

УДК 581.44

UDC 581.44

АПОГЕОТРОПНЫЕ ПОБЕГИ ЗЛАКОВ**APOGEOTROPIC SHOOTS OF CEREALS**

Белюченко Иван Степанович
д.б.н., профессор
ФГБОУ «Кубанский государственный
аграрный университет», Краснодар,
Россия

Belyuchenko Ivan Stepanovich
Dr.Sci.Biol., professor
Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

Апогеотропные побеги злаков, отличающиеся широким набором типов побегов, выделяющихся заметными различиями по внешней характеристике, особенностями её развития, их роли в травостое, сезонной динамике формирования урожая, испытывающих заметное влияние на реакцию условий плодородия почвы, её влажности. Освещенности температуры; многолетние злаки в процессе побегообразования формируют генеративные, скрытогенеративные, удлинённые, укороченные и боковые подземные побеги. Многолетние злаки широко распространены по всему миру, включая трибы *Antropogoneae*, *Chloridaeae*, *Maydae*, *Peniceae*, *Tripsaceae*, *Festucoideae* и др., которые представлены в различных регионах мира и многолетними и однолетними формами. Многие злаки выделяются заметным долголетием, что обуславливается в значительной степени и широкой приспособленностью к вегетативному возобновлению. Между южными и северными злаками наблюдаются различия на протяжении всего развития особей, начиная с появления всходов. Так у южных злаков первый лист имеет ланцетную или яйцевидную форму и отгибается под прямым углом к своему влагалищу, а у северных он имеет линейную шиловидную форму. Сравнимые злаки различаются типологией различных побегов. Наиболее большим расхождением характеризуются прямостоячие побеги у обеих групп злаков

Apogeotropic shoots of cereal different of wide range of types of shoots, noticeable differences on characteristic, features of development, their role in the herbage, the seasonal dynamics of crop formation, experiencing noticeable effect on the reaction conditions of soil fertility and humidity. Multiyear cereals in the process of shoot formation form the generative, hidden generative, elongated, short side and underground runners. Multiyear cereals are widely distributed throughout the world, including the tribe *Antropogoneae*, *Chloridaeae*, *Maydae*, *Peniceae*, *Tripsaceae*, *Festucoideae* and others that presented in different parts of the world, and perennial and annual forms. Many cereals are allocated notable longevity, which is largely determined by a wide adaptability to vegetatively propagate. Between northern and southern grasses differences are observed throughout the development of individuals, beginning with emergence. In the southern cereal first sheet has a lancet or ovoid shape and bent at a right angle to his vagina, it is the northern linear subulate form. Cereals are different typology of different shoots. Most large divergence is characterized with erect shoots in both groups of cereals

Ключевые слова: АПОГЕОТРОПНЫЕ, ГЕНЕРАТИВНЫЕ, СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ, ВЕГЕТАТИВНО-УДЛИНЕННЫЕ И УКРОЧЕННЫЕ, БОКОВЫЕ НАДЗЕМНЫЕ ПОБЕГИ. НАПРАВЛЕНИЕ РОСТА

Keywords: APOGEOTROPIC, GENERATIVE, HIDDEN GENERATIVE, VEGETATIVELY-LONG AND SHORT, SIDE STALKS, DIRECTION OF GROWTH

Введение. Эта группа побегов в составе особей многолетних злаков характеризуется определенными морфологическими, анатомическими, биохимическими, фитоценоотическими и хозяйственными признаками. Основные классификации побегов злаков базируются главным образом на их морфологических характеристиках: строении, направлении роста, местоположении и т.д. [1, 2, 3, 4] Существующие в литературе классификации типов побегов определяются прежде всего теми задачами, которые ставит

исследователь. Многие авторы подходят к выделению типов побегов у многолетних злаков с точки зрения их морфологического строения и хозяйственной оценки. Так следует рассматривать распространенную в отечественной луговедческой литературе классификацию, в которой выделяются следующие типы побегов: генеративные, скрытогенеративные, вегетативные удлинённые и укороченные, корневища [5, 6, 7, 8]. Некоторые типы побегов в этой классификации представляют собой лишь переходную фазу других, как например, укороченные, удлинённые и скрытогенеративные. Однако простота выделения побегов ввиду их четких морфологических различий обусловила широкое распространение этой классификации. При характеристике южных злаков в структуре их особей выделяют всего три типа побегов: прямостоячие, столоны, корневища [10, 11, 12, 13].

Побеги одного вида (тем более побеги разных видов) сильно различаются по структуре, направлению роста и т. д. По направлению роста побегов у южных злаков выделяются апо- (прямостоячие) и диагеотропные (полегающие, ползучие) формы. С учетом структуры в пределах каждой формы выделены отдельные типы побегов. Антропогенные побеги злаков объединяют все прямостоячие формы, образующиеся в процессе развития и ветвления особей отдельных видов, – генеративные, скрытогенеративные, вегетативные удлинённые и укороченные, боковые надземные [5, 9, 14, 15]. В предыдущей статье изложены основы методики изучения злаков в морфологическом плане, включая отдельно разные типы побегов.

Генеративные побеги. К данному типу относятся все апогеотропные побеги, структура которых включает укороченную базальную, префлоральную и флоральную зоны (рис. 1). Генеративные побеги отдельных видов образуют разное число фитомеров, что коррелирует с розеточностью и сезонностью развития. Розеткообразующие и безрозеточные виды, не отличающиеся выраженной ритмичностью вегетации, формируют генеративные побеги с небольшим числом фитомеров в надземной части (например, у *Paspalum dilatatum* около 10 фитомеров). У видов, отличающихся выраженной сезонностью развития, побеги составлены большим числом фитомеров (у *Pennisetum purpureum*, например, свыше 20 фитомеров). По направлению роста генеративные побеги злаков в основном апогеотропно-

го типа, но у некоторых видов побеги могут быть косоапogeотропными (*Digitaria decumbens*, *Melinis minutiflora* и др.). По листорасположению побеги делятся на равномерно облиственные (безрозеточные и высокорослые корневищные виды) и облиственные в основном в нижней части (розеткообразующие виды) [16, 18, 19, 20]. У разных злаков генеративные побеги широко варьируют по многим параметрам (табл. 1). Разнообразие генеративных побегов хорошо просматривается при сравнении их длины, диаметра стеблей и размерности их отдельных зон [21, 22, 23, 24].

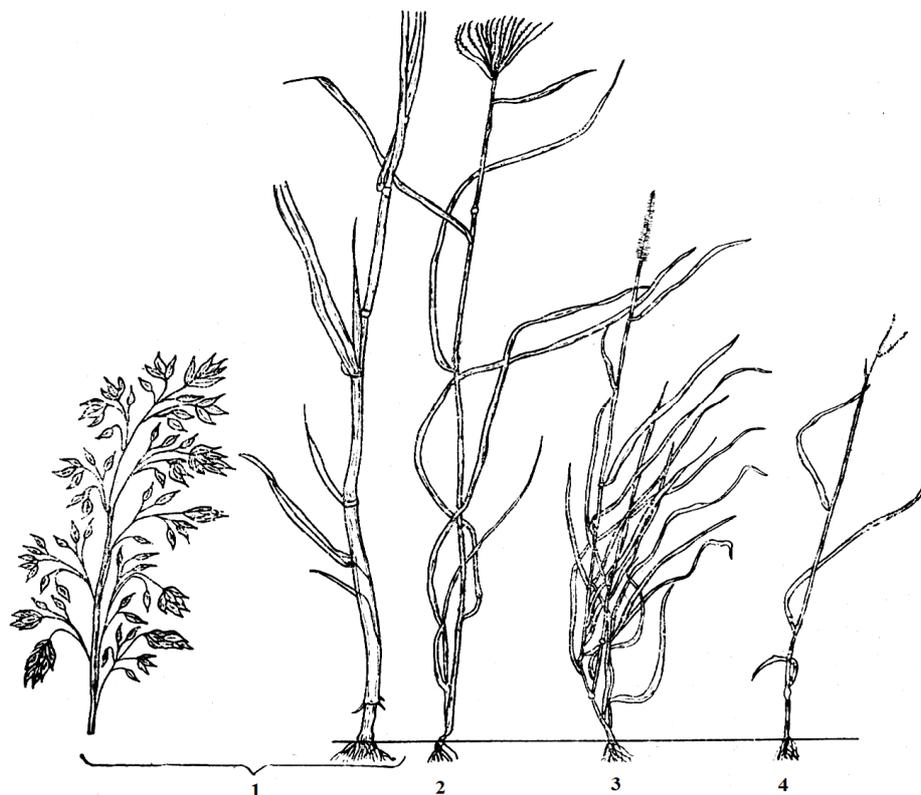


Рис. 1. Генеративные побеги:

1 – *Sorghum almum*; 2 – *Chloris gayana*; 3 – *Cenhrus cillaris*; 4 – *Paspalum dilatatum*

Базальная зона составлена укороченными фитомерами и отличается образованием у злаков в узлах многочисленных придаточных корней и листьев, в пазухах которых сформированы жизнеспособные почки. Эта зона играет большую роль в жизнедеятельности побега и дальнейшем развитии особей отдельных видов, поскольку является важнейшим участком их вегетативного возобновления; механической основой для надземной части побега; основной зоной образования корней; распределителем воды и минеральных солей, поступающих из корней и органических соединений, поступающих из листьев; важным запасующим резервуаром углеводов, бел-

ков и минеральных солей. При формировании побегов из боковых почек корневища или зоны кущения, как и из семян, сохраняется закономерность в развитии базальной части: плавно изменяются диаметр и длина фитомеров, увеличиваясь постепенно снизу вверх [25, 26, 27]. Просматривается корреляция между длиной фитомеров зоны кущения, с одной стороны, розеточностью побегов и выравненностью междоузлий в префлоральной зоне, с другой. Например, четкое разделение фитомеров в базальной зоне, присущее безрозеточным высокорослым злакам, коррелирует с плавным изменением длины фитомеров в надземной части (*Saccharum officinarum*, *Tripsacum laxum* и др.).

Таблица 1. Характеристика генеративных побегов некоторых южных злаков

| Вид | Длина побега, дм | Длина метелки, дм | Длина зон, дм | | | Диаметр стебля, мм |
|------------------------------|------------------|-------------------|---------------|---------------|------------|--------------------|
| | | | базальной | префлоральной | флоральной | |
| <i>Brachiaria mutica</i> | 10-15 | 2-3 | 0,2-0,3 | 7-11 | 3-4 | 2-3 |
| <i>Cenchrus ciliaris</i> | 7-10 | 1-2 | 0,2-0,3 | 6-7 | 2-3 | 3-4 |
| <i>C. setigerus</i> | 6-7 | 1-2 | 0,1-0,2 | 4-5 | 1-2 | 2-3 |
| <i>Dichanthium annulatum</i> | 7-10 | 1-2 | 0,1-0,2 | 4-6 | 3-4 | 1-2 |
| <i>Digitaria decumbens</i> | 8-12 | 1-2 | 0,1-0,2 | 6-9 | 2-3 | 2-3 |
| <i>Hyparrhenia rufa</i> | 18-20 | 3-4 | 0,1-0,2 | 14-17 | 3-5 | 4-5 |
| <i>Melinis minutiflora</i> | 8-12 | 1-2 | 0,1-0,2 | 6-9 | 2-3 | 3-5 |
| <i>Panicum antidotale</i> | 10-15 | 1-2 | 0,1-0,3 | 7-10 | 3-4 | 3-5 |
| <i>P. maximum</i> | 20-24 | 2-4 | 0,1-0,2 | 14-16 | 4-7 | 4-5 |
| <i>Paspalum dilatatum</i> | 10-15 | 1-2 | 0,1-0,2 | 5-8 | 5-7 | 2-3 |
| <i>P. notatum</i> | 4-6 | 0,5-1 | 0,1-0,2 | 3-4 | 1-2 | 3-4 |
| <i>Pennisetum purpureum</i> | 25-30 | 2-3 | 0,3-0,4 | 22-26 | 3-4 | 20-25 |
| <i>P. setosum</i> | 18-20 | 1-3 | 0,2-0,3 | 15-18 | 2-4 | 105-15 |
| <i>Saccharum sinense</i> | 20-25 | 2-4 | 0,3-1,0 | 16-20 | 3-5 | 19-26 |
| <i>Sehima nervosum</i> | 6-8 | 1-2 | 0,1-0,2 | 4-5 | 2-3 | 2-3 |
| <i>Chloris gayana</i> | 9-12 | 1-2 | 0,2-0,3 | 6-8 | 3-4 | 4-5 |
| <i>Sorghum almum</i> | 20-25 | 5-0 | 0,2-0,3 | 13-17 | 7-8 | 12-15 |
| <i>S. halepense</i> | 15-22 | 1-5 | 0,3-0,4 | 12-15 | 3-7 | 10-15 |

Базальная зона побегов у злаков, размножающихся семенами, представляет собой обособленную часть стебля, междоузлия которой предельно укорочены, поскольку рано прекращается их рост. Эта зона вегетирует дольше остальных частей побега. После плодоношения и отмирания надземной части побега зона кущения продолжает вегетацию, выполняя в дальнейшем функции возобновления и снабжения молодых побегов ре-

зервными веществами. Активная жизнедеятельность базальной зоны после отчуждения надземной части у многих злаков сохраняется до одного года [27, 29, 30].

Префлоральная зона у генеративных побегов злаков является основной артерией, через которую к корням идут продукты фотосинтеза, а к цветкам – вода и минеральные соли. Она несет основную массу ассимиляционной поверхности, характеризуется формированием длинных междоузлий, четко обозначенных узлов с зачатками корней и хорошо развитых боковых почек. Рост ее фитомеров обеспечивается апикальной и интеркалярной меристемами. Междоузлия имеют разную длину, наименьшую в нижней части с постепенным увеличением кверху у одних видов или резким – у других [28]. По длине междоузлий этой зоны злаки делятся на две группы: 1) розеткообразующие виды с укороченными междоузлиями в нижней части побега и резко удлиненными в верхней; число фитомеров в префлоральной зоне обычно ниже, чем в базальной (*Dactylis glomerata*, *Panicum spp.*, *Paspalum spp.* и др.); 2) безрозеточные виды с относительно равновеликими междоузлиями по всей длине побега; число фитомеров выше, чем в базальной зоне (*Pennisetum spp.*, *Tripsacum spp.* и др.).

Генеративные побеги различаются по характеру развития влагалищ. Степень охвата междоузлий влагалищами листа коррелирует с розеточностью побегов и скоростью прохождения ими фазы укороченного побега. По этому признаку злаки делятся на две группы: 1) виды, у которых влагалища короче междоузлий или равны им, неполностью прикрывают и неплотно охватывают междоузлие, их побеги быстро проходят фазу розетки и рано ветвятся (*Cenchrus spp.*, *Sorghum halepense* и др.); 2) виды, у которых влагалища длиннее междоузлий, плотно их охватывают, а побеги имеют продолжительную фазу розетки (*Panicum spp.*, *Paspalum spp.* и др.) или безрозеточные с отчетливо выраженной короткодневностью (*Pennisetum spp.*, *Tripsacum spp.*) [31, 32].

Флоральная зона выделяется разнообразием форм соцветий и их ветвлением; от других зон отличается отсутствием почек. Быстрое заложение флоральной зоны у злаков связано с резким увеличением длины междоузлий. Примером тому могут быть нейтральные по отношению к длине дня виды (отдельные формы *Chloris gayana*, *Panicum maximum* и др.). Наблюдается также быстрое заложение флоральной зоны у всех злаков, формирующих равновеликие фитомеры по всей длине надземной части побега (*S. officinarum*, *Sorghum spp.* и др.). В этой зоне у отдельных злаков размещается до 100 колосков и с более мелкими, обычно обоеполыми, цветками, формирующими значительное количество пыльцы, различающейся по своей форме и способности к прорастанию (рис. 2.). У мелкосемянных злаков пыльца сильно деформирована и отличается низкой жизнеспособностью» (5-10% у *Paspalum dilatatum*, 8-9% у *Cynodon dactylon* и т. д.), а у крупносемянных выделяется большей выравненностью и сравнительно высокой жизнеспособностью (50-72% у *S. halepense*). По местоположению плодущих цветков в колосках изучаемых злаков можно разделить на три группы: 1) колоски расположены по 1-2 и имеют верхний обоеполый цветок (паникоиды); 2) колоски расположены по одному и имеют плодущий цветок (хлоридные); 3) цветки в колосках обоеполые (эрагристоиды) [33, 34].



Рис. 2. Формы пыльцевых зерен у некоторых южных злаков:
1 – *Sorghum halepense*; 2 – *Paspalum dilatatum*; 3 – *Cynodon dactylon*

По времени формирования репродуктивных органов злаки разделены на три группы: 1) круглогодичного развития, формирующие генеративные побеги в течение всего года (*Cenchrus spp.*, *Dichanthium spp.* и т. д.); 2) летней вегетации, образующие генеративные побеги только в осенне-зимний сезон, что обусловлено их короткодневной реакцией (*Melinis minutiflora*, *Pennisetum purpureum* и т. д.); 3) летнего развития, образующие генеративные побеги только в летний период; они безразличны к длине дня, но для их развития требуются высокие температуры (*Axonopus affinis*, *Digitaria spp.* и др.).

В год посева в генеративное состояние переходят от 3 (в условиях бывшего СССР) до 5 (в условиях Туркменистана) порядков побегов. Генеративные побеги достигают максимальной высоты, значительно превышая массу травостоя (от 10% у *P. purpureum* и *S. alatum* до 70% у *Paspalum spp.*), существенно влияя на его структуру и физиономичность. После созревания семян генеративные побеги в основном отмирают и только в их базальной зоне из боковых почек образуются новые побеги. У ряда видов, отличающихся одревеснением стебля, пробуждаются почки стерни, которые дают начало новым побегам (*Pennisetum spp.*, *Sorghum spp.* и др.).

На скорость формирования генеративных побегов и их количество оказывают влияние экологические условия и прежде всего удобрения (табл. 2). Удобрённые пастбища злаков в Туркменистане имели в несколько раз больше генеративных побегов, чем неудо́ренные. Аналогичная зависимость отмечена во всех районах бывшего СССР. Это согласуется с результатами исследований других авторов [35, 36, 37, 42]

Таблица 2. Влияние удобрений на число генеративных побегов у некоторых злаков (среднее за 5 лет, 1991-1995)

| Вид | Место и год исследования | Количество побегов, шт./1м ² | |
|------------------------------|--------------------------|---|----------|
| | | контроль | + NPK |
| <i>Dichanthium caricosum</i> | Туркменистан, 1980 | 5±0,53 | 69±2,03 |
| <i>Hyparrhenia rufa</i> | »-« | 6±0,53 | 40±1,04 |
| <i>Panicum maximum</i> | »-« | 3±0,42 | 37±3,60 |
| <i>Paspalum dilatatum</i> | Абхазия, 1978 | 12±0,75 | 71 ±2,36 |
| <i>Sorghum halepense</i> | »-« | 9±0,54 | 20±1,00 |

Южные злаки заметно выделяются по анатомическому строению генеративных побегов, что, очевидно, связано с особенностями их становления в определенных природно-климатических условиях и разным в связи с этим уровнем развития проводящей системы, покровных и механических тканей. Анализ анатомической структуры стеблей у злаков различных таксонов показывает, что представители паникоидной группы по сравнению с фестукоидной формируют более мощную проводящую систему, отличающуюся пространственным размещением пучков и участков механической ткани [5, 28].

Проанализировано анатомическое строение генеративных побегов более чем 30 видов и среди них не обнаружено абсолютных аналогов (рис. 3). Однако определенное сходство в строении стеблей отдельных видов имеется, что дает возможность объединить их в следующие группы [35, 38, 39, 40].

1. Маисоидная группа (*Saccharum spp.*, *Sorghum spp.*, *Tripsacum spp.*) характеризуется рядом особенностей. Эпидермис стебля однослойный, с кутикулой и составлен мелкими клетками. Под эпидермисом размещается слой паренхимы, содержащей хлоропласты. На некотором расстоянии от эпидермиса расположено узкое кольцо склеренхимы, а все остальное пространство покрыто основной паренхимой с разбросанными по ней пучками. К периферии клетки паренхимы мельче, к центру – крупнее. Проводящие пучки имеют склеренхимную обкладку, сильно выраженную на внутренней и внешней сторонах пучка. Ксилема в проводящих пучках представлена тремя сосудами: два, более крупные, пористые, располагаются по бокам, а один, узкий, кольчатый, обращен к центру стебля. Ниже мелкого сосуда находится воздушная полость. Одревеснение стебля обуславливается периферийным кольцом склеренхимы и склеренхимной обкладкой пучков [41].

2. Эрагостоидная группа (*Chloris gayana*, *Synodon spp.* и др.) отличается формированием широкого склеренхимного кольца, отделенного от эпидермиса выраженной непрерывающейся прослойкой паренхимы. В центральной части стебля паренхима обрывается.

3. Ценкрусоидная группа (*Cenchrus spp.*, *Dichanthium spp.*) выделяется размещением под эпидермисом прерывистого кольца склеренхимы над пучками, а затем слоя мелкоклеточной паренхимы, который сменяется широким слоем склеренхимы с пучками, размещенными в ее обособленных участках, внутри широкого склеренхимного слоя и на его внутренней стороне. В основной паренхиме также размещены проводящие пучки [42].

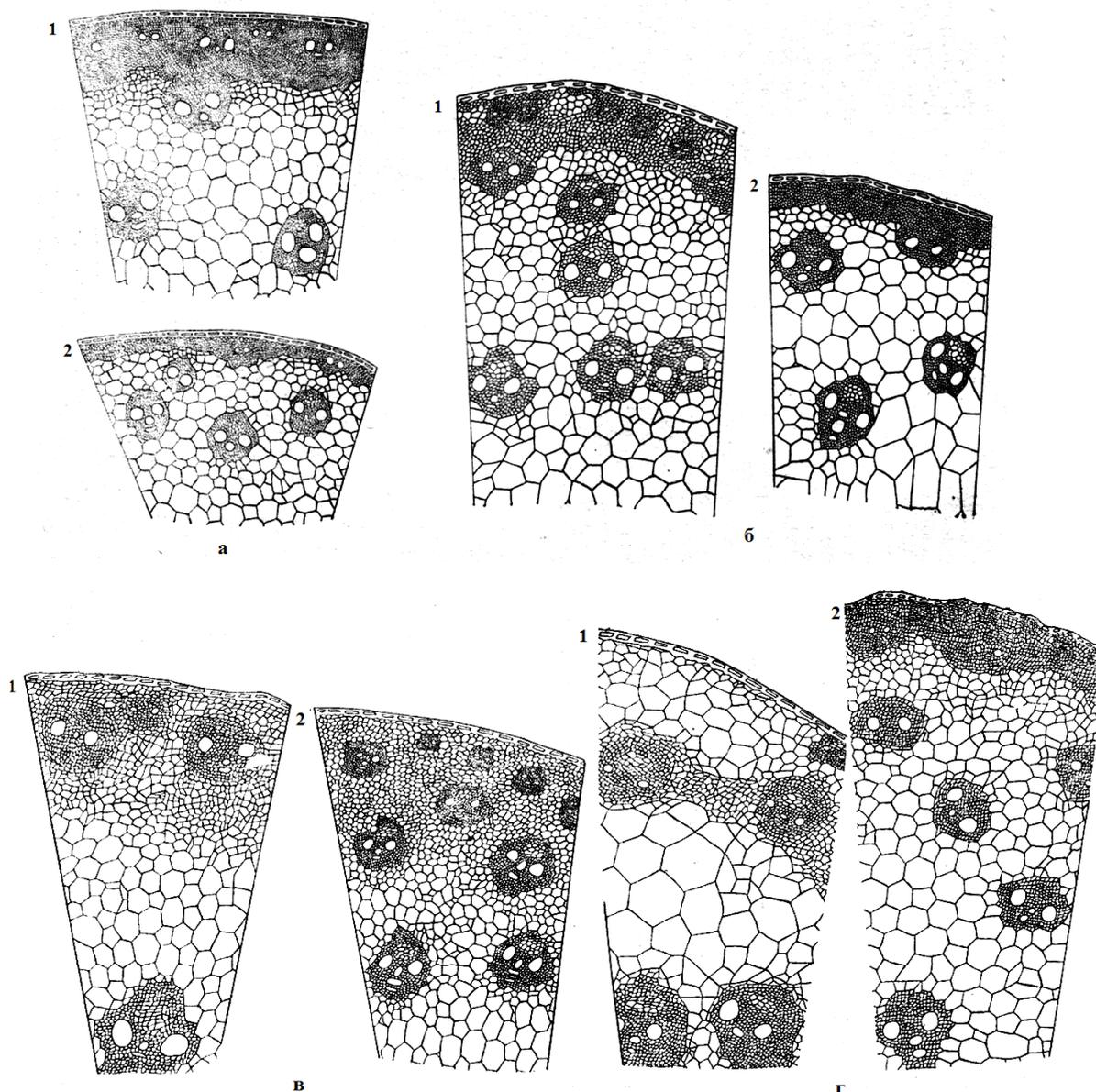


Рис. 3. Анатомическое строение стеблей:

- а – маисоидной группы злаков: 1 – *Tripsacum laxsum*, 2 – *Sorghum alatum*;
 б – эрагостоидной группы: 1 – *Chloris gayana*, 2 – *Cynodon dactylon*;
 в – ценкрусоеидной группы: 1 – *Panicum antidotale*, 2 – *Cenchrus ciliaris*;
 г – просоеидной группы: 1 – *Paspalum dilatatum*, 2 – *Panicum maximum*

4. Просоеидная группа (*Panicum spp.*, *Paspalum spp.*) выделяется размещением под эпидермисом слоя мелких пучков. Между пучками расположен прерывистый участок мелкоклеточной паренхимы, за которой следует склеренхимный слой. В крупноклеточной паренхиме располагается множество проводящих пучков [43, 44].

Генеративные побеги весьма бедны белками (рис. 4). Наиболее высокое содержание водно-растворимых белков свойственно розеткообразующим побегам. Аналогичная картина характерна и для спиртовой фракции. Азотные удобрения способствуют некоторому повышению белка, но в основном водной и щелочной фракций.

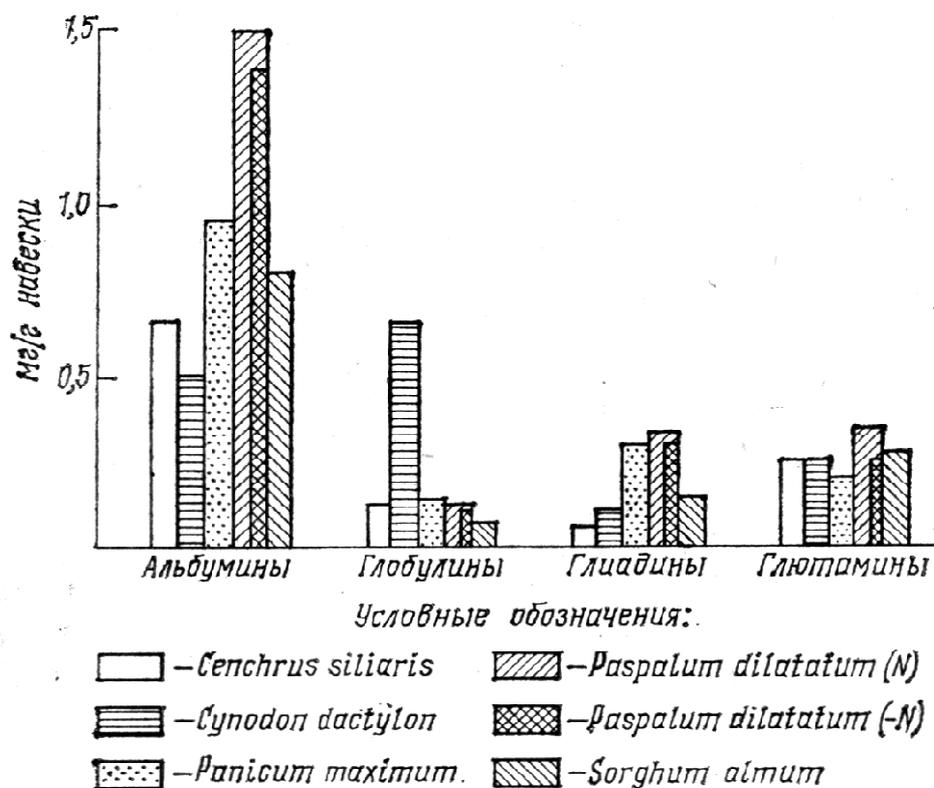


Рис. 4. Структура белков генеративных побегов некоторых южных злаков

Генеративные побеги в значительной степени определяют физиономичность травостоя, а также оказывают влияние на структуру консортивных связей популяций, привлекая большое число насекомых и птиц. Велика также фитоценотическая роль генеративных побегов в плане захвата популяцией новой территории через распространение семян.

Скрытогенеративные побеги представляют собой удлиненные структуры с дифференцированной апикальной почкой или сформированным соцветием, скрытым к моменту уборки полностью или частично во влагалищах листьев (рис. 5). У большинства злаков эти побеги отличаются коротким периодом развития (от 1 до 7 дней). По морфологической структуре и строению отдельных органов, их развитию и размерам скрытогенеративные побеги близки к генеративным. Скрытогенеративные побеги характерны для ряда розеткообразующих низкорослых злаков (например, *Paspalum spp.*), у которых их доля в урожае доходит до 20%. Эти побеги выделяются хорошей облиственностью и кормовой ценностью. При срезании они интенсивно отрастают почками, сохраняющимися на стерневых пеньках [45].



Рис. 5 Скрытогенеративные побеги: 1– *Panicum maximum*; 2 – *Chloris gayana*;
3 – *Cenchrus ciliaris*; 4 – *Paspalum dilatatum*

Наибольшие различия между генеративными и скрытогенеративными побегами присущи розеткообразующим злакам. По анатомическому строению скрытогенеративные побеги отличаются от генеративных менее мощным развитием механических тканей и слабо выраженной склеренхимной обкладкой пучков. Фитоценотическая роль побегов весьма существенна у розеткообразующих видов, у которых они на отдельных этапах развития пастбищ определяют фон и высоту травостоя.

Вегетативные удлинённые побеги. К этой группе отнесены все побеги с удлинёнными междоузлиями в надземной части, не имеющие соцветий и растущие апогеотропно (рис. 6). Они образуются из подземных или

приземных почек зоны кущения, а также из апикальных и латеральных почек корневищ, столонов и столоновидных побегов, формируют свою корневую систему и развиваются по схеме: почка – укороченный побег – удлиненный побег. Volkart и Kirchner [45] называют эти побеги удлиненными стерильными, а Sharman [44] – слепыми. В структуре побегов можно выделить две зоны: базальную и надземную вегетативную. Последняя во многом сходна с префлоральной зоной генеративных побегов, но отличается от нее большей физиологической активностью и не несет на себе соцветий. Побеги выделяются продолжительным периодом жизни (от 1-2 мес до 2-3 лет).

По анатомическому строению эти побеги близки к генеративным, отличаясь от них слабым развитием механических тканей. Например, у *Sorghum halepense* склеренхимное кольцо, прилегающее к эпидермису, почти не выражено. По сравнению с генеративными у удлиненных побегов *Cynodon dactylon* склеренхимное кольцо расположено ближе к эпидермису. Их сосудистые пучки имеют слабовыраженную склеренхимную обкладку, а паренхимные клетки более округлые и мелкие, чем у генеративных. Особых различий между побегами разного происхождения нет [28]. Так, побеги, образовавшиеся из почек зоны кущения, из боковых и апикальных почек корневищ, имеют сходную анатомическую структуру, хотя у побегов, сформировавшихся из апикальных почек корневищ, встречаются сдвоенные пучки и наблюдается позднее одревеснение паренхимных клеток, прилегающих к эпидермису.

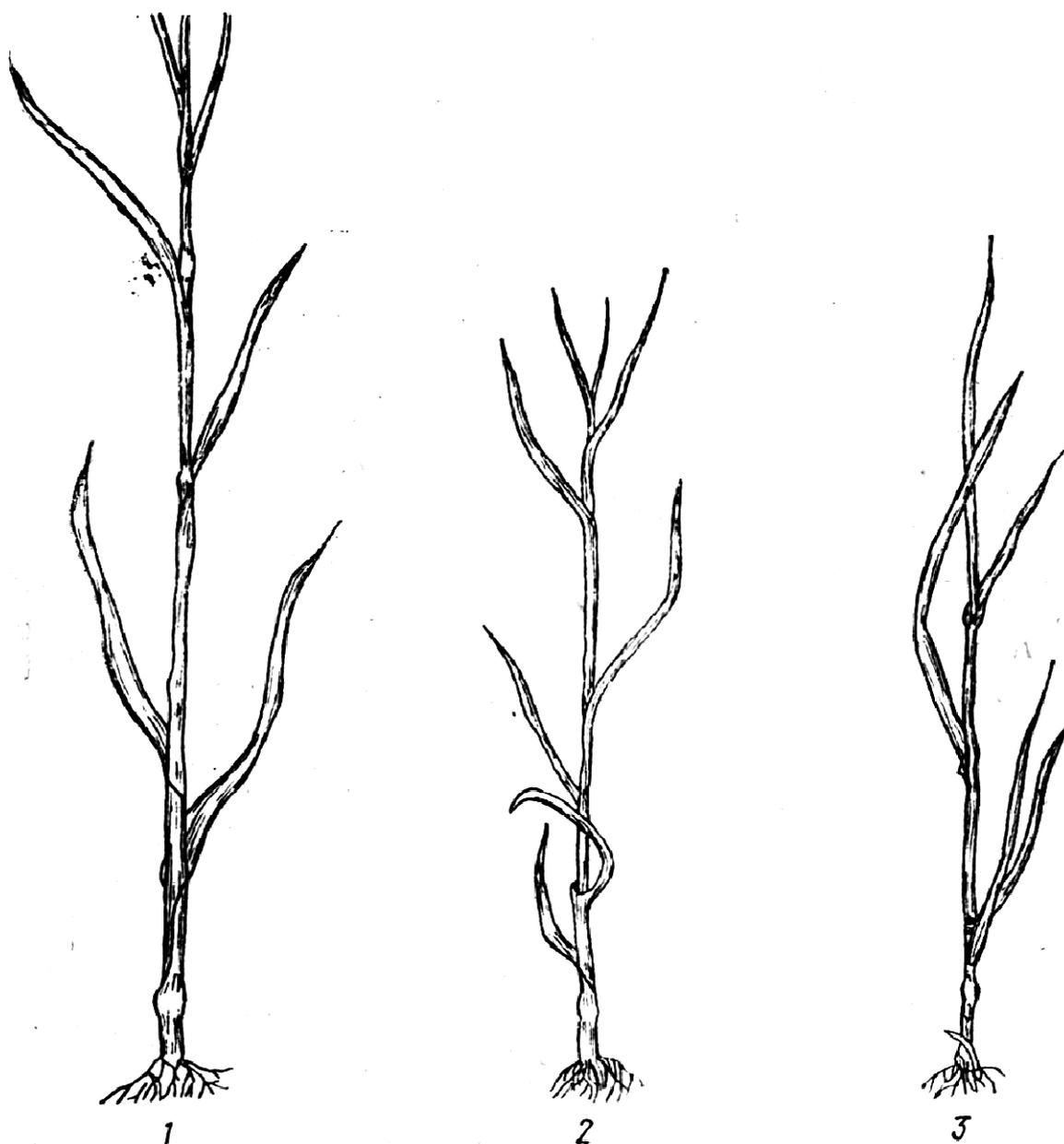


Рис. 6. Вегетативные удлиненные побеги:
1 – *Sorghum alatum*; 2 – *Cenchrus ciliaris*; 3 – *Chloris gayana*

Вегетативные удлиненные побеги наиболее типичны для безрозеточных злаков с выраженной короткодневностью. По характеру развития их можно разделить на три формы: вынужденно, временно и случайно стерильные [29, 30]. К вынужденно стерильным относятся побеги, надземная часть которых не переходит в генеративные, а отмирает в фазе удлиненных в год образования; на следующий год в вегетирующем состоянии остается только их базальная часть. Такие побеги присущи многим корневищно-рыхлодерновинным злакам (*Cenchrus ciliaris*, *Panicum antidotale* и

т. д.) и обусловлены неблагоприятными условиями вегетации (недостаток элементов питания, влаги и т. д.). По числу фитомеров в надземной части эти побеги нередко превосходят генеративные. После их срезания отава хорошо отрастает из сохранившихся почек стерни.

К временно стерильным относятся побеги летнего роста у короткодневных злаков. Образовавшиеся ранней весной, они начинают куститься к середине лета и нередко формируют боковые надземные структуры. Количество фитомеров в их надземной части высокое. К случайно стерильным отнесены побеги, которые к моменту отчуждения находятся в удлиненной фазе. По высоте они уступают генеративным, слабо кустятся, выделяются хорошей поедаемостью, оводненностью, высоким соотношением «листья : стебли». Без отчуждения они быстро переходят в генеративные побеги. После отчуждения боковые почки побегов, расположенные ниже уровня среза, дают начало новым структурам [31, 34].

У корневищных и рыхлодерновинно-столонообразующих злаков в зоне удлиненных фитомеров надземной части побегов образуются хорошо развитые почки и придаточные корни. При запашке побегов или их частей они могут укореняться и давать начало новым особям. В связи с этим значение апогеотропных удлиненных побегов как посадочного материала у многих злаков очень велико [33].

Развитие побегов зависит от экологических условий. Например, генеративные удлиненные побеги *Digitaria decumbens* достигают по высоте уровня основной массы травостоя и образуют хорошо развитые пазушные почки в надземной части, которые способны при посадке в почву укореняться и давать начало новым особям. Внесение высоких доз азота (до 500 кг/га) изменяет структуру урожая и обуславливает образование другой формы удлиненных побегов – побегов «израстания» которые выделяются меньшими параметрами всех органов: их зона кущения имеет всего 2-3 узла, придаточные корни и боковые побеги почти не образуются, пазушные почки надземных фитомеров при высадке посадочного материала в почву обычно не переходят в рост. Этим объясняется тот факт, что посадочный

материал, взятый на хорошо удобренных азотом участках, дает изреженный и неравномерный травостой. Поэтому в практике травосеяния необходимо тщательно рассчитывать дозы удобрений для семенных участков.

После 2-3 мес вегетации побеги «израстания», не пройдя всех фаз, отмирают. Они образуются из почек сближенных междоузлий приземного яруса, заложенных побегами позднеосеннего происхождения. В процессе своего развития почки не накапливают запасных веществ, и поэтому из них образуются маломощные побеги. В случае резких изменений условий вегетации (недостаток влаги или питательных веществ) побеги «израстания» быстро отмирают. Если условия благоприятствуют вегетации, то завершение развития одного цикла этих побегов совпадает по времени с переходом материнских структур в генеративные [32, 33].

Вегетативные укороченные побеги – это структуры, образующиеся в зоне кущения и представляющие собой короткий стебелек, расположенный на уровне почвы с несколькими укороченными междоузлиями и розеткой сближенных зеленых листьев (рис. 7). К укороченным относятся побеги, находящиеся в данный период в фазе розетки (вынужденно, случайно и временно укороченные). Вынужденно укороченные побеги характерны для плотнодерновинных злаков (например, *Eragrostis curvula*), у которых они часто отмирают вследствие многочисленности и невозможности перехода в генеративные из-за недостатка влаги, элементов питания и других неблагоприятных условий [36, 37]. В основном это одно- и двулетние побеги. Случайно укороченные побеги развиваются при благоприятных условиях и к моменту отчуждения находятся в фазе розетки. Такие структуры встречаются в травостоях многих злаков, у которых фаза укороченного побега является переходной. Прерывание жизни побегов связано или с механическими повреждениями, или с резкими изменениями условий вегетации. Временно укороченные побеги с довольно продолжительным периодом вегетации характерны для злаков летнего развития в зимний период (*Digitaria decumbens*, *Paspalum notatum* и др.) [39].



Рис. 7. Вегетативные укороченные побеги некоторых тропических злаков:

1 – *Panicum maximum*; 2 – *Pennisetum setosum*; 3 – *Chloris gayana*; 4 – *Paspalum dilatatum*

Укороченные побеги преобладают в травостоях плотнодерновинных злаков, а также на пастбищах многих видов других жизненных форм в неблагоприятные для их развития периоды года. Например, в травостоях *Paspalum dilatatum* в Туркменистане в сухой сезон на орошаемых участках укороченные побеги составляют свыше 90% общей массы. Велика их доля в урожае всех розеткообразующих злаков. Фаза укороченного побега у корневищных и некоторых других видов непродолжительна и поэтому их доля в урожае незначительна [41, 42].

Укороченные побеги образуются каждой особью на протяжении всей вегетации: наиболее интенсивно они формируются в ранний период жизни в процессе отрастания и кущения отдельных структур, с переходом особи в генеративную фазу интенсивность их образования резко снижается. На формирование укороченных побегов оказывают влияние густота травостоя, плодородие почвы, влажность, температура и т. д. Укороченные побеги являются весьма ценными в кормовом отношении: они богаты белками, содержат мало клетчатки и хорошо оводнены [43].

Боковые надземные побеги. Многие тропические злаки формируют в надземной части апогеотропных удлинённых побегов из пазушных почек боковые побеги (рис. 8). Особенности формирования и строения надземных боковых побегов у злаков исследованы мало. Это объясняется тем, что у наиболее изученной фестукоидной группы данные побеги встречаются редко и поэтому особого интереса не представляют. У южных злаков боковые надземные побеги являются постоянным элементом в структуре особей и их роль в урожае некоторых видов весьма существенна. К этому типу отнесены структуры, образованные боковыми пазушными почками удлинённых надземных фитомеров генеративных, скрытогенеративных и реже вегетативных удлинённых побегов. Боковые побеги не образуются из верхних и нижних почек апогеотропных структур, поскольку они обычно недоразвиты [42]. Боковые надземные побеги в основном интравагинального типа, в процессе роста отклоняют влагалище кроющего листа и отделяются от центральной оси удлинённым тонким предлистом. Чешуевидных листьев в базальной части боковые побеги, как правило, не образуют. Исключением являются побеги, формируемые покоящимися «почками-луковичками» (*Panicum antidotale* и др.).

Боковые побеги безрозеточные и в основании имеют до 4–5 сближенных узлов. Розеточная форма встречается у вида *Eragrostis curvula*, образующего в пазухах листьев генеративных побегов «почки-луковички». По своему развитию боковые побеги схожи с образовавшими их структурами. Однако у них есть и свои особенности: быстро проходят фазу укор-

ченного побега и остальные фазы вегетации, что существенно сокращает период их развития по сравнению с материнским побегом. Например, продолжительность развития боковых побегов *Sorghum halepense* до формирования семян и на 42 дня меньше, чем побегов кущения, а период от закладки почки до перехода ее в рост у надземных фитомеров более чем в два раза дольше, чем у подземных (рис. 9). Это определяется не столько скоростью развития почек различного местоположения, сколько основной «жизненной стратегией» особи и условиями вегетации [34, 42].



Рис. 8. Боковые надземные побеги у некоторых тропических злаков:
1 – *Melinis minutiflora*; 2 – *Cenchrus ciliaris*

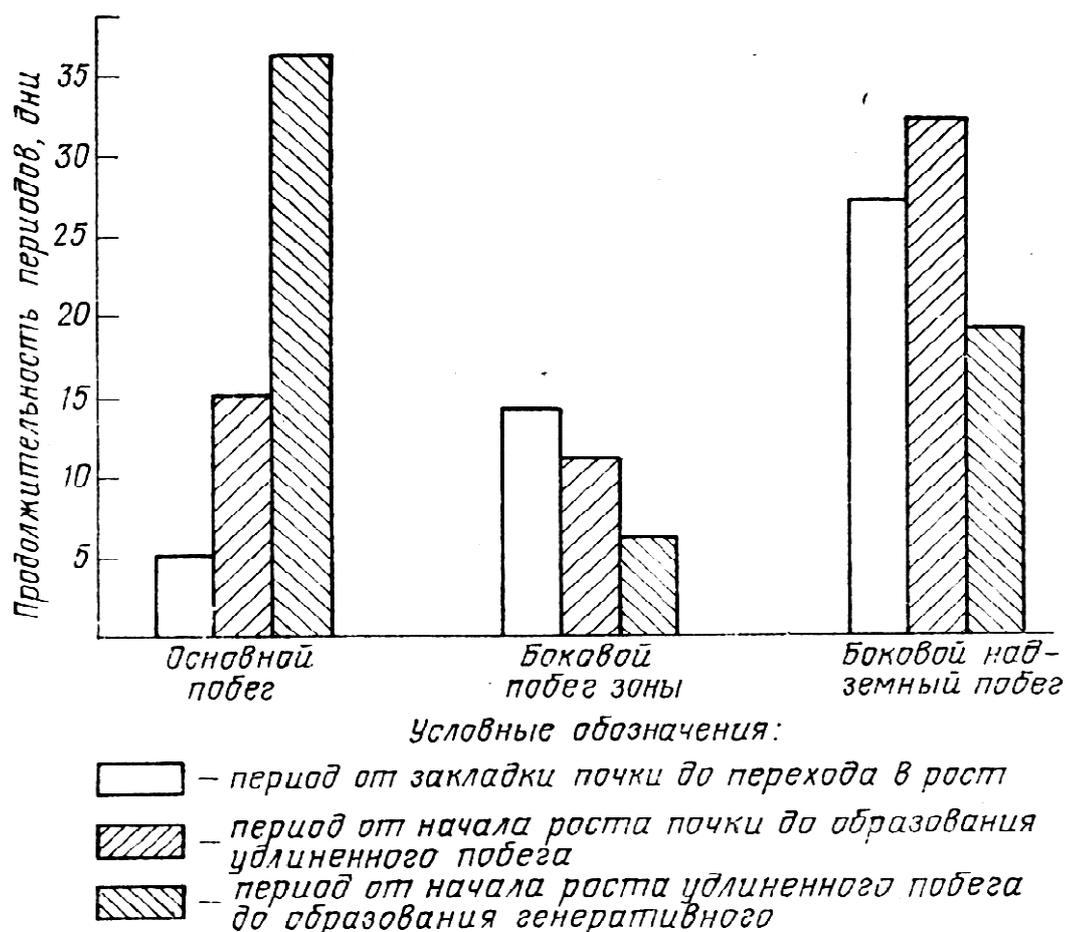


Рис. 9. Развитие материнского и дочерних побегов травы Джонсона в Абхазии

Боковые побеги выравнивают урожайность надземной массы злаков по горизонтам, повышают плотность травостоя в его средней и верхней зонах, увеличивают ассимиляционную поверхность и продуктивность семян. Продолжительность их жизни у большинства злаков доходит до одного года. Боковые побеги растут по типу материнских, хотя большинство из них не ветвится и не образует придаточных корней (между тем их зачатки в узлах сближенных междоузлий есть) и используют воду и минеральные соли, добытые материнским побегом. По длине боковые побеги уступают материнским: наибольших размеров достигают побеги средних и нижних фитомеров [34, 35].

Анатомическая структура боковых побегов отличается количеством и величиной проводящих пучков, толщиной склеренхимной обкладки,

огрублением стенок паренхимных клеток и их размерами. Боковые надземные побеги могут быть генеративными и вегетативными, что зависит от условий вегетации и мощности материнской особи. У генеративных побегов боковые образования быстро формируют репродуктивные структуры [13, 17].

Проведенный анализ структуры и особенностей формирования апогеотропных побегов показывает, что выделенные типы побегов заметно различаются по внешней характеристике, особенностям формирования и их роли в травостоях. Необходимо отметить сезонную динамику побегов в структуре особей злаков летнего развития и летнего роста. На формирование побегов большое влияние оказывают условия вегетации (плодородие, влажность, свет и др.), ускоряющие или замедляющие их рост. Отличительной особенностью южных злаков является способность их удлинённых структур формировать боковые побеги в зоне надземных фитомеров [20, 22].

В заключение можно подчеркнуть, что многолетние злаки в процессе побегообразования формируют генеративные и скрытогенеративные (розеточные и безрозеточные), удлинённые и укороченные вегетативные (вынужденно, временно и случайно стерильные), боковые надземные побеги, отличающиеся специфичностью морфологических, анатомических, биохимических, фитоценологических и хозяйственных характеристик; образуются в системе особей в различные периоды года и различаются по их функциональной роли.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белюченко И. С. Кормовые злаки тропиков и умеренной зоны. – М., 1978.
2. Белюченко И.С. Злаковые кормовые растения тропического пояса. – М.: Изд-во УДН, 1969. – Ч. 1.– 318 с; 1970. – Ч. 2. – 212 с.
3. Белюченко И.С. Изучение сезонного развития кормовых растений тропиков и субтропиков. – Бот. журнал. 1976. – т. 61. – №3. – с. 409-421.
4. Белюченко И.С. некоторые аспекты создания полидоминантных пастбищ круглогодичного использования в субтропиках СССР . – В кн.: Тезисы докл. науч. конф. «

- Физиологические основы растениеводства и проблемы интенсивного использования земель». – Душанбе, 1977. – С. 11-14.
5. Белюченко И.С. Побегообразование злаков тропиков и субтропиков // В сб. Вопросы тропического и субтропического сельского хозяйства. – М.: УДН. –1976. – Вып.8 – С. 64-89.
 6. Белюченко И.С. Предварительные результаты интродукционного изучения паникоидов и эрагостоидов в южных районах СССР. – В кн.: Экологические аспекты тропической агрономии. М.: Изд-во УДН, 1980. – С. 30-54.
 7. Белюченко И.С. Кущение и ветвление тропических злаков. – М., 1987. – 80 с.
 8. Белюченко И.С. Перспективы развития кормопроизводства в субтропиках СССР в связи с интродукцией кормовых растений // Растительные ресурсы. – 1987. – Вып.2. – С. 112-119.
 9. Белюченко И.С. Введение в общую экологию // Краснодар, 1997.
 10. Белюченко И.С. Особенности надвидовой эволюции организмов и эволюции экологических систем // Экологические проблемы Кубани. 2000. № 5. С. 3.
 11. Белюченко И.С. Развитие преадаптации и адаптации у организмов и экосистем // Экологические проблемы Кубани. 2000. № 6. С. 9.
 12. Белюченко И.С. Эволюционная экология. – Краснодар, 2001. – 504 с.
 13. Белюченко И.С. Научные и практические аспекты интродукции злаков с C₄-типом фотосинтеза на юге СНГ // В сб. Междунар. научной конференции «Интродукция растений». – Воронеж. – 2002. – С. 65-69.
 14. Белюченко И.С., Перебора Е.А., Гукалов В.Н. Физико-географическая характеристика Ленинградского района // Экологические проблемы Кубани. 2002. № 16. С. 186.
 15. Белюченко И.С., Корунчикова В.В. К вопросу о поддержании биоразнообразия живых организмов в природных ландшафтах Краснодарского края методом интродукции и акклиматизации // Эколог. пробл. Кубани. – 2003. – № 20. – С. 20.
 16. Белюченко И.С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции растений // Биолог. вестник. – Харьков, 2004. – № 8. - С. 79-83.
 17. Белюченко И.С., Волошина Г.В., Фалин А.Г., Стешенко А.И. К вопросу о процессе нитрификации в агроландшафтах степной зоны Краснодарского края // Экологические проблемы Кубани. 2007. № 32. С. 218.
 18. Белюченко И.С. Интродукция растений в работе ботанических садов / Матер. научно-практ. конференции «Эволюционно-экологические аспекты интродукции растений на современном этапе (вопросы теории и практики)». – Краснодар, 2007. – С. 7-24
 19. Белюченко И.С. Введение в экологический мониторинг // учебное пособие / Краснодар, 2011.
 20. Белюченко И.С. Введение в антропогенную экологию. Краснодар, 2011.
 21. Белюченко И.С. Сложные компосты как источник расширения экологических ниш культурных растений в системе почвенного покрова // Проблемы рекультивации отходов быта, промышленного и сельскохозяйственного производства. – Краснодар, 2013. – С. 12-14.
 22. Белюченко И.С., Мустафаев Б.А. Интродукция растений как метод расширения видового состава культурных фитоценозов в южных районах СНГ // Экологический вестник Северного Кавказа. 2013. Т. 9. № 4. С. 73-89.
 23. Горчакова А.Ю., Белюченко И.С. Морфологические особенности ветвления побегов у бореальных злаков // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2011. Т. 1. № 30. С. 81-84.

24. Горчакова А.Ю., Белюченко И.С. Некоторые особенности развития бореальных злаков // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2012. Т. 1. № 34. С. 62-67.
25. Горчакова А.Ю., Белюченко И.С. О возобновлении бореальных злаков. // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2012. Т. 1. № 37. С. 95-102.
26. Сергеева А.С. Интродукционное направление работы кафедры общей биологии и экологии // Эколог. пробл. Кубани. – Краснодар, 2004. – № 25. – С. 105-115.
27. Щербина В.Г., Белюченко И.С. Стратегия сохранения флористического биоразнообразия в зоне проведения олимпиады-2014 // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 1. С. 5-21.
28. Эзау К. Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Кн. 1,2 – 558 с.
29. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. *Studia i mater*, Krakov, 1977. – № 2. – P. 23-42.
30. Beliuchenko I.S. The yield structure of forage grasses in monodominant stands. - *Beitrag trop. Landwirtschaft. Veterinarmed.*, 1978. – V. 16. – №. 2, p. 121-135. Beliuchenko I.S. Factores que afectan la estructura de pastos puros de gramineas. I. Influencia de los tipos de tallos y la fertilidad del suelo. – *Rev. Cubana Cieuc. Agric.*, 1979. – № 13. – P. 179-196.
31. Beliuchenko I.S., Febles G. Factors affecting the structure of pure grass pastures. 2. Influence of the leaf/stem ratio and the chemical contents of stems. – *Cuban. J. Agric. Sci.*, 1980. V. 14. – P. 173-180.
32. Beliuchenko I.S. Peculiarities of tiller formation of perennial *Panicoides* and *Sragrostoides*. *Summ of Papers XIV-th Intern. Grassld. Congr., USA, Kentucky*, 1981. – P. 184.
33. Beliuchenko I.S. The tillering process and its evolution in Gramineae Family. - In; *Summ. Papers Intern. Conf. "Intensive pasture management – economic and animal production"*, Hungary, Debrecen, 1983. – P. 16-17.
34. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial *panicoides* and *eragrostoides*. *Beitrag trop. Landwirtschaft. Veterinarmed.*, 1983. – № 3. – P. 311-320.
35. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // *Экол. Вестник. Сев. Кавказа.* – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 104-111.
36. Booysen P. de V., Tainton N.M., Scott J.D. Shoot apex development in grasses and its importance in grassland management. – *herb. Abstr.*, 1963. – V. 33. – № 4. – P. 209-213.
37. Chadhokar P.A., Humphreys L.R. Effect of tiller age and time of nitrogen stress on seed production of *Paspalum plicatulum*. *J. Agric. Sci.*, 1973. – V. 81. – № 2. – P. 947-949.
38. Chippindall L.K.A. A guide to the identification of grasses in South Africa. – 1955. – P. 1-527.
39. Harlan J.R. *Cynodon* species and their value for grazing and hay // *Herb. Abstr.* – 1970. – V. 40. – №. 3. – P. 5-19.
40. Hartley W., Williams R.J. Centers of distribution of cultivated pasture grasses and their significance for plant introduction // In: *Proceed. 7-th Intern. Grassld. Congr.* – 1956. – P. 117-122.
41. Hascer J.B., Jones R.J. The effect of nitrogen fertilizer and row spacing on seed production in *Setaria sphacelata*. – *Trop. Grassld.*, 1971. – V. – № 2. – P. 61-73.
42. Humphreys L.R. Environmental adaptation of tropical pasture plants. London. – 1981. – 208 p.
43. Prat H. Recherches sur la structure et le monde de croissance des chaumes. – *Arm. Sci. Natur. Bot.*, ser. 10. – 1935. – V 17. – P. 17.
44. Sharman B.C. Leaf and bud initiation in the Gramineae. – *Bot. Gaz.*, 1945, v. 106, №3, p. 269-289.

45. Volkart A., Kirchner O. Gramineae. – In: Kirchner O., Loew E., Schroeter C. “Lebengeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas”. 1913. Bd.1, abt.3. – 417-512.

References

1. Beljuchenko I. S. Kormovye zlaki tropikov i umerennoj zony. – M., 1978.
2. Beljuchenko I.S. Zlakovye kormovye rastenija tropicheskogo pojasa. – M.: Izd-vo UDN, 1969. – Ch. 1.– 318 s; 1970. – Ch. 2. – 212 s.
3. Beljuchenko I.S. Izuchenie sezonnogo razvitija kormovyh rastenij tropikov i subtropikov. – Bot. zhurnal. 1976. – t. 61. – №3. – s. 409-421.
4. Beljuchenko I.S. nekotorye aspekty sozdaniya polidominantnyh pastbishh kruglogodichnogo ispol'zovaniya v subtropikah SSSR . – V kn.: Tezisy dokl. nauch. konf. « Fiziologicheskie osnovy rastenievodstva i problemy intensivnogo ispol'zovaniya zemel'». – Dushanbe, 1977. – S. 11-14.
5. Beljuchenko I.S. Pobegoobrazovanie zlakov tropikov i subtropikov // V sb. Voprosy tropicheskogo i subtropicheskogo sel'skogo hozjajstva. – M.: UDN. –1976. – Vyp.8 – S. 64-89.
6. Beljuchenko I.S. Predvaritel'nye rezul'taty introdukcionnogo izuchenija panikoidov i jeragrostoidov v juzhnyh rajonah SSSR. – V kn.: Jekologicheskie aspekty tropicheskoy agronomii. M.: Izd-vo UDN, 1980. – S. 30-54.
7. Beljuchenko I.S. Kushhenie i vetvlenie tropicheskikh zlakov. – M., 1987. – 80 s.
8. Beljuchenko I.S. Perspektivy razvitija kormoproizvodstva v subtropikah SSSR v svjazi s introdukciej kormovyh rastenij // Rastitel'nye resursy. – 1987. – Vyp.2. – S. 112-119.
9. Beljuchenko I.S. Vvedenie v obshhuju jekologiju // Krasnodar, 1997.
10. Beljuchenko I.S. Osobennosti nadvidovoj jevoljucii organizmov i jevoljucii jekologicheskikh sistem // Jekologicheskie problemy Kubani. 2000. № 5. S. 3.
11. Beljuchenko I.S. Razvitie preadaptacii i adaptacii u organizmov i jekosistem // Jekologicheskie problemy Kubani. 2000. № 6. S. 9.
12. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnaja jekologija. – Krasnodar, 2001. – 504 s.
13. Beljuchenko I.S. Nauchnye i prakticheskie aspekty introdukcii zlakov s S4-tipom fotosinteza na juge SNG // V sb. Mezhdunar. nauchnoj konferencii «Introdukcija rastenij». – Voronezh. – 2002. – S. 65-69.
14. Beljuchenko I.S., Perebora E.A., Gukalov V.N. Fiziko-geograficheskaja harakteristika Leningradskogo rajona // Jekologicheskie problemy Kubani. 2002. № 16. S. 186.
15. Beljuchenko I.S., Korunchikova V.V. K voprosu o podderzhanii bioraznoobrazija zhivyh organizmov v prirodnyh landshaftah Krasnodarskogo kraja metodom introdukcii i akk-limatizacii // Jekolog. probl. Kubani. – 2003. – № 20. – S. 20.
16. Beljuchenko I.S. Jevoljucionno-jekologicheskie osnovy prakticheskoy introdukcii rastenij // Biolog. vestnik. – Har'kov, 2004. – № 8. - S. 79-83.
17. Beljuchenko I.S., Voloshina G.V., Falin A.G., Steshenko A.I. K voprosu o processe nitrifikacii v agrolandshaftah stepnoj zony Krasnodarskogo kraja // Jekologicheskie problemy Kubani. 2007. № 32. S. 218.
18. Beljuchenko I.S. Introdukcija rastenij v rabote botanicheskikh sadov / Mater. nauchno-prakt. konferencii «Jevoljucionno-jekologicheskie aspekty introdukcii rastenij na sovremennom jetape (voprosy teorii i praktiki)». – Krasnodar, 2007. – S. 7-24
19. Beljuchenko I.S. Vvedenie v jekologicheskij monitoring // uchebnoe posobie / Krasnodar, 2011.
20. Beljuchenko I.S. Vvedenie v antropogennuju jekologiju. Krasnodar, 2011.
21. Beljuchenko I.S. Slozhnye komposty kak istochnik rasshirenija jekologicheskikh nish kul'-turnyh rastenij v sisteme pochvennogo pokrova // Problemy rekul'tivacii othodov

- byta, promyshlennogo i sel'skoho-zajstvennogo proizvodstva. – Krasnodar, 2013. – S. 12-14.
22. Beljuchenko I.S., Mustafaev B.A. .Introdukcija rastenij kak metod rasshirenija vidovogo sostava kul'turnyh fitocenozov v juzhnyh rajonah SNG // Jekologicheskij vestnik Severnogo Kavkaza. 2013. T. 9. № 4. S. 73-89.
 23. Gorchakova A.Ju., Beljuchenko I.S. Morfologicheskie osobennosti vetvlenija pobegov u boreal'nyh zlakov // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2011. T. 1. № 30. S. 81-84.
 24. Gorchakova A.Ju., Beljuchenko I.S. Nekotorye osobennosti razvitija boreal'nyh zlakov // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. T. 1. № 34. S. 62-67.
 25. Gorchakova A.Ju., Beljuchenko I.S O vozobnovlenii boreal'nyh zlakov. // Trudy Kuban-skogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. T. 1. № 37. S. 95-102.
 26. Sergeeva A.S. Introdukcionnoe napravlenie raboty kafedry obshhej biologii i jekologii // Jekolog. probl. Kubani. – Krasnodar, 2004. – № 25. – S. 105-115.
 27. Shherbina V.G., Beljuchenko I.S. Strategija sohraneniya floristicheskogo bioraznoobrazija v zone provedeniya olimpiady-2014 // Jekologicheskij vestnik Severnogo Kavkaza. 2009. T. 5. № 1. S. 5-21.
 28. Jezau K. Anatomija semennyh rastenij. – M.: Mir, 1980. – Kn. 1,2 – 558 s.
 29. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. *Studia i mater*, Krakov, 1977. – № 2. – R. 23-42.
 30. Beliuchenko I.S. The yield structure of forage grasses in monodominant stands. - *Beitrag trop. Landwirtschaft. Veterinarmed.*, 1978. – V. 16. – №. 2, p. 121-135. Beliuchenko I.S. Factores que afectan la estructura de pastos puros de gramineas. I. Influencia de los tipos de tallos u la fertilidad del suelo. – *Rev. Cubana Cieuc. Agric.*, 1979. – № 13. – P. 179-196.
 31. Beliuchenko I.S., Febles G. Factors affecting the structure of pure grass pastures. 2. Influence of the leaf/stem ratio and the chemical contents of stems. – *Cuban. J. Agric. Sci.*, 1980. V. 14. – P. 173-180.
 32. Beliuchenko I.S. Peculiarities of tiller formation of perennial Panicoides and Sragros-toides. *Summ of Papers XIV-th Intern. Grassld. Congr., USA, Kentucky*, 1981. – P. 184.
 33. Beliuchenko I.S. The tillering process and its evolution in Graminaceae Family. - In; *Summ. Papers Intern. Conf. "Intensive pasture management – economic and animal production"*, Hun-gary, Debrecen, 1983. – P. 16-17.
 34. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides end eragros-toides. *Beitrag trop. Landwirtschaft. Veterinarmed.*, 1983. – № 3. – P. 311-320.
 35. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // *Jekol. Vestnik. Sev. Kavkaza*. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 104-111.
 36. Booyesen P. de V., Tainton N.M., Scott J.D. Shoot apex development in grasses and its importance in grassland management. – *herb. Abstr.*, 1963. – V. 33. – № 4. – P. 209-213.
 37. Chadhokar P.A., Humphreys L.R. Effect of tiller age and time of nitrogen stress on seed production of *Paspalum plicatulum*. *J. Agric. Sci.*, 1973. – V. 81. – № 2. – P. 947-949.
 38. Chippindall L.K.A. A guide to the identification of grasses in South Africa. – 1955. – P. 1-527.
 39. Harlan J.R. *Cynodon* species and their value for glazing and hay // *Herb. Abstr.* – 1970. – V. 40. – №. 3. – R. 5-19.

40. Hartley W., Williams R.J. Centers of distribution of cultivated pasture grasses and their significance for plant introduction // In: Proceed. 7-th Intern. Grassed. Congr. – 1956. – R. 117-122.
41. Hascer J.B., Jones R.J. The effect of nitrogen fertilizer and row spacing on seed production in *Setaria sphacelata*. – Trop. Grassld., 1971. – V. – № 2. – P. 61-73.
42. Humphreys L.R. Environmental adaptation of tropical pasture plants. London. – 1981. – 208 p.
43. Prat H. Recherches sur la structure et le mode de croissance des chaumes. – Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 10. – 1935. – V 17. – P. 17.
44. Sharman B.C. Leaf and bud initiation in the Gramineae. – Bot. Gaz., 1945, v. 106, №3, p. 269-289.
45. Volkart A., Kirchner O. Gramineae. – In: Kirchner O., Loew E., Schroeter C. “Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas”. 1913. Bd.1, abt.3. – 417-512.