

УДК 581.4:581.19

UDC 581.4:581.19

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОБИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ ЗЛАКОВ**MORPHOLOGICAL AND CYTOBIOCHEMICAL BASIS OF SHOOT FORMATION OF CEREALS**

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

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

Процесс побегообразования злаков связан с формированием у растений зоны укороченных междоузлий и закладкой почки определенной емкости и завершается переходом их в рост и формированием урожая надземной массы. Процесс побегообразования делится на три фазы – подготовительную, скрытую и видимого кушения, каждая из которых отличается своеобразному морфологическими и цитобioхимическими особенностями в развитии

Process of shoot formation of cereals is associated with the formation of zone shortened internodes, establishes buds certain capacity and completes transition by growth and formation of crop aboveground mass of each individual. Process of shoot formation is divided into three phases - preparatory, hidden and visible tillering, each of which is different peculiar morphological and cytobiochemical development

Ключевые слова: ПОДГОТОВИТЕЛЬНАЯ ФАЗА, СКРЫТОЕ КУШЕНИЕ, ВИДИМОЕ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ, УГЛЕВОДНО-БЕЛКОВЫЙ ОБМЕН, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАЗЫ

Keywords: PREPARATORY PHASE, CONCEALED TILLERING, VISIBLE TILLERING, CARBON-PROTEIN METABOLISM, PHYSIOLOGICAL PROCESSES, ENVIRONMENTAL PHASE

Введение. Изучению процесса ветвления посвящено много исследований, но лишь в некоторых работах затрагиваются его теоретические аспекты [1, 50, 23]. Недостаточно изученным остается регулирование процесса ветвления. Несостоятельность выдвинутой Леопольдом [42] и поддержанной рядом физиологов идеи апикального (гормонального) доминирования кушения у злаков показана Н.Г. Рытовой [47]. Недостаточно убедительной является также идея листового доминирования в кушении злаков в вегетативной фазе [47].

На основе анализа данных литературы и собственных исследований различных аспектов ветвления злаков нами предложена цитобioхимическая гипотеза регулирования этого процесса, базирующаяся на особенностях митотической активности клеток меристематических тканей в зависимости от углеводно-белкового обмена, соотношения различных классов ростовых веществ и обеспеченности особей водой и элементами питания [7, 8]. В настоящей статье на основе выдвинутой гипотезы рассмотрены

особенности ветвления побега злака, формирование его зоны кущения, перехода в рост боковых почек и т. д. Проанализированы также эволюционные аспекты процесса ветвления.

Ветвление побега. Начало процесса ветвления мы связываем с формированием у злака зоны укороченных междоузлий, а обособление последних – с образованием зерновки и закладкой почки определенной емкости (боковой почки в пазухе листа); завершается процесс кущения переходом в рост боковых почек (таблица).

Таблица. Схема процесса побегообразования злака

Фаза процесса кущения	Морфофизиологические этапы развития	Обусловленность	
		внутренними процессами	внешними факторами
Подготовительная	Формирование почечки зародыша (пазушной почки побега)	Накопление ингибиторов типа АБК	Влажность и плодородие почвы, температура
Скрытого кущения	Прорастание зародышевой почечки (пазушной почки побега)	Гидролиз ингибиторов, образование гиббереллинов, углеводно-белковый обмен	Влажность и температура почвы, освещенность
	Формирование листьев и укороченных междоузлий зоны побегообразования	Фоторегуляция, углеводно-белковый обмен и соотношение различных классов ростовых веществ	Влажность, температура, плодородие почвы, качество света
	Формирование боковых почек и рост побегов	Углеводно-белковый обмен, соотношение цитокининов и ауксина	Влажность, температура, плодородие почвы, обеспеченность CO ₂ , O ₂
	Формирование зачатков придаточных корней	Углеводно-белковый обмен, соотношение цитокининов и ауксина	Влажность, температура, плодородие почвы, обеспеченность CO ₂ , O ₂
Видимого кущения	Переход боковых почек в видимый рост	Углеводно-белковый обмен, накопление цитокининов	Плодородие и влажность почвы, обеспеченность CO ₂ , O ₂

Процесс кущения побега разделен на три фазы: подготовительную, скрытого и видимого кущения, характеризующиеся своеобразным морфофизиологическим развитием, отражающим глубокие внешние и внутрен-

ние изменения в жизнедеятельности особи. Прохождение отдельных фаз, безусловно, регулируется генным аппаратом, предусматривающим определенную гомеостатичность в развитии организма под действием факторов жизненной среды. В рамках обусловленной гомеостатичности организма осуществляется регулирование кущения по фазам внутренними процессами (энергетическими и физиологическими) и внешними экологическими факторами [4, 5, 6, 7, 8, 9].

Подготовительная фаза, закладывающая основу процесса ветвления, включает формирование почечки зерновки и ее дозревание в период покоя. Эта фаза обуславливается генетическими особенностями вида, интенсивностью углеводно-белкового обмена материнской особи, накоплением ингибиторов типа АБК, а также плодородием почвы, условиями увлажнения, температуры и освещенности.

Фаза скрытого кущения обеспечивает формирование основных структур зоны кущения – зачатков корней, листьев, укороченных междоузлий, боковых почек и обуславливается в определенных условиях тепла и влаги гидролизом ингибиторов в семени, образованием и активизацией гиббереллинов, углеводно-белковым обменом, фоторегуляторной системой, а также плодородием почвы, влажностью, температурой, качеством света, обеспеченностью углекислым газом и кислородом.

Фаза видимого кущения, определяющая продуктивность особей, сопровождается переходом боковых почек в рост и обуславливается видовыми особенностями, усилением белково-углеводного и фосфорного обмена, накоплением цитокининов, а также обеспеченностью растений элементами питания, водой, углекислым газом и кислородом.

Морфофизиологические этапы развития процесса кущения обусловлены прежде всего внутренними процессами, причем на каждой фазе кущения в регуляцию вступают соответствующие фитогормоны и ингибиторы на фоне активного углеводно-белкового обмена в растениях. Рассеян-

ное ветвление побегов определяется видовыми особенностями, но в большей степени (особенно образование апогеотропных побегов), чем кущение, зависит от обеспеченности особей водой и элементами питания [10, 11].

Таким образом, процесс ветвления в целом (от формирования почечки зародыша в зерновке до обособления зоны кущения и перехода в рост ее боковых почек) регулируется цитобioхимическими процессами, обусловливаемыми коррелятивными взаимоотношениями биохимических реакций (в основном углеводно-белковый обмен и соотношение в отдельные периоды разных классов гормонов) и цитологической (митоз) активности организма, зависимых в значительной степени от условий среды. Предлагаемая гипотеза процесса кущения дает возможность объяснить основные морфогенетические изменения, происходящие в растении.

Образование зоны побегообразования. В период созревания зерновок злаков происходит формирование их зародышей, уровень развития которых обуславливается условиями среды (плодородие, влажность почвы и т. д.). Во влажные годы почечки зародышей зерновок отдельных видов нередко прорастают «на корню». Быстрое прорастание (без периода покоя) зерновок приходилось наблюдать у слоновой травы и сахарного тростника на Кубе. В период покоя семян (например, при хранении) происходит «физиологическое дозревание» сформировавшихся почек, снижается активность клеток меристемы специфическими физиологическими процессами в цитоплазме, не способствующими преобразованию ядра. Переход зерновок в состояние покоя сопровождается накоплением в них (в основном в оболочках) большого количества ингибиторов (типа АБК – абсцизовой кислоты), блокирующих синтез мРНК и белков [13, 16].

При определенной температуре и увлажнении зерновка злака поглощает много воды, что приводит к заметным химическим изменениям, стимулирующим в точках роста митотическую активность [12]; в зародыше

ингибиторы разрушаются, превращаясь в гликозиды, или высалаживаются водой; синтезируются активирующие рост гормоны, по-видимому, в основном гиббереллины; в зародыше начинается синтез новых белков, а также мРНК, если последняя не образовалась во время развития семени и не присутствует в зародыше; мРНК кодирует, очевидно, ферменты, участвующие в расщеплении запасных веществ, как только зерновка начинает поглощать воду. В меристематических клетках, куда поступают продукты гидролиза, нарушается соотношение цитоплазмы и ядра по массе, повышается биохимическая и биофизическая активность структур цитоплазмы, изменяется ее давление на ядро, происходит деление клеток и семена прорастают [20, 29].

Формирование листьев в зоне кущения отличается определенной специфичностью. Первый лист образуется еще в почечке и имеет весьма ограниченный запас митотически активных клеток. При прорастании почечки первый лист быстро появляется на дневной поверхности. После воздействия красного света на этиолированный лист часть его фитохрома (Φ_k) переходит в форму ($\Phi_{ок}$), регулирующую многие биофизические, биохимические, гистологические и морфологические процессы в растении. При этом изменяется активность и количество ферментов и гормонов, развиваются хлоропласты из этиопластов, активизируется синтез хлорофилла и т. д. Время, в течение которого идет рост первого листа, незначительное: от прорастания почечки до выхода на свет листа проходит несколько часов. Лист принимает световой сигнал, который с участием фотохромной системы обуславливает перестройку всей трофики формирующейся особи. Имеет место субстратная специфичность органических веществ. Например, у сахарного тростника передвижение веществ имеет такую последовательность: аминокислоты, затем глюкоза и сахара. Свет влияет на отток ассимилятов из хлоропластов через какие-то недостаточно изученные механизмы, которые детерминируют реакции, определяющие эвакуацию assi-

миятов из листа. Например, при освещении скорость оттока ассимилятов из листьев кукурузы заметно возрастает и достигает до 200 см/ч [35, 36].

Свет принимает участие в регуляции многих процессов, и это является важным, генетически закрепленным свойством растений. Свет активирует работу хлорофилла, стимулирует оксидазу индолилуксусной кислоты, а последняя дезактивирует ауксин. Свет усиливает в процессе фотосинтеза образование сахаров и аминокислот [41]. Соотношение и характер использования формирующихся в процессе фотосинтеза сахаров и белков зависит от потребности в них растений, возраста и состояния последних, а также жизненных условий. Основная часть продуктов фотосинтеза направляется в стебли: от первых листьев их переходит больше, чем от сформировавшихся позже [44].

«Белковые очаги» в виде боковых и апикальных почек влияют на тургор, осмотическое давление и направление транспорта продуктов метаболизма растений. Транспортные (низкомолекулярные) формы сахаров направляются в первую очередь к участкам накопления аминокислот (меристематические зоны), где изменяют концентрацию цитоплазмы и соотношение массы цитоплазмы и ядра. Ауксин, синтезируемый апикальной зоной стебля и первыми листьями путем ферментативного превращения трептофана, очевидно, образуется в низкой концентрации, и его воздействие на рост побеговых структур менее эффективно, чем корней. Наоборот, наблюдается ингибирование роста всех структур фитомера, лист которого получил световой сигнал, Митозы меристематических клеток у первых фитомеров идут быстро, но их число, видимо, весьма незначительно. Это обусловлено, во-первых, возрастом листа, во-вторых, низкой стимулирующей активностью ростовых веществ, в-третьих, увеличением углеводов в меристематических клетках, изменением в связи с этим соотношения ядра и цитоплазмы и резким замедлением, а затем и прекращением митозов. Вследствие этого пластинка и влагалище первого листа остаются са-

мыми короткими, а продолжительность их активной жизнедеятельности весьма незначительна. Второй лист моложе первого и относительно дольше растет в темноте (во влагалище первого листа) до получения светового сигнала. Таким образом, продлевается активность его меристем, а образуемые структуры отличаются большими размерами. Третий лист имеет больше времени активного темнового роста до получения светового сигнала, четвертый еще больше и т. д. Кроме того, усиливается эффективность ростовых веществ (ауксина и гиббереллинов) в связи со снижением их концентрации.

Таким образом, рост листьев определяется продолжительностью темнового периода вегетации, возрастом, фотосинтетической активностью листа и продолжительностью расходования продуктов ассимиляции на ростовые процессы, условием вегетации (высокие и низкие температуры, засуха замедляют митоз и укорачивают структуры фитомеров), концентрацией ростовых веществ (соотношением стимуляторов и ингибиторов) и т.д. Обособление укороченного участка зоны кущения, на наш взгляд, вызвано, во-первых, условиями образования зерновки, ее прорастания и начала формирования особи; во-вторых, физиологическим состоянием меристематических клеток апекса почечки, развитие которых информативно (через ДНК) направлено на образование определенных морфологических структур; в-третьих, различиями в числе митотически активных клеток в зоне интеркалярной меристемы; в-четвертых, продолжительностью и уровнем обособления участка интеркалярной меристемы; в-пятых, продолжительностью «темновой фазы» роста соответствующего листа.

Междоузлия зоны кущения, образованные метамерами почечки, являются самыми короткими, а последующие, заложение которых в апексе будет проходить в период формирования вегетативных структур образующейся особи, заметно удлиняются. В зоне кущения не только разных видов, но и особей одного вида число фитомеров и их параметры – величины

непостоянные. Различия между видами обусловлены их внутренними и внешними характеристиками. Вариация числа укороченных междоузлий в базальной зоне особей связана с условиями образования семян. Например, при посеве щуплых зерновок число укороченных междоузлий и образующихся побегов меньше, чем у побегов, которые появились из полноценных зерновок [44, 45, 48, 50].

В нижней части почечки обособляются метамеры с листовыми зачатками, а в верхней структуры выражены слабо. Это четко просматривается на схемах продольных срезов при анатомо-гистологическом анализе [1]. Различия в формах зоны кущения связаны с видовыми особенностями злаков и прежде всего со структурой почечки зерновки. Сжатая зона кущения образуется у тех видов, которые имеют в структуре почечки значительное число обособленных фитомеров, растянутая – у видов с малым числом обособленных фитомеров и т.д.

Формирование зоны кущения обуславливается также фоторегуляцией и углеводно-белковым обменом. При затенении побегов междоузлия их базальной зоны удлиняются [43]. Это свидетельствует о том, что свет выступает в качестве основного регулирующего фактора роста междоузлий и других структур. Скорее всего, меристематические участки междоузлий получают сигнал при поступлении продуктов фотосинтеза листьев (сахара, белки), которые направляются до конечных путей фитомера, каковыми являются узлы и междоузлия. Углеводы передвигаются довольно быстро (до 2 м/ч): от времени образования в первом листе до их появления в междоузлии проходит около 1 мин; образование и передвижение ростовых веществ, особенно ауксина, происходит менее интенсивно (около 1 см/ч), и тот же путь ауксины проходят за 4-5 ч. Поэтому стимулирующее влияние незначительное.

Углеводы накапливаются во всех клетках весьма активно, их концентрация резко повышается в клетках вставочных меристем, при этом

приостанавливаются митозы этих клеток и они превращаются в запасающие. Однако низкие концентрации ауксина стимулируют митотическую активность в перицикле, способствуя закладке зачатков придаточных корней, а цитокинины способствуют закладке боковых почек. Косвенно это подтверждается данными наших исследований динамики сахаров (моно- и суммы) у травы Колумба в процессе развития от прорастания семян до перехода в фазу видимого кущения. Поскольку число митотически активных клеток во вставочных меристемах первых междоузлий незначительное, то митозы их клеток прекращаются быстрее, чем в листовых структурах. Такая последовательность в росте структур генетически обусловлена и коррелирует с внутренним состоянием организма (обменный режим) и внешними факторами (прежде всего светом, определяющим интенсивность газообмена CO_2 , и качеством продуктов фотосинтеза).

Первое междоузлие, отличающееся наименьшим периодом активности меристематических клеток, остается самым коротким; второе и последующие, имеющие больший отрезок времени активности вставочных меристем, отличаются последовательным удлинением с более поздней дифференциацией тканей. Ранняя дифференциация склеренхимы в междоузлиях зоны кущения объясняется Е. М. Ипполитовой [27] отсутствием в них интеркалярного роста в длину.

Листовые зачатки образуются в результате периклиналильных делений двух наружных слоев (дерматогена и гиподермиса) меристемы [1], а боковые почки закладываются в клетках субгиподермиса ниже основания верхнего листа. По нашим наблюдениям, у сахарного тростника боковые почки закладываются одновременно с обособлением листовых зачатков соответствующего фитомера. Вascularные связи почки с ее листом устанавливаются довольно рано [15].

Размерность почек (длина, масса) отдельных метамеров зоны кущения возрастает снизу вверх и коррелирует с аналогичными показателями

пластинок, влагалищ и междоузлий соответствующих фитомеров (наши данные по тростнику, траве Колумба и т. д.). В разреженных травостоях в зоне кущения злаков формируются развитые почки, способные перейти в рост, а в загущенных нижние почки зоны кущения, особенно у низкорослых видов, остаются недоразвитыми. Основной причиной их недоразвитости является недостаток питательных веществ и концентрация всех резервов особи для обеспечения жизнедеятельности осевого побега и предоставления ему возможности выполнения основной стратегической задачи – сформировать соцветие и образовать семена.

Придаточные корни фитомеров начинают закладываться одновременно с боковыми почками или несколько позже из клеток гиподермиса на уровне почки одним-двумя кругами-кольцами. Зачатки корней у некоторых злаков можно обнаружить у первых метамеров зоны кущения при завершении формирования двух-трех вышерасположенных фитомеров, а у последующих – при завершении формирования соответствующего фитомера, что подтверждается нашими наблюдениями за развитием растений травы Колумба и сахарного тростника (Кубань). При неблагоприятных условиях корневые зачатки на поверхности не обнаруживаются и придаточные корни не образуются. Таким образом, формирование основных структур зоны кущения определяется видовыми (генетически закрепленными) особенностями злаков и условиями их вегетации и регулируется коррелятивными взаимоотношениями цитологического (митотического) и биохимического (углеводно-белковый обмен и динамика ростовых веществ) процессов.

Рост боковых почек. Среди физиологов бытует мнение, что развитие боковых побегов подчинено гормональной регуляции [12]. Действительно, в искусственных условиях среда обитания отличается от природной и введение отдельных гормонов в растение приводит к заметному изменению в его развитии. Но «потребность растения в гормонах обычно

чрезвычайно мала, и в большинстве случаев гормоны синтезируются в достаточных количествах самим растением. Решающим критерием является миграция гормона из зоны синтеза к месту его действия, где он выступает в качестве «химического курьера». К тому же гормоны являются сами продуктами обмена растений, в первую очередь, углеводно-белкового» [40].

Предложенная Г. Клебсом [40] углеводно-азотная гипотеза развития организма оказалась неприемлемой для аргументации особенностей вегетации короткодневных растений. Выдвинутая теория гормонального развития [54] многими исследователями используется для объяснения процесса кущения злаков [23, 42, 22 и др.]. Аргументирование несостоятельности этой теории для объяснения процесса кущения бореальных злаков в вегетативной фазе дан Н.Г. Рытовой [47]. Переход злаков к кущению, скорее, является результатом синтеза растениями органических веществ, активности общего и прежде всего углеводно-белкового обмена. В силу различных обстоятельств, и в первую очередь, обеспеченности элементами питания, «созревание» боковых почек (состояние, при котором почка способна перейти в рост) обычно отстает от развития остальных структур соответствующего фитомера. Первыми переходят в рост почки, «созревание» которых совпадает с завершением развития всех структур соответствующего фитомера: они имеют наибольший запас белков, что обуславливает направление к ним основных транспортных потоков как от своего листа, так и от листьев других фитомеров. Это хорошо прослеживается в опытах Inosaka [19], проводившего исследования на рисе с введением в растения P^{32} и установившего неравномерность распределения адсорбированного фосфора. Например, основное количество фосфора, поглощенного четвертым листом, получали структуры соответствующего фитомера, затем наиболее активно растущие вышерасположенные, а наименьшее количе-

ство фосфора поступало в нижерасположенные медленно растущие фитомеры.

Нижние (одна-две) почки зоны кущения характеризуются малой емкостью. Они формируются в начальный период становления особи, когда ощущается недостаток продуктов фотосинтеза и митозы их меристематических клеток проходят медленно. Если из этих почек образуются корневища, то их рост обеспечивается поступлением из листьев продуктов фотосинтеза. Верхняя часть побега остается молодой активной структурой с боковыми почками, способными перейти в рост. В нижней части корневища наблюдается отложение в запас продуктов фотосинтеза, превращение клеток в запасающие. Если боковые почки не перейдут в рост сразу, то спустя некоторое время они теряют эту способность и переходят в запасающие.

В верхней части почки концентрация углеводов и соотношение углеводов и белков в силу активного митотического деления апекса дольше поддерживаются в благоприятном для этого процесса режиме. Это можно наблюдать у сахарного тростника, слоновой и гватемальской трав, побеги которых формируются длительное время (свыше 2-4 мес). Апикальные участки боковых почек и корневых зачатков нижних фитомеров превращаются в резервуары углеводов, главным образом сложных полисахаридов (крахмала, гемицеллюлозы и т. д.), и теряют способность к прорастанию при посадке. Для посадки поэтому используют средние и верхние отрезки стеблей, меристематические участки которых еще не потеряли способности к митотическому делению.

У тропических злаков в пазухе листа надземного фитомера иногда образуется от двух до шести почек. Такие случаи наблюдаются у *Eragrostis curvula*, *Panicum antidotale*, *Pennisetum purpureum* и т. д. Этот феномен встречается в отдельные годы, очевидно, при сочетании особых условий, влияющих на процессы митоза субгиподермальных слоев и значительно

увеличивающих очаги, которые накапливают массу меристематических тканей и дают начало новым почкам. В таких случаях количество зачатков корней в зоне метамера обычно заметно снижается.

С переходом почки в удлинённый листоносный побег, способный к «самообеспечению», основной транспортный поток материнского побега переключается на следующие меристематические «точки» (боковые почки). Стимулирование или ингибирование роста боковых почек исходит из конкурентного действия двух ростовых гормонов: ауксина, идущего от апекса, и цитокинина, поступающего, вероятно, из корней. Цитокинин необходим для начала митоза. Для непрерывного деления клеток требуется постоянный синтез белков. Цитокинин не ускоряет синтез белков, но замедляет их расщепление. Среднее молярное отношение цитокинина и ауксина активирует клеточное высокое деление, обуславливает закладку тканей, а низкое – корней [12]. Если условия благоприятные, то «стратегией» особи обуславливается переход в рост всех боковых почек. При неблагоприятных условиях часть почек не переходит в рост: из-за нехватки воды и питательных веществ слаборазвитые почки постепенно теряют тургор, способность к делению и потому не влияют на направление транспортных потоков и превращаются в запасающие.

Обычно в рост переходит две-три почки одновременно. Благоприятные условия температуры, влажности, пищевого режима, углекислого газа и кислорода обеспечивают высокую энергию кущения и сокращение его продолжительности у каждого побега. При неблагоприятном режиме растение испытывает недостаток в элементах питания, которые в силу основной стратегии развития особи направляются на формирование осевого побега, что ведет к снижению интенсивности кущения. При благоприятных условиях «стратегия» растения обуславливает направление продуктов фотосинтеза на формирование перспективных структур (побегов кущения), способных в первую очередь продолжить жизнь особи.

Если позволяют условия, то растение обеспечивает переход в рост и боковых почек удлинённых фитомеров обычно полегающих побегов. Интенсивное ветвление диагеотропных побегов в зоне удлинённых фитомеров подчеркивает стратегическое направление жизнедеятельности особи: захват нового пространства, усиление обеспечения растущих структур элементами питания, водой, продуктами фотосинтеза. Боковые почки диагеотропных побегов переходят в листоносный побег параллельно с переходом в рост корневых зачатков соответствующих фитомеров. Если условия не обеспечивают переход зачатков корней в рост (например, сухая почва), то побег из боковой почки не образуется или образуется весьма слабый, плохо кустящийся. Это подчеркивает относительную автономность каждого фитомера диагеотропного побега и зависимость развития его почки от обеспеченности водой и элементами питания.

Взаимоотношения различных структур в процессе формирования зоны кущения и ветвления и заложение участков меристематической ткани (боковые почки и зачатки корней) осуществляются как ответная реакция организма на влияние внешней среды (свет, температура, влага и т. д.). Этот процесс является генетически обусловленным в силу раздражимости клеток. После восприятия светового сигнала в листе-рецепторе происходят физиологические изменения, которые передаются в междоузлие, почку, зону корневых зачатков и узел соответствующего фитомера с поступающими продуктами фотосинтеза (углеводами, белками и т. д.). Природа световых воздействий не ясна, и можно лишь предполагать её биохимическую, а возможно, и биофизическую основу. Трудно сомневаться в возникновении биохимических или биофизических (возможно, и комплексных) изменений, связанных с распределением и распространением продуктов фотосинтеза по структурам.

Исследования физиологов и биохимиков свидетельствуют о том, что в результате изменений, происходящих в рецепторных органах, возникают

продукты этих изменений – метаболиты (прежде всего сахара), отличающиеся весьма высокой подвижностью, намного превышающей передвижение ростовых веществ. Из листьев метаболиты поступают в другие структуры, влияют на обмен, усиливают или тормозят митотические процессы, определяя таким образом формирование отдельных морфологических структур. У первых фитомеров (двух-трех) строго соблюдается полярность в росте структур: растут корни, затем лист. По времени это совпадает с доминированием гидролиза в процессе обмена. Боковые почки этих фитомеров в данный период увеличиваются очень мало. Когда в обмене веществ начинает преобладать синтез (фаза третьего-четвертого листьев), у злаков отмечается активный прирост всех почек. Наиболее быстро растут почки, образующиеся в этот период у фитомеров, и в рост они переходят одновременно с придаточными корнями соответствующих структур. Усиление синтеза ведет к повышению расхода влаги, которая активнее поглощается меристематическими очагами в виде формирующихся почек, растущих листьев и корней, клетки которых начинают интенсивно делиться и использовать энергию, вырабатываемую функционирующей ассимиляционной системой.

Таким образом, развитие боковых почек зоны кущения и удлиненных фитомеров обуславливается генетическими особенностями растений, предопределяющими основную стратегию развития организма в целом, и условиями среды, воздействующими на углеводно-белковый обмен. Переход почки в листоносный побег регулируется коррелятивными взаимоотношениями интенсивности биохимического (углеводно-белковый обмен и динамика физиологически активных соединений) и активности цитологического (митотического) процессов.

Ветвление как функция коррелятивных отношений всех структур особи. Процесс ветвления особи – генетически закрепленный признак, который варьирует в различных условиях и в высокой степени зависит от

коррелятивных отношений в пределах всей системы побегов [50]. Структуры особи связаны друг с другом: изменение одного органа оказывает определенное влияние на другие и на особь в целом, поскольку развитие особи представляет собой пример организации системы определенного уровня. Эта согласованность в органообразовании растений в литературе получила название корреляции. У тропических злаков одной из сторон коррелятивного развития особей является концентрированное и рассеянное ветвление различных типов побегов. Ветвление связано с питанием растений, и в данном случае мы имеем дело с простой корреляцией: корневая система побега – его ветвление (в зоне кущения и удлинённых фитомеров). На указанное соотношение влияют плодородие почвы, радиационный режим и т. д.; при высоком плодородии усиливается кущение и рассеянное ветвление, а при низком – снижается.

Определенное значение для понимания процесса ветвления имеют коррелятивные связи между отдельными органами растений. К такого рода связям следует отнести в первую очередь взаимосвязь между ростом материнского и боковых побегов. Существует также связь между листом и развивающейся почкой: прямая между размерами листа и соответствующей почки (предположительно, эта связь обусловлена питанием), обратная – между плотностью облепания междоузлия влагалищем кроющего листа и развитием и скоростью раскрытия почки; между длиной влагалища и характером его развития (открытое или закрытое) и скоростью раскрытия его пазушной почки и т. д. Наблюдается связь между геотропностью побега и раскрытием его надземных почек; розеточностью побега и развитием почек; размерностью междоузлий и раскрытием боковых почек; гнездным размещением узлов на удлинённой части побега и развитием боковых почек и т. д. Интенсивность рассеянного ветвления прямо коррелирует с безрозеточностью побегов (*Dactylis glomerata*, *Cenchrus ciliaris*, *Melinia minu-*

tifiora и т. д.). Следует указать также на возможную связь скорости роста побегов, рассеянного ветвления и кущения.

Определенная зависимость наблюдается между развитием апикальных и боковых почек: удлинение апекса, закладка и образование генеративных органов усиливают рассеянное ветвление. Так, после отчуждения надземной массы у злаков новые побеги развиваются быстрее. Это связано с удалением больших количеств веществ, образующихся в апикальных почках и блокирующих или тормозящих рост боковых почек, и с перераспределением энергетических ресурсов растений. Иными словами, можно говорить об отрицательной корреляции между активностью апикальных и боковых почек апогеотропного побега. В данном случае связь обусловлена или действием гормонов, вырабатываемых в апексе и оказывающих тормозящее влияние на рост боковых почек, или недостатком питательных веществ, основные запасы которых мобилизуются растением на выполнение главной стратегической задачи – дать потомство через формирование генеративных структур. При наличии апекса нижележащие боковые почки апогеотропного побега, как правило, не растут, а, достигнув определенного уровня, переходят в фазу покоя. Некоторые авторы считают, что ауксин как исполнитель, получив сигнал, оказывает блокирующую роль при прохождении питательных веществ в пазушные почки, которые имеют слабую связь с осевым цилиндром стебля. Уменьшение ауксина при удалении апекса способствует изменению этой связи.

По мнению ряда физиологов, основным фактором угнетения боковых почек является доминирование верхушки. Стимулированию перехода боковых почек в листоносный побег и снятию тормозящего воздействия апекса способствует образование придаточных корней [54 и др.].

Направление роста побега влияет на ветвление: диагеотропные побеги ветвятся интенсивнее, чем апогеотропные. Некоторые авторы [21 и др.] считают, что торможение ауксинов по чисто физическим свойствам не

распространяется далеко от верхушки к основанию ползучего побега, а у апогеотропного распространяется по всей длине. Однако нередки случаи, когда плагиотропные побеги не ветвятся по всей длине, если не укореняются в узлах (сухие почвы), или ветвятся в верхней части, размещенном на увлажненном плодородном участке, и не ветвятся в нижней, где фитотомеры побега укоренились и из их боковых почек образуются мощные листоносные побеги, а следующий фитомер не укоренился, и его боковая почка или образовала слабый побег, или совсем не тронулась в рост. Из этого следует, что фактором ветвления плагиотропных побегов является обеспеченность их боковых почек водой и минеральными веществами. Жизнедеятельность каждого фитомера в значительной степени определяется активностью его корневой системы, а обеспечение водой и элементами минерального питания за счет работы соседних структур сравнительно слабое. Последний вывод вполне согласуется с результатами исследования особенностей передвижения фосфора между различными структурами зоны кущения у риса [19].

У некоторых злаков апогеотропные побеги достигают в длину значительных размеров (до 3-4 м), и если следовать идее Жака-Феликса, то уже в средней, а тем более в нижней части они должны ветвиться, поскольку по чисто физическим причинам тормозящее воздействие апекса на боковые почки должно снижаться. Но побеги обычно не ветвятся. Иногда ветвление наблюдается, но по всей длине, если условия вегетации благоприятные и растения обеспечиваются водой и элементами минерального питания. В этом случае боковые почки начинают получать достаточное количество питательных веществ и трогаются в рост. Некоторые авторы считают, что существует прямая связь между степенью доминирования и снабжением растений усвояемыми формами азота и углеводами и что различия в росте отдельных почек объясняются наличием конкуренции между ними за питательные вещества [51].

Таким образом, ветвление побегов (концентрированное и рассеянное) определяется коррелятивными генетически обусловленными взаимоотношениями различных структур особи, а также воздействием на эти взаимоотношения внешних факторов и прежде всего уровнем благоприятствования жизненных условий.

Некоторые аспекты эволюции процесса ветвления. Анализ литературы показывает, что вопросы, затрагивающие различные стороны эволюции процесса ветвления, изучались многими авторами, начиная с Хаккеля [18] и Варминга [26] и до современных исследователей [21, 50, 52 и др.]. Так, Хаккель считал, что интравагинальное развитие побегов кущения в роде *Festuca* возникло в процессе ксерофилизации узколистных овсяниц и является весьма продвинутым, тогда как экстравагинальное – более примитивным. Эти же вопросы рассматривались и другими авторами, связывавшими развитие почек со строением кроющих листовых влагалищ. Некоторые исследователи отдельным признакам процесса кущения (например, розеточности или безрозеточности побега) придают общий эволюционный характер в развитии злаков. Большое внимание анализу некоторых аспектов в эволюции побегообразования злаков уделено в работах Т.И. Серебряковой, которая изучила типы побегов, процесс и структуру ветвления (периодичность и типы ветвления, взаимоотношения между материнским и дочерними побегами в структуре особи и др.), а также вопросы эволюционного развития видов в пределах отдельных жизненных форм. На основе широкого анализа морфологии злаков Т.И. Серебрякова [50] обосновала морфогенетические ряды по степени продвинутости признаков в структуре побегов, придавая им филогенетическое значение. В некоторых случаях автор допускает возможность обратного направления в развитии. Из выделенных рядов непосредственное отношение к процессу ветвления имеют следующие: побеги безрозеточные – розеточные; ветвление экстравагинальное – интравагинальное; ветвление рассеянное – концентрированное

ное; кущение позднее – раннее; побеги однотипные – многотипные. Предложенные Т.И. Серебряковой направления в эволюции побегов соответствуют концепции о тропическом происхождении злаков [28, 46].

Идея Н. Н. Цвелева [52] о высокогорном варианте местообитания и обособления предковых форм злаков предопределяет обратное направление в развитии приведенных выше морфогенетических рядов. Автор считает, что первичные злаки, по всей видимости, были розеточными, т. е. имели выделяемую базальную зону.

Представители различных триб злаков заметно различаются биоморфологическими, а также экологическими особенностями [14, 1, 17 и др.]. Это связано с тем, что развитие отдельных видов приурочено к определенным условиям: просовые изобилуют во влажных и переменновлажных районах тропиков, эрагостоидные – в засушливых тропиках, а фестукоидные – в умеренно континентальных районах высокогорий тропиков и умеренных широтах, Ксероморфогенетическое развитие просовых и эрагостоидных злаков в начале палеогена обусловило приобретение ими некоторых специфических морфологических признаков, а также высокой специализации анатомического строения практически всех органов, реакционно активной биохимической фазе фотосинтеза (C_4), мелкохромосомной генетической структуре и т.д. В связи с этим процесс ветвления злаков не мог не претерпеть определенных изменений, поскольку эволюция различных представителей семейства проходила в неодинаковых условиях. Анализируя данные литературы, а также результаты исследований кущения ряда тропических злаков, можно сделать следующие выводы.

1. Эволюция затронула наиболее важные стороны процесса ветвления, имеющие адаптивный характер, такие как форма зоны кущения и ее параметры, типы ветвления и развития побегов.

2. Огромное значение в развитии процесса ветвления имеют экологические условия, в которых проходила эволюция отдельных видов.

3. Большая роль в эволюции процесса ветвления принадлежит биотическим и антропогенным факторам.

Направленность в развитии отдельных элементов процесса ветвления нам представляется следующей: почечка зародыша малой емкости → высокой емкости; доля почечки в зерновке низкая → высокая; емкость зоны кущения низкая → высокая; рассеянное и концентрированное ветвление → концентрированное и рассеянное; интравагинальное развитие побегов → экстравагинальное и «паникоидное»; однотипность побегов → многотипность; слабая специализация побегов зоны кущения → четкая специализация (накопление сухого вещества, освоение экотипа и захват территории, возобновление, накопление и консервирование меристематических звеньев, запасных веществ и т. д.); однотипные (растянутые) зоны кущения → разнотипные (растянутая, сжатая, корневище- и клубневидная); энергия кущения низкая → высокая.

Перечисленные направления являются результатом приспособления отдельных видов или групп видов к условиям существования. Например, паникоидные злаки, образующие шесть жизненных форм, по характеристике особенностей ветвления можно разделить на три группы:

1) концентрированное ветвление непрерывное (фактически не прерывается в течение всей жизни особи), рассеянное – прерывистое; зона кущения многоузловая корневищного типа (ксерофильные и мезофильные рыхлодерновинные и плотнодерновинные розеткообразующие виды);

2) концентрированное ветвление прерывистое, ограниченное, рассеянное – непрерывное; зона кущения малоузловая, обособленная (рыхлодерновинные гигрофиты, дерновинно-корневищные ксерофиты);

3) концентрированное ветвление прерывистое, рассеянное – непрерывное; зона кущения многоузловая, растянутая или клубневидная (столонообразующие, корневищные, корневищно-дерновинные виды).

Многотипность зон кущения обусловлена эволюцией отдельных видов в определенных почвенных условиях (механический состав почв, их аэрация, кислотность, плодородие, обеспеченность водой). Например, к бедным, но хорошо аэрируемым почвам тяготеют все виды злаков с зонами кущения клубне- и корневищевидного типов; к богатым, но плохо аэрируемым почвам приспособлены злаки с четко обособленной зоной кущения; к богатым, хорошо аэрируемым – формы с растянутой зоной кущения и т. д.

Таковы в общих чертах пути эволюционного развития процесса ветвления у злаков.

Ветвление играет большую роль в жизнедеятельности тропических злаков: усиливает вегетативную подвижность видов, их конкурентоспособность, использование растениями элементов питания из почвы и внесенных удобрении, увеличивает продуктивность биомассы и т. д. Побегообразование злаков характеризуется определенной специфичностью в обособлении различных типов побегов, глубине залегания и характере формирования зон кущения, типах и сроках наступления кущения, интенсивности его прохождения, а также особенностью ветвления различных побегов.

Тропические злаки выделяются разнообразием формируемых ими зон кущения: 1) корневищевидная присуща плотнодерновинным и рыхлодерновинным розеткообразующим; 2) четко обособленная формируется безрозеточными рыхлодерновинными, а также рыхлодерновинно-столонообразующими; 3) растянутая характерна для корневищных и высококорослых безрозеточных рыхлодерновинных, размножающихся вегетативно; 4) клубневидная образуется корневищно-рыхлодерновинными видами. По формированию зоны кущения выделяются виды с относительно равномерным и прерывистым образованием фитомеров, а по характеру кущения – виды с акротонным, мезотонным и базитонным кущением.

Переход растений к кущению сопровождается мощным накоплением у всех структур сухого вещества, активацией азотного обмена и в первую очередь белкового, резким возрастанием накопления в тканях фосфора, особенно органического, стабилизацией показателей дыхания и фотосинтеза и т. д. Подобная тенденция наблюдается также при вегетативном размножении. Существенное влияние на характер кущения оказывают условия вегетации. Рассеянное ветвление, в процессе которого образуются боковые побеги в зоне удлинённых фитомеров, характерно для большинства злаков. Апогеотропные побеги ветвятся, как правило, после дифференциации апекса или его удаления, а диагеотропные – в каждом фитомере после завершения его формирования.

Кущение – многогранный процесс жизнедеятельности растительного организма, начиная от закладки почечки зародыша в зерновке (или боковой почки в пазухе листа развивающегося побега) до перехода в рост ее боковых структур. Оно обусловлено динамичным развитием различных участков (апикальных и вставочных) митотически активных меристематических клеток и имеет три фазы: подготовительную, скрытого и видимого кущения. Процесс ветвления регулируется внутренними (генетическими) особенностями и внешними условиями через рецепторную систему листовых пластинок путем получения светового сигнала и передачи продуктов фотосинтеза к различным ростовым участкам. Образование в процессе фотосинтеза сахаров и белков, их поступление к отдельным участкам верхушечной и вставочной меристем и накопление различных ростовых веществ способствуют стимулированию или прекращению митоза, закладке и обособлению отдельных структур метамеров. Видовые особенности и факторы внешней среды через систему питания (в первую очередь углеводно-белкового обмена) регулируют прохождение всех звеньев многофазового процесса ветвления злаков. В своей работе мы стремились показать, что проблема ветвления злаков значительно шире и имеет в определенной сте-

пени законченные границы. Последнее обусловлено рассмотрением стартовых (формирование почки в зерновке или боковой почки в пазухе листа побега и их прорастание) и финальных этапов ветвления - переход в рост боковых почек. Кроме того, при изучении процессов ветвления особое внимание уделено формированию укороченных междоузлий, листьев, корней и анализу вызывающих их причин.

Процесс ветвления связывает различные биологические аспекты (морфологические, анатомические, физиологические, экологические, генетические), обуславливающие сопряженную деятельность всех структур единого организма. Важное значение приобретает углеводно-белковая система обмена как важнейший координатор и активатор на отдельных этапах процесса ветвления. Существенным является представление о регулировании митоза через углеводно-белковый обмен и соотношение ростовых веществ. Все это позволяет по-иному посмотреть на образование базальной зоны, переход почек в рост и т. д.

Достаточно убедительной представляется также точка зрения, объясняющая переход растений в фазу видимого кущения при благоприятных условиях, в которых наилучшим образом проявляется стратегия жизни особи на данном отрезке жизнедеятельности. Остаются неясными вопросы, в каком направлении действуют сигнальные системы, механизм передачи сигналов, их связи с процессами окислительно-восстановительных реакций и т. д. Далек от ясности взгляд на многие биохимические, физиологические, анатомо-гистологические аспекты процесса кущения, что безусловно не может не заинтересовать исследователей соответствующих профилей. Целесообразно также продолжение изучения взаимообусловленного развития отдельных структур фитомеров зоны кущения, ее внутреннего и внешнего характера. Вопросы ветвления достаточно разнообразны, и эта область в биологии злаков будет и дальше вызывать интерес исследователей.

Анализ различных аспектов процесса ветвления убеждает в том, что эта проблема имеет еще много нерешенных вопросов. Это обуславливает целесообразность дальнейших исследований, поскольку новые данные не только углубят наши представления о проблеме в целом, но и помогут управлять этим процессом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Barnard C. Crasses and grasslands – L. Melburne, 1964. - 269 p.
2. Beliuchenko I. S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides and eragrostoides. – Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – V. 21. – № 3. – P. 311-320.
3. Beliuchenko I. S. The tillering process and its evolution in Gramineae Family. – Summ. Papers Intern. Conf. «Intensive pasture management-economic animal production». – Debrecen, 1983. – P. 16-17.
4. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. Studia i mater, Krakov, 1977. – № 2. – P. 23-42.
5. 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.
6. 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.
7. 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.
8. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides and eragrostoides. Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – № 3. – P. 311-320.
9. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // Экол. Вестник. Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 104-111.
10. Bogdan A.V. Breeding behaviour of *Cenchrus ciliaris* in Kenya. – East Afric. Agr. For. J., 1961. – V. 26. – №4. – P. 241.
11. Cugnac A. de Recherches sur les glucides des Graminees. – Ann. Sci., Nat., 1931. – № 13. – P. 38.
12. Galston A. W., Davies P. J., Satter R. L. The life of the green plant. – New Jersey, 1980. – 550 p.
13. Hartley W., Williams R.J. Centres of cultivated pasture grasses and their significance for plant introduction // Proceed. 7-th Intern. Grassld. Congr. – 1956. – P. 190-201.
14. 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.
15. Hich P. A., Sharman B. C The vascular pattern of festucoid grass axes, with particular reference to nodal plexi. – Bot. Gaz., 1971, v. 132, N 1, p. 38-56.
16. Horrel C.R. Herbade plants of Serere, Ugand. – East Afric. Agric. For. J., 1963. V. 28. – № 3. – P. 174-180.
17. Humphreys L. R. Environmental adaptation of tropical pasture plants. – L., 1981. – 208 p.

18. Hackel E. Monographia Festucarum europaeorum. – Kassel; Berlin, 1882. – 370 p.
19. Inosaca V/ Studies on the development of factular system in rise plant and the growth of each organ viewed from the vascular connection between them. – Bull. Fac Argis. Miyasaki, 1962. – V. 7. – № 1. – P. – 15-116.
20. Kurakov A.V., Than H.T.H., Belyuchenko I.S. Microscopic fungi of soil, rhizosphere, and rhizoplane of cotton and tropical cereals introduced in southern Tajikistan // Микробиология. 1994. – Т. 63. – № 6.– P. 1101.
21. Jacques-Felix H. Les graminee d'tropicale. Paris, IRAT, Bull. Scietifique, 1962. –№ 1.– 343 p.
22. Jewiss O R. Tillering in grasses – its significance and control. – J. Brit. Grassld. Soc, 1972. – V. 27. – № 2. – P. 65-82
23. Langer R. H. M. Tillering in herbage grasses. – Herb. Abstr., 1963. – V. 33. – № 3. – P. 141-148.
24. McWilliam J.R. Cytogenetics. – In: Grasses and Grassland, London, 1964. – P. 154-167.
25. Schwendener S. Das mechanische prinzip in Bau der Monocotylen. Leipzig, 1874. – 230 p.
26. Warming E. Uber perenne Cemachae. – Bot. Cbl. , 1884. – V. 18. – № 19. – P. 47-96.
27. Ипполитова Е.М. Дифференциация конуса нарастания и гистогенез узла кущения пшеницы и ржи: Канд. дис. – М., 1944 (цит. по Т.И. Серебряковой, 1951).
28. Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков // Тр. прикл. бот., селек., прил. 44. – 1931. – 428 с.
29. Белюченко И.С. Введение в общую экологию. – Краснодар, 1997.
30. 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.
31. Белюченко И.С. Экологические аспекты интродукции тропических и субтропических кормовых растений // Экологические аспекты троп. агрономии. – М.: УДН, 1980. – Вып.15. – С. 34-52.
32. Белюченко И.С. Эволюционная экология. – Краснодар, 2001. – 504 с.
33. Белюченко И.С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции растений // Биолог. вестник. – Харьков, 2004. – № 8. – С. 79-83.
34. Белюченко И.С. Экологические аспекты интродукции растений на современном этапе // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2007. – Т. 3. – № 2. – С. 5-15.
35. Белюченко И.С. Экология Краснодарского края (региональная экология): Учебное пособие. – Краснодар, 2010. – 356 с.
36. Белюченко И.С. К вопросу о формировании и свойствах органоминеральных компостов и реакции растений кукурузы на их внесение // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2011. – Т. 7. – № 4. – С. 65-74.
37. 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.
38. 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.
39. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. прикл. бот., генет., сел. – 1915. – Т. 8. – № 10-11. – С. 1113-1464.
40. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. – М.: 1905. – 183 с.

41. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976.– 646 с.
42. Леопольд А. Рост и развитие растений. – М.: Мир, 1968. – 434 с.
43. Перитурин О.Т. Залегание узла кушения у злаков // Изв. Моск. с.-х. ин-та. – 1912. Кн. 2. – С. 199-211.
44. 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.
45. Рожевиц Р.Ю. Система злаков в связи с их эволюцией // В кн.: Тр. БИНа. – 1946. – С. 25-40.
46. Рожевиц Р. Ю. Злаки. – М., 1937. – 638 с.
47. Рытова Н.Г. Морфогенетические факторы, ограничивающие кушение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом доминировании) // Бот. журн. – 1976. – Т. 61. – № 12. – С. 1670-1679.
48. 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.
49. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М., 1971. - 358 с.
50. Смелов С.П. Теоретические основы луговодства. – М.: Колос, 1966. – 367 с.
51. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. –367 с.
52. Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. – 1969. – Т. 54. – № 3. – С. 361-375.
53. Чайлахян М.Х. Гормональная регуляция роста и развития высших растений. – Успехи совр. биол. – 1982. – Т. 93. – Вып. 1. – С. 23-34.
54. Штемберг М.Б. Коррелятивное торможение роста растений // Бот. журн. – 1963. – Т. 48. – № 2. – С. 275-286.

References

1. Barnard S. Crasses and grasslands – L. Melburne, 1964. - 269 p.
2. Beliuchenko I. S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides and eragros-toides. – Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – V. 21. – № 3. – P. 311-320.
3. Beliuchenko I. S. The tillering process and its evolution in Graminaceae Family. – Summ. Papers Intern. Conf. «Intensive pasture management-economic animal production». – De-brecen, 1983. – P. 16-17.
4. Beliuchenko I.S. Seasonal growth and development of tropical and subtropical fodder crops. Studia i mater, Krakov, 1977. – № 2. – R. 23-42.
5. 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.
6. 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.
7. 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.
8. Beliuchenko I.S. Tillers and yield formation of some perennial panicoides and eragrostoides. Beitrage trop. Landwirtschaft. Veterinarmed., 1983. – № 3. – P. 311-320.

9. Belyuchenko I.S. Evollutionary and ecological approaches to the plants introduction in prac-tice // Jekol. Vestnik. Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 104-111.
10. Bogdan A.V. Breeding dehaiaviour of *Cenchrus ciliaris* in Kenya. – East Afric. Agr. For. J., 1961. – V. 26. – №4. – P. 241.
11. Cugnass A. de Recherches sur les glucides des Craminees. – Ann. Sci., Nat., 1931. – № 13. – P. 38.
12. Galston A.W., Davies P. J., Satter R. L. The life of the green plant. – New Jersey, 1980. – 550 p.
13. Hartley W., Williams R.J. Centres of cultivated .pasture grasses and their significance for plant iritroduction // Proceed. 7-th Intern. Graseld. Congr. – 1956. – P. 190-201.
14. Hertley W. The global distribution of tribes of the Gramineae in relation to historical and enviormental factors. – Austral. J. Bot., 1954. – V. 2.– № 1. – P. 23-47.
15. Hich P. A., Sharman V. S The vascular pattern of festucoid grass axes, with particular refer-ence to nodal plexi. – Bot. Gaz., 1971, v. 132, N 1, p. 38-56.
16. Horrel C.R. Herbade plants of Serere, Ugand. – East Afric. Agric. For. J., 1963. V. 28. – № 3. – P. 174-180.
17. Humphreys L. R. Environmental adaptation of tropical pasture plants. – L., 1981. – 208 p.
18. Haskel E. Monographia Festucarum europaeorum. – Kassel; Berlin, 1882. – 370 p.
19. Inosaca V/ Studies on the development of factular system in rise plant and the growth of each organ viewed from the vascular connection between them. – Bull. Fac Argis. Miyasaki, 1962. – V. 7. – № 1. – P. – 15-116.
20. Kurakov A.V., Than H.T.H., Belyuchenko I.S. Microscopic fungi of soil, rhizosphere, and rhizoplane of cotton and tropical cereals introduced in southern Tajikistan // Mikrobiologija. 1994. – T. 63. – № 6.– R. 1101.
21. Jacques-Felix H. Les graminee d'tropicale. Paris, IRAT, Bull. Scietifique, 1962. –№ 1.– 343 p.
22. Jewiss O R. Tillering in grasses – its significance and control. – J. Brit. Grassld. Soc, 1972. – V. 27. – № 2. – P. 65-82
23. Langer R. H. M. Tillering in herbage grasses. – Herb. Abstr., 1963. – V. 33. – № 3. – P. 141-148.
24. McWilliam J.R. Cytogenetics. – In: Grasses and Grassland, London, 1964. – P. 154-167.
25. Schwendener S. Das mechanische prinzip in Bau der Monocotylen. Leipzig, 1874. – 230 p.
26. Warming E. Uber perenne Cemachae. – Bot. Cbl. , 1884. – V. 18. – № 19. – P. 47-96.
27. Ippolitova E.M. Differenciacija konusa narastanija i gistogenez uzla kushhenija pshenicy i rzhi: Kand. dis. – M., 1944 (cit. po T.I. Serebrjakovoj, 1951).
28. Avdulov N. P. Kario-sistematiceskoe issledovanie semejstva zlakov // Tr. prikl. bot., selek., pril. 44. – 1931. – 428 s.
29. Beljuchenko I.S. Vvedenie v obshhuju jekologiju. – Krasnodar, 1997.
30. Beljuchenko I.S. Predvaritel'nye rezul'taty introdukcionnogo izuchenija panikoi-dov i jeragrostoidov v juzhnyh rajonah SSSR// V kn.: Jekologicheskie aspekty tropicheskoj agronomii. – M.: Izd-vo UDN, 1980. – S. 30-54.
31. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie aspekty introdukcii tropicheskikh i subtropicheskikh kormovyh rastenij // Jekologicheskie aspekty trop. agronomii. – M.: UDN, 1980. – Vyp.15. – S. 34-52.
32. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnaja jekologija. – Krasnodar, 2001. – 504 s.

33. Beljuchenko I.S. Jevoljucionno-jekologicheskie osnovy prakticheskoy introdukcii rastenij // *Biolog. vestnik.* – Har'kov, 2004. – № 8. – S. 79-83.
34. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie aspekty introdukcii rastenij na sovremennom jetape // *Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza.* – 2007. – T. 3. – № 2. – S. 5-15.
35. Beljuchenko I.S. Jekologija Krasnodarskogo kraja (regional'naja jekologija): Uchebnoe po-sobie. – Krasnodar, 2010. – 356 s.
36. Beljuchenko I.S. K voprosu o formirovanii i svojstvah organomineral'nyh kompozitov i reakcii rastenij kukuruzy na ih vnesenie // *Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza.* – 2011. – T. 7. – № 4. – S. 65-74.
37. 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.
38. 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.
39. Vysockij G.N. Ergenja. Kul'turno-fitologicheskij ocherk // *Tr. prikl. bot., genet., sel.* – 1915. – T. 8. – № 10-11. – S. 1113-1464.
40. Klebs G. Proizvol'noe izmenenie rastitel'nyh form. – M.: 1905. – 183 s.
41. Kursanov A.L. Transport assimilatov v rastenii. – M.: Nauka, 1976. – 646 s.
42. Leopold A. Rost i razvitie rastenij. – M.: Mir, 1968. – 434 s.
43. Periturin O.T. Zaleganie uzla kushhenija u zlakov // *Izv. Mosk. s.-h. in-ta.* – 1912. Kn. 2. – S. 199-211.
44. 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.
45. Rozhevic R.Ju. Sistema zlakov v svjazi s ih jevoljuciej // *V kn.: Tr. BINa.* – 1946. – S. 25-40.
46. Rozhevic R. Ju. Zlaki. – M., 1937. – 638 s.
47. Rytova N.G. Morfogeneticheskie faktory, ogranichivajushhie kushhenie zlakov v vegetativnoj faze (k voprosu o listovom dominirovanii) // *Bot. zhurn.* – 1976. – T. 61. – № 12. – S. 1670-1679.
48. Serebrjakov I.G., Serebrjakova T.I. O dvuh tipah formirovanija kornevishh u travjanyh mnogoletnikov // *Bjul. MOIP. Otd. biol.* – 1965. – T. 70. – № 2. – S. 67-81.
49. Serebrjakova T.I. Morfogenez pobegov i jevoljucija zhiznennyh form zlakov. – M., 1971. – 358 s.
50. Smelov S.P. Teoreticheskie osnovy lugovodstva. – M.: Kolos, 1966. – 367 s.
51. Cvelev N.N. Zlaki SSSR. – L.: Nauka, 1976. – 367 s.
52. Cvelev N.N. Nekotorye voprosy jevoljucii zlakov (Poaceae) // *Bot. zhurn.* – 1969. – T. 54. – № 3. – S. 361-375.
53. Chajlahjan M.X. Gormonal'naja reguljacija rosta i razvitija vysshih rastenij. – *Uspehi sovr. biol.* – 1982. – T. 93. – Vyp. 1. – S. 23-34.
54. Shtemberg M.B. Korreljativnoe tormozhenie rosta rastenij // *Bot. zhurn.* – 1963. – T. 48. – № 2. – S. 275-286.