 10 ; Ю. Евр., Ц., Ср. и Ю.-З. Аз., С. и Горн. тр. Афр.). — 139. *Bromopsis* Fourr. 1869 (± 50 ; Внетр., Горн. тр.). — 140. *Bromus* L. 1753 (± 25 ; Ум. Евраз., С., Ю. и Горн. тр. Афр.). — 141. *Ceratochloa* Beauv. 1812 (± 15 ; Ум. и Горн. тр. Ам.). — 142. *Boissiera* Hochst. ex Steud. 1840 (1; Ср. и Ю.-З. Аз.). — 143. *Littledalea* Hemsl. 1896 (4; Ср. и Ц. Аз.). — 144. *Nevskiella* Krecz. et Vved. 1934 (1; Ср. и Ю.-З. Аз.). — 145. *Stenofestuca* (Honda) Nakai, 1950 (1; Япон.). — 146. *Trisetobromus* Nevski, 1934 (1; Ю.-З. США, Ц. и Горн. тр. Ам.).

Эта триба занимает промежуточное положение между *Triticeae* и *Poeae*: по форме лодикул, типу крахмальных зерен и строению завязи она близка к *Triticeae*, но имеет метелкообразные или кистевидные общие соцветия. Кроме того, в отличие от этих триб для нее очень характерны замкнутые по всей длине влагалища листьев (что типично еще для трибы *Meliceae*) и зародыш без эпибласта. Ареал трибы сходен с ареалами других «фестукоидных» триб: внетропические области обоих полушарий и горы тропиков.

Триба 18. МЯТЛИКОВЫЕ — POEAE

Agrostideae Dum. 1823, l. c. : 83. — *Aveneae* Dum. 1823, l. c. : 82. — *Cynosureae* Dum. 1823, l. c. : 82. — *Festuceae* Nees, 1829, in Mart. Fl. Brasil. 2, 1: 466. — *Milicaceae* Endl. 1830, Fl. Poson. : 109. — *Cinneae* Ohwi, 1941, Bot. Mag. Tokyo, 55 : 360. — *Monermeae* C. E. Hubb. 1948, in Hutch. Bot. Flow. Pl. : 332. — *Hubbardiae* C. E. Hubb. 1960, in Bor. Grass, Burma, Ceyl., Ind. : 685. — *Scolochloaeae* Tzvel. 1968, Бот. журн. 53, 3 : 309

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; окремнившие клетки эпидермиса простые, редко кубовидные; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные или б. м. замкнутые. Колоски с 1—10 (15) обоюполями цветками, редко 1—2 нижних цветка тычиночные; общие соцветия обычно метелкообразные, редко кистевидные или колосовидные; ось колоска обычно с сочленениями под развитыми цветками; редко колоски опадают целиком или зерновки выпадают из цветковых чешуй; нижние цветковые чешуи с 3—7 (9) жилками, часто остистые; лодикулы 2, обычно двулочастные, реже цельные, иногда отсутствуют; тычинок обычно 3, редко 1—2; завязь голая или на верхушке волосистая, с 2, очень редко 3 почти сидячими, реже на коротких столбиках длинноволосистыми рыльцами. Зерновки эллипсоидальные, свободные или слипающиеся с цветковыми чешуями, с продольной бороздкой или без нее, с рубчиком от линейного до округлого; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы крупные; $x=7$, редко 2, 4, 5, 6, 9, 13 или 19. — Т и п: *Poa* L. — 157 родов и 2079 видов.

147. *Agropyropsis* (Batt. et Trab.) A. Savius, 1935 (2; С. Афр.). — 148. *Agrostis* L. 1753 (± 150 ; Внетр., Горн. тр.). — 149. *Aira* L. 1753 (± 10 ; Средиз., Атл. Евр., С., Ю. и Горн. тр. Афр., Ю.-З. Аз.). — 150. *Atropsis* Desv. 1808 (1; Евр., С.-З. Афр.). — 151. *Ammophila* Host, 1809 (4; Евр., Ум. С. Ам.). — 152. *Amphibromus* Nees, 1843 (9; Австр., Н. Зеланд., Ум. и Горн. Ю. Ам.). — 153. *Ancistragrostis* S. T. Blake, 1946 (1; Н. Гвин.). — 154. *Ancistrochloa* Honda, 1936 (1; Япон.). — 155. *Anelytrum* Hack. 1910 (1; Итал.). — 156. *Anisachne* Keng, 1958 (1; Кит.). — 157. *Aniselytron* Merr. 1910 (1; Горн. Филипп.). — 158. *Anthochloa* Nees et Meyen, 1843 (2; Анды). — 159. *Antinoria* Parl. 1845 (2; Средиз., Атл. Евр.). — 160. *Anthoxanthum* L. 1753 (± 25 ; Внетр. и Горн. тр. Аз., Афр.). — 161. *Apera* Adans. 1763 (4; Внетр. Аз., С. Афр.). — 162. *Aphanelytrum* Hack. 1902 (1; Горн. Ю. Ам.). — 163. *Arctagrostis* Griseb. 1852 (3; Аркт., Горн. Аз. и С. Ам.). — 164. *Arctophila* (Nupr.) Anderss. 1852 (1; Аркт., Горн. Аз. и С. Ам.). — 165. *Arctopoa* (Griseb.) Probat. 1974 (5; Внетр. Аз. и С. Ам.). — 166. *Aristavena* Albers et Butz. 1977 (1; З. и С. Евр.). — 167. *Arrhenatherum* Beauv. 1812 (± 8 ; Евр., Ю.-З. Аз., С. Афр.). — 168. *Aulacolepis* Hack. 1907 (4; Ю.-В. Аз.). — 169. *Austrofestuca* (Tzvel.) E. Alexeev, 1976 (2; Австрал.). — 170. *Avena* L. 1753 (± 25 ; Ум. Евраз., С. Афр., Культ.). — 171. *Avenula* (Dum.) Dum. 1868 (± 30 ; Средиз., Ум. Евраз. и С. Ам.). — 172. *Bellardiachloa* Chiov. 1929 (2; Горн. Евр., Ю.-З. Аз.). — 173. *Briza* L. 1753 (± 10 ; Евр., Ю.-З. Аз., С. и Ю. Афр.). — 174. *Brizochloa* Jirás. et Chrtek, 1966 (1; Средиз.). — 175. *Bromidium* Nees et Meyen, 1843 (5; Ю. США, Субтр. Ю. Ам.). — 176. *Calamagrostis* Adans. 1763 (± 150 ; Внетр., Горн. тр.). — 177. *Calotheca* Desv. 1810 (3; Ю. Ам.). — 178. *Castella* Tineo, 1846 (1; Средиз., Ю.-З. Аз.). — 179. *Catabrosa* Beauv. 1812 (3; Внетр. Евраз. и С. Ам., С. Афр.). — 180. *Catabrosella*

(Tzvel.) Tzvel. 1965 (6; Горн. и Полуост. Евраз.). — 181. *Catapodium* Link, 1827 (1; Средиз.). — 182. *Chaetopogon* Janchen, 1913 (2; Ю. Евр.). — 183. *Chaetotropis* Kunth, 1829 (1; Чили). — 184. *Chascolytrum* Desv. 1810 (6; Ц. и Ю. Ам.). — 185. *Cinna* L. 1753 (3; Внетр. Евраз. и С. Ам., Горн. Ю. Ам.). — 186. *Cinnagrostis* Griseb. 1874 (1; Аргент.). — 187. *Coleanthus* Seidel, 1817 (1; Ум. Евраз., З. США). — 188. *Colobanthium* Reichb. 1841 (3; Средиз.). — 189. *Colpodium* Trin. 1820 (5; Ю.-З. Аз., Горн. В. Афр.). — 190. *Corynephorus* Beauv. 1812 (± 5 ; Евр., Средиз., Ю.-З. Аз.). — 191. *Ctenopsis* De Not. 1847 (4; Пирен. п-ов, Сицил., С. Афр., Ю.-З. Аз.). — 192. *Cutandia* Willk. 1860 (± 6 ; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 193. *Cyathopus* Stapf, 1895 (1; Гимал.). — 194. *Cynosurus* L. 1753 (± 10 ; Евр., Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 195. *Dactylis* L. 1753 (± 5 ; Ум. Евраз., С. Афр.). — 196. *Danthoniastrum* (Holub) Holub, 1970 (2; Балк., Кавк.). — 197. *Dasypoa* Pilg. 1898 (1; Перу). — 198. *Deschampsia* Beauv. 1812 (± 20 ; Внетр., Горн. тр.). — 199. *Desmazeria* Dum. 1822 (3; Средиз.). — 200. *Dichelachne* Endl. 1833 (8; Индонез., Австр., Н. Зеланд.). — 201. *Dielsiochloa* Pilg. 1943 (1; Перу). — 202. *Dissanthellium* Trin. 1836 (17; Ю.-З. США, Горн. Ц. и Ю. Ам.). — 203. *Dryopoa* Vickery, 1963 (1; Ю.-В. Австр., Тасм.). — 204. *Dupontia* R. Br. 1824 (1; Аркт.). — 205. *Echinopogon* Beauv. 1812 (7; Австр., Н. Гвин., Н. Зеланд.). — 206. *Eremopoa* Roshev. 1934 (7; В. Средиз., Алт., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 207. *Eriantheium* Parodi, 1943 (1; Уругвай). — 208. *Festuca* L. 1753 (± 500 ; Внетр., Горн. тр.). — 209. *Festucella* E. Alexeev, 1985 (1; Австр.). — 210. *Fingerhuthia* Nees ex Lehm. 1836 (2; Ю. и В. Афр., Ю.-З. Аз.). — 211. *Gastridium* Beauv. 1812 (3; Средиз., Ю.-З. Аз., Горн. Афр.). — 212. *Gaudinia* Beauv. 1812 (± 5 ; Средиз., Атл. Евр.). — 213. *Gaudinopsis* Eig, 1929 (5; Средиз., Ю.-З. Аз.). — 214. *Graphophorum* Desv. 1810 (3; Внетр. С. Ам.). — 215. *Gymnachne* Parodi, 1938 (1; Чили). — 216. *Helictotrichon* Bess. 1827 (± 30 ; Внетр. Евраз. и С. Ам., С. Афр., Горн. тр.). — 217. *Helleria* Fourr. 1881 (2; Мекс., Венесуэла). — 218. *Hierochloë* R. Br. 1810 (± 30 ; Евраз., С. Ам., Ю.-В. Австр., Н. Зеланд., Горн. тр.). — 219. *Holcus* L. 1753 (8; Евр., Ю.-З. Аз., С. Афр., Ум. Ам.). — 220. *Homoiachne* Pilg. 1949 (1; Испан.). — 221. *Hookerochloa* E. Alexeev, 1985 (1; Австр.). — 222. *Hubbardia* Bor, 1950 (1; Инд.). — 223. *Hyalopoa* (Tzvel.) Tzvel. 1965 (4; Ю.-З. Аз., Гим., В. Сиб.). — 224. *Hypseochoa* C. E. Hubb. 1936 (2; Тр. Афр.). — 225. *Koeleria* Pers. 1805 (± 50 ; Внетр., Горн. тр.). — 226. *Lachnagrostis* Trin. 1820 (5; Н. Зеланд.). — 227. *Lagurus* L. 1753 (1; Средиз.). — 228. *Lamarckia* Moench, 1794 (1; Средиз.). — 229. *Lep-tagrostis* C. E. Hubb. 1937 (1; Тр. Афр.). — 230. *Leptochloopsis* Gates, 1966 (2; В. США, Ц. и Ю. Ам.). — 231. *Leptophyllochloa* Calder. ex Nicora, 1978 (1; Аргент.). — 232. *Lerchenfeldia* Schur, 1866 (± 5 ; Внетр., Горн. тр.). — 233. *Libyella* Pamp. 1925 (1; Ливия). — 234. *Limnodea* L. Dewey, 1894 (1; Ю. США, Мекс.). — 235. *Lindbergella* Bor, 1969 (1; Кипр). — 236. *Lolium* Krecz. et Bobr. 1934 (1; В. Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 237. *Lolium* L. 1753

(±12; Евр., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр.). — 238. *Lombardochloa* Roseng. et Artill. 1982 (1; Ум. и Субтр. Ю. Ам.). — 239. *Macrobriza* (Tzvel.) Tzvel. comb. nov.¹ (1; Средиз., Ю. Афр.). — 240. *Massia* Bal. 1890 (1; Ю. и Ю.-В. Аз., Н. Гвин.). — 241. *Megalachne* Steud. 1855 (2; Хуан-Фернандес). — 242. *Meringurus* Murb. 1900 (1; С. Афр.). — 243. *Metcalfia* Conert, 1960 (1; Мекс.). — 244. *Microbriza* Parodi ex Nicora et Rug. 1981 (1; Ю. Ам.). — 245. *Micropyrum* (Gaud.) Link, 1844 (3; Ю. Евр., Средиз.). — 246. *Milium* L. 1753 (±7; С. Внетр.). — 247. *Molineriella* Rouy, 1843 (2; Средиз.). — 248. *Monerma* Beauv. 1812 (2; Средиз., Ю.-З. Аз.). — 249. *Nabelekia* Roshev. 1937 (1; Турц.). — 250. *Narduroides* Rouy, 1913 (1; З. Средиз.). — 251. *Nardurus* (Bluff, Nees et Schauer) Godr. 1844 (2; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 252. *Neoschischkinia* Tzvel. 1968 (±4; Ю.-З. Евр., С. Афр.). — 253. *Nephelochloa* Boiss. 1844 (1; В. Средиз., Ю.-З. Аз.). — 254. *Pappagrostis* Roshev. 1934 (1; Ц. Аз.). — 255. *Paracolpodium* (Tzvel.) Tzvel. 1965 (3; Кавк., Ю. Сиб., Ср. и Ц. Аз.). — 256. *Parafestuca* E. Alexeev, 1985 (1; Мадейра). — 257. *Parapholis* C. E. Hubb. 1946 (6; Средиз., Атл. Евр.). — 258. *Parodiochloa* Molina, 1983 (1; Анды). — 259. *Parvotrisetum* Chrték, 1965 (1; Ю. Евр.). — 260. *Pentapogon* A. Br. 1810 (1; Ю. Австр., Тасм.). — 261. *Periballia* Trin. 1820 (1; Пирен. п-ов). — 262. *Peyritschia* Fourn. 1881 (1; Мекс.). — 263. *Phippsia* (Trin.) R. Br. 1824 (2; Аркт., Горн. Евраз. и С. Ам.). — 264. *Phollurus* Trin. 1820 (1; Ю.-В. Евр., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 265. *Pilgerochloa* Eig, 1929 (2; Ю.-З. Аз.). — 266. *Poa* L. 1753 (±400; Внетр., Горн. тр.). — 267. *Podagrostis* (Griseb.) Scribn. et Merr. 1910 (4; Ам.). — 268. *Podophorus* Phil. 1856 (1; Хуан-Фернандес). — 269. *Poidium* Nees, 1836 (±9; Ю. Ам.). — 270. *Polygonum* Desf. 1798 (±20; Ум., Горн. тр.). — 271. *Pseudoarrhenatherum* Rouy, 1921 (1; З. Фр., Пирен. п-ов). — 272. *Pseudobromus* Schumann, 1895 (6; Горн. тр. Афр., Мадаг.). — 273. *Psilurus* Trin. 1820 (1; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 274. *Puccinellia* Parl. 1848 (±150; Внетр., Горн. тр.). — 275. *Relchela* Steud. 1854 (1; Чили). — 276. *Rhombolytrum* Link, 1833 (1; Чили). — 277. *Rostraria* Trin. 1820 (±15; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр., Горн. Ю. Ам.). — 278. *Sclerochloa* Beauv. 1812 (3; Евр., Средиз., Ю.-З. и Ср. Аз.). — 279. *Sclerodeyeuxia* (Stapf) Pilg. 1947 (1; Н. Гвин.). — 280. *Scleropoa* Griseb. 1846 (3; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 281. *Scolochloa* Link, 1827 (1; С. внетр.). — 282. *Scribneria* Hack. 1886 (1; З. США). — 283. *Senisetum* Honda, 1932 (1; Япон.). — 284. *Sinohasea* Keng, 1958 (1; Кит.). — 285. *Sohnsia* Airy Shaw, 1965 (1; Мекс.). — 286. *Sphenopholis* Scribn. 1906 (4; С. Ам.). — 287. *Sphenopus* Trin. 1820 (2; Средиз., Ю.-З. Аз.). — 288. *Stephanachne* Keng, 1934 (1; Ц. Аз.). — 289. *Thoreochloa* Holub, 1962 (2; З. Евр.). — 290. *Thrixgyne* Keng, 1941 (1; Кит.). — 291. *Tovareochloa* Church, 1949 (8; С. Ам., В. Аз.). — 292. *Tovarochloa* Macfarl. et But, 1982 (1; Перу). — 293. *Triplachne* Link, 1833

(1; Средиз.). — 294. *Trisetaria* Forsk. 1775 (±15; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 295. *Trisetum* Pers. 1805 (±50; Внетр., Горн. тр.). — 296. *Tzvelevia* E. Alexeev, 1985 (1; Кергелен). — 297. *Vahlodea* Fries, 1843 (3; Аркт., С.-В. Аз., Ум. Ю. Ам.). — 298. *Ventenata* Koel. 1802 (±3; Средиз., Атл. и Ю. Евр.). — 299. *Vulpia* C. C. Gmel. 1806 (±25; Евр., Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр., Ум. Ам.). — 300. *Vulpiella* (Batt. et Trab.) Andreánszky, 1934 (3; Ю.-З. Евр., С. Афр.). — 301. *Wandenheimia* Moench, 1794 (1; Пирен. п-ов). — 302. *Zingieria* P. Smirn. 1946 (5; Ю.-В. Евр., Балк. п-ов, Ю.-З. Аз.). — 303. *Zingieriopsis* Probat. 1977 (1; Малоаз.).

Наиболее крупная и наиболее полиморфная из триб «фестукоидной» группы. Широко распространена во всех внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков. Возможно, что со временем она будет разделена на несколько триб меньшего объема, однако принимавшиеся прежде многими авторами трибы *Aveneae* и *Agrostideae* вряд ли заслуживают выделения, так как характеризующие их признаки: степень «перепончатости» и длина колосковых чешуй, место отхождения остей от нижних цветковых чешуй, число цветков в колоске, нельзя признать существенными. Возможно, например, что род *Festuca* s. l., имеющий нередко волосистые на верхушке зерновки с бороздкой и линейным рубчиком, более близок к *Avena* и *Helictotrichon*, чем к роду *Poa*, имеющему голые зерновки без бороздки и с маленьким рубчиком. В пределах трибы может быть выделен ряд подтриб: *Agrostidinae* Griseb., *Airinae* Fries, *Anthoxanthinae* Miq., *Aveninae* C. Presl, *Brizinae* Tzvel., *Cinninae* Ohwi, *Coleanthinae* Reichenb., *Cynosurinae* Nees, *Dactylidinae* Stapf, *Festucinae* C. Presl, *Holcinae* Dum., *Koeleriinae* Aschers. et Graebn., *Miliinae* Dum., *Monerminae* (C. E. Hubb.) Tzvel. comb. nova (=Trib. *Monermeae* C. E. Hubb. 1934, l. c. : 332), *Poinae*, *Psilurinae* Pilg., *Scolochloinae* (Tzvel.) Tzvel. comb. nova (=Trib. *Scolochloae* Tzvel. 1968, Бот. журн. 53, 3 : 309) и др.

Триба 19. ТИМОФЕЕВКОВЫЕ — PHLEEAЕ Dum.

1823, l. c. : 82, 91. — *Seslerieae* Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. 1 : 788. — *Phalarideae* Coss. et Germ. 1845, Fl. Envir. Paris, 2 : 624

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса простые; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез С₃; язычки перепончатые; влагалища расщепленные или б. м. замкнутые. Колоски с 1—6 (14) обополюми цветками; редко 2 нижних цветка недоразвитые; общие соцветия обычно очень густые, метелкообразные или кистевидные («ложные колосья»), реже довольно рыхлые метелкообразные или очень густые головкообразные; ось колоска с сочленениями под цветками или колоски опадают целиком, редко зерновки выпадают из цветковых чешуй; нижние цветковые чешуи с 3—7 (9) жилками, остистые или безостые; лодикулы 2, цельные или слегка двулопастные, голые,

¹ *Briza* вост. *Macrobriza* Tzvel. 1970, Новости сист. высш. раст. 1970 : 21.

нередко отсутствуют; тычинок 3, реже 2; завязь голая, редко на верхушке волосистая, с 2 довольно длинными и часто срастающимися в нижней части столбиками, несущими относительно короткосоочковые, реже длинносочковые рыльца. Зерновки эллипсоидальные, свободные, без бороздки; рубчик от овальной до коротко-линейного; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы крупные; $x=7$, реже 5, 6 или 9. — Тип: *Phleum* L. — 19 родов и 126 видов.

304. *Alopecurus* L. 1753 (± 50 ; Внетр., Горн. тр.). — 305. *Ammochloa* Boiss. 1853 (2; Средиз.). — 306. *Beckmannia* Host, 1805 (4; Ум. Евраз. и С. Ам.). — 307. *Brousemechea* Bal. 1890 (1; Ю.-В. Аз.). — 308. *Cornucopiae* L. 1753 (2; Средиз.). — 309. *Dicetychloa* (Murb.) A. Camus, 1900 (1; Марокко). — 310. *Echinaria* Desf. 1800 (2; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 311. *Limnas* Trin. 1820 (2; Сиб.). — 312. *Maillea* Parl. 1842 (1; Средиз.). — 313. *Mibora* Adans. 1763 (2; З. и Ю. Евр., С. Афр.). — 314. *Oreochloa* Link, 1821 (4; Горн. Евр.). — 315. *Phalaris* L. 1753 (± 20 ; Средиз., Ср. и Ю.-З. Аз., Горн. и Ю. Афр., Ум. и Субтр. Ам.). — 316. *Phalaroides* Wolf, 1776 (1; С. внутр.; Горн. и Ю. Афр.). — 317. *Phleum* L. 1753 (± 20 ; Внетр.). — 318. *Pseudophleum* Dogan, 1982 (1; Малоаз.). — 319. *Psalanthera* Link, 1827 (1; Горн. Евр.). — 320. *Rhizocephalus* Boiss. 1844 (1; Ср. и Ю.-З. Аз.). — 321. *Sesleria* Scop. 1760 (± 10 ; Евр., Ю.-З. Аз.). — 322. *Sesleriella* Deyl, 1946 (1; Альпы).

Эта триба очень близка к предыдущей, отличаясь от нее главным образом рыльцами на длинных, часто срастающихся основаниями друг с другом столбиках. Вполне вероятно, что этот признак в какой-то мере является следствием очень тесного расположения колосков в общих соцветиях, но мы считаем все роды трибы действительно близкородственными, а исключение их из *Poeae* делает последнюю трибу более гомогенной. Среди *Phleae* довольно часто встречаются различные сращения чешуй колоска, редукция лодикул, а иногда и верхних цветковых чешуй. Общие соцветия часто имеют цилиндрическую форму, а головкообразные соцветия *Echinaria*, *Ammochloa* и *Rhizocephalus* чрезвычайно оригинальны. *Echinaria* имеет, кроме того, рыльца с очень короткими сосочками. *Phleae* флоры СССР могут быть разделены на ряд подтриб: *Sesleriinae* Parl., *Ammochloinae* Tzvel., *Echinariinae* Tzvel., *Phalaridinae* Griseb., *Beckmanninae* Nevski, *Phleinae* Benth. и *Alopecurinae* Dum., из которых первая наиболее примитивна, а последняя наиболее продвинута. В отношении ареала эта триба сходна с другими «фестукоидными» трибами, но особенно богата ее видами Древнее Средиземье.

Триба 20. ПЕРЛОВНИКОВЫЕ — MELICEAE Endl.

1830, l. c. : 116, s. restr. — *Glyceriae* Endl. 1830, l. c. : 117

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневые клетки эпидер-

миса прямоугольные; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, редко почти от основания переходящие в ряд волосков; влагалища всех листьев по всей, реже почти по всей длине замкнутые. Колоски с (1) 2—15 (20) обоепольными цветками, с сочленениями под каждым цветком или опадающие целиком; общие соцветия метелкообразные или кистевидные; нижние цветковые чешуи с 5—11 (13) жилками, иногда остистые; лодикулы 2, небольшие, как бы обрубленные на верхушке и обычно слипающиеся спереди друг с другом; тычинки 3, реже 2; завязь голая, с 2 длинносочковыми рыльцами на довольно длинных расставленных столбиках. Зерновки эллипсоидальные или обратнорядные, свободные, со слабой бороздкой и линейным рубчиком, часто на верхушке с 2 рожками — остатками столбиков; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие, средней величины или довольно крупные; $x=9, 10$, редко 8. — Тип: *Melica* L. — 9 родов и 150 видов.

323. *Bromelica* (Thurb.) Farw. 1919 (6; С. Ам.). — 324. *Glyceria* R. Br. 1810 (± 50 ; Ум. и Субтр.; Горн. тр.). — 325. *Lophochlaena* Nees, 1838 (5; З. С. Ам.). — 326. *Lycochloa* Samuelsson, 1933 (1; Сирия). — 327. *Melica* L. 1753 (± 80 ; Внетр., Горн. тр.). — 328. *Pleuropogon* R. Br. 1824 (1; Аркт.). — 329. *Schizachne* Hack. 1909 (2; Ум. Евраз. и С. Ам.). — 330. *Streblochaete* Pilg. 1906 (1; Палеотр., Ю. Афр.). — 331. *Triniochloa* Hitchc. 1913 (4; Ц. и Ю. Ам.).

Отличается от трибы *Poeae* строением лодикул, обычно более длинными расставленными стилодиями и по всей длине замкнутыми влагалищами. Кроме того, среди *Meliceae* преобладают более мелкие хромосомы при основных числах 9 и 10, в чем можно видеть переходную к «арундиноидным» злакам особенность. Некоторые виды *Melica* имеют язычок, от основания переходящий в ряд волосков, что также характерно для многих «арундиноидных» и «эрагостоидных» злаков. *Meliceae* делятся на 2 подтрибы: *Glyceriinae* Dum. с $x=10$ (редко 8) и распадающейся по сочленениям осью колоска и *Melicinae* Fries с $x=9$ и часто с немногочетковыми, опадающими целиком колосками. Роды *Meliceae* распространены главным образом в умеренно теплой зоне и в горах тропиков.

Триба 21. БРЫЛКИНИЕВЫЕ — BRYLKINIEAE Tateoka

1960, Canad. Journ. Bot. 38 : 962

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневые клетки эпидермиса простые; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища замкнутые. Колоски при плодах опадающие целиком, с (2) 3 цветками, из которых верхний обоепольный, а остальные недоразвитые; общие соцветия кистевидные; лодикулы 2, цельные и довольно крупные, неправильно обрубленные, спереди 6 м. слипающиеся друг с другом;

тычинки 3; завязь голая, с 2 очень короткососочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, со слабой бороздкой и линейным рубчиком, на верхушке утолщенные и блестящие, с 2 рожками — остатками стилодиев; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы средней величины; $x=20$ (10). — Тип: *Brylkinia* Fr. Schmidt. — 1 род и 1 вид.

332. *Brylkinia* Fr. Schmidt, 1868 (1; В. Аз.).

Монотипная восточноазиатская триба, близкая к предыдущей трибе, но отличающаяся от нее более крупными лодикулами и рыльцами с очень короткими сосочками.

Триба 22. ДВУТЫЧИННИЦЕВЫЕ — DIARRHENEAE Tateoka ex Campbell

1985, Journ. Arn. Arbor. 66, 2: 176

Пластинки листьев линейные или ланцетно-линейные, к основанию заметно суженные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневидные клетки эпидермиса различной формы, часто гантелевидные; двухклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с (1) 2—3 (5) обоеполюми цветками и с сочленением под каждым цветком; общие соцветия метелкообразные; нижние цветковые чешуи с 3—5 жилками, безостые; лодикулы 2, довольно крупные, свободные, по краю мелко реснитчатые; тычинок 2, реже 3; завязь голая или на верхушке очень короткоцетиная; столбиков 2, довольно коротких, с длиннососочковыми рыльцами. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с легко отделяющимся околоплодником, на верхушке с коротким тупым придатком; рубчик линейный; зародыш небольшой, типа F+FF или F+PP; крахмальные зерна сложные. Хромосомы средней величины; $x=10$ или 19. — Тип: *Diarrhena* Beauv. — 2 рода и 6 видов.

333. *Diarrhena* Beauv. 1812 (1; В. США). — 334. *Neomolinia* Honda, 1930 (± 5 ; В. Аа.).

Олиготипная триба с характерным для многих древних субтропических родов разрывом ареала: Восточная Азия и восточные штаты США. Отличается от других «фестукоидных» триб очень разнообразными по форме кремневидными клетками эпидермиса, короткореснитчатыми крупными лодикулами, легко отделяющимся околоплодником зерновок и основным числом хромосом, равным 10 и 19. Данные в отношении типа зародыша нуждаются в уточнении (Macfarlane, Watson, 1980: 653).

Триба 23. БРАХИЭЛИТРОВЫЕ — BRACHYELYTREAE Ohwi

1941, Bot. Mag. Tokyo, 55: 361

Пластинки листьев ланцетно-линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневидные клетки

эпидермиса преимущественно гантелевидные; двухклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с 1 обоеполюм цветком и сочленением под ним; общие соцветия метелкообразные; нижние цветковые чешуи с 5 жилками, остистые; лодикулы 2, свободные, голые и цельные; тычинки 3; завязь на верхушке оттянутая в узкое коротковолосистое окончание, переходящее в 2 столбика с длиннососочковыми рыльцами. Зерновки эллипсоидальные, свободные, со слабой бороздкой и линейным рубчиком, на верхушке с волосистым носиком; зародыш небольшой, типа F+FP; крахмальные зерна простые. Хромосомы средней величины; $x=11$. — Тип: *Brachyelytrum* Beauv. — 1 род и 2 вида.

335. *Brachyelytrum* Beauv. 1812 (2; В. Аз., Ум. С. Ам.).

Монотипная амфитихоокеанская триба, отличающаяся от типичных «фестукоидных» триб преимущественно гантелевидными кремневидными клетками и основным числом хромосом. Кроме того, среди настоящих злаков она уникальна оригинальным строением завязи, оттянутой в узкое и длинное окончание и напоминающей этим завязь бамбуков на трибы *Bacciferae*.

Триба 24. АМПЕЛОДЕСМОСОВЫЕ — AMPELODESMEAE (Conert) Tutin

1978, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 76, 4: 369. — Subtrib. *Ampelodesminae* Conert, 1961, Syst. et Anat. Arundin.: 145

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; кремневидные клетки эпидермиса простые; двухклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, но по краю реснитчатые; влагалища расщепленные. Колоски с 2—5 обоеполюми цветками и сочленениями под каждым цветком; общие соцветия метелкообразные; нижние цветковые чешуи с 5—7 жилками, безостые или почти безостые; лодикулы 3, редко 2, свободные, цельные, узколанцетные, передние по краю реснитчатые; тычинки 3; завязь на верхушке волосистая, с 2 рыльцами на коротких столбиках. Зерновки узкоэллипсоидальные, свободные, со слабой бороздкой и линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна простые. Хромосомы мелкие; $x=24$ (12). — Тип: *Ampelodesmos* Beauv. — 1 род и 1 вид.

336. *Ampelodesmos* Beauv. 1812 (1; 3. Средиз.).

Монотипная западсредиземноморская триба, по-видимому, родственная трибе *Stipeae* (Macfarlane, Watson, 1980: 649), но отличающаяся от нее простыми крахмальными зернами, волосистой на верхушке завязью и многоцветковыми колосками. Три лодикулы и простые крахмальные зерна отличают ее от *Poaee*. Принадлежит к группе триб, промежуточных между «фестукоидными» и «арундиноидными» злаками.

Пластинки листьев линейные, часто узколинейные; хлоренхима диффузная; обкладка сосудистых пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса продолговатые или гантелевидные; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, редко почти от основания переходящие в ряд густых волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 1 обоим цветком и сочленением под ним; общие соцветия метелкообразные или кистевидные; нижние цветковые чешуи с 3—5 (7) жилками, обычно остистые; лодикулы 3, очень редко 2, свободные, голые, реже почти голые, обычно цельные; тычинок 3; завязь голая, с длинососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, часто очень узкие, свободные, с линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F+FF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы средней величины; $x=11, 12, 22$, редко 7, 9, 13, 17. — Т и п: *Stipa* L. — 18 родов и 432 вида.

337. *Achnatherum* Beauv. 1812 (± 20 ; Ум., Горн. тр.). — 338. *Aciachne* Benth. 1881 (1; Анды). — 339. *Cyathopus* Stapf, 1895 (1; Гимал.). — 340. *Dichelachne* Endl. 1833 (8; Австрал., Н. Зеланд., Н. Гвин.). — 341. *Eriocoma* Nutt. 1818 (3; Ум. С. Ам.). — 342. *Lorenzochloa* J. et C. Reeder, 1969 (1; Горн. Ю. Ам.). — 343. *Nassella* Desv. 1853 (10; Ц. и Ю. Ам.). — 344. *Orthachne* Nees ex Steud. 1854 (2; Горн. Ю. Ам.). — 345. *Orthographium* Nees, 1841 (2; Гим., Ю.-В. Аз.). — 346. *Oryzopsis* Michx. 1803 (1; Ум. С. Ам.). — 347. *Patlis* Ohwi, 1942 (1; Корея). — 348. *Piptatherum* Beauv. 1812 (± 50 ; С. ум. и Субтр., Горн. тр.). — 349. *Piptochaetium* C. Presl, 1830 (± 20 ; Ум. С. Ам., Ц. и Ю. Ам.). — 350. *Psammochloa* Hitchc. 1927 (1; Ц. Аз.). — 351. *Ptilagrostis* Griseb. 1852 (9; Внетр. Аз., Горн. С. Ам.). — 352. *Stipa* L. 1753 (± 300 ; Ум. и Субтр., Горн. тр.). — 353. *Streptachne* R. Br. 1810 (1; Австр.). — 354. *Trikerata* Bor, 1955 (1; Гимал.).

Эта триба близка к трибе *Poeae*, но имеет ряд существенных особенностей: обычно 3 лодикулы, присутствие гантелевидных окремневших клеток в эпидермисе листьев, сильно варьирующие основные числа хромосом. Имеется еще особенность в строении зародыша: у родов *Stipeae* колеориза образует угол с продольной осью зародыша, основание которого б. м. плоское, а у родов *Poeae* основание зародыша островатое, так как колеориза направлена вниз, продолжая собой продольную ось зародыша. У секции *Smirnovia* рода *Stipa* язычки от основания переходят в ряд волосков. Присутствие 3 лодикул — признак несомненно примитивный и характерный для многих бамбуков, однако в других отношениях *Stipeae* довольно высокоспециализированы. Ареал трибы занимает умеренно теплые области обоих полушарий и горы тропиков, но в лесную зону заходят лишь немногие виды. Особенно многочисленны *Stipeae* в степных и полупустынных районах Евразии и Америки.

Пластинки листьев узколинейные; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки округлые или эллиптические; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски одиночные, довольно крупные, с 2—3 обоими цветками, сросшимися своими чешуями, образуя «ложный плод»; лодикулы отсутствуют; тычинок 3; завязь голая, переходящая в довольно длинный столбик с длинным рыльцем, покрытым очень короткими сосочками. Зерновки узкоэллипсоидальные, свободные, с линейным рубчиком; зародыш небольшой; крахмальные зерна сложные. Хромосомы довольно крупные; $x=10$. — Т и п: *Lygeum* L. — 1 род и 1 вид.

355. *Lygeum* L. 1755 (1; Средиз.).

Эта и следующая трибы замечательны единственным рыльцем гинецея, покрытым очень короткими сосочками, — особенность, встречающаяся среди злаков еще в трибах *Dendrocalameae* и *Anomochloaeae*, принадлежащих к бамбукообразным злакам. Кроме того, *Lygeum* — единственный род злаков, стебли которого всегда несут лишь один колосок. Корневища *Lygeum* очень похожи на корневища некоторых *Cyperaceae* и *Juncaceae*, но довольно близки по строению и к корневищам *Nardus* из следующей трибы. В последнее время (Renvoize, 1981) *Lygeae* и *Nardeae* сближают с *Arundineae*, но, на наш взгляд, они не менее близки к *Stipeae* — трибе, которая занимает промежуточное положение между «фестукоидными» и «арундиноидными» злаками.

Пластинки листьев узколинейные; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса седловидные или округлые; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с 1 обоим цветком, расположенные одно-сторонними колосовидными общими соцветиями, при плодах опадающие целиком; нижние цветковые чешуи с 3 жилками, остистые; лодикулы отсутствуют; тычинок 3; завязь голая, с довольно длинным столбиком и рыльцем с очень короткими сосочками. Зерновки узкоэллипсоидальные, свободные, на верхушке с носиком — основанием столбика; рубчик линейный; зародыш небольшой, типа P—PF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы довольно крупные; $x=13$. — Т и п: *Nardus* L. — 1 род и 1 вид.

356. *Nardus* L. 1753 (1; Внетр. Евраз. и С. Ам.).

Несмотря на существенные различия во внешнем облике и строении общих соцветий, эта триба несомненно близка к преды-

дущей, а через нее заметно сближается и с трибой *Stipeae*. В отличие от «фестукоидных» триб, а также от *Stipeae* и *Lygeae* имеет тонкие двуклеточные микроволоски, характерные для «бамбузоидных», «арундиноидных» и «паникоидных» злаков, но отличается от последних довольно крупными хромосомами с редко встречающимся их основным числом 13. Ареал трибы включает большую часть Европы и горы Юго-Западной Азии. Немногие местонахождения в Сибири (Хамар-Дабан) и на востоке Северной Америки, возможно, являются результатом заносов.

Триба 28. ФЕНОСПЕРМОВЫЕ —
 PHAENOSPERMATEAE Renvoize et Clayton
 1985, Kew Bull. 104, 5: 478

Пластинки листьев ланцетно-линейные, у основания с коротким черешком, сочлененным с влагалищем; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса эллиптические или слегка серповидные; двуклеточные микроволоски отсутствуют; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с одним обоим цветком, собранные в метелкообразное общее соцветие и при плодах опадающие целиком; нижние цветковые чешуи с 3—5 (7) жилками, безостые; лодикулы 3, свободные, голые, цельные; тычинок 3; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки почти шаровидные, свободные, с легко отделяющимся околоплодником и морщинистой оболочкой семени; рубчик линейный; зародыш небольшой, типа F+PP; крахмальные зерна простые. Хромосомы средней величины; $x=12$. — Тип: *Phaenospërma* Munro ex Benth. — 1 род и 1 вид.

357. *Phaenospërma* Munro ex Benth. 1881 (1; Кит., Ю. Корея).

Подобно двум предыдущим, также монотипным трибам, *Phaenospërmateae* принадлежит к числу наиболее оригинальных среди триб настоящих злаков. По большинству признаков микроструктуры она занимает промежуточное положение между «фестукоидными» и «арундиноидными» злаками, но обладает такими уникальными особенностями, как бамбукообразные листья с черешками, имеющими сочленения у своего основания, и почти шаровидные зерновки с легко отделяющимся околоплодником и морщинистой оболочкой семян.

Триба 29. РИСОВЫЕ — ORYZEAE Dum.

1823, l. c.: 83, 155. — *Zizanieae* Hitchc. 1920, Genera Grass. Unit. Stat.: 6, 18

Пластинки листьев линейные или линейно-ланцетные; хлоренхима диффузная, но состоящая из 6 м. лопастных клеток, иногда также с немногочисленными бесцветными веретеновидными клетками; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса гантелевидные, поперечно расположенные; двукле-

точные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с одним обоим цветком, но часто еще с 2 нижними недоразвитыми цветками, собранные в метелкообразные, реже кистевидные общие соцветия; 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 двулопастные; тычинок 6, реже 3 или 1; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа F+FP или F+PP; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=12$. — Тип: *Oryza* L. — 13 родов и 70 видов.

358. *Chikusichloa* Koidz. 1925 (1; В. Аз.). — 359. *Hydrochloa* Beauv. 1812 (1; Ю. США, Мекс.). — 360. *Hygroryza* Nees, 1833 (1; Ю. Аз.). — 361. *Leersia* Sw. 1788 (± 20 ; Ум. и Пантр.). — 362. *Luziola* Juss. 1789 (11; Тр. и Субтр. Ам.). — 363. *Maltebrunia* Kunth, 1830 (5; В. Тр. Афр., Мадаг.). — 364. *Oryza* L. 1753 (± 20 ; Тр. и Субтр., Культ.). — 365. *Porteresia* Tateoka, 1965 (1; Инд., Бирма). — 366. *Potamophila* R. Br. 1810 (1; Австр.). — 367. *Prosochloa* Schweick. 1961 (1; Ю. Афр.). — 368. *Rhynchoryza* Baill. 1892 (1; Ю. Ам.). — 369. *Zizania* L. 1753 (4; В. Аз., Ум. С. Ам.). — 370. *Zizaniopsis* Doell ex Aschers. 1871 (3; Ю. США, Ю. Ам.).

Наиболее гидрофильная триба, имеющая ряд признаков, общих с бамбуками (строение хлоренхимы, частое присутствие 6 тычинок в цветке, проростки с несколькими чешуевидными листьями), и на этом основании нередко выделяемая в особое подсемейство. Однако она показывает также относительно близкое родство с трибой *Ehrharteae* и через нее связывается с другими трибами «арундиноидной» группы, вообще нередко обладающими «бамбузоидными» признаками. Роды трибы распространены главным образом в тропиках и субтропиках, но заходят довольно далеко и в умеренно теплые зоны обоих полушарий.

Триба 30. ФИЛЛОРАХИСОВЫЕ —
 PHYLLORACHIDEAE C. E. Hubb.

1939, in Hook. Icon. Pl. 34: 5, tab. 3386

Пластинки листьев ланцетные или ланцетно-яйцевидные, у основания стреловидные, на очень коротких черешках; хлоренхима диффузная с лопастными клетками; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса преимущественно гантелевидные, поперечно расположенные; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с одним развитым верхним, тычиночным или пестичным цветком и одним нижним недоразвитым; общие соцветия — колосовидные веточки с ширококрылатой осью, заключенные во влагалища верхушечных листьев, лишенных пластинок; нижние цветковые чешуи с 7—17 жилками,

безостые; лодикулы 2; тычинок 3—6; завязь голая, с 2 длинными, но относительно короткососочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа $F \pm PP$; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=12$. — Тип: *Phyllorachis* Trimen. — 2 рода и 3 вида.

371. *Humbertochloa* A. Camus, 1934 (2; Тр. Афр., Мадаг.). — 372. *Phyllorachis* Trimen, 1879 (1; Тр. Афр.).

Эта триба очень близка к предыдущей, отличаясь от нее уникальной среди алаков формой листовых пластинок (у основания стреловидных), язычками, от основания переходящими в ряд волосков, что характерно для триб *Arundineae* и *Cynodonteae*, оригинальной формой общих соцветий, напоминающих рипидии *Zosteraceae*, раздельнополюми колосками, близкими по строению к колоскам *Panicaceae*, и длинными, но относительно короткососочковыми рыльцами. Принадлежащие к ней роды внешне напоминают мелкие бамбуки и обитают в лесах тропической Африки.

Триба 31. ЭРХАРТОВЫЕ — EHRHARTEAE Nevski

1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4: 227

Пластинки листьев линейные; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; кремневые клетки эпидермиса различной формы, часто гантелевидные; двухклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, реже от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 1 верхним обополюм цветком и 2 нижними недоразвитыми цветками, с сочленением над колосковыми чешуями; общие соцветия обычно метелкообразные; нижние цветковые чешуи с 5—7 жилками, безостые; лодикулы 2, цельные или двулопастные, голые; тычинок 1, 3, 4 или 6; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с линейным рубчиком; зародыш небольшой, типа $F-PP$; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=12$. — Тип: *Ehrharta* Thunb. — 4 рода и 41 вид.

373. *Ehrharta* Thunb. 1779 (± 25 ; Тр. и Ю. Афр.). — 374. *Microlaena* R. Br. 1810 (10; Ю.-В. Аз., Австр., Н. Зеланд.). — 375. *Petriella* Zotov, 1943 (2; Н. Зеланд.). — 376. *Tetrarrhena* R. Br. 1810 (4; Австр.).

Ehrharteae занимают промежуточное положение между *Oryzaceae* и *Arundineae*, связывая между собой эти трибы. Принадлежащие сюда роды распространены в тропиках и субтропиках восточного полушария, однако род *Ehrharta* в результате культуры в качестве кормового растения и заносов стал почти пантропическим.

Триба 32. ЦЕНТОСТЕКОВЫЕ — CENTOSTECEAE Ridley

1907, Mat. FL. Malay Penins. 3: 122

Пластинки листьев ланцетные или ланцетно-линейные, часто черешковидно суженные у основания; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; кремневые клетки эпидермиса различной формы, часто гантелевидные; двухклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, короткие, иногда от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с одним или более чем с одним развитым цветком; обычно некоторые цветки тычиночные или недоразвитые; при плодах колоски опадают целиком или их ось распадается по сочленениям под каждым обополюм цветком; общие соцветия метелкообразные или кистевидные; нижние цветковые чешуи с 3—9 жилками, безостые или короткоостистые; лодикулы 2, б. м. клиновидные, с многими жилками, иногда отсутствуют; тычинок 2 или 3; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с овальным или округлым рубчиком; зародыш небольшой, типа $P+PP$; крахмальные зерна простые или сложные. Хромосомы мелкие; $x=12$. — Тип: *Centosteca* Desv. — 11 родов и 32 вида.

377. *Bromuniola* Stapf et Hubb. 1926 (1; Ц. Афр.). — 378. *Calderonella* Soderstr. et Decker, 1973 (1; Панама). — 379. *Centosteca* Desv. 1810 (± 5 ; Палеотр.). — 380. *Chasmanthium* Link, 1827 (5; США, Мекс.). — 381. *Chevalierella* A. Camus, 1933 (1; Тр. Афр.). — 382. *Lophatherum* Brongn. 1831 (4; Тр. Аз., Н. Гвин.). — 383. *Megastachya* Beauv. 1812 (1; Тр. Афр., Мадаг.). — 384. *Orthoclada* Beauv. 1812 (2; Тр. Афр. и Ам.). — 385. *Pseudostreptogyne* A. Camus, 1930 (1; Реюньон). — 386. *Ramosia* Merr. 1916 (1; Филипп.). — 387. *Zeugites* P. Browne, 1756 (± 10 ; Ц. и Ю. Ам.).

Роды этой пантропической трибы часто похожи на мелкие бамбуки, но по совокупности признаков они более близки к *Arundineae* (Renvoize, 1981), показывая, подобно этой последней трибе, довольно ясное родство и с трибой *Cynodonteae*, особенно с родами из родства *Uniola*.

Триба 33. АРУНДОВЫЕ — ARUNDINEAE Dum.

1823, l. c.: 82, 124. — *Cortaderiae* Zotov, 1963, New Zeal. Journ. Bot. 1, 1: 83. — *Danthoniae* Zotov, 1963, l. c.: 86. — *Moliniae* Jirás. 1966, Preslia, 38, 1: 38

Пластинки листьев линейные или линейно-ланцетные; хлоренхима диффузная, редко венцовая; обкладка проводящих пучков двойная; кремневые клетки эпидермиса различной формы, часто гантелевидные; двухклеточные микроволоски тонкие, иногда отсутствуют; фотосинтез C_3 , редко C_4 ; язычки обычно от основания или выше переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с (1) 2—11 обополюми, редко раздельнополюми цветками, обычно с сочленениями под каждым цветком, реже опадающие при плодах целиком; общие соцветия метелкообразные или

кистевидные; нижние цветковые чешуи с (1) 3—9 (11) жилками, остистые или безостые; лодикулы 2 (3), свободные, обратнойцевидные или на верхушке обрубленные, голые, реже реснитчатые; тычинок 3, реже 2; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких, реже более длинных столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные; рубчик от овального до линейного; зародыш средней величины, реже крупный, типа P—PF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=6, 9, 12$. — Т и п: *Arundo* L. — 58 родов и 395 видов.

388. *Afrachneria* Sprague, 1922 (± 10 ; Ю. Афр.). — 389. *Alloochaete* C. E. Hubb. 1940 (6; Ангола). — 390. *Amphipogon* R. Br. 1810 (7; Австр.). — 391. *Anisopogon* R. Br. 1810 (1; Австр.). — 392. *Arundo* L. 1753 (6; Средиз., Тр. и Субтр. Аз., Афр.). — 393. *Centropodia* (R. Br.) Reichenb., 1828 (± 4 ; Ср. и Ю.-З. Аз., В. и Ю. Афр.). — 394. *Chaetobromus* Nees, 1836 (4; Ю. Афр.). — 395. *Chionochloa* Zotov, 1963, (20; Н. Зеланд., Австр.). — 396. *Cortaderia* Stapf, 1897 (± 25 ; Ю. Ам., Н. Зеланд.). — 397. *Crinipes* Hochst. 1855 (2; Афр.). — 398. *Danthonia* DC. 1805 (± 10 ; Горн. Евр., Кавк., Камч., Ум. и Ц. Ам.). — 399. *Danthonidium* C. E. Hubb. 1937 (1; Ю. Аз.). — 400. *Diplopogon* R. Br. 1812 (1; Ю.-З. Австр.). — 401. *Dregeochloa* Conert, 1966 (2; Ю. и Ю.-З. Афр.). — 402. *Duthlea* Hack. 1895 (2; Гимал.). — 403. *Elytrophorus* Beauv. 1812 (4; Палеотр.). — 404. *Eriachne* R. Br. 1810 (± 40 ; Ю.-В. Аз., Австр.). — 405. *Erythranthera* Zotov, 1963 (2; Австр., Н. Зеланд.). — 406. *Gosswellerochloa* Renvoize, 1979 (1; Ангола). — 407. *Gynerium* Humb. et Bonpl. 1812 (1; Ц. и Ю. Ам.). — 408. *Habrochloa* C. E. Hubb. 1967 (1; Ц. Афр.). — 409. *Hakonechloa* Honda, 1930 (1; Япон.). — 410. *Kampmannia* Steud. 1854 (1; Н. Зеланд.). — 411. *Karoochloa* Conert et Türpe, 1969 (1; Ю. и Ю.-З. Афр.). — 412. *Lamprothyrsus* Pilg. 1906 (2; Ю. Ам.). — 413. *Lasiochloa* Kunth, 1829 (± 5 ; Ю. Афр.). — 414. *Merxmuellera* Conert, 1970 (14; Тр. и Ю. Афр., Мадар.). — 415. *Metcalfia* Conert, 1960 (1; Мекс.). — 416. *Molinia* Schrank, 1789 (2; Внутр. Евраз., С. Афр., Эфиоп.). — 417. *Moliniopsis* Hayata, 1925 (2; В. Аз.). — 418. *Monostachya* Merr. 1910 (1; Филипп., Н. Гвин.). — 419. *Nematopoa* C. E. Hubb. 1957 (1; Ю. Тр. Афр.). — 420. *Neuraudia* Hook. f. 1896 (2; Палеотр.). — 421. *Notochloë* Domin, 1911 (1; Австр.). — 422. *Pentameris* Beauv. 1822 (7; Ю. Афр.). — 423. *Pentastichis* Stapf, 1898 (± 70 ; Тр. и Ю. Афр., Мадар., Австр.). — 424. *Phaenanthoecium* C. E. Hubb. 1936 (1; С.-В. Афр.). — 425. *Pheidochloa* S. T. Blake, 1945 (2; Н. Гвин., Австр.). — 426. *Phragmites* Adans. 1763 (5; Внутр. Евр.). — 427. *Piptophyllum* C. E. Hubb. 1957 (1; Ангола). — 428. *Plagiochloa* Adamson et Sprague, 1941 (7; Ю. Афр.). — 429. *Plectrachne* Henr. 1929 (1; С. Австрал.). — 430. *Plinthanthesis* Steud. 1853 (± 5 ; Австр.). — 431. *Poagrostis* Stapf, 1900 (1; Ю. Афр.). — 432. *Prionanthium* Desv. 1831 (3; Ю. Афр.). — 433. *Pseudodanthonia* Bor et C. E. Hubb. 1957 (1; Гимал.). — 434. *Pseudopentameris* Conert, 1971 (1; Ю. Афр.). — 435. *Pyrrhanthera* Zotov, 1963 (1; Н. Зеланд.). —

436. *Rytidosperma* Steud. 1854 (± 50 ; Ю. Ам., Австр., Н. Зеланд., Н. Гвин.). — 437. *Schismus* Beauv. 1812 (5; Ю. Евр., Ср. и Ю.-З. Аз., С. Афр.). — 438. *Sieglingia* Bernh. 1800 (1; Евр., Ю.-З. Аз.). — 439. *Spartochloa* C. E. Hubb. 1952 (1; Ю.-З. Австр.). — 440. *Styppeiochloa* de Winter, 1966 (1; Ю.-З. Афр., Мадар.). — 441. *Triodia* R. Br. 1810 (± 35 ; Австр.). — 442. *Triraphis* R. Br. 1810 (± 6 ; Тр. Афр., Австр.). — 443. *Urochlaena* Nees, 1841 (2; Ю. Афр.). — 444. *Viguierella* A. Camus et Stapf, 1926 (1; Мадар.). — 445. *Zenkeria* Trin. 1837 (3; Ю. Аз.).

Мы принимаем эту трибу в более широком объеме (Renvoize, 1981), включая в нее выделявшиеся некоторыми авторами трибы *Cortaderiinae*, *Moliniinae* и *Danthoniinae*, между которыми нет существенных различий, хотя в ранге подтриб: *Cortaderiinae* Conert, *Moliniinae* Ohwi и *Danthoniinae* Beck они могут быть приняты. Из родов, прежде относившихся к *Danthoniinae*, более мезофильные особенно близки к *Arundineae* s. str. (подтриба *Arundineae* Ohwi), а наиболее ксерофильные (*Centropodia*, *Lasiochloa*, *Plagiochloa*, *Urochlaena* и др.) имеют венцовую хлоренхиму и C_4 -фотосинтез, значительно сближаясь с родами трибы *Cynodonteae*. Морфологическая граница между *Arundineae* и *Cynodonteae* вообще достаточно неопределенна, и относить эти трибы к разным подсемействам, на наш взгляд, недопустимо. Кроме того, некоторые роды *Arundineae* из подтрибы *Danthoniinae*, как и многие роды *Cynodonteae*, показывают большое, но, по-видимому, только внешнее сходство с родами трибы *Poaceae*. В целом *Arundineae* имеют очень широкий ареал, однако большинство родов этой трибы приурочено к умеренно теплым, субтропическим и горным тропическим районам южного полушария, из чего можно заключить, что ее эволюция происходила главным образом на частях бывшей Гондваны.

Триба 34. ТИЗАНОЛЕНОВЫЕ — THYSANOLAENEAE C. E. Hubb.

1934, l. c.: 222

Пластинки листьев широколинейные; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная; окремневшие клетки эпидермиса различной формы; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки перепончатые, короткие, очень короткореснитчатые; влагалища расщепленные. Колоски с 2—3 цветками, из которых самый верхний обоеполой, а 1—2 нижних недоразвитые или верхний из них тычиночный, при плодах опадающие целиком, собранные в метелкообразное общее соцветие; нижние цветковые чешуи с 3 жилками, при обоеполом цветке немного кожистые, безостые; лодикулы редуцированы; тычинки 2—3; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на длинных столбиках. Зерновки эллипсоидальные, свободные, с овальным рубчиком; зародыш средней величины, типа P—PF; крахмальные

зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=12$. Тип: *Thysanolaena* Nees. — 1 род и 1 вид.

446. *Thysanolaena* Nees, 1835 (1; Тр. Аз.).

Монотипная триба, очень близкая к предыдущей, но значительно приближающаяся по строению колосков и некоторым другим признакам к трибе *Arundinelleae* из «паникоидных» злаков.

Триба 35. МИКРАЙРОВЫЕ — MICRAIREAE Pilg.

1956, l. c. : 167

Листья спирально расположенные; их пластинки ланцетно-линейные, легко обламывающиеся у основания; хлоренхима диффузная; обкладка проводящих пучков двойная, но слабо развитая; кремневидные клетки эпидермиса преимущественно гантелевидные; двухклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_3 ; язычки от основания переходящие в ряд густых волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 2 обоеполюми цветками и сочленениями под ними; общие соцветия метелкообразные или кистевидные; нижние цветковые чешуи с 7 жилками, безостые, верхние цветковые чешуи с 5 или 7 жилками; лодикулы отсутствуют; тычинок 2; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами, отходящими от короткого, сильно утолщенного к основанию столбика. Зерновки обратнояйцевидные, свободные, с ланцетно-эллиптическим рубчиком, на верхушке с утолщенным к основанию носиком — остатком столбика; зародыш небольшой; его тип неизвестен; крахмальные зерна простые или отчасти сложные. Хромосомы не изучены. — Тип: *Micraira* F. Muell. — 1 род и 8 видов.

447. *Micraira* F. Muell. 1866 (8; Австр.).

Среди злаков эта монотипная австралийская триба уникальна спиральным расположением листьев на побегах, напоминая этим представителей семейства *Cyperaceae*. К редким в семействе морфологическим особенностям можно отнести еще верхние цветковые чешуи с 5 или 7 жилками без характерных для настоящих злаков двух килей и гинецей с утолщенным в нижней части и заметно отшнурованным от завязи столбиком. В последнее время (Renvoize, 1981) не без оснований сближается с *Arundineae*.

Триба 36. ТРИОСТРЕННИЦЕВЫЕ — ARISTIDEAE C. E. Hubb.

1960, in Bor. Grass. Burma, Ceyl., Ind., Pakist. : 685

Пластинки листьев линейные, часто очень узкие; хлоренхима венцовая; обкладка проводящих пучков двойная; только внутренняя обкладка или обе обкладки содержат специализированные хлоропласты; кремневидные клетки эпидермиса различной формы, часто гантелевидные; двухклеточные волоски тонкие; фотосинтез C_4 ; язычки от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 1 обоеполюм цветком и сочленением над колосковыми чешуями; общие соцветия метелкообразные или

кистевидные; нижние цветковые чешуи с 1—3 жилками, на верхушке с почти всегда трехраздельной остью; лодикулы 2, свободные, продолговатые, цельные, голые, реже реснитчатые; тычинок 3; реже 1; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на коротких столбиках. Зерновки эллипсоидальные, часто очень узкие, с линейным рубчиком; зародыш довольно крупный, типа P—PF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=11$. — Тип: *Aristida* L. — 3 рода и 333 вида.

448. *Aristida* L. 1753 (± 280 ; Пантр. и Ум.). — 449. *Sartidia* de Winter, 1963 (3; Тр. и Ю. Афр.). — 450. *Stipagrostis* Nees, 1832 (± 50 ; Тр. и Ум. Евраз. и Афр.).

Высокоспециализированная триба, несомненно родственная *Arundineae* (особенно подтрибе *Danthoniinae*), но всегда с венцовой хлоренхимой и C_4 -фотосинтезом. По анатомическому строению листьев заметно сближается и с «паникоидными» злаками. Приурочена главным образом к аридным районам тропиков и субтропиков, а отчасти и умеренно теплой зоны.

Триба 37. СВИНОРОЕВЫЕ — CYNODONTEAE Dum.

1823, l. c. : 83, 140. — *Chlorideae* Agardh, 1823, Aphor. Bot. : 150. — *Leptureae* Dum. 1823, l. c. : 83. — *Pappophoreae* Woods, 1838, Trans. Linn. Soc. (London) 18, 1 : 48. — *Zoysiaeae* Miq. 1857, Fl. Ind. Batav. 3 : 365. — *Eragrostideae* Stapf, 1898, in Dyer, Fl. Cap. 7 : 316. — *Sporoboleae* Stapf, 1898, l. c. : 315. — *Trageae* Hitchc. 1927, Contr. US Nat. Herb. 24 : 559. — *Unioleae* Roshev. 1937, l. c. : 244, descr. ross. — *Jouveaeae* Pilg. 1956, l. c. : 168. — *Perotidaeae* C. E. Hubb. 1960, l. c. : 686. — *Pommereulleae* Bor. 1960, Grass. Burma, Ceyl., Ind., Pakist. : 686. — *Aeluropodeae* Nevski ex Bor. 1965, Oesterr. Bot. Zeitschr. 112 : 184. — *Orcuttiaeae* Reeder, 1965, Madrono, 18 : 20

Пластинки листьев линейные, реже ланцетно-линейные; хлоренхима венцовая, редко почти диффузная; обкладка проводящих пучков одиночная или двойная; кремневидные клетки эпидермиса различной формы, но обычно седловидные или гантелевидные; микроволоски почти всегда имеются; если они двухклеточные, то вторая от основания клетка пузыревидно вздутая, если одноклеточные, то целиком вздутые; фотосинтез C_4 , очень редко C_3 ; язычки обычно от основания переходящие в ряд волосков, реже перепончатые; влагалища расщепленные. Колоски с 1—20 (40) обоеполюми, но нередко с недоразвитыми нижними или верхними цветками, редко цветки и колоски раздельнополюе; ось колоска с сочленениями или без сочленений, нередко при плодах колоски опадают целиком; общие соцветия метелкообразные или состоящие из колосовидных веточек, реже кистевидные или колосообразные; нижние цветковые чешуи с (1) 3—9 (11) жилками, остистые или безостые; лодикулы 2, свободные, голые, на верхушке как бы обрубленные, иногда отсутствуют; тычинок 3, редко 2; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках. Зерновки от узкоэллипсоидальных до почти шаровидных, с овальным или округлым рубчиком; зародыш довольно крупный, типа P+PF; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=9$ или 10. — Тип: *Cynodon* Rich. — 169 родов и 1354 вида.

451. *Acrachne* Wight et Arn. ex Chiov. 1908 (2; Афр., Ю. Аз.). — 452. *Aegopogon* Humb. et Bonpl. ex Willd. 1806 (3; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 453. *Aeluropus* Trin. 1820 (6; Ю. Евр., С. Афр., Ц., Ср., З. и Ю. Аз.). — 454. *Afrotrichloris* Chiov. 1915 (1; Эфиоп.). — 455. *Allolepis* Soderstr. et Decke, 1965 (1; Ю. США, Мекс.). — 456. *Anisachne* Keng, 1958 (1; Кит.). — 457. *Apochiton* C. E. Hubb. 1936 (1; Танзания). — 458. *Arcangelina* Kuntze, 1891 (1; С. Афр.). — 459. *Astrebla* F. Muell. 1878 (4; Австр.). — 460. *Austrochloris* Lazar. 1972 (1; Австр.). — 461. *Baldomiria* Herter, 1940 (1; Ю. Ам.). — 462. *Bewisia* Goossens, 1941 (1; Тр. Афр.). — 463. *Blepharidachne* Hack. 1889 (3; США, Аргент.). — 464. *Blepharoneuron* Nash, 1898 (1; Ю. США, Мекс.). — 465. *Boriskellera* Terekhov, 1938 (1; Ю.-В. Евр., Ср. и Ю.-З. Аз.). — 466. *Bouteloa* Lag. 1805 (± 50 ; Ум. и Тр. Ам.). — 467. *Brachyachne* (Benth.) Stapf, 1922 (8; Палеотр.). — 468. *Brachyachloa* S. M. Phillips, 1982 (2; Тр. и Ю. Афр.). — 469. *Brousemichea* Bal. 1890 (1; Ю.-В. Аз.). — 470. *Buchloë* Engelm. 1859 (1; США, Мекс.). — 471. *Buchlomimus* J. et Ch. Reeder, Rzedowsky, 1965 (1; Мекс.). — 472. *Calamovilfa* Hack. 1890 (4; США). — 473. *Camusia* Lorch, 1961 (1; Мадаг.). — 474. *Catalepis* Stapf et Stent, 1929 (1; Ю. Афр.). — 475. *Cathestecum* C. Presl, 1830 (6; Ю. США, Мекс.). — 476. *Chaboissaea* Fourn. 1886 (1; Мекс.). — 477. *Chaetostyrium* C. E. Hubb. 1937 (1; В. Афр.). — 478. *Chloris* Sw. 1788 (± 70 ; Пантр., Ум.). — 479. *Chondrosium* Desv. 1810 (± 10 ; Ю. США, Мекс.). — 480. *Chrysochloa* Swall. 1941 (4; Тр. Афр.). — 481. *Cladoraphis* Franch. 1887 (1; Ю. и Ю.-З. Афр.). — 482. *Cleistogenes* Keng, 1934 (± 20 ; Средиа., Ю.-В. Евр., Ср., Ц. и В. Аз.). — 483. *Coelachyropsis* Bor, 1971 (1; Инд.). — 484. *Coelachyrum* Hochst. ex Nees, 1842 (6; Ю.-З. Аз., С.-В. Афр.). — 485. *Cottea* Kunth, 1829 (1; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 486. *Craspedorachis* Benth. 1882 (3; Тр. Афр.). — 487. *Crossotropis* Stapf, 1898 (± 4 ; Тр. и Ю. Афр.). — 488. *Crypsis* Ait. 1789 (± 10 ; Ю. и Ю.-В. Евр., С. и Тр. Афр., Ср., Ц. и Ю.-З. Аз.). — 489. *Ctenium* Panzer, 1813 (± 20 ; Афр., Мадаг., Тр. Ам.). — 490. *Cyclostachya* J. et Ch. Reeder, 1963 (1; Мекс.). — 491. *Cynodon* Rich. 1805 (± 20 ; Пантр., Ум.). — 492. *Cypholepis* Chiov. 1908 (1; В. Афр., Арав.). — 493. *Dactyloctenium* Willd. 1809 (13; Палеотр.). — 494. *Daknopholis* W. Clayton. 1967 (1; В. Афр., Мадаг.). — 495. *Decaryella* A. Camus, 1931 (1; Мадаг.). — 496. *Desmostachya* Stapf, 1897 (1; С. Афр., Ю. Аз.). — 497. *Diachyrium* Griseb. 1874 (1; Ум. и Ю. Ам.). — 498. *Diandrochloa* de Winter, 1960 (7; Пантр., Ум.). — 499. *Dichaetaria* Nees ex Steud. 1854 (1; Ю. Аз.). — 500. *Dignathia* Stapf, 1911 (4; Тр. Афр., Ю. Аз.). — 501. *Dinebra* Jacq. 1809 (3; Палеотр.). — 502. *Diplachne* Beauv. 1812 (18; Пантр.). — 503. *Distichlis* Raf. 1819 (4; Ум. и Тр. Ам.). — 504. *Dracke-Brockmania* Stapf, 1912 (2; В. Афр.). — 505. *Ectosperma* Swall. 1950 (1; Калифорния). — 506. *Ectrosia* R. Br. 1810 (12; Австр.). — 507. *Ectrosiopsis* (Ohwi) Jansen, 1952 (5; Ю.-В. Аз.). — 508. *Eleusine* Gaertn. 1788 (9; Пантр., Субтр.). — 509. *Enneapogon* Desv. ex Beauv. 1812 (± 40 ; Пантр., Ум.). —

510. *Enteropogon* Nees, 1836 (± 10 ; Пантр.). — 511. *Entoplocamia* Stapf, 1898 (3; Тр. и Ю. Афр.). — 512. *Epicampes* C. Presl, 1830 (± 10 ; Ц. Ам.). — 513. *Eragrostiella* Bor, 1940 (7; В. Афр., Ю. Аз.). — 514. *Eragrostis* Wolf, 1776 (± 300 ; Пантр., Ум.). — 515. *Erioneuron* Nash, 1903 (5; Ю.-З. США, Мекс.). — 516. *Eustachys* Desv. 1810 (11; Пантр. и Субтр.). — 517. *Farrago* W. Clayton. 1967 (1; Танзания). — 518. *Fingerhuthia* Nees ex Lehm. 1834 (2; Ю. Афр.). — 519. *Gouinia* Fourn. 1881 (± 13 ; Ц. и Ю. Ам.). — 520. *Griffithiochloa* Pierce, 1978 (1; Мекс.). — 521. *Gymnachne* Parodi, 1938 (1; Чили). — 522. *Gymnopogon* Beauv. 1812 (± 15 ; Неотр.). — 523. *Halopyron* Stapf, 1896 (1; Побер. Инд. океана). — 524. *Harpachne* Hochst. ex Spach, 1846 (2; В. Афр.). — 525. *Harpochloa* Kunth, 1829 (1; Ю. Афр.). — 526. *Hemimunroa* Parodi, 1937 (1; Горн. Ю. Ам.). — 527. *Heterachne* Benth. 1877 (3; С. Австр.). — 528. *Heterocarpha* Stapf et C. E. Hubb. 1929 (1; В. Афр.). — 529. *Hilaria* Kunth, 1815 (7; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 530. *Hubbardochloa* Auquier, 1980 (1; Ц. и В. Афр.). — 531. *Indopoa* Bor, 1958 (1; Инд.). — 532. *Ischnurus* Balf. f. 1884 (1; Сокогра). — 533. *Jouvea* Fourn. 1876 (2; Ц. Ам.). — 534. *Kampochloa* W. Clayton. 1967 (1; Ю. Тр. Афр.). — 535. *Kaokochloa* de Winter, 1961 (1; Ю. Афр.). — 536. *Leprocarydion* Stapf, 1898 (1; В. и Ю. Афр.). — 537. *Leptochloa* Beauv. 1812 (± 50 ; Пантр.). — 538. *Leptothrium* Kunth, 1829 (2; Тр. Афр., Ю. Аз., Ц. Ам.). — 539. *Lepturella* Stapf, 1912 (2; З. и Ю. Афр.). — 540. *Lepturidium* Hitchc. et Ekman, 1936 (1; Куба). — 541. *Lepturopetium* Morat, 1981 (2; Н. Калед., Океания). — 542. *Lepturus* R. Br. 1810 (± 12 ; Палеотр.). — 543. *Lintonia* Stapf, 1911 (2; В. и Ю.-В. Афр.). — 544. *Lophacme* Stapf, 1898 (1; Ю. Афр.). — 545. *Lopholepis* Decne. 1839 (1; Ю. Аз.). — 546. *Lorenzochloa* J. et C. Reeder, 1969 (1; Ум. Ю. Ам.). — 547. *Lycurus* Kunth, 1815 (3; Ю.-З. США, Ц. и Ю. Ам.). — 548. *Melanocenchris* Nees, 1841 (3; Ю. и Ю.-З. Аз., С.-В. Афр.). — 549. *Microchloa* R. Br. 1810 (4; Пантр.). — 550. *Monanthochloë* Engelm. 1859 (3; Ю. США, Ц. Ам., Аргент.). — 551. *Monelytrum* Hack. 1888 (2; Ю.-З. Афр.). — 552. *Mosdenia* Stent, 1923 (1; Ю. Афр.). — 553. *Muhlenbergia* Schreb. 1789 (± 130 ; Пантр., Ум.). — 554. *Munroa* Torr. 1856 (5; З. США, Ц. и Ю. Ам.). — 555. *Myriostachya* (Benth.) Hook. f. 1896 (1; Ю. Аз.). — 556. *Neëragrostis* Bush, 1903 (1; США, Мекс.). — 557. *Neesiochloa* Pilg. 1940 (1; С.-В. Браз.). — 558. *Neobouteloa* Gould, 1968 (1; Аргент.). — 559. *Neostapfia* Davy, 1899 (1; Калифорния). — 560. *Neostapfiella* A. Camus, 1926 (2; Мадаг.). — 561. *Normanboria* Butzin, 1978 (1; Инд.). — 562. *Ochthochloa* Edgew. 1842 (1; С.-В. Афр., Ю. Аз.). — 563. *Odyssea* Stapf, 1922 (2; В. и Ю. Афр., Арав.). — 564. *Opizia* C. Presl, 1830 (1; Ц. Ам.). — 565. *Orcuttia* Vasey, 1886 (5; З. США). — 566. *Orinus* Hitchc. 1933 (3; Ц. Аз., Гимал.). — 567. *Oropetium* Trin. 1820 (6; Афр., Инд.). — 568. *Pappophorum* Schreb. 1791 (10; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 569. *Pentarrhaphis* Kunth, 1815 (2; Ц. Ам.). — 570. *Pereilema* J. et C. Presl, 1830 (± 5 ; Ц. и Ю. Ам.). — 571. *Perotis* Ait. 1789 (10; Палеотр.). — 572. *Pogo-*

narthria Stapf, 1898 (4; Тр. и Ю. Афр.). — 573. *Pogonochloa* C. A. Hubb. 1940 (1; Ю. Тр. Афр.). — 574. *Pogononeura* Napper, 1963 (1; В. Афр.). — 575. *Polevansia* de Winter, 1966 (1; Ю.-З. Афр.). — 576. *Pommereulla* L. f. 1780 (1; Ю. Аз.). — 577. *Pringlechloa* Scribn. 1896 (1; Мекс.). — 578. *Psammagrostis* Gardn. et C. E. Hubb. 1938 (1; З. Австр.). — 579. *Pseudozoysia* Chiov. 1928 (1; Сомали). — 580. *Psilolemma* S. M. Phillips, 1974 (1; В. Афр.). — 581. *Pterochloris* (A. Camus) A. Camus, 1957 (1; Мадаг.). — 582. *Redfieldia* Vasey, 1887 (2; США). — 583. *Reederochloa* Soderstr. et Decker, 1964 (1; Мекс.). — 584. *Rendlia* Chiov. 1914 (3; Тр. и Ю. Афр.). — 585. *Richardsiella* Elffers et Kenn.-O'Byrne, 1956 (1; Ю. Тр. Афр.). — 586. *Saugetia* Hitch. et Chase, 1917 (2; Куба, Гаити). — 587. *Schaffnerella* Nash, 1912 (1; Мекс.). — 588. *Schedonnardus* Steud. 1854 (1; Ю. США, Мекс., Аргент.). — 589. *Schmidtia* J. A. Schmidt, 1852 (2; Афр.). — 590. *Schoenefeldia* Kunth, 1830 (2; Тр. Афр., Мадаг., Ю. Аз.). — 591. *Sclerodactylon* Stapf, 1911 (1; В. Афр., Мадаг.). — 592. *Scleropogon* Phil. 1870 (1; Ю. США, Мекс., Ю. Ам.). — 593. *Simplificia* Kirk, 1897 (1; Н. Зеланд.). — 594. *Soderstromia* Morton, 1966 (1; Мекс.). — 595. *Solenanche* Steud. 1854 (1; Ю. Аз.). — 596. *Spartina* Schreb. 1789 (16; Атл. Евр., Ам.). — 597. *Sphaerocaryum* Nees ex Hook. f. 1896 (1; Ю. Аз.). — 598. *Sporobolus* R. Br. 1810 (± 120 ; Пантр., Ум.). — 599. *Steirachne* Ekman, 1911 (2; Браз.). — 600. *Stiburus* Stapf, 1900 (2; Ю. и В. Афр.). — 601. *Swallenia* Soderstr. et Decker, 1963 (1; Калифорния). — 602. *Tetrachaete* Chiov. 1903 (1; В. Афр., Арав.). — 603. *Tetrachne* Nees, 1841 (1; Ю. Афр.). — 604. *Tetrapogon* Desf. 1798 (± 5 ; Афр., Ср. и Ю. Аз.). — 605. *Thellungia* Stapf, 1919 (1; Австр.). — 606. *Tragus* Hall. 1768 (8; Пантр., Ум.). — 607. *Triaena* Kunth, 1815 (1; Мекс., Ц. Ам.). — 608. *Trichloris* Fourn. 1886 (2; Ю.-З. США, Мекс., Аргент.). — 609. *Trichoneura* Anderss. 1855 (± 5 ; Ю. США, Ю. Ам.). — 610. *Tridens* Roem. et Schult. 1817 (± 20 ; США, Ц. и Ю. Ам.). — 611. *Triplasis* Beauv. 1812 (2; В. США). — 612. *Tripogon* Roem. et Schult. 1817 (± 30 ; Пантр., Ум.). — 613. *Tuctoria* J. Reeder, 1982 (3; США, Мекс.). — 614. *Uniola* L. 1753 (2; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 615. *Urochondra* C. E. Hubb. 1947 (1; Афр., Ю. и Ю.-З. Аз.). — 616. *Vaseyochloa* Hitchc. 1933 (1; Ю. США). — 617. *Willbleibia* Herter, 1952 (2; Ю. США, Аргент.). — 618. *Willkommia* Hack. 1888 (3; Ю. Тр. Афр.). — 619. *Zoysia* Willd. 1801 (± 10 ; Палеотр., Субтр. Аз.).

Эта преимущественно тропическая и субтропическая триба отличается большим полиморфизмом, однако принимавшееся многими авторами (отчасти и нами: Цвелев, 1976) деление ее на несколько триб недостаточно обосновано. На наш взгляд, правильное деление ее на ряд подтриб, из которых в СССР представлены следующие (в порядке нарастающей специализации в строении колосков и общих соцветий): *Aeluropodinae* Jacq.-Félix (1962, l. c. : 94, nom. invalid. = Trib. *Aeluropodeae* Nevski ex Bor, 1965, l. c. : 184) и *Cottinae* Reeder (1965) с многоцветковыми колосками

и нижними цветковыми чешуями с многих жилках, *Diplachninae* Rouy (1913) и *Eragrostidinae* C. Presl (1830) с многоцветковыми колосками в метелкообразных или кистевидных общих соцветиях, *Tripogoninae* Stapf (1917) с многоцветковыми колосками в колосовидных общих соцветиях, *Eleusininae* Dum. (1829) с многоцветковыми колосками в общих соцветиях из колосовидных веточек, *Chloridinae* C. Presl (1830) с 1—2-цветковыми колосками в общих соцветиях из колосовидных веточек, *Muhlenbergiinae* Pilg. (1956) с одноцветковыми колосками в метелкообразных общих соцветиях и с перепончатыми язычками листьев, *Sporobolinae* Benth. (1881) с одноцветковыми колосками в метелкообразных общих соцветиях и с мешочкообразной вскрывающейся зерновкой, *Zoysiinae* Benth. et Müll. (1978) и *Traginae* Reichenb. (1846) с опадающими при плодах целиком одноцветковыми колосками часто оригинального строения. В целом триба *Cynodontae* очень близка к *Arundineae*, но входящие в нее роды почти всегда имеют венцовую хлоренхиму и C_4 -фотосинтез (редко, например у *Uniola*, венцовое расположение хлоренхимы неясное и, по-видимому, имеют место оба типа фотосинтеза). Очень характерны для этой трибы также двуклеточные или одноклеточные микроволоски со вздутой конечной клеткой. Более высокая специализация *Cynodontae* по сравнению с *Arundineae* проявляется и в том, что многие входящие в нее роды имеют общие соцветия, состоящие из колосовидных веточек, на которых колоски располагаются в определенном порядке. От внешне сходных *Poeae Cynodontae* отличаются анатомией листьев, язычками, обычно переходящими в ряд волосков, всегда по всей длине расщепленными влагалищами, формой лодикул, длинными столбиками и зерновками с относительно крупным зародышем.

Триба 38. ТРОСТНИЧКОВЫЕ — ARUNDINELLEAE Stapf

1898, l. c. : 314

Пластинки листьев линейные, реже линейно-ланцетные; хлоренхима венцовая, редко неясно венцовая; обкладка проводящих пучков одиночная или двойная; окремневшие клетки эпидермиса обычно гантелевидные; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез обычно C_4 ; язычки перепончатые, очень короткие или от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 2 цветками, из которых верхний обополюй, а нижний тычиночный или недоразвитый; сочленение имеется под обополюм цветком или над колосковыми чешуями; общие соцветия метелкообразные; нижние цветковые чешуи с (3) 5—9 (11) жилками, обычно остистые; лодикулы 2, свободные, клиновидные, голые; тычинок 2—3; завязь голая, с 2 длиннососочковыми рыльцами на длинных столбиках. Зерновки эллипсоидальные с линейным, овальным или округлым рубчиком; зародыш довольно крупный, типа Р—РР; крахмальные зерна сложные. Хромосомы мелкие; $x=7, 9, 10, 12$. — Т и п: *Arundinella* Raddi — 24 рода и 170 видов.

620. *Apochaete* (C. E. Hubb.) Phipps, 1964 (2; Тр. и Ю. Афр.). — 621. *Arundinella* Raddi, 1823 (± 50 ; Пантр., В. Аз.). — 622. *Dantholopsis* Stapf, 1916 (8; Тр. Афр.). — 623. *Diandrostachya* (C. E. Hubb.) Jacq.-Félix, 1960 (5; Тр. и Ю. Афр.). — 624. *Dilophotriche* (C. E. Hubb.) Jacq.-Félix, 1960 (5; Тр. Афр.). — 625. *Dolichochoaete* (C. E. Hubb.) Phipps, 1964 (7; Тр. и Ю. Афр.). — 626. *Gazachloa* Phipps, 1964 (2; Ю. Тр. Афр.). — 627. *Gilglochloa* Pilg. 1914 (2; В. Тр. Афр.). — 628. *Isalus* Phipps, 1966 (3; Мадаг.). — 629. *Jacquesfeliixia* Phipps, 1964 (1; Ю. и Ю.-З. Афр.). — 630. *Jansenella* Bor, 1955 (1; Ю. Аз.). — 631. *Loudetia* Steud. 1854 (± 40 ; Тр. и Ю. Афр., Мадаг., Ю. Ам.). — 632. *Loudetiopsis* Conert, 1957 (± 10 ; З. Афр.). — 633. *Mitwabachia* Phipps, 1967 (2; Тр. Афр.). — 634. *Mitwabachloa* Phipps, 1967 (2; Тр. Афр.). — 635. *Muantijamvella* Phipps, 1964 (1; Тр. Афр.). — 636. *Petrina* Phipps, 1964 (3; Тр. и Ю. Афр.). — 637. *Piptostachya* (C. E. Hubb.) Phipps, 1964 (1; Тр. Ю. Афр.). — 638. *Ratraya* Phipps, 1964 (1; Тр. Ю. Афр.). — 639. *Trichopteryx* Nees, 1836 (9; Тр. и Ю. Афр., Мадаг.). — 640. *Tristachya* Nees, 1829 (11; Афр., Тр. Ам.). — 641. *Veseyochloa* Phipps, 1964 (1; Тр. В. Афр.). — 642. *Xerodanthia* Phipps, 1966 (2; Ю.-З. Аз., С.-В. Афр.). — 643. *Zonotriche* Phipps, 1964 (1; Тр. Афр.).

Эта триба занимает промежуточное положение между *Arundineae* — более примитивной трибой и более высокоспециализированными трибами «паникоидной» группы, отличаясь от последних главным образом сложными крахмальными зёрнами. По-видимому, она близка к непосредственным предкам «паникоидных» триб, так как из колосков характерного для нее строения легко выводятся более специализированные колоски *Panicaceae* и *Andropogoneae*. Триба имеет пантропическое распространение и лишь в Восточной Азии заходит в пределы умеренно теплой зоны. Ее роды особенно многочисленны в Африке, где они играют существенную роль в растительности саванн.

Триба 39. ИЗАХНОВЫЕ — ISACHNEAE Benth.

1881, l. c. : 30, 92

Пластинки листьев от линейных до яйцевидных; хлоренхима венцовая, из узких и длинных клеток; обкладка проводящих пучков одиночная или двойная; окремневшие клетки эпидермиса кубические, остроугольные; двуклеточные микроволоски тонкие, реже со вздутой конечной клеткой; фотосинтез обычно C_4 ; язычки от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 2 цветками, из которых нижний тычиночный или обоеполый, а верхний пестичный или обоеполый; сочленения имеются или под каждым цветком, или только под нижним цветком; общие соцветия метелкообразные или кистевидные; нижние цветковые чешуи обоих цветков одинакового строения, с 5—7 не всегда ясными жилками, безостые; лодикулы 2, свободные, клиновидные,

голые; тычинок 2—3; завязь голая, с 2 длинносопочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках. Зёрновки эллипсоидальные; рубчик от линейного до округлого; зародыш довольно крупный, типа Р—РР; крахмальные зёрна простые, мелкие, б. м. гранистые. Хромосомы мелкие; $x=10$. — Т и п: *Isachne* R. Br. — 5 родов и 93 вида.

644. *Coelachne* R. Br. 1810 (10; Палеотр.). — 645. *Dissochondrus* (Hillebr.) Kuntze, 1891 (1; Гавайи). — 646. *Heteranthoecia* Stapf, 1911 (1; Тр. З. Афр.). — 647. *Isachne* R. Br. 1810 (± 80 ; Пантр.). — 648. *Limnorea* C. E. Hubb. 1943 (1; Инд.).

Небольшая пантропическая триба, очень близкая к *Panicaceae*, но отличающаяся от нее очень длинными и узкими клетками хлоренхимы, своеобразной формой окремневших клеток и строением колосков с одинаковыми по строению нижними цветковыми чешуями при обоих цветках.

Триба 40. ПРОСОВЫЕ — PANICEAE R. Br.

1814, in Flinders, Voy. Terra Austral. 2: 582. — *Spinificeae* Dum. 1829, Anal. Fam. : 64. — *Boivinelleae* A. Camus, 1925, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 31 : 393. — *Melinideae* Hitchc. 1927, Contr. US Nat. Herb. 24 : 299. — *Anthephoreae* Pilg. ex Potzt. 1957, Willdenowia, 1 : 771. — *Lecomelleae* Pilg. ex Potzt. 1957, l. c. : 771. — *Trachyeae* Pilg. ex Potzt. 1957, l. c. : 771. — *Arthropogoneae* Pilg. ex Butzin, 1972, Willdenowia, 6 : 515. — *Neurachneae* Blake, 1972, Contr. Queensl. Herb. 13 : 4

Пластинки листьев от линейных до широколанцетных, иногда на коротких черешках; хлоренхима обычно венцовая, редко неясно венцовая или диффузная; обкладка проводящих пучков одиночная, реже двойная; окремневшие клетки эпидермиса узловатые, гантелевидные или крестовидные; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез обычно C_4 , редко C_3 ; язычки перепончатые, часто реснитчатые или от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 2 цветками, из которых верхний обоеполый (редко однополый), а нижний недоразвитый или тычиночный, обычно опадающие целиком, реже с сочленением над колосковыми чешуями; общие соцветия различного строения, часто состоящие из колосовидных веточек; нижние цветковые чешуи при верхнем обоеполом цветке обычно кожистые или хрящеватые, обычно безостые, значительно отличающиеся от нижних цветковых чешуй при нижнем цветке; колосковые чешуи небольшие, нередко одна из них отсутствует; лодикулы 2, свободные, голые, клиновидные; тычинок 3; завязь голая, с 2 длинносопочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках. Зёрновки от эллипсоидальных до шаровидных, с округлым или овальным рубчиком; зародыш довольно крупный, типа Р—РР; крахмальные зёрна простые, мелкие, б. м. гранистые. Хромосомы мелкие; $x=9$, реже 10, редко 7, 15, 17, 19. — Т и п: *Panicum* L. — 121 род и 2266 видов.

649. *Achlaena* Griseb. 1866 (1; Ц. Ам.). — 650. *Acostia* Swall. 1968 (1; Эквадор). — 651. *Acritochaete* Pilg. 1902 (1; Тр. В. Афр.). — 652. *Acroceras* Stapf, 1920 (18; Пантр.). — 653. *Acrochaeta* Peter,

1930 (1; Танганьика). — 654. *Alloteropsis* J. et C. Presl, 1830 (± 5 ; Палеотр.). — 655. *Amphicarpum* Kunth, 1829 (2; В. США). — 656. *Aneistrachne* Blake, 1941 (2; Филипп., В. Австр.). — 657. *Anthaeantia* Beauv. 1812 (2; В. США). — 658. *Anthaeantloopsis* Mez ex Pilg. 1931 (1; Тр. Ю. Ам.). — 659. *Anthephora* Schreb. 1810 (12; Тр. Афр. и Ам.). — 660. *Arthropogon* Nees, 1829 (3; Ю. Ам.). — 661. *Axonopus* Beauv. 1812 (± 110 ; Тр. и Субтр. Ам.). — 662. *Beckera* Fresen. 1837 (3; Эфиоп.). — 663. *Beckeropsis* Fig. et De Not. 1854 (6; Афр.). — 664. *Boivinella* A. Camus, 1925 (2; Мадаг., Коморы). — 665. *Brachiaria* (Trin.) Griseb. 1853 (± 90 ; Пантр., Ум.). — 666. *Calyplochloa* C. E. Hubb. 1933 (1; Австр.). — 667. *Camusiella* Bosser, 1966 (2; Мадаг.). — 668. *Cenchrus* L. 1753 (± 25 ; Пантр., Ум.). — 669. *Centrochloa* Swall. 1935 (1; Бразил.). — 670. *Chaetium* Nees, 1829 (3; Тр. Ам.). — 671. *Chaetopoa* C. E. Hubb. 1967 (2; Танзания). — 672. *Chamaeraphis* R. Br. 1810 (1; С. Австр.). — 673. *Chasechloa* A. Camus, 1948 (3; Мадаг.). — 674. *Chloachne* Stapf, 1916 (2; Тр. Афр.). — 675. *Chlorocalymma* W. Clayton, 1970 (1; Танзания). — 676. *Cleistochloa* C. E. Hubb. 1933 (2; Австр.). — 677. *Commelinidium* Stapf, 1920 (3; Тр. Афр.). — 678. *Cymbosetaria* Schweick. 1938 (1; Арав., В. Афр.). — 679. *Cyphochlaena* Hack. 1901 (1; Мадаг.). — 680. *Cytococcum* Stapf, 1920 (12; Палеотр.). — 681. *Dichanthellium* (Hitchc. et Chase) Gould, 1974 (± 150 ; Ум. и Тр. Ам.). — 682. *Digitaria* Hall. 1768 (± 300 ; Пантр., Ум.). — 683. *Digitariella* de Winter, 1961 (1; Ю. Афр.). — 684. *Digitariopsis* C. E. Hubb. 1940 (1; Ю. и Тр. Афр.). — 685. *Dimorphochloa* Blake, 1941 (1; Австр.). — 686. *Dissochondrus* (Hillebr.) Kuntze, 1891 (1; Гавайи). — 687. *Ecoptocarpha* Launert, 1965 (1; Ю. Тр. Афр.). — 688. *Echinochloa* Beauv. 1812 (± 20 ; Пантр., Ум.). — 689. *Echinolaena* Desv. 1813 (7; Ю. Ам., Мадаг.). — 690. *Entolasia* Stapf, 1920 (5; Тр. Афр., Австр.). — 691. *Eriochloa* Kunth, 1816 (± 30 ; Пантр., Ум.). — 692. *Holcolemma* Stapf et C. E. Hubb. 1929 (3; Ю. Аз., В. Афр.). — 693. *Homolepis* Chase, 1911 (5; Тр. Ам.). — 694. *Homopholis* C. E. Hubb. 1934 (1; Австр.). — 695. *Hydrothauma* C. E. Hubb. 1947 (1; Тр. и Ю. Афр.). — 696. *Hylebates* Chippind. 1945 (2; Ц. Афр.). — 697. *Hymenachne* Beauv. 1812 (8; Ц. и Ю. Ам.). — 698. *Ichnanthus* Beauv. 1812 (± 30 ; Ю.-В. Аз., Австр., Ю. Ам.). — 699. *Ixophorus* Schlecht. 1862 (3; Мекс.). — 700. *Lasiacis* (Griseb.) Hitchc. 1910 (± 25 ; Тр. Ам.). — 701. *Lecomtella* A. Camus, 1925 (1; Мадаг.). — 702. *Leptocoryphium* Nees, 1829 (1; Ц. и Ю. Ам.). — 703. *Leptoloma* Chase, 1906 (± 5 ; США, Австр.). — 704. *Leptosaccharum* (Hack.) A. Camus, 1923 (1; Бразил., Парагв.). — 705. *Leucophris* Rendle, 1899 (3; Ю.-З. Афр.). — 706. *Louisella* C. E. Hubb. et Leonard, 1952 (1; Тр. Афр.). — 707. *Megaloprotachne* C. E. Hubb. 1929 (1; Ю. Афр.). — 708. *Melinis* Beauv. 1812 (± 20 ; Тр. и Ю. Афр., Тр. Ам.). — 709. *Mesosetum* Steud. 1854 (37; Тр. Ам.). — 710. *Mezochloa* Butzin, 1966 (1; Мадаг.). — 711. *Microcalamus* Franch. 1889 (4; Тр. Афр.). — 712. *Mildbraedochloa* Butzin, 1971 (1; З. Тр. Афр.). — 713. *Monachyron* Parl. 1849 (3; В. Афр.,

Ю. Аз.). — 714. *Neurachne* R. Br. 1810 (5; Австр.). — 715. *Odontelytrum* Hack. 1898 (1; Тр. Афр., Арав.). — 716. *Oplismenopsis* Parodi, 1937 (1; Ю. Ам.). — 717. *Oplismenus* Beauv. 1810 (± 10 ; Пантр., Ум.). — 718. *Oryzidium* C. E. Hubb. et Schweick. 1936 (1; Ю.-З. Афр.). — 719. *Otachyrium* Nees, 1829 (7; Ю. Ам.). — 720. *Ottochloa* Dandy, 1931 (6; Ю.-В. Аз., Австр.). — 721. *Panicum* L. 1753 (± 500 ; Пантр., Ум.). — 722. *Paractenium* Beauv. 1812 (1; Ю. и З. Австр.). — 723. *Paraneurachne* Blake, 1972 (1; Австр.). — 724. *Paratheria* Griseb. 1866 (2; Тр. Афр. и Ам., Мадаг.). — 725. *Paspalidium* Stapf, 1920 (± 30 ; Пантр.). — 726. *Paspalum* L. 1759 (± 300 ; Пантр., Ум.). — 727. *Pennisetum* Rich. 1805 (± 100 ; Пантр., Ум.). — 728. *Perulifera* A. Camus, 1927 (1; Мадаг.). — 729. *Plagiantha* Renvoize, 1982 (1; Браз.). — 730. *Plagiosetum* Benth. 1887 (1; Австр.). — 731. *Poecilostachys* Hack. 1884 (20; Мадаг.). — 732. *Pseudobrachiaria* Launert, 1970 (1; Тр. и Ю. Афр.). — 733. *Pseudochaetochloa* Hitchc. 1924 (1; З. Австр.). — 734. *Pseudechinolaena* Stapf, 1919 (6; Пантр.). — 735. *Pseudolasia* (A. Camus) A. Camus, 1945 (4; Мадаг.). — 736. *Pseudoraphis* Griff. 1851 (7; Ю. Аз., Австр.). — 737. *Psilochloa* Launert, 1970 (1; Ю.-З. Афр.). — 738. *Pterochlaena* Chiov. 1915 (1; Ц. Афр.). — 739. *Reimarochloa* Hitchc. 1909 (± 4 ; Тр. Ам.). — 740. *Reynaudia* Kunth, 1830 (1; Ц. Ам.). — 741. *Rhynchelytrum* Nees, 1836 (± 20 ; Пантр.). — 742. *Sacciolepis* Nash, 1903 (± 30 ; Пантр.). — 743. *Scutachne* Hitchc. et Chase, 1911 (2; Ц. Ам.). — 744. *Setaria* Beauv. 1812 (± 125 ; Пантр., Ум.). — 745. *Setariopsis* Scribn. ex Millsp. 1896 (2; Мекс.). — 746. *Snowdenia* C. E. Hubb. 1929 (5; Тр. Афр.). — 747. *Spheneria* Kuhl. 1922 (1; Тр. Ю. Ам.). — 748. *Spinifex* L. 1771 (3; В. и Ю.-В. Аз., Австр., Океания). — 749. *Stenotaphrum* Trin. 1820 (7; Пантр.). — 750. *Stereochlaena* Hack. 1908 (5; Тр. Афр.). — 751. *Streptolophus* Hughes, 1923 (1; Ангола). — 752. *Streptostachys* Desv. 1810 (3; Тр. Ю. Ам.). — 753. *Tarigidia* Stent, 1932 (1; Ю. Афр.). — 754. *Tetrachaete* Chiov. 1903 (1; Эритрея). — 755. *Thrasia* Kunth, 1815 (± 10 ; Тр. Ам.). — 756. *Thrasypopsis* Parodi, 1946 (2; Тр. Ю. Ам.). — 757. *Thuarea* Pers. 1805 (2; Ю. Аз., Мадаг., С. Австр.). — 758. *Thyridachne* C. E. Hubb. 1949 (1; Тр. Афр.). — 759. *Thyridolepis* Blake, 1972 (1; Австр.). — 760. *Trachys* Pers. 1805 (1; Ю. Аз.). — 761. *Trichachne* Nees, 1829 (± 5 ; Ю. США, Ц. и Ю. Ам.). — 762. *Tricholaena* Schrad. ex Roem. et Schult. 1824 (6; З. Средиз., С. Афр., Мадаг., Инд.). — 763. *Triscenia* Griseb. 1860 (1; Куба). — 764. *Uranthoecium* Stapf, 1916 (1; Австр.). — 765. *Urochloa* Beauv. 1812 (± 15 ; Афр., Ю. Аз.). — 766. *Whiteochloa* C. E. Hubb. 1952 (1; Австр.). — 767. *Xerochloa* R. Br. 1810 (4; Ява, Австр.). — 768. *Yvesia* A. Camus 1926 (1; Мадаг.). — 769. *Zygochloa* Blake, 1941 (1; Ц. Австр.).

Эта наиболее богатая видами триба злаков отличается значительным постоянством в строении колосков и обычно легко узнается. Немногие отклоняющиеся в этом отношении роды выделялись в самостоятельные трибы, приведенные выше в синонимике.

Из таких триб можно отметить *Melinideae* и *Arthropogoneae*, заметно приближающиеся к более примитивной трибе *Arundinelleae*, но по совокупности признаков более близкие к *Panicaceae* s. str. и, на наш взгляд, заслуживающие лишь ранга подтриб: *Melinidinae* Pilg. (1940, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 14e: 95, nom. invalid.) = Trib. *Melinideae* Hitchc. 1927, l. c.: 299 и *Arthropogoninae* Butzin (1972). *Panicaceae* широко распространены в тропиках и субтропиках, где они встречаются в разнообразных экологических условиях. Среди них много лесных, болотных и даже водных видов, нередко имеющих диффузное расположение хлоренхимы листьев и C_3 -путь фотосинтеза. Виды лесного рода *Lasiacis* с короткочерешковыми листьями напоминают небольшие бамбуки. Лишь немногие роды заходят в умеренно теплую зону, в том числе и в СССР, где представлены следующие подтрибы: *Panicinae* Stapf (1917), *Microcalaminae* Butzin (1970), *Brachiariinae* Butzin (1970), *Digitariinae* Butzin (1972), *Setariinae* Dum. (1823) и *Cenchrinae* Dum. (1823).

Триба 41. БОРОДАЧОВНИКОВЫЕ — ANDROPOGONEAE Dum.

1823, l. c.: 84, 141. — *Maydeae* Dum. 1823, l. c.: 84. — *Cotceae* Nakai, 1943, Ord. Fam. etc. App.: 223. — *Garnotieae* Tateoka, 1957, Journ. Jap. Bot. 32: 277

Пластинки листьев от линейных до яйцевидных; хлоренхима венцовая; обкладка проводящих пучков одиночная; кремневидные клетки эпидермиса гантелевидные или крестовидные; двуклеточные микроволоски тонкие; фотосинтез C_4 ; язычки перепончатые, часто реснитчатые или от основания переходящие в ряд волосков; влагалища расщепленные. Колоски с 2 цветками, из которых верхний обоеполюй, а нижний недоразвитый или тычиночный, нередко часть колосков на колосовидных веточках недоразвита или колоски на более длинных ножках тычиночные, иногда все колоски раздельнополюе; общие соцветия состоят из различным образом расположенных колосовидных веточек, реже из одной колосовидной веточки; колоски при плодах опадают целиком, часто с члеником распадающейся по сочленениям колосовидной веточки; колосковые чешуи крупные, часто кожистые или хрящеватые, нижние цветковые чешуи обычно перепончатые, с 3—5 жилками, часто остистые; лодикулы 2, свободные, голые, клиновидные, нередко отсутствуют; тычинок 1—3; завязь голая, с 2 длинносопочковыми рыльцами на довольно длинных столбиках; иногда столбики, а также и рыльца на значительном протяжении срастаются друг с другом. Зерновки от эллипсоидальных до шаровидных или зубовидных, с овальным или округлым рубчиком; зародыш довольно крупный, обычно типа P—PP, редко P+FP; крахмальные зерна простые, мелкие, гранистые, реже более крупные. Хромосомы мелкие; $x=9$ или 10, редко 5, 7, 8, 11—15, 17, 19. — Тип: *Andropogon* L. — 117 родов и 1115 видов.

770. *Agenium* Nees, 1836 (2; Ю. Ам.). — 771. *Anadelphia* Hack. 1885 (14; Тр. Афр.). — 772. *Andropogon* L. 1753 (± 100 ; Пантр., Субтр.). — 773. *Andropterum* Stapf, 1917 (1; Ц. Афр.). — 774. *Apulda* L. 1753 (3; Палеотр., Ум.). — 775. *Apocopsis* Nees, 1841 (11; Ю.-В. Аз.). — 776. *Argopogon* Mimeur, 1951 (1; З. Афр.). — 777. *Arthraxon* Beauv. 1812 (± 25 ; Палеотр., Ум.). — 778. *Asthenochloa* Büse, 1854 (1; Ю.-В. Аз.). — 779. *Bhidea* Stapf ex Bor, 1948 (1; Инд.). — 780. *Bothriochloa* Kuntze, 1891 (± 35 ; Пантр., Ум.). — 781. *Capillipedium* Stapf, 1917 (± 15 ; Палеотр.). — 782. *Chasmopodium* Stapf, 1917 (2; Тр. Афр.). — 783. *Chionachne* R. Br. 1838 (5; Ю.-В. Аз., Австр.). — 784. *Chrysopogon* Trin. 1820 (± 25 ; Пантр., Ум.). — 785. *Chumsriella* Bor, 1968 (1; Таиланд). — 786. *Cleistachne* Benth. 1882 (3; В. и Ю. Афр., Инд.). — 787. *Coelorhachis* Brongn. 1831 (± 20 ; Пантр.). — 788. *Coix* L. 1753 (± 10 ; Тр. и Субтр. Аз., Океания). — 789. *Cymbopogon* Spreng. 1815 (± 45 ; Палеотр.). — 790. *Dichanthium* Willem. 1796 (± 25 ; Пантр.). — 791. *Dictomis* Kunth, 1815 (3; Пантр.). — 792. *Digastrum* (Hack.) A. Camus, 1921 (2; Австр.). — 793. *Diheteropogon* Stapf, 1922 (5; Тр. и Ю. Афр.). — 794. *Dimeria* R. Br. 1810 (± 40 ; Тр. и В. Аз., Австр., Мадаг.). — 795. *Dybowskia* Stapf, 1918 (1; Тр. Афр.). — 796. *Eccoilopus* Steud. 1854 (3; В. и Ю. Аз.). — 797. *Elymandra* Stapf, 1919 (6; Тр. Афр., Бразил.). — 798. *Elyonurus* Willd. 1806 (± 15 ; Пантр.). — 799. *Eremochloa* Büse, 1855 (± 10 ; В. и Ю. Аз.). — 800. *Eremopogon* (Hack.) Stapf, 1917 (4; Палеотр.). — 801. *Erianthus* Michx. 1803 (± 25 ; Пантр., Ум.). — 802. *Eriochrysis* Beauv. 1812 (8; Тр. Ю. Ам. и Афр., Инд.). — 803. *Euchlaena* Schrad. 1832 (3; Субтр. и Тр. Ам.). — 804. *Euclasta* Franch. 1895 (2; Тр. Ам. и Афр., Инд.). — 805. *Eulalia* Kunth, 1830 (± 30 ; Тр. Аз. и Афр.). — 806. *Eulaliopsis* Honda, 1924 (2; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 807. *Exothea* Anderss, 1856 (1; В. Афр., Ю.-В. Аз.). — 808. *Filipedium* Raiz. et Jain, 1951 (1; Инд.). — 809. *Garnotia* Brongn. 1830 (± 30 ; В. Аз., С.-В. Австр., Океания). — 810. *Garnotiella* Stapf, 1896 (1; Филипп.). — 811. *Germainia* Bal. et Poitr. 1873 (4; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 812. *Glyphochloa* W. Clayton. 1981 (11; Инд.). — 813. *Hackelochloa* Kuntze, 1891 (2; Пантр.). — 814. *Hemarthria* R. Br. 1810 (15; Палеотр., В. и Ср. Аз.). — 815. *Hemisorghum* C. E. Hubb. 1960 (1; Ю.-В. Аз.). — 816. *Heteropogon* Pers. 1807 (± 8 ; Пантр.). — 817. *Heteropogon* Pers. 1807 (± 8 ; Пантр.). — 818. *Homopogon* Stapf, 1908 (1; Ц. Афр.). — 819. *Homozeugos* Stapf, 1915 (5; Тр. Афр.). — 820. *Hyparrhenia* Anderss. ex Fourn. 1886 (± 60 ; Пантр.). — 821. *Hyperthelia* W. Clayton. 1966 (6; Тр. и Ю. Афр.). — 822. *Hypogynium* Nees, 1829 (2; Ю. Ам., Афр.). — 823. *Imperata* Cyr. 1792 (± 10 ; Пантр., Ум.). — 824. *Indochloa* Bor, 1954 (2; Инд.). — 825. *Ischaemum* L. 1753 (± 60 ; Пантр.). — 826. *Ischnochloa* Hook. f. 1896 (1; С.-З. Гим.). — 827. *Iseilema* Anderss. 1856 (20; Ю.-В. Аз., Австр.). — 828. *Jardinea* Steud. 1854 (3; Палеотр.). — 829. *Kerriochloa* C. E. Hubb. 1950 (1; Таиланд). — 830. *Lasiarhachis* (Hack.) Stapf, 1927 (3; Мадаг.). — 831. *Lasiurus* Boiss. 1859 (3; Афр.,

Ю. Аз.). — 832. *Lepargochloa* Laun. 1963 (1; Ю. Тр. Афр.). — 833. *Lophopogon* Hack. 1887 (2; Инд.). — 834. *Loxodera* Laun. 1963 (5; Тр. Афр.). — 835. *Manisuris* L. 1771 (± 25 ; Пантр.). — 836. *Microstegium* Nees, 1836 (± 20 ; Пантр., Субтр., В. Аз.). — 837. *Miscanthidium* Stapf, 1917 (7; Тр. и Ю. Афр.). — 838. *Miscanthus* Anderss. 1855 (± 10 ; В. и Ю.-В. Аз.). — 839. *Mnesithea* Kunth, 1830 (5; Ю.-В. Аз.). — 840. *Monium* Stapf, 1919 (2; Тр. Афр.). — 841. *Monocymbium* Stapf, 1919 (4; Тр. и Ю. Афр.). — 842. *Narenga* Bor, 1940 (1; Ю. Аз.). — 843. *Ophiuros* Gaertn. f. 1805 (7; Палеотр.). — 844. *Oxyrhachis* Pilg. 1932 (1; Мадаг., Танзания). — 845. *Parahyparrhenia* A. Camus, 1950 (3; Тр. Афр., Ю.-В. Аз.). — 846. *Peltophorus* Desv. ex Beauv. 1812 (5; Ю. Аз., Тр. Афр.). — 847. *Phacelurus* Griseb. 1846 (10; Балк. п-ов, В. и Ю. Аз., Афр.). — 848. *Pleiadelphina* Stapf, 1927 (1; Конго). — 849. *Pobeguinea* Jacq.-Félix, 1950 (6; Тр. Афр.). — 850. *Pogonachne* Bor, 1949 (1; Инд.). — 851. *Pogonatherum* Beauv. 1812 (2; Ю. Аз., Австр.). — 852. *Polliniopsis* Hayata, 1918 (1; Тайвань). — 853. *Polytoca* R. Br. 1838 (6; Ю.-В. Аз.). — 854. *Polytrias* Hack. 1889 (2; Ю.-В. Аз.). — 855. *Pseudanthistiria* (Hack.) Hook. f. 1896 (4; Инд.). — 856. *Pseudodichanthium* Bor, 1940 (1; 3. Инд.). — 857. *Pseudopogonatherum* A. Camus, 1921 (2; Тр. Аз.). — 858. *Pseudosorghum* A. Camus, 1920 (2; Ю.-В. Аз.). — 859. *Ratzeburgia* Kunth, 1831 (1; Бирма). — 860. *Rhaphis* Lour. 1790 (1; Палеотр.). — 861. *Rhytachne* Desv. 1825 (11; Пантр.). — 862. *Robynsiachloa* Jacq.-Félix, 1960 (1; Тр. Афр.). — 863. *Rottboellia* L. f. 1779 (4; Пантр.). — 864. *Saccharum* L. 1753 (± 12 ; Тр. и Субтр.). — 865. *Schizachyrium* Nees, 1829 (± 50 ; Пантр.). — 866. *Sclerachne* R. Br. 1838 (1; Индонезия). — 867. *Sclerandrium* Stapf et C. E. Hubb. 1935 (3; Н. Гвин., С.-В. Австр.). — 868. *Sclerostachya* (Hack.) A. Camus, 1922 (3; Ю. и Ю.-В. Аз.). — 869. *Sehima* Forsk. 1775 (7; Тр. Афр., Инд., Австр.). — 870. *Sorghum* Moench, 1794 (± 30 ; Пантр., Культ.). — 871. *Sorghastrum* Nash, 1901 (± 15 ; Тр. Афр. и Ам.). — 872. *Spathia* Ewart et Davies, 1917 (2; Тр. Ю. Ам.). — 873. *Spodiopogon* Trin. 1820 (± 10 ; Внкаркт. Аз.). — 874. *Thaumas-tochloa* C. E. Hubb. 1936 (6; Ю. и Ю.-В. Аз., Австр.). — 875. *Thelepogon* Roem. et Schult. 1817 (1; Ю. Аз., Тр. Афр.). — 876. *Themeda* Forsk. 1775 (20; Тр. Аз. и Афр.). — 877. *Trachypogon* Nees, 1829 (± 5 ; Тр. Афр. и Ам.). — 878. *Trilobachne* Schenk ex Henr. 1931 (1; 3. Инд.). — 879. *Triplogon* Bor, 1954 (1; Инд.). — 880. *Tripsacum* L. 1759 (± 11 ; Тр. и Субтр. Ам.). — 881. *Urelytrum* Hack. 1889 (± 10 ; Тр. и Ю. Афр.). — 882. *Vetiveria* Bory, 1822 (10; Пантр.). — 883. *Vossia* Wall. et Griff. 1836 (1; Тр. Аз. и Афр.). — 884. *Woodrowia* Stapf, 1896 (1; 3. Инд.). — 885. *Ystia* Comper, 1963 (1; Конго). — 886. *Zea* L. 1753 (1; Культ.).

Наиболее высокоспециализированная триба настоящих злаков, отличающаяся большим полиморфизмом в строении общих соцветий. Особенно оригинальны общие соцветия *Coix*, *Euchlaena* и возникшего в культуре рода кукуруза (*Zea*), которые вместе с близкими родами выделялись в особую трибу *Maydeae* Dum. Кукуруза

имеет очень длинные и почти по всей длине сросшиеся друг с другом столбики и рыльца пестичных колосков, собранных в початкообразные общие соцветия, однако по строению тычиночных колосков это типичный представитель трибы *Andropogoneae*. Роды *Andropogoneae* очень характерны для саванн и саванноподобных группировок растительности в тропиках и субтропиках обоих полушарий, но в восточном полушарии они значительно более многочисленны и более разнообразны. Некоторые представители этой трибы (виды *Miscanthus*, *Spodiopogon*, *Microstegia*, *Arthraxon*, *Hemarthria*) проникают в Восточной Азии до советского Дальнего Востока, где они вместе с видами *Arundinella* и *Muhlenbergia* образуют своеобразные саванноподобные группировки с монгольским дубом (*Quercus mongolica*). В СССР представлены следующие подтрибы *Andropogoneae*: *Erianthinae* Griseb. (1868; = *Saccharinae* Griseb. 1846, nom. illeg.), *Andropogoninae* C. Presl (1830), *Arthraxinae* Benth. (1881), *Dimeriinae* Hack. (1889), *Ischaeminae* C. Presl (1830), *Rottboellinae* C. Presl (1830), *Tripsacinae* C. Presl (1830) и *Coicinae* Reichenb. ex Butzin (1973).

Роды POOIDEAE неясного положения (3 рода и 3 вида)

887. *Disakisperma* Steud. 1854 (1; Мекс.). — 888. *Lachnochloa* Steud. 1854 (1; Сенегамбия). — 889. *Suddia* Renvoize, 1984 (1; Судан).

ДОПОЛНЕНИЯ И ИСПРАВЛЕНИЯ

890. *Anemanthele* Veldk. 1985 (1; Н. Зеланд.), *Stipeae* (N 338a).
 891. *Antonella* Caro, 1981 (1; Аргент.), *Cynodontae* (N 456a).
 168. *Aulacolepis* Hack. 1907, non Ettingsh. 1893 = 157. *Aniselytron* Merr. 1910 (5; Ю.-В. Аз.).
 892. *Chandrasekharania* Nair, Ramach. et Sreekum, 1981 (1; Инд.), *Arundinelleae* (N 621a).
 893. *Monodia* Jacobs, 1985 (1; Австр.), *Arundineae* (N 417a).
 894. *Neuropoa* W. Clayt. 1985 (1; Ю. Австр.), *Poeae* (N 253a).
 895. *Steyermarkochloa* Davidse et Ellis, 1984 (1; Венесуэла и Колумбия); выделяется в особую трибу — *Steyermarkochloae* Davidse et Ellis, близкую к *Arundineae*.
 896. *Tatlianyx* Zuloaga et Soderstr. 1985 (1; Браз.), *Panicaceae* (N 753a).
 897. *Yakirra* Lazar. et R. Webster, 1985 (5; Австр.), *Panicaceae* (N 767a).
 898. *Gouldochloa* Waldes, Morden et Hatch, 1986 (1; Мекс.), *Centosteceae* (N 381a).
 899. *Pohlidium* Davidse, Soderst. et Ellis, 1986 (1; Панама), *Centosteceae* (N 384a).

*Acamptoclados** Nash, 1903=514. — *Achneria* Beauv. 1812=404. — *Achneria** Munro ex Benth. 1883=423. — *Achnodonton* Beauv. 1812=317. — *Aegilemma* A. Löve, 1982=114. — *Aegilonearum* A. Löve, 1982=114. — *Aegilopodes* A. Löve, 1982=114. — *Agraulus** Beauv. 1812=148. — *Amphigenes** Janka, 1860=208. — *Anachortus** Jiras. et Chrtok, 1962=190. — *Aneurolepidium** Nevski, 1934=130. — *Anthosachne** Steud. 1854=121. — *Aristella** (Trin.) Bertol. 1833=337. — *Arthratherum* Beauv. 1812=448. — *Arthrochloa** Lorch, 1960=451. — *Asperella* Humb. 1790=120. — *Asthenatherum* Nevski, 1934=393. — *Atropis* Rupr. ex Griseb. 1852=274. — *Avellinia* Parl. 1842=188. — *Avenastrum* (Koch) Opiz, 1852=216. — *Avenella* (Bluff et Fingerh.) Drejer, 1838=149. — *Avenochloa* Holub, 1962=171. — *Baldingera* Gaertn. 1799=316. — *Beckeria** Bernh. 1800=327. — *Blakeochloa* Veldk. 1980=430. — *Blumenbachia* Koel. 1802=870. — *Euraphis* (Trin.) Lindl. 1846=142. — *Brastlocalamus** Nakai, 1933=57. — *Brenipodium** A. et D. Löve, 1961=112. — *Bulbulus* Swall. 1964=101. — *Calamochloa* Fourn. 1877=285. — *Campetostachys* Drob. 1941=121. — *Chaeturus* Link, 1799=182. — *Chennapyrum* A. Löve, 1982=114. — *Chiloachloa** Beauv. 1812=317. — *Chloridion* Stapf, 1900=750. — *Clinelymus* (Griseb.) Nevski, 1932=121. — *Colobachne** Beauv. 1812=304. — *Comopyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982=114. — *Critesion** Raf. 1819=128. — *Critiodium* Link, 1834=137. — *Cuviera* Koel. 1802=127. — *Cylindropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982=114. — *Dasyochloa** Willd. ex Rydb. 1906=515. — *Deyeuxia* Clar. 1812=176. — *Digraphis* Trin. 1820=316. — *Drymochloa** Holub, 1984=208. — *Epticampes** J. Presl, 1830=553. — *Erioblastus* Honda, 1930=297. — *Eufournia* Reeder, 1967=285. — *Falona** Adans. 1763=194. — *Fourniera* Scribn. 1897=594. — *Gastropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982=114. — *Gigachilon* Seidl, 1836=137. — *Goulardia** Husn. 1896=121. — *Gymnothrix** Beauv. 1812=727. — *Hainardia* Greut. 1967=248. — *Haynaldia* Schur, 1866=120. — *Heleochloa* Host ex Roem. 1809=488. — *Hesperochloa** Rydb. 1912=208. — *Indoryza* A. Henry et Roy, 1969=365. — *Kentiochloa* Meld. 1956=189. — *Kerinozoma* Steud. 1854=767. — *Kiharapyrum* A. Löve, 1982=114. — *Koordersiochloa* Merr. 1917=330. — *Kralikia* Coss. et Dur. 1867=458. — *Kralikiella* Batt. et Trab. 1895=458. — *Krombolzia* Rupr. ex Fourn. 1876=387. — *Lastagrostis* Link, 1827=337. — *Latipes* Kunth, 1830=538. — *Leiopoa* Ohwi, 1932=208. — *Leleba** Nakai, 1933=38. — *Leptatherum** Nees, 1849=836. — *Leucopoa** Griseb. 1852=208. — *Lindbergia* Bor, 1968=234. — *Lophochloa* Reichenb. 1830=277. — *Lophopyrum** A. Löve, 1980=122. — *Macrolepharus** Phil. 1857=514. — *Malucurus** Nevski, 1933=130. — *Matudacalamus** Maekawa, 1961=37. — *Microbambus** K. Schumann, 1898=52. — *Microcalamus* Gamble, 1890=13. — *Molineria* Parl. 1848=247. — *Monochaete** Doell, 1878=522. — *Narduretia** Ung. del Vill. 1925=299. — *Neohusnotia** A. Camus, 1920=652. — *Neosasumorpha** Tatew. 1940=17. — *Nipponobambusa** Muroi, 1925=17. — *Nipponocalamus* Nakai, 1942=15. — *Notodanthania* Zotov, 1980=436. — *Nowodworskya** C. Presl, 1830=270. — *Orrhopygium* A. Löve, 1982=114. — *Parodiella* J. et Ch. Reeder, 1968=342. — *Patropyrum* A. Löve, 1982=114. — *Penicillaria** Willd. 1809=727. — *Pentatherum** Náhál. 1929=148. — *Pleioneura* (C. E. Hubb.) Phipps, 1972=638. — *Pleuraphis** Torr. 1824=529. — *Pleuraplitis* Trin. 1820=777. — *Podosemum** Desv. 1810=553. — *Prionachne* Nees, 1836=432. — *Psamma* Beauv. 1812=151. — *Pseudophacelurus** A. Camus, 1921=847. — *Pseudoroegneria** (Nevski) A. Löve, 1980=122. — *Pseudostreptogyne* A. Camus, 1913=330. — *Pseudovossia** A. Camus, 1920=847. — *Psilantha* (C. Koch) Tzvel. 1968=465. — *Reimaria* Flugge, 1810=739. — *Rettbergia* Raddi, 1823=43. — *Ripidium** Trin. 1820=801. — *Roegneria** C. Koch, 1848=121. — *Roshevitzia* Tzvel. 1968=498. — *Schedonorus** Beauv. 1812=208. — *Schmidtia* Tratt. 1816=187. — *Semciostachys* Drob. 1941=121. — *Senisetum** Honda, 1932=148. — *Sinarundinaria* Nakai, 1935=8. — *Sitopsis* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982=114. — *Stilpnophleum** Nevski, 1937=176. — *Tetragonocalamus** Nakai, 1933=23. — *Thiopyrum** A. Löve, 1980=122. — *Thorea* Rouy, 1913=289. — *Thyrsia** Stapf, 1917=847. — *Tisserantiella* Mimeur, 1949=758. — *Triavenopsis** Caudargy, 1901=121. — *Trichodium** Michx. 1803=148. — *Triniusia* Steud. 1854=140. — *Triphlebia* Stapf, 1898=600. — *Typhoides* Moench, 1794=316. — *Vilfa* Adans. 1763=148. — *Weinguertneria* Bernh. 1800=190. — *Zerna* Panz. 1814=139. — *Yadakeya* Makino, 1929=16.

В этом списке после знака равенства указывается номер рода, синонимом которого является данное название. Старые и давно не употреблявшиеся синонимы родов здесь не упоминаются. Многие из приведенных родовых названий-синонимов (они отмечены в списке звездочкой) при более мелком понимании родов могут быть приняты за самостоятельные роды. Их можно отнести к категории «субъективных» синонимов, так как никаких объективных критериев для выделения родов не существует. Остальные названия — «объективные» синонимы, к которым принадлежат или роды, описанные по ошибке вторично, или роды, названия которых заменены из-за существования более ранних омонимов.

В последнее время Löve (1982, 1984) предложена новая, «генная» концепция родов, претендующая на более объективную. Согласно ей, ранг рода придается группам видов, гаплоидный набор хромосом которых составлен одним и тем же геномом или состоит из нескольких разных, но одних и тех же у видов данной группы геномов. Пока эта концепция разработана только на наиболее генетически изученной трибе *Triticeae* (Löve, 1984), в которой установлено много новых родов, особенно в родах *Aegilops* и *Elytrigia* (они приведены в списке синонимов). Поскольку другие трибы злаков в этом отношении еще не изучались или почти не изучались, о возможностях применения этой интересной концепции говорить пока преждевременно.

ЭВОЛЮЦИЯ ЗЛАКОВ

Злаки — очень древнее семейство, по-видимому, сформировавшееся не позднее конца мелового периода мезозоя. Во всяком случае в начале третичного периода уже на многих континентах встречаются довольно многочисленные и достаточно достоверные остатки злакообразных листьев, известных под названиями *Vambusites*, *Poacites* и *Phragmitites*. Они принадлежат к уже довольно высокоспециализированным группам злаков, которые, подобно бамбукам, обладали листопадностью или, подобно тростникам, обитали в водоемах и на болотах. Высокая общая специализация злаков нисколько не противоречит их древности, так как степень специализации какой-либо группы всегда определяется не временем ее существования, а темпами ее начальной эволюции.

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* и *Restionales* надпорядка *Commelinanae* А. Л. Тахтаджяна (1980).

Основные признаки злаков, отличающие их от наиболее примитивных семейств этих порядков, являются приспособительными, с одной стороны, к очень совершенной анемофилии [формирование элементарных соцветий — колосков, потеря околоцветника, длинные и гибкие нити тычинок, очень однообразное даже при исследовании с помощью сканирующего электронного микроскопа строение пыльцевых зерен (Page, 1978), длинносопочковые рыльца], с другой стороны — к более суровым климатическим условиям (переход от многосеменного плода к односеменной зерновке и ксероморфизация листьев, которые, вероятно, уже у первичных злаков стали более жесткими за счет сильно развитой склеренхимы и присутствия окремневших клеток в эпидермисе). Образование специфических для злаков белков семян проламинов также является прогрессивной особенностью, дающей злакам некоторое преимущество при неблагоприятных условиях (никакие температуры, недостаток влаги и др.), так как именно проламины легко усваиваются зародышем для получения из них необходимых для прорастания веществ — глютаминовой кислоты и пролина (Семихов, 1980).

Переход от энтомофилии к ветроопылению, к тому же сопровождавшийся ксероморфогенезом, никак не мог осуществиться в тропических лесах, условия обитания в которых способствуют эволюции в направлении все более совершенной энтомофилии. Некоторые бамбукообразные злаки тропических лесов даже вторично перешли к энтомофилии (Soderstron, Calderon, 1971). Поэтому возможны только 2 варианта гипотезы происхождения злаков: они могли сформироваться или во время роста гор одного из орогенезов выше верхней границы леса, или на равнинных территориях, подвергшихся некоторой аридизации, в результате которой леса видоизменились в саванноподобные группировки растительности. Мы склонны принимать первую из этих гипотез (Цвелев, 1975а, 1976), считая горы, вернее, процесс горообразования, основным источником форм, преадаптированных к ухудшавшимся впоследствии климатическим условиям равнин и низкогорий. Исходя из этой точки зрения, ксероморфизация первичных злаков, как, вероятно, и первичных сытевых (*Cyperaceae*), была связана не с аридизацией их местообитаний (хотя в горах всегда имеются участки с дефицитом влаги, например хорошо прогреваемые солнцем скалы), а с физиологической сухостью в более холодные сезоны года. Вероятно, первичные злаки еще сохраняли розеточную жизненную форму (так как света было достаточно) и имели не вполне сформировавшиеся разветвленные колоски («ложные» колоски, по: McClure, 1934) с неопределенным количеством цветков, подобно колоскам многих современных бамбуков. Их рыльца, вероятно, были еще короткосочковыми, как у некоторых бамбуков и белоуса (*Nardus*), а тычиночные нити более короткими, чем у современных злаков, исключая некоторые бамбуки.

Общеземное ухудшение климата в конце мела привело к вымиранию многих равнинных и низкогорных мезозойских растений. Освобождавшиеся экологические ниши занимались спускавшимися с гор первичными покрытосеменными растениями, в том числе и злаками, оказавшимися отлично приспособленными к новым условиям. Прежде всего ими осваивались расположенные ниже леса, в которых формировались первичные бамбукообразные злаки. Эволюция их шла очень быстрыми темпами, главным образом в направлении увеличения общих размеров растения — «грандизации», которая осуществлялась за счет увеличения числа узлов стебля и удлинения междоузлий в результате образования вставочных меристем, а также за счет ветвления верхней части первичных побегов. Следствиями такой «грандизации» были одревеснение стеблей и появление листопадности. Листовые пластинки лесных бамбукообразных злаков, естественно, стали более широкими и расположенными на черешках.

При освоении первичными злаками более или менее открытых водостоков по склонам гор, а затем болот и водоемов сформировались первичные виды «арундиноидных» и «оризоидных» злаков. При наличии некоторых «бамбузоидных» признаков «арундиноид-

ные» злаки более тесно связаны, с одной стороны, с «фестукоидными», с другой стороны — с «эрагостоидными» злаками. Гидрофильные «оризоидные» злаки еще более уклоняются к бамбукам по ряду признаков, но, на наш взгляд, они все же более близки к «арундиноидным», а отчасти и к «фестукоидным» злакам. Не случайно в последнее время удалось получить частично фертильный гибрид между родами *Oryza* и *Triticum* — *Oryziticum oryzoides* C. P. Wang et S. H. Tang (Wang, Tang, 1982).

Формирование первичных «эрагостоидных» и «паникоидных» злаков, вероятно, было связано с аридизацией некоторых районов равнин и низкогорий и образованием здесь саванноподобных группировок растительности. Большая часть первичных представителей этих групп перешла к C_4 -фотосинтезу, хотя некоторые из них, вновь заселившие леса, сохранили первичный C_3 -путь фотосинтеза. Первичные просовые (*Panicaceae*), по-видимому, вообще после кратковременного периода эволюции в направлении ксерофиллизации стали мезофильными, а нередко даже гидрофильными растениями. Эволюция первичных представителей трибы *Andropogoneae* была и дальше в основном связана с саваннами, а первичные виды трибы *Cynodonteae* осваивали районы, подвергнувшиеся наибольшей аридизации. В настоящее время роды *Panicaceae* приурочены преимущественно к влажным тропикам и особенно богаты видами в Южной Америке, а роды *Andropogoneae* — к более сухим районам тропиков с сезонными осадками, преобладая по числу видов в Индии и Юго-Восточной Азии (Clayton, 1981). Многие виды всех этих трех триб (*Cynodonteae*, *Panicaceae* и *Andropogoneae*) уже в историческое время стали пантропическими сорняками, действительную родину которых не всегда легко определить.

Злаки, продолжавшие свою эволюцию в относительных высокогорьях, при нарастающей сезонности климата, стали первичными «фестукоидными» злаками, многие из которых смогли позднее освоить высокогорья с еще более суровыми климатическими условиями. На равнины и в низкогорья они начали спускаться не раньше конца палеогена. Позднее некоторые из них вошли под полог леса, другие стали ксерофитами, однако для них уже был невозможен переход к выгодному в таких условиях C_4 -фотосинтезу. Это вполне понятно, так как в ходе эволюции какой-либо группы возможности ее дальнейшей эволюции всегда суживаются.

Таким образом, с точки зрения принимаемой нами гипотезы (Цвелев, 1974, 1976), «фестукоидные» злаки, в изобилии встречающиеся в высокогорьях Новой Гвинеи или Кении, не проникли туда каким-либо путем с севера или юга через тропическую зону (что объяснить чрезвычайно трудно), а встречаются там со времени первичной дифференциации злаков на основные группы. Если когда-нибудь в равнинной части Новой Гвинеи климатические условия станут подобными климату умеренно теплой зоны с его сезонностью, то высокогорные в настоящее время «фестукоидные» злаки займут и там место вымерших «бамбузоидных», «эрагостоидных» и «паникоидных» злаков, как это произошло в конце

неогена в северных районах Евразии и Северной Америки. Эта, казалось бы, вызывающая много возражений гипотеза хорошо подтверждается значительно более высокой специализацией в отношении строения общих соцветий и колосков тропических «эрагостоидных» и «паникоидных» злаков по сравнению с «фестукоидными» злаками, эволюция которых до спуска на равнины вообще шла более медленными темпами и более равномерно.

Что касается эволюции зародыша злаков, то у всех групп злаков, осваивавших более оптимальные в климатическом отношении местообитания, она, естественно, шла в сторону наилучшего обеспечения высокой энергии прорастания, о чем уже говорилось выше. Мощное развитие ветви зародышевого проводящего пучка, ведущей к почечке, несколько большее развитие самой почечки, разрастание основания щитка, более крупный по сравнению с эндоспермом зародыш — все эти особенности, свойственные тропическим злакам, являются лишь средствами для достижения этой цели. В основных же своих чертах зародыш злаков не так уж сильно отличается от зародышей других однодольных (Коломыцев, 1977), которые, по-видимому, имеют общий план строения. Мы склонны в настоящее время считать (Рытова, Цвелев, 1982), что почечка зародыша злаков полностью гомологична боковым стеблевым почкам, а колеоптиль — предлистьям (или профиллам) последних. Колеориза является видоизмененным главным корнем зародыша, а щиток — видоизмененной в недифференцированный гаусториальный орган осью зародыша, в какой-то степени гомологичной двум слившимся семядолям двудольных. Эта точка зрения в последнее время хорошо обосновывается в работах Г. Г. Коломыцева (1977), а также Haines a. Lye (1979). Коломыцев (1977) не без серьезных оснований считает злаки, как и другие однодольные, «бессемядольными» растениями, поскольку семядоли у них действительно не развиты. Точно такие же взгляды высказывает и Jacques-Félix (1982), известный знаток тропических злаков. Очень интересной является и другая гипотеза, выдвинутая в последнее время Mestre a. Guedes (1983), согласно которой гаусториальная часть зародыша однодольных (у злаков щиток) может быть гомологичной гаусториальной структуре зародыша папоротникообразных.

Очень большое значение в эволюции злаков мы придаем гибридизации (Цвелев, 1972, 1975б). При спуске на равнины с разных горных систем и последующих встречных миграциях могли возникнуть первичные виды не только многих родов, но и триб злаков. К сожалению, значение гибридизационных процессов в эволюции покрытосеменных растений обычно недооценивается, может быть, вследствие недостаточного знакомства с такими работами, как многочисленные работы Dewey (1984 и др.) по генетике трибы *Triticeae*, в которых, в частности, убедительно доказано гибридное происхождение таких крупных родов этой трибы, как *Elymus* и *Leymus*. По-видимому, не менее $2/3$ современных видов злаков имеют гибридное происхождение, как и очень многие роды

(в том числе и такие широко известные, как *Galamagrostis* и *Stipa*).

Гибридогенные таксоны не только имеют гораздо большие возможности рекомбинации генов, чем первичные диплоиды, они оказываются еще в какой-то степени деспециализированными, а следовательно, более способными к дальнейшей эволюции (Цвелев, 1975). На основании анализа признаков гибридов и их родительских видов можно предполагать, что деспециализация при гибридизации объясняется тем, что у гибридов доминируют более древние признаки каждого из родителей, а более древние признаки часто, хотя и не всегда, оказываются и более примитивными. Как проявление гетеробатмии, родительские виды имеют разные примитивные признаки, которые и передаются гибридогенным видам.

Стабилизация гибридов у злаков очень часто происходит путем амфилоидии — удвоения числа хромосом у гибрида. Поэтому гибридогенные виды, обычно имеющие высокие хромосомные числа, обладают большим количеством избыточной информации, проявляющейся, в частности, в значительном увеличении изменчивости. Если многие первичные диплоиды (у «фестукоидных» злаков обычно с $2n=14$), несмотря на широкие и часто разорванные ареалы, почти лишены наследуемой изменчивости, то многие сложные гибридогенные виды — результат неоднократных гибридизаций, например, широко известные пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и костреч безостый (*Bromopsis inermis*) отличаются необычайно широкой изменчивостью, способствующей более быстрой эволюции.

Пониженная фертильность гибридогенных видов очень часто компенсируется переходом к вегетативному размножению, например, образованием длинных ползучих корневищ, что особенно хорошо выражено у такого древнего и несомненно гибридогенного злака, как тростник (*Phragmites australis*), почти потерявшего способность к генеративному размножению. Очень часто (например, в родах *Bromopsis* и *Elytrigia*) результатом гибридизации двух дерновинных видов является гибридогенный вид с длинными ползучими подземными побегами. У нас нет сомнений и в том, что у злаков (а, вероятно, и у других покрытосеменных растений) переход к апомиксису и вивипарии также является лишь способом стабилизации гибридов. Апомиктические и вивипарные виды оказываются как бы преадаптированными к суровым климатическим условиям, при которых перекрестное опыление затруднено и не каждый год может осуществляться. Именно поэтому вивипарные виды злаков обычно приурочены к Арктике или высокогорьям, а также к аридным районам (например, *Poa bulbosa* subsp. *vivipara*).

Образующиеся при гибридизации многолетних видов гибриды нередко бывают стерильными при первом цветении, но при цветении в последующие годы могут полностью или частично восстановить фертильность. Гибриды-однолетники, естественно, лишены

этой возможности, и потому процент диплоидных видов (особенно первичных диплоидов с $2n=14$) у однолетних злаков значительно выше, чем у многолетних, где гибридизация и последующая стабилизация гибридов путем амфилоидии идут значительно успешнее. Таким образом, более высокоспециализированные в отношении жизненной формы средиземноморские однолетники-эфемеры очень часто сохраняют первичные, диплоидные хромосомные числа и в этом отношении оказываются примитивнее более или менее родственных им многолетников-полиплоидов. Эта закономерность имеет место и в других семействах покрытосеменных растений, например в семействе бобовых (*Fabaceae*). А. К. Скворцов (1982 : 123) склонен объяснять обычную диплоидность средиземноморских однолетников обратными мутациями от полиплоидов к диплоидам, что, на наш взгляд, неправильно. Мы считаем процесс деплоидизации очень редко встречающимся и не имеющим сколько-нибудь существенного значения в эволюции.

При стабилизации гибридов путем амфилоидии число хромосом у гибрида удваивается, вследствие чего вновь возникающие гибридогенные виды оказываются амфитетраплоидами, амфигексаплоидами и т. д. Однако увеличение пloidности часто не идет дальше какого-нибудь определенного уровня, и при дальнейших гибридизациях стабилизация гибридов идет другими путями. Так, первичные виды рода *Elymus*, возникшие при гибридизации первичных диплоидов рода *Elytrigia* с $2n=14$ с первичными диплоидами многолетних ячменей (*Hordeum* sect. *Stenostachys*) с $2n=14$, имеют хромосомное число $2n=28$. Однако затем, гибридизируя друг с другом, они дают гибридогенные виды второго порядка тоже с $2n=28$ без увеличения пloidности. Лишь при их вторичной гибридизации с многолетними ячменями образуются виды с более высоким уровнем пloidности — $2n=42$ (например, *Elymus nutans*).

Принимая большое значение амфилоидии как одного из основных способов стабилизации гибридов, мы не отрицаем довольно широкого распространения аутополилоидии, но считаем, что эволюционное значение последней невелико и сводится главным образом к расширению возможностей гибридизации. Кроме того, спонтанная аутополилоидия (как и вообще варьирование хромосомного числа в пределах одного вида) обычно свойственна гибридогенным видам.

Первичным хромосомным числом семейства злаков, как, возможно, и других семейств покрытосеменных растений, мы считаем $2n=14$. Вполне понятно, что это число особенно долго сохраняли и сохранили до настоящего времени «фестукоидные» злаки, длительное время эволюционировавшие в обособленных друг от друга высокогорьях. В ходе дальнейшей эволюции это число изменялось в двух направлениях: в одном оно кратно увеличивалось за счет полилоидии, о чем уже говорилось выше, в другом — уменьшалось в результате потери 1, 2 и более хромосом их гаплоидного набора. В последнем случае основное число хромосом (x) стано-

вилось соответственно равным 6, 5, 4 и даже 2, что пока отмечено лишь в двух родах злаков: *Zingeria* (Цвелев, Жукова, 1974) и *Colpodium* (Соколовская, Пробатова, 1977). В результате гибридизации между видами разных родов и одного и того же рода с разными основными числами хромосом возникали роды и виды с более высокими основными числами хромосом. Например, при гибридизации видов с $2n=14$ ($x=7$) и с $2n=10$ ($x=5$) могли возникнуть виды с $2n=24$ ($x=12$). Многие гибридогенные роды, виды которых стабилизировались путем амфилоидии, естественно, имеют более высокие диплоидные числа хромосом, которые мы предлагаем называть вторичными в отличие от первичных диплоидных чисел хромосом, равных 14, 12, 10, 8 и 4. Так, гибридогенный род *Elymus*, о котором говорилось выше, имеет вторичное диплоидное число хромосом $2n=28$ при основном числе $x=14$, состоящем из 2 геномов родительских видов: генома «S» — от диплоидных видов рода *Elytrigia* и генома «H» — от диплоидных видов многолетних видов *Hordeum* (Dewey, 1984). Виды рода ковыль (*Stipa*) в его узком понимании имеют $2n=44$, и первичные ковыли с этим хромосомным числом, по-видимому, произошли от гибридизации первичных видов близкого, но более примитивного рода *Achnatherum* ($2n=24$) с видами еще невыясненного, а может быть, уже вымершего рода с $2n=20$ (Цвелев, 1977).

У бамбуков первичное диплоидное число хромосом $2n=14$ отмечено лишь в последние годы у одного из видов травянистого рода *Olyra* (Soderstrom, 1981). Значительное же большинство бамбуков имеет хромосомные числа, кратные 6, вернее, 12, так как диплоидное хромосомное число $2n=12$ у них пока неизвестно. Поскольку по строению репродуктивных органов бамбуки примитивнее настоящих злаков, многими авторами за первичное основное число хромосом (x) для всех злаков принимаются или число 6, или число 12. Нам кажется, что и в этом случае недооценивается значение мозаичной эволюции, или принцип гетеробатмии. Современные представители семейства злаков с наиболее примитивными репродуктивными органами совсем не обязательно должны быть примитивными и в других отношениях, в том числе и в отношении хромосомных чисел. Необходимо учитывать, что бамбуки спустились на равнины и распространились по ним, гибридизируя друг с другом, значительно раньше «фестукоидных» злаков. Поэтому и эволюция в сторону уменьшения основных чисел хромосом с 7 до 6, 5, 4 и т. д. и в сторону кратного увеличения хромосомных чисел при аллополиплоидии проходила у них раньше, чем у «фестукоидных» злаков, по-видимому, еще в палеогене.

Таким образом, имеются основания считать эволюцию злаков в значительной степени «сетчатой», по выражению Stebbins (1956), что, конечно, очень затрудняет попытки создания линейной естественной системы злаков, но хорошо объясняет наличие таких промежуточных групп, какой является, например, подтриба *Danthoniinae* из трибы *Arundineae*, которая показывает родство не только с другими подтрибами *Arundineae*, но и с далекими друг

от друга трибами *Cynodonteae*, *Arundinelleae* и *Poeae* (подтриба *Aveninae*). Последнее обстоятельство послужило Wet (1954) основанием для признания рода *Danthonia* s. l. остатком первичной группы, давшей начало современному трибам настоящих злаков. Группа родов, входившая в род *Danthonia* s. l., действительно относительно примитивна по строению репродуктивных органов и имеет очень разорванный ареал, основная часть которого находится в южных районах бывшей Гондваны (Южная Африка, Южная Австралия, Новая Зеландия, юг Южной Америки), хотя отдельные виды изолированно встречаются в Европе и Юго-Западной Азии (*Sieglingia decumbens* и *Danthonia alpina*), а также в Кордильерах западной Канады и на Камчатке (*Danthonia intermedia* s. l.). Несомненно, что эта группа является очень древней, но, на наш взгляд, она все же скорее гибридогенная, чем первичная (наименьшие диплоидные числа хромосом у нее равны 18 и 24).

В заключение стоит отметить, что в последние десятилетия довольно широко проводятся также сравнительно-биохимические исследования злаков, главным образом серологические (например, Fairbrothers a. Johnson, 1961; Smith, 1969, и др.). В СССР интенсивные и многосторонние сравнительные исследования белков семян злаков проводятся под руководством В. Ф. Семихова в Главном ботаническом саду АН СССР (Москва) и А. В. Конарева во Всесоюзном научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (Ленинград). Сравнительное электрофоретическое изучение изоэнзимов злаков, главным образом из трибы *Triticeae*, проводится В. Э. Яаска в Тарту. Результаты всех этих исследований очень интересны, но пока еще их трудно оценить. В основном они совпадают с данными, полученными другими методами, но в некоторых случаях расходятся с ними. Конечно, в этом случае, и при использовании признаков микроструктуры, следует опасаться возможности ошибочного распространения выводов, полученных на основании изучения выборочных представителей какой-либо группы на всю группу. Во всяком случае, всегда очень желательно, чтобы каждый таксон надродового ранга, кроме характерных для него микроморфологических, эмбриологических, кариологических, физиологических и биохимических признаков, имел бы свое морфологическое «лицо», узнаваемое без проведения каких-либо трудоемких исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П. Карисистематическое исследование семейства злаков // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, прил. 44. 1931. С. 3—428.
- Коломыцев Г. Г. О развитии однодольных растений и природе их семян // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1977. Т. 73, № 3. С. 78—99.
- Пробатова Н. С. К систематике рода *Milium* L. (Poaceae) // Новости систематики высш. растений, Л., 1977. Т. 14. С. 6—14.
- Рожевиц Р. Ю. Злаки. М.; Л., 1937. 638 с.
- Рожевиц Р. Ю. Система злаков в связи с их эволюцией // Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны. Л., 1946. С. 25—41.
- Рытова Н. Г., Цвелев Н. Н. О гомологии зародышевой и боковой почек у злаков (Poaceae) и природе односемянности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 1. С. 78—85.
- Семизов В. Ф. Роль проламинов в эволюции злаков // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1766—1774.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Скворцов А. К. Два пути уменьшения числа хромосом в ходе эволюции высших растений // Филогения высших растений: Материалы VI Моск. совещ. по филогении растений. М., 1982. С. 119—124.
- Соколовская А. П., Пробатова Н. С. О наименьшем числе хромосом ($2n=4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 241—245.
- (Тактаджян А. Л.) Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46, N 3. P. 225—359.
- Цвелев Н. Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 5—16.
- Цвелев Н. Н. О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 9. С. 1241—1253.
- Цвелев Н. Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (Poaceae) // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975а. Т. 4. С. 107—117.
- Цвелев Н. Н. О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (Poaceae) // Журн. общ. биологии. 1975б. Т. 36, № 1. С. 90—99.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелев Н. Н. О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 139—150.
- Цвелев Н. Н. Порядок злаки (Poales) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 341—378.
- Цвелев Н. Н., Жукова П. Г. О наименьшем основном числе хромосом (x) в семействе злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 265—270.
- Bentham G. Notes on Gramineae // J. Linn. Soc. London (Botany), 1881. Vol. 49. P. 14—134.
- Bentham G. Bambuseae // G. Bentham, J. D. Hooker. Genera plantarum. London, 1883. Vol. 3. P. 1094—1096, 1207—1215.
- Bowden B. N. Studies on *Andropogon gayanus* Kunth. II: An outline of the morphology and anatomy of *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* (Hochst.) Hack. // J. Linn. Soc. London (Botany). 1964. Vol. 58, N 375. P. 509—519.
- Butzin F. Die Namen der supragenerischen Einheiten der Gramineen (Poaceae) // Willdenowia. 1973. Bd 7, N 1. S. 113—168.
- Butzin F. Synopsis der neuen Gramineengattungen der letzten 25 Jahre // Willdenowia. 1979. Bd 8, N 3. S. 471—480.
- Calderon C. E., Soderstrom T. R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily Bambusoideae, based on the new genus *Maclurolyra* // Smithsonian Contr. Botany (Washington). 1973. N 11. P. 1—55.
- Calderon C. E., Soderstrom T. R. The genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American continent: Key and comments // Smithsonian Contr. Botany (Washington). 1980. N 44. P. 1—27.
- Caro J. A. Sinopsis taxonomica de las gramineas Argentinas // Dominguezia. 1982. N 4. P. 1—51.
- Clayton W. D. Gramineae (Pt 1) // Flora of tropical East Africa. London; Tonbridge, 1970. 177 p.
- Clayton W. D. The awned genera of Andropogoneae. Studies in the Gramineae. XXXI // Kew Bull. 1972. Vol. 27, N 3. P. 457—474.
- Clayton W. D. The awless genera of Andropogoneae. Studies in the Gramineae. XXXIII // Kew Bull. 1973. Vol. 28, N 1. P. 49—57.
- Clayton W. D. Gramineae (Pt 2) // Flora of tropical East Africa. London; Tonbridge, 1974. 450 p.
- Clayton W. D. The chorologia of african mountain grasses // Kew Bull. 1976. Vol. 31, N 2. P. 273—288.
- Clayton W. D. Evolution and distribution of grasses // Ann. Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 68, N 1. P. 5—14.
- Clayton W. D., Renvoize S. A. Gramineae (Pt 3) // Flora of tropical East Africa. Rotterdam, 1982. 898 p.
- Clayton W. D., Richardson F. R. The tribe Zoysieae Miq.: Studies in the Gramineae. XXXII // Kew Bull. 1973. Vol. 28, N 1. P. 37—48.
- Dewey D. R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with perennial *Triticeae* // Gustafson J. P. (ed.). Gene manipulation in plant improvement. 1984. P. 209—279.
- Dumortier B. C. J. Observations sur les Graminees de la flore Beligiques. Tournay, 1823. 146 p.
- Duval-Jouve J. Histotaxie des feuilles de Graminees // Ann. Sci. natur. (Paris). Ser. 6. 1875. T. 1. P. 294—371.
- Ellis R. P. *Eragrostis walteri* — a first record of non-Kranz leaf anatomy in the subfamily Chloridoideae (Poaceae) // South Afr. J. Bot. 1984. Vol. 3, N 6. P. 380—387.
- Failbrothers D. E., Johnson M. A. The precipitin reaction as indicator of relationship in some grasses // Recent adv. Botany. 1961. Vol. 1. P. 116—120.
- Gould F. W. Grass systematics. New York etc. 1968. 382 p.
- Grosser D., Liese W. Present status and problems of Bamboo classification // J. Arnold Arboretum. 1973. Vol. 54, N 2. P. 293—308.
- Hackel E. Gramineae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1887. T. II, Abt. 2. S. 1—97.
- Haynes R. W., Lye K. A. Monocotylar seedlings: a review of evidence supporting an origin by fusion // Bot. J. Linn. Soc. (London). 1979. Vol. 78, N 2. P. 123—140.
- Hilu K. W., Wright K. Systematics of Gramineae: a cluster analysis study // Taxon. 1982. Vol. 31, N 1. P. 9—36.
- Holttum R. E. The classification of bamboos // Phytomorphology. 1956. Vol. 6, N 1. P. 73—90.
- Hubbard C. E. Gramineae // Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford, 1959. 2nd ed. Vol. 2. P. 710—741.
- Jacques-Félix H. Les monocotylédones n'ont pas de cotylédon // Bull. Mus. nat. hist. natur. (Paris). 1982. 3 sér. N 1—2. P. 3—40.

- Keng P. C.* A revision of the genera of Bamboos from the World. I—VI // *J. Bamboo Research. 1982—1984*. Vol. 1—3. I — 1982. Vol. 1, N 1. P. 1—19; II — 1982. Vol. 1, N 2. P. 34—46; III — 1983. Vol. 2, N 1. P. 14—27; IV — 1983. Vol. 2, N 2. P. 1—17; V — 1984. Vol. 3, N 1. P. 22—42; VI — 1984. Vol. 3, N 2. P. 1—22.
- Link H. F.* Hortus regius botanicus berolinensis. Berlin. 1833. T. 2. 376 p.
- Löve A.* Generic evolution of the wheatgrasses // *Biol. Zentr.-Bl. 1982*. Bd 101. S. 199—242.
- Löve A.* Conspectus of the *Triticeae* // *Feddes rept. 1984*. Bd 95. H. 7—8. S. 425—521.
- Macfarlane T. D., Watson L.* The circumscription of *Poaceae* subfamily *Pooideae* with notes on some controversial genera // *Taxon. 1980*. Vol. 29, N 5—6. P. 645—666.
- McClure F. A.* The inflorescence in *Schizostachyum* Nees // *J. Wash. Acad. Sci. 1934*. Vol. 24, N 12. P. 541—548.
- McClure F. A.* Genera of Bamboos native to the New World (*Gramineae: Bambusoideae*) // *Smithsonian Contr. Botany (Washington). 1973*. N 9. P. 1—148.
- Mestre J.-Ch., Guedes M.* Nature et signification phylogénétique du cotylédon // *Bull. Soc. bot. France. Actual. Bot. 1983*. T. 130, N 3—4. P. 7—22.
- Nakai T.* Flora sylvatica koreana. Tokyo, 1933. Ps 20. 127 p.
- Page J. S.* A scanning electron microscope survey of grass pollen // *Kew Bull. 1978*. Vol. 32, N 2. P. 313—319.
- Pilger R.* Das System der *Gramineae* unter Ausschluss der *Bambusoideae* // *Bot. Jahrb. 1954*. Bd 76, H. 3. S. 218—384.
- Pilger R.* *Gramineae*. II // *A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Berlin, 1956*. Bd 14d. 225 S.
- Reeder J. R.* The embryo in grass systematics // *Amer. J. Bot. 1957*. Vol. 44, N 9. P. 756—768.
- Reeder J. R.* The bambusoid embryo: a reappraisal // *Amer. J. Bot. 1962*. Vol. 49, N 6. P. 639—641.
- Reichenbach H. G. L.* Conspectus regni vegetabilium. Lipsiae, 1828. Ps. prima. 295 p.
- Renvoize S. A.* The sub-family *Arundinoideae* and its position in relation to a general classification of the *Gramineae* // *Kew Bull. 1981*. Vol. 36, N 1. P. 85—102.
- Renvoize S. A.* A note on *Jansenella* (*Gramineae*) // *Kew Bull. 1985a*. Vol. 104, N 5. P. 470.
- Renvoize S. A.* A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V: The bamboo allies // *Kew Bull. 1985b*. Vol. 104, N 5. P. 509—535.
- Smith Ph.* Serological relationships and taxonomy uncertain tribes of the *Gramineae* // *Ann. Bot. 1969*. T. 33, N 132. P. 591—613.
- Soderstrom T. R.* Some evolutionary trends in the *Bambusoideae* (*Poaceae*) // *Ann. Missouri Bot. Gard. 1981*. Vol. 68, N 1. P. 15—47.
- Soderstrom T. R., Calderon C. E.* Insect pollination in tropical rain forest grasses // *Biotropica. 1971*. Vol. 3, N 1. P. 1—16.
- Soderstrom T. R., Calderon C. E.* Distribution and environment of the *Bambusoideae* // *Ecology of grasslands and bamboolands in the World. Chiba (Japan), 1979*. P. 223—236.
- Soderstrom T. R., Decker H. F.* *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the Centostecoid genera // *Ann. Missouri Bot. Gard. 1973*. Vol. 60, N 2. P. 427—441.
- Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family // *Amer. J. Bot. 1956*. Vol. 43, N 10. P. 890—905.
- Stebbins G. L., Crampton B.* A suggested revision of the grass genera of temperate North America // *Recent adv. Botany. 1961*. Vol. 1. P. 133—145.
- Tateoka T.* Miscellaneous papers on the phylogeny of *Poaceae*. 10. Proposition of a new phylogenetic system of *Poaceae* // *J. Jap. Bot. 1957*. Vol. 32, N 9. P. 275—287.
- Tateoka T.* Starch grains of endosperm in grass systematics // *Bot. Mag. Tokyo. 1962*. Vol. 75, N 892. P. 377—383.
- Tateoka T.* Notes on some grasses. XIII: Relationship between *Gryzeae* and *Ehrharteae* with special reference to leaf anatomy and histology // *Bot. Gaz. (Chicago). 1963*. Vol. 124, N 4. P. 264—270.
- Tateoka T.* Notes on some grasses. XX: Systematic significance of the vascular bundle system in the mesocotyl // *Bot. Mag. Tokyo. 1969*. Vol. 82, N 976. P. 387—391.
- Tateoka T., Takagi T.* Notes on some grasses. XIX: Systematic significance of micro-hairs of lodicule epidermis // *Bot. Mag. Tokyo. 1967*. Vol. 80, N 952. P. 394—403.
- Wang Cheng-Ping, Tang Si-Hua.* «Чжиу фэтлей сюэбао» (Новый гибридный род *Poaceae*) // *Acta Phytotaxon. Sin. 1982*. Vol. 20, N 2. P. 179—181.
- Wet J. M. J. de.* Genus *Danthonia* in grass phylogeny // *Amer. J. Bot. 1954*. Vol. 41, N 3. P. 204—211.

Триба 37. Свиноровые — Cynodonteae	47
Триба 38. Тростничковые — Arundinelleae	51
Триба 39. Изаховые — Isachneae	52
Триба 40. Просовые — Paniceae	53
Триба 41. Бородачовниковые — Andropogoneae	56
Важнейшие синонимы родов	60
Эволюция злаков	62
Литература	70

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Система злаков	5
Конспект системы злаков	15
Подсемейство 1. Бамбукообразные злаки — Bambusoideae	16
Триба 1. Арундинариевые — Arundinarieae	16
Триба 2. Шибатеевые — Shibataceae	17
Триба 3. Бамбуковые — Bambuseae	18
Триба 4. Дендрокаламусовые — Dendrocalameae	20
Триба 5. Ягодоносные — Nacciferae	21
Триба 6. Окситенантеровые — Oxytenanthereae	22
Триба 7. Атрактокарповые — Atractocarpeae	22
Триба 8. Стрептогиновые — Streptogyneae	23
Триба 9. Стрептохетовые — Streptochaeteae	23
Триба 10. Бюргерсиохлоевые — Buergersiochloae	24
Триба 11. Олировые — Olyrae	24
Триба 12. Паряновые — Parianeae	25
Триба 13. Лептаспидовые — Leptaspideae	25
Триба 14. Аномохлоевые — Anomochloae	26
Подсемейство 2. Настоящие злаки — Pooideae	26
Триба 15. Коротконожковые — Brachypodieae	27
Триба 16. Пшеницевые — Triticeae	28
Триба 17. Костровые — Bromaeae	29
Триба 18. Мятликовые — Poae	29
Триба 19. Тимофеевковые — Phleaeae	33
Триба 20. Перловниковые — Meliceae	34
Триба 21. Брылкиниевые — Brylkinieae	35
Триба 22. Даутычинницевые — Diarrheneae	36
Триба 23. Брахиэлитровые — Brachyelytreae	36
Триба 24. Амелодесмосовые — Ampelodesmeae	37
Триба 25. Ковылевые — Stipeae	38
Триба 26. Лигеумовые — Ligeaeae	39
Триба 27. Белоусовые — Nardeae	39
Триба 28. Феноспермовые — Phaenospermateae	40
Триба 29. Рисовые — Oryzaeae	40
Триба 30. Филлорахисовые — Phyllorachideae	41
Триба 31. Эрхартовые — Ehrharteae	42
Триба 32. Центостековые — Centosteceae	43
Триба 33. Арундовые — Arundineae	43
Триба 34. Тыяноленовые — Thyssanolaeneae	45
Триба 35. Микрайровые — Micraireae	46
Триба 36. Триостренницевые — Aristideae	46

Николай Николаевич Цветев
СИСТЕМА ЗЛАКОВ (POACEAE)
И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Комаровские чтения. XXXVII

Утверждено к печати
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР

Редактор издательства *Е. А. Чекулаева*
Технический редактор *И. М. Кашеварова*
Корректор *Г. Д. Адейкина*

ИБ № 33044

Сдано в набор 2.12.86. Подписано к печати 19.03.87.
М-17102. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура обыкновенная. Фотонабор. Печать офсет-
ная. Усл. печ. л. 4.75. Усл. кр.-отт. 5.00. Уч.-изд.
л. 5.24. Тираж 1350. Тип. зак. 1004. Цена 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука», Ленинградское отделение,
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.