

УДК 581.44

КОРНЕВИЩЕВИДНЫЕ ФОРМЫ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

Белюченко Иван Степанович

д.б.н., профессор

ФГБОУ «Кубанский государственный аграрный университет», Краснодар, Россия

Учитывая характер развития дернины, образования почек возобновления в период неблагоприятных условий, типов побегов, их вегетативной подвижности и размещения в условиях экологических ниш корневищевидные злаки разделены на корневищные, корневищно-столонообразующие, корневищно-рыхлодерновинные и дерновинно-корневищные биоморфологические типы, выделяющиеся спецификой экологических и биологических характеристик, формирующие генеративные, скрытогенеративные, удлиненные, боковые надземные, столоновидные побеги и корневища (настоящие и ложные), отличающиеся особенностями морфологии, анатомии, биохимии и фитоценологии и формирующие сплошные травостои

Ключевые слова: КОРНЕВИЩНЫЕ, КОРНЕВИЩНО-СТОЛОНООБРАЗУЮЩИЕ, КОРНЕВИЩНО-РЫХЛОДЕРНОВИННЫЕ И ДЕРНОВИННО-КОРНЕВИЩНЫЕ БИОТИПЫ, ДЕРНИНА, ДЕРНОВИНА

UDC 581.44

FORMS OF PERENNIAL GRASSES WITH RHIZOMES

Belyuchenko Ivan Stepanovich

Dr.Sci.Biol., professor

Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

Considering the nature of the development of sod, gemmation resumption for a period of unfavorable conditions, types of shoots, their vegetative mobility and placement in terms of ecological niches rhizomatous grasses are divided into rhizomatous, rhizome-loosely-turf and sod-rhizomatous biomorphological types, that stand out the specifics of environmental and biological characteristics forming generative, elongated, lateral shoots and roots, differing features of morphology, anatomy, biochemistry and phytocoenology forming continuous grass stand

Keywords: RHIZOMATOUS, RHIZOMATOUS AND FORMING STOLONS, RHIZOME-FRIABLE TURF, TURF-RHIZOMATOUS BIOTYPES, SOD, TURF

Многолетние злаки тропиков и умеренной зоны по характеру формирования особей условно можно разделить на две большие группы. Наибольшей мощностью образования дернины и дерновины выделяются корневищные злаки, основная часть которых относится к тропическим видам, формирующим высокие урожаи надземной массы. Среди этой группы злаков особое место занимают 4 жизненные формы – корневищная, корневищно-рыхлодерновинная, корневищно-столонообразующая и дерновинно-корневищная.

В этих группах злаков большое место отводится корневищной жизненной форме, включающей в основном паникоиды и фестукоиды. Особенности методики изучения злаков этой группы изложены в опубликованной ранее работе [22].

Корневищная форма представлена в основном паникоидами (*Echinochloa pyramidalis*, *Pennisetum purpureum*, *Saccharum spontaneum*, *Sorghum alnum*, *S. halepense* и др.), широко распространенными в тропиках и субтропиках. Их особи образуют мощную дернину, составленную базальными участками надземных побегов, корневищами и многочисленными корнями, берущими начало в узлах различных вегетативных структур (рис. 1). В надземной части только в течение одного года особи сохраняют форму рыхлых дерновин, а затем они сливаются, формируя сплошные травостои. Эта форма равноценна длиннокорневищной группе травянистых многолетников по Т.И. Серебряковой (1971) [3, 4].

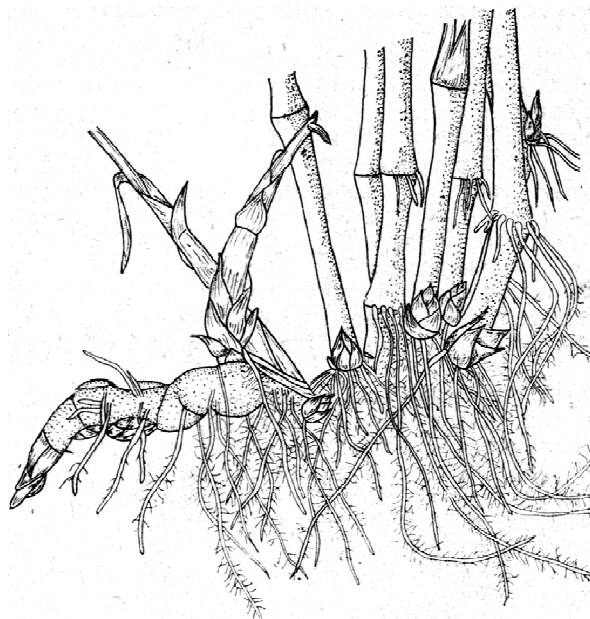


Рис. 1. Корневищный злак *Pennisetum purpureum*

Эколого-фитоценоотические особенности. Корневищные злаки образуют высокопродуктивные сообщества, ассоциируя с деревьями. Такие фитоценозы приурочены к зоне светлого тропического леса, примыкают к опушкам влажных лесов, распространяясь по берегам рек на почвах с постоянным увлажнением. Весьма устойчивые фитоценозы с доминированием корневищных злаков формируются в равнинных районах на хорошо аэрируемых и богатых органическими веществами почвах при годовой норме осадков от 1150 до 1650 мм [5].

Субтропические злаки распространены в естественных травостоях районов с переменным-влажным климатом и годовым количеством осадков около 1000 мм, на суглинках и супесях, на высоте до 600 м над уровнем моря. Они заходят в самые северные широты (до 44° с. ш.). Например, сорговые являются постоянными компонентами летних травостоев на Черноморском побережье Кавказа, а *Saccharum spontaneum* широко представлен в сообществах поймы Амударьи, нередко формируя там одновидовые парцеллы. Широкий диапазон в распространении этих злаков обусловлен их способностью переносить пониженные температуры. Тропические виды не выдерживают пониженных температур, и их ареал ограничен районами переменного-влажных и влажных тропиков [2, 7].

Злаки корневищной формы являются мезофитами, хотя и распространены в самых разнообразных по степени увлажнения районах; они требовательны к аэрации почвы и ее плодородию. Злаки имеют хорошо развитую корневую систему и интенсивно используют азот удобрений – до 75% и выше. Мощность их подземной системы обусловлена интенсивным разрастанием корневищ, что значительно расширяет активность дернины. Корневища углубляются до 70 см и достигают в длину 100 см и более. Злаки не образуют розетки, но при недостатке влаги, понижении среднесуточных температур (<20°C) и укорочении светового дня до 11 ч в сухой сезон надземные побеги растут медленно и формируют базальную зону со сближенными узлами [8, 9].

Биоморфологические особенности. Корневищные злаки – в основном полиплоиды с базовым числом хромосом от 7 до 10. Они скрещиваются с другими видами и формами, что способствует получению искусственных гибридов: межвидовых (королевская трава от скрещивания *Pennisetum purpureum* × *P. americanum*) и межродовых (*Sorghum* spp. × *Saccharum officinarum*) и т. д. Тропические виды размножаются в основном вегетативно (раскрытием боковых или апикальных почек корневищ и боковых

почек апогеотропных побегов и укоренением соответствующих фитомеров в узлах), образуют мелкие быстро осыпающиеся семена, не имеющие периода покоя и способные прорасти через 3–5 дней после попадания в почву. Семена имеют реснитчатые чешуи и легко прикрепляются к шерсти животных, переносятся ими на значительные расстояния, распространяются также ветром. Большинство семян осыпается рядом со взрослой особью и довольно дружно прорастает (лучше на свету), но появившиеся проростки затем, как правило, погибают, не выдерживая конкуренции за влагу, свет и пищу с вегетативными клонами. Субтропические злаки размножаются семенами и вегетативно. Они формируют крупные семена, сохраняющие жизнеспособность в течение длительного времени. Их семена распространяются водой и птицами; всходы дружные, мощные и успешно конкурируют со структурами вегетативного происхождения. Вегетативное размножение базируется на формировании мощных корневищ с развитыми почками [8].

Злаки отличаются высокой вегетативной подвижностью (интенсивным захватом каждой особью новой территории), что обуславливается следующими особенностями. Особи формируют мощные подземные побеги с развитыми покоящимися или растущими боковыми почками, из которых появляются новые (апогеотропные или диагеотропные) структуры. Площадь особей интенсивно расширяется в весенне-летний период, когда образуются длиннometамерные корневища. В пазухах листьев удлинённых фитомеров апогеотропных побегов формируются развитые почки, а в основании междоузлий – корневые зачатки, что обеспечивает их укоренение при контактировании с почвой (при механическом воздействии животных, ветра и т. д.) и образование новых клонов [11, 12].

Виды этой формы эволюционировали в направлении усиления роли вегетативного возобновления в условиях, где в течение длительного времени между растениями резко проявляются конкурентные взаимоотношения за пищу, влагу и особенно за свет во влажный сезон. Этим можно объяснить генетически обусловленную особенность короткодневников формировать генеративные побеги только на коротком дне (<12 ч) с наступлением сухого сезона, когда ослабевают ростовые процессы. В этот период образуются в большом количестве семена, которые легко осыпаются и разносятся ветром и животными. Одни семена попадают в пазухи листьев, где они со временем теряют всхожесть, другие задерживаются на поверхности опада, химические выделения которого вызывают их (семян) гибель; третьи достигают почвы и прорастают. Однако выживают лишь некоторые всходы, оказавшиеся в достаточно увлажнённом месте, где конкурентные взаимоотношения в силу каких-то причин ослаблены. К периоду наступления дождливого сезона такие растения успевают сформировать хорошую корневую систему, а также раскуститься. В сезон дождей молодые особи уже способны конкурировать за условия жизни с другими растениями [14, 15, 16].

Корневищные злаки формируют сплошные травостои, в структуре которых преобладают генеративные, удлинённые вегетативные, скрытогенеративные и боковые надземные побеги. Злаки образуют многочисленные подземные побеги – корневища, которые по характеру роста и анатомическому строению можно отнести к типу «настоющих». Корневища в год формирования развиваются по схеме: почка – удлинённый побег (в основном осеннего происхождения) и почка – удлинённый побег (диагеотропный) – удлинённый побег (апогеотропный) – генеративный побег (весенне-раннелетнего происхождения).

По характеру формирования базальной зоны побегов в развитии особей можно выделить два типа: коротко- и длиннometамерный. Тип особей с короткometамерной базальной (сжатой) зоной побегов встречается у всех видов при семенном размножении в течение первых (одного-двух) лет жизни особей, а длиннometамерная (растянутая)

зона кущения свойственна особям вегетативного происхождения. По ритмике развития злаки делятся на короткодневные тропические с осенне-зимним периодом цветения и нейтральные субтропические с круглогодичным развитием.

Способность корневищных злаков переносить засуху обуславливается следующими особенностями: обильным формированием долго сохраняющих всхожесть семян (нейтральные формы); образованием многочисленных корневищ с защищенными апикальными и латеральными почками; многолетним характером побегов, формирующих развитые почки в пазухах листьев и зачатки корней в узлах удлинённых фитомеров и способных прорасти при контактировании с влажной почвой. Устойчивость ряда корневищных форм к кратковременному понижению температуры обеспечивается глубоким (до 70 см) размещением корневищ со «зрелыми» покоящимися почками, хорошо защищенными многослойным покровом чешуй (*Saccharum spontaneum*, *Sorghum spp.*), накоплением питательных веществ в корневищах и основаниях сформированных почек.

У корневищных злаков можно выделить ряд общих признаков: долголетие; способность длительное время образовывать высокие урожаи надземной массы; высокая требовательность всех видов к аэрации почвы и ее плодородию и из-за развития мощных корневищ и др. [6, 13, 17]

Онтогенез корневищных злаков. Большой интерес для познания биологии и экологии злаков представляет изучение особенностей формирования ими дерновины. В своем развитии корневищные злаки проходят несколько возрастных периодов и этапов. Согласно Т. А. Работнову (1950), можно выделить следующие основные периоды: латентный, виргинильный и генеративный. Остановимся на особенностях прохождения основных периодов развития у *Sorghum halepense* (рис. 2).

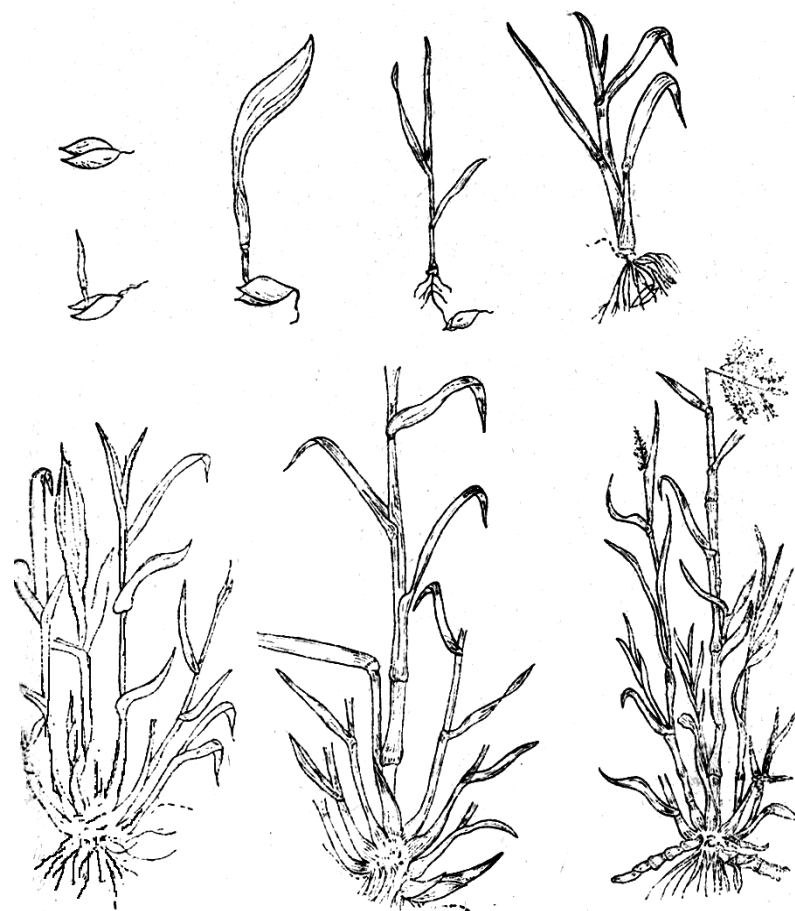


Рис. 2. Схема формирования дерновины *Sorghum halepense*

Латентный период вида длится от 5-6 мес. до 2-3 лет и более. Зерновки округлые, в диаметре до 0,3 см, масса составляет 0,08 г.

Виргинильный период можно разделить на два этапа: всходы и ювенильные особи. Всходы появляются весной с наступлением дождливого сезона, летом и осенью образуются реже. В субтропиках бывшего СССР семена прорастают в мае–июне с наступлением благоприятных условий. Проростки отличаются крупностью и интенсивным начальным ростом, к двухмесячному периоду формируют вегетативные удлиненные побеги и корневища. Выживаемость всходов высокая. Ювенильная особь характеризуется отчетливыми контурами в пространстве и вегетирует обособленно; отличается небольшим количеством побегов (до 10), отсутствием генеративных, короткими листьями и неглубокой корневой системой. Продолжительность периода в культуре составляет 0-10 мес., в естественных травостоях – до 2 лет [18, 19].

Генеративный период по времени совпадает с формированием первых соцветий. С появлением генеративных побегов в пазухах листьев надземных удлиненных фитомеров образуются боковые побеги, которые развиваются быстрее материнских.

Монокарпические побеги вида отличаются моно- и дицикличностью в культуре, ди- и трицикличностью в естественных условиях, в субтропиках моноцикличны. Онтогенез побега проходит следующим образом: почка возобновления, расположенная на корневище на глубине 5-10 см, в субтропиках раскрывается в конце апреля – начале мая; из пазухи чешуйки появляется первый лист побега, влагалище которого через 5 дней достигает 6-7 см, а листовая пластина остается укороченной. Через 1-1,5 мес. (в начале июня) формируется 3-4 листа и начинается кущение. В середине июня материнский побег переходит в генеративное состояние и начинает ветвиться в надземной части. К этому времени корневище разрастается, заходит в пределы обитания других особей и происходит «слияние» дернины. В течение второй половины лета и в начале осени генеративный побег ветвится, цветет и плодоносит, а затем обсеменяется. После этого верхняя часть материнского побега (на 4/5 длины) отмирает, а дочерние побеги нижних узлов продолжают расти. Корневища материнского побега развиваются в течение года, а затем несколько лет выполняют функции запасающего органа и связующего звена различных парцелл куста. В развитии генеративного периода можно выделить взрослые молодые и взрослые зрелые особи. Взрослые молодые особи в субтропиках развиваются 1-2 года, в тропиках – до 1 года. На этом этапе развития следует отметить небольшой диаметр (до 10-15 см) дерновины, малое число генеративных побегов (1-2), интенсивное формирование вегетативных структур. Взрослые зрелые особи отличаются продолжительным развитием и формированием сплошного дерна. Для растений характерно высокое число генеративных побегов (до 75% от общего числа) и вегетативных, не формирующих корней, повышение доли боковых надземных побегов в общем урожае фитомассы [19, 20].

Корневищно-рыхлодерновинная форма

Эта форма представлена наибольшим количеством паникоидных видов (*Bouteloua curtipendula*, *Cenchrus ciliaris*, *Digitaria valida*, *Panicum anidotale*, *Paspalum maritimum*), образующих рыхлую дерновину и плотную дернину; особи формируют клубневидную зону кущения, боковые побеги экстравагинального типа и многочисленные короткие корневища (рис. 3). Эта форма равноценна промежуточной группе с аналогичным названием у А.М. Дмитриева (1948) и включает безрозеточные и розеткообразующие короткорневищные злаки травянистых многолетних форм по Т. И. Серебряковой (1971).

Эколого-фитоценоотические особенности. Злаки широко встречаются в производных саваннах Уганды, Эфиопии, Зимбабве и других стран в ассоциации с разнотравьем и кустарниками на быстро высыхающих почвах базальтового происхождения и

распространенных в районах с годовым количеством осадков от 300 до 1200 мм. Корневищно-рыхлодеривинные злаки представлены в сообществах открытых саванн, формируя нередко моно- или полидоминантные сравнительно продуктивные сообщества, занимая хорошо аэрируемые участки, где они успешно конкурируют с рыхлодеривинными формами. Субтропические виды (*Panicum antidotale* и др.) распространены в полузасушливых районах [14, 20, 21].

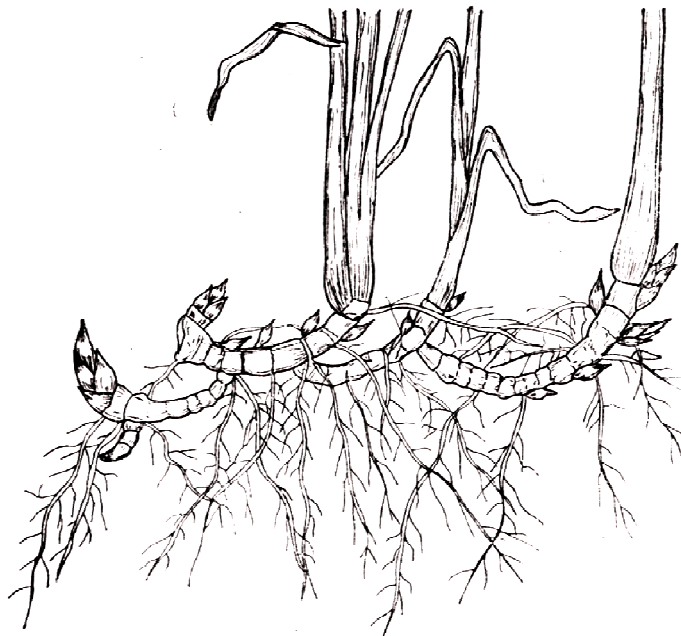


Рис. 3. Корневищно-рыхлодеривинный злак *Digitaria valida*

По отношению к теплу злаки можно разделить на две группы: абсолютные жаролюбые и жаролюбые, способные переносить временные холода. Первые составлены злаками тропического происхождения и распространены только в тропиках (*Cenchrus ciliaris*, *Digitaria valida* и др.); они хорошо вегетируют при среднесуточной температуре +25... +27°C и выше; температуры ниже 15°C вызывают задержку в их росте, а даже слабые заморозки приводят к гибели. Вторая группа включает субтропические виды (*P. antidotale* и др.), способные вегетировать в широком диапазоне среднесуточных температур; в северных районах своего обитания (Таджикистан) начинают отрастать при среднесуточной температуре + 15... +18°C, хорошо развиваются при колебании температур от 26 до 45°C и переносят кратковременные заморозки до минус 10-15°C [23].

Злаки являются мезофитами, хорошо растут и формируют высокие урожаи в условиях относительной атмосферной сухости I (25-30% влажности) и увлажнения почвы до 60-70%. Весьма требовательны к свету, заселяя только открытые экотопы, и к почвам, предпочитая рыхлые, хорошо аэрируемые, супесчаного и суглинистого типа, легкие по механическому составу, на которых вегетативная подвижность особей повышается и они успешно конкурируют с видами других форм. Злаки распространены в районах с широким диапазоном выпадения осадков – от 300 (Сахельская саванна) до 1200 мм (Гвинейская саванна); хорошо реагируют на орошение, хотя плохо переносят насыщенность воздуха влагой; отзываются на минеральные удобрения, вынося с урожаем до 70% азота. Оптимальные условия для их роста: высокая температура, невысокая влажность воздуха, хорошая аэрация и обеспеченность почвы азотом и влагой [21].

Устойчивость злаков к засухе обуславливается формированием обильного урожая семян с продолжительным покоем, приходящимся на сухой период; образованием большого количества коротких корневищ, активно участвующих в формировании урожая надземной массы во влажный сезон; образованием в зоне кущения некоторых ви-

дов (*Panicum antidotale* и др.) многочисленных «луковичек», отличающихся длительным периодом покоя, накапливающих питательные вещества и представляющих собой сформированный укороченный побег. Эти «луковички» имеют зачатки корней и при отмирании материнского побега могут переходить на автономное питание [1, 2].

Биоморфологические особенности. Травостой злаков отличаются относительно бедным спектром, поскольку в структуре особей встречаются только генеративные, скрытогенеративные, удлинённые вегетативные, боковые надземные побеги и короткие корневища. Развитие основных побегов идет по схеме: почка – удлинённый побег – генеративный побег. Злаки относятся к вегетативно среднеподвижным, что обуславливается сравнительно интенсивным кущением, слабым ветвлением корневищ и редким укоренением в плагиотропной части надземных побегов. Растения формируют короткие корневища нижними почками зоны кущения, которые часто ветвятся, образуя боковые структуры, выходящие апикальной почкой на дневную поверхность. Продолжительность роста корневища в почве равна вегетативному циклу материнского побега особи. Плагиотропная часть корневища достигает 8-10 см и формирует до 12 укороченных фитомеров. На корневищах образуются боковые почки, из которых только 1 (реже 2) достигает «зрелого» состояния и переходит в листоносный побег. При благоприятных условиях апикальная почка корневища переходит в рост, образуя апогеотропный побег. Корневища растут в темноте, при получении светового сигнала апикальная почка меняет направление роста и переходит к формированию апогеотропной структуры [1, 6, 7].

Виды этой формы произошли из засушливых районов африканского и азиатского материков и эволюционировали в направлении приспособления к экстремальным условиям вегетации, что обеспечило преобладание у них семенного размножения. Зерновки мелкие, веретеновидной формы, плотно покрыты цветковыми и колосковыми чешуями. У некоторых видов последние представлены сросшимися у основания и заостренными в верхней части щетинками, которыми они легко прикрепляются к шерстному покрову животных и переносятся на большие расстояния. Семена имеют продолжительный период покоя – от 6 до 10 мес., что обусловлено длительным сухим сезоном районов, в которых проходило становление данной биоморфы.

Основная масса созревших семян приходится на конец влажного – начало сухого периодов. Эти злаки эволюционировали в направлении защиты семян от провокации их прорастания при выпадении непродолжительных осадков осенью и перехода в состояние длительного покоя, что обуславливается слабым контактированием семян с почвой в связи с наличием многочисленных щетинок чешуй, медленно поглощающих влагу, а также их физиологической незрелостью к моменту осыпания. Обильные осадки весной усиливают контакт семян с почвой и способствуют их прорастанию. Злаки размножаются также вегетативно, короткими корневищами, что происходит в результате их отчленения от материнского растения в результате деятельности землероев и т. д. Некоторые виды (например, *Cenhrus ciliaris*) являются типичными апомиктами и в то же время имеют биотипы с половым размножением. Сочетание полового размножения (изменяющего природу популяции) с бесполом (закрепляющим новые формы) обуславливает им широкий полиморфизм, прогрессивную эволюцию и экологическую пластичность [9, 10].

По ритму развития злаки объединены в две группы: круглогодичного и летнего развития. Первая включает нейтральные виды, образующие генеративные побеги на коротком и длинном дне (*C. ciliaris*, *P. antidotale*); вторая составлена видами, формирующими генеративные побеги в условиях высоких температур (*Hemarthria altissima* и др.). Для злаков этой формы можно выделить следующие общие признаки: продолжи-

тельность жизни особей до 5 лет, невысокая вегетативная подвижность, большая роль семенного размножения, незначительное распространение [5, 17].

Несомненный интерес для южных районов бывшего СССР представляют все типы этой формы, характеризующиеся нейтральной реакцией на длину дня. Неустойчивые к низким температурам виды могут использоваться в качестве однолетних кормовых культур, а устойчивые – для создания многолетних пастбищ.

Онтогенез корневищно-рыхлодерновинных злаков. Для более полного представления о биоморфологии корневищно-рыхлодерновинных злаков остановимся на онтогенезе *Cenchrus ciliaris* (рис. 4).

Латентный период продолжается долго – от 6-10 мес. до 6 лет и более. Созревшие семена имеют низкую всхожесть и хорошо сохраняются. После продолжительного (до 1 года) периода покоя с наступлением сезона осадков семена активно прорастают [15].



Рис. 4. Схема формирования дернины *Cenchrus ciliaris*

Виргинильный период подразделяется на два этапа: всходы и ювенильные растения. Всходы появляются на 5-й (при орошении) и 10-12-й день (без орошения) после посева весной; через 2-3 нед. растения переходят к кущению. К этому времени корневая система достигает глубины 35 см, придаточные корни образуются в узлах первого и второго фитомеров. Ювенильный этап характеризуется активным кущением, появлением дочерних побегов второго и третьего порядков, нарастанием листьев, накоплением корневой массы, формированием коротких корневищ, расширением диаметра дерновин, интенсивным накоплением сухого вещества. Продолжительность этапа в посевах доходит до 40-45 (без орошения) и 30-35 дней (с орошением).

Генеративный период включает основные возрастные этапы: становление, зрелое состояние и старение дерновины, которая составлена монокарпическими побегами, развивающимися по моно- и реже дициклическому типу. В посевах репродуктивные органы закладываются в апикальной почке материнского побега спустя 50-70 дней после появления всходов (без орошения) и 35-55 дней (с орошением); в естественных условиях этот период удлиняется, особенно при недостатке в почве азота. Взрослые молодые особи (от первого цветения до отмирания некоторых побегов) характеризуются расширением диаметра особи, формированием большого количества корневищ, активным ветвлением побегов, увеличением листовой массы. Продолжительность этапа составляет до 2-3 лет. Взрослые особи (от периода стабилизации числа побегов до начала заметного их снижения) вегетируют 1-2 года, имеют много старики в центре дерновины. Число образующих побегов еще может быть высоким, но за счет надземных боковых. Возможен распад дерновины на отдельные парциальные кусты. Взрослые старые особи представляют собой дерновины, разделенные на отдельные кусты, которые формируют генеративные побеги. Продолжительность этапа невелика – до 1 года [5, 17].

Корневищно-столонообразующая форма

Данная форма объединяет небольшую (около 10 видов) группу злаков (*Acroceras macrum*, *Cynodon dactylon*, *Digitaria scalarum*, *Pennisetum clandestinum* и др.), развивающих мощные корневища, углубляющиеся в почву до 90 см, и не менее мощные надземные столоны приземно-подземного типа, а также столоновидные побеги (рис. 5). Эта форма включает некоторые злаки с укореняющимися ползучими стеблями и лишь часть группы столонообразующих (ползучих безрозеточных и короткокорневищных) травянистых многолетников Т.И. Серебряковой (1971).

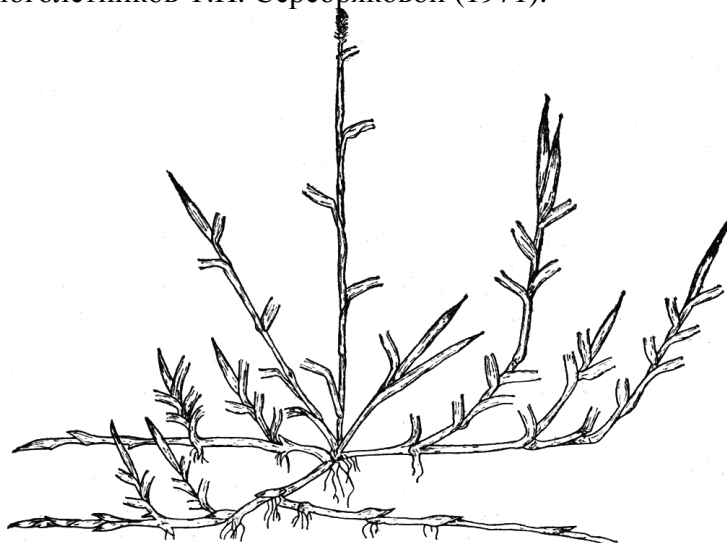


Рис. 5. Корневищно-столонообразующий злак *Cynodon dactylon*

Эколого-фитоценологические особенности. Злаки формируют сплошные травостой с глубокой дерниной и приурочены к специфическим условиям низкогорий, среднегорий и открытых равнинных пространств в условиях периодического дефицита влаги. Распространены в открытых саваннах на черных и красных почвах, в низкогорьях и среднегорьях на высоте до 2500 м над уровнем моря. В субтропиках встречаются на равнинах и низкогорьях (до 1000 м) и отдельными «языками» заходят в северные районы (например, *Cynodon dactylon* в Молдавии до 47° с. ш.).

Злаки специфичны по реакции на длину дня. Некоторые из них (*Cynodon dactylon*) индифферентны к длине дня, а другие (*Pennisetum clandestinum*) лучше вегетируют на укороченном дне и т.д. Такие различия связаны с их эволюцией в определенных усло-

виях. По отношению к температуре злаки выделяются лабильностью: способны вегетировать в условиях высоких температур (+40... + 50°C) и переносить заморозки до минус 10 и даже минус 20°C, как например *C. dactylon* в Средней Азии и США, *P. clandestinum* – в Австралии и т.д. [1, 2, 3].

Злаки являются мезофитами, хотя доминируют в растительных группировках в районах, где годовая сумма осадков колеблется от 300 (Ливия) до 1000 мм (Кения) с их сезонным распределением. Они легко переносят воздушную засуху, но требуют хорошего увлажнения почвы, поэтому в засушливых районах распространены по берегам водоемов или на орошаемых участках. Злаки вегетируют на многих типах почв, предпочитая хорошо аэрируемые с нейтральной или слабощелочной реакцией. На кислых почвах они не растут. Весьма требовательны к плодородию почв, интенсивно используют азот удобрений. Например, *C. dactylon* выносит с урожаем до 90% и более азота удобрений [8, 9].

Биоморфологические особенности. Большинство видов является полиплоидами с высоким основным числом хромосом; самоопылители; перекрестное опыление затрудняется ранним созреванием пыльцы в закрытых цветках. Травостой злаков выделяются богатым спектром побегов и составлены генеративными, скрытогенеративными, удлиненными вегетативными, боковыми надземными и столоновидными побегами, а также столонами. Основные побеги развиваются по схеме почка – удлиненный побег – (генеративный побег). Столоны (приземно-подземные) и корневища («ложные») образуются на свету и в темноте, что, очевидно, следует расценивать как признак высокой специализации этой формы. Все побеги отличаются интенсивным рассеянным ветвлением [10].

Злаки относятся к вегетативно очень подвижным. Их особи формируют многочисленные мощные столоны и столоновидные побеги, образующие зачатки корней и развитые почки в зоне удлиненных фитомеров, что обуславливает интенсивное вегетативное размножение. Особи образуют также большое число корневищ с системой корней и развитыми боковыми почками. Кроме того, апогеотропные побеги, формирующие зачатки корней в узлах и развитые почки в пазухах листьев надземных фитомеров, способны укореняться при контактировании с почвой, что обуславливает возможность использования скошенной надземной массы в качестве посадочного материала [13].

Растения образуют обычно жизнеспособные семена, но их роль в размножении видов весьма скромная. Размножаются они преимущественно вегетативно, что можно объяснить следующим образом. Мелкие семена злаков не имеют приспособлений для распространения ветром или животными. Всхожесть семян невысокая. Например, у *Cynodon dactylon* она в среднем составляет всего 11%. Созревшие семена не всегда достигают поверхности почвы. При осыпании они задерживаются в пазухах листьев, где со временем теряют всхожесть. Не прорастают и теряют жизнеспособность семена, попавшие на подстилку, а также многие из тех, которые достигли поверхности почвы, но не прорастают вследствие ингибирующего воздействия на них продуктов выделения опада. Появившиеся проростки зачастую гибнут, не выдерживая конкуренции за условия жизни со структурами вегетативного происхождения. Злаки формируют многие типы побегов, образующих развитые почки в пазухах листьев и зачатки корней в соответствующих узлах, которые способны прорасти и давать начало клоновым растениям. Жизнеспособность срезанных побегов сохраняется до 1 нед. и более. Вегетативному размножению злаков благоприятствуют животные, которые при передвижении в поисках корма копытами расчлениают различные побеги и вдавливают их в почву, что способствует образованию новых особей. Кроме того, животные съедают верхушки удлиненных побегов, тем самым снижая продуктивность семян [14, 15].

По ритму развития злаки можно разделить на две подгруппы: круглогодичного развития, не реагирующие на длину дня (*Acroceras macrum*, отдельные формы *C. dactylon*), и летней вегетации, формирующие генеративные побеги в основном во влажный период (некоторые формы *C. dactylon*, *P. clandestinum* и т. д.).

Злаки хорошо переносят продолжительные засухи, что обуславливается образованием «почек-луковичек» с продолжительным периодом покоя на корневищах и столонах, хорошо защищенных многочисленными чешуями, а также многолетним характером диагеотропных побегов, что также способствует лучшему сохранению формируемых ими почек. Пониженные температуры они легко переносят благодаря глубокому размещению корневищ с покоящимися на них почками, а также мощной растительной подушке, формируемой к осени надземными структурами, под пологом которой нередко сохраняют жизнеспособность почки столонов [5, 9].

Для видов этой формы можно выделить ряд общих признаков: долголетний характер вегетации особей, их требовательность к механическому составу и аэрации почв, высокая вегетативная подвижность и экологическая пластичность. Интродукция отдельных форм этой группы в южные районы бывшего СССР представляется весьма перспективной.

Злаки этой формы эволюционировали в направлении усиления роли вегетативного возобновления при успешной конкуренции за воду и пищу в условиях хорошей аэрации (северные и восточные районы Африки, прибрежные районы Юго-Западной Азии и т. д.), освоения песчаных и супесчаных почв с широкой вариацией рельефа. Поэтому в структуре особей развились диагеотропные побеги (столоновидные, столоны и корневища), обеспечивающие высокую вегетативную подвижность вида и его экологическую пластичность. Они эволюционировали также в направлении солеустойчивости, что способствовало освоению ими склоновых массивов, где нередко на поверхность выходят известняки. Некоторые виды освоили прибрежные районы тропиков и субтропиков.

Онтогенез корневищно-столонообразующих злаков. Развитие злаков этой формы представляет большой интерес. Используя результаты своих наблюдений за развитием летней формы *Cynodon dactylon*, широко распространенной на юге бывшего СССР, коротко охарактеризуем основные периоды в ее развитии (рис. 6).



Рис. 6. Схема формирования дерновины *Cynodon dactylon*

Латентный период длится до 1 года, затем семена теряют всхожесть. Виргинильный период продолжается от 4-5 мес. в искусственных и до 14-16 мес. в естественных травостоях. Всходы появляются весной из семян прошлого года после повышения температуры до 20°C и выпадения дождей в середине или второй половине мая. Спустя 3-4 нед. особи интенсивно кустятся. Материнский побег развивается по типу столона, столоновидного или прямостоячего побега. В разреженном травостое побеги развиваются по типу столонов или столоновидных побегов, укореняются в узлах, а из боковых почек образуются удлиненные структуры. С уплотнением травостоя новые побеги развиваются апогеотропно. Спустя 4-5 мес. образуются генеративные побеги. Для удлиненных побегов характерно чередование сближенных и удлиненных междоузлий, создающих картину мутовчатого формирования листьев. Недостаток элементов питания и воды сдерживает развитие растений, и они пребывают на ювенильном этапе в течение 2 лет и более [5].

Генеративный период продолжается несколько лет. Поскольку вид формирует сплошной травостой, то наблюдение за развитием отдельных особей в естественных условиях невозможно. В генеративном периоде выделяется только первый этап – взрослые молодые особи. В искусственных условиях агротехническими приемами (перепашка, удобрение и т. д.) длительное время травостой поддерживаются на этом этапе развития. Диффузное проникновение побегов одной особи в «пространство» другой способствует формированию сплошной дернины и практически исключает возможность выделения в развитии особей других этапов [9].

Дерновинно-корневищная форма

Группа злаков, особи которых представлены обособленными друг от друга пучками вегетативных (укороченных и удлиненных) и генеративных побегов, образующих разбросанные, но имеющие общую (корневищную) основу дерновинки (образуются боковыми почками верхушки сильно разветвляющегося на изгибе при выходе на дневную поверхность мощного корневища), выделена в дерновинно-корневищную форму (рис. 7). Сюда отнесены *Imperata cylindrica*, *Pennisetum orientale* и другие виды, проис-

ходящие из Восточной Африки. Представители данной формы Т. И. Серебряковой (1971) отнесены к длиннокорневищно-розеточной группе [15].



Рис. 7. Дерново-корневищный злак *Pennisetum orientale*

Эколого-фитоценоотические особенности. Злаки этой формы распространены в Северной Африке, на Ближнем Востоке, в странах Юго-Восточной Азии и в Средней Азии, где нередко формируют отдельные ассоциации в весьма засушливых районах на быстро высыхающих в верхнем слое, но достаточно обеспеченных питательными веществами почвах. Императа часто встречается в травяных ассоциациях на увлажненных участках, вышедших из-под леса в Восточной и Западной Африке (Танзания, Уганда, Сьерра-Леоне и др.), а также в Юго-Восточной Азии. В Центральной и Южной Африке этот вид формирует сообщества, устойчивые к огню, в ассоциации с другими тропическими злаками. Сообщества широко встречаются в Туркмении и Таджикистане в тугаях, во впадинах на южных склонах холмов, вдоль арыков, на галечниках, аллювиальных почвах и т. д. *Pennisetum orientale* распространен на Кавказе и в Средней Азии на скальных осыпях, но чаще в ущельях на наносных почвах. По отношению к температуре они отличаются весьма широкой амплитудой толерантности вегетируют в районах, где температурный режим колеблется от кратковременных заморозков (-10 , -15°C) до сильной жары ($+40$... $+50^{\circ}\text{C}$). Устойчивость к экстремальным условиям объясняется хорошей защищенностью надземных почек многослойной оберткой мощных жестких перепончатых чешуй, а подземных – глубоким размещением корневищ и защитой чешуевидного "чехла", полностью покрывающего фитомер (например, у императы). К длине дня злаки нейтральны, хотя у императы основная масса цветоносных побегов формируется к осени, когда суточная продолжительность радиации резко сокращается [5].

Биоморфологические особенности. Особи злаков этой формы образуют генеративные, удлинённые и укороченные вегетативные побеги и корневища. Все надземные побеги по своей структуре ближе к экстравагинальному типу, т. е. в нижней части имеют несколько чешуй, а в средней и верхней – настоящие листья. Однако по характеру развития побеги следует отнести к интравагинальным – они растут, не разрывая и не отодвигая влагалища кроющего листа. В первый год жизни побеги кустятся и ветвятся редко. Роль зоны кушения выполняет верхушка вышедшего на дневную поверх-

ность корневища. Растения образуют тонкие, но довольно длинные (до нескольких метров) и глубоко размещенные корневища, в каждом узле которых формируются боковые почки. Однако из нескольких десятков почек на одном побеге в рост переходят обычно 2-3, из них образуются новые корневища. Последние, достигнув определенного развития, верхушкой выходят на дневную поверхность и формируют дерновинки. Злаки размножаются семенами, которые образуются в изобилии, и вегетативно [12, 11].

В хозяйственном отношении надземная масса злаков не отличается хорошими питательными качествами, но в полупустынных районах до фазы выметывания их кормовая ценность удовлетворительная.

Обобщая специфику развития этой группы злаков, следует подчеркнуть, что с учетом особенностей формирования дернины, размещения почек возобновления на период неблагоприятных условий, типов побегов, вегетативной подвижности и приуроченности к условиям местообитания корневищные злаки делятся на корневищные, корневищно-столонообразующие, корневищно-рыхлодерновинные и дерновинно-корневищные биоморфологические типы, отличающиеся специфичностью экологических, биологических и хозяйственных характеристик. Корневищевидные злаки формируют генеративные, скрытогенеративные, удлинённые, боковые надземные, столоновидные побеги и корневища (настоящие и ложные), отличающиеся морфологическими, анатомическими, биохимическими, фитоценологическими и хозяйственными особенностями; формируются побеги в структуре особей в различные периоды года, различаются по продолжительности жизни и функциональной роли [16, 17, 18, 21].

ЛИТЕРАТУРА

1. Азявчиков Л.П., Белюченко И.С. Динамика углеводов в запасяющих органах субтропических злаков по фазам вегетации // В сб.: Исслед. по троп. и субтроп. сельскому х-ву. – М.: УДН, 1975. – С. 72-74.
2. Белюченко И.С. Значение консорциев в организации биоценозов // Биологические науки. – 1976. – № 1. – С. 71-77.
3. Белюченко И.С. Изучение сезонного развития кормовых растений тропиков и субтропиков // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61. – № 3. – С. 409-421.
4. Белюченко И.С. Кормовые злаки тропиков и умеренной зоны (основные различия). – М.: УДН, 1978. – 62 с.
5. Белюченко И.С. Изучение жизненных форм паникоидных и эрагостоидных многолетников. – М.: УДН, 1979. – С. 41-88.
6. Beluchenko I.S. Peculiarities of tiller formation of perennial panicoides and eragrostoides // Summaries of Papers 54 Intern. Grassld. Congr., USA, Kentucky. – 1981. – P. 184.
7. Beluchenko I.S. The tillering process and its evolution in graminaceae family // Summ. Papers Intern. Conf., Hungary, Debrecen. – 1983. – P. 16-17.
8. Белюченко И.С. Кушение и ветвление тропических злаков: Учеб. пособие. – М.: УДН, 1987. – 78 с.
9. Белюченко И.С. Эволюция зоны побегообразования в семействе злаков // В сб.: Успехи экологической морфологии растений. – М., 1994. – С. 64-68.
10. Белюченко И.С. Введение в общую экологию. – Краснодар: Изд-во КГАУ, 1997. – 544 с.
11. Белюченко И.С. Эволюционная экология. – Краснодар: изд-во КГАУ, 2001. – 504 с.
12. Белюченко И.С. Особенности эволюции процесса кушения у злаков // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко – 2002. – № 20. – С. 167-171.
13. Белюченко И.С. Цитобиохимическая концепция развития процесса кушения у злаков // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко – 2002. – № 20. – С. 172-189.
14. Белюченко И.С., Боташева Н.Н. Состав основных консортов фито- и энтомофагов озимой пшеницы в засушливой зоне Ставрополя // Экологические проблемы Кубани. – 2003. – № 19. – С. 37-51.

15. Белюченко И.С. Зонирование территории Краснодарского края и особенности функционирования природных и техногенных систем // Экологические проблемы Кубани. – 2003. – № 20. – С. 4-19.
16. Белюченко И.С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции растений // Биологический вестник. – Харьков, 2004. – № 8. – С. 44-47.
17. Белюченко И.С. Экология Кубани. – Краснодар: КубГАУ, 2005. – Ч. I – 513 с.
18. Белюченко И.С. Экология Краснодарского края (Региональная экология): учебное пособие. – Краснодар: КубГАУ, 2010. – 354 с.
19. Белюченко И.С. Введение в антропогенную экологию: учебное пособие. – Краснодар, 2011. – 265 с.
20. Белюченко И.С. Введение в экологический мониторинг: учебное пособие. – Краснодар, 2011. – 297 с.
21. Белюченко И.С. Экологические проблемы степной зоны Кубани, причины их возникновения и пути решения // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2011. – Т. 7. – № 3. – С. 47-64.
22. Белюченко И.С. Происхождение и эволюция злаков и методы изучения их биоморфологии // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2014. – № 02(096). – IDA [article ID]: 0961401016. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2014/02/pdf/16.pdf>, 1,188 у.п.л.
23. Горчакова А.Ю., Белюченко И.С. Морфологические особенности ветвления побегов у бореальных злаков // Тр. / КубГАУ. – Краснодар, 2011. – № 30. – С. 81-84.

References

1. Azjavchikov L.P., Beljuchenko I.S. Dinamika uglevodov v zapasajushhih organah subtropicheskikh zlakov po fazam vegetacii // V sb.: Issled. po trop. i subtrop. sel'skomu h-vu. – M.: UDN, 1975. – S. 72-74.
2. Beljuchenko I.S. Znachenie konsorciev v organizacii biocenozov // Biologicheskie nau-ki. – 1976. – № 1. – S. 71-77.
3. Beljuchenko I.S. Izuchenie sezonnogo razvitija kormovyh rastenij tropikov i subtropikov // Botanicheskij zhurnal. – 1976. – Т. 61. – № 3. – S. 409-421.
4. Beljuchenko I.S. Kormovye zlaki tropikov i umerennoj zony (osnovnye razlichija). – M.: UDN, 1978. – 62 s.
5. Beljuchenko I.S. Izuchenie zhiznennyh form panikoidnyh i jeragrostoidnyh mnogoletnikov. – M.: UDN, 1979. – S. 41-88.
6. Beluchenko I.S. Peculiarities of tiller formation of perennial panicoides and eragrostoides // Summaries of Papers 54 Intern. Grassld. Congr., USA, Kentucky. – 1981. – R. 184.
7. Beluchenko I.S. The tillering process and its evolution in graminaceae family // Summ. Papars Intern. Conf., Hungary, Debrecen. – 1983. – P. 16-17.
8. Beljuchenko I.S. Kushhenie i vetvlenie tropicheskikh zlakov: Ucheb. posobie. – M.: UDN, 1987. – 78 s.
9. Beljuchenko I.S. Jevoljucija zony pobegoobrazovanija v semejstve zlakov // V sb.: Uspehi jekologicheskoj morfologii rastenij. – M., 1994. – S. 64-68.
10. Beljuchenko I.S. Vvedenie v obshhuju jekologiju. – Krasnodar: Izd-vo KGAU, 1997. – 544 s.
11. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnaja jekologija. – Krasnodar: izd-vo KGAU, 2001. – 504 s.
12. Beljuchenko I.S. Osobennosti jevoljucii processa kushhenija u zlakov // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko – 2002. – № 20. – S. 167-171.
13. Beljuchenko I.S. Citobiohimicheskaja koncepcija razvitija processa kushhenija u zlakov // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko – 2002. – № 20. – S. 172-189.
14. Beljuchenko I.S., Botasheva N.N. Sostav osnovnyh konsortov fito- i jentomofagov ozimoj pshenicy v zasushlivoj zone Stavropol'ja // Jekologicheskie problemy Kubani. – 2003. – № 19. – S. 37-51.
15. Beljuchenko I.S. Zonirovanie territorii Krasnodarskogo kraja i osobennosti funkcionirovanija prirodnyh i tehnogennyh sistem // Jekologicheskie problemy Kubani. – 2003. – № 20. – S. 4-19.
16. Beljuchenko I.S. Jevoljucionno-jekologicheskie osnovy prakticheskoj introdukcii rastenij // Biologicheskij vestnik. – Har'kov, 2004. – № 8. – S. 44-47.

17. Beljuchenko I.S. Jekologija Kubani. – Krasnodar: KubGAU, 2005. – Ch. I – 513 s.
18. Beljuchenko I.S. Jekologija Krasnodarskogo kraja (Regional'naja jekologija): uchebnoe po-sobie. – Krasnodar: KubGAU, 2010. – 354 s.
19. Beljuchenko I.S. Vvedenie v antropogennuju jekologiju: uchebnoe posobie. – Krasnodar, 2011. – 265 s.
20. Beljuchenko I.S. Vvedenie v jekologicheskij monitoring: uchebnoe posobie. – Krasnodar, 2011. – 297 s.
21. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie problemy stepnoj zony Kubani, prichiny ih voznikovenija i puti reshenija // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2011. – T. 7. – № 3. – S. 47-64.
22. Beljuchenko I.S. Proishozhdenie i jevoljucija zlakov i metody izuchenija ih biomorfologii // Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta (Nauchnyj zhurnal KubGAU) [Jelektronnyj resurs]. – Krasnodar: KubGAU, 2014. – № 02(096). – IDA [article ID]: 0961401016. – Rezhim dostupa: <http://ej.kubagro.ru/2014/02/pdf/16.pdf>, 1,188 u.p.l.
23. Gorchakova A.Ju., Beljuchenko I.S. Morfologicheskie osobennosti vetvlenija pobegov u boreal'nyh zlakov // Tr. / KubGAU. – Krasnodar, 2011. – № 30. – S. 81-84.