

УДК 581:58.08

UDC 581:58.08

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЗЛАКОВ И
МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИХ БИОМОРФОЛОГИИ****ORIGIN AND EVOLUTION OF
CEREALS AND METHODS OF STUDYING
THEIR BIOMORPHOLOGY**

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

Обобщаются основные вопросы развития многолетних злаков (морфология, фенология, формирование почек, физиология, биохимия и) методы их исследования. Рассматриваются особенности регулирования процессов развития и характер их эволюции. Обсуждаются проблемы эволюции паникоидных и фестукоидных злаков с широким использованием данных российских и зарубежных авторов

In the article, the main issues of development of perennial cereals (morphology, phenology, formation of buds, physiology, biochemistry and research methods) are discussed. Peculiarities of regulation of development and the character of their evolution are considered. Problems of evolution of the cereals with widespread use of the data of Russian and foreign authors are discussed

Ключевые слова: ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ, КУЩЕНИЕ И ВЕТВЛЕНИЕ ЗЛАКОВ, ФОРМИРОВАНИЕ ПОЧЕК, ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

Keywords: INTRODUCTION OF PLANTS, TILLERING AND BRANCHING CEREALS, FORMATION OF BUDS, EVOLUTION OF PLANTS

Многолетние злаки бореальной зоны в отличие от тропической отличаются консервативной наследственностью (высокая жароустойчивость) и одновременно прогрессивной изменчивостью по отношению к почвам, свету, условиям питания, большой лабильностью формообразования и значительным полиморфизмом, ди- и полиплоидностью, слабой апомиктичностью и умеренной способностью к вегетативному размножению, выделяются также значительным разнообразием крупных хромосом в соматических клетках и т. д.

Эволюция бореальных злаков (в основном фестукоидов) проходила в различных природно-климатических зонах, и в результате их адаптации к определенным режимам света, температуры и другим условиям обозначились заметные внешние и внутренние различия между ними. Бореальные злаки характеризуются относительно ограниченным разнообразием жизненных форм и преобладанием фестукоидного типа развития побегов, формирующих в узлах зоны побегообразования корневые зачатки, что обуславливает высокую вегетативную подвижность и конкурентоспособность их особей. Бореальные злаки характеризуются образованием трех-

углеродистых фосфорилированных соединений – 3-фосфоглицериновой кислоты, поскольку используют в основном путь Кальвина-Венсона (Калифорнийский университет в Беркли), установивших этот путь фотосинтеза у одноклеточной водоросли *Chlorella*. Листья таких растений отличаются тем, что хлорофилл у них при C_3 -типе фотосинтеза диффузно размещается в хлоропластах клеток по всей площади листа.

Основной структурой злаков является монокарпический побег, проходящий в своем развитии ряд фенологических фаз. Растения бореальных злаков составлены системой разнотипных побегов, различающихся по своему строению, продолжительности жизни, длительности фаз развития и т. д. Большинство бореальных злаков отличается ритмичным характером развития в течение года, что обуславливается рядом экологических факторов (температура, осадки, свет и т. д.) и природой организма и сопровождается переходами от активного к замедленному росту или его полному прекращению. Среди злаков можно выделить виды, прекращающие вегетацию в определенные периоды года, и виды с сезонной периодичностью в прохождении фаз вегетации и формировании отдельных типов побегов [2, 3].

В бореальной зоне при обостренной конкуренции за пищу, свет и влагу распространены злаки, которые в определенные периоды года формируют многочисленные генеративные структуры и разнообразные специализированные (столоны, корневища) и апогеотропные побеги, обеспечивающие высокую продуктивность надземной массы, а также различающиеся по форме, массе, времени образования, продолжительности жизни, степени развития вегетативных почек и т.д. [12, 14]

Опубликованные по этим вопросам сведения о различных злаках сравнительно ограничены. В настоящей статье рассматриваются особенности биоморфологии злаков (типы побегов и жизненные формы),хождение фенофаз апогеотропными побегами, обуславливающими кормовую

и семенную продуктивность травостоя и его физиономичность, а также характер развития отдельных видов по сезонам года [4, 5, 31].

Многолетние кормовые злаки характеризуются разнообразием побегов и биоморф, выделяются специфичностью динамики надземной массы и ее структуры. Изучение биоморфологических особенностей злаков позволяет лучше объяснить их широкое распространение в разнообразных биоценозах – от экстремально переувлажненных (болота) до экстремально сухих (пустыни), а также предвидеть целесообразность их интродукции в другие районы. В частности, интродукция паникоидов и эрагостоидов, с одной стороны, и фестукоидов, а с другой, представляет большой интерес для субтропических районов бывшего СССР, особенно в новых зонах орошения и освоения. Сравнительный анализ развития злаков в различных природных условиях будет способствовать более глубокому изучению их биологии, экологии и морфологии.

Происхождение и эволюция злаков. Большинство исследователей семейства злаков сходятся на том, что эта группа растений возникла в середине мела, а их предками были лилейноподобные насекомоопыляемые формы, эволюционировавшие в направлении редукции цветка и перехода их на ветроопыление [50]. Относительно места происхождения злаков и их последующего разделения на группы (тропические и бореальные) среди биологов нет единого мнения. Вевс [37] считает родоначальниками злаков лесные и опушечные мезофиты, возникшие во влажных лесах тропиков и субтропиков, где ценогические и гидрологические условия способствовали выделению прямостоячих и стелющихся, светолюбивых и теневыносливых форм и т.д. По мнению автора, эволюция злаков проходила от лесных и опушечных форм к растениям открытых местообитаний. Злаки растительных сообществ засушливых районов эволюционировали в направлении ксероморфизма [6, 7, 9, 29].

Н.П. Авдулов [1] предками злаков считал тропические растения, имевшие многоцветковые колоски и гексамерный цветок, а также широкие листья с диффузным мезофиллом. Древность и первичность признака широких листьев у предков злаков предполагал и Nасkel [43] на основании изучения листа сеянца сорговых. Первичные злаки, с точки зрения Н.П. Авдулова, были мелкохромосомные. Разделение злаков на группы, приуроченные к тропикам и бореальной зоне, автор связывал с разделением их по типу крахмальных зерен: простых у паникоидов и сложных у фестукоидов. Вторым важным признаком деления злаков на группы автор считал их различие по основному числу (у паникоидных – 12, у фестукоидных – 7) и размеру (соответственно мелкие и крупные) хромосом в соматических клетках. Расхождение в эволюции злаков и выделение видов, приспособленных к климату тропиков и умеренной зоны, по представлениям Р.Ю. Рожевица [21, 22] и М. Г. Попова [19], относятся к палеогену и неогену. Переломным моментом в эволюции злаков, по мнению Р.Ю. Рожевица, явился их выход в открытое пространство тропиков, что привело к обособлению форм с венцовым мезофиллом листа.

Другую концепцию эволюции злаков развивает в своих работах Н. Н. Цвелев [26, 27], высказавший предположение, что первоначально возникли злаки с крупными хромосомами и их невысоким основным числом (7, 5, 4, 2) на небольших высокогорьях в первой половине мела и что их предками были неспециализированные наземные розеткообразующие многолетние растения. Эволюцию злаков автор ставит в тесную взаимосвязь с природными условиями. По Цвелеву [26], одна группа злаков, освоив низкогорья и равнины после вымирания из-за ухудшения климатических условий ранее обитавшей здесь флоры, приспособилась к оптимальным режимам тепла и влаги. В результате специализации от нее ответвились трибы бамбуков и тростников. Просовые, эволюция которых проходила в более аридных условиях, выделились в самостоятельную высокоспециализированную группу.

зированную группу. Другая группа злаков, давшая начало фестукоидам, долго сохраняла сравнительно низкую степень специализации и эволюционировала в более суровых условиях на ранее занимаемой территории и в освоенных ею горных поясах. По низкогорьям и равнинам фестукоидные рассеялись во второй половине палеогена и постепенно приобретали там структуру лесных мезофитов или эфемеров. Большую роль в эволюции злаков Н.Н. Цвелев отводит гибридизации. По его мнению, ныне распространенные и явно прогрессирующие виды и даже роды и трибы злаков имеют гибридогенную основу, расширяющую их эволюционные возможности. Древность основных обособившихся групп автор оценивает так же, как и Бьюс, но степень их продуктивности – прямо противоположно [6, 7, 9].

Обособление в палеогене или неогене различных групп злаков и образование ныне распространенных таксонов происходило, очевидно, параллельно их приспособлению к условиям местообитания. По мнению многих исследователей, широко известные в настоящее время фестукоидные произошли из Евразии [44], а паникоидные и эрагристоидные – большей частью из Африки [45]. Отдельные таксоны семейства, характеризующиеся собственной линией развития, приобрели в процессе эволюции широкую возможность приспособления к условиям существования. Распространение злаков по многим экотопам связано, вероятно, с их экологической специализацией (гигро-, ксеро-, психрофиты и т. д.), обусловленной важнейшими факторами среды, под влиянием которых проходила их эволюция. Вполне вероятно, что именно климатические особенности определили направление в развитии отдельных таксонов семейства злаков в прошлом и регулируют их распространение в настоящем [22, 24]. Как результат специфичности эволюционного развития можно рассматривать значительные расхождения между различными группами злаков, весьма существенно проявляющимися в их внутренних (генетических, анатомических,

биохимических и др.) и внешних (типы побегов, жизненные формы и т. д.) особенностях. По-разному протекают у них формообразовательные процессы и осуществляется ими прохождение фаз вегетации в отдельные периоды года [8, 10, 11].

Большое теоретическое и практическое значение имеет сезонное развитие злаков. Однако это явление, которое особенно четко прослеживается в аридных и муссонных областях тропиков и субтропиков, изучено недостаточно [38]. Сезонность в развитии растений проявляется в характере побегообразования и обуславливается различными факторами среды [11, 13, 15].

Особенности биоморфологии злаков и методы их изучения. Широко распространены в тропиках и субтропиках трибы *Andropogoneae*, *Chlorideae*, *Maydeae*, *Panicaceae*, *Tripsaceae* и т. д., которые в бореальной зоне представлены в основном однолетними формами [29, 30]. Многие теплолюбивые злаки характеризуются долголетием, которое обуславливается их широкой приспособленностью к вегетативному возобновлению. Между тропическими и бореальными злаками наблюдаются различия на протяжении всего развития особей, начиная с появления всходов. Так, у паникоидов первый лист имеет ланцетную или яйцевидную форму и отгибается под прямым углом к своему влагалищу, а у фестукоидов он выделяется линейной шиловидной формой. На различие формы и направления роста первого листа у злаков указывали еще Nасkel [43] и Н.П. Авдулов [1]. Паникоиды и эрагристоиды образуют боковые побеги в зоне надземных удлиненных фитомеров, что мало свойственно фестукоидам [24]. Для побегов ряда эрагристоидов характерно чередование коротких и длинных междоузлий и гнездное размещение листьев [21, 46].

В структуре фестукоидов многие авторы выделяют три типа побегов и более. Например, Фалькерт и Кирхнер [52] с учетом направления роста и распределения длины междоузлий выделяют апогеотропные с укорочен-

ной базальной зоной, апогеотропные с диагеотропной корневищной подземной частью и диагеотропные, составленные удлинёнными междоузлиями. По продолжительности жизни побегов и характеру их развития Langer [47] различает цветущие, заканчивающие вегетацию в течение одного года и зацветающие на второй год, и нецветущие, вегетация которых длится от нескольких недель до одного года. До 5 типов побегов выделяют Т.А. Работнов [20], С. П. Смелов [25] и др. Т.И. Серебрякова [24] разделила побеги на два типа (безрозеточные и розеткообразующие), в пределах которых наметила четыре группы, различающиеся по ряду важнейших признаков. У тропических злаков выделяют в основном три типа побегов: прямостоячие, столоны и корневища [31, 32].

Злаки характеризуются формированием многообразных типов диагеотропных побегов (столоны, корневища и др.) с хорошо развитыми почками и зачатками корней в узлах. На эту особенность указывают В.Р. Вильяме [16], И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова [23] и др. Много работ посвящено изучению и классификации корневищ фестукоидной группы: по их длине [16], характеру ветвления и другим признакам. И.Г. Серебряков и Т.П. Серебрякова [23] разделили корневища фестукоидов по признаку их происхождения на эпигеогенные (погружающиеся надземного происхождения), гипогеогенные (подземного происхождения) и эпигеогенно-гипогеогенные (смешанного происхождения). Тропические злаки в этом плане изучены слабо, хотя они выделяются богатством диагеотропных структур, на что указывают Bogdan [38], Chippendall [40] и др. Особенно разнообразны у тропических злаков формы столонов, которые Bogdan по морфологической структуре разделяет на два типа: а) с обычной для апогеотропного побега структурой, б) с 2-5 листьями в каждом узле [38, 33].

Анализ различных классификаций жизненных форм злаков, предложенных многими авторами, обсуждается в монографии Т.И. Серебряковой [23]. Сначала злаки объединяли в один-два типа, основным критерием чего

служило их внешнее (морфологическое) сходство. В дальнейшем исследователи стремились найти более общие признаки, которые бы отражали важнейшие стороны жизнедеятельности выделяемых типов растений. Первой такой классификацией следует назвать систему биологических типов Раункиера [49], в которой все растения, объединенные общим признаком (положение почек возобновления и их защищенность от неблагоприятных условий), были разделены на 5 групп (фанеро-, хаме-, гемикрипто-, крипто- и терофиты), в каждую из которых включены и злаки.

Немало работ посвящено изучению жизненных форм именно травянистых видов. Например, основой классификации Г.Н. Высоцкого [17] является характер вегетативного размножения (дерновые, ползучие формы и т. д.). Эта классификация развита В.Р. Вильямсом [16], разделившим злаки по способу кущения на корневищные, рыхло- и плотнокустовые. Виды злаков, составляющие отдельные группы, характеризуются сходством направления инноваций (экстра- и интравагинальные), глубиной размещения зоны кущения и некоторыми экологическими особенностями. Затем была выделена корневищно-рыхлокустовая группа [18]. А.П. Шенников [28] обособил группу кустовых злаков (типа *Agrostis stolonifera*), формирующих дерновинки и укореняющихся лежащими побегами. В работах И.Г. Серебрякова [23], объединившего злаки в несколько подклассов отдела наземных травянистых растений, наряду с другими признаками обращается внимание на структуру побегов (розеточную, полурозеточную и безрозеточную). Т.И. Серебрякова [23] считает, что признаки розеточности или безрозеточности злаков являются более постоянными, чем те, которые обуславливают рыхлокустовость, плотнокустовость и т. д. На этой основе она разделила злаки на безрозеточные и розеткообразующие, а в пределах каждой из этих категорий выделила формы и группы, объединяемые по характеру ветвления и роста побегов.

Системы жизненных форм злаков разрабатывались также Бьюсом [37], Жаком-Феликсом [46] и др. Классификация Бьюса, объединяющая 9 типов (древесный, тростниковый, кустовой, мезофитный дерновинный, ксерофитный дерновинный, дерновинный с экстравагинальными столонами, поверхностно-укореняющийся ползучий, вьющийся и однолетний), является экологической и основана на форме роста и характере местообитания злаков, в том числе тропических. Жак-Феликс, исходя из морфолого-экологического анализа, злаки тропической Африки вписывает в «биологические типы» Раункиера, а по форме куста выделяет 4 группы (кустовые, дерновинные ползучие, корневищные, луковичные). В последней схеме автор обращает внимание на характер направления роста побегов, определяющих общий облик особи и в целом травостоя.

Злаки тропиков выделяются рядом особенностей в анатомической структуре отдельных органов [46]. Установлены большие различия в структуре поверхностных слоев меристемы растущих почек. Для паникоидов характерна в основном однослойная туника, а для фестукоидов – двухслойная. Различия в анатомии листьев и главным образом в строении и размещении хлорофиллоносной паренхимы отмечал еще Duval-Jouve [42], разделивший по этому признаку все злаки на два типа. У первого типа, объединяющего тропические злаки, хлорофиллоносная паренхима расположена радиально вокруг сосудов и образует два концентрических слоя. Внутренний слой имеет крупные клетки с большим скоплением интенсивно окрашенных хлоропластов. Клетки внешнего слоя содержат светло-зеленые хлоропласты небольших размеров. Второй тип, свойственный злакам умеренной зоны, отличается свободным размещением хлоропластов небольших размеров в пространстве между обеими поверхностями листа [34, 36].

В строении стебля злаков еще Schwendener [51] выделил два типа: тип сплошного ребристого цилиндра и тип прерывистого цилиндра с раз-

бросанными по периферии сосудистыми пучками. Первый объединяет злаки умеренных областей и характеризуется выделением на некотором расстоянии от эпидермиса сплошного склеренхимного кольца, упирающегося местами в наружную кожицу стебля. В кольце размещены сосудистые пучки (погружены полностью или примыкают к нему), а за кольцом – крупные паренхимные клетки и полость. У второго типа, куда входят сорговые и просовые, отсутствует сплошное механическое кольцо. Сосудистые пучки расположены в основной паренхиме относительно равномерно по периферии стебля и окружены механической тканью. Они сливаются частично или полностью. Основная паренхима у них утолщена и полости не образует.

Злаки тропиков и умеренной зоны заметно различаются по типу развития корневых волосков. Паниконды в эпиблеме образуют только короткие клетки, способные формировать корневые волоски, а фестукоиды имеют два типа чередующихся клеток – короткие и длинные, корневые волоски образуют только короткие клетки. Тропические злаки являются теплолюбивыми, и оптимальные условия для их развития складываются при следующих температурах: для лесных +25...+47°C и на открытых местобитаниях – до 35°C. Они лучше растут в условиях высокой температуры и интенсивной радиации при варьировании длины дня от 11 до 15 ч.

Тропические злаки по сравнению с бореальными интенсивнее поглощают питательные вещества из почвы и отзывчивы на удобрения [35]. При внесении азота повышается урожай злаков, усиливается их рост, ускоряется формирование травостоя. Некоторые виды (*Cynodon dactylon*, *Digitaria decumbens* и др.), отличающиеся высоким выносом питательных веществ, повышают урожай надземной массы при годовой норме азота более чем на 1000 кг/га [39].

Злаки различаются по типу фотосинтеза: для тропических свойствен дикарбонокислотный (C₄), а для бореальных – пентозофосфатный (C₃)

цикл фиксации CO₂. Тропические злаки обладают более высокой интенсивностью фотосинтеза (около 50-70 мг CO₂/дм²•ч и выше), чем виды умеренных областей, у которых этот показатель редко превышает 30. У тропических злаков максимальные показатели продуктивности фотосинтеза достигают 224 кг/га•день сухого вещества и общего урожая – 85904 кг/га, тогда как у бореальных соответственно 151 и 27462.

Многие исследователи указывают на высокую плоидность тропических злаков. Полиплоидия и сопутствующая ей естественная гибридизация обуславливают широкий полиморфизм паникоидов и эрагростоеидов, их приспособленность к изменяющимся условиям и большую эволюционную пластичность. Отличаясь высокой плоидностью, многие тропические злаки способны произрастать в различных экотопах. Примером тому служат обширные ареалы *Cynodon dactylon*, *Panicum maximum* и др. Многие злаки являются полиплоидами с большим числом хромосом. Чем выше плоидность растения, тем выше степень их стерильности. Некоторые злаки образуют мало семян, а иногда совсем не формируют их и размножаются вегетативно. Высокая способность к вегетативному размножению полиплоидных тропических злаков обусловила более широкое распространение их по сравнению с диплоидами [32].

Характерно, что среди злаков тропиков чаще, чем среди бореальных, встречаются апомикты. Апомиксис имеет важное значение в эволюции злаков, так как выполняет роль механизма, обеспечивающего наследственное разнообразие и устойчивость отдельных форм. Наиболее широко явление апомиксиса распространено у видов рода *Cenchrus* и наблюдается также у видов других родов трибы *Panicoideae*. По данным McWilliam [48], в трибе просовых насчитывается 22 рода и в частности преобладающие в жарких странах *Bothriochloa*, *Dichanthium*, *Paspalum*, которые включают много апомиктических видов. Некоторые тропические злаки являются факультативными апомиктами. К этой группе относится широко распростра-

ненный вид *Panicum maximum*. В запасующих органах паникоидов и фестукоидов установлены существенные качественные различия в структуре запасных полисахаридов. Так, de Cugnac [41] выделил по этому признаку две группы злаков: *Sacchariferes* и *Levuliferes*. Он установил, что тропические злаки накапливают крахмал, а бореальные – фруктозан. Выводы de Cugnac подтверждаются результатами исследований других авторов [53]. При изучении структуры запасных углеводов в семенах тропических злаков установлено, что в них также содержится определенное количество фруктозана. Тропические злаки в основном являются самоопылителями и формируют большое количество семян.

Структуру особей и жизненные формы мы изучали на примере кормовых злаков в условиях полевого опыта в бывшем СССР, на Кубе, в Судане и на юге Африки. Наблюдения велись стационарно путем постоянного отбора проб и определения биометрических показателей. Все материалы (свежие образцы и гербарий) анализировались морфологически: изучались побеги, их строение, ветвление, производились зарисовки схем ветвления, рассматривались побеги и почки в целом и расчлененном виде, невооруженным глазом и под биноклем с увеличением до $\times 120$. Побеговую структуру злаков изучали путем наблюдения за развитием отдельных видов в естественных травостоях, а также выращенных в полевых условиях и в вегетационных сосудах с последующей камеральной обработкой. Наблюдения вели каждые 5-6 дней, определяя биометрические параметры и описывая состояние растений. В отдельных опытах каждые 15 дней извлекали целые растения (до 30-35 экземпляров каждого вида), описывали их, а затем фиксировали материал для детального изучения, а также анатомических и биохимических исследований [34, 36].

Для анатомических срезов брали третье междоузлие снизу у хорошо развитых удлиненных побегов, а при изучении зоны кущения – её среднее междоузлие. Срезы (толщина 10-30 мк) проводили на микротоме. Для фо-

тографирования и зарисовки использовали свежий материал. При камеральной обработке изучали вопросы морфологии отдельных структур. Всего было исследовано в полевых условиях свыше 30 видов и более 100 их форм. При выделении типов побегов, наряду с морфологическими признаками, изучали фитоценотические особенности, в определенной степени учитывали анатомическое строение, химический состав, а также место побегов в структуре особей, их отрастание, продуктивность и кормовую ценность. Учитывали также степень развития побега, длительность его жизни, розеточность, направление и характер роста, местоположение. В результате обработки материала выявлены некоторые закономерности развития побегов и формирования особей в пределах отдельных жизненных форм [13, 14].

Анатомический метод применяли при изучении некоторых особенностей строения стеблей отдельных типов побегов различных тропических злаков; работа проводилась в лаборатории цитоэмбриологии Сухумской станции ВИРа.

При маршрутных исследованиях проводили сбор гербарного материала и изучали структуру побегов у различных жизненных форм. Собранный материал анализировали с целью выявления структурных особенностей отдельных биоморф. Злаки собирали в прибрежной зоне Абхазии и в окрестностях Ашхабада, Баку, Явана. Просмотрен также гербарий злаков Ботанического института АН СССР (г. Ленинград), ВИРа, институтов ботаники Туркменистана, Узбекистана, Таджикистана, Азербайджана, Грузии; ботанических садов (Сухуми, Ашхабад); геофака МГУ; Хартумского университета в Судане; Центрального и Гаванского университетов на Кубе (свыше 700 видов). Полевыми, маршрутными и лабораторными исследованиями было охвачено около 1500 видов. Для сравнения привлекались результаты исследований других авторов [23, 26].

Развитие злаков изучали следующим образом: отмечали сроки посева (или отрастания) и наступление отдельных фенофаз. На первом году жизни каждые 2-3 дня посева осматривали и учитывали изменения, в последующие годы проводили обследования моно- и полидоминантных травостоев. При изучении морфологических изменений в период вегетации растений выделяли следующие фазы: в вегетационном цикле – прорастание (укоренение) или отрастание, кущение, выход в трубку; в генеративном цикле – выметывание, цветение, плодоношение, окончание вегетации. Развитие злаков изучали на примере важнейших в хозяйственном отношении кормовых видов. Наблюдения за развитием растений по сезонам года проводили на участках стационаров сеяных и естественных пастбищ на Кубе, в бывшем СССР, в Судане, в Средней Азии и Закавказье [14, 15].

ЛИТЕРАТУРА

1. Абдулов Н.П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. – Л.: Наука, // Тр. По прикл. бот., ген. и сел., прил. 44. – 1931. – 428 с.
2. Белюченко И.С. Интродукция тропических кормовых злаков. – Краснодар: Изд-во КГАУ, 1992. – 56 с.
3. Белюченко И.С. Научные основы интродукции тропических злаков // В сб.: Полезные раст. троп., субтроп. и персп. их интрод. в южные районы СССР. – М.: УДН, 1984. – С. 92-112.
4. Белюченко И.С. Перспективы развития кормопроизводства в субтропиках СССР в связи с интродукцией кормовых растений // Растительные ресурсы. – 1987. – Вып. 2. – С. 112-119.
5. 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.
6. 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.
7. Белюченко И.С. Теоретические аспекты интродукции тропических злаков // Матер. науч.-теор. конф. «Основы повыш. продукт. с.-х. развив. стран». – М.: УДН, 1985. – С. 28-29.
8. Белюченко И.С. Тропические кормовые злаки. – М.: Изд. УДН, 1990. – 124 с.
9. Белюченко И.С. Эволюционная экология. – Краснодар, 2001. – 504 с.
10. Белюченко И.С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции растений // Биол. вестник. – Харьков, 2004. – № 8. – С. 79-83.
11. Белюченко И.С. Экологические аспекты интродукции растений на современном этапе // Экол. Вестник Сев. Кавказа, – 2007. – Т. 3. – № 2. – С. 5-15.

12. Белюченко И.С. Экологические аспекты интродукции тропических и субтропических кормовых растений // Экологические аспекты троп. агрономии. – М.: УДН, 1980. – Вып.15. – С. 34-52.
13. Белюченко И.С., Бланко Ф. Гарсия Р. и др. Опыт интродукции и внедрения в производство новых кормовых растений на Кубе // Растительные ресурсы. – 1979. – № 4. – С. 588-596.
14. Белюченко И.С., Мустафаев Б.А. Интродукция растений как метод расширения видового состава культурных фитоценозов в южных районах СНГ // Экол. Вестник Сев. Кавказа, – 2013. – Т. 9. – № 4. – С. 73-89.
15. Белюченко И.С., Синьковский Л.П. Интродукция субтропических кормовых злаков на юге СССР // Вестник с.-х. науки. – 1990. – № 4. – С. 109-119.
16. Вильямс В.Р. Естественнонаучные основы луговодства, или луговедение. – М., 1922. – 298 с.
17. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Прикл. бот., генетт., сел., 1915. – Т. 8. – № 10-11. – С. 1113-1464.
18. Дмитриев А.М. Луговодство с основами луговедения. – М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. – 408 с.
19. Попов М.Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.
20. Работнов Т.А. Биологические и экологические основы рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ // В кн.: Природные сенокосы и пастбища. – М., 1963. – С. 11-93.
21. Рожевец Р.Ю. Злаки. – М.: Сельхозиздат, 1937. – 638 с.
22. Рожевец Р.Ю. Система злаков в связи с их эволюцией // В кн.: Тр. БИНа, 1946. – С. 25-40.
23. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70. – № 2. – С. 67-81.
24. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М., 1971. – 358 с.
25. Смелов С.П. Биологические основы луговодства. – М.: Колос, 1966. – 367 с.
26. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
27. Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (Poaceae) // Бот. журн. – 1969. – Т. 54. – №3. – С. 361-375.
28. Шенников А.П. Луговая растительность СССР // В кн.: Растительность СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – Т. 1. – С. 429-647.
29. 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.
30. 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.
31. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. Studia i mater, Krakov, 1977. – № 2. – P. 23-42.
32. Beliuchenko I.S. The tillering process and its evolution in Graminaceae Family. - In; Summ. Papers Intern. Conf. "Intensive pasture management – economic and animal production", Hungary, Debrecen, 1983. – P. 16-17.
33. Beliuchenko I.S. The yield structure of forage grasses in monodominant stands. - Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1978. – V. 16. – №. 2. – P. 121-135.
34. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides end eragrostoides. Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – № 3. – P. 311-320.

35. 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.
36. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // Экол. Вестник. Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 104-111.
37. Bews J. The worlds grasses. London, 1929. – 408 s.
38. Bogdan A.V. Breeding behaviour of *Cenchrus ciliaris* in Kenya. – East Afric. Agr. For. J., 1961. – V. 26. – №4. – P. 241.
39. Browder L.V., Michielin A.P., Bastidas A.R.. Respuesta del pasto Pangola (*Digitaria decumbens* Stent) a diferentes candidatas y frecuencias de aplicacion de nitrógeno en Kolombia. – Agr. Trop., 1964. – V. – 18. – № 7. – P. 392-421.
40. Chippindall L.K.A. A guide to the identification of grasses in South Africa. – 1955. – P. 1-527.
41. Cugnac A. de Recherches sur les glucides des Graminees. – Ann. Sci., Nat., 1931. – № 13. – P. 38.
42. Duval-Jouve J. Histotaxia des feuilles de Graminees. – Ann. Sci. Nat., 1985. Ser.16. – №1.
43. Hackel E. Andropogoneae in D.C.Monogr.Phanerogon., VI, 1989. – 117 s.
44. Hertley W. The global distribution of tribes of the Gramineae in relation to historical and environmental factors. – Austral. J. Bot., 1954. – V. 2.– № 1. – P. 23-47.
45. Horrel C.R. Herbade plants of Serere, Ugand. – East Afric. Agric. For. J., 1963. V. 28. – № 3. – P. 174-180.
46. Jacques-Felix H. Les graminee d'tropicale. Paris, IRAT, Bull. Scietifique, 1962. –№ 1.– 343 p.
47. Langer R. H. M. Tillering in herbage grasses. – Herb. Abstr., 1963. – V. 33. – № 3. – P. 141-148.
48. McWilliam J.R. Cytogenetics. – In: Grasses and Grassland, London, 1964. – P. 154-167.
49. Raunkiaer C. The life form of plants nd statistical plant geography. Oxford, 1934. – 632 p.
50. Schuster J. Uber die Motphologie der Grasblute. Flora C. – 1910. – P. 213-266.
51. Schwendener S. Das mechanische prinzip in Bau der Monocotylen. Leipzig, 1874. – 230 p.
52. Volkart A., Kirchner O. Gramineae. – In: Rirchner O., Loew E., Schroester C. “Lebenageschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas”. 1913. Bd.1, abt.3. – 417-512.
53. Weinmann H. Underground development end reserves of grses. – J. Brit. Grassid. Soc., 1948. – V. 3. – № 2. – P. 115-140.

References

1. Abdulov N.P. Kario-sistematicheskoe issledovanie semejstva zlakov. – L.: Nauka, // Tr. Po prikl. bot., gen. i sel., pril. 44. – 1931. – 428 s.
2. Beljuchenko I.S. Introdukcija tropicheskikh kormovyh zlakov. – Krasnodar: Izd-vo KGAU, 1992. – 56 s.
3. Beljuchenko I.S. Nauchnye osnovy introdukcii tropicheskikh zlakov // V sb.: Poleznye rast. trop., subtrop. i persp. ih introd. v juzhnye rajony SSSR. – M.: UDN, 1984. – S. 92-112.

4. Beljuchenko I.S. Perspektivy razvitija kormoproizvodstva v subtropikah SSSR v svjazi s introdukciej kormovyh rastenij // Rastitel'nye resursy. – 1987. – Vyp. 2. – S. 112-119.
5. Beljuchenko I.S. Predvaritel'nye rezul'taty introdukcionnogo izuchenija panikoidov i jeragrostoidov v juzhnyh rajonah SSSR // V kn.: Jekologicheskie aspekty tropicheskoj agronomii. – M.: Izd-vo UDN, 1980. – S. 30-54.
6. Beljuchenko I.S. Slozhnye komposty kak istochnik rasshirenija jekologicheskikh nish kul'turnyh rastenij v sisteme pochvennogo pokrova // Problemy rekul'tivacii ot-hodov byta, promyshlennogo i sel'skohozjajstvennogo proizvodstva. – Krasnodar, 2013. – S. 12-14.
7. Beljuchenko I.S. Teoreticheskie aspekty introdukcii tropicheskikh zlakov // Mater. nauch.-teor. konf. «Osnovy povysh. produkt. s.-h. razviv. stran». – M.: UDN, 1985. – S. 28-29.
8. Beljuchenko I.S. Tropicheskie kormovye zlaki. – M.: Izd. UDN, 1990. – 124 s.
9. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnaja jekologija. – Krasnodar, 2001. – 504 s.
10. Beljuchenko I.S. Jevoljucionno-jekologicheskie osnovy prakticheskoj introdukcii rastenij // Biol. vestnik. – Har'kov, 2004. – № 8. – S. 79-83.
11. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie aspekty introdukcii rastenij na sovremennom jetape // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza, – 2007. – T. 3. – № 2. – S. 5-15.
12. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie aspekty introdukcii tropicheskikh i subtropicheskikh kormovyh rastenij // Jekologicheskie aspekty trop. agronomii. – M.: UDN, 1980. – Vyp.15. – S. 34-52.
13. Beljuchenko I.S., Blanko F. Garsija R. i dr. Opyt introdukcii i vnedrenija v proizvodstvo novyh kormovyh rastenij na Kube // Rastitel'nye resursy. – 1979. – № 4. – S. 588-596.
14. Beljuchenko I.S., Mustafaev B.A. Introdukcija rastenij kak metod rasshirenija vidovogo sostava kul'turnyh fitocenzov v juzhnyh rajonah SNG // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza, – 2013. – T. 9. – № 4. – S. 73-89.
15. Beljuchenko I.S., Sin'kovskij L.P. Introdukcija subtropicheskikh kormovyh zlakov na jube SSSR // Vestnik s.-h. nauki. – 1990. – № 4. – S. 109-119.
16. Vil'jams V.R. Estestvennonauchnye osnovy lugovodstva, ili lugovedenie. – M., 1922. – 298 s.
17. Vysockij G.N. Ergenja. Kul'turno-fitologicheskij ocherk // Tr. Prikl. bot., genett., sel., 1915. – T. 8. – № 10-11. – S. 1113-1464.
18. Dmitriev A.M. Lugovodstvo s osnovami lugovedenija. – M.: OGIZ-Sel'hozgiz, 1948. – 408 s.
19. Popov M.G. Osnovy florigenetiki. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. – 135 s.
20. Rabotnov T.A. Biologicheskie i jekologicheskie osnovy racional'nogo ispol'zovanija i uluchshenija senokosov i pastbishh // V kn.: Prirodnye senokosy i pastbishha. – M., 1963. – S. 11-93.
21. Rozhevec R.Ju. Zlaki. – M.: Sel'hozizdat, 1937. – 638 s.
22. Rozhevec R.Ju. Sistema zlakov v svjazi s ih jevoljuciej // V kn.: Tr. BINA, 1946. – S. 25-40.
23. Serebrjakov I.G., Serebrjakova T.I. O dvuh tipah formirovanija kornevishh u travjani-styh mnogoletnikov // Bjul. MOIP. Otd. biol. – 1965. – T. 70. – № 2. – S. 67-81.
24. Serebrjakova T. I. Morfogenez pobegov i jevoljucija zhiznennyh form zlakov. – M., 1971. – 358 c.
25. Smelov S.P. Biologicheskie osnovy lugovodstva. – M.: Kolos, 1966. – 367 s.
26. Cvelev N.N. Zlaki SSSR. – L.: Nauka, 1976. – 788 s.

27. Cvelev N.N. Nekotorye voprosy jevoljucii zlakov (Poaceae) // Bot. zhurn. – 1969. – T. 54. – №3. – S. 361-375.
28. Shennikov A.P. Lugovaja rastitel'nost' SSSR // V kn.: Rastitel'nost' SSSR. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1938. – T. 1. – S. 429-647.
29. 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.
30. 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.
31. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. Studia i mater, Krakov, 1977. – № 2. – R. 23-42.
32. 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.
33. Beliuchenko I.S. The yield structure of forage grasses in monodominant stands. - Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1978. – V. 16. – № 2. – P. 121-135.
34. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides end eragrostoides. Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – № 3. – P. 311-320.
35. 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.
36. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // Jekol. Vestnik. Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 104-111.
37. Bews J. The worlds grasses. London, 1929. – 408 s.
38. Bogdan A.V. Breeding behaviour of Cenchrus ciliaris in Kenya. – East Afric. Agr. For. J., 1961. – V. 26. – №4. – P. 241.
39. Browder L.V., Michielin A.P., Bastidas A.R.. Respuesta del pasto Pangola (Digitaria decumbens Stent) a diferentes candidates y frecuencias de aplicacion de nintrogeno en Kolombia. – Agr. Trop., 1964. – V. – 18. – № 7. – P. 392-421.
40. Chippindall L.K.A. A guide to the identification of grasses in South Africa. – 1955. – P. 1-527.
41. Cugnas A. de Recherches sur les glucides des Graminees. – Ann. Sci., Nat., 1931. – № 13. – P. 38.
42. Duval-Jouve J. Histotaxia des feuilles de Graminees. – Ann. Sci. Nat., 1985. Ser.16. – №1.
43. Hackel E. Andropogoneae in D.C.Monogr.Phanerogon., VI, 1989. – 117 s.
44. Hertley W. The global distribution of tribes of the Gramineae in relation to historical and environmental factors. – Austral. J. Bot., 1954. – V. 2.– № 1. – P. 23-47.
45. Horrel C.R. Herbade plants of Serere, Ugand. – East Afric. Agric. For. J., 1963. V. 28. – № 3. – P. 174-180.
46. Jacques-Felix H. Les graminee d'tropicale. Paris, IRAT, Bull. Scietifique, 1962. –№ 1.– 343 p.
47. Langer R. H. M. Tillering in herbage grasses. – Herb. Abstr., 1963. – V. 33. – № 3. – P. 141-148.
48. McWilliam J.R. Cytogenetics. – In: Grasses and Grassland, London, 1964. – P. 154-167.
49. Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. – 632 p.
50. Schuster J. Uber die Motphologie der Grasblute. Flora C. – 1910. – P. 213-266.

51. Schwendener S. Das mechanische prinzip in Bau der Monocotylen. Leipzig, 1874. – 230 p.
52. Volkart A., Kirchner O. Gramineae. – In: Rirchner O., Loew E., Schroester C. “Lebenage-schichte der Blütenpflansen Mitteleuropas”. 1913. Bd.1, abt.3. – 417-512.
53. Weinmann H. Underground development end reserves of grses. – J. Brit. Grassid. Soc., 1948. – V. 3. – № 2. – P. 115-140.