

# ИТОГИ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.  
2013. – Т. 22, № 1. – С. 5-23.

УДК 582.542.1 (045)

## ОБ ОТРАСТАНИИ РАЗЛИЧНЫХ ПОБЕГОВ И ГРУППИРОВКЕ ПОЧЕК БОРЕАЛЬНЫХ ЗЛАКОВ

© 2013 А.Ю. Горчакова\*

Мордовский государственный педагогический институт им. М.Е. Евсевьева,  
Саранск (Россия)

Поступила 12.11.2012

Проведен анализ результатов изучения особенностей отрастания бореальных злаков – отрастание различных побегов и группировка почек. Формирование отавы после отчуждения травостоя обусловлено их биологическими особенностями и прежде всего структурой формируемых особей, а также размещением почек возобновления и уровнем развития последних.

*Ключевые слова:* бореальные злаки, отрастание, отавность, группы почек.

**Gorchakova A.Yu. ABOUT GROWTH OF VARIOUS ESCAPES AND GROUP OF KIDNEYS OF BOREAL CEREALS** – The analysis of results of studying of features of growth of boreal cereals – growth of various escapes and group of kidneys is carried out. Aftermath formation after alienation of herbage is caused by their biological features and first of all structure of formed individuals, and also placement of kidneys of renewal and a level of development of the last.

*Key words:* boreal cereals, growth, groups of kidneys.

После скашивания или стравливания трава отрастает, восстанавливает свою надземную массу. Подрастающая трава называется отавой, а свойство растений образовывать ее – отавностью. Благодаря отавности растений можно в течение лета использовать сенокос повторно, а пастбища многократно. На сенокосах и пастбищах отава в основном формируется благодаря отрастанию укороченных побегов или образованию из почек новых побегов. У растений с укороченными побегами после скашивания или стравливания остается большая поверхность листьев, находящихся вблизи поверхности почвы, по сравнению с растениями, имеющими удлиненные побеги. Отрастание растений зависит от их биологических свойств, времени скашивания (стравливания), условий произрастания, степени обеспеченности растений запасными питательными веществами.

---

\* Горчакова Альфия Юнеровна, кандидат биологических наук, доцент, goralfiya@yandex.ru

На современном этапе особенности отрастания злаков исследованы недостаточно. Изучены связи между биологией отдельных видов и их отрастанием (Смелов, 1937, 1947, 1966; Таршис, 1947; Дмитриев, 1948; Шафранова и др., 2009), сроками и высотой дефолиации и отрастанием (Смелов, 1947, 1966; Барышников, 1949), уровнем запасных веществ и отрастанием (Никитина, 1940; Смелов, 1947, 1966; Серебряков, 1954) и т.д. Большой вклад в изучение этой проблемы внесли исследования, проведенные под руководством И.Г. Серебрякова, в которых проанализировано возобновление ряда фестукоидов в зависимости от их побегообразования и ритма развития в различных зонах страны (Денисова, 1953; Серебрякова, 1971), а также установлена связь между высотой среза, сроками отчуждения и внесением удобрений, с одной стороны, формированием отавы, с другой (Лихачев, 1959, 1960). В ряде отечественных (Работнов, 1964, 1982) и зарубежных исследований (Scott, 1956; Jameson, Huss, 1959; Langer, 1963; Tainton, Booysen 1963; Tainton, 1964) проанализированы общие вопросы отрастания растений. По характеру формирования отавы Т.А. Работнов (1983) выделил четыре типа отрастания травянистых растений:

- 1) продолжение роста укороченных побегов;
- 2) продолжение роста удлиненных побегов, если точка роста оказалась выше уровня отчуждения;
- 3) продолжение роста удлиненных побегов в результате образования одного или нескольких побегов из почек в пазухах листьев «пенька», оставшегося после срезания;
- 4) образование новых побегов из почек, расположенных у основания надземных побегов и на подземных органах.

Растения обладают неодинаковой способностью отрастать при скашивании или стравливании. В этом отношении, например, многолетние злаковые травы можно разбить на две группы: травы с хорошей отавностью и малоотавные – со слабо выраженной отавностью. К первым относятся овсяница луговая, мятлик луговой, райграс пастбищный, овсяница красная, ежа сборная, костер безостый, овсяница тростниковидная, канареечник, ковыль волосатик. К малоотавным травам принадлежат житняки, пыреи ползучий и бескорневищный и др. Сильное влияние на отрастание растений оказывает время скашивания (стравливания). Наиболее количество побегов отрастает при скашивании (стравливании) в ранние фазы вегетации не позднее цветения. Отава в этот период быстро формируется благодаря интенсивному развитию не только стравленных (скошенных) побегов, но и вновь возникающих из почек. При использовании растений в поздние фазы вегетации они отрастают медленнее, а иногда очень плохо. Опыты показывают, что луговая растительность в лесной зоне в поймах рек, во влажных районах после скашивания во время цветения дает 30-50% массы первого укоса. При скашивании трав в фазе колошения (бутонизация бобовых) отава часто отрастает значительно лучше, чем при скашивании в период цветения. Так, при уборке разнотравно-ковыльно-типчачковых лугов (Саратовская область) в фазе колошения отава

составляла 40%, а при скашивании в фазе цветения – 30% первого укоса; на заливных лугах засушливой зоны (Западный Казахстан) соответственно 20-30% и 10-15% урожая первого укоса. Следует отметить, что если после скашивания трав в фазе колошения отавы получается больше, то урожай растений при первом укосе получается более высокий при скашивании их в фазе цветения. Например, на разнотравно-злаковых лугах урожай трав, убранных в фазе колошения, составляет лишь 70-80%, в фазе плодоношения – 80-90% урожая при скашивании в фазе цветения. Отавность может существенно изменяться в зависимости от условий произрастания (климата, почвы, обеспеченности влагой и т.д.). Она снижается в направлении от лесной зоны на юг, что связано с переходом от плодородных почв к более бедным, от влажных к более сухим. В лесной зоне, как было отмечено, урожай отавы составляет 30–50% первого укоса (после сенаживания травостоя в фазе цветения). На каштановых почвах урожай отавы равняется 10-20%. Растения сухой степи и пустынь (ксерофиты) отрастают только при скашивании не позднее начала колошения – бутонизации. Однако в пустынных районах при внесении удобрений и поливах можно скашивать отаву несколько раз и получать высокие урожаи ее. Наилучшей отавностью характеризуется травостой в лесных районах на плодородных, достаточно увлажненных почвах. На таких почвах можно стравливать травостой 3-5 раз, в степных районах – до 3 раз, а в пустыне – один и лишь иногда 2 раза.

Запасные питательные вещества. Для образования побегов и новых листьев при отрастании луговых трав важное значение имеют вещества, накопленные и отложенные в запасующих органах. Чем выше обеспеченность запасными питательными веществами, тем быстрее отрастают травы, и образуется больше побегов. Запасные питательные вещества играют огромную роль. Они откладываются в виде углеводов (крахмал, моносахариды, дисахариды), белков, жиров и других соединений в корнях, корневищах узлах кущения, стеблях. В сухом веществе растений содержится: углеводов до 80-90%, жира – 2,5%, белков – 6-15%, золы – 5-12%.

После скашивания или стравливания растение, лишенное листьев и других зеленых частей (или же с оставшимся небольшим количеством их), не может обеспечить рост и развитие побегов за счет фотосинтеза, и в этом случае многолетние травы используют для вегетационного возобновления запасные вещества. После того как побеги разовьются, вновь начинается накопление запасных питательных веществ, которые идут на пополнение израсходованных. Запасные питательные вещества необходимы и в зимний период, так как под покровом снега жизнь многолетних растений не прекращается и на процессы дыхания (в незначительной степени и на процессы роста они используют запасы питательных веществ, созданные в летне-осеннее время). Весной, в первые же дни после схода снега, побеги многолетних трав развиваются благодаря отложенным запасным питательным веществам. Примерно через 2-3 недели после начала отрастания трав ассимиляционная деятельность листьев усиливается и происходит пополнение запаса питательных ве-

ществ. Как показали исследования, процентное содержание запасных веществ в растении значительно увеличивается до периода цветения – плодоношения (примерно в полтора раза по сравнению с весенним), а затем после осеннего отмирания запас их может даже уменьшаться (опыты В.П. Смелова и А.С. Морозова). При пастбищном использовании растения уходят под зиму с более значительным запасом питательных веществ, чем растения после сенокоса его использования. Степень обеспеченности многолетних трав запасными питательными веществами влияет на качество вегетативных побегов и их рост, поэтому необходимо создавать благоприятные условия, при которых происходит наибольшее накопление запасных веществ, проводить соответствующий уход за травами, своевременно вносить удобрения. Большое влияние на увеличение запасных питательных веществ оказывают рациональные способы использования сенокосных и пастбищных угодий. Например, при умеренно частом и низком скашивании или же стравливании травостоя растения не смогут накопить необходимое количество запасных питательных веществ, и в запасяющих органах их окажется меньше, чем нужно, растения уйдут в зиму неокрепшими, и весной жизнедеятельность их будет ослаблена. Раннее весеннее стравливание, когда растения, израсходовав запасные питательные вещества на образование побегов, еще не смогли восполнить их убыль, также окажется вредным для дальнейшего роста и развития растений. Эти биологические особенности нужно учитывать при разработке способов рационального использования естественных сенокосов и пастбищ, которые в основном сводятся к определению правильных сроков и высоты скашивания и стравливания, недопущению низкого и частого стравливания, организации соответствующего ухода за природными кормовыми угодьями, своевременному внесению удобрений и т.д. (Андреев, 1989; Чистякова, 2006).

Особенности отрастания бореальных злаков изучены еще также недостаточно (Tainton, 1964; Humphreys, 1966; Jones, 1967; Brown, Blaser, 1968; Животовский, 2001; Кочерина, 2001; Османова и др., 2001; Панкратова, Ганибал, 2009). В связи с этим особый интерес представляет исследование отрастания этой группы злаков, характеризующейся многообразием биоморф и составляющей во многих районах основную хозяйственно-ботаническую группу в урожае пастбищ (Falinsku, 1986).

Продуктивность злаков изучена хорошо, что связано с необходимостью решать практические вопросы сельского хозяйства. Однако мало данных, характеризующих продуктивность и структуру отдельных видов в динамике их развития и по сезонам года (Кирюхин, Силаева, 2001; Sulser et al., 2001; Crawley, 2003; Hill et al., 2003; Santana et al., 2003; Sinkiewicz, 2004; Zembala, Filek, 2004; Лутова, 2006; Лыкова и др., 2007; Лыкова, 2008; Чистякова, 2006; Чистякова, Ларина, 2007, 2008; Горчакова, 2008, 2010, 2011а, б; Бадмаев, 2009; Якимова и др., 2009). Недостаточно освещены в литературе вопросы побегообразования злаков, их возобновления, отрастания, ритма развития и формирования урожая и некоторые другие, имеющие определенное значение при организации научно обоснованного пастбищного хозяйства.

Завершая краткий обзор литературы по биологии отрастания бореальных злаков, следует отметить, что в подавляющем большинстве опубликованных работ рассматриваются лишь отдельные аспекты этого важного и обширного вопроса. Трудно назвать работы, в которых бы излагались вопросы биоморфологии бореальных злаков во взаимосвязи с их продуктивностью, сезонностью развития и т.д. Между тем, подобные исследования 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 долгодетных пастбищ и некоторых других вопросов сельского хозяйства этой зоны.

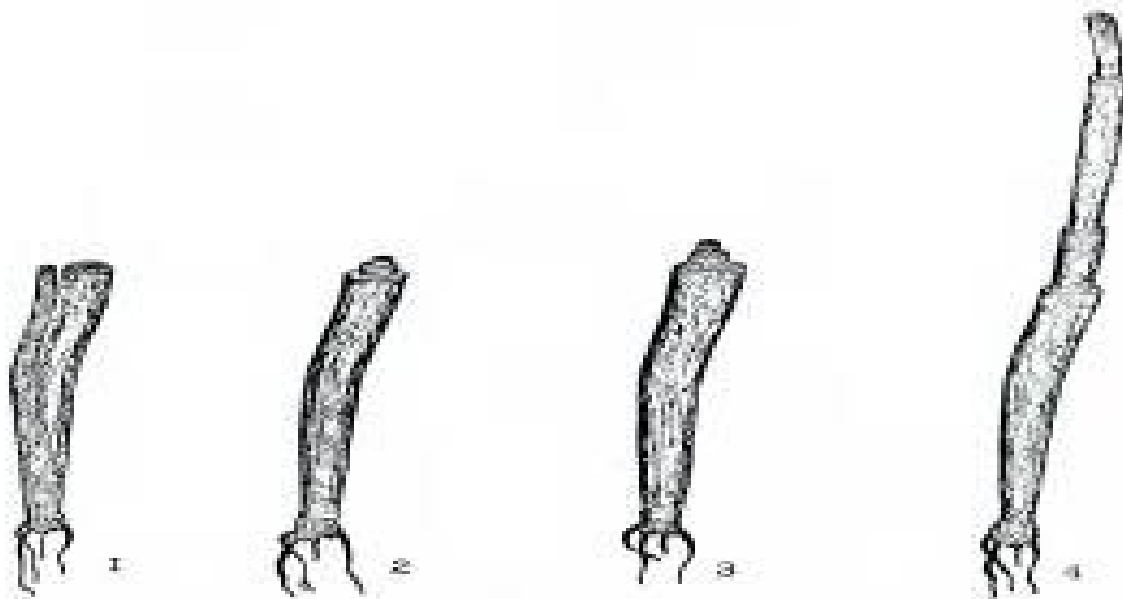
Несмотря на большую практическую значимость отрастания бореальных многолетних кормовых злаков, эти вопросы также не нашли в литературе должного отражения (Серебряков, 1947; Работнов, 1950, 1960, 1983; Любарский, 1967; Серебрякова, 1971; Цвелев, 1976, 2005; Eleveland, 1985; Falinski, 1986; Уланова, Тощева, 1989; Уланова, Демидова, 2001; Уланова и др., 2002, 2003; Dierschke, Engels, 1991; Berg, 2000; Caswell, 2001; Горчакова, 2004, 2005; Горчакова и др., 2005; Жученко, 2006; Елистратов, 2008).

Целью нашей работы является изучение отрастания бореальных многолетних кормовых злаков – отрастание различных побегов и группировка почек.

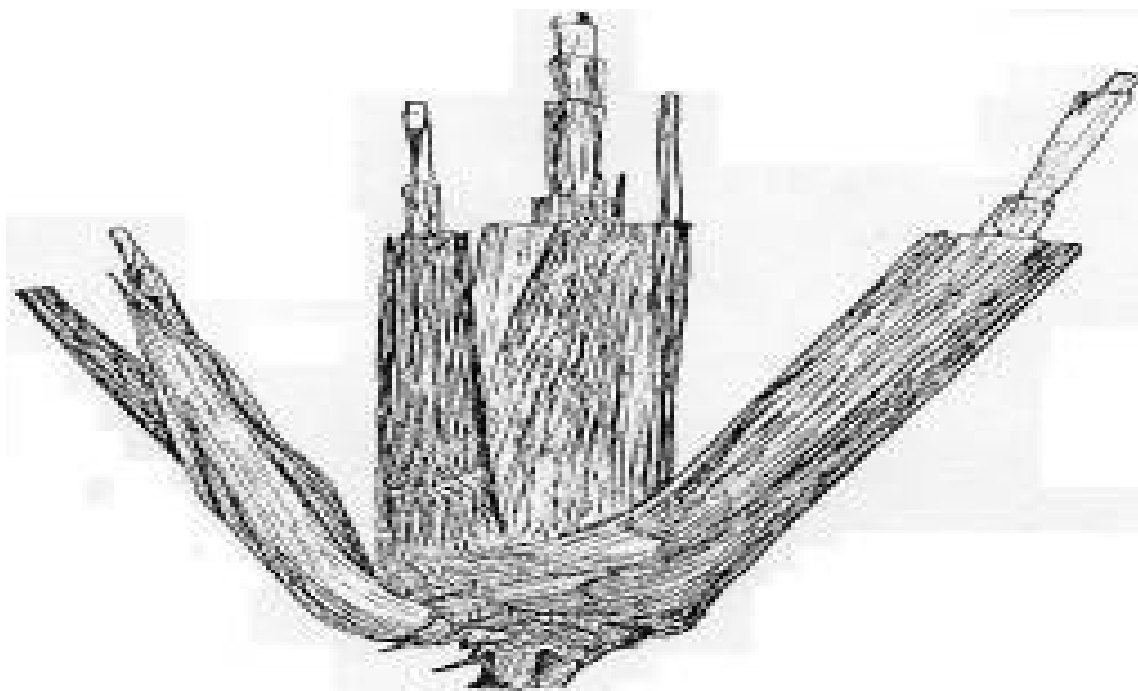
В настоящей работе излагаются результаты наших исследований отрастания бореальных злаков. Для эксперимента использовались важнейшие в хозяйственном отношении кормовые злаки. В своих исследованиях мы стремились сосредоточить внимание на основных вопросах, часто опуская, на наш взгляд, второстепенные или уже в какой-то степени разработанные и освещенные в работах других авторов. Отрастание злаков изучали на территории Республики Мордовия в 2010-2012 гг. Особенности ухода на опытных участках определялись задачами исследований. При изучении отавности отдельных видов их травостой срезали в оптимальные периоды развития с последующим проведением наблюдений за формированием урожая. Для каждого вида отмечали специфику отрастания отдельных побегов. Через определенное время после отчуждения выкапывали растения для камеральной обработки, где подсчитывали число появившихся побегов и отмечали почки, из которых они образовались. Расчет новых структур проводили на каждые 100 отросших побегов в 5-6-кратной повторности. По некоторым видам определяли суточный прирост побегов отавы и вели наблюдения за их развитием.

Отчуждение надземной массы злаков производится тогда, когда продуктивность их травостоя достаточно высокая. По времени это совпадает с фазой выхода в трубку или началом колошения. После отчуждения травостоя разные побеги злаков отрастают неодинаково. Первыми отрастают укороченные побеги. Например, у *Lolium perenne* L. (рис. 1), *Dactylis glomerata* L. (рис. 2) и т.д. спустя час после среза можно обнаружить удлинение срезанных влагалищ укороченных побегов. Скорость прироста этих побегов у всех

видов очень высокая и в сутки может достигать до 7-9 см. Наибольшим приростом выделяются рыхлодерновинные формы *Lolium perenne* и *Festuca pratensis* Huds.



**Рис. 1. Отрастание укороченных побегов *Lolium perenne*:**  
1 – в момент среза; 2 – через час после среза в послеполуденные часы; 3 – через час после среза в утренние часы; 4 – через 24 часа после среза



**Рис. 2. Отрастание укороченных побегов *Dactylis glomerata* через 3 часа после среза**

Между злаками наблюдаются большие различия по интенсивности отрастания после скашивания надземной массы в Мордовии (рис. 3, 4).

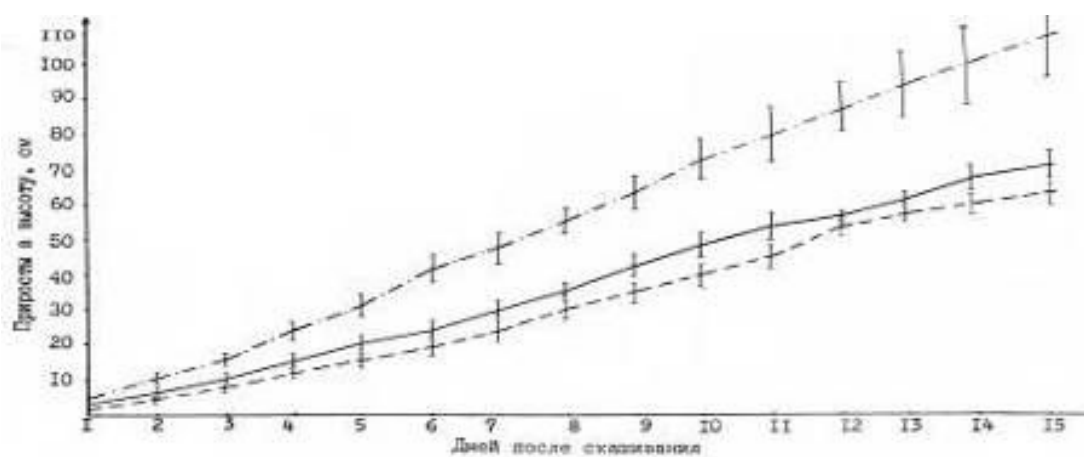


Рис. 3. Отрастание укороченных побегов некоторых бореальных злаков в Мордовии в летний период (2012 г.):  
 ————— *Lolium perenne*; - - - - - *Festuca rubra* L.; - · - · - · - *Dactylis glomerata*

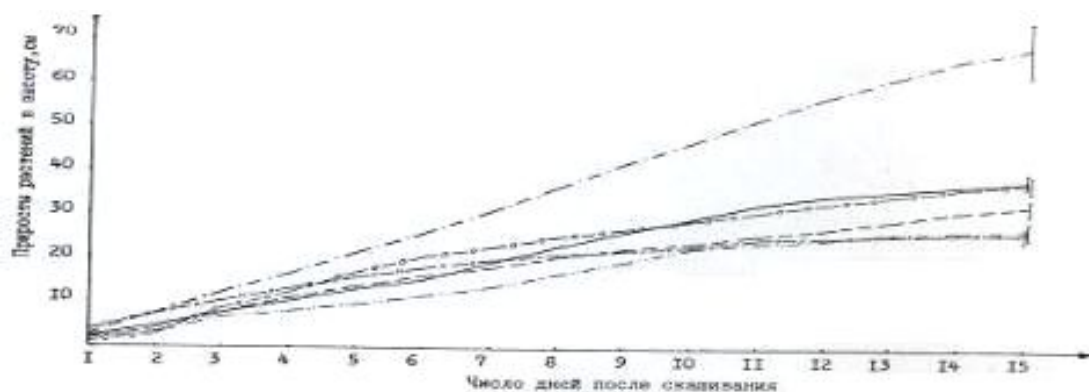


Рис. 4. Отрастание укороченных побегов некоторых злаков после скашивания (Мордовия, 2012 г.): ————— *Briza media* L.; - - - - - *Stipa capillata* L.;  
 - · - · - · - *Lolium perenne*; - · · - · - *Lolium multiflorum*; - - - - - *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.; — o — *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf.

Неодинаково отрастают также сорта отдельных видов (рис. 5, 6). Отрастание укороченных побегов происходит за счет продолжения роста надрезанных листовых пластинок или влагалищ и образования нетронутым апексом новых фитомеров. Из срезанных побегов у быстро вегетирующих злаков обычно формируются удлиненные структуры. Превращение вегетативных побегов в генеративные обусловлено переходом к этим структурам доминирующей роли, что подтверждается их интенсивным кущением сразу после отчуждения.

Апогеотропные удлиненные побеги после срезания начинают отрастать после укороченных. Возобновляются они двумя путями: пробуждением спящих почек зоны кущения и покоящихся почек надземных удлиненных фитомеров, расположенных ниже уровня среза. Отрастание надземными боковыми почками происходит через 2-5, а подземными – через 5-7 дней после среза. Быстрее отрастают апогеотропные побеги безрозеточных злаков. После срезания надземной части злаков скорость прироста побегов, образующихся

из разных почек, неодинакова. Например, в осенний период 2010-2011 гг. в Ичалковском районе в Мордовии у *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub побеги из апикальных почек прирастали в высоту в среднем на 4,1, из боковых надземных – на 2,8, из почек зоны кущения – на 4, а из почек корневищ – на 3,9 см/сутки.

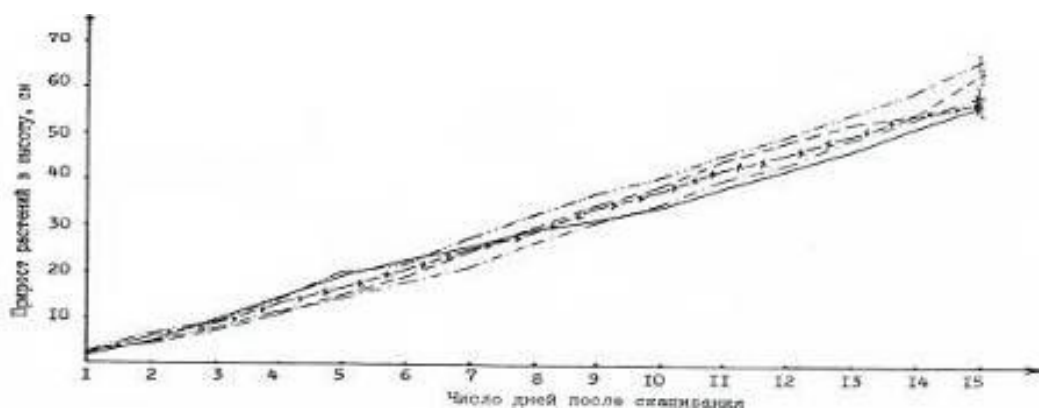


Рис. 5. Отрастание укороченных побегов различных сортов *Bromopsis inermis* после скашивания в Мордовии (2012 г.): ———— – сорт «Пензенский-1»; - - - - - сорт «Дединовский-3»; - · - · - · - сорт «Моршанский-312»; - - - - - сорт «Моршанский-760»; — × — – сорт «Моршанец»

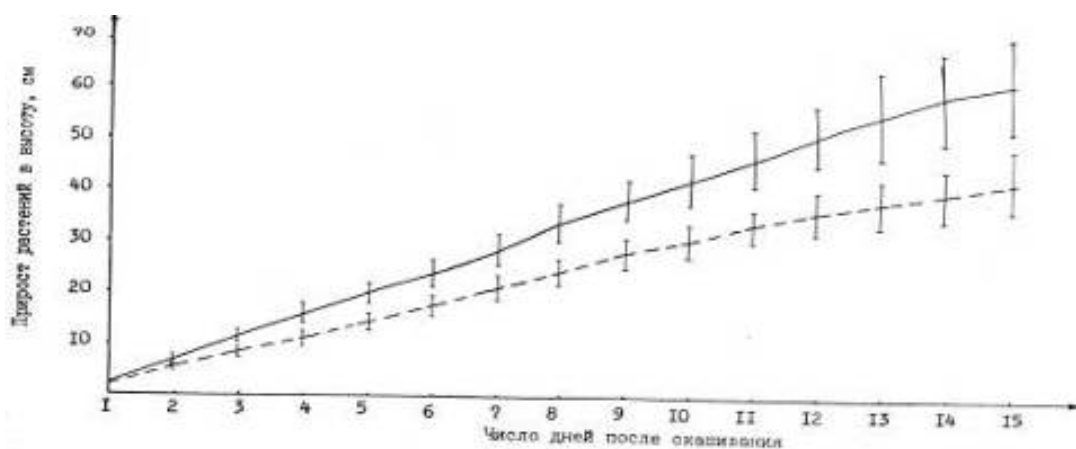


Рис. 6. Отрастание укороченных побегов различных сортов *Phleum pratense* L. после скашивания в Мордовии (2012 г.): ———— – сорт «Вита-1»; - - - - - сорт «Майская-1»

Корневищно-столоновидные побеги после среза растут быстрее, расширяя сферу своего влияния за счет удлинения осевого и образования боковых побегов. Переход их боковых почек в рост почти совпадает по времени с отрастанием укороченных побегов. Корневища реагируют на отчуждение следующим образом: у корневищно-рыхлодерновинных злаков (*Bromopsis inermis* и др.) верхушечная почка побега принимает апогеотропное направление роста, у корневищных и корневищно-столонообразующих (*Elytrigia*



*repens* (L.) Nevski, *Agrostis stolonifera* L.) надземные побеги формируются латеральными и апикальными почками корневищ весеннего происхождения, расположенных ближе к поверхности почвы, на 7-12-й день после среза.

Разнообразие типов побегов в составе особей бореальных злаков обусловило формирование ими большого количества почек, отличающихся рядом особенностей. Образование разнотипных побегов в пределах особи и формирование значительного количества почек возобновления, отличающихся степенью развития, обеспечивает большинству бореальных злаков быстрое отрастание, относительно равномерное накопление урожая в течение вегетации и полицикличность развития.

На основе многолетних наблюдений за отрастанием фестукоидов все многообразие почек, участвующих в формировании отавы после отчуждения надземной массы, мы делим на 5 групп (рис. 7), сформированных разными побегами (рис. 8), характеризующихся определенной спецификой развития:

1) Апикальные открытые растущие вегетативные почки надземных апо- и диагеотропных побегов (вегетативных укороченных, удлинённых) с невысокой емкостью и расположенных ниже уровня среза. После отчуждения травостоя отрастание идет за счет продолжения удлинения листьев, не закончивших рост к этому времени, а также формирования в конусе нарастания новых листьев. Эта группа включает первые два типа отрастания по Т.А. Работнову (1964).

2) Боковые закрытые зрелые покоящиеся или растущие почки удлинённых фитомеров надземных диагеотропных побегов (столонов, корневищно-столоновидных), отличающиеся высокой емкостью; почки этой группы быстро переходят в рост и образуют новые структуры.

3) Боковые закрытые зрелые или незрелые почки удлинённых фитомеров надземных апогеотропных побегов (генеративных, скрытогенеративных и удлинённых вегетативных), расположенные ниже уровня среза, раскрывающиеся после отчуждения травостоя и характеризующиеся невысокой емкостью. Эта группа включает третий тип отрастания по Т.А. Работнову (1964).

4) Боковые закрытые зрелые или незрелые почки сближенных фитомеров зоны кущения удлинённых и укороченных побегов, выделяющиеся относительно низкой емкостью.

5) Открытые или закрытые почки подземных корневищ (апикальные закрытые зрелые растущие и боковые закрытые зрелые покоящиеся), отличающиеся высокой емкостью, особенно апикальные. Почки четвертой и пятой групп составляют четвертый тип отрастания по Т.А. Работнову (1964). Первые три группы почек расположены в надземной части, две последние – в почве.

Выделенные группы почек отличаются размерами, массой, а также биохимическим составом. Мы определили массу почек у ряда злаков следующим образом: у выкопанных особей каждого вида срезали почки, очищали от чешуи и помещали в каждый пакетик по десять штук в соответствии с группой.

По каждой группе брали 10 пакетиков (100 почек). После высушивания определяли массу отдельных почек (табл. 1, рис. 9). В пределах особи почки отдельных видов заметно различаются по своей массе. Наибольшей массой отличаются закрытые растущие почки диагеотропных побегов и апикальных почек корневищ. Заметно выделяются своей массой «луковички» зоны кущения, корневищ и апогеотропных побегов у *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, в несколько раз превосходя аналогичные почки других видов.

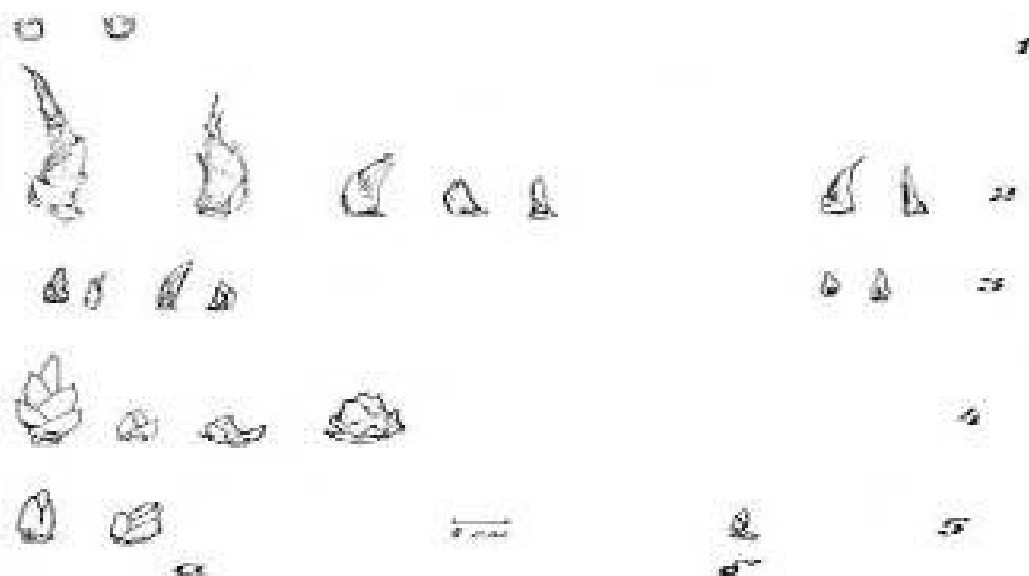


Рис. 7. Основные формы отдельных групп почек *Bromopsis inermis*:  
1, 2, 3, 4, 5 – группы почек; а – растущие почки; б – покоящиеся почки

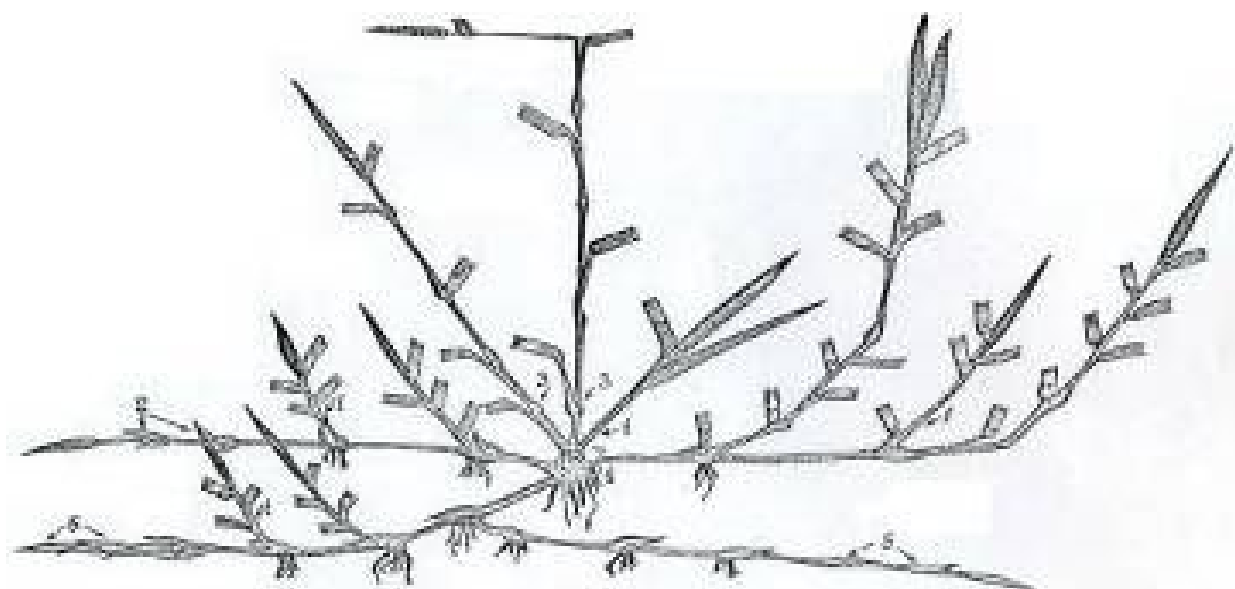


Рис. 8. Схема размещения почек возобновления у бореальных злаков:  
1-5 – группы почек

Заметно различаются выделенные группы почек и по своей емкости. Этот показатель мы определяли в Мордовии летом и весной (злаки выращи-

ны на опытном участке «Республиканского Центра дополнительного образования детей» (ГБОУРМДОД «РЦДОД») в г. Саранске). Отбирали по 10-12 типичных почек и делали срезы (2-3 почки резали на микротоме, остальные – вручную), которые просматривали под микроскопом и подсчитывали количество листовых образований или их зачатков.

Таблица 1

Масса различных групп почек некоторых злаков (Мордовия, 2012 г.)

Вид	Масса почек по группам, мг СВ/почка					
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	
					апикальные	латеральные
<i>Poa pratensis</i> L. s. l.	0,25±0,07	3,41±0,12	0,18±0,01	2,11±0,14	8,12±0,11	0,20±0,01
<i>Bromopsis inermis</i>	1,52±0,06	—	11,75±0,53	58,40±1,74	22,35±0,42	21,67±0,70
<i>Dactylis glomerata</i>	1,71±0,06	—	2,16±0,08	3,57±0,13	13,64±0,18	1,94±0,04

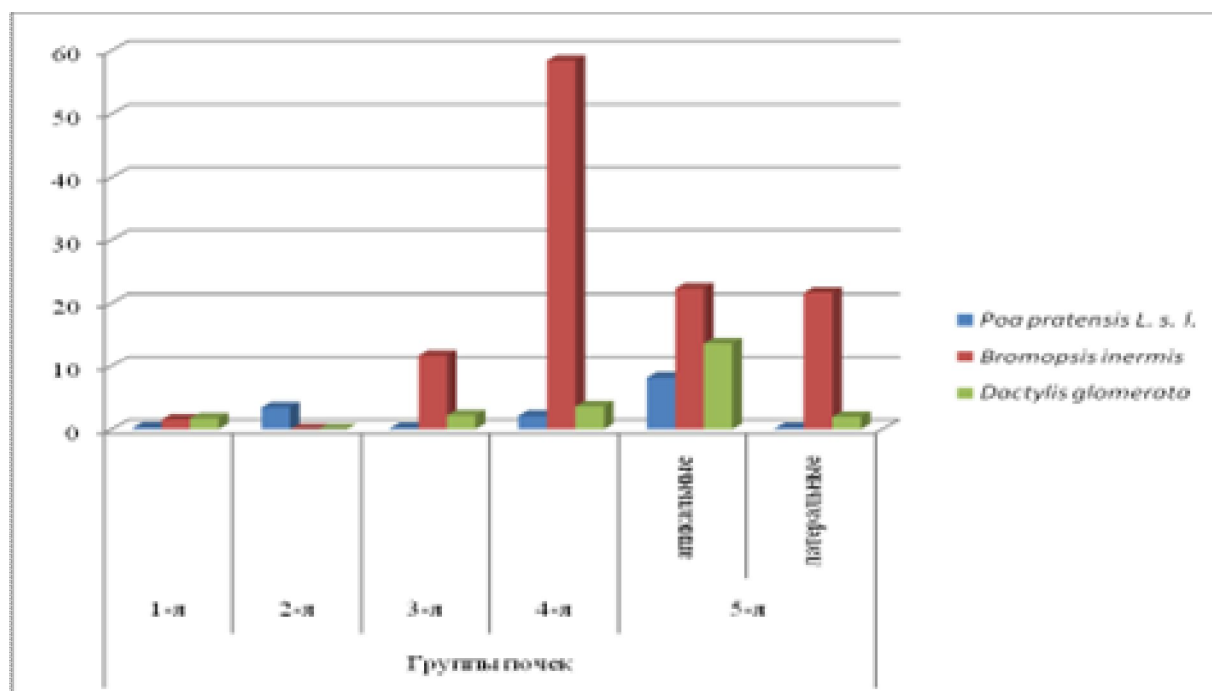


Рис. 9. Соотношение масс различных групп почек некоторых злаков (мг СВ/почка) (Мордовия, 2012 г.)

Следует отметить высокую вариацию емкости в пределах отдельных групп почек (табл. 2). Емкость почек не является стабильной для отдельных видов. По нашим наблюдениям, зрелость почки (переход в растущее состояние) при разных условиях вегетации растений и в зависимости от их возраста различная. Наибольшей емкостью отличаются открытые почки вегетативных апогеотропных побегов короткодневных злаков при их вегетации на длинном

дне. Например, апикальные растущие почки *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf, в среднем имели свыше 10 зачатков. Большой емкостью отличаются «луковички» (до 15 зачатков), формирующиеся на столонах корневищно-столонобразующих и в зоне кущения и на удлинённых побегах корневищно-рыхлодерновинных злаков. «Луковички» выделяются крупностью и хорошо защищены от пересыхания большим количеством (до 20 и больше) плотных чешуй.

Таблица 2

Емкость почек некоторых злаков (Мордовия, 2010-2011 гг.)

Вид	Тип побега	Группа почек	Емкость почек		Тип почки
			летом	осенью	
<i>Bromopsis inermis</i>	апогеотропный	1	3,3±0,50	2,3±0,07	ор
	диагеотропный	2	8,5±0,50	6,0±0,38	зп
	апогеотропный	3	2,3±0,07	2,6±0,28	зп
		4	10,5±0,07	7,6±0,28	зп
	корневище, апекс	5	10,4±0,07	5,5±0,75	зр
	боковые	5	7,9±0,32	5,6±0,27	зп
<i>Dactylis glomerata</i>	апогеотропный	1	6,3±0,20	2,3±0,17	ор
		2	—	—	—
		3	4,5±0,34	2,3±0,17	зп
		4	5,6±0,34	3,6±0,33	зп
		5	—	—	—
<i>Lolium multiflorum</i>	апогеотропный	1	4,4±0,53	3,5±0,28	ор
		2	—	—	—
		3	2,2±0,18	2,3±0,19	зп
		4	5,6±0,28	2,8±0,17	зп
<i>Calamagrostis epigeios</i>	апогеотропный	1	6,3±0,27	5,0±0,47	ор
		2	—	—	—
		3	5,6±0,33	4,8±0,21	зр
	«луковичка»	4	12,4±0,30	11,0±0,46	зп
	корневище	5	9,7±0,33	9,6±0,55	зр
<i>Poa pratensis</i>	апогеотропный	1	4,8±0,33	3,7±0,30	ор
		2	—	—	—
		3	4,4±0,29	4,3±0,19	зр
		4	5,3±0,19	4,8±0,40	зп
	корневище, апекс	5	9,6±0,29	7,6±0,29	зр
	боковые	5	8,3±0,14	5,8±0,34	зп
<i>Sorghum sudanense</i>	апогеотропный	1	11,4±0,22	5,3±0,25	ор

Примечание: ор – открытая растущая; зр – закрытая растущая; зп – закрытая покоящаяся.

Следует указать на различия емкости почек в летний и осенний периоды: осенью, как правило, емкость соответствующих почек на 2-3 метамера

меньше, чем летом, что связано, очевидно, с замедлением митоза и общим изменением энергетико-вещественного обмена в растении и переходом почек в состояние покоя. Результаты наших исследований емкости почек бореальных злаков значительно пополняют информацию о злаках. Имеющиеся данные ряда авторов (Jameson, Huss, 1959), изучавших *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Saccharum officinarum* L., *Sorghum* sp., связаны с величиной емкости почек паникоидов. В частности, на незначительное количество примордиев на конусах нарастания маисовых и сорговых указывает Sharman (цит. по: Sienkiewicz, Chachulski, 2004) и лесных столонообразующих злаков – Т.И. Серебрякова (1971).

Некоторые различия между почками выделенных групп наблюдаются также и в биохимическом составе, в частности, в структуре белков (рис. 10). Активно вегетирующие апикальные почки надземных и подземных побегов отличаются высоким содержанием легкорастворимых белков (до 4 мг/г на СВ и больше), тогда как боковые спящие выделяются низким содержанием этой фракции белков, особенно альбуминов.

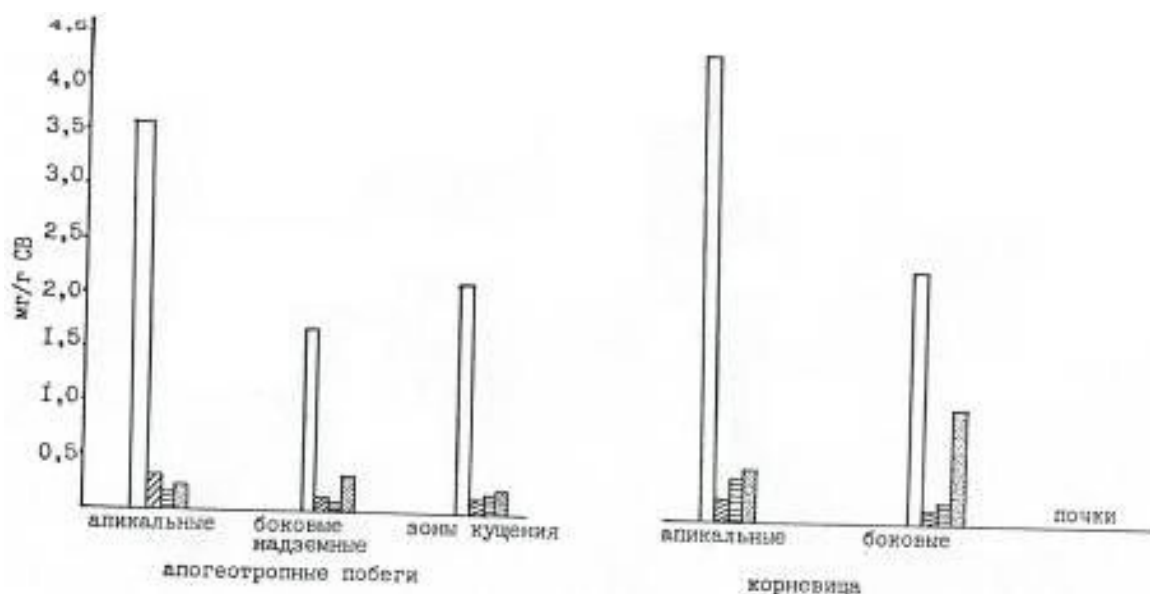


Рис. 10. Фракционный состав белков различных групп почек *Dactylis glomerata*, Мордовия, 2011 г.: – альбумин; – глобулин; – глиадин; – глютелин

Проведенный анализ ряда показателей различных почек (биометрический и биохимический) свидетельствует о значительных различиях в их характеристике. Отмеченные расхождения между почками коррелируют с их потенциальными возможностями в формировании побеговых структур. Это подтверждается также данными наших исследований за отрастанием костреца безостого (*Bromopsis inermis*) сорта «Пензенский-1» в весенний и летний периоды года в Мордовии. Растения срезали на высоте 10 см, спустя 30 дней брали произвольно по 25 побегов, образованных разными почками, и производили их анализ (табл. 3).

Образованные разными группами почек побеги заметно различаются по характеру роста (прирост, масса и т.д.). Мощным накоплением урожая в

летний период выделялись побеги подземного происхождения, а весной – побеги, образованные апикальными почками, а также почками корневищ и зоны кущения. Отмеченные особенности в формировании отавы при участии различных групп почек имеют большое практическое значение, указывая на необходимость тщательного подхода к вопросу об уровне дефолиации пастбищ.

Несмотря на большие различия почек отдельных групп по ряду показателей (масса, емкость, биохимический состав и т.д.), следует отметить известную условность такого деления, что связано с широким варьированием биометрических характеристик почек и их различной степенью развития в пределах отдельных групп. В подтверждение этого приведем некоторые данные по характеристике боковых почек различных частей удлинённых вегетативных побегов (среднее из 25 замеров) *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, который образует заросли на сырых местах и по берегам водоемов в Мордовии (табл. 4).

Таблица 3

Характеристика побегов *Bromopsis inermis*, образованных почками разных групп

Побеги, образованные почками	Характеристика побегов				
	высота, см	диаметр, см	масса, г/СВ	суточный прирост, см	тип побега
Лето 2011 г.					
Боковыми надземными	134±5,3	0,9	11,2±0,24	4,4±0,04	уд.
Зоны кущения	320±4,3	1,4	29,7±0,35	10,7±0,21	уд.
Корневищ	320±2,8	2,0	32,5±0,34	10,7±0,14	уд.
Весна 2011–12 гг.					
Апикальными	123±2,5	1,0	11,4±0,30	4,0±0,08	уд.
Боковыми надземными	84±1,3	0,5	1,3±0,05	2,8±0,04	уд.
Зоны кущения	120±3,1	0,8	4,2±0,08	4,0±0,06	ук.
Корневищ	117±1,8	0,9	4,3±0,06	3,9±0,06	ук.

Примечание: уд. – удлинённые; ук. – укороченные.

Параметры почек разных метамеров в подземной и надземных частях заметно варьируют, что свидетельствует о разной степени их развития. Наиболее крупными являются почки средних метамеров, которые раньше других переходят в рост. Следует отметить определенную закономерность в степени развития почек в зоне кущения и в надземной части апогеотропного побега: крайние верхние и нижние почки (самые ранние и поздние) отстают в росте от срединных и нередко останавливаются на этом этапе развития. Средние почки зоны кущения и надземной части образуют боковые структуры в период жизнедеятельности материнского побега. Нижние почки удлинённых фитомеров и некоторые почки зоны кущения остаются в покоящемся состоянии

и раскрываются после отчуждения надземной части, причем первыми в рост трогаются почки надземных фитомеров, а затем зоны кущения.

Таблица 4

Характеристика почек удлиненного вегетативного побега  
*Phragmites australis* (Саранск, 2012 г.)

№ поч-чек, снизу вверх	Характеристика почек				Примечание	
	длина, мм	диаметр, мм	масса, мг /СВ	форма		
1	11	7	0,27±0,005	округлая	Первые 5 метамеров составляют зону кущения, 3–5-я почки тронулись в рост.	
2	13	7	0,36±0,008	-«-		
3	19	11	0,40±0,008	-«-		
4	14	12	0,46±0,006	-«-		
5	14	11	0,16±0,004	-«-		
6	6	6	0,09±0,004	-«-	Почки 6–10-го фитомеров находятся в состоянии покоя (зона покоящихся надземных боковых почек).	
7	7	7	0,05±0,002	-«-		
8	4	4	0,09±0,003	округло-плоская		
9	10	4	0,05±0,003	-«-		
10	7	3	0,02±0,001	-«-		
11	8	2	0,01±0,001	-«-		Почки 11–22-го метамеров находятся в фазе формирования (зона растущих боковых надземных почек).
12	6	2	0,01±0,001	-«-		
13	6	2	0,01±0,001	-«-		
14	6	2	0,01±0,001	-«-		
15	5	1,5	0,05±0,001	-«-		
16	5	1	0,009±0,002	-«-		
17	5	1	0,002±0,0001	-«-		
18	4	1	0,002±0,0001	-«-		
19	4	1	0,002±0,0004	-«-		
20	3	1	0,002±0,0003	-«-		
21	3	1	0,002±0,0001	-«-		
22	2	1	0,002±0,0001	-«-		

Существует определенная связь между формированием кольца придаточных корней и раскрытием почки соответствующего фитомера. Например, в зоне кущения у *Bromopsis inermis* почки раскрываются быстрее в том случае, если кольцо придаточных корней вокруг их узла отсутствует. Побеги, у которых все подземные узлы образовали придаточные корни, после отчуждения надземной части отрастают, как правило, не почками зоны кущения, а почками корневищ.

Таким образом, проведенный анализ отрастания злаков показывает, что формирование отавы после отчуждения травостоя обусловлено их биологическими особенностями и прежде всего структурой формируемых особей, а также размещением почек возобновления и уровнем развития последних.

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

*Работа проводится при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ за счет средств мероприятия 2. «Модернизация научно-исследовательского процесса и инновационной деятельности (содержание и организация)» Программы стратегического развития ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный педагогический институт имени М.Е. Евсевьева» на 2012-2016 гг. «Педагогические кадры для инновационной России».*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Андреев Н.Г.** Луговое и полевое кормопроизводство: учеб. для вузов по агр. спец. М.: Агропромиздат, 1989. С. 34-56.

**Бадмаев Б.Б.** Кормовые растения тарбагана в Западном Забайкалье // Вестн. Красноярского гос. агр. ун-та. 2009. № 7. С. 91-95. – **Барышников В.Г.** Возобновление листовой массы лугопастбищных злаков после отчуждения. М., 1949. С. 15-16.

**Горчакова А.Ю.** О влиянии условий вегетации на ветвление побегов у злаков // Бюл. Ботан. сада Кубанского гос. агр. н-та. 2004. № 22. С. 238-260. – **Горчакова А.Ю.** Внедрение злаков-интродуцентов в сельскохозяйственное производство Мордовии // Наука и инновации в Республике Мордовия: Сб. науч. статей. Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2005. С. 632-635. – **Горчакова А.Ю.** Формирование куста овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) в разных экотопах // Проблемы биоэкологии и пути их решения (Вторые Ржавитинские чтения): Сб. науч. статей. Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2008. С. 132-134. – **Горчакова А.Ю.** Некоторые биологические особенности развития пшеницы сорта «Прохоровка» // Биология будущего: традиции и инновации: Сб. науч. статей. Урал. гос. ун-т. Екатеринбург: Изд-во АМБ, 2010. С. 58-60. – **Горчакова А.Ю.** Научные аспекты изучения особенностей побегообразования бореальных злаков // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011а. Т. 13, № 5. С. 54-59. – **Горчакова А.Ю.** О развитии мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) в год посева в условиях Республики Мордовия // Биологическая наука и образование в педагогических вузах: Сб. науч. статей. Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011б. С. 147-150. – **Горчакова, А.Ю., Коммодов В.В., Живечков С.М.** Влияние природных и технологических факторов на ветвление злаков // Вестн. Морд. ун-та. 2005. № 3-4. С. 130-135.

**Денисова Г.М.** Побегообразование и ритм сезонного развития луговых растений низовой Северной Двины. М., 1953. 17 с. – **Дмитриев А.М.** Луговодство с основами луговедения. М.: Огиз-Сельхозгиз, 1948. 408 с.

**Елистратова Д.Б.** Злаковые растения придорожных полос Нижнего Новгорода // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. 2008. № 4. С. 82-85.

**Животовский Л.А.** Онтогенетические спектры, эффективная плотность, классификация популяций растений // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М.: МПГУ, 2001. С. 62-63. – **Жученко А.А.** Роль растениеводства в век биологии и экономики знаний // Вестн. РАСХН. 2006. Т. 1. С. 3-6.

**Кирюхин И.В., Силаева Т.Б.** Степной элемент во флоре Мордовии // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Материалы науч. совещ. (29-31 янв. 2001 г., Рязань). М., 2001. С. 74-76. – **Кочерина Е.В.** Численность и возрастной состав ценопопуляций лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.) на лугах Архангельской области // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М.: МПГУ, 2001. С. 93-94.



**Лихачев А.Н.** Формирование отавы некоторых луговых растений при сенокосном и пастбищном использовании. М., 1959. С. 53-59. – **Лихачев А.Н.** Формирование отавы некоторых луговых растений в зависимости от их хозяйственного использования. М., 1960. 19 с. – **Лутова Л.А.** Развитие побеговых апикальных меристем // Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2006. С. 170-180. – **Лыкова Н.А.** Адаптивность злаков (*Poaceae*) в связи с условиями превегетации и вегетации // С.-х. биология. 2008. № 1. С. 48-54. – **Лыкова Н.А., Попов А.И., Топаж А.Г., Хомяков Ю.В.** Совершенствование методики сортоиспытания зерновых культур // Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии СПб.: ПИЯФ РАН, 2007. С. 222-231 – **Любарский Е.Л.** Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. 180 с.

**Никитина Е.В.** Некоторые закономерности отрастания многолетних травянистых растений сенокосов и пастбищ Киргизской ССР. Фрунзе, 1940. 134 с.

**Османова Г.О., Закамская Е.С., Илюшечкина Н.В.** Классификация ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М.: МПГУ, 2001. С. 127-128.

**Панкратова Л.А., Ганнибал Б.К.** Восстановительные сукцессии травяных сообществ в ландшафтах южной лесостепи (Воронежская область, музей-заповедник «Дивногорье») // Вестн. СПбГУ. Сер. 7 (геология, география). 2009. № 2. С. 92-96.

**Работнов Т.А.** Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи совр. биологии. 1947. Т. XXIV. Вып. 1 (4). С. 133-149. – **Работнов Т.А.** Жизненный цикл травянистых растений // Тр. ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 204-209. – **Работнов Т.А.** Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 121-140. – **Работнов Т.А.** Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах (Всесоюзный институт кормов им. В.Р. Вильямса). М.; Л.: Наука, 1964. С. 20-40. – **Работнов Т.А.** Некоторые вопросы изучения фитоценозов как системценологических популяций // Журн. общей биологии. 1982. Т. 18, № 2. С. 168-174. – **Работнов Т.А.** Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.

**Серебряков И.Г.** О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 75-107. – **Серебряков И.Г.** О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37, вып. 2. С. 3-20. – **Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 184 с. – **Смелов С.П.** Вегетативное возобновление луговых злаков // Ботан. журн. 1937. Т. 22, № 3. С. 296-325. – **Смелов С.П.** Основные этапы жизни побегов лугового злака при вегетативном возобновлении и динамика связей между их смежными поколениями // Ботан. журн. 1947. Т. 32, № 2. С. 79-89. – **Смелов С.П.** Биологические основы луговодства. М., 1966. 367 с.

**Таршис А.С.** Мониторинг природных популяций // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М.: МПГУ, 2001. С. 166-167.

**Уланова Н.Г., Демидова А.Н.** Популяционная биология вейника седеющего *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth) на вырубках ельников южной тайги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, № 5. С. 51-58. – **Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Ключкова И.Н., Логофет Д.О.** Структура и динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 509-521. – **Уланова Н.Г., Логофет Д.О., Демидова А.Н., Ключкова И.Н.** Новая модель для описания динамики популяций растений // Математика, компьютер, образование: Сб. науч. статей. Вып. 10. М.; Ижевск, 2003. 307 с. – **Уланова Н.Г., Тощева Г.П.** Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 4. С. 73-84.

**Цвелев Н.Н.** Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. – **Цвелев Н.Н.** Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб.: КМК, 2005. 407 с.

**Чистякова Н.С.** Особенности строения зародышей дикорастущего злака *Zizania latifolia* (Griseb) в условиях Восточного Забайкалья // Проблемы биологии растений: материалы междунар. конф. СПб.: ТЕСА, 2006. С. 286-294. – **Чистякова Н. С.** Интенсивность начального роста проростков дикорастущих злаков *Stipa krylovii* Roshev. и *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. в условиях Восточного Забайкалья // Естественные и технические науки. 2008. №3. С. 82-87. – **Чистякова Н.С., Ларина Н.П.** Эколого-биологические особенности дикорастущих злаков Читинской области // Биоморфологические исследования в современной ботанике: Материалы междунар. конф. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 464-466. – **Чистякова Н.С., Ларина Н.П.** Критерии оптимального эколого-биологического статуса семян у популяций дикорастущих злаков Восточного Забайкалья // Молодежь Забайкалья: перспектива развития края: Материалы XII междунар. молодежной научно-практич. конф. Ч. I. Тез. докл. Чита: ЗаБИЖТ, 2008. С. 109-113.

**Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.Н.** Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МПГУ, 2009. 86 с.

**Якимова Е.П., Бондаревич Е.А., Борискин И.А.** Пространственная организация роста морфологических структур прорастающих зародышей семян злаков Восточного Забайкалья // Альманах современной науки и образования. Тамбов: Грамота, 2009. С. 201-203.

**Berg U.** Demography in *Oxalis acetosella*: the importance of seedling and ramet recruitment in a clonal forest plant // Abstracts of the Conference «Plant Population 150. Viability Analysis». 13 annual meeting of the working group Population Biology of Plants. Freising-Weihenstephan. Freising, 2000. P. 120-123. – **Brown, W.V., Blaser H.C.** The organization of the grass shoot apex and systematics // Amer. J. Bot. 1968. V. 44. P. 590-595.

**Caswell H.** Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. MA: Sinauer Associates, 2001. 722 p. – **Crawley M.J.** Life history and environment // Plant Ecology. UK: Atheneum Press Ltd., 2003. P. 28-50.

**Demidova A.** Kласификация roslinnosci zrebowej lasow iglastych polnocno-wschodniejczesci obwodu Nowogrodzkiego // Lesne Prace Badawcze, Praca. 2004. №1. P. 9-22. – **Dierschke H., Engels M.** Response of a *Bromus erectus* grassland (Mesobromion) to abandonment and different cutting regimes // Modern Ecology: Basic and Applied Aspects. Ed. by G. Esser, D. Overdieck. Amsterdam : Elsevier, 1991. P. 375-397.

**Eleveland J.** Aboveground production and abundance of some graminaceous species on mowed and abandoned sections of a wet river shore meadow on the Tome River, North Sweden // Svensk Botanisk Tidskrift. 1985. V. 79, № 3. P. 187-203.

**Falinski J.B.** Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Bialowieza forest. Dordrecht-Boston-Lancaster: DR W. YUNK PUBLISHERS, 1986. 537 p.

**Hill W.Y., Heckman J.R., Clarke B.B.** Symmer patch disease severity on Kentucky bluegrass in response to fertilizer source // J. Plant Nutr. 2003. V. 26, № 7. P. 1499-1512. – **Humphreys L.R.** Subtropical grass growth // Trop. Agric. 1966. V. 23, № 3. P. 337-358.

**Jameson D.A., Huss D.L.** Biometrie et types de ramification chez quelques graminees tropicales // J. Agric. Tropic. Bot. Appl. 1959. V. 12, № 3. P. 122-126. – **Jones R.J.** The Method of reproduction in Rhodes grass // Trop. Agric. 1967. V. 4, № 5. P. 301-307.

**Langer R.H.M.** Tillering in herbage grasses // Herb. Abstr. 1963. V. 33, № 3. P. 141-148.

**Philipp L.S.** Developmental morphology of switchgrass and sideoats grama // Amer. J. Bot. 1971. V. 24, № 5. P. 357-360.

**Santana R., Mortineg G., Macchiavili R.** Potential of trees grasses and tussock legumes for restoring eroded soils // Commun. Soil Sci. and Plant Anal. 2003. V. 34. P. 15-16. – **Scott J.D.** The study of primordial buds and the reaction of roots to defoliation as the basis of grassland management // Proceed. 9-th Grassld. Congr., 1956. 11 p. – **Sienkiewicz D., Chachulski L.** The influence of nitrogen fertilisation on morphological traits of two white clover cultivars grown

under competition with perennial ryegrass // *Ann.UMCS.* 2004. V. 59, № 4. P. 1697-1704. – **Sulser T.B., Duryea M.L., Frolich L.M., Guevara-Cuaspud E.** A field practical approach for assessing biophysical sustainability of alternative agricultural systems// *Agr. Syst.* 2001. V. 68. P. 113-135.

**Tainton N.M.** The influence of temperature upon the effect of gibberellic on the growth of *Paspalum dilatatum* // *Aschet. Schew. Ann. Arid. Zone.* 1964. V. 7, № 1. P. 93-100. – **Tainton N.M., Booyesen P.** Growth and development in perennial veld // *S. Afric. Agric. For. J.* 1963. V. 8, № 1. P. 83-110.

**Zembala M., Filek M.** Electrokinetic techniques as a tool for gaining information about the electric states of biological objects // *Analytical Methods in Plant Stress Biology.* Krakow: Instytut Fizjologii Ros'lin PAN, 2004. P. 49-60.