

УДК 582.542.1(045)

## НАУЧНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЗЛАКОВ

© 2011 А.Ю. Горчакова

Мордовский государственный педагогический институт им. М.Е. Евсевьева, г. Саранск

Поступила 17.12.2010

В статье анализируются теоретические вопросы побегообразования (кущения и ветвления) бореальных злаков (морфология, фенология, формирование почек, физиология, биохимия). При изложении отдельных вопросов побегообразования злаков широко используются данные отечественных и зарубежных авторов.

**Ключевые слова:** *Poaceae*, бореальные злаки, жизненные формы, рассеянное ветвление, кущение, ритмичность развития, метамеры зоны кущения, физиологии кущения.

Бореальная зона хвойных лесов – самая крупная зона растительности земного шара. Если исключить океаны, она простирается без сколько-нибудь существенных перерывов вокруг всего северного полушария. Бореальные виды растений распространены в пределах таежной зоны, частично заходят в тундру на севере или в смешанные и широколиственные леса на юге. Их роль в сложении растительных сообществ средней полосы намного больше, чем представителей других элементов флоры [90; 91]. Подобными элементами флоры являются многие наши злаки.

Семейство злаки (*Poaceae*) среди всех семейств цветковых растений занимает особое положение. Оно определяется не только высокой хозяйственной ценностью, но и той большой ролью, которую они играют в сложении естественных растительных сообществ. Большинство исследователей семейства злаков сходятся на том, что эта группа растений возникла в середине мела, а их предками были лилейноподобные насекомоопыляемые формы, которые эволюционировали в направлении редукции цветка и в переходе на ветроопыление [68, 69, 51, 67]. Относительно места происхождения злаков и их последующего разделения на группы (бореальные и тропические) среди ботаников нет единого мнения.

Анализ различных классификаций жизненных форм злаков, предложенных многими авторами, дан в монографии Т.И. Серебряковой [62]. Отметим основные направления в разработке жизненных форм злаков, предложенных некоторыми авторами. Вначале ученые выделили злаки в один - два типа, причем основным критерием их объединения служило внешнее (морфологическое) сходство. В дальнейшем исследователи стремились найти более общие признаки, которые бы отражали важнейшие вопросы жизнедеятельности выделяемых типов растений. Первой такой классификацией следует назвать систему биологических типов Раункиера [98], в которой все растения, объединенные общим признаком (положение почек

возобновления и их защищенность от неблагоприятных условий), были разделены на 5 групп (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты), в каждую из которых можно включить и злаки.

Немало работ посвящено изучению жизненных форм травянистых растений вообще и злаков в частности. Например, основой классификации Г.Н. Высоцкого [7] является характер вегетативного размножения (дерновины, ползучие формы и т.д.). Эта классификация была развита В.Р. Вильямсом [5], разделившим злаки по способу кущения на 3 группы: корневищные, рыхло- и плотнокустовые. Виды злаков, составляющие отдельные группы, характеризовались сходством направления инноваций (экстра- и интравагинальные), глубиной размещения зоны кущения и некоторыми экологическими особенностями. Большой вклад в разработку жизненных форм травянистых растений внесли исследования И.Г. Серебрякова [61], Т.И. Серебряковой [62] и др. В работах И. Г. Серебрякова, 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 [62] считает, что признаки розеточности или безрозеточности злаков являются более постоянными, чем те, которые обуславливают рыхлокустовость, плотнокустовость и т.д. Системы жизненных форм злаков разрабатывались также другими авторами, в числе которых следует назвать Жака-Феликса [84], в последней схеме автор обращает внимание на характер направления побегов, определяющих общий облик куста, и т.д.

При классификации жизненных форм злаков некоторые авторы уделяют внимание признакам вегетативных органов в связи с систематикой, в частности, физиономической классификации жизненных форм, включающей структуру вегетативной сферы и соцветий [40, 41]. Процесс кущения у злаков изучался на разном уровне: биоморфологическом [58, 64, 62, 59, 25], физиологическом [64, 90, 10, 11], генетическом [88, 48, 57], анатомическом [33, 76], экологическом [95, 91, 64, 32, 41, 37, 53, 73, 23], биохимическом [71, 8, 9, 12, 4]. Широкий круг изучаемых вопросов, затрагивающих различные аспекты кущения, свидетельствует о многогранности этого процесса и его сложности.

---

Горчакова Альфия Юнеровна, к.б.н., доц., e-mail: [goralfiya@yandex.ru](mailto:goralfiya@yandex.ru)

Исследование выполнено в рамках проекта «Бореальные злаки: особенности биологии и экологии» (Государственный контракт № П 1047 от 31 мая 2010 г.) федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг.

Современные представления о кущении злаков изложены в работах Бернарда [76], С. П. Смелова [64], Г.М. Добрынина [26], Т.И. Серебряковой [62], И.С. Белюченко [3] и др. Не ставя задачу обобщения всей литературы по кущению, мы остановимся на тех работах, совокупный анализ которых дает, по нашим представлениям, достаточно полный охват основных вопросов, связанных с процессом кущения злаков. В начале прошлого столетия появились работы по кущению многолетних злаков умеренной зоны [98]. По специфике формирования первого узла зоны кущения Ф.Т. Перитулин [52] разделил злаки на две группы: 1) злаки, образующие короткий колеоптиль (овес, кукуруза, могар); первый узел зоны кущения у них выдвигается к поверхности почвы разрастанием зародышевого междоузлия; 2) злаки (рожь, пшеница, ячмень), образующие длинный колеоптиль и короткий мезокоптитиль: глубина зоны кущения у них определяется разрастанием междоузлия первого фитомера. Проводились опыты по изучению особенностей кущения (влияние глубины посева, света и темноты на положение зоны кущения) однолетних злаков в лабораториях Д. Н. Прянишникова [55].

Важным элементом процесса кущения является формирование зоны укороченных междоузлий, представляющей по форме опрокинутый конус, поддерживаемый растущими из узлов корнями [66]. Образование укороченных междоузлий злакового побега *Holttum* [82] объясняет отсутствием камбия, что обуславливает неспособность корней к вторичному утолщению. Отсутствие роста в длину и укороченность междоузлий в нижней части побегов злаков Е.М. Ипполитова [33] объясняет ранним обособлением здесь ксилемы с крупными сосудами и склеренхимы. По мнению Т.Н. Суворовой [65], укоренение побегов в узлах не дает им возможности вытягиваться в длину, поскольку корни притягивают побеги к почве.

Многочисленные данные свидетельствуют о том, что основное тормозящее влияние на рост междоузлий и формирование зоны кущения оказывает свет через зеленые листья [7, 49]. Е.М. Ипполитова [33] и М.Х. Чайлахян [69] большую роль в торможении роста междоузлий злаков отводят низким температурам, вызывающим более быструю дифференциацию тканей зоны кущения и формирование крупных пористых сосудов. По мнению Sharman [83], в базальной части побегов растет не междоузлие, а образуется развитая почка и формируются придаточные корни. На согласованность роста всех структур метамеров зоны кущения указывают и другие авторы [42, 13, 14, 23].

Боковой конус нарастания у злаков обнаруживается в пазухе развернувшегося листа [62]. Зачаток почки, по мнению одних авторов [99], является производным клеток конуса, которые рано делятся и образуют «внутренний бугорок» с последующим его разрастанием наружу; по мнению других [97], боковая почка происходит из наружного слоя клеток конуса нарастания побега.

Характер роста листьев у некоторых фестукоидов освещается в работах Mitchell [94], Н.Г. Рытовой [59] и др. Согласованность процессов роста дает возмож-

ность, по мнению авторов, использовать формирование листьев побегов в качестве физиологической шкалы времени. Изучение пространственной организации мезофилла листьев культурных фестукоидных злаков (*Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum*, *Avena sativa*) показало, что у многих секций ячеистых клеток, расположенных у эпидермы, продольные или поперечные складки образуют полные и неполные субъячейки, что, вероятно, позволяет оптимизировать соотношение между поверхностью ассимиляционной клетки и её объемом у современных сортов [36, 30]. Закладка боковых почек в узле пшеницы изучалась Н.А. Ординой [50] с помощью анатомического анализа появления бокового конуса нарастания. Автором установлено, что боковой конус появляется вплотную под вышележащим узлом и на некотором расстоянии от кроющего листа. Первые боковые почки у овсяницы луговой формируются у двулистных проростков в пазухах развернувшихся листьев [62]. Последующие почки закладываются по мере развертывания их кроющего листа. По мнению Н. Г. Рытовой [59], образование боковой почки и придаточных корней совпадают по времени с последним подъемом «волны роста» метамера. Боковая почка сдвигается постепенно в пазуху нижележащего листа разрастанием междоузлия [50, 62, 74].

В зоне кущения злаков нередко формируются побеги разного строения (интра- и экстрарагинальные, генеративные и вегетативные и т.д.), что, очевидно, характеризует диапазон экологической пластичности отдельности отдельных видов. На такую особенность указывают Н.Г. Рытова [59] на примере *Festuca rubra*, Т.И. Серебрякова [62], изучавшая ряд фестукоидных видов, и т.д. Энергия кущения зависит от условий вегетации [17, 18, 19].

Основные формы побегов тропических злаков характеризуются интенсивным рассеянным ветвлением, под которым понимается образование боковых побегов из почек удлиненных фитомеров [58, 62, 68, 24]. У бореальных злаков надземные пазушные почки или не образуются, или слабо развиты и поэтому редко формируют боковые побеги [64]. Большая группа злаков (в основном эрагостоиды) характеризуется «пучковым» типом ветвления [78]. Как указывает Т.И. Серебрякова [62], ветвление в чистом виде приурочено больше к древним систематическим группам (бамбуки, тростники) и безрозеточным злакам тропического происхождения. По ее мнению, этот тип побегообразования достаточно древний по происхождению и эволюционно менее продвинут, чем кущение. Н.Н. Цвелев [68] рассеянное ветвление считает вторичным признаком, возникшим в процессе эволюции.

Важным вопросом побегообразования злаков является переход растений к кущению, который одни авторы [91, 64, 28, 29] связывают с началом роста боковых побегов в зоне укороченных междоузлий, а другие [55, 26] – с началом роста этой зоны. Некоторые авторы указывают на широкую вариацию числа междоузлий в зоне кущения отдельных видов [64, 62]. Количество фитомеров в зоне кущения злаков отдельные авторы связывают с продолжительностью заложения ими соцветий [33]. С.П. Смелов [64] объ-

ясняет это гормональным влиянием соцветия, поскольку интеркалярные участки междоузлий не затрагиваются. Под влиянием соцветий растут сразу 2-3 междоузлия, а при вегетативном росте удлиняется только одно [80].

Современные представления о химизме побегообразования многолетних фестукоидных злаков изложены в работах А.Р. Чепиковой [71], С.П. Смелова [64], Прохоровой, Макаровой [54], Горчаковой [13, 14], Воронковой и др. [6]. А.Р. Чепиковой [95] установлено, что почки у однолетних растений тимофеевки и овсяницы на 15-39% богаче фосфором, и в первую очередь органическим, чем двулетних. У побегов летнего кушения до раскрытия первого листа автором установлено наличие гидролизующей инвертазы. В зависимости от состояния почек зоны кушения изменяется соотношение в них различных форм азотистых соединений [3, 77]. С.П. Смелов [64] изучил динамику питательных веществ в запасующих органах и их влияние на интенсивность и продолжительность процесса кушения. Лангер [90], проводивший опыты с меченым  $C^{14}$ , пришел к выводу, что рост почек зоны кушения и распределение ассимилянтов между различными структурами особи по крайней мере частично управляется регуляторами роста в зависимости от их концентраций. И.Ф. Александровой, А.П. Веселовым и др. [2] исследована активность кислых протеиназ у 3-дневных прорастающих зерновок пшеницы при различной длительности гипертермического воздействия (15, 30, 60, 120 мин). Достоверное изменение активности наблюдали только при 2-часовой экспозиции в условиях повышенной температуры ( $42^0$  С). Показано снижение активности протеиназ, осуществляющих гидролиз при pH 3,5, и повышение – при pH 4,5, что, вероятно, является следствием присутствия в зерновках протеиназ различных типов, вклад которых в расщепление белков зависит от pH. Более низкая активность кислых протеиназ (pH 3,5) сохранялась только в течение 15 минут после гипертермии.

Опыты по регулированию кушения у злаков были поставлены Н.К. Киришиным и Л.В. Баевой [35]. Многие авторы [90, 91], затрагивая физиологические аспекты кушения, ссылаясь на выводы Леопольда, утверждавшего на основе опытов с ячменем и теосинте гормональное (апикальное) регулирование образования боковых побегов. Н.К. Киришин и Л. В. Баева [35] изучали содержание ауксина в листьях и междоузлиях *Roegneria fibrosa* и *Echinochloa crusgalli*, а также формирование этими видами боковых побегов. В обоих случаях подтверждено, что в растущих органах ауксина больше, чем в органах, завершивших рост. На этом основании был сделан вывод об апикальном доминировании кушения злаков. Большое внимание этому вопросу уделено в работах Langer [90]; Lester, Carter [93]; Langer et al [91] и др. считают, что апикальное доминирование проявляется в торможении биохимических процессов роста клеток. Laude et al [92], Jewiss [85] и др. отмечают сильное торможение кушения в период интенсивного роста побегов, что объясняют усилением апикального доминирования.

Представление о физиологии кушения злаков, главным образом фестукоидных, изложено в работах

ряда исследователей [91, 59, 43, 85, 90, 89], которые изучали основные транспортные пути ассимилятов между различными структурами кушающейся особи, перераспределение ассимилятов между побегами особи и т.д. Значительное число работ посвящено изучению влияния ауксинов на рост боковых почек в процессе формирования зоны кушения, в основном у однолетних [43, 85]. Ауксины, по мнению авторов, не столько препятствуют поступлению ассимилятов в боковые почки, сколько оказывают тормозящее влияние на процессы роста клеток. Поэтому такие антагонисты ингибиторов как цитокинины способны повышать рост боковых почек путем ослабления апикального доминирования [91].

Что касается генетического регулирования процесса кушения, то в литературе по этому поводу пока нет единого мнения [1, 63]. Одни исследователи, не обнаружив генетического кода, определяющего характер кушения, отрицают наличие генетического регулирования [75]; другие [88] указывают на полигенный характер наследования процесса кушения. Если бы процесс кушения регулировался одной парой генов, то это было бы легко обнаружить, поскольку получение гомозигот по моногенным признакам не требует сейчас значительных усилий. Определенные исследования процесса кушения проводились на злаках умеренной зоны [90, 62, 59, 22]. Изучалось также кушение тропических и субтропических злаков, эта группа характеризуется определенной спецификой в побегообразовании [83, 100]. В работах по биологии паникоидов и эрагостоидов находим данные по динамике побегов в травостое отдельных видов в течение года [100, 47], соотношению различных побегов в травостое [3, 77], массе отдельных типов побегов [152], некоторым особенностям биоморфологии побегообразования [17, 25] и т.д.

Проведенный анализ различных аспектов ветвления злаков показывает, что наряду с хорошо разработанными вопросами имеется немало таких, которые необходимо еще исследовать. Изучение особенностей ветвления злаков имеет не только познавательное, но и практическое значение. Например, с глубиной зоны кушения связывают устойчивость злаков к неблагоприятным условиям среды (засуха, вытаптывание и т.д.), а с развитостью зоны кушения – побегообразовательную способность особей, их продолжительность жизни, продуктивность и т.д. [90, 26, 20, 4, 44]. Особенности формообразовательных процессов особей злаков, прохождения ими фаз вегетации в отдельные периоды года в литературе освещены слабо [15, 16]. Мало внимания уделено также ритмичности их развития [102, 45]. Мало данных, характеризующих продуктивность и структуру отдельных видов в динамике их развития и по сезонам года [19, 21, 56]. Исследования биоморфологии бореальных злаков имеют большое значение для понимания общих закономерностей развития фестукоидов, их специфичности в сравнении с хорошо изученными паникоидами, а также для решения практических задач по созданию высокопродуктивных долголетних пастбищ и некоторых других вопросов сельского хозяйства этой зоны [33, 81, 96, 86, 87, 78, 79, 45]. Анализ механизма ши-

рокой адаптации этой группы злаков невозможен без исследований их биоморфологии, численности и возрастного состава ценопопуляций отдельных видов [34, 39, 46, 60, 38, 31, 72]. Основой для понимания специфичности биологии бореальных злаков является представление о свойствах и признаках поведения (развитие, размножение, отрастание и т.д.) отдельных видов в различных условиях. Однако эти вопросы остаются малоизученными. Высокопродуктивные пастбища для прямого выпаса и скашивания, на наш взгляд, могут быть созданы только на базе формирования полидоминантных травостоев, сочетающих в себе различные виды растений, в основном – злаки.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов А.В., Носова Л.Г., Костина Е.В. Видовой состав и генетический потенциал многолетних злаков рода Пырейник (*Elymus*) трибы Пшеницевые (*Triticeae*) // Информ. бюл. РФФИ. 1999. Т. 7. № 4. С. 445-447.
2. Александрова И.Ф. и др. Влияние гипертермии на активность кислых протеиназ в семенах пшеницы при прорастании // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 1999. № 1. С. 105-108.
3. Белюченко И.С. Кормовые злаки тропиков и умеренной зоны (основные различия). М.: Изд-во УДН, 1985. 60 с.
4. Битюцкий Н.П. и др. Устойчивость злаков и двудольных растений к высокому содержанию карбоната кальция в почве // Агрохимия. 2008. № 2. С. 70-76.
5. Вильямс В.Р. Естественно-научные основы луговодства, или луговедение. М., 1922. 298 с.
6. Воронкова Т.В., Кондратьева В.В., Олехнович Л.С. Динамика содержания свободных сахаров, абсцизовой кислоты и цитокининов в листьях и узлах кушения озимых злаков в аномально теплые зимы // Изв. РАН. Сер. Биолог. 2009. № 4. С. 406-415.
7. Высоцкий Г.Н. Культурно-фитологический очерк // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1915. Т. 8. 1465 с.
8. Горчакова А.Ю. Динамика накопления сухого вещества многолетними злаками в посевах в условиях Мордовии // Травяные экосистемы Евразии: между. науч. конф. Краснодар: Изд-во КГАУ, 1994. С. 41.
9. Горчакова А.Ю. Экологическая зависимость процесса побегообразования у злаков // Экология и охрана окружающей среды: 3-я междунар. и 6-я Всероссийская науч. - пр. конф. «Экология и охрана окруж. среды». Владимир: ВГПУ, 1996. С. 159-160.
10. Горчакова А.Ю. Динамика содержания общего и белкового – форм азота на начальных этапах кушения злаков // Вопросы медико-биологических наук: научная конф. «XXXII Евсевьевские чтения». Саранск, 1996. С. 88-90.
11. Горчакова А.Ю. Физиологические и биохимические особенности кушения злаков лесостепной зоны Мордовии // Проблемы и достижения современной физиологии растений и их использование в вузовском и школьном преподавании: 7-ое координац. совещание преподавателей физиологии растений вузов России. Пермь: ПГПУ, 1997. С. 30-31.
12. Горчакова А.Ю., Живечков С.М. Динамика содержания сахаров на начальных этапах кушения злаков // Вест. Мордов. ун-а. 1999. № 1-2. С.101-103.
13. Горчакова А.Ю. Динамика содержания общего и белкового форм азота на начальных этапах кушения злаков // Вест. Мордов. ун-та. 2000. № 3- 4. С. 107-108.
14. Горчакова А.Ю. Особенности формирования и ритма роста метамеров зоны кушения райграса многоукосного (*Lolium multiflorum* Lam.) // Актуальные вопросы биологии и экологии растений: межвуз. сб. науч. статей / Мордов. гос. пед. ин-т. Вып.1. Саранск, 2000. С. 4-7.
15. Горчакова А.Ю. Некоторые особенности побегообразования (кушения) райграса многоукосного (*Lolium multiflorum* Lam.) в условиях лесостепной зоны Мордовии // XXX Огаревские чтения: научная конф. Саранск: Ковылк. тип., 2001. С. 78-82.
16. Горчакова А.Ю. Некоторые морфологические особенности формирования зоны кушения овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea* Schreb.) в условиях лесной зоны Мордовии // Новые подходы в естественных исследованиях: Экол., биол., сельскохоз. науки: межвуз. сб. науч. трудов. Вып. 2. Саранск: Ковылк. тип., 2002. С. 41-46.
17. Горчакова А.Ю. Некоторые особенности побегообразования злаков Мордовии // Бюл. Бот. сада Кубанского гос. агроуниверситета. 2003. № 21. С. 41-44.
18. Горчакова А.Ю. Некоторые особенности формирования зоны кушения злаков в условиях лесостепной зоны Мордовии // Ботанические исследования в азиатской России: XI съезд Рус. о бот. об-ва. Т. 3. Барнаул: Изд-во «Азбука», 2003. С. 78-79.
19. Горчакова А.Ю. Новое о ветвлении злаков / А. Ю. Горчакова // Бюл. Бот. сада Кубанского гос. агр. ун-та. 2003. № 21. С. 39-40.
20. Горчакова А.Ю. Интродукция злаков в условиях Мордовии. Морфологические особенности формирования зоны кушения // Современные направления изучения флоры и растительности: регион. науч.-практ. конф. Бирск. Гос. соц. пед. акад., 2005. С. 8-10.
21. Горчакова А.Ю. Формирования зоны кушения овса сорта «Горизонт» (*Avena sativa* L.) в условиях лесостепной зоны Мордовии // Фундаментальные исследования. 2005 № 2. С. 97-99.
22. Горчакова А.Ю., Коммодов В.В. Кушение и ветвление ежовника обыкновенного // Экологический вест. Северного Кавказа. 2007. № 3. Т. 3. С. 105-107.
23. Горчакова А.Ю. Формирование куста овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds) в разных экотопах // Проблемы биоэкологии и пути их решения (Вторые Ржавитинские чтения): материалы Междунар. науч. конф. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2008. С. 132-134.
24. Горчакова А.Ю., Коммодов В.В. Итоги изучения побега ежовника обыкновенного // Труды VIII Международ. конф. по морфологии растений, посвящ.й памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2009. Т. 1. С. 130-137.
25. Горчакова А.Ю. О вегетации ковыля волосовидного (*Stipa capillata* L.) – редкого для Мордовии степного вида в условиях сохранившегося фрагмента луговой степи в черте г. Саранска // Изв. Самар. НЦ РАН. 2009. Т. 11. № 1(3). С. 417-422.
26. Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных и комовых злаков. Л.: Колос, 1969. 275 с.
27. Егорова Е.В. Влияние кадмия, меди и цинка на содержание углеводов и форм азота в ячмене на удобренной дерново-подзолистой почве // Проблемы агрохимии и экологии. 2008. № 4. С. 39-41.
28. Животовский Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность, классификация популяций растений // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения. Москва, МПГУ, 2001. С. 62-63.
29. Зверева Г.К. Постпастбищная демутация в сообществах Приобской лесостепи // Сибир. эколог. журн. 2009. № 5. С. 657-664.
30. Зверева Г.К. Особенности структуры мезофилла листьев хлебных злаков // Вест. Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2010. Т. 65. № 3. С. 62-67.

31. Зуева Г.А. Биология прорастания и всхожесть семян некоторых представителей дернообразующих злаков // Вест. Красноярск. гос. аграрн. ун-та. 2009. № 10. С. 45-49.
32. Зуева Г.А. Влияние экологических условий на семенную продуктивность некоторых представителей дернообразующих злаков // Сибирск. вест. сельскохозяйственной науки. 2009. № 1. С. 36-42.
33. Ипполитова Е.М. Дифференциация конуса нарастания и гистогенез узла кущения пшеницы и ржи. Л.: Колос, 1944. 275 с.
34. Кириченко Е.Б. Создание концепции устойчивости озимых злаков к неблагоприятным факторам в их онтогенезе // Информ. бюл. РФФИ. 1995. Т. 3. № 4. С. 33-37.
35. Киришин Н.К., Баева Л.В. О значении ауксинов в коррелятивном угнетении побегообразования злаков // Зап. Свердловск. Отд. Бот. общ. 1966. С. 26-27.
36. Климова Е.В. Конструирование и реконструирование природных экосистем и их аналогов (на примере предгорной луговой степи Ставрополя) // Экологич. безопасность в АПК. Реф. журн. 1999. № 2. С. 274-276.
37. Климова Е.В. Влияние различных способов перезалужения кормовых угодий на поступление радионуклидов в урожай многолетних трав // Экологич. безопасность в АПК. Реф. журн. 2004. № 2. С. 32-323.
38. Константинов В.Н. Исследование влияния влажности на изменение физических свойств (плотность, твердость, влагопоглощение) гранул из мятликовых различного диаметра, используемых в качестве возобновляемых источников энергии // Инж.-технич. обеспечение АПК. Реф. журн. 2008. № 3. С. 656-656.
39. Кочерина Е.В. Численность и возрастной состав ценопопуляций лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.) на лугах Архангельской области // Тр. международ. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. Москва, МПГУ, 2001. С. 93-94.
40. Курченко Е.И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков. I. Классификация жизненных форм злаков по признакам вегетативных органов в связи с систематикой (на примере рода *Agrostis* L.) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111. № 1. С. 57-62.
41. Курченко Е.И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков. II. Физиономическая классификация жизненных форм, включающая структуру вегетативной сферы и соцветий *Agrostis* L. (Poaceae) в связи с систематикой // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111. № 4. С. 32-40.
42. Лебедев Н.В., Мельник Н.С. Влияние азота и интенсивности света на кушение и продуктивность тимopheевки луговой // Докл. АН СССР. 1959. № 1. С. 224-227.
43. Леопольд А. Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 494 с.
44. Лыкова Н.А. Адаптивность злаков (Poaceae) в связи с условиями превегетации и вегетации // Сельскохозяйств. биология. Сер. Биолог. раст. Сер. Биолог. животных. 2008. № 1. С. 48-54.
45. Мифтахова С.А., Зайнуллина К.С. Динамика побегообразования газнообразующих видов *Festuca rubra* L. и *Poa pratensis* L. в среднетаежной подзоне Республики Коми // Аграрн. вест. Урала. 2009. № 1. С. 43-46.
46. Морозова Г.Ю. Мониторинг популяций луговых растений // Тр. международ. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. Москва, МПГУ, 2001. С. 117-119.
47. Овчарова Н.В., Терехина Т.А. Динамика луговой растительности на территории осихинского района (Алтайский край) // Вест. Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2009. № 11. С. 38-43.
48. Олонова М.В. Вопросы филогении фестукоидных злаков // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI Съезда ботан. о-ва. Барнаул, 2003. С. 273-275.
49. Олонова М.В. Хорологическое изучение таксономической структуры мятликов (*Poa*) секции *Stenopoa* (Poaceae) в Сибири // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 50-59.
50. Ордина Н.А. Интеркалярная меристема и ее роль в онтогенезе пшеницы // Бот. журн. 1953. № 9. С. 297-306.
51. Османова Г.О., Закамская Е.С., Илюшечкина Н.В. Классификация ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм // Тр. международ. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. Москва, МПГУ, 2001. С. 127-128.
52. Перитурин Ф.Т. Залегание узла кущения у злаков. Изд. Московск. сельхозоз. ин-та, 1912. С. 199-211.
53. Полуянова В.И. Влияние влажности на структуру ценопопуляций длиннокорневищных злаков // Изв. Сам. нЦ РАН. 2007. Т. 9. № 4. С. 926-929.
54. Прохорова Н.В., Макарова Ю.В. Гистохимический анализ в оценке эколого-биохимических характеристик агрофитоценозов // Вест. Самар. гос. ун-та. 2006. № 7. С. 177-185.
55. Прянишников Д.Н. Избранные сочинения. М.: Колос, 1965. С. 221-223.
56. Пряхина С.И. и др. Агрометеорологические условия формирования продуктивности яровой пшеницы по межфазным периодам онтогенеза // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Науки о Земле. 2008. Т. 8. № 1. С. 22-25.
57. Родионов А.В. и др. Хромосомные числа некоторых злаков: *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleaeae*, *Bromeae*, *Triticeae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 615-627.
58. Рожевиц Р.Ю. Злаки. М.: Сельхозиздат, 1937. 638 с.
59. Рытова Н.Г. Некоторые закономерности роста листьев и вегетативных побегов у злаков // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 2. С. 249-256.
60. Сафронова И.Н. Об опустыненных степях Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 261-267.
61. Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. – М. 1954. Т. 37, вып. 2С. 3-20
62. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: 1971. 358 с.
63. Скрябин К.Г. и др. Генотип-средовые взаимодействия, стабильность и изменчивость хромосомных маркеров злаков // Информ. бюл. РФФИ. 1994. Т. 2. № 4. С. 379-382.
64. Смелов С.П. Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 367 с.
65. Суворова Т.Н. Кушение злаков // Бот. журн. 1959. № 9. С. 1291-1298.
66. Суворова Т.Н. Основные этапы в развитии и жизнедеятельности побегов у злаков // Бот. журн. 1960. № 6. С. 812-821.
67. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных растений. М.–Л.: Наука, 1964. 236 с.
68. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
69. Цвелев Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: Сб. избр. тр. М.,СПб: КМК, 2005. 407 с.
70. Чайлахян М.Х. Гормональная регуляция роста и развития высших растений // Успехи современ. биологии. 1982. Вып. 1. С. 23-34.
71. Чепикова А.Р. Формы фосфорных соединений в почках многолетних трав // Докл. АН СССР. 1949. № 6. С. 1075-1077.
72. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.Н. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МПГУ, 2009. 86 с.

73. Шахмедов И.Ш., Янов В.И., Овадыкова Ж.В. Рыхлокустовые злаки в условиях Северо-Западной части Прикаспия // Кормопроизводство. 2008. № 4. С. 5-8.
74. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
75. Aamodt O.S., Torrie J.H., Wilson A. // Studies of the inheritance and the relationships between kernel texture, grain yield, and tiller-survival in crosses between reward and mil-turum spring wheats // J. Amer. Sjc. Agrjn. 1985. V. 27. P. 456-466.
76. Barnard C. Grasses and Grasslands. London, 1964. 256 p.
77. Beliuchenco I.S., Febles G. Factors affecting the structure of pure grase pastures// Cuban. J. Agric. Sci. 1980. V. 14. – P. 173-180.
78. Bogdan A.V. Tropical pasture and Fodder Plants. London, 1977. 475 p.
79. Davey J.R. Growth strategies of C3 and C4 peremial desert grasses // Austral. J. Bot. 1981. V. 62. № 3. P. 56-79.
80. Dillewijn C. The Botany of Cane // Phytomorphology. 1952. V. 5. № 4. P. 399-413.
81. Henzell E.F., Oxenham D.J. Seasonal changes in the nitro-gen content of three warm-climate pasture grasses // Austral. J. Bot. 1964. V. 4. № 15. P. 336-344.
82. Holttum R.E. Growth habits of Vonocotyledons, variations on a theme // Phytomorphology. 1955. V. 5. № 4. P. 399-413.
83. Humphreys, L.R. Subtropical grass growth // Trop. Agric. 1966. V. 23. № 3. P. 337-358.
84. Jacques-Felix H. Les graminees d,Afrique tropicale // Paris. IRAT, Bull. Scietifique. 1962. V. 8. № 1. P. 343-344.
85. Jewies O.R. Tillering in grasses – its significance and control // J. Brit. Grassld. Soc. 1972. V. 27. № 2. P. 65-82.
86. Jones R.J., Pritchard A.J. The Method of reproduction in Rhodes grass // Trop. Agric. 1971. V. 4. P. 301-307.
87. Keya N.C.O., Olsen F.J., Holliday R. Comparison of seed-beds for oversowing a Chloris gayana Kunth Desmodium uncfnatum Jacq. Mixture in Hyparrhenia grassland // East Afric. For. J. 1971. V. 37. № 4. P. 286-293.
88. Labanauskas C.K., Dugan G.H. Inter-relationship of tillers and main stems in oats // Agron. J. 1956. V. 48. № 6. P. 265-268.
89. Laidlaw A.S., Berrie A.M.M. The influence of expanding leaves and reproductive stem apex on apical dominance in Lolium multiflorum // Ann. Appl. Biol. 1974. V. 78. № 1. P. 75-82.
90. Langer R.H.M. et all. Effects of kinetin on tiller bud elongation in wheat // Ann. Bot. 1973. V. 37. № 151. P. 563-571.
91. Langer R.H.M. Tillering in herbage grasses // Herb. Abstr. 1963. V. 33. № 3. P. 141-148.
92. Laude H.M. et all. Tillering at the reproductive stage in hardin grass // J. Range Managem. 1968. V. 21. № 3. P. 148-151.
93. Lester, D.C. Carter O.G. The influence of temperature upon the effect of gibberellic on the growth of Paspalum dilatatum // Proceed. XI-th Grassld. Congr., 1970. 618 p.
94. Mitchell K.T. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass // Physiol. Plantarum. 1953. V. 6. № 3. P. 425-443.
95. Oda Y., Koyama S. Enviromental control of tillering in cereals, with special reference to relation between differen-tiation and growth of leaves on tillers of spring wheath // Americ. J. Bot. 1961. V. 12. № 1. P. 47-60.
96. Owen M. A., Brzostowski H.M Grass establishment under semi-arid conditions in Central Tanganyika // Trop. Agric. 1967. V. 44. № 4. P. 275-291.
97. Pankow H., Guttenberg H. Studien uber Anlage der Ach-selknospen und Blattprimordien bei Gramineen // Planta. 1959. V. 52. № 6P. 629-643.
98. Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
99. Rosler P. Histologiche studien am vegetationspunk von Triticum vulgare // Planta. 1928. V. 5. № 1. P. 28-69.
100. Singh R.D., Chatterjes B.N. Tillering of perennial grasses in the tropics in India // Proceed. 9-th Grassld. Congr., 1965. 498 p.
101. Tainton N.M, Booyesen P. Growth and development in per-ennial veld // S. Afric. Agric. For. J. 1965. V. 8. № 1. P. 83-110.
102. West S.H. et all. Growth and photosynthesis of pangola-grass, Digitaria decumbens Stent., in a gradient of tempera-tures // Proceed. Soil. Crop Sci. Soc. Fla. 1968. V. 28. P. 29-35.

## THE SCIENTIFIC ASPECTS OF THE STUDY OF THE PARTICULARITIES SHOOT FORMATION OF PINE FORESTS CEREALS

© 2011 A.Yu. Gorchakova

Mordvian State Pedagogical Institute named after M.E. Evseviev, Saransk

In article are analysed theoretical questions of shoot formation (tillering and branching) of pine forests cereals (the morphology, shaping bud, physiology, biochemistry). At interpretation of the separate questions of branching of cereals are broadly used given domestic and foreign authors.

**Key words:** *Poaceae*, cereals, life forms, diffused branching, tillering, rhythm of the development, renewal, metamers of tillering zones, physiologies of tillering.