

**МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР**  
**МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА**  
**И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ**  
**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**  
**имени В. И. ЛЕНИНА**

---

**Кафедра ботаники**

**ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ**  
**ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**  
**В СВЯЗИ С ИХ ОНТОГЕНЕЗОМ**

**Сборник трудов**

**Москва — 1974**

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета  
Московского ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени  
государственного педагогического института имени В. И. Ленина.

Ответственный редактор А. А. Уранов

## ИЗ ИТОГОВ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Вместо предисловия

За 5 лет, прошедших со времени выхода в свет двух сборников исследований, посвященных вопросам индивидуального развития и состава популяций цветковых растений<sup>1</sup>, сотрудниками кафедры ботаники и ботанического отдела проблемной биологической лаборатории Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина выполнено и опубликовано большое число работ с той же общей направленностью. Данный сборник статей посвящен в основном тем же вопросам и отражает результаты, полученные в последнее время. Таким образом, он по существу, является третьим сборником онтогенетических и популяционных исследований, составляющих одно из наиболее развитых направлений научно-исследовательской работы кафедры ботаники и проблемной лаборатории.

Публикуемые работы можно сгруппировать в три серии: исследование состава популяций, исследование большого цикла развития цветковых растений и изучение отдельных этапов онтогенеза в физиологическом отношении.

Работы первого цикла посвящены главным образом вегетативно размножающимся растениям — биологической группе до настоящего времени наименее изученной и доставляющей исследователю едва ли не наибольшие трудности. В интересном исследовании Н. М. Григорьевой описываются популяции желтой люцерны, в основном состоящие из особей вегетативного происхождения. Анализ этих популяций привел автора к выводу, что одновременно использование луговых угодий в качестве сенокосов и пастбищ приводит к более быстрому ослаблению ценопопуляций, причем изменяется численность и возрастной спектр популяции, однако, не выходя за пределы «нормального» типа популяций.

<sup>1</sup> «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений» М., «Наука», 1967; «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука», 1968.

Заслуживают внимания интересные исследования В. С. Грашенковой по возрастному составу популяций двух мезофильных осок, часто встречающихся в травостоях разнотравных степей: *Сagex vegna Chaix*. (7 популяций в Кунчеровской и Поперечинской степи Пензенской области) и *С. ргаесох Schreb.* (4 популяции в Поперечинской степи). Тип структуры популяций каждого вида при разных условиях в пределах одного степного участка остается у этих осок очень сходным, хотя есть различия между ними, которые дают автору основания оценивать изученные им популяции как соответствующие различным возрастным уровням. Однако популяции двух видов весьма существенно отличаются друг от друга, причем причина этого, по-видимому, состоит в прерывистости и неодинаковом ритме семенного обновления популяций этих осок.

Сотрудниками нашего ботанического коллектива, особенно Л. Б. Заугольной, обращалось внимание на то, что возрастные спектры популяций некоторых видов, варьируя в количественных показателях, часто сохраняют свои основные черты в широком диапазоне условий. Это получило отражение в статье Л. Б. Заугольной, предложившей новое понятие «базового спектра» видовой ценопопуляции.

Сходство возрастных спектров не ограничивается пределами вида: оно, как это выясняется из исследования О. В. Смирновой и студентки (ныне аспирантки) Н. Д. Тороповой, по крайней мере в пределах однородных биогеоэкологических условий, может иметь место у разных и даже неродственных видов, имеющих одну и ту же форму вегетативного размножения. У длинокорневищных дубравных растений (пролесника и ранее изученных волосистой осоки и сныти) возрастные структуры популяции оказались удивительно сходными, можно сказать, повторяющимися друг друга. Вопросу о ценопопуляции посвящается также статья Е. И. Курченко, исследовавшей большой цикл развития и строения ценопопуляции тонколистной полевицы. В этом исследовании отражены результаты пятилетних наблюдений не только на одном и том же месте, но и над одними и теми же заэтикетированными экземплярами. Цикл развития полевицы может быть полным, включающим все этапы онтогенеза от проростков до сенильного состояния, и не полным, когда ослабление и отмирание особей наступает вслед за зацветанием, то есть в раннем (молодом) генеративном состоянии. Наблюдения над популяцией в течение пяти лет показали, что за указанный срок популяция прошла путь от инвазионного до регрессивного состояния, причем возрастные изменения испытали не только виргинильные, но и генеративные и сенильные особи; численность же популяций существенно не изменилась.

Исследования Е. И. Курченко вносят очень важный вклад в развиваемые нашим коллективом представления о возрастности популяций. Реальность таковых, установленная сначала сравни-

тельно-статистическим методом, иногда подвергается сомнению. Но в данном случае она показана, так сказать, *in situ*, и вряд ли может быть оспорена.

Исследования, включенные в настоящий сборник, как мы показали выше, вносят новые элементы в учение о ценопопуляциях. Обобщая материалы данного сборника и ранее опубликованные работы этого плана можно сказать, что мало-помалу выясняются контуры новых возможностей и подходов к управлению травянистыми фитоценозами, а также травяными и кустарничковыми ярусами древесных сообществ. Чисто эмпирическое изучение последствий хозяйственных вмешательств в жизнь фитоценоза рано или поздно должно смениться изучением перестроек видовых популяций вследствие экзоантропогенных вмешательств в жизнь сообщества. Только на этом пути возможно достижение того уровня фитоценологических знаний, когда изменение фитоценозов и составляющих их ценопопуляций, возникающие вследствие вмешательства в их жизнь, могут стать теоретически предсказуемыми. Популяционный анализ фитоценозов, вероятно, приведет также к возможности теоретического обобщения многочисленных эмпирических данных агрономического характера, добытых практикой луговодства и луководства.

Изучение строения и взаимодействия ценопопуляций на основе представления о них как о развивающихся совокупностях — не легкий и не быстрый способ построения общей теории фитоценоза, но он должен привести к возможности предугадывать не только желаемые последствия вмешательств в жизнь растительного покрова (например, повышение урожая, устранение вредного вида гербицидами), но и те осложнения, которые при этом могут и должны возникать в сообществе в целом и в популяциях всех его элементов.

В эпоху, когда природный растительный покров подвергается не только интенсивному изменению, но и прямому уничтожению на огромных площадях, задача теоретической интерпретации строения, жизни и развития фитоценозов и составляющих их ценопопуляций становится, по нашему представлению, все более актуальной.

Изучение возрастного состава, отражающего в большей или меньшей мере тенденцию развития ценопопуляций, невозможно без исследования большого цикла развития растений, а большой цикл, в свою очередь, нельзя выяснить, не зная малого цикла, то есть — закономерностей возникновения, развития, способов сочетания и взаимосвязи побегов. С этой точки зрения включение в настоящий сборник ряда онтогенетических работ вполне оправдано.

Среди онтогенетических работ выделим, прежде всего, большую статью Т. М. Покровской, много лет занимающейся изучением клеверов. Публикуемое в этом выпуске сообщение имеет

существенный интерес и в теоретическом и в практическом отношении. Установлены две формы течения онтогенеза: 1) длительное сохранение первичного куста; 2) сравнительно быстрое отмирание первичного куста и переход растения в состояние клона. Автор предлагает использовать в качестве наилучшего индикатора старения верхушечную почку. С известным состоянием ее связано начало отмирания растения. Подчеркивая большое значение придаточных корней в долголетии клевера, автор указывает направление практических мероприятий для поддержания долголетних культур этого растения.

Другое бобовое растение — рогатый лядвенец — также имеющее кормовое значение, является предметом статьи М. А. Гуленковой. Автором изучен предгенеративный отрезок большого цикла развития в условиях дополнительного минерального питания и без такового. Установлено сходство морфологических преобразований этого растения в естественной обстановки и в культуре.

Третий объект, тоже имеющий кормовое значение, которому посвящена статья А. Р. Матвеева — луговая тимофеевка. Данная статья — только небольшой фрагмент многолетнего исследования, осуществленного А. Р. Матвеевым. Здесь сообщается о закономерностях изменений анатомического строения корней тимофеевки с возрастом всего растения и отдельных побегов.

Большой жизненный цикл двух луговых сорных растений освещен в статьях А. М. Быловой (свербига восточная) и М. П. Бахматовой (черемица Лобеля).

Возрастным признакам двух видов шафрана посвящена статья Н. И. Шориной. В результатах ее исследования нельзя не отметить интересный факт изменения анатомического строения листовых пластинок шафрана в процессе его онтогенетического развития в сторону мезофитизации; не без оснований автор рассматривает это явление как отражение возникновения изученных ею видов от более ксерофильных предков.

В связи с ролью вегетативного размножения в удлинении существования ценопопуляций известный интерес представляет сообщение А. С. Нехлюдовой (Центральный педагогический институт заочного обучения), посвященное луговому сердечнику.

Цикл морфобиологических исследований, публикуемых в данном сборнике, завершается обобщением результатов многолетнего изучения вегетативного размножения дубравных растений О. В. Смирновой. Изучив 20 видов и учитывая степень омоложения вегетативно возникающих особей, продолжительность существования клона, возрастное состояние особи, в котором они приобретают способность к вегетативному размножению и, наконец, характеризуя степень вегетативной подвижности особи, автор приходит к построению двух морфогенетических рядов вегетативно размножающихся растений, рядов, которые можно

рассматривать как моделирующие основные этапы эволюции вегетативного размножения. Принципы, реализованные в публикуемой статье, могут стать основой для обобщения более широкого материала, охватывающего растения не только дубрав, но и более крупные и разнообразные совокупности фитоценозов. Возрастные состояния, понятия о которых положено в основу построения и истолкования спектров ценопопуляций, по необходимости устанавливаются на базе морфологических признаков. Но вряд ли можно сомневаться в том, что последовательность возрастных состояний должна соответствовать последовательности физиологических изменений, переживаемых растением в течение его большого цикла развития. Сам факт физиологических возрастных изменений не подлежит сомнению — его выражением являются, прежде всего, ростовые явления: интенсивность ветвления и специализация побегов, далее, цветение и плодоношение, появляющиеся на некотором возрастном уровне, а затем прекращаются и т. д. Имеются также и биохимические показатели изменения функций в онтогенезе растения. Однако пока еще нет, по-видимому, физиолого-биохимических показателей, по которым можно было бы четко диагностировать возрастные состояния, как качественно различающиеся этапы большого жизненного цикла. С этой точки зрения изучение физиологических явлений, связанных с определенным возрастным состоянием, представляет немалый интерес для познания большого жизненного цикла. Этим объясняется включение в сборник статьи Э. В. Васильевой, описывающей активность одного из ферментов на самом раннем этапе жизни растения — в прорастающих семенах.

Материал, накопленный в исследованиях ботаников МГПИ им. Ленина по проблемам строения, жизни и развития ценопопуляций как элементов фитоценоза опубликован далеко не полно. Выяснено, что разнообразие возрастных спектров и путей развития ценопопуляций очень велико, его не всегда можно классифицировать соответственно категориям жизненных форм, тем более, что популяции даже одного вида, имея тенденцию к некоторой однотипности, изменчивы в зависимости от экологических, географических и эксплуатационных условий (ср. напр. Воронцова, 1968, 1971). Но уже в настоящее время необходимо обобщение хотя бы некоторых свойств популяции для дальнейшего их целенаправленного изучения. О некоторых общих положениях уже было сообщено в печати. Это — возрастность как свойство популяции (Жукова, 1967; Смирнова, 1968; Уранов и Смирнова, 1971); географическая и топологическая изменчивость (Заугольнова, 1968; Воронцова, 1968), вероятно, видовая типизация возрастных спектров (статья Заугольновой, Гращенковой в настоящем сборнике), отчасти типизация возрастных спектров по жизненным формам (О. В. Смирнова в данном сборнике статей).

На очереди — специальное изучение внутривоупуляционной структуры. Накопившийся у нас материал позволяет с уверенностью говорить, что такая структура существует. Первые данные о ней были сообщены М. С. Снаговской (1965) в ее диссертации о популяции *Medicago falcata* L., где была показана связь отличий пространственных звеньев популяций с их возрастом. К настоящему времени накопился материал, показывающий, что пространственная гетерогенность структуры популяции не исключение, она, вероятно, также характерна для видовых ценопопуляций, как численность и возрастной состав. Данные этого рода в кратком изложении были уже опубликованы нашими сотрудниками (Заугольцова и Шорина, 1971; Шорина, 1970; Донскова, 1969).

Природа пространственной гетерогенности популяции может быть разной. Т. А. Работнов (1969) отметил возможность парцеллярного расчленения популяций, не указывая ни примеров такового, ни причин, вызывающих неоднородность. В настоящее время мы располагаем материалом, свидетельствующим о том, что пространственная гетерогенность популяции связана или, по крайней мере, должна быть связана с разновозрастностью ее отдельных участков в пределах конкретного ценоза. Интенсивная работа в этом направлении в настоящее время осуществляется Н. М. Григорьевой и А. Р. Матвеевым. Из сказанного видно, что сравнительное исследование внутривоупуляционной структуры популяции может послужить основой для понимания того, каким образом и почему видовое население фитоценозов может оставаться неопределенное время практически неизменным.

Неоднородность видовой популяции рисуется нам как ее внутренняя противоречивость, выражающаяся в том, что во времени и в пространстве между возрастными фрагментами популяции вследствие неизбежности их развития постоянно происходит перераспределение площади (точнее — объема доступного пространства). Возникающая таким образом «борьба противоположностей», представляет не только теоретический, но и практический интерес. Вскрытие ее реальных форм и разработка способов влияния на исход ее могли бы послужить солидной основой управления сообществами.

## ЛИТЕРАТУРА

Воронцова Л. И. 1968 г. Изменение численности и возрастного состава популяций типчака (*Festuca sulcata*) в различных условиях южной полупустыни. В сб.: «Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ». «Ученые записки Пермского педагогического института», т. 64, Пермь.

Воронцова Л. И. 1971 г. Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata*) и белой полыни (*Artemisia lerecheana*) в южной полупустыне Западного Прикаспия. «Автореферат», Канд. дисс., М.

Денисов В. Г. 1970 г. Численность и возрастной состав популяций *Сagex humilis* в растительности Центрально-Черноземного заповед-

ника им. В. В. Алехина. «Ученые записки Ленинградского пед. ин-та им. Герцена. Вопросы биологии и химии». т. 241. Сыктывкар.

Денисов В. Г. 1971 г. Численность и возрастной состав популяций *Saxex humilis*. Автореферат канд. дисс., М.

Донскова А. А. 1969 г. Численность и возрастные спектры популяций чистой заросли сходного клевера. «Биологические науки», № 5.

Жукова Л. А. 1967 г. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области». В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений», М., «Наука».

Заугольнова Л. Б. 1968 г. Онтогенез и возрастные спектры популяций ясеня обыкновенного и фитоценозах лесной и лесостепной зоны. Автореферат Канд. дисс., М.

Заугольнова А. Б. 1971 г. Численность и возрастные спектры ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зонах Европейской части СССР. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. 76 (6).

Заугольнова Л. Б. и Шорина Н. И. 1971 г. Опыт анализа размещения особей в ценопопуляциях. В сб.: «Количественные методы анализа растительности», Рига.

Смирнова О. В. 1968 г. Жизненные циклы, численность и возрастной состав популяций основных компонентов травяного покрова дубрав. «Автореферат Канд. дисс., М.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций. «Бюлл. МОИП, т. XXIV (3).

Снаговская М. С. 1965. Основные черты большого цикла развития и состав популяций желтой люцерны на окских лугах. Канд. дисс., М.

Уранов А. А., Смирнова О. В. 1968 г. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП; нов. серия; отд. биол.», т. 74, в. I.

Шорина Н. И. 1970 г. Особенности пространственного размещения разновозрастных особей в ценопопуляциях подснежника Воронова. В сб.: «Мозаичность растительных сообществ и ее динамика». Владимир.

---

*Н. М. Григорьева*

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ  
И БИОЛОГИИ ЖЕЛТОЙ ЛЮЦЕРНЫ  
(*MEDICAGO FALCATA L.*)  
НА ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ р. УГРЫ.**

На пойменных лугах р. Угры в Калужской обл., где велись наблюдения, желтая люцерна представлена стержнекорневой длиннокорневищной жизненной формой и в данном местобитании довольно интенсивно размножается вегетативным путем. Возможность вегетативного размножения у желтой люцерны отмечали многие авторы (Войтонис, 1936, Котов и Целик, 1935, Проценко, 1939, Снаговская, 1964,б). М. С. Снаговская подробно охарактеризовала большой жизненный цикл (1965), семенное возобновление (1964,а), способы вегетативного размножения (1964,б) у желтой люцерны и обратила внимание на особи вегетативного происхождения, но описания их не дала. Основываясь на предположении, что дочерние особи с момента отделения от материнской до конца жизненного цикла проходят тот же путь развития, что и семенные, М. С. Снаговская (1966) при построении возрастных спектров учитывала только суммарную численность особей семенного и вегетативного происхождения. Но как будет показано ниже, представляет интерес и отдельный учет численности особей семенного и вегетативного происхождения. Опыт исследования популяций люцерны на такой дифференцированной основе был осуществлен нами.

Работа проводилась в течение 1966 и 1967 гг. на заливных лугах центральной поймы р. Угры около с. Дворцы на так называемых «залидовских лугах». В целом 1966 г. и 1967 г. по сравнению со средними многолетними данными были теплее обычного, а 1966 г. был несколько влажнее. В эти годы весна наступала рано, причем среднемесячная температура мая 1966 г. была выше нормы на 2,5°, а 1967 г. на 4,5°. Лето было теплым. Количество осадков в летние месяцы было ниже нормы или около нормы. Участки поймы, на которых велись исследования, затоплялись дней на десять. Таким образом, погодные условия вегетационных периодов двух лет наблюдений различались незначительно в сравнении друг с другом и со средними многолетними данными.

В 1966 г. изучался онтогенез и возрастной состав популяций на сенокосно-пастбищном угодье, в 1967 г. — на сенокосном. Оба участка были выбраны в бобово-разнотравно-ежово-овсяницевой ассоциации. Среди злаков доминировали два вида овсяниц: луговая и красная, ежа сборная, мятлики — луговой и узколистный; из бобовых — клевер ползучий, мышинный горошек и люцерна желтая. Среди разнотравья преобладал луговой василек. Участки были засорены свербигой, мытником Кауфмана, одуванчиком, на сенокосно-пастбищном участке в большом количестве встречался конский щавель. За вегетационный период на сенокосно-пастбищном участке в июле проводят укос, а в мае и сентябре-октябре — пастьбу скота. Сенокосный участок двуукосный. Первый покос проводят в середине июня, второй — в сентябре-октябре. Такой режим хозяйственного использования повторяется ежегодно по крайней мере уже в течение двух десятков лет.

В каждом участке было заложено по 100 площадок. В 1966 г., приняв методику М. С. Снаговской, мы закладывали прямоугольные площадки размером  $0,5 \times 1$  м<sup>2</sup>. После составления флористического списка на парцелле мы каждую площадку окапывали и на глубине 20—30 см. от поверхности земли подрезали корни растений. Затем этот пласт земли, приподняв, вынимали и из него выбирали все особи желтой люцерны. Оказалось, что при такой величине пласта трудно избежать разрывов особей и связанных с ними ошибок в подсчете особей и определения их возрастного состояния. Поэтому в следующие годы нами была принята площадка размером  $0,5 \times 0,5$  м<sup>2</sup>.

Следуя М. С. Снаговской (1966), О. В. Смирновой (1968), А. А. Уранову и др. (1970) за особь нами принималось физическое тело, отграниченное от других, в пределах которого нет оснований отрицать координированный обмен веществ.

Изучение онтогенеза и выделение возрастных состояний у желтой люцерны было проведено М. С. Снаговской (1965) на суходольных остепненных склонах трех экспозиций (южной, восточной, западной) около с. Горы Коломенского р-на Московской обл. и на заливных лугах центральной поймы у с. Дединово, Луховицкого р-на, Московской обл. М. С. Снаговская выделяла следующие возрастные состояния: проростки, ювенильные растения, молодые вегетативные, генеративные растения с подразделением их на молодые, средневозрастные и старые генеративные, и, наконец, сенильные растения с подразделением их на старые и отмирающие особи. Она установила, что в ходе онтогенеза у люцерны сменяется три способа вегетативного размножения — корнеотпрысковость, размножение корневищами и партикуляция (Снаговская, 1964,6). В работе 1966 г. М. С. Снаговская пишет: «Размножение корневищами наблюдается главным образом у средневозрастных и некоторых старых генера-

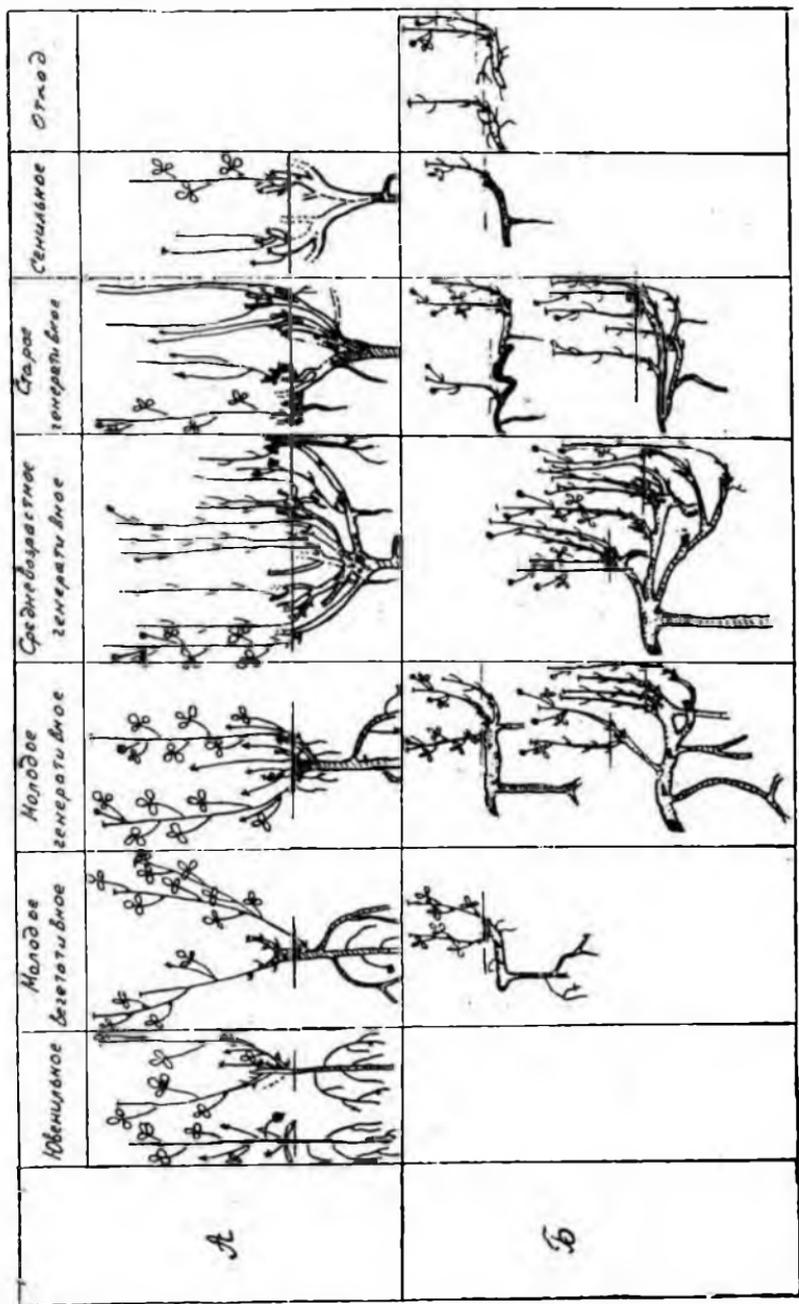
тивных растений. У этих особей в месте выхода на поверхность земли корневищ междуузлия сближены и развитие побегов происходит из целого ряда почек. В дальнейшем из пазух низовых чешуевидных листьев этих побегов развиваются новые побеги. В результате получается мощное образование, представленное большим количеством побегов и придаточных корней, которое получило название «вторичного каудекса». Аналогичным образом могут развиваться и каудексы третьего и четвертого порядков, несущие помимо пазушных почек придаточные почки и корни, иногда мощные, что и придает каудексам известную самостоятельность» (стр. 54). Эти вторичные и третичные каудексы представляют собой центры формирования потенциальных дочерних особей. Отделившиеся от материнского растения части корневищ с наличием такого вторичного каудекса представляют собой жизнеспособные особи.

Исследование онтогенеза желтой люцерны в условиях поймы р. Угры, проведенное нами, полностью подтвердило правильность расчленения М. С. Спаговской большого жизненного цикла у этого вида на возрастные состояния, или этапы. Изучение ценопопуляций на р. Угре показало широкую распространенность здесь кроме семенных особей так же легко отличимых особей вегетативного происхождения (рис. 1). Последние выделяются тем, что они лишены главного корня и, следовательно, первичного каудекса. Особи вегетативного происхождения представляют собой или изолированный парциальный куст, или образуют системы парциальных кустов, как это бывает у других корневищных растений (Смирнова, 1967).

Сравнительное изучение вегетативно возникших особей показало, что такие растения можно подразделить на те же возрастные состояния, что и семенные, кроме проростков и ювенильных. При этом принималось во внимание структура особи в целом (одиночный куст или система парциальных кустов), наличие или отсутствие побегов вегетативного размножения, количество придаточных корней, их диаметр и состояние, количество почек, наличие и отсутствие вторичных и третичных каудексов, соотношение нарастания и отмирания побегов, наконец, состояние материнского корневища, его мощность, жизнеспособность, степень и характер разрушения.

Ниже дается краткая характеристика возрастных состояний особей люцерны, возникших вегетативным путем.

Молодые вегетативные особи представлены изолированными парциальными кустами, с небольшим (до 5 см.) жизнеспособным материнским корневищем, несущим только вегетативные побеги (1—3). На корневище и в основании побегов имеется незначительное количество придаточных и пазушных почек. Придаточные корни у таких растений имеют диаметр у основания около 2 мм.; они уходят вглубь почвы, а не располагаются параллельно ее поверхности (см. рис. 1).



14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65  
66  
67  
68  
69  
70  
71  
72  
73  
74  
75  
76  
77  
78  
79  
80  
81  
82  
83  
84  
85  
86  
87  
88  
89  
90  
91  
92  
93  
94  
95  
96  
97  
98  
99  
100

Рис. 1 Схема возрастных состояний люцерны желтой.  
 А. Семенной ряд (по М. С. Снаговской)  
 В. Вегетативный ряд.  
 (см. условные обозначения на стр. 25)

Молодые генеративные растения вегетативного происхождения представляют собой одни — парциальный куст, другие — небольшую систему парциальных кустов (диаметром 10—15 см), с жизнеспособным материнским корневищем, имеющим 3—6 генеративных побега. Такие особи характеризуются наличием вторичного каудекса. Образование новых побегов, придаточных корней почек в области вторичного каудекса, нарастание корневищ преобладает над процессом их отмирания. В корневой системе молодых генеративных растений на материнском корневище выделяется более мощный (до 4 мм в диаметре) придаточный корень и достаточно мощный корень в области вторичного каудекса. Кроме этого по всей длине корневищ и в области каудекса имеются придаточные корни более тонкие, располагающиеся параллельно поверхности почвы.

Средневозрастные генеративные особи вегетативного происхождения представляют собой системы парциальных кустов. Они характеризуются наличием вторичных и третичных каудексов, значительным запасом придаточных и пазушных почек, большим числом генеративных побегов и способностью формировать каудексы более высоких порядков. Образование новых корневищ, их нарастание, заложение придаточных почек и придаточных корней еще преобладает над процессами их отмирания. В области вторичных каудексов уже накапливаются остатки отмерших побегов. Особи данного возрастного состояния, обладающие каудексами второго, третьего и более высоких порядков (их насчитывается на одну особь до 4—6), являясь особями вегетативного происхождения, в свою очередь могут размножаться вегетативным путем. Тому способствует начинающееся гниение и разложение материнского корневища.

Для сравнения особей генеративного периода подсчитывали сумму придаточных и пазушных почек на корневищах, в области каудексов и в базальных частях надземных побегов и суммарную длину корневищ. По сравнению с молодыми генеративными растениями у особей данного возрастного состояния число почек увеличивается в три-четыре раза, а суммарная длина корневищ в десять раз.

Существенных качественных отличий в корневой системе средневозрастных от молодых генеративных особей не наблюдается. Корневая система придаточная, выделяются более мощные придаточные корни, которых насчитывается здесь около десятка и имеется густая сеть более тонких корней, также располагающихся параллельно поверхности почвы.

Старшие генеративные особи вегетативного происхождения — это или парциальные кусты или системы парциальных кустов. Корневища тонкие, темно-бурые, во многих местах несут следы выедания тканей личинками насекомых,

подвержены гниению и разложению. Почки на корневищах располагаются редко, новообразование корневищ почти не происходит. Не наблюдается и формирование новых каудексов, вторичные и третичные каудексы встречаются редко. Количество отмерших остатков побегов и корневищ преобладает над вновь образующимися. У растений этого возрастного состояния в отличие от предыдущих уменьшается число надземных генеративных побегов до десятка, сокращается в два раза количество крупных придаточных корней, и наоборот, увеличивается число тонких придаточных корней.

Сенильные особи вегетативного происхождения представлены, как и молодые вегетативные, одиночными парциальными кустами, существующими за счет тонких придаточных корней. Их материнское корневище находится в состоянии отмирания, как правило имеются явные признаки гниения. Корневище несет на себе всего 1—2 тонких ассимилирующих побега, в основании каждого из которых расположено 2—3 пазушных почки. Образование дочерних корневищ и придаточных почек у таких особей не наблюдается.

Основные качественные показатели возрастных состояний подтверждаются биометрическими (средними) данными, сведенными в табл. 1.

Среди особей вегетативного происхождения нами была выделена под именем отпада еще одна группа. Растения этого рода имеют небольшой отрезок корневища, которые несут с ассимилирующими и генеративные побеги, корневая же система представлена тонкой сетью придаточных корней, располагающихся параллельно поверхности почвы. Такие экземпляры могут образоваться как при переедании материнских корневищ личинками насекомых, так и при механических повреждениях. Фитоценологическая роль этой группы, по-видимому, состоит в том, что она некоторое время удерживает занятую видом территорию и в какой-то степени может характеризовать состояние популяций.

По поводу вегетативного размножения у люцерны желтой в литературе имеется и другая точка зрения, высказанная И. С. Михайловской (1970). По мнению автора, у люцерны желтой наблюдается не вегетативное размножение, а вегетативный распад. Мы вправе не согласиться с этим взглядом, так как у большинства особей, несомненно, вегетативного происхождения имеется значительное количество почек и довольно хорошо развитая корневая система, способная обеспечить существование этих особей в ценозе довольно продолжительное время.

Численность и возрастной состав популяций люцерны сведены в таблицах 2 и 3 и графически представлены диаграммой (рис. 2).

Анализируя структуру популяций, отмечаем, что на двух изученных участках популяции однотипные; по происхождению они смешанные, состоящие из особей семенного и вегетатив-

Биометрические показатели возрастных состояний особей вегетативного происхождения

Возрастные состояния	Количество придаточных корней				Количество наземных побегов				Количество почек на каудексе и корневищах	Длина корневищ в см.	Количество вторичных и третичных каудексов	Длина генеративного побега в см	Количество соцветий	Количество цветков в соцветии	Количество семян в плоде
	Всего	диаметр в см.			Всего	диаметр в см.									
		мощные 0,5	средние 0,25	тонкие 0,1		мощные 0,3	средние 0,15	тонкие 0,1							
Молодые вегетативные	4,18	—	1,12	3,06	2,25	—	1,05	1,20	20,0	5,00	0,8	50*	—	—	—
Молодые генеративные	7,31	1,08	1,31	4,92	4,38	1,38	2,00	1,00	45,46	13,76	1,62	59,81	13,33	5,55	—
Средневозрастные генеративные	20,84	2,92	6,23	11,84	17,30	3,85	9,84	3,46	119,7	145,5	4,92	73,7	19,3	7,5	5,0
Старые генеративные	12,06	1,53	3,0	7,53	10,86	1,53	4,27	5,07	61,8	80,7	1,20	59,43	13,25	3,44	3,0
Семянные	2,92	0,15	0,54	1,77	2,8	—	—	2,8	11,9	15,5	—	41*	—	—	—

Средние и разницы между ними достоверны на 99-процентном уровне значимости.

\* Длина вегетативного побега.

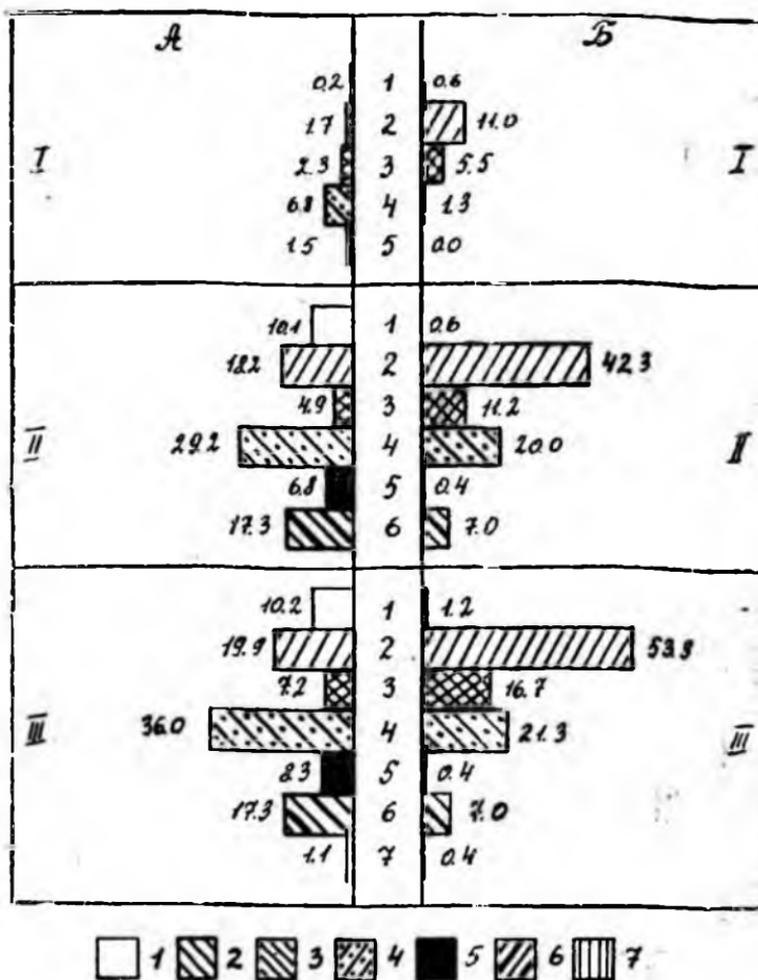


Рис. 2. А — сенокосно-пастбищный участок. Б — сенокосный. I — часть популяции семенного происхождения. II — часть популяции вегетативного происхождения. III — суммарная популяция.

ного происхождения. Относительное участие в популяциях особей семенных гораздо меньше, чем особей, возникших вегетативным путем. На сенокосном участке доля семенных растений составляет 18,4%, а на сенокосно-пастбищном — 12,2%; участие особей вегетативного происхождения соответственно — 81,2 и 86,6% (табл. 2). Из этого следует, что семенное размножение на обоих участках ослаблено. Всходы и ювенильные растения не были найдены. Молодых вегетативных растений на сенокосном участке на учетных площадках было обнаружено 3 экземпляра, а на сенокосно-пастбищном — одна особь. По такому незначительному количеству особей, относящихся к группе «под-

Таблица 2

Численность и возрастной состав популяций люцерны желтой на сенокосно-пастбищном и сенокосном участках с. Дворцы

Показатель	Молодые вегетативные			Молодые генеративные			Средневозрастные генеративные			Старые генеративные			Сенильные			отмершие	отпад	Всего особей семенного происхождения	Всего особей вегетативного происхождения	Сумма особей старых генеративных сенильных и отпада	Сумма особей молодых вегетативных и молодых генеративных	
	с*	в	о	с	в	о	с	в	о	с	в	о	с	в	о							
Сенокосно-пастбищный	процент от общего числа	0,21	10,14	10,35	1,69	18,18	19,87	2,33	4,87	7,18	6,78	29,23	35,94	1,48	6,76	8,24	1,06	17,37	12,49	86,55	61,6	31,2
	абсолютная численность на 1 м <sup>2</sup>	0,02	0,96	0,98	0,16	1,72	1,88	0,22	0,46	0,68	0,64	2,76	3,40	0,14	0,64	0,79	0,10	1,64	1,18	8,18	5,83	2,86
Сенокосный участок	процент от общего числа	0,63	0,63	1,27	10,99	42,28	53,28	5,50	11,20	16,70	1,27	19,66	20,93	0	0,42	0,42	0,42	6,98	18,39	81,17	28,7	54,5
	Абсолютная численность на 1 м <sup>2</sup>	0,12	0,12	0,24	2,08	8,00	10,08	1,04	2,12	3,16	0,24	3,72	3,96	0	0,08	0,08	0,08	1,32	3,48	15,36	5,36	10,32

с\* — особи семенного происхождения, в — особи вегетативного происхождения, о — суммарная численность.

роста» можно предположить, что семенное возобновление осуществляется эпизодически или единичными особями каждый год. Ослабленное семенное возобновление может быть обусловлено разными причинами — биологическими, фитоценотическими и, наконец, хозяйственной деятельностью человека. Твердокаменность семян люцерны ведет к тому что только небольшая часть из осыпавшихся семян прорастает (Шаин, 1949). Большая часть проростков гибнет, так как не выдерживает в данных условиях конкуренции с другими видами. Хозяйственная деятельность человека (пастьба и сенокосение) приводит к таким условиям, когда ежегодное обсеменение в более крупных масштабах невозможно.

Но как видно из диаграммы, незначительное семенное возобновление компенсируется интенсивным вегетативным размножением (рис. 2, 11, А, Б), и численность популяций поддерживается в основном за счет особей вегетативного происхождения. Известно, что корневищеобразовательная способность у желтой люцерны увеличивается на известковых, песчаных и супесчаных почвах (Сырейщиков, 1906—1913, Войтонис, 1936, Снаговская, 1964, б). Кроме этого М. С. Снаговская (1964, б) отмечала развитие корневищ у особей люцерны, выросших и на суглинистых почвах западного и южного склонов в районе с. Горы и на заливных лугах р. Оки около с. Дединово. Наши исследования, проводимые на луговых, дерновых, суглинистых почвах, подстилаемых песком, также позволяют заключить, что этот вид способен развивать большое количество корневищ и размножаться вегетативно на суглинистых почвах.

При анализе суммарного возрастного спектра и части популяций, возникшей вегетативным путем (рис. 2, II, III, А, Б), прежде всего обращает на себя внимание сходство спектров в целом при режиме А и Б. Это сходство выражается в многовершинном характере спектров, в увеличении и падении относительной численности особей, относящихся к одним и тем же категориям при разных режимах.

На объяснении факта подъема относительной численности от сенильных особей к отпаду и падению от группы отпада к отмершим в связи с тем, что последние не выражают возрастного состояния, мы не останавливаемся. Кроме этого, отпад не является обязательной ступенью развития, а отмершие могут пополняться за счет особей разных возрастных состояний. Учитывая это, попытаемся объяснить следующие особенности обоих спектров, а именно: 1) падение относительной численности от молодых генеративных к средневозрастным; 2) увеличение доли участия в спектре популяций от средневозрастных к старым генераторным; 3) падение относительной численности от старых генеративных к сенильным.

Сравнение трех спектров популяций, существующих в сходных экологических условиях, но при двух режимах использо-

ния показывает, что многовершинный характер суммарного спектра в основном зависит от особенностей вегетативного происхождения. Выше нами отмечалось, что при вегетативном размножении от средневозрастных и старых генеративных особей отделяются одиночные парциальные кусты или системы парциальных кустов. Вновь образующаяся вегетативным путем особь будет иметь возрастное состояние, соответствующее одному из семи возможных (Уранов, Григорьева и др. 1970). В числе этих возможностей: три — стать в ряды молодых; три — оказаться старой особью и только одна — стать средневозрастной генеративной. Таким образом, малое участие в популяции средневозрастных генеративных особей вегетативного происхождения может быть объяснено меньшей вероятностью их возникновения. В связи с этим минимум средневозрастных генеративных особей в спектре в конечном счете отражает специфику вегетативного размножения данного вида.

Падение относительной численности от старых генеративных к сенильным особям — выражение того, что, вероятно, сенильные особи живут недолго.

Подъем числа старых генеративных особей можно объяснить тем, что пополнение данной группы идет более быстрым темпом, чем убывание. Пополнение группы старых генеративных растений совершается за счет средневозрастных и старых генеративных особей, убывание — за счет старения. Последнее, судя по тому, что ни М. С. Снаговской, ни нами в онтогенезе люцерны не выделены старые вегетативные особи, идет медленно — растения остаются генеративными вплоть до наступления глубокой старости. Вследствие этого происходит накопление старых генеративных особей, то есть образование второго максимума в спектре.

Рассматривая далее суммарный возрастной спектр популяций люцерны (рис. 2, III, А, Б) видим, что в популяциях преобладают генеративные растения (на сенокосном они составляют всего 90,9%, на сенокосно-пастбищном — 63%). Группа растений, относящихся к молодым вегетативным на сенокосном участке составляет всего 1,3%, на сенокосно-пастбищном — 10,4%. Всходы и ювенильные растения на обоих участках не были найдены.

Присутствие в популяциях группы «подроста», генеративных растений и сенильных особей приводит к заключению, что эти популяции можно охарактеризовать как нормальные (Работнов, 1950,а) или зрелые нормальные (Жукова, 1967, Уранов, Смирнова, 1969).

Анализируя вегетативно возникшие части популяций при двух режимах использования, видим, что разное хозяйственное использование луга сказывается на абсолютной численности особей вегетативного происхождения (табл. 3). На сенокосно-пастбищном участке их почти в два раза меньше по сравнению

Таблица 3

Абсолютная и относительная численность особей желтой люцерны на 1 м<sup>2</sup>

Показатели	Сенокосно-пастбищный участок	Сенокосный участок
Абсолютная численность	9,4	18,8
Абсолютная численность особей семенного происхождения	1,2	3,5
Абсолютная численность особей вегетативного происхождения	8,2	15,3
Число особей вегетативного происхождения на одну особь семенную	6,8	4,4
Сумма генеративных особей семенного происхождения (абсолютная численность)	1,02	3,36
Сумма генеративных особей вегетативного происхождения (абсолютная численность)	4,94	13,84

Таблица 4

Вероятность возникновения и вероятность встретить в популяции особей вегетативного происхождения

Возрастное состояние	Вероятность возникновения особей вегетативного происхождения	Вероятность найти особей вегетативного происхождения	
		при сенокосно-пастбищном режиме	при сенокосном режиме
Молодое вегетативное	14,3	14,6	0,8
Молодое генеративное	28,6	26,3	56,8
Средневозрастное генеративное	14,3	7,1	15,0
Старое генеративное	28,6	42,2	26,8
Сенильное	14,3	9,8	0,5

с сенокосным участком (8,2—15,3 особи). Но вегетативное размножение на сенокосном пастбищном угодье идет более энергично, чем на сенокосном. Определив число особей вегетативного происхождения, приходящееся на одну семенную особь, получим, что на сенокосно-пастбищном участке на одну особь семенного происхождения приходится 6,8 особей, на сенокосном — 4,4 особи. При этом на сенокосно-пастбищном участке в основном образуются старые генеративные сенильные особи и отпад. Суммарное относительное участие этих особей на этом угодье составляет 61,6%, на сенокосном — 28,7%; молодых вегетативных и молодых генеративных соответственно — 31,2% и 54,5%. При сенокосно-пастбищном режиме в популяции наблюдается в два раза больше особей отпада по сравнению с сенокос-

ным. По-видимому, чем больше доля участия в популяции особей отпада, тем состояние популяции менее соответствует оптимальным.

Обращает на себя внимание тот факт, что при сенокосном режиме (Б) участие средневозрастных генеративных особей близко соответствует вероятности их возникновения.

Приняв за сто сумму относительной численности всех возрастных категорий, легко определить вероятность встречи особи любой возрастной группы. Для средневозрастных генеративных особей эта вероятность оказалась равной 15. Вероятность же их возникновения, как было сказано выше соответствует  $1/7$ , то есть 14,3%.

Однако при сенокосно-пастбищном режиме при той же вероятности возникновения вероятность найти средневозрастную генеративную особь вдвое меньше (табл. 4). От чего это зависит? Одним из возможных объяснений этого может быть следующее — под одновременным влиянием выпаса и сенокосения старение генеративных особей совершается быстрее, чем только при сенокосном режиме. При сенокосно-пастбищном использовании луга растения испытывают дополнительное угнетение от вытаптывания и скусывания и при этом расхождение жизненных сил на ликвидацию причиненных травм значительно по сравнению с сенокосным. По-видимому, в связи с быстрым старением генеративных особей вероятность найти старые генеративные растения в популяции сенокосно-пастбищного участка в полтора раза больше по сравнению с вероятностью их возникновения.

Видимо, ослаблением репродуктивной функции генеративных особей (то есть быстрым старением), когда растения из генеративного состояния быстрее переходят в сенильное, можно объяснить большую долю участия в спектре сенильных особей при сенокосно-пастбищном режиме.

Следовательно, более быстрое старение генеративных особей при сенокосно-пастбищном использовании луга приводит к увеличению в спектре числа старых генеративных и сенильных особей (если старых генеративных растений на сенокосно-пастбищном угодье примерно в полтора раза больше, то сенильных почти в двадцать раз) по сравнению с сенокосным.

До сих пор главное внимание было обращено на особи вегетативного происхождения, составляющие основную часть популяций и на сенокосно-пастбищном (А) и на сенокосном (Б) угодьях. Соотношение возрастных групп особей семенного происхождения также представляет интерес. Абсолютная численность на  $1 \text{ м}^2$  особей семенного происхождения на сенокосно-пастбищном участке составляет 1,2 особи, а на сенокосном — 3,5. Всходы и ювенильные растения не были обнаружены на учетных площадках ни на одном из участков. Молодые вегетативные особи были найдены на сенокосном участке в количестве

3 особей, что составляет 0,63%, на сенокосно-пастбищном — одна особь — 0,21%. Сравнивая численность возрастных категорий, относящихся к генеративному периоду, видим, что на сенокосно-пастбищном участке наблюдается максимум старых генеративных, на сенокосном — молодых генеративных растений. Оба спектра при режиме А и Б резко отличаются от возрастных спектров вегетативно возникших растений. Вероятность найти семенную особь определенного возрастного состояния в популяциях выразится следующим образом:

	при режиме А	при режиме Б
Молодые вегетативные	1,6	3,3
Молодые генеративные	13,6	60,0
Средневозрастные генеративные	18,4	30,0
Старые генеративные	54,4	7,1
Сенильные	12,0	0,0

Семенные растения распределяются по возрастным состояниям, образуя одновершинную кривую вместо многовершинной для вегетативно возникшей части популяций.

Разница спектров в условиях сенокосного и сенокосно-пастбищного режима проявляется в положении максимума. Судя по тому, что при сенокосном режиме наиболее обильной группой оказалась группа молодых генеративных, надо полагать, что семенное возобновление здесь произошло относительно недавно, и возникшее вследствие его семенное поколение едва достигает позднего генеративного состояния.

Но не исключена возможность, что на обоих участках обсеменение произошло одновременно, но развитие (старение) при наличии выпаса идет быстрее, и вследствие этого молодых особей почти не осталось, а среди генеративных растений большую часть составляют старые.

Из двух семенных популяций популяция сенокосного участка моложе, чем сенокосно-пастбищная. Интересно, что то же отношение наблюдается и в вегетативно возникшей части популяции. Это, по-видимому, говорит в пользу предположения, что при двух режимах использования развитие у желтой люцерны идет в разных темпах. Оно медленнее при сенокосном, чем при сенокосно-пастбищном режиме. Данных об окончательном решении этого вопроса у нас пока недостаточно.

Обогащение семенными особями на обоих участках могло произойти при создавшихся благоприятных условиях. Поздняя уборка сена могла привести к естественному обсеменению, прошедшие дожди позволили семенам прорасти, выпадение из травостоя сенильных особей данного вида и других видов привело к освобождению некоторого пространства и на освободившейся территории закрепились проростки люцерны. Но при сенокосно-

пастбищном режиме на естественное обсеменение люцерны отрицательно сказывается интенсивная пастьба скота в мае (в этот период скусываются верхушки побегов с заложенными соцветиями, что в дальнейшем ведет к уменьшению плодов и семян), а в июле, когда проводится сенокос, семена люцерны еще не созрели. Вышеуказанные причины объясняют тот факт, что относительное участие особей семенного происхождения в популяции сенокосно-пастбищного участка меньше, чем на сенокосном (12,2—18,4<sup>0</sup>/<sub>0</sub>).

Таким образом, часть популяций семенного происхождения образуется как бы самостоятельные популяции со своим ходом развития. Это зрелые нормальные популяции, причем популяция сенокосного участка моложе, а сенокосно-пастбищного угодья со склонностью к старению. Так как эти популяции малочисленные, то на общий состав популяций заметного влияния они не оказывают.

Итак, более детальный анализ возрастных спектров семенной части популяции, части популяции вегетативного происхождения и суммарного спектра при двух режимах использования позволяет заключить, что в целом популяция сенокосного участка по большому относительному участию в спектре молодых вегетативных и генеративных особей зрелая нормальная более молодая; популяция сенокосно-пастбищного угодья по преобладанию старых генеративных и сенильных — зрелая нормальная, но более старая.

### Выводы

Желтая люцерна наряду с семенными в основном популяциями может образовывать популяции, в которых господствуют особи вегетативного происхождения. Анализ популяций по двум фракциям позволяет более определенно судить о состоянии популяции и ее жизнеспособности.

Условия существования популяций желтой люцерны при одновременном пастбищно-сенокосном использовании луга оказываются менее благоприятными по сравнению только с сенокосным. На сенокосно-пастбищном угодье абсолютная численность особей люцерны меньше, семенное возобновление затруднено и, по-видимому, ускоряется старение генеративных особей, хотя тип популяций при двух режимах хозяйственного использования не меняется (популяции зрелые нормальные).

### ЛИТЕРАТУРА

- Войтонис В. Ю. 1936. Корневичность желтой люцерны. «Селекция и семеноводство», № 4.
- Жукова Л. А. 1967. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого под влиянием выпаса. «Научные доклады высшей школы, биол. науки», № 8.
- Михайловская И. С. 1970. Особенности развития корневищ желтой люцерны. Рефераты докладов на Всесоюзном симпозиуме по изу-

чению морфологических основ онтогенеза высших травянистых растений (г. Ставрополь), М., МГУ.

Котов М. И. и Целик В. З. 1935. Засухоустойчивое кормовое растение серповидная люцерна (*Medicago falcata* L.). «Природа», 1.

Проценко Д. Ф. 1939. Вегетативное размножение люцерны. Во II сб. научно-исследовательских работ Азово-Черноморского сельскохозяйственного института, вып. 7, Ростов.

Работнов Т. А. 1950, а. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Тр. Бот. Ин-та АН СССР, сер. III, геоботаника», вып. II, М.—Л.

Смирнова О. В. 1967. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой *Carex pilosa* Scop. и сныти обыкновенной *Aegorodium podagraria* L. В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений», М., «Наука».

Снаговская М. С. 1964, а. О семенном размножении желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). «Научные доклады высшей школы, биол. науки», № 2.

Снаговская М. С. 1964, б. Вегетативное размножение желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). «Научные доклады высшей школы, биол. науки», № 4.

Снаговская М. С. 1965. Возрастные состояния желтой люцерны. Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина», хим., бот., гистология, 212.

Снаговская М. С. 1966. Сравнительная характеристика популяций (*Medicago falcata* L.) в разных экологических условиях. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», 71, № 4.

Сырейчиков Д. 1906—1913. Иллюстрированная флора Московской губернии. М.

Уранов А. А., Смирнова О. В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП, новая серия, отд. биол.», 74, вып. 1.

Уранов А. А., Григорьева Н. М., Егорова В. Н., Ермакова И. М., Матвеев А. Р. 1970. Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений. В сб.: «Теоретические проблемы фитоценологии и биоценологии. Тр. МОИП», т. 38, М., «Наука».

Шайн С. С. 1949. Значение твердокаменности семян многолетних бобовых трав для повышения устойчивости их травостоя. «Вопросы кормодобывания», вып. 2.

Условные обозначения к рис. 1:

1 — нижние части однолетних побегов, 2 — развивающиеся побеги, 3 — многолетние побеги, 4 — отмершие и опавшие части растения, 5 — граница отмирания, 6 — почки обогащения, 7 — почки возобновления, 8 — придаточные почки, 9 — однолетние корни с клубеньками, 10 — многолетние корни, 11 — соцветия, 12 — каудекс, 13 — партикулирующий каудекс, 14 — место возможного отделения части растения.

## ЧИСЛЕННОСТЬ И ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОСОКИ ВЕСЕННЕЙ (*Carex caryophyllea* Latour.) И ОСОКИ РАННЕЙ (*Carex praesox* Schreb.)

В последние годы все большее значение приобретает изучение численности и возрастного состава популяций растений. Считая популяцию структурной единицей сообщества, Т. А. Работнов (1950) пришел к выводу, что «по соотношению возрастных групп в составе видовой ценопопуляции, по отсутствию некоторых из них можно составить представление о прошлом, настоящем и даже будущем вида в ценозе».

А. А. Уранов (1960) дал критерии характеристики жизненного состояния вида в сообществе, а в недавней работе (1970) вместе с сотрудниками проблемной лаборатории сделал попытку такого анализа будущего популяций некоторых луговых растений.

Нами изучен возрастной состав и численность популяций двух видов осок, часто встречающихся в разнотравных степях, а именно осоки весенней (*Carex caryophyllea* Latour.) и осоки ранней (*Carex praesox* Schreb.). Предварительно (Гращенкова, 1971) были изучены возрастные изменения этих осок, составляющие их большой жизненный цикл. Последовательность возрастных состояний этих видов вполне укладывается в классификацию Т. А. Работнова (1950) и других авторов.

Работа проводилась на территории Пензенской области (Кунчеровская и Поперечинская степи) в некотором диапазоне экологических условий, а также с учетом условий выпаса.

Краткая характеристика условий местообитания, в которых учитывалась численность и возрастной состав популяций осоки весенней и осоки ранней, дана в таблице 1.

Численность и возрастной состав популяций осоки весенней. Для изучения возрастного состава и численности популяций осоки весенней в Поперечинской степи на склонах северной и южной экспозиции, на плоском водоразделе и в восточной части участка было заложено и описано по 150 площадок размером 0,25 м<sup>2</sup>. В Кунчеровской степи было

Таблица 1

Характеристика местобитаний, в которых учитывалась численность и возрастной состав популяций осоки весенней и осоки ранней

Местоположение участка	№№ популяций	Крутизна склона	Ассоциация	Доминирующие виды	Проективное Покрытие
Попереченская степь Северный склон	1	3—4°	Разнотравнооалаковая	Костер береговой типчак, клевер горный	90—95
Плоский водораздел	2	равнина	Злаково-разнотравная	Типчак, овсец Шелля, подмаренник настоящий	90—95
Южный склон	3	3—4°	Разнотравно-злаковая	Типчак, полевица Сырейщикова, овсец Шелля, клевер горный	85—90
Восточный участок	4	равнина	Разнотравно-типчачково-костровая	Костер береговой костер безостый, типчак, василек шероховатый	90—95
Кунчеровская степь					
Плакор	1	равнина	Ковыльно-полевицево-овсецовая	Овсец пустынный, овсец Шелля, полевица Сырейщикова ковыль узколистный	75—80
Плакор	2	—»—	Овсецово полевицево-типчачковая	Типчак, полевица Сырейщикова, овсецы пустынный и Шелля	85—90
Плакор	3	—»—	Разнотравно-ковыльно-кострово-полевицевая	Полевица Сырейщикова, костер береговой, ковыль узколистный	

зложено и описано 450 площадок такого же размера в 3 различных ассоциациях, наиболее распространенных и характерных для этого степного участка.

На каждой площадке полностью выкапывали все особи осоки весенней, так как возрастное состояние этого растения в полевых условиях наиболее надежно устанавливается по подземным органам. Кроме того, только раскопка дает возможность установить границы отдельных особей.

При определении численности популяции на каждой площадке учитывались все особи семенного и вегетативного происхождения по каждому возрастному состоянию отдельно.

Переходя к рассмотрению возрастных спектров популяции осоки весенней, необходимо напомнить, что вегетативное размножение этого растения возможно в молодом генеративном, а в некоторых случаях даже в молодом вегетативном состоянии (Гращенкова, 1971). Максимум оно достигает в средневозрастном генеративном состоянии. При этом материнская особь перестает существовать как единое целое, распадаясь на обособленные парциалы, представляющие собой самостоятельные особи. Последние могут быть молодыми вегетативными, средневозрастными и старыми генеративными, частично старыми вегетативными и сенильными растениями. Дальнейшее распадение дочерних парциалей дает также разновозрастные особи, но среди них явно преобладают старые генеративные и состарившиеся растения (старые вегетативные и сенильные). Таким образом, этот процесс представляет собой процесс старения и одряхления всей системы, возникшей из первичной семенной особи, то есть процесс образования, развития и постепенного отмирания клона.

Возрастные спектры популяции осоки весенней в Кунчеровской степи. Весь степной участок в 190 га вплоть до 1970 г. интенсивно использовался как пастбище для крупного и мелкого рогатого скота. Площадки для изучения численности популяций, как уже отмечалось, были заложены в 3 наиболее распространенных ассоциациях: узколистно-ковыльно-полевидцево-овсецовой (№ 1), овсецovo-полевидцево-типчаковой (№ 2) и разнотравно-ковыльно-кострово-полевидцевой (№ 3).

Как видно из рис. 1А, на котором изображены возрастные спектры популяции осоки весенней в этой степи, во всех 3 названных ассоциациях популяция представлена всеми возрастными группами и подгруппами с явным преобладанием особей вегетативного происхождения (в ассоциации № 1 особи вегетативного происхождения составляют 93,7%, в ассоциации № 2 — 97,1%, в ассоциации № 3 — 90,2%).

Полный набор возрастных состояний от ювенильных до сенильных включительно свидетельствует о том, что в ценозе обеспечивается последовательная замена старых особей более молодыми (Работнов, 1950).

В возрастных спектрах, построенных на основании численности основных возрастных групп (подроста, включающего ювенильные, имматурные и молодые вегетативные растения, генеративной фракции и группы состарившихся растений, объединяющей старые вегетативные и сенильные растения) — рис. 2А, бросается в глаза преобладание генеративных растений, которые составляют от трети почти до половины всех особей в популяции.

Три спектра, полученные в Кунчеровской степи, можно расположить в ряд по возрастанию участия генеративных особей:

Условные обозначения:

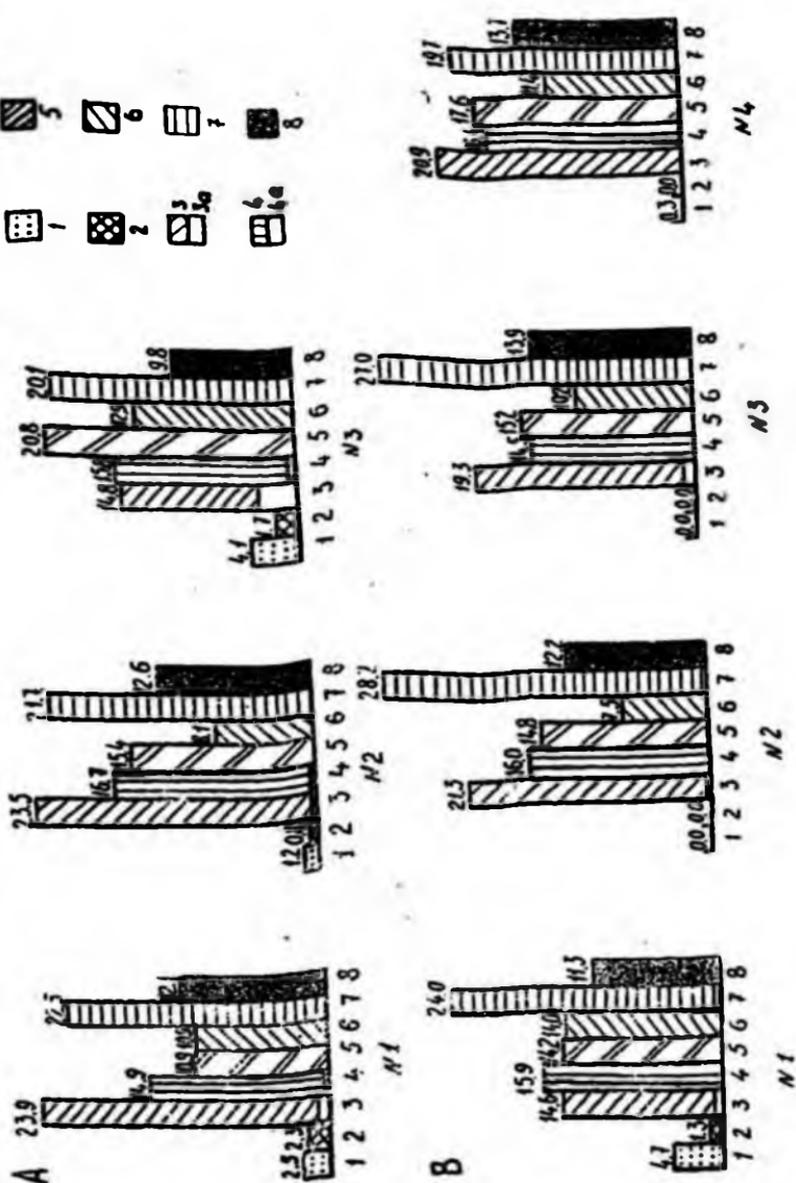


Рис. 1. Возрастные спектры популяций осики весной в Кучеровской (А) и Попереченской (В) степях. (Число особей разных возрастных групп, % от общего числа особей).

Кучеровская степь: № 1 — возрастной спектр популяции осики весной в ковыльно-полевице-овсецовой ассоциации, № 2 — возрастной спектр популяции в овсецово-полевицево-типчаковой ассоциации, № 3 — возрастной спектр популяции в разнотравно-ковыльно-кострово-полевицевой ассоциации.

Попереченская степь: № 1 — возрастной спектр популяции на северном склоне, № 2 — возрастной спектр популяции на водоразделе, № 3 — возрастной спектр популяции на южном склоне, № 4 — возрастной спектр популяции на восточном участке.

1 — ювенильные, 2 — пимматурные, 3 — молодые вегетативные, 3а — молодые вегетативные семенного происхождения, 4 — молодые генеративные, 4а — молодые генеративные семенного происхождения, 5 — средневозрастные генеративные, 6 — старые генеративные, 7 — старые вегетативные, 8 — сенильные.

36,7% в сообществе № 1, 40,2% — в сообществе № 2, 49,5% — в сообществе № 3. Соответственно в этом направлении возрастает и количество временно нецветущих растений: 16,2% — в сообществе № 1, 24,2% — в сообществе № 2, 35,3% — в сообществе № 3.

Численность подроста в том же направлении несколько уменьшается: в ассоциации № 1 подрост составляет 28,7% от общего числа особей, в ассоциации № 2 — 25,5%, в ассоциации № 3 — 20,6%.

Состарившиеся растения, сохраняя одинаковое участие в спектрах № 1 и № 2, заметно уменьшаются в относительном обилии лишь в ассоциации № 3. Соотношение между подростом и состарившимися растениями (коэффициент М по Уранову, 1969) остается меньшим единицы, то есть три кунчеровские популяции весенней осоки можно оценить как прошедшие в своем развитии кульминацию и начавшие стареть. Старение их выражено в наибольшей степени в сообществе № 1 ( $M=0,83$ ), а в наименьшей — в спектре № 3 ( $M=0,72$ ). Процесс старения таким образом убывает в направлении повышения роли генеративных растений. В том же направлении возрастает доля особей среднеговозрастного генеративного состояния (10,9%, 15,4%, 20,8%).

Из таблицы 2 видно, что наибольшее количество особей семенного происхождения приходится на ассоциацию № 3. В то же

Таблица 2

Относительная численность особей осоки весенней семенного происхождения в различных ассоциациях Кунчеровской и Попереченской степей (в %)

Возрастные состояния	Кунчеровская степь			Попереченская степь			
	Ассоциа- ция № 1	Ассоциа- ция № 2	Ассоциа- ция № 3	Северный склон	Водораз- дел	Южный склон	Восточный участок
Ювенильное	2,5	1,2	4,1	4,7	—	—	0,3
Имматурное	2,3	0,8	1,7	1,3	—	—	—
Молодое вегетативное	1,1	0,7	3,3	0,9	0,2	1,3	—
Молодое генеративное	0,3	0,2	0,7	—	—	—	—

время в ней отмечается самый низкий процент участия молодых вегетативных растений вегетативного происхождения (11,5%).

Чтобы объяснить это, необходимо, на наш взгляд, учесть:

1) изменение в наметившемся ряду величины общего проектив-

ного покрытия и 2) изменение абсолютной численности самой осоки весенней в том же направлении.

Общее проективное покрытие (проективная полнота) возрастает от 75—80% в первом сообществе до 80—85% — в третьем. Это можно рассматривать как показатель улучшения общих жизненных условий. Что же касается абсолютной численности, то она в трехчленном ряду сообществ убывает от 32,3 особи на 1 м<sup>2</sup> в ассоциации № 1 до 11,05 особи — в ассоциации № 3.

Убывание численности весенней осоки от первой ассоциации к третьей может быть результатом подавления ее совокупностью прочих растений сообщества. Подтверждением этого предположения можно считать то, что наблюдаемая в условиях первого и второго ценозов максимальная плотность осоки связана с ее энергичным вегетативным размножением; наоборот, в сообществе № 3 этот показатель падает до 11,5%.

Рис. 1,А и рис. 2,А показывают, что возрастные спектры популяции осоки весенней в Кунчеровской степи более или менее однотипны. Некоторая разница, наблюдающаяся в относительной численности отдельных возрастных групп относится в основном к старым растениям, которые в значительном количестве могут отмирать, и к группе подроста, который тоже весьма неустойчив в популяции.

Возрастные спектры популяции осоки весенней в Поперечинской степи. Площадки для изучения численности популяции были заложены в нескольких различных экологических условиях. Площадка № 1 была заложена на северном склоне, № 2 — на плоском водоразделе и № 3 — на слабом южном склоне. Все три места были в одинаковых условиях выпаса. Исключением является площадка № 4. Она находится на востоке степного участка, где 5—6 лет тому назад существовал загон для скота. В год исследования растительность на этом участке находилась в стадии восстановления: господствовали рыхлокустовые и корневищные злаки (в основном костры) и стержнекорневые двудольные.

Наиболее полным оказался спектр популяции осоки весенней на северном склоне (рис. 1, В, № 1). В нем представлены все возрастные группы и подгруппы. Преобладают особи вегетативного происхождения (93,2%). Подрост — рис. 2, В (№ 1) составляет 20,6% от общего числа особей. Генеративная фракция — 44,1%, причем среди генеративных растений 35% составляют временно нецветущие. Состарившиеся растения составляют в популяции 35,3%. Таким образом, эта популяция является нормальной в смысле Т. А. Работнова (1950 а), а по отношению численностей подроста и состарившихся растений ( $M=0,58$ , то есть меньше 1) и по некоторому преобладанию среди генеративных растений молодых ее можно отнести к популяциям, занимающим промежуточное положение между зрелыми и старыми.

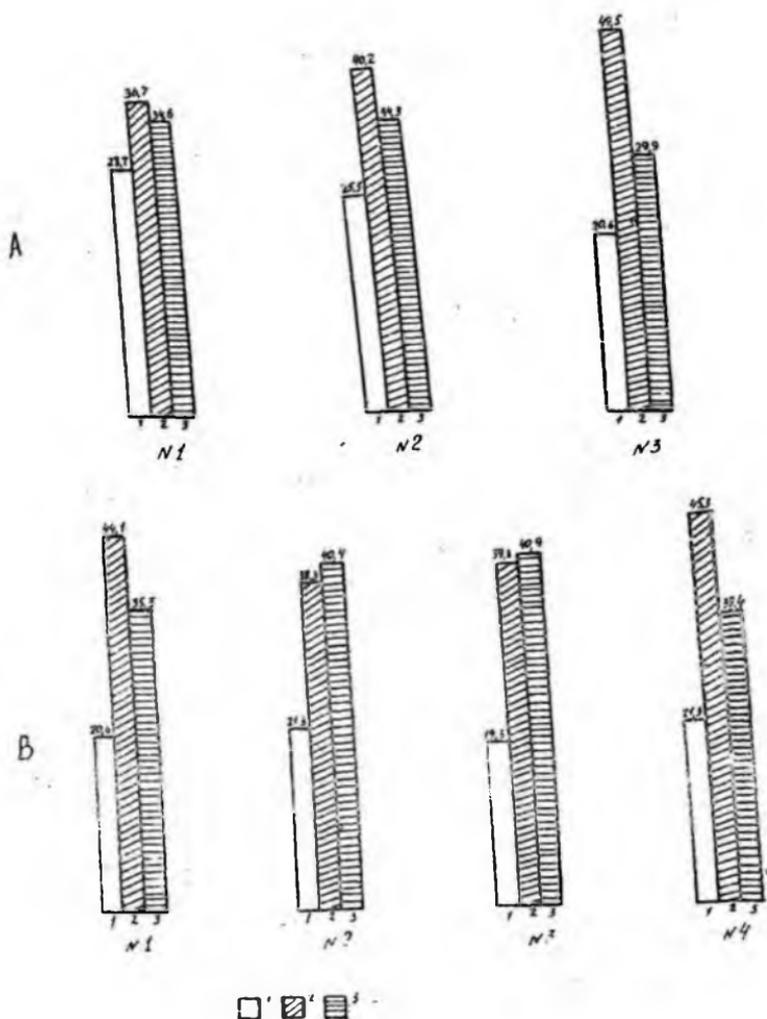


Рис. 2. Возрастные спектры популяции осины весенней в Кувчерозжской (А) и Попереchnой (В) степях по основным возрастным группам Кувчерозжская степь: № 1 — возрастной спектр популяции в ковыльно-полевцево-овсянковой ассоциации, № 2 — возрастной спектр популяции в овсянково-полевцево-типчаковой ассоциации, № 3 — возрастной спектр популяции в разнотравно-ковыльно-кострово-полевцево-ассоциации. Попереchnая степь: № 1 — возрастной спектр популяции на северном склоне, № 2 — возрастной спектр популяции на водоразделе, № 3 — возрастной спектр популяции на южном склоне, № 4 — возрастной спектр популяции на восточном участке  
1 — подрост, 2 — генеративные растения, 3 — состарившиеся растения.

Близок к этому и возрастной спектр популяции осоки, изучавшейся на востоке степного участка — рис. 1, В (№ 4) и рис. 2, В (№ 4). Как и в предыдущем случае, господствующее положение в популяции занимают особи вегетативного происхождения (99,7%, то есть даже больше, чем на участке № 1). Основную массу популяции составляют генеративные растения — 45,3%, среди которых 40,6% растений, временно нецветущих. Состарившиеся растения составляют 33,4%, подчиненное положение занимает подрост — всего 21,3%.

При внешнем сходстве возрастных спектров популяции осоки весенней на северном склоне и востоке степного участка отличаются друг от друга наличием и численностью особей семенного происхождения (таблица 2). В популяции весенней осоки на востоке степного участка отмечены только ювенильные растения, составляющие всего лишь 0,3% от общего числа особей. Видимо, на этом участке ранее существовали такие условия, которые препятствовали прорастанию семян и появлению проростков. Возможно, это является следствием интенсивного выпаса скота, которому подвергался восточный участок, находясь в непосредственной близости к загону.

В год изучения популяции (1970) в ней были отмечены и проростки, хотя и в очень незначительном количестве (0,03 на 1м<sup>2</sup>). Появление проростков в год наблюдений, а также наличие ювенильных растений позволяет думать о том, что возможность прорастания семян весенней осоки и дальнейшего развития проростков на этом участке стала реальной.

Таким образом, в популяции осоки весенней на востоке степного участка возобновление происходит пока в основном еще за счет вегетативного размножения, но есть основание предположить, что семенное возобновление постепенно займет в этом процессе свое место.

На восточном участке популяция осоки весенней является тоже нормальной, переходной от зрелой к старой ( $M=0,65$ ).

Несколько отличаются от рассмотренных возрастные спектры популяции на водоразделе — рис. 1, В (№ 2) и рис. 2, В (№ 2) и его южном склоне — рис. 1 и 2, В (№ 3). Это отличие заключается прежде всего в значительно большем участии в популяции состарившихся растений (на водоразделе состарившиеся растения составляют 40,4% и на южном склоне — 40,9%). Несколько меньшее участие в популяции принимает группа генеративных растений: на водоразделе — 38,3%, на южном склоне — 39,8%. Ниже всех процент участия подроста — 21,3% и 19,3%.

Характерной чертой этих спектров является наличие в них только молодых вегетативных растений семенного происхождения и отсутствие семенных особей более ранних возрастных состояний (таблица 2). Это свидетельство того, что последнее пополнение популяции особями семенного происхождения было 4—6 лет тому назад (таков абсолютный возраст молодых веге-

тативных растений семенного происхождения). Правда, в год наблюдений в популяции на водоразделе были обнаружены проростки в количестве 0,48 на 1 м<sup>2</sup>, но большинство из них были мертвыми.

Отсутствие ювенильных и иматурных растений в популяции на водоразделе и южном склоне говорит о том, что в течение предыдущих 4—6 лет условия для возникновения проростков и их дальнейшего развития складывались неблагоприятно. Если вспомнить, что 4—6 лет назад на Попереченской степи существовал загон для скота и, следовательно, выпас производился на всех 220 га, то сказанное выше станет понятным. К этому следует, по-видимому, прибавить разницу экологических условий между северным склоном, с одной стороны, и водоразделом и южным склоном — с другой.

На основании анализа возрастных спектров популяции осоки весенней на водоразделе и южном склоне Попереченской степи мы рассматриваем как нормальные старые (для популяции на водоразделе  $M=0,47$ ; для популяции на южном склоне  $M=0,65$ ).

Как и в Кунчеровской степи, возрастные спектры осоки весенней в Попереченской степи также однотипны. Разница в численности возрастных групп опять-таки относится к численности старых вегетативных растений и растений группы подраста.

Характерной чертой всех возрастных спектров весенней осоки является явное преобладание особей вегетативного происхождения, а также значительное участие в популяции старых вегетативных и сенильных растений. Последнее создает, с одной стороны, условия для омоложения популяции, а с другой — сохраняет территорию за данным видом. Вероятно, большой процент состарившихся растений не играет для осоки весенней, встречающейся более или менее рассеянно, такой роли, как, скажем, для растений-доминантов, которые оказывают сильное фитопотическое воздействие на среду.

Выпас скота, который производился на обоих степных участках, наложил определенный отпечаток на численность и возрастной состав популяций осоки весенней. Это прежде всего сказалось в незначительном участии в них особей семенного происхождения и преобладании вегетативного размножения над семенным.

Чтобы популяции осоки весенней в Попереченской и Кунчеровской степях сохранили те же возрастные спектры, которые наблюдаются сейчас, появление новых особей семенного происхождения должно быть постоянным, или по крайней мере не очень редким. В ином случае, то есть при возникновении все новых и новых поколений только вегетативным путем, этот процесс должен привести к вымиранию современного населения осоки весенней. При постоянном семенном возобновлении в по-

пуляции будут накапливаться генеративные особи и уменьшаться относительное количество старых вегетативных и сенильных растений.

Таким образом, изучение возрастных спектров популяции осоки весенней в различных участках Попереченской и Кунчеровской степей показало, что в данных условиях популяция везде является нормальной, но в зависимости от некоторой разницы экологических условий и условий выпаса она стоит то ближе к зрелым популяциям, то ближе к старым. Выпас в сочетании с экологическими условиями наиболее сильно сказывается на левой части спектров, а именно на наличии и численности ювенильных и имматурных растений, то есть в конечном счете — на эффективности семенного размножения.

Численность и возрастной состав популяции осоки ранней. Осока ранняя, как известно, является длиннокорневищным растением, поэтому для учета численности ее популяций брались площадки размером  $10 \times 10$  м, на которых выкапывались все особи этой осоки, определялось их возрастное состояние. Площадки указанного размера были заложены и описаны на северном и южном склонах, на плоском водоразделе и на восточном участке Попереченской степи (в Кунчеровской степи этот вид не обнаружен).

На основании полученных таким образом данных и были построены возрастные спектры популяции отдельно для каждого участка (№ 1 — северный склон, № 2 — водораздел, № 3 — южный склон, № 4 — восточный участок).

Как видно из рис. 3, изображающем возрастные спектры популяции ранней осоки, популяция ее в Попереченской степи состоит исключительно из особей вегетативного происхождения. Особи семенного происхождения отсутствуют.

Наиболее близкими оказались возрастные спектры популяции на северном склоне (рис. 3, № 1 и рис. 4, № 1) и водоразделе (рис. 3, № 2 и рис. 4, № 2). Половину всей численности популяции в них составляют генеративные растения (49,5% и 50,0%), причем основная масса их в год изучения оказалась временно нецветущей. Значительное участие в популяции ранней осоки на этих участках принимают состарившиеся растения (на северном склоне — 39,2%, на водоразделе — 38,3%). И лишь по 11% с небольшим составляет группа подростка, представленная только молодыми вегетативными растениями вегетативного происхождения.

Популяция осоки ранней на южном склоне и на востоке степного участка отличается от таковой на северном склоне и водоразделе, значительным участием в ней состарившихся растений: 54,3% — на южном склоне и 58,5% — на востоке степного участка. Генеративные растения составляют соответственно 42,2% и 40,9%, среди них довольно значительна доля временно нецветущих. Весьма незначительно участие в популяции подростка:

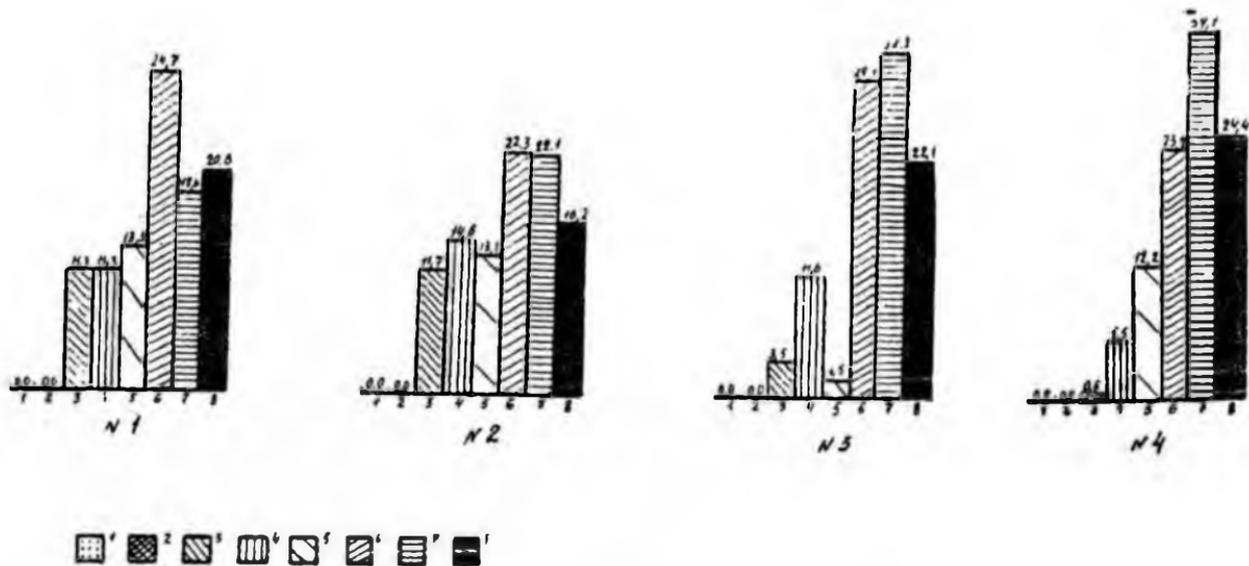


Рис. 3. Возрастные спектры популяций осики ранней в Попереченской степи.

№ 1 — возрастной спектр популяции осики ранней на северном склоне, № 2 — возрастной спектр популяции на водоразделе, № 3 — возрастной спектр популяции на южном склоне, № 4 — возрастной спектр популяции на восточном участке.

1 — ювенильные, 2 — зрелые, 3 — молодые вегетативные, 4 — молодые генеративные, 5 — средневозрастные генеративные, 6 — старые генеративные, 7 — старые вегетативные, 8 — семянные.

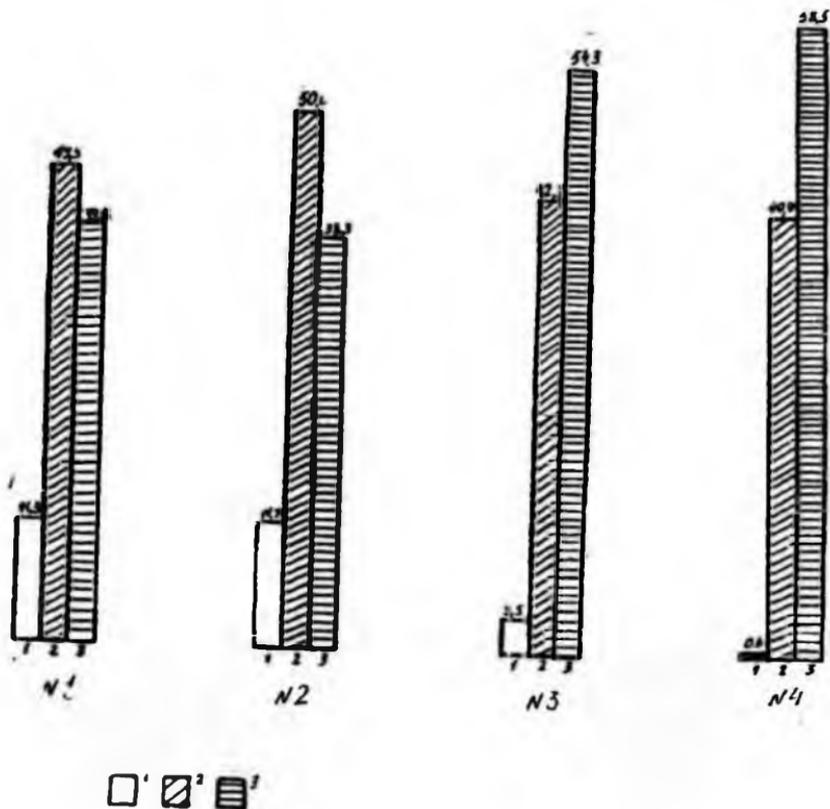


Рис. 4. Возрастные спектры популяции осики ранней в Попереченской степи по основным возрастным группам.

№ 1 — возрастной спектр популяции на северном склоне, № 2 — возрастной спектр популяции на водоразделе, № 3 — возрастной спектр популяции на южном склоне, № 4 — возрастной спектр популяции на восточном участке.

1 — подрост, 2 — генеративные растения, 3 — состарившиеся растения.

в популяции на южном склоне подрост составляет 3,5% от общего числа особей, в популяции на восточном участке и того меньше — лишь 0,6%.

Среди генеративных растений на обоих участках преобладают старые (29,1% и 23,2%), а молодые и средневозрастные растения вместе составляют 13,1% (на южном склоне) и 17,7% (в популяции на восточном участке). По-видимому, этим и объясняется малое количество в популяции молодых вегетативных растений, так как они образуются при вегетативном размножении из молодых и средневозрастных генеративных растений.

На популяцию ранней осики в Попереченской степи, несомненно, наложили отпечаток выпас скота и экологические условия. Являясь мезофитом (Фурсаев и др., 1956; Быков, 1962), осика ранняя лучше чувствует себя на северном склоне и водо-

разделе степного участка. Это подтверждается возрастными спектрами, в которых старые вегетативные и сенильные растения принимают меньшее участие, и прямыми наблюдениями, показывающими большие размеры побегов и листьев, большую толщину корневища. На южном склоне и восточном участке, как уже отмечалось, в популяции преобладают состарившиеся растения.

Восточный участок степи по экологическим условиям подобен северному склону, однако возрастные спектры их сильно отличаются. Если принять во внимание, что площадка на востоке степного участка была выбрана непосредственно вблизи существовавшего некогда загона для скота и учесть замечание И. В. Ларина (1950) об отрицательной реакции ранней осоки на выпас, то преобладание в популяции состарившихся растений станет понятным. Здесь, на наш взгляд, наиболее сильно сказался выпас скота.

Изменение условий существования в сторону усиления сухости оказывает отрицательное влияние и на вегетативное размножение осоки ранней.

В целом о популяциях осоки ранней в Попереченской степи можно сказать, что это нормальные стареющие (на северном склоне и водоразделе) или старые (на южном склоне и восточном участке) популяции. Виргинильные особи отсутствуют в них в результате длительного вегетативного самовозобновления.

«Вегетативная репродукция сама по себе — путь к старению» (Уранов и др., 1970). В популяциях осоки ранней нет семенного подроста и продолжение рода вегетативно возникшей особи осуществляется фактически тем же вегетативным путем, путем старения. Поэтому состояние популяции не совсем благополучно. Она может существовать еще длительное время, возобновляясь вегетативно, но истинно благополучной она станет лишь тогда, когда в ее состав войдут генетически обновленные растения, появившиеся из семян.

Таким образом, два вегетативно-подвижных мезофитных растения, живущих в одних и тех же условиях, имеют различные возрастные спектры популяций. Наблюдающуюся разницу, видимо, можно объяснить различными темпами семенного размножения: для осоки весенней характерно более частое семенное возобновление, а у ранней осоки оно происходит редко, эпизодически и в годы полевых исследований не наблюдалось.

## ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. 1962. Доминанты растительного покрова СССР. Т. 2. Алма-Ата.

Гращенкова В. С. 1971. Жизненный цикл и возрастные особенности осоки весенней (*Carex saurophylla* Latour.). В сб. «Материалы по растительному покрову и методике преподавания биологии». СГПИ им. К. Маркса.

Жукова Л. А. 1967. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa*) под влиянием выпаса. «Научные доклады высшей школы. Биологические науки», № 8.

Работнов Т. А. 1950а. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. «Проблемы ботаники», вып. I, М., изд. АН СССР.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах. «Тр. Ботан. ин-та АН СССР», сер. III, геоботаника», вып. 6.

Уранов А. А., Смирнова О. В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы», т. 74(1),

Уранов А. А., Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, А. Р. Матвеев. 1970. Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений. В кн. «Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии». М., «Наука».

Уранов А. А. 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. «Бюллетень Моск. об-ва испыт. природы, отдел биологии», т. X, вып. 3.

Фурсаев А. Д., А. Д. Щеголева, И. Б. Миловидова. 1956. Искусственные лиманы Заволжья, их почвы и растительность. В кн. «Природа и кормовые особенности растительности Волго-Уральского междуречья». М.—Л.

Ларин И. В., Ш. М. Агабьян, Т. А. Работнов и др. 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. I.

---

## СВЯЗЬ ВОЗРАСТНОГО СПЕКТРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ С БИОЛОГИЧЕСКИМИ СВОЙСТВАМИ ВИДА

(на примере *Acantholimon diapensioides* Bge)

Благодаря работам сотрудников проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники Московского педагогического института им. В. И. Ленина под руководством профессора А. А. Уранова в настоящее время накопился обширный материал по возрастной структуре ценопопуляций у растений самых разнообразных жизненных форм. Попытка генетической классификации типов ценопопуляций (Уранов и Смирнова, 1969) позволяет говорить о значительном разнообразии возрастных спектров даже в пределах нормального типа (в понимании Т. А. Работнова, 1950). С другой стороны, анализ значительного количества ценопопуляций одного вида в различных местообитаниях (Заугольнова, 1969, Воронцова, 1971) позволяет говорить о том, что в некотором диапазоне условий существования возрастная структура нормальных устойчивых ценопопуляций вида сохраняет характерные черты, повторяющиеся в разных ценопопуляциях. Например, резко левосторонний возрастной спектр наблюдается в ценопопуляциях ясеня обыкновенного; во многих нормальных ценопопуляциях типчака спектр носит четкий одновершинный характер — максимум приходится на средневозрастные генеративные особи. Количественное соотношение возрастных групп, которое в основных чертах повторяется в нормальных дефинитивных ценопопуляциях, существующих в том диапазоне условий, где хотя бы часть особей вида полностью проходит онтогенез, можно назвать базовым типом спектра нормальной ценопопуляции вида. В пределах базового спектра накопление особей какой-либо группы (по сравнению с другими) может быть связано как с большей деятельностью соответствующего возрастного периода (Денисов, 1970, Воронцова, 1971), так и с относительно высокой выживаемостью особей (Воронцова 1971). Снижение численности любой группы (по сравнению с соседними) также можно объяснить сочетанием по крайней мере

этих двух факторов. Соотношение разновозрастных групп особей в спектре иногда связано со специфичкой вегетативного размножения вида (Григорьева. Статья в настоящем сборнике). Таким образом, можно полагать, что основные черты базового спектра связаны с основными биологическими свойствами вида, такими как длительность жизни и отдельных возрастных периодов, интенсивность отмирания особей, особенности вегетативного размножения. Конечно, длительность жизни особей вида весьма изменчива, но пределы колебаний ограничены наследственными свойствами данного вида. Интенсивность отмирания особей также варьирует в очень широких пределах, но средняя величина в стабилизированных популяциях является видовой характеристикой (Шмальгаузен, 1968). Сочетание этих показателей (в разном количественном выражении), вероятно, даст несколько вариантов основных типов базового спектра.

В настоящей работе мы попытались показать особенности базового типа спектра у растений специфической жизненной формы — плотной подушки. Эта биоморфа, насколько известно, до сих пор не подвергалась популяционной характеристике.

Предметом исследования послужил один из видов акантолимона, распространенный в высокогорьях Тянь-Шаня. Вид относится к секции *Pulvinaria*, которая представлена 6 видами с ареалом Кашгария — Памиро-Алай (Черняковская, 1936).

Систематическое положение исследуемого вида требует хотя бы краткого предварительного обсуждения. В настоящее время считается, что типичный *Acantholimon diapensioides* Boiss. с очень короткими листьями растет на Памире и в Шугнанах (Черняковская, 1936). Более длиннолистная раса этого вида была выделена Остенфельдом в 1922 г. (Черняковская, 1936) в особый вид *A. hedinii* Ostenf. Этот вид распространен в Памиро-Алае и доходит на востоке до оз. Чатыр-Куль и долины р. Аксай. Еще позже Е. Черняковская (1936) выделила образцы из Тянь-Шаня с более крупными и острыми листьями и пурпуровой чашечкой как особый вид под именем *A. tianschanicum* Zerniak. Этот вид распространен в северо-восточной части Памиро-Алая, центральном и южном Тянь-Шане (Черняковская, 1936). Район нашего исследования находится в пределах распространения *A. hedinii* (восточная часть ареала) и *A. tianschanicum* (западная часть ареала), а по морфологическим признакам (табл. 1) исследованная местная популяция обладает признаками всех трех упомянутых выше видов. Можно заметить, что Бунге (Флора СССР т. XVIII) относил к *A. diapensioides* Vge., оговаривая их отличие, и образцы из Тянь-Шаня с более крупными острыми листьями и пурпуровой чашечкой. На этом основании возможно квалифицировать исследованную нами форму как *Acantholimon diapensioides* Vge., приняв вид в широком смысле.

Таблица 1

Сравнительная морфологическая характеристика некоторых видов рода *Acantholimon*

	Черняковская (1936)			Исследованная местная популяция	
	<i>A. hedini</i> Ostenf	<i>A. tianschanicum</i> Czerniak	<i>A. diapensioides</i> Boiss		
Окраска чашечки	Белая	Темно-малиновая	Белая с темно-пурпуровой жилкой	Белая	Лиловая
Окончания листа	Тупо-трехгранные	Заостренные	Тупые	Тупые (иногда с острием)	Заостренные (иногда тупые)
Край листа	По краю шероховатый	Гладкий или слегка шероховатый	Гладкий, при основании мелко шероховатый	Гладкий, при основании шероховатый	Гладкий, при основании шероховатый
Положение листа	Горизонтально отклонены	Вверх торчащие		Горизонтально отклоненные	
Длина листа мм	4—7	3—4	1—2	6	9
Прицветники	Туповатые	С острием на верхушке	Тупые с коротким остроконечием	С остроконечием	Тупые (иногда с коротким остроконечием)
Ареал	Памиро-Алай док. ю-з. Тянь-Шаня	Памиро-Алай (с-в) Тянь-Шань (цс. и юж.)	Памир и Шугнан	Юго-западный (долина р. Аксай)	Тянь-Шань

Работа проводилась в долине р. Аксай, расположенной на высоте 3000—3600 м над уровнем моря. Рельеф платообразный, увалисто-всхолмленный, возникший на третичных и четвертичных отложениях (Исаев, 1965). В долине р. Аксай выделяется три террасы; склоны террас имеют северную и северо-восточную экспозицию; угол наклона около 5—7°. Климат района резко континентальный, характеризующийся сильными западными ветрами, особенно летом. Средняя годовая температура 6—7°; максимум в июле +14,5°; зимой наиболее низкие температуры —53,6°, снежный покров маломощный, вечная мерзлота на глубине 1,2—4 м. Безморозный период отсутствует; но летом почва может нагреваться до 50—60°; в теплые месяцы минимум составляет —9—10°; годовые осадки 247 мм. Почва в горизонте до 40 см имеет температуру более 10° всего 40 дней в году, что

создает особо суровые условия для существования растительности (Таштамбекова, Орозтожев, 1965). Почвы высокогорно-пустынные, такыровидные, мелкоземистые. Вся центральная часть долины и прилегающие склоны террас заняты высокогорными степями и полынными пустынями с пятнами подушечников, на восток от Чатыр-Куля подушечники становятся ландшафтным образованием (Головкова, 1962).

Роль *A. diarsioides* в растительном покрове своеобразна. Благодаря тому, что подушки сохраняют значительное количество отмерших листьев, а пространство между ними постепенно заполняется илистыми частицами почвы, создается весьма своеобразный субстрат, отличный по своим качествам от окружающей почвы. Прежде всего, он медленно нагревается с поверхности и медленнее остывает, что создает на поверхности подушки более ровный температурный режим. Измерения температуры, проведенные нами 19/VII—68 г. в момент выпадения снега, показали, что температура на поверхности почвы колебалась от  $+9,8^{\circ}$  до  $+12,0^{\circ}$ , на поверхности подушки в то же время колебания составляли  $+12,0^{\circ}$   $+12,4^{\circ}$ . Измерения температуры, проведенные в течение дня, также показывают некоторые различия в температурном режиме подушки и почвы (табл. 2).

Таблица 2

Средняя дневная температура и ее изменчивость

Глубина	Субстрат.	M	$\pm \sigma$	Макс и мин.	C*
0 см	Почва	23,5	12,6	5,2—37,0	53
	Подушка	18,5	8,0	5,2—26,6	44
3 см	Почва	18,1	9,4	4,8—30,4	51
	Подушка	17,9	7,0	4,6—26,6	39
5 см	Почва	14,4	5,8	4,4—20,4	40
	Подушка	15,4	6,3	4,8—22,6	40

\* C — коэффициент вариации.

Благодаря накоплению органических остатков субстрат внутри подушки и особенно в отмерших ее частях обогащен гумусом; пористое содержимое подушки обладает большей способностью впитывать влагу нежели окружающая мелкоземная почва. Подушка представляет компактное образование некоторой высоты, что создает защиту от ветра для растений других видов. Видимо, этими причинами объясняется то, что практически во всех ассо-

циациях, где встречается акантолимон, на его подушках поселяется масса других растений; там можно обнаружить проростки злаков, всходы полыни, ювенильные и взрослые особи практически всех видов, составляющих ценоз. Интересно, что на вершине увала, где условия существования отличаются наибольшей суровостью, практически все особи других видов располагаются на отмерших частях подушек. *Acantholimon diapensioides* Vge представляет весьма оригинальную жизненную форму, развитие которой можно проследить в онтогенезе особи. Общая характеристика этой своеобразной биоформы приводится в ряде работ (Зайцева, 1949; Серебряков, 1962; Борисова, 1966).

При изучении популяции данного вида по морфологическим признакам были выделены следующие возрастные группы (при выделении возрастных групп мы придерживались тех общих принципов, которые используются сотрудниками проблемной биологической лаборатории для растений разных жизненных форм<sup>1</sup>: всходы, ювенильные, иматурные, взрослые вегетативные и генеративные особи с подразделением на молодые, средневозрастные и старые. Сенильные особи в ценопопуляциях встречались очень редко.

У акантолимона одногнездный, односеменной плод с сухим тонкоперепончатым или кожистым и угловато-ребристым околоплодником; раскрывается он лишь при прорастании семени. При плоде сохраняется пленчатая чашечка, создающая парусную поверхность. Благодаря такому строению плоды разносятся ветром; обычно они задерживаются в трещинах почвы или между побегами растений. Количество плодов, образующихся в популяции, огромно. Подсчеты показывают, что одна генеративная особь может образовать от нескольких сотен (100—300) до нескольких тысяч (3000) плодов.

Всходы (рис. 1а). Прорастание надземное, у всходов имеются 2 ланцетные семядоли, несколько (до 4) листовых зачатков, стержневой неразветвленный корень. Верхушечная почка открытая. Гипокотиль достигает 4—5 мм, эпикотиль ничтожно мал (менее 1 мм), главная ось не ветвится. Всходы появляются в значительном количестве во второй половине июля. Календарный возраст всходов — несколько месяцев.

У ювенильных особей (рис. 1б) семядоли засыхают, гипокотиль еще хорошо выражен, имеются как зеленые, так и пожелтевшие и засохшие листья (иногда только зеленые). Последнее позволяет предположить, что всходы могут появляться и раньше — в самом начале короткого лета. На стержневом корне образуются боковые ответвления. Начинается ветвление главной оси — боковые побеги возникают в пазухах нижних листьев; ветвление не выше II порядка. Боковые побеги очень короткие

<sup>1</sup> «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций», М., «Наука», 1968.

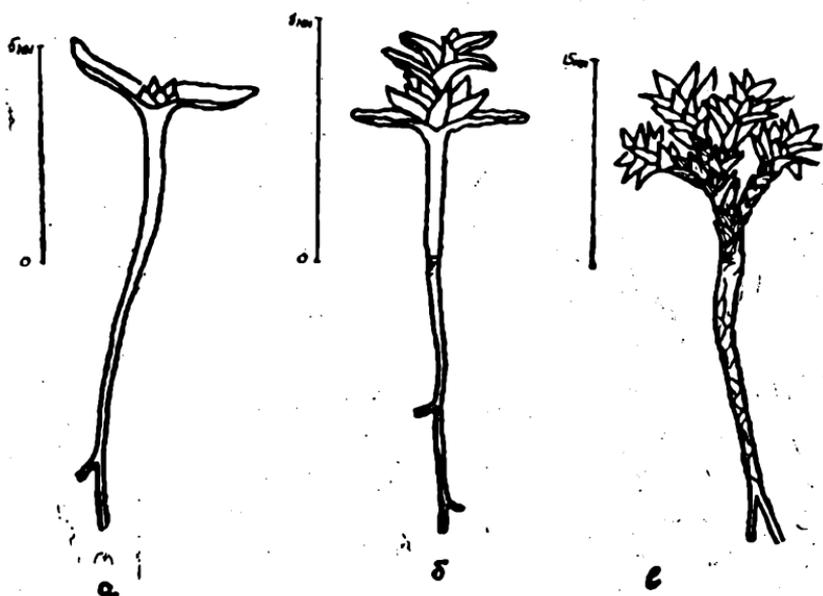


Рис. 1. а — всход акантолимона; б — ювенильная особь; в — имматурная особь; отмершие листья заштрихованы.

с небольшим числом зеленых листьев (2—5). В базальной части главного корня наблюдаются поперечные морщины, что свидетельствует о стягивающей деятельности корней. Календарный возраст ювенильных особей — от нескольких месяцев до 6 лет. Возраст определяется на основе подсчета общего числа листьев на главной оси и среднего числа зеленых листьев. Предполагалось, что число зеленых листьев на оси характеризует количество ежегодно образующихся листьев. Тогда возраст можно

определить следующим образом:  $n = \frac{L}{I}$ , где  $n$  — возраст;  $L$  — число листьев на главной оси;  $I$  — число листьев на годичном приросте главной оси. Одновременно проводилось определение годичного прироста подушки по диаметру, что позволило определять приблизительный календарный возраст особей и после отмирания главной оси.

У имматурных особей (рис. 1в) гипокотиль не выделяется, главная ось выражена четко и покрыта остатками отмерших листьев. На главной оси образуются побеги II—III порядка, то есть продолжается ветвление главной оси; побеги располагаются более или менее этажированно, концентрируясь на двух уровнях, между которыми боковые побеги, как правило, не возникают. Создается такое впечатление, что боковые побеги на оси I порядка образуются порциями: на протяжении 20—30 узлов главной оси почки возобновления отсутствуют; затем следу-

ет очень незначительный по длине участок побега с 3—4 узлами, где располагается 3—4 почки, дающие боковые побеги. У ювенильных особей насчитывается 2—3 «этажа» боковых побегов. Главная ось отличается от боковых большим диаметром и ортотропным направлением роста. Побег I порядка у ювенильных особей занимает чаще всего центральную часть начавшей формироваться подушки, но иногда наблюдается искривление оси I порядка в верхней части в результате «давления» боковых побегов и тогда главная ось смещается к периферии подушки. Побеги, составляющие подушку, укороченные полициклические, моноподиально нарастающие, с акротонным типом ветвления. Интенсивность ветвления слабая — одна боковая ось на 20—50 узлов.

Таким образом, у ювенильных особей начинается формирование подушкообразной жизненной формы, а ее характерными признаками (Борисова, 1966) являются: 1) слабое развитие главной оси; 2) радиальное расположение основных скелетных осей; 3) регулярное многократное ветвление побегов (с акротонным усилением), носящее этажированный характер; 4) слабое и медленное одревеснение побегов; 5) незначительный прирост годичных побегов, составляющий несколько мм; 6) сближенное расположение побегов.

Взрослые вегетативные особи (рис. 2а, б). В этом возрастном состоянии начинается образование придаточных корней в базальной части осей I и II порядка. Корни могут возникать как на побегах нижних, так и верхних «этажей». Главный корень постепенно теряет первостепенное значение. В надземной части растения главная ось по мощности развития с трудом выделяется среди боковых. Побег I порядка может сохраняться, занимая в подушке центральное положение. Но гораздо чаще он претерпевает следующие изменения: а) сохраняется, но сдвигается в сторону под давлением боковых; б) отмирает в верхней части, сохраняя центральное положение; в) отмирает, но сдвигается в сторону под давлением боковых.

В подушке появляются отмершие побеги, хотя их количество еще невелико. Базальные части осей II порядка в нижнем «этаже» имеют плагитропное направление, а в апикальной части переходят к ортотропному росту; оси следующих порядков (III, IV) — ортотропы. Благодаря такому распределению в направлении роста, сокращенным междоузлиям, этажированности ветвления, длительному сохранению на осях отмерших листьев — формируется жизненная форма плотной подушки. Именно в этом возрастном состоянии, благодаря длительному (20—30 лет) сохранению отмерших листьев на побеге, внутри подушки создается своеобразный пористый субстрат, характеристика которого приводилась выше. Наличие такого субстрата в некоторой степени способствует дальнейшему образованию придаточных корней.

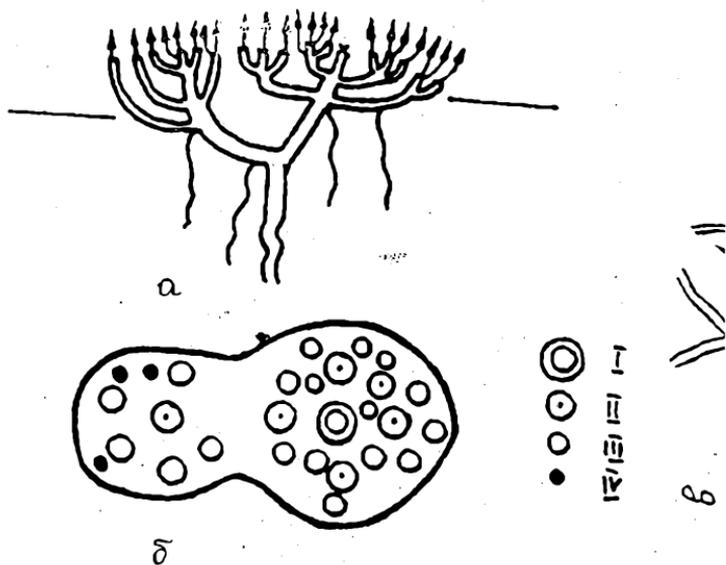
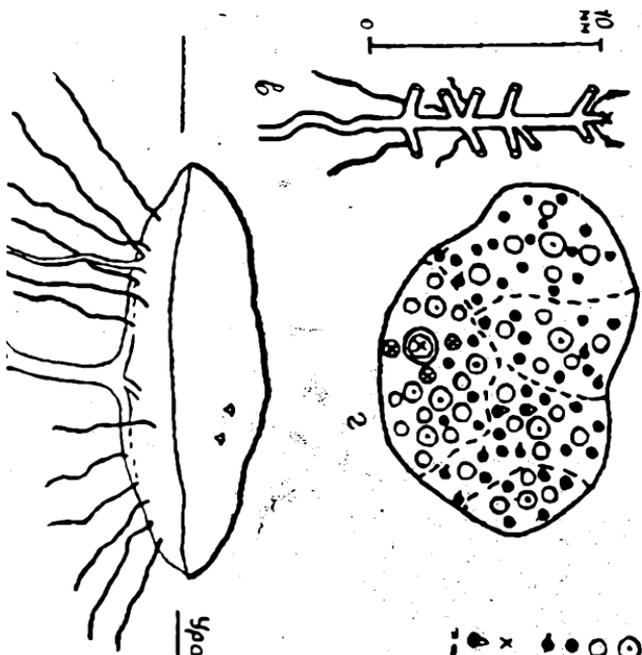


Рис. 2. Схема расположения побегов взрослых особей. Взрослая вегетативная особь — а — вид подушки сбоку; б — вид сверху, римскими цифрами обозначены побеги разных порядков. Молодые генеративные особи — в — ветвление главной оси; г — вид подушки сверху; 1 — отмершие побеги; 2 — генеративные побеги; 3 — границы парциалей; д — вид подушки сбоку.



Уровень пазьы

- ⊙ 1
- 2
- 3
- × 4
- △ 5

Таким образом, характерные свойства внутренней среды растения — подушки сформировываются в конце виргинильного периода — у взрослых вегетативных особей.

У молодых генеративных особей (рис. 2в, г) значительно увеличивается количество придаточных корней. В этом возрастном состоянии они образуют основную массу корневой системы, но главный корень еще может сохраняться и тогда по диаметру он выделяется среди придаточных. Побег I порядка либо отмирает в верхней части вместе с находящимися здесь побегами II порядка, либо по мощности не выделяется среди боковых. Редко он сохраняет центральное положение, чаще сдвинут к периферии. Группы отмерших побегов появляются как в центре подушки, так и на периферии. Побеги II порядка, как правило, плагиотропны, хорошо разветвлены и несут до 10 и более побегов III порядка. Побеги III порядка, расположенные в центре подушки, имеют ортотропное направление, а периферийные — плагиотропное. Междоузлия плагиотропных побегов несколько увеличены по сравнению с ортотропными; благодаря акротонному усилению ортотропные побеги в центре подушки имеют большую высоту, нежели побеги на периферии. Вследствие такого соотношения в длине и направлении роста побегов подушка приобретает на вертикальном сечении форму полуэллипса.

На осях III—IV порядка формируются пазушные укороченные генеративные побеги. Каждый побег имеет 2 ассимилирующих листа и 4—5 чешуевидных, килеватых, полупрозрачных, беловатых или слегка рыжеватых листьев с хорошо выраженной жилкой; в пазухе чешуевидных листьев расположены цветки; обычно на генеративном побеге 1, реже — 2 сидячих цветка.

В начале существования у молодых генеративных особей еще сохраняются главный корень (хотя верхняя часть отмирает) и основание побега I порядка, поэтому особь существует еще как целостное образование. Постепенно отмирание захватывает базальные части побегов II порядка, в результате чего системы побегов теряют физическую связь друг с другом — образуется несколько самостоятельных единиц вегетативного происхождения; у некоторых один из придаточных корней превращается во вторичный стержневой корень. Образовавшиеся парциали тесно примыкают друг к другу, образуя компактный клон.

Подушка у молодых генеративных особей в плане имеет более или менее округлую форму, отмершие побеги занимают от 0,1 до 0,25 площади подушки.

Средневозрастные генеративные особи (рис. 3). Подушка сохраняет более менее правильные округлые очертания; увеличивается высота подушки; главный корень отмирает и его полностью заменяет система придаточных корней как вертикальных, так и горизонтальных. При выкапывании подушка распадается на парциали. Парциаль имеет следующее

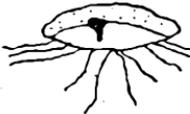
всходы	ювенильные	имматурные	взрослые вег.	молодые генерат.	средневозр. генерат.	старые генерат.
				 	 	 

Рис. 3. Схема возрастных состояний акантолимона. Точками обозначены генеративные побеги, зачернены отмершие участки подушки.

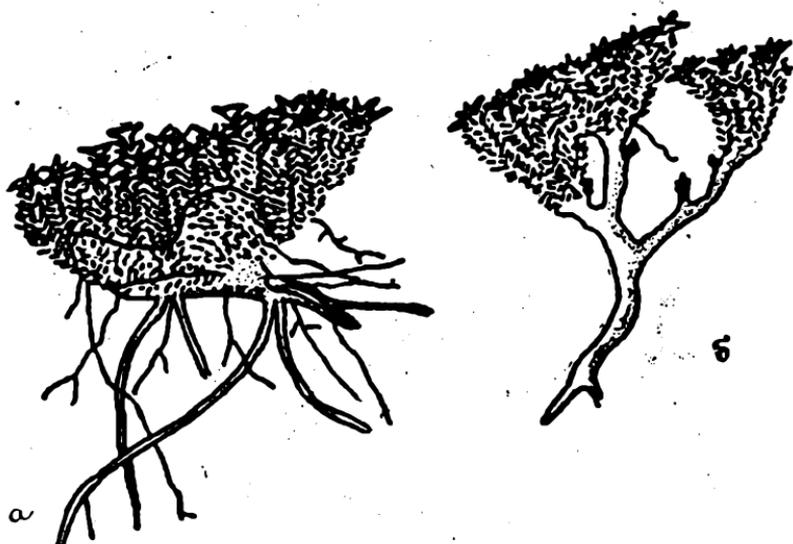


Рис. 4. Отдельные парциали в составе особи; а — парциаль средне-возрастной генеративной особи; б — парциаль старой генеративной особи.

строение (рис. 4а) — на плагитропном побеге (чаще это побег II—III порядка) весьма плотно располагаются ортотропные побеги более высоких порядков; центральные разветвлены до IV порядка, периферийные лишь до II. На плагитропном побеге и в базальной части ортотропных имеется большое число придаточных корней. Базальные части побегов всех порядков покрыты массой отмерших листьев. Около одной трети побегов в парциалах отмирает. Группы отмерших побегов располагаются как в центре подушки, так и на периферии; происходит отмирание как отдельных побегов, так и целых систем, иногда попадают полностью отмершие парциали. Трудно уловить какую-либо закономерность в размещении отмерших участков подушки. Во всяком случае такого четкого круга из отмерших побегов, которое наблюдается у плотнoderновинных злаков, здесь не обнаруживается. Отмершие части подушки представляют субстрат, обогащенный органическими веществами, обладающий повышенной влагоемкостью и несколько уменьшающий нагрев и выравнивающий колебания температур (табл. 3).

Старые генеративные особи (рис. 3). Подушка в плане теряет правильные очертания; форма ее весьма разнообразна и причудлива, что является результатом отмирания части слагающих подушку парциалей. Подушка состоит из парциалей, пространственно несколько отдаленных друг от друга. Парциали старых генеративных особей характеризуются следующими чертами: мелких придаточных корней очень мало (рис. 4б); живые побеги в базальной части совершенно лишены листьев, бо-

Таблица 3

Температура поверхности почвы, живой и отмершей части подушки  
(1/VIII — 1968 г.)

Время	Почва	Подушка	
		Мертвая часть	Живая часть
11 ч.	31,4	30,4	26,8
14 ч.	37,0	33,0	26,6

ковых побегов и корней; побеги (особенно в центральной части парциали) практически не ветвятся. Чаще всего отмирают побеги, расположенные в центре парциали или в базальной части побегов более низких порядков. Каждая парциаль еще долгое время сохраняет способность образовывать новые побеги как вегетативные, так и генеративные. Старые вегетативные особи в популяциях отсутствуют.

Семянные особи представлены разобщенными парциалами с очень небольшим числом живых побегов (5—7) и незначительным количеством придаточных корней; большая часть подушки отмирает.

Биометрические показатели для возрастных групп особей акантолимона приведены в таблицах 4, 5.

Отдельные парциали могут какое-то время существовать самостоятельно, представляя особи вегетативного происхождения. Они являют собой «осколки» некогда крупной особи, потерявшие непосредственную связь друг с другом. Внешне они могут напоминать молодые вегетативные или даже молодые генеративные особи. Отсутствие или малое количество мелких придаточных корней у особей вегетативного происхождения может служить косвенным подтверждением того, что потенциальные возможности роста этих особей ограничены.

Наши наблюдения, проведенные над акантолимоном, не подтверждают того положения, что у видов этого рода, образующих плотные подушки, преобладает вегетативное размножение, а семенное практически отсутствует (Головова, 1959). Особенно четко выступает преобладание семенного возобновления над вегетативным при анализе возрастных спектров популяций этого вида.

Популяции изучались в следующих условиях: на плоской вершине IV террасы (вершина увала) в ассоциации *Acantolimon diapensioides* + *Hordeum turkestanicum* ÷ *Festuca sulcata*;

в верхней и средней части северо-восточного склона II—III террасы в ассоциациях *A. diapensioides* + *Hordeum turkestanicum* ÷

Таблица 4

Биометрические данные по возрастным группам *Acantholimon diapensioides* Вде (виргинильный период)

Возрастные группы	Длина главной оси в мм	Диаметр стебля у корневой шейки в мм	Среднее количество зеленых листьев в год	Общее число побегов	Порядок ветвления побегов	Количество отмерших побегов	Число этажей ветвления	Пределы календарного возраста
Всходы	5—7	0,5—0,8	4	1	—	—	—	несколько месяцев
Ювенильные	8—15	0,7—1,5	7	1—3	2	—	—	1—6 лет
Имматурные	8—21	1—2	10	7—20	3	—	2—3	4—12 лет
Взрослые вегетативные	16—19	2—1,8	13	20—70	4	2—5	4	12—19 лет

Таблица 5

Биометрические данные по возрастным группам *Acantholimon diapensioides* Вде (виргинильный и генеративный период)

Возрастные группы	Диаметр исота подушки в см	Среднее количество зеленых листьев в год	Общее число побегов	Доля отмерших побегов по числу	Доля отмерших побегов по площади	Наличие главного корня	Количество «этажей» ветвления	Предельный порядок ветвления	Календарный возраст
Имматурные	1,6—1,2	10	до 10	—		есть	до 3	3	4—12 лет
	1—1,5								
Взрослые вегетативные	5,1—4,3	13	от 10 до 60	0,1—0,2		есть	до 4	4	12—19
	1,6—1,8								
Молодые генеративные	8,3—6,7	14	100—500	0,1—0,25		выделяется, но может отмирать	4—5	5—7	18—78
	2—3								
Средневозрастные генеративные	25,5—20,4	15	несколько сотен и более		0,25—0,3	нет	4—5	4	43—220
	7—9								
Старые генеративные	40,3—26,3 10—11	14	— « —		более 0,3	нет	4	4	до 600 лет.

+ *Festuca sulcata* u. *A. diapensioides* + *Artemisa rodantha* + *Festuca sulcata*;

на плоской поверхности I террасы в ассоциации *A. diapensioides* + *Hordeum turkesanicum* + *Artemisia rodantha*. Размах высоты между крайними точками составляет 300—400 м. Ценопопуляции изучались на транспектах по 5—10 м<sup>2</sup>, заложенных по простирацию склона. Данные для каждой ценопопуляции получены на 25—40 площадках по 1 м<sup>2</sup>. Подсчет производился исходя из числа первичных особей (то есть особей семенного происхождения).

Во всех изученных ценопопуляциях акантолимона преобладают особи семенного происхождения, что свидетельствует о преимущественном семенном возобновлении этого вида на склонах и плакорных участках террас в долине р. Аксай. Во всех местообитаниях развиты ценопопуляции нормального типа (табл. 6). Изученные ценопопуляции обнаруживают значительное сходство по характеру возрастного спектра: имеется 2 максимума, приходящиеся на ювенильные и старые генеративные особи; минимум соответствует взрослым вегетативным и сецильным особям. Падение численности от ювенильных к взрослым вегетативным особям связано прежде всего с интенсивной возрастной элиминацией; нарастание ее интенсивности прекращается именно в тот период, когда сформирована морфологическая структура, свойственная данной жизненной форме. Переломным моментом в существовании популяции оказывается конец виргинильного периода — падение численности сменяется подъемом. В генеративной части популяции преобладающей группой являются старые генеративные особи, что можно объяснить необычайно большой длительностью этого возрастного периода (табл. 5).

Поскольку основные количественные соотношения возрастных групп в спектре постоянно повторяются в целом ряде нормальных ценопопуляций в изученном диапазоне условий, можно рассматривать эти повторяющиеся соотношения в качестве базового типа спектра нормальных ценопопуляций акантолимона. Описательная характеристика основных черт базового типа спектра дана выше. Чтобы получить самую общую количественную характеристику базового спектра, можно использовать статистические величины: среднюю арифметическую, моду или медиану.

Поскольку базовый спектр должен отражать наиболее часто повторяющиеся случаи в соотношении возрастных групп конкретных ценопопуляций, видимо, лучшей характеристикой была бы мода, но она требует большего количества наблюдений. Поэтому мы использовали средние арифметические величины относительного участия возрастных групп в конкретных ценопопуляциях для построения базового типа спектра (рис. 5). Использование медианы дает аналогичный результат.

Численность и возрастной спектр ценопопуляций  
*Acantholimon diarensioides* Bge

	Участие в ценопопуляциях в %								Общая численность на 1 м <sup>2</sup> без всходов.	Вторичные особи на 1 м <sup>2</sup>
	Всходы*	Ювенильн. особи	Иматурн. особи	Взрослые вегетат.	Генеративные					
					Молодые	Средне-возраст.	Старые.	Сенильные		
Вершина увала Овсянцего-ячменная асс. Верхняя часть склона	—	20	4	—	8	8	60	—	1,0	0,36
Злаково-по-лынная ассо-циация	19,1	37,3	6,7	—	12,2	7,6	36,1	0,01	5,9	0,36
Овсянцего-ячменная ассо-циация	22,5	27,3	11,3	3,4	9,5	17,5	31,0	—	4,9	0,08
Средняя часть склона										
Овсянцего-ячменная ассо-циация	11,4	21,2	2,7	4,4	9,7	28,3	30,0	3,7	2,3	—
Злаково-по-лынная ассо-циация	11,9	18,2	6,9	4,0	24,5	18,8	27,2	0,4	8,2	—
1 терраса										
Злаково-по-лынная ассо-циация	0,6	20,9	10,2	4,7	4,7	8,1	45,3	6,1	5,3	—

\* Участие всходов вычислялось отдельно от общей численности популяции, в дальнейших вычислениях они в расчет не принимались.

В пределах указанного базового типа спектра возможны некоторые колебания относительного участия особей разных возрастных групп: так, в ценопопуляции № 5 (табл. 6) наиболее значительно участие молодых генеративных особей, в № 4 — довольно высоко содержание средневозрастных, а доля молодых падает; в № 6 и других — преобладают старые особи, участие молодых и средневозрастных снижается по сравнению с ценопопуляциями № 4 и 5. Сопоставление возрастных спектров этих ценопопуляций позволяет рассматривать ценопопуляцию № 5 как более молодую, а 4 и 6 как более старые. Изменение соотношений в генеративной группе особей весьма напоминает изменения в ценопопуляциях древесных пород при развитии их во времени (Заугольнова, 1968).

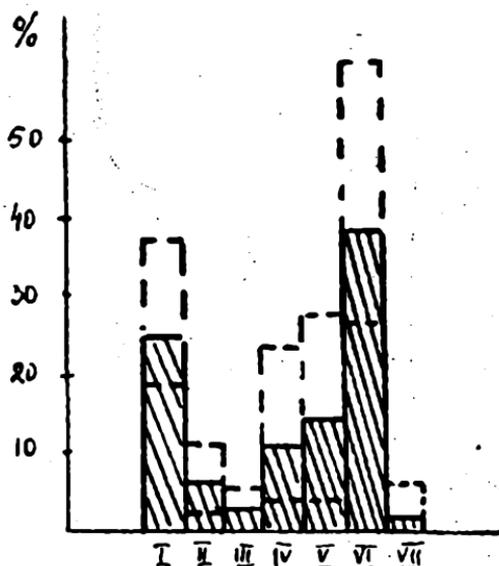


Рис. 5. Базовый тип спектра нормальных ценопопуляций акантолимона. I — ювенильные особи; II — имматурные особи; III — взрослые вегетативные; IV — молодые генеративные; V — средневозрастные генеративные; VI — старые генеративные; VII — сенильные. Базовый тип спектра показан штриховкой; пунктиром обозначены пределы колебаний соответствующих величин.

Таким образом, при анализе нормальных ценопопуляций акантолимона, несмотря на некоторую изменчивость возрастных спектров, может быть установлен базовый тип спектра (рис. 5), свойственный виду в некотором диапазоне условий. Основные черты базового спектра акантолимона могут быть объяснены биологическими свойствами этого вида — длительностью периодов и изменением интенсивности отмирания особей.

## ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И. В. 1966. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана. Проблемы ботаники т. VI, М.—Л., изд. АН СССР; Вопросы морфогенеза и строения популяций цветковых растений. 1968. «Наука», М.
- Воронцова Л. И. 1971. Ценопопуляции типчана (*Festuca sulcata* Nash.) и белой полыни (*Artemisia Serheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия. Канд. дисс., М.
- Головкова А. Г. 1959. Характеристика растительных сообществ Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе.
- Головкова А. Г. 1962. Геоботаническое районирование Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе.
- Григорьева Н. М. 1973. Некоторые особенности структуры популяций и биологии желтой люцерны (*Medicago falcata* L.) пойменных

лугах р. Угры. В сб.: «Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом». Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина».

Денисов В. Г. 1970. Численность и возрастной состав популяций *Scadox hypnoides* Leggs. Канд. дисс., М.

Зайцева М. Г. 1949. О развитии формы у растений подушек. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР в XVII.

Заугольнов Л. Б. 1968. Изменение возрастного спектра популяций ясеня обыкновенного в дубравах разного возраста. В сб.: «Материалы по динамике растительного покрова». Владимир.

Заугольнова Л. Б. 1969. Онтогенез и возрастные спектры популяций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зоны. Канд. дисс., М.

Исаев Д. И. 1965. Геоморфологические районы Аксайской депрессии. Географ. исследования высокогорных впадин Киргизии. Фрунзе.

Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. «Проблемы ботаники», I.

Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».

Таштамбекова М., Оростожев Б. 1965. Климат Аксай-Чатыркульских сыртов. В сб. Географ. исследов. высокогорных впадин Киргизии. Фрунзе.

Уранов А. А., Смирнова О. В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП», т. 74, № 1; Флора СССР. 1952. т. XVIII. М.—Л.

Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. М.

---

## О СХОДСТВЕ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ ДУБРАВ.

Число видов, исследованных в онтогенетическом плане, стремительно возрастает. Обилие фактического материала неизбежно должно привести к попыткам классификации видов по особенностям хода жизненного цикла. Построение таких классификаций облегчит выделение возрастных состояний у еще не исследованных видов и выявит биологические свойства видов, определяющие тот или иной характер возрастных спектров популяций.

В травяном покрове дубрав четко выделяется несколько групп видов, в которых структура особей меняется однотипно на протяжении большого жизненного цикла. Одну из таких групп составляют: *Aegorodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Mercurialis perennis* L.

В настоящей статье рассматривается жизненный цикл *Mercurialis perennis* в сравнении с жизненными циклами *Aegorodium podagraria* и *Carex pilosa*.

Возрастная периодизация в жизненном цикле пролесника дана по общепринятой схеме (Работнов, 1950).

### I. Латентный период.

Массовое цветение пролесника в среднерусских дубравах происходит в конце апреля — начале мая. К июню семена созревают и опадают на землю. Сравнительно большой вес и размер семян препятствует их широкому распространению. Основная масса семян остается около материнских растений, отчасти они разносятся муравьями и мышевидными грызунами (Mukerji, 1936; Boatman, 1956; Рысина, 1968). Собранные в июне семена в условиях леса прорастают уже в середине октября, в массе проростки появляются в мае.

Прорастание может быть надземным и подземным, семядоли, вынесенные на поверхность почвы, зеленеют (Mukerji, 1936; Рысина, 1968).

### II. Виргинильный период

Проросток пролесника имеет две овальные семядоли, утолщенный гипокотиль длиной до 1,5 см и главный корень. Область корневой шейки и главный корень покрыты корневыми волосками, буряющими к концу первого вегетационного периода. Корневые волоски сохраняются несколько лет, и по наличию их хорошо заметна граница между гипокотилем и корнем. Главный корень слабо ветвится; первые два придаточных корня появляются на гипокотиле между основаниями семядолей. К моменту образования второй пары срединных ассимилирующих листьев в пазухах семядолей закладываются почки возобновления (Mukerji, 1936; Шяк, 1953).

Осенью семядоли обычно опадают, двухлетние растения с хорошо сохранившимися семядолями являются исключением.

У однолетних растений к зиме побег I порядка отмирает выше семядольного узла, а из пазушных почек развиваются побеги II порядка (один или два). С этого момента начинается симподиальное возобновление пролесника.

Группу ювенильных составляют однолетние растения после отмирания семядоль и двух-трехлетние растения, возобновляющиеся симподиально (рис. 1).

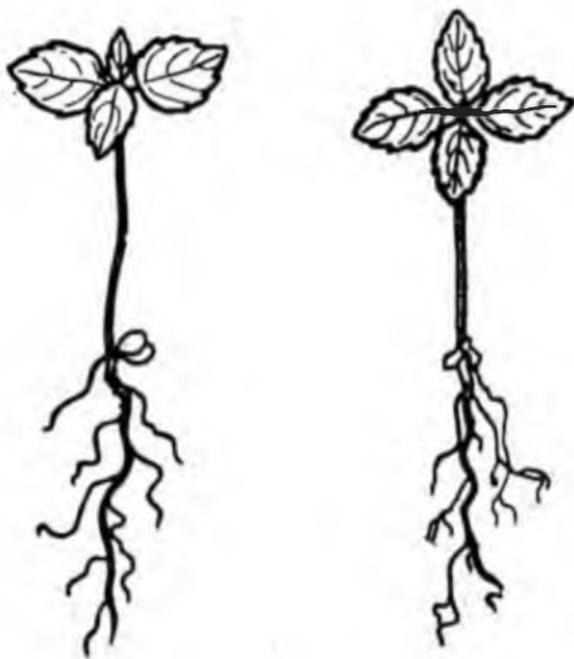


Рис. 4а. Ювенильные растения пролесни.

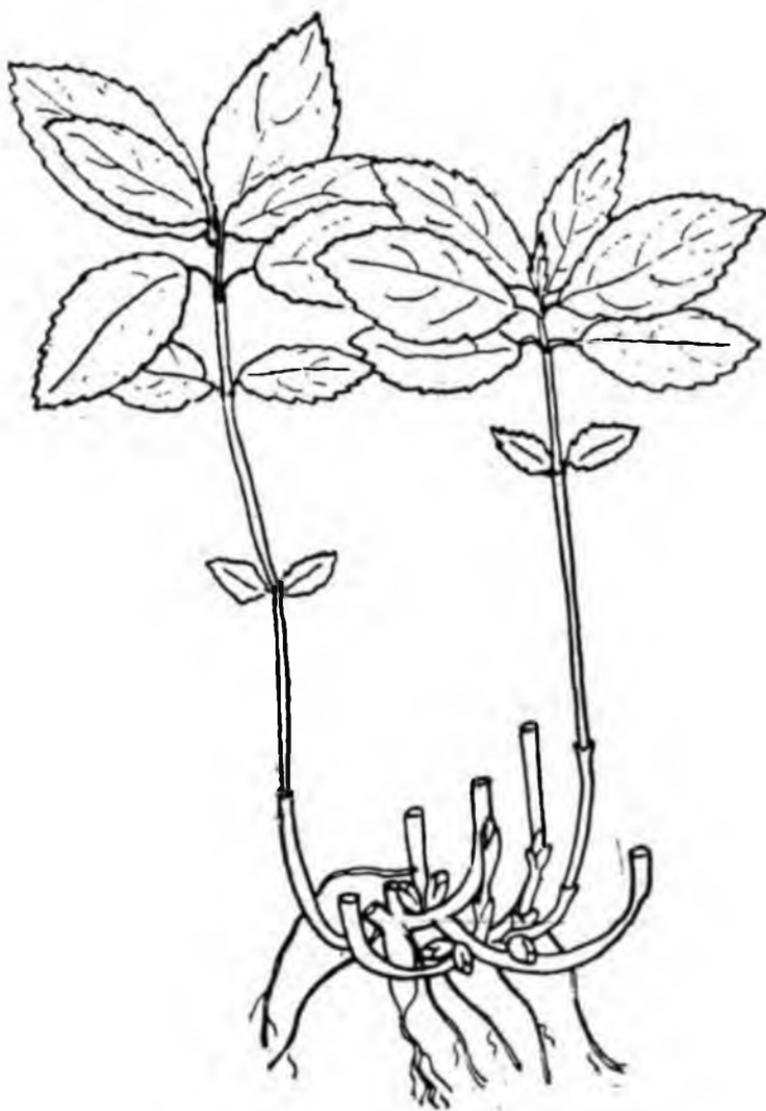


Рис. 16. Имматурное растение пролески.

Побеги II и следующих порядков, кроме срединных, имеют 1—2 пары чешуевидных листьев, в пазухах нижней пары закладываются почки возобновления. Побеги пролесника можно считать переходными от моноциклических к дидицическим (Серебряков, 1952): осенью на поверхность почвы выносятся зеленые скрученные в трубочку листья, в таком состоянии побег зимует и продолжает рост уже весной следующего года.



Рис. 1в. Сеяльное растение пролески.

В начале вегетационного периода побега пролесника достигают максимальных размеров, свойственных возрастному состоянию. К зиме все побеги отмирают выше зоны возникновения инноваций.

Сближенные основания побегов формируют своеобразное симподиальное корневище (Серебряков, Серебряков, 1965), по числу порядков побегов которого можно определить возраст растения.

В ювенильном состоянии у пролесника увеличивается число боковых и гипокотильных корней, начинают появляться придаточные корни стеблевого происхождения. Гипокотиль и главный корень сохраняются долго, но впоследствии их трудно обнаружить среди множества более крупных придаточных корней.

В иматурном возрастном состоянии в рост одновременно трогаются несколько почек, образуя побеги по размерам значительно отличающиеся от побегов ювенильных растений (таблица 1). Соответственно резко увеличивается и запас почек возобновления. Формируется первичный куст (рис. 1, б).

По мере развития придаточных корней главный корень перестает играть ведущую роль в корневой системе пролесника.

Некоторые возрастные показатели пролесника многолетнего

Возрастное состояние	Проросток	Ювенильное растение	Иматурное растение	Молодое вегетативное растение	Молодое генеративное растение	Молодое генеративное растение вегетативного происхождения	Средне-возрастное генеративное растение	Старое генеративное растение	Одиночный парцельный куст	Старое вегетативное растение	Сенильное растение
Число ассимилирующих побегов у особи	1,00	1,00	2,12		5,00	5,14	8,85	1,58	1,25	1,66	1,00
Высота побега (см)	4,68	8,44	11,43	21,91	24,74	30,46	27,72	27,33	27,45	16,92	9,51
Число чешуевидных листьев у побега	—	1,80	2,05	2,2	1,94	1,91	2,03	2,00	2,10	2,00	1,95
Число пар средних листьев у побега	1,80	3,15	3,15	4,45	5,17	4,90	4,45	4,44	4,40	3,83	2,70
Длина пластинки листа (мм)	18,41	29,00	46,78	73,90	75,74	89,62	79,93	80,44	77,08	62,50	29,30
Ширина пластинки листа (мм)	6,85	15,57	20,15	29,40	34,74	35,12	33,47	31,56	32,16	26,30	13,95

Возрастное состояние	Проросток	Ювенильное растение	Иматурное растение	Молодое вегетативное растение	Молодое генеративное растение	Молодое генеративное растение вегетативного происхождения	Средневозрастное генеративное растение	Старое генеративное растение	Одиночный парциальный куст	Старое вегетативное растение	Сенильное растение
Длина черешка (мм)	1,83	5,40	7,20	13,53	17,15	16,62	16,60	17,83	16,33	12,0	4,05
Число живых парциальных кустов	—	—	—	3,50	3,16	4,79	7,78	1,50	1,00	1,67	1,0
Число отмирающих парциальных кустов	—	—	—	0,25	0,16	1,10	1,64	3,75	—	1,13	—
Число растущих корневищ у особи	—	—	—	—	7,16	7,64	5,90	0,70	0,58	—	—
Число коммюникационных корневищ	—	—	—	—	2,16	5,10	7,90	3,80	—	—	—
Абсолютный возраст	—	2,70	3,71	5—6	9,10	—	—	—	—	—	—
Условный возраст	—	—	—	—	—	5,80	5,84	6,25	3,25	3,75	4,07

Имматурное состояние длится два-три года. Следующим этапом развития особи является молодое вегетативное состояние, когда кроме ортотропных побегов, составляющих первичный материнский куст, появляются подземные плагиотропные побеги.

Вегетативное разрастание начинается с 5—6 летнего возраста. Летом пазушная почка нижнего чешуевидного листа трогается в рост, развивая подземное шнуровидное белое очень хрупкое корневище, растущее на глубине 5 см. Сближенные на конце зачатки листьев прикрывают конус нарастания. Верхушка побега загнута вверх и назад, так что растущий плагиотропный побег раздвигает частицы почвы, оказавшиеся впереди участков стебля. Осенью терминальная почка выносится на поверхность, и в таком состоянии побег зимует. Весной окончательно формируется ортотропный парциальный побег, который дает начало парциальному кусту (Chouard, 1934; Шик, 1953).

Молодое вегетативное состояние — начало формирования куртины — очень непродолжительно (1—2 года). Парциальные побеги и побегов, входящие в состав первичного куста, у молодых вегетативных особей имеют высоту, число и размеры листьев, приближающиеся к таким же показателям у особей генеративной группы (таблица 1). Иногда пролесник зацветает одновременно с образованием первого парциального побега, практически миная молодое вегетативное состояние.

III. Генеративный период, самый продолжительный в жизненном цикле пролесника. В этом периоде начинается вегетативное размножение путем отделения групп (или систем) парциальных кустов вследствие разрушения участков корневища.

К группе генеративных растений относятся куртина и системы парциальных кустов вегетативного происхождения.

Основным структурным элементом взрослой особи пролесника является парциальный куст. Развитие его начинается с появления парциального побега из терминальной почки плагиотропного корневища. Парциальный побег может быть вегетативным или генеративным (рис. 2, I). Побегов следующих порядков возникают из пазушных почек нижних чешуевидных листьев. Развитие первых придаточных корней в основании парциального побега начинается в июне — июле. Новообразование придаточных корней происходит каждый год в основании ортотропных ассимилирующих побегов.

Парциальные кусты 2—5-летнего возраста имеют вегетативные и генеративные побеги и образуют плагиотропные корневища — отбеги, являясь центрами формирования новых парциальных кустов (рис. 2, II).

В надземной сфере таких кустов наблюдается различное соотношение вегетативных и генеративных побегов.

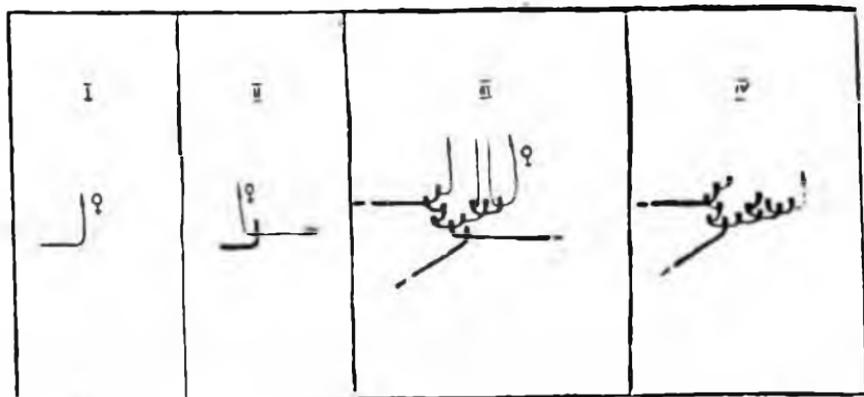


Рис. 2. Онтогенез парциального куста пролесника.

У 2—5-летних парциальных кустов молодых генеративных особей часто образуются силлептические побеги.

Кусты 6—7-летнего возраста (рис. 2, III) развивают только ортотропные (вегетативные или генеративные) побеги, отбеги уже не образуются (Шик, 1953). В дальнейшем, на 8—9 год, парциальный куст начинает отмирать: прекращается новообразование ортотропных ассимилирующих побегов и придаточных корней, старые корни постепенно разрушаются.

В некоторых случаях у отмирающих парциальных кустов из спящих пазушных почек развиваются небольшие ортотропные побеги ювенильного типа. Отмирающий парциальный куст представляет собой систему сближенных оснований побегов прошлых лет (поддумов) и служит для закрепления особи и связи соседних более молодых парциальных кустов. Следующим этапом является разрушение парциального куста. Онтогенез его в среднем составляет 10 лет.

Подразделение генеративного периода у *Mercurialis perennis*, как и у большинства травянистых растений, проведено на основании соотношения активно растущих частей особи и частей, прекративших рост. Для пролесника, так же как и для осоки и сныти, к активно растущим частям особей были отнесены отбеги ( $K_p$ ) и жизнеспособные парциальные кусты ( $P_{ж}$ ), а к частям растения, прекратившим видимый рост, отнесены коммуникационные корневища ( $K_k$ ) и отмирающие парциальные кусты ( $P_0$ ). Относительная молодость или старость особей пролесника оценивается по показателям  $P$  и  $K$ , которые (по предложению

А. А. Урянова) вычисляются следующим образом:  $P = \frac{P_{ж} - P_0}{P_{ж} + P_0}$ ,

$$K = \frac{K_p - K_k}{K_p + K_k}$$

В таком случае к молодым генеративным могут быть отнесены особи, у которых  $K > 0$ ,  $P > 0$ , то есть процессы роста и

новообразования преобладают над процессами отмирания. У старых генеративных растений, напротив  $K < 0$ ,  $P < 0$ , — преобладают процессы старения и разрушения. Средневозрастные генеративные особи характеризуются частичным ослаблением процессов новообразования:  $K < 0$ ,  $P > 0$ .

Возможность применения одних и тех же показателей при подразделении генеративного периода у пролесника, осоки волосистой и сныти (Смирнова, 1967) свидетельствуют о большой близости этих видов по особенностям хода жизненного цикла.

К молодым генеративным растениям мы относим куртины и системы парциальных кустов. Первые обычно еще не достигли зрелости, абсолютный возраст куртин невелик, у них часто наблюдается недоразвитие соцветий.

Особи вегетативного происхождения по основным показателям возрастности аналогичны куртинам, но они могут отличаться несколько большей вегетативной мощностью.

Средневозрастные генеративные растения всегда представлены мощно развитыми системами парциальных кустов (таблица 1). Признаки старения этих особей проявляются в уменьшении числа растущих корневищ и, следовательно, в понижении способности к захвату новой площади.

В дальнейшем с увеличением возраста у пролесника не только уменьшается число растущих корневищ, но и сокращается число ассимилирующих ортотропных побегов — растение переходит в старое генеративное состояние.

#### IV. Сенильный период

Старые вегетативные растения — небольшие системы парциальных кустов, в которых господствуют отмирающие парциальные кусты. Живые парциальные кусты имеют небольшие ортотропные побеги с 2—3 парами ассимилирующих листьев. Растущих корневищ эти особи, как правило, не образуют, запас почек возобновления у них невелик, новообразования придаточных корней не происходит.

К сенильным относятся особи пролесника, у которых развивается один ортотропный побег ювенильного типа, корневая система почти полностью разрушена (рис. 1). Это последний этап в жизненном цикле растения.

Популяции осоки волосистой, сныти и пролесника в широколиственных лесах отличаются большим своеобразием. В их возрастных спектрах совсем нет особей виргинильного периода, господствуют генеративные растения. Сныть, осока волосистая и, по всей вероятности, пролесник образуют крайний вариант популяций с периодическим характером семенного возобновления. Период между соседними семенными инвазиями может длиться десятки лет и самоподдержание популяций осуществляется вегетативным путем (Уранов, Смирнова, 1969).

Вегетативное размножение у всех трех видов начинается в конце виргинильного и длится до сенильного периода. Наиболее

интенсивно оно в генеративном периоде. К размножению обычно приступают большее по протяженности и собственному возрасту системы. У них разрушается парциальный куст (побег) или участок плагиотропного корневища и возникают две — несколько дочерних особей — систем парциальных образований. Их возрастное состояние определяется по относительной доле активно растущих побегов (показатели Р и К). Наблюдения в природе показали, что у осоки волосистой, пролесника и сныти в генеративном периоде возможны два варианта вегетативного размножения: 1) дочерние особи по возрастному состоянию аналогичны материнской (рис. 3, I). В таком случае происходит повторение одних и тех же возрастных состояний в большом жизненном цикле, что приводит к удлинению генеративного периода и обеспечивает возможность самоподдержания популяций вегетативным путем; 2) дочерние особи по возрастному состоянию не идентичны материнской. Этот вариант вегетативного размножения неоднороден. Если при размножении разрушается и отмирает большой участок материнской особи, то у дочерних особей изменяются отношения Р и К в пользу активно растущих побегов. Дочерние особи претерпевают омоложение (рис. 3, II). Если же материнская особь делится на неравноценные части, а отмирания заметных участков ее не происходит, то у одной (нескольких) дочерних особей отношения Р и К изменятся в пользу активно растущих побегов и она будет более молодой, а другой (других) это отношение изменится в пользу побегов прекративших рост и она становится более старой (рис. 3, III).

В первом случае наблюдается значительное удлинение жизненного цикла и омоложение популяции, во второй — частичное увеличение продолжительности существования клона. Популяция остается на прежнем уровне.

Омоложение вегетативного потомства у осоки волосистой, сныти и пролесника приводит к повторению уже пройденных материнской особью этапов жизненного цикла в пределах генеративного периода.

Осока волосистая, пролесник и сныть объединяются в одну группу по принципу размещения многолетних частей особи, по продолжительности их существования и по ходу изменения структуры особи на протяжении большого жизненного цикла.

Морфологически структурные единицы взрослых особей у этих видов различны: у пролесника и осоки это симподиально нарастающие парциальные кусты, образованные у первого вида побегами с удлиненными междоузлиями, у второго — розеточными побегами. У сныти структурной единицей особи является моноподиально нарастающий парциальный розеточный побег. Однако по продолжительности существования и приуроченности к ним основной массы придаточных корней и почек возобновления парциальные кусты осоки, пролесника и розеточные побеги сныти являются аналогичными образованиями.

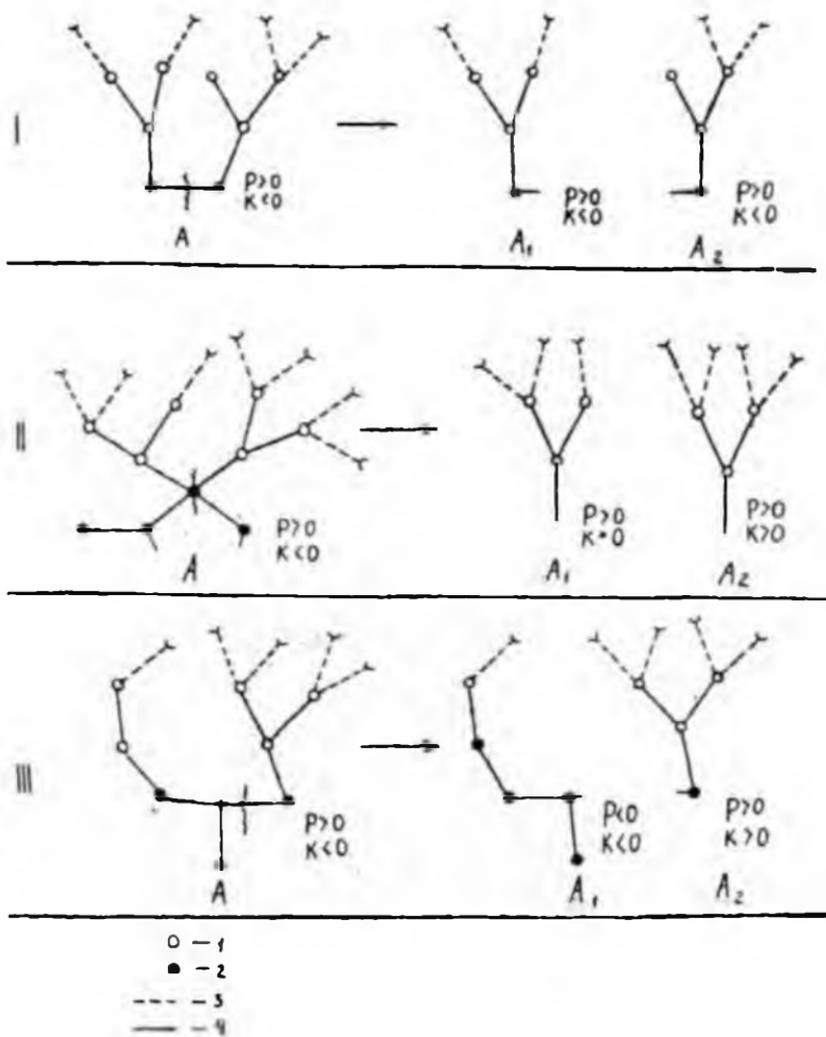


Рис. 3. Схема вегетативного размножения взрослых особей пролесняка, сныти и осоки волосистой:

1 — живые, 2 — отмирающие парциальные образования; 3 — растущие; 4 — коммуникационные корневища; А — материнская;  $A_1$ ,  $A_2$  — дочерние особи. Извилистой линией показано место разрушения корневища.

Во всех трех случаях эти активно нарастающие структурные единицы являются центрами закрепления особей. Центры закрепления — парциальные кусты или побеги — соединены плагиотропными гипогегенными участками корневищ. Длина коммуникационных корневищ — расстояние между парой центров закрепления — равна, в среднем, 20—30 см; примерно половину этой величины составляет радиус корневой системы каждого

парциального образования. Корневые системы соседних парциальных образований могут соприкасаться или перекрывать друг друга, создавая в подземной сфере довольно густую сеть корней. Наибольшая корневая насыщенность наблюдается у осоки волосистой (таблица 2).

Таблица 2

Некоторые возрастные показатели взрослых особей пролесняка, осоки волосистой, сныти

	Сныть обыкновенная	Осока волосистая	Пролесник многолетний
Число придаточных корней у парциального образования	7—8	9—8	10—12
Средняя длина придаточных корней, см.	10—12	8—10	10—12
Окорененность (число боковых корней на 1 см. придаточного корня)	2—3	6—7	3—4
Длина плагиотропных корневидц, см.	29—30	24—26	19—20
Длина особи, см.	150—210	220—300	260—300
Число парциальных образований у особи	3—4	6—8	8—9
Число растущих корневидц у особи	2—4	3—4	5—6
Условный возраст особи (максимальный и средний)	6—8 (12)	7—8 (10)	7—8 (12)

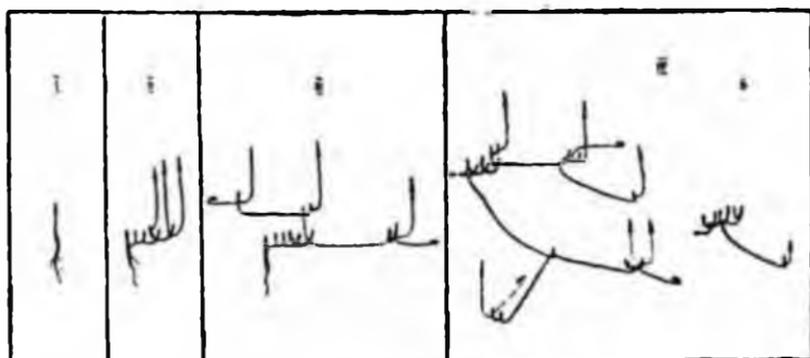


Рис. 4. Схема фаз морфогенеза пролесняка.

Парциальные образования особей осоки, пролесняка и сныти размещаются приблизительно на равном расстоянии друг от друга. Закономерное распределение парциальных образований объясняется ограниченным периодом роста плагиотропных корне-

вищ (июль — сентябрь) и их слабо развитой способностью к ветвлению.

Парциальные образования (центры закрепления) существуют на занятой площади до 10 лет, приблизительно в таких же пределах колеблется условный возраст особей. Большая протяженность особей, длительность существования их на занятой территории, закономерное распределение парциальных образований, контролирование придаточными корнями практически всей подземной сферы особи дает возможность рассматриваемым видам формировать при благоприятных условиях сплошные заросли, в которые чрезвычайно затруднено внедрение других видов.

В жизненном цикле пролесника выделены следующие фазы морфогенеза (рис. 4):

1) Первичный побег. Этой фазе соответствует возрастное состояние проростков и ювенильных растений до начала кущения.

2) Первичный куст. Этой фазе соответствует имматурное возрастное состояние.

3) Куртина. Фаза куртины захватывает молодое вегетативное и отчасти генеративное состояние.

Первые три фазы морфогенеза растения проходят за 5—6 лет, при переходе к следующей фазе начинается вегетативное размножение, объектом морфогенеза становится клональная особь.

4) Система парциальных кустов — наиболее продолжительная фаза в жизненном цикле пролесника; она захватывает весь генеративный и часть сеильного периода. При отсутствии омоложения дочерних особей эта фаза длится 20—30 лет, но специфика вегетативного размножения дает возможность предположить, что в оптимальных условиях существования ее продолжительность значительно больше.

Этой фазе соответствуют структурно наиболее сложно устроенные особи с максимальной жизненной активностью (рис. 4, IVA).

5) Парциальный куст. Фаза парциального куста — завершающий этап большого жизненного цикла. Появление ее является следствием прогрессивного разрушения жизненной формы на нисходящей ветви развития. Эта фаза очень непродолжительна и совпадает с сеильным возрастным состоянием (рис. 4, IVB).

В жизненном цикле осоки волосистой выделены те же фазы морфогенеза, что и у пролесника. У сныти отсутствует фаза первичного куста, но фазу куртины растение, как и два предыдущих вида, достигает к 5—6 годам за счет удлинения фазы первичного побега. Фазам системы парциальных кустов и парциального куста соответствуют у сныти аналогичные фазы систем парциальных побегов и парциального побега.

Общая продолжительность жизненного цикла у всех трех видов приблизительно одинаковая и при отсутствии омоложения дочерних особей в генеративном периоде составляет около 50 лет, но в оптимальных условиях, в ассоциациях, где в травяном покрове господствуют эти виды, продолжительность их существования приближается к 100 годам.

Особенности жизненных циклов прелесника, осоки волосистой и сныти, такие как: большая продолжительность фазы клона, интенсивность вегетативного размножения, омоложение дочерних особей при вегетативном размножении в сочетании с угнетающим влиянием материнских особей на семенное возобновление и плохим прорастанием семян под пологом материнских растений — определяют своеобразную возрастную структуру популяций этих видов.

Своеобразная структура особей, в котором оптимально воплощаются возможности захвата и удержания территории; своеобразный ритм роста подземных побегов и распределение корневых систем, приводящие к появлению сплошных зарослей; относительно большая протяженность и масса особей — определяют способность этих видов доминировать в синузии дубравного широколиственного леса, сменяя друг друга в экологических рядах по увлажнению и богатству почв.

## ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А., 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых в луговых ценозах. «Труды Бот. ин-та АН СССР, серия III (геоботаника)», вып. 6.

Рысия Г. П., 1968. О семенном размножении прелесника многолетнего в лесах Подмосквы. В сб.: «Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосквы». М., «Наука».

Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов. М., «Советская наука».

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И., 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. 70, вып. 1.

Смирнова О. В., 1967. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и обыкновенной (*Aegopodium podagraria*). В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений». М., «Наука».

Шик М. М., 1953. Сезонное развитие травяного покрова дубравы. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина», т. XXIII, вып. 2.

Уранов А. А., Смирнова О. В., 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. 74, вып. 1.

Watson D. Y., 1956. *Mercurialis perennis* L. in Greland. The Journ. of ecol. v. 44, N 2.

Chouard P., 1934. La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. P.

Mukerji S. K., 1936. Contribution to the antecology of *Mercurialis perennis* L. The Journ. of ecol. v 24, N1—2.

**ОНТОГЕНЕЗ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ ТОНКОЙ ПОЛЕВИЦЫ  
(*Agrostis tenuis* Sibth.)**

Тонкая полевица (*Agrostis tenuis* Sibth.) имеет широкое распространение, встречаясь почти во всех районах Европы, в Малой Азии, на Кавказе, западной и восточной Сибири, в северной Африке и северной Америке (как интродуцированный вид). Она растет на суходольных и поемных лугах, в разреженных лесах, по их опушкам, по берегам рек и озер, на песчаных местах.

Сведения о кормовых достоинствах полевицы разноречивы. Так Ларин (1950) считает полевицу посредственной кормовой травой как на пастбищах, так и в сене. Того же мнения придерживается Рожевиц (1937), который считает, что полевица имеет значение только на обедненных почвах. Александрова (1940), Штрекер (1931) считают тонкую полевицу ценным пастбищным злаком. Котов (1941), Матвеева и Знаменская (1960), Марков (1961) сравнивают ее по высоким качественным показателям с тимофеевкой и ежой, и считают, что она заслуживает введения в культуру.

Тонкая полевица являлась объектом исследования многих ботаников. Изучалось, главным образом, анатомическое строение (Philipson, 1937, Вовк, 1965, Курченко, 1970), механизм цветения (Вовк, 1966), устойчивость к воздействиям различных химических веществ (Turner and Gregory, 1967, Spargue, 1934), роль в ценозах (Грейг-Смит, 1967, Лавренко, 1940, Соколова, 1951, Афанасьев, 1968). Большой жизненный цикл в литературе не освещен.

Тонкая полевица относится к рыхлокустовой жизненной форме. На бедных почвах с редким травостоем образуются плотные, хорошо обособленные дерновины, поэтому она является удобным объектом исследования на постоянных площадках. Наблюдения над фиксированными особями, проведенные нами в течение 5 лет, дали возможность выяснить длительность пребывания растения в определенных возрастных состояниях, особенности про-

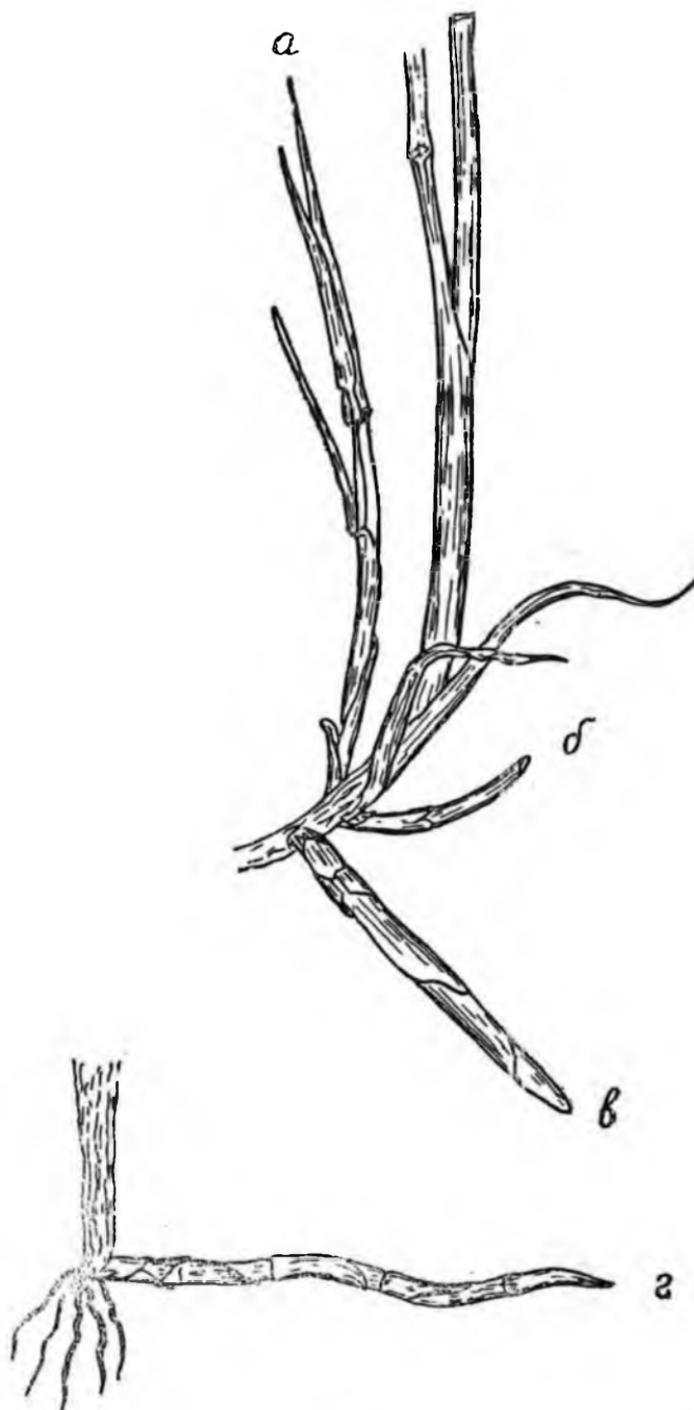


Рис. 1. Типы побегов тонкой полевицы по направлению роста: а — вневлагалищный апогеотропный; б — вневлагалищный косоапogeотропный; в — вневлагалищный косогеотропный; г — вневлагалищный диагеотропный.

текания онтогенеза в зависимости от метеорологических условий, а также ежегодную изменчивость состава популяции.

**Структура побегов.** Возобновление вневлагалищное. (Иногда у генеративных побегов трогаются в рост внутривлагалищно верхние почки, но эти побеги слабы и быстро отмирают).

По направлению роста различаются побеги апогеотропные, косоапогеотропные, диагеотропные и косогеотропные (рис. 1). Диагеотропные побеги имеют либо укороченную горизонтальную (плагигеотропную) часть 1—1,5 см, либо формируется удлиненное корневище до 15 см длины.

В зависимости от длины междоузлий в дерновине различаются укороченные вегетативные, удлиненные вегетативные и генеративные с укороченной нижней частью. В первый год жизни побега формируется укороченная часть, которая составляет 4—6 мм. На следующий год образуется удлиненный вегетативный или генеративный побег, то есть согласно классификации Т. И. Серебряковой (1970) побеги являются полурозеточными.

Побег начинается предлистом 3—5 мм длины, за которым следуют два чешуевидных листа. Нижний из них, как и предлист, 4—6 мм длины, верхний — 10—14 мм. Выше следует неполный лист с влагалищем 15—17 мм и пластинкой 3—5 мм, далее нормально развитые листья с влагалищем 2,5—3 см и пластинкой 3—4,5 см длины. Продолжительность жизни побега обычно два-три, реже четыре года. На удлиненном вегетативном или генеративном дициклическом побеге чаще всего развивается 9—10 листьев, на трициклическом — тетрациклическом — до 23 листьев.

Удлиненная часть диагеотропных побегов несет бурые чешуи 8—12 мм длины. В пазухе каждой чешуи находится почка. Большинство почек трогаются в рост, образуя боковые ветви корневища. На корневищах насчитывается 10—16 узлов. Междоузлия, как и чешуи, имеют длину 8—15 мм, чем ближе к верхушечной почке, тем они длиннее по сравнению с междоузлиями у основания. В каждом узле наблюдается укоренение. Верхушечная почка корневища, выйдя на поверхность почвы, дает начало ортотропному побегу.

**Почки**<sup>1</sup>. Верхушечная почка в период роста вегетативного побега имеет следующее строение, рис. 2. В свернутом влагалище верхнего листа находится зачаток листа в виде колпачка и валик, то есть емкость почки равна 2.

Формирование генеративной почки начинается в конце апреля — в мае. К концу мая часть соцветий сформирована (рис. 2, г, д), у других еще только начинается процесс дифференциации верхушечной почки.

<sup>1</sup> Сбор материала производился в конце мая.

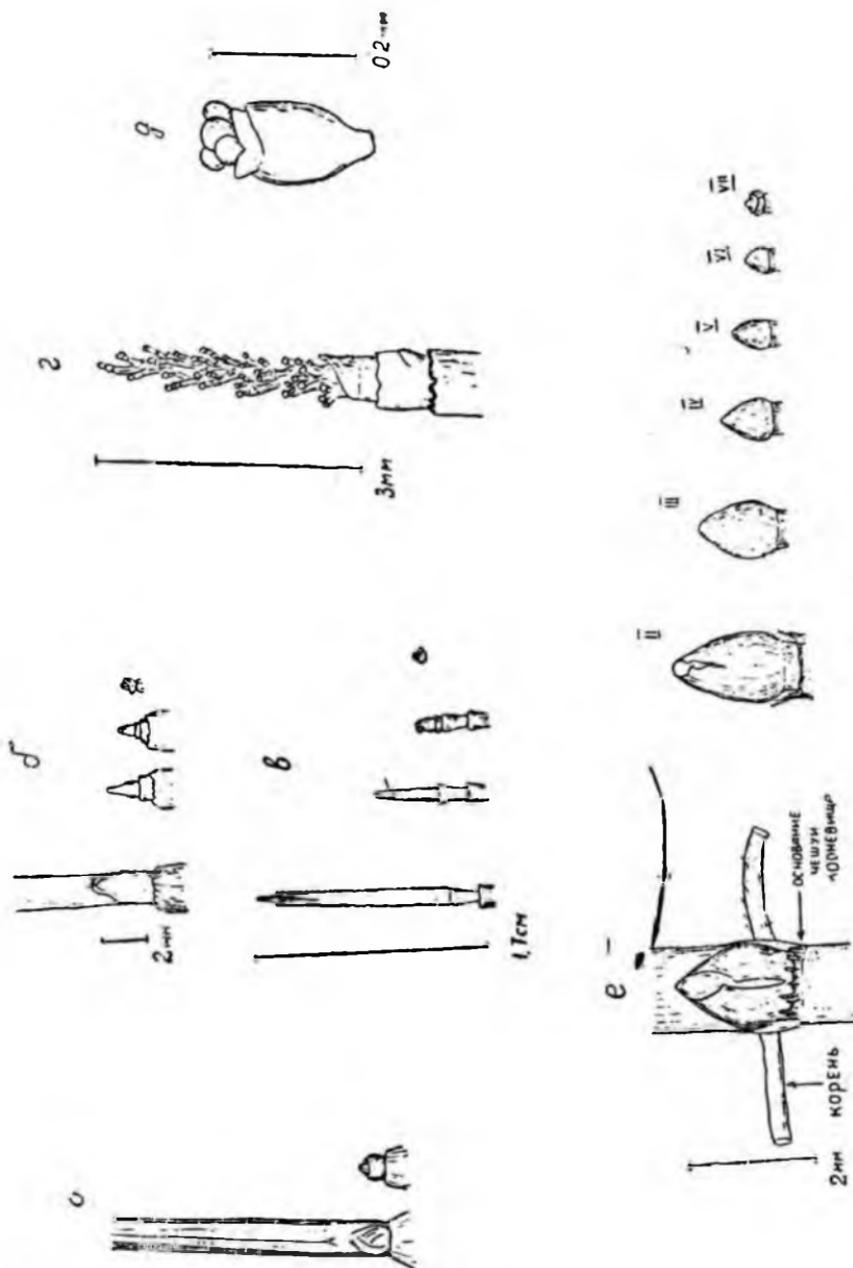


Рис. 2. Почки тонкой полевицы: а — верхушечная; б — боковая в пазухе третьего сверху листа генеративного побега; в — боковая, тронувшаяся в рост в пазухе второго сверху листа генеративного побега; г — формирующееся соцветие и колосок (д); е — почка корневища с зачатками чешуй и листьев.

Боковые почки образуются не во всех пазухах зеленых листьев вегетативных и генеративных побегов, чаще всего они образуются в пазухах листьев, начиная с пятого-шестого яруса (табл. 1). У этих почек под покровом чешуи сформировано 3 листовых зачатка в виде колпачков и валик, то есть емкость почки равна 4. Самые верхние почки на удлиненном вегетативном побеге закладываются либо в пазухе предпоследнего нормально развитого листа, либо в пазухах вторых-третьих сверху листьев. На генеративном побеге последняя почка в виде зачатка закладывается, как правило, в пазухе предпоследнего (второго сверху) перед соцветием листа (рис. 2, б, в). Верхние почки на удлиненном вегетативном и генеративном побегах развиты слабо, они прикрыты несросшейся чешуей и состоят из двух колпачков и бугорка — зачатка листа, то есть емкость почки равна 3. Эти почки редко трогаются в рост, причем чаще всего у старых дерновин. Такая тронувшаяся в рост почка насчитывает 1,7 см длины и имеет вытянутую до 1,5 см чешую — предлист, три зачатка листьев и валик, то есть емкость равна 4. (рис. 2в). Эти побеги слабые, растут внутривлагалищно, плотно прижавшись к стеблю и обычно отмирают одновременно с отмиранием генеративного побега.

У сформированных и готовых к пробуждению почек корневища (рис. 2е) конус нарастания с валиком прикрыт сверху двумя колпачками-зачатками листьев и четырьмя тонкими чешуевидными образованиями.

Почки трогаются в рост в мае. Пробуждается обычно одна-две почки укороченной части побега из пазух средней или верхней его части.

**Онтогенез.** Изучение онтогенеза тонкой полевицы проводилось на постоянных площадках, заложенных на пустоши в Приокско-террасном заповеднике (Московская обл.). Основные этапы онтогенеза выявлены в течение 1967—1969 г; в 1970 г. выяснились некоторые отклонения от общего хода развития под влиянием неблагоприятных погодных условий.

В результате наблюдений в 1967—1969 г. у полевицы были выделены следующие возрастные состояния: проростки ювенильные, имматурные молодые генеративные I и II, средневозрастные генеративные I и II, старые генеративные и сенильные (рис. 3, А—И). Биометрические показатели возрастных состояний приведены в таблице 2. Переход растения из ювенильного в генеративное состояние происходит быстро. Цветение растения наступает на второй год после прорастания семян (зацветает побег I порядка), виргинильные растения обнаружены не были. В генеративном состоянии растение пребывает более продолжительное время, поэтому здесь было выделено пять возрастных групп. Временно нецветущие растения отсутствовали.

Сенильный период, характеризующийся отсутствием генеративных побегов и слабым развитием дерновин, выражен неяс-

Порядок заложения почек у тон

Возраст побега	я р у с ы									
	I пред-лист	II чешуе-вид. лист	III чешуе-вид. лист	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Дициклич. генератив.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
Дициклич. генератив.	+	+	+	+	п	п	п	3п	+	0
Дициклич. генератив.	+	+	+	+	п	п	3п	+	+	0
Дициклич. вегетатив.	+	+	+	+	+	п	п	3п	+	+
Дициклич. генератив.	+	+	+	+	п	п	п	+	+	+
Дициклич. генератив.	+	+	+	+	+	п	п	3п	+	+
Трициклич. генератив.	+	+	+	+	+	п	п	п	+	+
Тетрациклические генератив.	+	++	+	+	п	п	п	п	3п	п
Тетрациклические генератив.	+	+	+	+	п	п	п.т.р.	+	+	+
Тетрациклические вегетатив.	+	+	п	п	п	п	п	п	п	п

Условные

----- — укороченная часть побега  
 п — почка  
 3п — зачаток почки

Л И С Т Ь Е В											
XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII
0											
0											
+	+	+	+	+	0						
п +	п.т.р. +	п +	3п +	+	+	+	+	0			
3п +	3п +	п +	п +	п.т.р. +	3п +	3п +	+	+	+	0	
п +	3п +	3п +	3п +	3п +	3п +	3п +	3п +	3п +	+	+	+
п	п	п	п	п	п	п	п	п.т.р.		3п	+

обозначения:

п.т.р. — почка, тронувшаяся  
в рост

0 — соцветие

Биометрические показатели возрастных состояний тонкой полевicy

Возрастное состояние	Диаметр дерновины в см.	Число вегетативных побегов.	Число генеративных побегов.	Общее число живых побегов.	Высота вегетативного побега в см.	Длина листа вегетат. побега в см.	Ширина листа вегетат. побега в мм	Длина генеративного побега в см.	Число отмерших побегов.
Ювенильное Б	0,1	1,0	—	1,0	0,54	2,19	0,76	—	—
Имматурное В	0,3—1,5	8,8	—	8,8	1,89	4,12	2,20	—	—
Молодое генератив. I									
Г <sub>1</sub> (Г <sub>2</sub> )	2,4	16,3	6,1 (—)	19,4	3,48	4,17	2,70	28,0	1,6
Г <sub>4</sub>	2,1	6,5	1,0	7,5	—	—	1,20,	6,5	11,8
Молодое генератив. II									
Д <sub>1</sub> (Д <sub>2</sub> )	4,7	19,2	48,9 (—)	68,1	5,90	6,50	2,96	33,5	39,1
Д <sub>3</sub>	4,6	19,4	5,6	25,0	—	—	1,80	21,2	47,0
Д <sub>4</sub>	5,4	7,0	1	7,0	—	—	1,40	—	70,8
Средневозрастное генеративное I									
Е <sub>1</sub> (Е <sub>2</sub> )	8,3	37,4	81,0 (—)	118,4	7,30	7,60	3,40	39,3	80,2
Е <sub>3</sub>	9,9	33,6	18,2	51,8	—	—	1,80	22,6	186,0
Е <sub>4</sub>	10,3	12,6	2,0	14,6	—	—	1,50	21,8	265,0
Средневозрастное генеративное II									
Старое генератив. 3	до 20,9	до 60,1	до 146,0	206,1	7,80	8,20	3,30	45,3	208,0
Сенильное И	до 30,1 до 20,0	до 115,7 33,5	до 50,7 5,0	166,4 38,5	7,60 5,20	7,40 7,20	2,80 1,80	32,2 16,7	440,0 316 +

но. Возможно, это связано с тем, что сенильное состояние кратковременно, угасание жизненности дерновины и ее отмирание происходит как бы внезапно. Старые дерновины со множеством отмерших побегов, частично уже разложившихся, живут два-три года, образуя по 1—3 генеративных побега и несколько вегетативных (реже образуются одни вегетативные) и затем полностью отмирают.

На протяжении всего жизненного цикла дерновина представлена единой особью и ее развитие происходит сходно с развитием плотнoderновинных злаков. Однако распада дерновины в результате сенильной партикуляции (Сенянинова-Корчагина, 1967) и образования вторичных дерновин, которое отмечалось у видов с внутривлагалищным возобновлением (Пошкурлат, 1941, Жукова, 1961, Курченко, 1967), у полевицы не наблюдается. Отсутствует также некротизированный участок в центральной части старых дерновин; слабые вегетативные побеги могут возникнуть как на периферии дерновины, так и в ее центральной части.

Весна 1970 г. оказалась неблагоприятной для развития полевицы. С первых чисел мая и до середины июня, когда у полевицы наблюдается интенсивное побегообразование и заложение соцветий, стояла жаркая, без осадков погода. Это привело к тому, что у многих дерновин соцветия либо не заложившись, и дерновины находились во временно нецветущем состоянии, либо образовались слабые генеративные побеги, большинство которых отмерло не выйдя из трубки, третьи дерновины обнаружили признаки слабости и вымирания, что, согласно Казаряну (1969), аналогично старению («слабые деревья в лесу подобны старым»). У всех таких дерновин отмершие побеги преобладали над живыми, живые имели узкие короткие листья и незначительную высоту. В будущем эти дерновины должны либо отмереть, или просуществовать несколько лет в угнетенном (старом) состоянии и погибнут. Возвращение их вновь в молодое или средневозрастное генеративное состояние, в котором они находились в предыдущем году, затруднено вследствие обилия отмерших побегов, которые медленно разлагаются и мешают свободному развитию молодых побегов; кроме того, почки, заложившиеся в неблагоприятный 1970 г., слабы.

Таким образом, на основании наблюдений за состоянием полевицы в 1970 г. выявлены возможные пути развития дерновины в неблагоприятные годы и намечены дополнительные возрастные группы — старые генеративные ( $D_3E_3$  рис. 3), к которым отнесены дерновины с несколькими (1—3) генеративными побегами и множеством отмерших вегетативных и генеративных побегов с диаметром дерновины, соответствующим молодым ( $D_1$ ) или средневозрастным ( $E_1$ ) дерновинам, и сенильные ( $G_4D_4E_4$ , рис. 3), куда отнесены дерновины с еще более низкими показателями жизненности (еще больше отмерших побегов и 1—2 сла-

бых генеративных побега) при размерах дерновины, соответствующих молодым ( $G_1D_1$ ) или средневозрастным генеративным ( $E_1$ ) растениям.

В 1970 г. появилось множество временно нецветущих дерновин ( $G_2D_2E_2$ ), а также стало возможным выделение виргинильного состояния.

Итак, в результате наблюдений за развитием этикетированных дерновин в течение 1967—1970 г. выяснилось, что большой жизненный цикл полевницы протекает следующим образом. Часть дерновин проходит последовательные этапы развития от проростка до средневозрастного генеративного состояния, когда дерновина достигает наилучшего развития (на рис. 3А→Б→В→Ж), затем происходит падение жизнедеятельности дерновины и переход ее в старое генеративное (З) и сеильное (И) состояние, то есть особи проходят полный цикл развития.

Онтогенез другой части дерновин приостанавливается на молодом генеративном I, II ( $G_1D_1$ ) или средневозрастом I ( $E_1$ ) генеративном состоянии, после чего снижается численность вегетативных и генеративных побегов, их высота, значительно увеличивается число отмерших побегов, то есть наблюдается старение (вырождение) уже в молодом средневозрастом генеративном состоянии (переход молодых генеративных I ( $G_1$ ) в сеильные ( $G_4$ ), молодых генеративных II ( $D_1$ ) в старые ( $D_3$ ) и сеильные ( $D_4$ ) дерновины; средневозрастных I ( $E_1$ ) также в старые ( $E_3$ ) и сеильные ( $E_4$ ) дерновины. Некоторые дерновины, находясь более длительный срок в старом генеративном состоянии могут развиваться по пути  $D_3 \rightarrow E_3 \rightarrow E_4$  или  $E_3 \rightarrow Z \rightarrow И$  (рис. 3). Таким образом, эти дерновины проходят неполный (частичный) большой жизненный цикл.

Неполный цикл развития дерновин обусловлен, по-видимому, как генетическими возможностями особи (ее жизнеспособностью), так и условиями внешней среды. Преждевременное старение дерновины наблюдается и в благоприятные для развития годы, но резко обостряется под влиянием неблагоприятных погодных условий.

Ниже приводится характеристика возрастных состояний полевницы.

**Проростки** — растения с 1—2 листьями, колеоптиле и зародышевым корнем.

**Ювенильные** — растения с 3—7 листьями на побеге I порядка, который при основании имеет 0,1 см толщины, высота побега — 0,5 см<sup>1</sup>, длина и ширина листовых пластинок составляет 2 см и 0,76 мм<sup>2</sup>. Число корней 5—9, иногда сохраняются остатки

<sup>1</sup> Высота вегетативного побега измерялась по высоте влагалитчно-пластичного сочленения предпоследнего листа от зоны кущения.

<sup>2</sup> Длина и ширина листовых пластинок измерялась в средней части второго-третьего сверху листа.

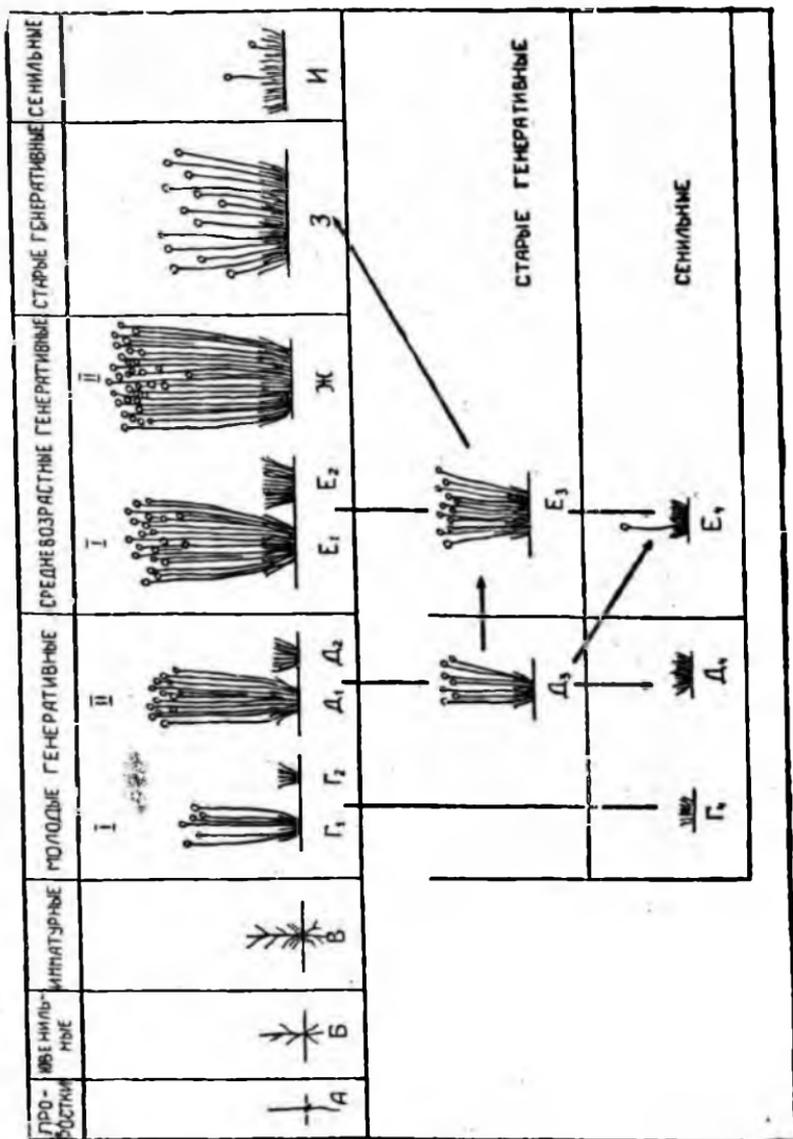


Рис. 3. Основные этапы онтогенеза тонкой полевицы.

колосковых чешуй, покрывающих зерновку. Численность проростков и ювенильных растений подвержена изменениям. В первый год наблюдений летом 1967 г. наблюдалось массовое прорастание зерновок и приживание проростков. В последующие годы число проростков сократилось, в 1968 г. они встречались единично и в 1969, 1970, 1971 гг. не найдены совсем, множество проро-

стков в 1967 г. отмечалось в небольших выемках, куда зерновки сдуваются ветром, много зерновок проросло непосредственно под полеглими соцветиями.

Ювенильные растения к концу вегетационного периода переходят в имматурное состояние, а на следующий год — в генеративное.

Имматурные растения отличаются от ювенильных началом кущения. Дерновины насчитывают в среднем 7—8 побегов второго и третьего порядков, диаметр дерновин у основания составляет в среднем 0,7 см, увеличивается высота побегов, длина и ширина листовых пластинок.

Среди молодых генеративных растений различаются молодые генеративные I, которые цветут первый, второй год, и молодые генеративные II, цветущие не первый год.

Молодые генеративные I ( $G_1$ , рис. 3) — это еще небольшие растения (дерновина в среднем 1,72 см в диаметре), насчитывающие 17—18 вегетативных побегов 3—4 см высоты и от 1 до 8 генеративных побегов. Длина генеративного побега в среднем составляет 28 см. Число отмерших побегов невелико 1—2. Средняя длина и ширина листьев вегетативных побегов несколько больше по сравнению с ювенильными растениями. Минимальный возраст молодых генеративных растений — 1 год, на следующий год растение может перейти в молодое генеративное II состояние. Молодые генеративные I временно нецветущие ( $G_2$ ) характеризуются той же совокупностью признаков, отсутствуют лишь генеративные побеги.

В молодом генеративном II ( $D_1$ , рис. 3) состоянии наблюдается дальнейшее увеличение размеров растения. Диаметр дерновины составляет в среднем 2,8 см. Увеличение диаметра происходит за счет увеличения числа генеративных (в среднем 17) и вегетативных побегов. Дерновины в молодое генеративное состояние могут перейти на третий-четвертый год жизни и пребывают в нем, как показали наблюдения на постоянных площадках, минимум один год. Молодые генеративные II временно нецветущие  $D_2$  характеризуются тем же комплексом признаков. Старые дерновины  $D_3$  и  $D_4$  имеют тот же диаметр, что и  $D_1$ . Однако численность живых вегетативных и генеративных побегов значительно снижена (табл. 2).

Средневозрастные генеративные (рис. 3). В данном возрастном состоянии наблюдается дальнейшее увеличение числа вегетативных и генеративных побегов. Средневозрастные генеративные, как и молодые генеративные, делятся на I и II, которые отличаются диаметром дерновины, количеством побегов. Переход растения в средневозрастное I состояние может осуществиться на 4-й—5-й год жизни растения, продолжительность периода 2—3 года, после чего дерновина переходит в средневозрастное II состояние или стареет (переходит в  $E_3$ , затем  $E_4$  состояния).

В средневозрастном генеративном II состоянии наблюдается максимальное развитие всех признаков: число генеративных побегов, их высота, длина и ширина листьев, численность живых побегов также наибольшая.

В средневозрастном генеративном II состоянии дерновина переходит на пятый-седьмой год жизни и пребывает в нем три-четыре года, после чего переходит в старое генеративное состояние.

В старом генеративном состоянии происходит уменьшение всех основных биометрических показателей, характеризующих возрастные состояния. Уменьшается интенсивность побегообразования, которая приводит к снижению числа вегетативных и генеративных побегов. В дерновине накапливается множество отмерших побегов, большинство которых полностью разрушено.

В старое генеративное состояние дерновина переходит на восьмой-десятый год жизни и может оставаться в нем до четырех лет.

Сенильное состояние характеризуется множеством отмерших побегов. Вегетативные побеги слабы и появляются в небольшом числе, иногда их 4—6 в дерновине. У некоторых сенильных дерновин в отдельные годы появляются 1—2 генеративных побега и 1—2 вегетативных. В сенильном состоянии дерновина существует один-два года и затем отмирает.

Наблюдения на постоянных площадках за отдельными дерновинами разного возрастного состояния позволили представить приближительную продолжительность большого жизненного цикла полевицы, которая составляет 15—17 лет.

Разногодичная изменчивость возрастного состава популяции тонкой полевицы изучалась в течение 1967—1971 гг. на трансекте длиной 15 м и шириной 1 м, заложенной на пустоши Приокско-террасного заповедника. Проективное покрытие участка составляет 50%, из которых 40% приходится на долю полевицы. Ярусность выражена слабо. Видовой состав беден и представлен следующими видами:

*Solidago virga aurea* (cop<sub>1</sub>), *Agropyron repens* (sol), *Erigeron canadensis* (sol), *Artemisia scoparia* (sp), *Achillea millefolium* (rr), *Erysimum cheiranthoides* (rr).

В 1967 г. на пустоши появились сеянцы сосны и березы, которые к 1970 г. достигли 1,5 м высоты. Сеянцы ежегодно удалялись с трансекты.

Результаты наблюдений обобщены в таблице 3 и на рис. 4. Как следует из диаграммы рис. 4, численность популяции тонкой полевицы в течение 1967, 1968, 1969 гг. подвергалась слабым изменениям и лишь в 1970 и 1971 гг. произошло незначительное ее падение. Тем не менее в спектре возрастных состояний произошли существенные изменения.

1967 год можно характеризовать как год интенсивного семенного возобновления популяции. Наиболее многочисленной была группа ювенильных растений, которая составляла 73,1% от общего числа особей семенного происхождения. Ее численность в несколько раз превосходила численность остальных групп растений и составляла в среднем 23,5 особей на м<sup>2</sup> (табл. 3). Тогда как на молодых генеративных растений приходилось 2,9—3,1 особей на м<sup>2</sup>, а средневозрастных и старых генеративных 1,1—0,8 особей на м<sup>2</sup>.

Анализируя группу взрослых растений, видим, что как по численности, так и по процентному отношению имматурные и молодые генеративные особи превосходят средневозрастные и старые растения. Значительное участие молодых растений свидетельствует о том, что и в предыдущие годы происходило пополнение популяции семенными зачатками. Численность групп молодых генеративных I, II, средневозрастных I и II, старых генеративных и сенильных варьирует в небольших пределах, и эта часть спектра может рассматриваться как достигшая некоторого постоянства своего состава. Учитывая превосходство в популяции молодой части спектра, данную популяцию, следуя классификация Т. А. Работнова, можно трактовать как инвазионную (молодая инвазионная, Уранов, Смирнова, 1969).

В 1968 г. наблюдалось повышение численности имматурных и молодых генеративных растений по сравнению с 1967 г. и снижение числа ювенильных (табл. 3, рис. 4). Это объясняется тем, что часть ювенильных растений перешла в имматурное и молодое генеративное состояния. Падение численности ювенильных растений частично произошло за счет их гибели при отсутствии пополнения новыми семенными растениями. Численность средневозрастных и старых генеративных растений увеличилась незначительно. Принимая во внимание большой процент участия в популяции имматурных и молодых генеративных растений, популяцию 1968 г. можно рассматривать как сохранившую признаки инвазионности, значительно омоложенную (молодая нормальная популяция, по терминологии Уранова, Смирновой, 1969).

В 1969 г. наблюдалось дальнейшее падение численности ювенильных растений (рис. 4), которое объясняется продолжавшимся переходом части особей в имматурное или молодое генеративное состояния другие особи оказались неспособными к дальнейшему развитию. Семенного пополнения, как и в 1968 г., не наблюдалось. Незначительное уменьшение численности имматурных и молодых генеративных, а с другой стороны увеличение численности средневозрастных растений, свидетельствует о произошедшем развитии молодых растений и переходе их в более взрослое состояние. Повысилась численность старых генеративных растений. Как следует из рассмотрения диаграммы спектра возрастных состояний 1969 г., значительная часть площади кру-

Таблица 3

Численность популяции тонкой полевницы в разные годы наблюдений на постоянной трансекте

	1967			1968			1969			1970			1971		
	Численность особей на 15 м <sup>2</sup>	Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	% от общего числа семен. особей	Численность особей на 15 м <sup>2</sup>	Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	% от общего числа семен. особей	Численность особей на 15 м <sup>2</sup>	Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	% от общего числа семен. особей	Численность особей на 15 м <sup>2</sup>	Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	% от общего числа семен. особей	Численность особей на 15 м <sup>2</sup>	Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	% от общего числа семен. особей
Ювенильные	352	23,5	73,1	84	5,6	18,2	17	1,1	3,9	5	0,3	1,4	—	—	—
Имматурные	44	2,9	9,2	152	10,1	33,1	115	7,7	26,8	59	3,9	16,1	9	0,6	3,1
Молодые генеративн. I и II	46	3,1	9,5	181	12,1	39,2	202	13,5	47,0	149	9,9	40,6	12	0,8	4,1
Средневозр. генератив. I и II	16	1,1	3,3	24	1,6	5,2	74	4,9	17,3	4	0,3	1,1	7	0,5	2,4
Старые генерат.	12	0,8	2,5	14	0,9	3,0	20	1,3	4,7	55	3,6	15,0	38	4,5	23,4
Сенильные	11	0,7	2,3	5	0,3	1,2	1	0,1	0,2	94	6,3	25,7	194	12,9	66,9
Всего	481	32,1	99,9	460	30,7	99,9	429	28,6	99,9	366	24,1	99,9	290	19,3	99,9
Особь вегетативного происхожд.				36			14			47			434		

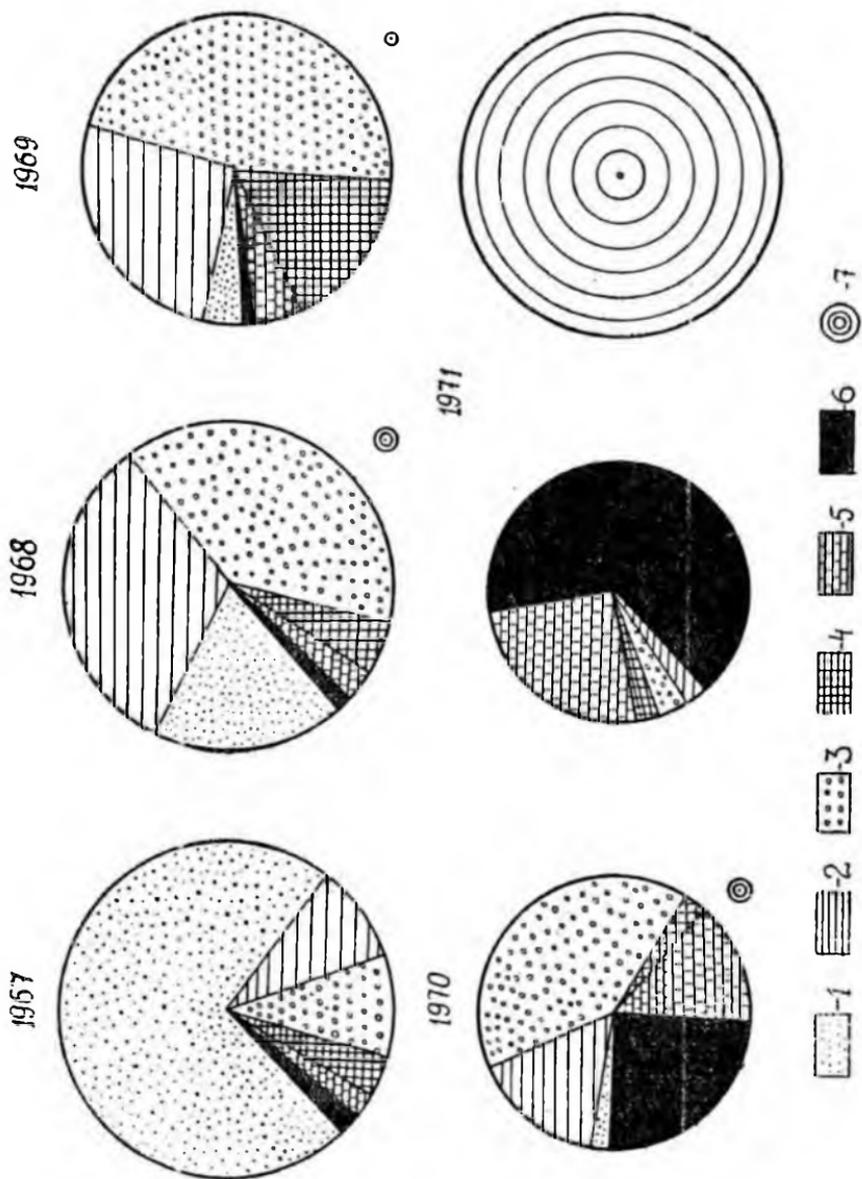


Рис. 4. Особи семенного походження (1—6): ( 1 — ювенільні; 2 — іматурні; 3 — молоді генеративні I і II; 4 — середньовікові генеративні I і II; 5 — старі генеративні; 6 — сенильні; 7 — особи вегетативного походження.

га занята имматурными, молодыми I и II и средневозрастными I и II генеративными растениями. Доля участия старых генеративных и тем более сецильных, мала. Таким образом, популяцию 1969 г. можно трактовать как нормальную (зрелая нормальная, по Уранову, Смирновой, 1969).

В последующие годы мы ожидали увидеть дальнейшую стабилизацию численности популяции, пребывание ее в нормальном состоянии с незначительным перераспределением процентного участия возрастных групп в сторону уменьшения числа молодых растений и увеличения средневозрастных, старых и сецильных особей. При незначительном пополнении ее семенными зачатками она оставалась бы в нормальном состоянии неопределенно долгое время, при внезапной вспышке численности ювенильных растений, следовало бы ожидать перехода ее в инвазионную.

Однако под влиянием неблагоприятных погодных условий весны 1970 г. произошли существенные изменения.

Численность ювенильных растений снизилась до 0,3 особей на 1 м<sup>2</sup> (табл. 3). Много молодых и средневозрастных генеративных растений погибло или перешло в старое генеративное и сецильное состояния. Численность сецильных особей стала составлять 25,7% от общего числа особей. За счет отмерших растений сократилась общая численность популяции. Как показали наблюдения, молодые растения проявили большую стойкость к неблагоприятным условиям по сравнению со средневозрастными и старыми, хотя их жизнеспособность ослабла. Учитывая внезапное увеличение процентного участия старых и сецильных особей в возрастном спектре популяций полевицы в 1970 г. и угнетенное состояние молодых генеративных растений, популяцию можно рассматривать как регрессивную (стареющая нормальная по Уранову, Смирновой, 1969).

В 1971 г., как и следовало ожидать, сохранилось регрессивное состояние популяции. Проростки отсутствовали, как и в предыдущие годы, ювенильные и имматурные растения 1967 г., которые оказались неспособными к дальнейшему развитию, в 1971 г. почти полностью отмерли. Группа молодых генеративных I, II растений, достаточно многочисленная в 1970 г., перешла в старое (Д<sub>3</sub>) и сецильное (Д<sub>4</sub>) состояние, в результате чего резко возросла численность сецильных растений, которые стали составлять 66,9% от общего числа сецильных растений. Переход молодых генеративных в средневозрастное состояние, как уже отмечалось выше, был затруднен из-за ослабленной жизнеспособности побегов в 1970 г. и обилия ветоши в дерновинах.

Таким образом, в течение пятилетнего срока наблюдений популяция полевицы в процессе своего развития прошла инвазионное, молодое, зрелое, стареющее и регрессивное возрастные состояния. Дальнейшее отсутствие сецильного возобновления и прогрессирующее старение особей могли бы привести к оконча-

тельному вырождению популяции полевицы. Однако, в 1971 г. было отмечено появление множества особей вегетативного происхождения (рис. 4). (часть особей, которые представляю собой корневищные побеги, удаленные от материнских дерновин на 5—10 см, еще не утратили связи с ними, поэтому отнесение их к «особям» условно). За счет возникновения вегетативного потомства, по-видимому, будет осуществляться самоподдержание популяции. Интересно отметить, что в предыдущие годы особи вегетативного происхождения не играли существенной роли в жизни ценоза (рис. 4).

### Выводы

В результате изучения онтогенеза полевицы выяснились два пути развития дерновины: один — когда особи проходят полный цикл развития от проростка до средневозрастного II генеративного состояния, достигая максимального развития, затем переходят в старое генеративное и сенильное состояние (полный цикл развития), и второй — когда развитие дерновины приостанавливается на молодом генеративном I или II состояниях, после чего они слабеют и постепенно отмирают (неполный цикл развития).

Пятилетние наблюдения на постоянной трансекте показали, что если численность популяции подвержена слабым изменениям, то возрастной состав претерпевает существенные ежегодные изменения, причем изменениям подвержена не только группа виргинильных особей (Работнов, 1950), но и сенильные растения.

При длительном отсутствии семенного возобновления и постепенном отмирании старых дерновин, у полевицы образуются омоложенные особи вегетативного происхождения, которые продлевают жизнь популяции.

### ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д., 1940. Кормовая характеристика растений Крайнего севера. «Тр. НИИ полярн. земледелия, животноводства и промыслов. хоз. Серия оленев.», вып. 17.

Афанасьев Д. Я., 1968. «Природні луки УРСР. Київ.

Вовк А. Г., 1965. Анатомические особенности листьев некоторых видов полевицы (*Agrostis* L.) Украинской ССР. «Науч. докл. высш. шк. Биол. науки». 3.

Вовк А. Г., 1966. Про строки та ритми цвітіння українських мітлиць (рід *Agrostis* L.). «Укр. бот. журн.», 23, 4.

Грейг-Смит П., 1967. Количественная экология растений. М., «Мир».

Жукова Л. А., 1961. Особенности возрастных изменений луговика дернистого В сб.: «Морфогенез растений», т. 1.

Казарян В. О., 1969. Старение выспих растений. М., «Наука».

Котов М. У., 1941. Дикі кормові рослини УРСР. Київ.

Курченко Е. И., 1967. Развитие дерновины лисохвоста влагалыщного в горном Крыму. В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений». М., «Наука».

Курченко Е. И., Фомичева Н. И., 1970. Возрастные особенности анатомической структуры листа тонкой полевицы. «Докл. высш. шк. Биол. науки», № 8.

Лавренко Е. М., 1940. Сфагновые болота бассейна р. Донца. «Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 3, вып. 4», М.

Ларин И. В., 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. I, Л.

Марков М. В., 1961. Злаки Татарской АССР. Казань.

Матвеева Е. П., Знаменская Л. А., 1960. Содержание кобальта в дикорастущих луговых растениях. «Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР сер. 3. Геоботаника», вып. 12.

Пошкурлат А. П., 1941. Строение и развитие дерновины чий. «Ученые записки. МГПИ им. В. И. Ленина», т. 30.

Работнов Т. А. 1950а. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб. «Проблемы бот.», вып. 1. Л.

Работнов Т. А., 1950б. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. 3, вып. 6. Л.

Рожевиц Р. Ю. 1946. Главнейшие дикорастущие злаки Ленинградской области, имеющие хозяйственное значение. Сб. научн. работ выполнен. за 3 года Вел. Отеч. войны (1941—1946). Л.

Семянинова-Корчагина М. В., 1967. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительных сообществ. «Ученые записки. ЛГУ, сер. геогр. наук», вып. 9, № 327.

Серебрякова Т. И., 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., «Наука».

Соколова Л. А., 1951. Основные черты растительности западного склона Южного Урала. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. 3, вып. 7. М.

Уранов А. А., Смирнова О. В., 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП, отд. биология», т. 74(I).

Штреккер В., 1931. Луговые злаки. М.—Л.

Clarkson D. T. 1967. Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *J. ecol.*, vol. 55, 1.

Philipsen W. R. 1937. A revision of the British species of the genus *Agrostis* L. *The jour. of the Linnean Society of London. Botany*, vol. 60, 338.

Spargue H. B. 1934. Utilisation of nutrients by colonial bent (*Agrostis tenuis* Sibth.) and Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). *Bull.* 570. *New Jersey Agric. Exp. Stat.*

Turner R. G. and Gregory G. 1967. The use of radioisotopes to investigate heavy metal tolerance in plants. *Biol. abstr.*, vol. 48, 20.

## К ВОПРОСУ О ВОЗРАСТНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ ЛУГОВОГО КЛЕВЕРА В УСЛОВИЯХ ПОДЗОНЫ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Выявление морфологических показателей старения куста красного или лугового клевера — *Trifolium pratense* L. является важнейшим моментом в изучении его биологии.

Луговой клевер — *T. pratense* L., с полным правом заслуживает того внимания, которое ему оказывают исследователи. Культура клевера самая древняя из кормовых трав. Возделывание его началось с XV века, а в России возделывали его в XVII веке крестьяне с. Конищево Ярославской области.

В настоящее время красный клевер прочно вошел как в полевую, так и в лугово-пастбищную культуру. Основным недостатком его культуры является недолговечность.

Огромное количество работ, посвященных изучению красного клевера, охватывают главным образом вопросы агротехники, физиологии, систематики, селекции и биологии его в широком смысле. Из них необходимо отметить монографии П. И. Лисицина (1951), И. С. Травина (1941), Е. Г. Боброва (1947) и классические работы Клингена И. Н. (1906), А. В. Советова (1885). Основные сведения по географическому распространению красного клевера содержатся в работе В. А. Кузнецова (1926). Данных по возрастным особенностям красного клевера встречается в литературе сравнительно мало. Сюда следует отнести классические работы П. И. Лисицина (1951), Е. Г. Боброва (1947), Т. А. Работнова (1950), а также работы Н. Г. Хорошайлова (1952), П. И. Гупало (1950), М. А. Лохина (1948), Т. М. Покровской (1959) и ряд работ, выполненных сотрудниками института кормов под руководством С. П. Смелова (1949).

Продление жизни клевера на полях, лугах и пастбищах является насущной задачей полеводства и луговодства.

По данным П. И. Лисицина (1951), И. В. Ларина (1952), одноукосный красный клевер в условиях культуры сохраняется в травостое не более 3—4 лет, в то время как дикорастущий кле-

вер может находиться только в генеративном периоде, по данным Т. А. Работнова (1950), не менее 10 лет.

Дикорастущий клевер, по Е. Г. Боброву (1947), делится на 2 расы, атлантическая раса с меньшей долговечностью (2—3 года) и континентальная раса — более долговечная (4—5 лет). На северо-востоке и в Сибири долголетие возрастает до 7—10 лет.

Атлантическая раса встречается в области распространения широколиственных лесов (дуб с грабом) и в предгорных и горнолесных районах Крыма и Северного Кавказа.

Континентальная раса распространена главным образом в таежной зоне, к востоку и северо-востоку от восточной границы Средне-европейской лесной области.

В справочнике ВИК «Кормовые травы» (1956) указывается, что продолжительность жизни красного клевера различна в зависимости от условий произрастания; в культуре держится до 3—5 лет, наилучшего развития достигает на 2—3-м году жизни.

Имеются данные о том, что она увеличивается благодаря втягиванию корневой шейки, то есть у клевера проявляются контрактильные свойства главного корня (Клинген, 1906); причем погружение корневой шейки увеличивается с возрастом (Прокофьев, Кудряшова и др., 1954). Исключительный интерес для изучения морфологии красного клевера представляет собой сборник работ под редакцией Н. И. Вавилова «Руководство по апробации с/х культур» (1938).

Нам представляется, что ботаники-морфологи могут дать селекционерам методы прогнозирования длительности жизни отдельных особей, находящихся на ранних этапах развития.

Работа по изучению возрастных особенностей лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов проводилась под руководством проф. И. Г. Серебрякова в период с 1952 по 1957 гг. при кафедре ботаники МГПИ им. В. П. Потемкина. Постоянные пробные участки для изучения ритма развития и возрастной морфологии клевера были заложены в различных растительных сообществах в Московской области. Наблюдения проводились как на пойменных, так и на суходольных лугах в окрестностях с. Ромашково Одинцовского района, в окрестностях с. Костино Пушкинского района биостанция «Заветы Ильича»), в пойме р. Скалбы — притока р. Клязьмы, в пойме р. Москвы, в окрестностях д. Барвихи и с. Ильинское Одинцовского района.

Кроме того, летом 1954 г. было проведено изучение возрастного состава популяций лугового клевера в пойме р. Оки, в окрестностях с. Дединово Луховицкого района, а летом 1955 г. были проведены аналогичные работы в пойме р. Оки в окрестностях д. Лужки Серпуховского района и на суходольных лугах («Чувасова поляна» и др.), Приокско-Террасного Государственного заповедника.

В работе по изучению возрастных особенностей лугового клевера принимали участие студенты естественного факультета МГПИ им. В. П. Потемкина: С. Смородина, И. Лященко, В. Тишанова, которым автор выражает свою благодарность.

Культурные клевера изучались нами как в специальных посевах на биостанции «Заветы Ильича», так и на колхозных полях с. Братовщина Пушкинского района, с. Ромашково, Д. Глазыкино и д. Акишево Одинцовского района.

Методика изучения возрастных изменений, главным образом возрастной ритмики специально не разработана. При сборе материала мы базировались на методику стационарного изучения растений, разработанную И. Г. Серебряковым (1954), а также на методику изучения возрастного состава популяций, предложенную Т. А. Работновым (1950).

Для сбора материала по возрастно-морфологическим особенностям лугового клевера нами закладывались в различных растительных сообществах (группы ассоциаций) площадки в количестве от 3 до 5, размером  $0,5 \times 1$  м. Благодаря большому количеству площадок выявлялись все особи, отличающиеся какими-либо возрастными особенностями в отношении этапов формирования и разрушения куста красного клевера. Кроме того, в типичных для данных условий сообществах делались подсчеты возрастного состава и изучение возрастных особенностей отдельных особей на площади в  $100 \text{ м}^2$  путем полного выкапывания всех особей лугового клевера, встречающихся на этом участке. Проводилось морфологическое описание собранного материала с учетом целого ряда возрастно-морфологических показателей. Обращалось внимание на степень сохранности верхушечной почки и главного корня, далее отмечалось количество придаточных корней, степень их развития, количество клубеньков на них; учитывалось количество генеративных и скрытогенеративных побегов, количество зеленых и сухих листьев на оси I, II, и III порядков, подсчитывалось количество узлов на генеративных побегах, измерялся диаметр основания главной розетки и т. п. По нашим наблюдениям, применять для определения календарного возраста лугового клевера только подсчет отмерших листьев и их остатков не представляется возможным, так как их число остается далеко не всегда постоянным как по отдельным годам, так и у разных по возрасту растений.

При изучении ритма развития побегов разновозрастных растений сбор проводился на постоянных участках суходольных и пойменных лугов не реже 1-го раза в месяц в течение вегетационного периода (с апреля по ноябрь) и не реже двух раз в течение зимы — весны (с декабря по март). При просмотре определялось время отмирания верхушечной почки и главного корня, время заложения придаточных корней, состояние боковых побегов, количество зеленых листьев на них и степень их сфор-

мированности перед уходом под снег, учитывался возрастной этап растений, побеги которых подвергались просмотру.

Материал при сборе в полевой обстановке фиксировался 70° спиртом, а также собирался гербарий. Материал просматривался под бинокулярной лупой с увеличением  $12 \times 1,75$  и  $17 \times 2,65$ . Общее число проанализированных нами растений лугового клевера составило 1977 экземпляров.

В данной статье приводятся только лишь возрастно-морфологические данные, полученные при изучении возрастного состава популяции клевера. Ниже приводится краткая геоботаническая характеристика участков, в которых проводилось изучение возрастной морфологии лугового клевера.

1. Дединовское пойменное расширение (Средняя Ока), которое, по данным Р. А. Еленевского (1936), занимает 40 тыс. га, из них 25 тыс. га приходится на долю лугов. Поперечник поймы Средней Оки достигает 15 км. Дединовский луговой массив, по указанию Р. А. Еленевского, является лучшим луговым массивом во всем Союзе. Средняя урожайность лугов 45,5 ц/га.

Дединовское расширение представляет собой с геоморфологической точки зрения отвалльно-равнинную пойму.

На центральной пойме разлив протекает в течение 3—4 недели. В отличие от всей остальной Средней Оки Дединовская пойма характеризуется очень большим количеством аллювиальных наносов, которые, оседая, производят поразительно омолаживающее действие на весь строй почвенных и растительных процессов (Р. А. Еленевский, 1936).

По данным С. И. Ювенской и др. (1935), прирусловая часть поймы приподнята над меженью реки до 6 м., имеет травостой с преобладанием разнотравья и с большим участием бобовых. Из клеверов, кроме красного и ползучего, здесь встречается горный клевер. В настоящее время прирусловая часть поймы подвержена интенсивному освоению.

Наиболее хорошо выражена центральная часть поймы, которая представлена огромными луговыми массивами. Травостой здесь, главным образом злаковый, с небольшим участием разнотравья и местами со значительным участием шведского клевера.

Луговой клевер встречается в значительном количестве на лугах центральной поймы, преимущественно на ее прирусловой части. Из злаков на лугах центральной поймы доминирует лисохвост луговой, костер безостый, канареечник тросниковидный (в понижениях), местами высокое покрытие дает белая полевица.

Большую роль в травостое дединовских лугов начал играть лютик ползучий.

В целом надо отметить, что дединовские луга являются довольно однородными в геоботаническом отношении. Пятнистость ассоциации, свойственная обычно лугам, здесь проявляется сравнительно в меньшей степени ввиду довольно однообразного

состава как доминантов, так и других компонентов травостоя. Флористический список на участках в 100 м<sup>2</sup> на центральной пойме насчитывает обычно 20—25 видов, увеличивая свое количество до 30—35 на лугах средне-высокого уровня и на участках, примыкающих к прирусловой пойме.

Следует отметить, что явление остепнения здесь проявляется крайне незначительно и сводится к тому, что иногда на микроповышениях центральной поймы в травостое можно встретить типчак, горный клевер, зопник клубненосный.

II. Приокско-Террасный Гос. Заповедник и пойма р. Оки в окрестностях с. Лужки Серпуховского района Московской области. Район вошел в историю ботанической географии как классическое место остепнения — «степная колония» Московской области (А. Ф. Флеров, 1908).

Пойма р. Оки около с. Лужки относится к Верхней Оке и представляет собой пойму овально-равнинного типа, в поперечнике не более 2—3 км. По левому берегу к долине примыкает неширокий пояс древне-аллювиальных песчаных отложений, в значительной части покрытых сосновыми борами (Р. А. Еленевский, 1936).

Степной «островок» в пойме р. Оки под с. Лужки характеризуется следующими степными видами: ковыль Иванов, незабудка лесная, келерия гребенчатая, перловник пестрый, костер прямой, вишня кустарниковая.

Отмечаются ассоциации ковыльно-типчаковая, типчаковая, ковыльно-типчаково-разнотравная с доминированием типчака, таволги шестилепестной, незабудки лесной, подмаренника настоящего, клевера горного (Р. А. Еленевский, 1936; П. А. Смирнов, 1925).

Разнотравно-типчаковая ассоциация занимает у с. Лужки господствующее положение, а остепненные луга с участием ковыля Иванова распространены здесь очень незначительно.

Обычным доминантом в луговых сообществах поймы являются злаки: мятлик луговой, лисохвост луговой, овсяница луговая, к которым на микроповышениях присоединяется — типчак; из разнотравья в качестве доминантов обычны тмин, горичвет, кукушкин цвет.

Из степного элемента в травостое обычен горный клевер, таволга шестилепестная, шалфей луговой.

Луговой клевер встречается с высоким значком обилия по Друде ( $Сор^{2-3}$ ) на участках, не подверженных сильному остепнению, чаще в сообществе с преобладанием мятлика лугового, лисохвоста лугового, овсяницы луговой и тимopheевки луговой; в остепненных сообществах клевер луговой встречается с незначительным обилием (Sp.).

Обращает на себя внимание крайне незначительное участие в травостое, а часто полное отсутствие шведского клевера, что

является отличительным признаком лужковской поймы от дединовской в отношении распространения клеверов.

Суходольные луга представлены особенно хорошо на «Чувасовой поляне» и на других полянах Приокско-Террасного государственного заповедника. Луга «Чувасовой поляны» характеризуются значительным участием в их травостое степного элемента, таких видов как горного клевера, зопника клубненосного, овсеца опушенного, вязеля разноцветного. На таких суходольных лугах встречаются наиболее долговечные экземпляры лугового и горного клевера.

III. Материковый луг в окрестностях д. Костино Пушкинского района (в 2 км к востоку) представляет собой небольшую суходольную поляну, окруженную со всех сторон елово-березовым лесом с примесью сосны. Несомненно, она могла образоваться после сведения сосновых лесов и последовавшего после этого довольно продолжительного окультуривания — это так называемые «выселки». Злаковый фон травостоя поляны в микропонижениях составляет лисохвост луговой, на микроповышениях — тимофеевка луговая, мятлик луговой и мятлик обыкновенный. За последнее время увеличивается участие в травостое щучки.

Из разнотравья доминируют растения розеточного типа — кульбаба осенняя, подорожник средний — как показатели довольно интенсивного вытаптывания, а также подорожник ланцетовидный, лютик едкий, нивяник, смолка липкая. Значок обилия лугового клевера здесь сравнительно высокий ( $Sp^3 - Cop^1$ ).

Костинская суходольная поляна представлена главным образом злаково-разнотравным лугом с участием мезофильного и ксеро-мезофильного элементов.

IV. Суходольный луг в окрестностях с. Ромашково Одинцовского района занимает площадь примерно 1 га и является типичным остепненным луговым сообществом с участием овсеца опушенного, горного клевера, подмаренника желтого, а также сравнительно ксерофильного вида, как василек шероховатый (в настоящее время этот участок распахан). Данный участок окружен широколиственным лесом из дуба, клена, липы с участием сосны и мелколиственным лесом с полным набором широколиственного элемента в травостое.

V. Участок пойменного луга по р. Скалбе (приток р. Клязьмы) в окрестностях д. Костино Пушкинского района представлен заболоченными луговыми сообществами с доминированием в травостое овсяницы красной, щучки, лютика едкого, лютика золотистого и с участием ситника нитевидного, кипрея болотного, пушицы многоцветковой.

Клевера представлены на данном участке заболоченного луга двумя видами — к луговым ( $Sp^1$ ) и к ползучим ( $Sol.$ ).

В подобных местообитаниях в условиях заболоченных лугов поймы р. Скалбы обычен клевер розовый.

VI. Участок пойменного луга по Москва-реке в окрестностях с. Барвиха резко отличен от выше описанного луга в пойме р. Скалбы.

Пойменные луга в окрестностях с. Барвиха характеризуются высоким % задерненности (до 80%), благодаря большому участию в травостое злаков с укороченными вегетативными побегами, как мятлика лугового, овсяницы луговой, тимофеевки луговой и лисохвоста лугового. Обращает на себя внимание участие большого количества бобовых. Здесь обилён клевер луговой (Sp.<sup>3</sup>—Cop.<sup>1</sup>), клевер ползучий (Sol.), люцерна желтая и люцерна хмелевидная, лядвенец рогатый. На повышенных элементах рельефа поймы и на конусах выноса встречается горный клевер (Sp.<sup>1-2</sup>). В 1952—1953 гг. на барвихинской пойме нами был отмечен типчак. В основном же здесь распространены пойменные луга среднего уровня без выраженных явлений остепнения и заболачивания. Поемность на барвихинской пойме резко снизилась после проведения канала Москва-Волга. Это явление несомненно резко отразилось на флористическом составе травостоя и урожайности лугов.

VII. Ильинская пойма, примыкающая к Барвихинской, характеризуется в целом тем же флористическим составом луговых сообществ. Отличительной особенностью является развитие здесь очень низкотравных лугов, вследствие интенсивного выпаса скота. На Ильинском пойменном расширении Москвы-реки с достаточной определенностью можно выделять заболоченную притеррасную часть, хорошо выраженную центральную часть и прирусловый вал. Наши наблюдения проводились на лугах центральной поймы, которые подвержены интенсивному выпасу.

#### Этапы формирования и разрушения куста лугового клевера *T. pratense* L.

Наблюдения, проведенные над изучением биологии лугового красного клевера, а также и других видов — к. горного, к. среднего, к. ползучего, к. шведского, убедили нас в том, что возрастно-биологические особенности надо изучать не только на основе календарного возраста особи, то-есть срока от прорастания (Кренке, 1940), а с позиции морфологической возрастности, проявляющейся в этапах формирования и разрушения куста клевера. Подобный подход встречаем при выявлении морфолого-биологических типов (Казакевич, 1921).

Под этапами формирования и разрушения «куста»<sup>1</sup> мы понимаем последовательную смену возрастно-морфологических показателей от прорастания до полного отмирания особи или до состояния обособившихся дочерних организмов вегетативного

<sup>1</sup> Термин «куст» автор применяет для удобства изложения, не понимая при этом известную жизненную форму в растительном мире. Подобное применение этого термина находим у Вильямса, Гупало и др.

происхождения — клона, проявляющуюся во внешнем облике растения, в его морфологии (Т. М. Покровская, 1959).

Выделяя различные этапы формирования куста клевера, мы базировались на основные положения по возрастным особенностям травянистых многолетников, приводимые Т. А. Работновым в его монографии (1950). Подобное деление на возрастные периоды отмечает для плодовых деревьев П. Г. Шитт (1952). Он выделяет следующие возрастные периоды: 1. период роста, 2. период плодоношения, 3. период усыхания.

Несомненно, выделяемые нами этапы формирования куста клевера будут в основном соответствовать периодам их индивидуальной жизни: проростку, виргинильному, генеративному, старческому. Фактически этапы формирования куста являются внешним, морфологическим отражением этих периодов индивидуальной жизни растения.

Возрастно-морфологические этапы формирования куста (э. ф. к.) красного клевера могут не соответствовать строго календарному возрасту. Но в отдельных случаях — наблюдается такое соответствие, то есть одному вегетационному периоду соответствует определенный возрастно-морфологический этап формирования куста (в условиях поймы р. Оки в окрестностях с Дединово, Луховицкого района, Московской области).

Обычно в природных условиях (особенно на суходольных лугах, с. Ромашково Одинцовского района Московской области, «Чувасова поляна», Приокско-Террасный гос. заповедник) один возрастно-морфологический этап протекает в течение 2—3 вегетационных периодов, а иногда и более.

С другой стороны, в условиях культуры, а также в неблагоприятных естественных условиях (выпас и пр.) наблюдается такая картина, когда за один вегетационный период в «кусте» сменяются два, а иногда даже три возрастно-морфологических этапа.

Таким образом, длительность пребывания растения на том или ином возрастно-морфологическом этапе в какой-то мере связана с определенными фитоценоотическими условиями, в первую очередь с задерненностью. Если этот фитоценоотический фактор перевести на агробиологический язык, то это будет площадь питания растения.

Указанные примеры подтверждают тот факт, что важно изучать растение не только определенного календарного возраста (2—3-летнее растение), а необходимо знать на каком этапе формирования куста находится изучаемое растение.

Зная последовательность этапов формирования куста, можно дать прогноз дальнейшего развития отдельных особей, составляющих популяцию.

Календарный возраст не всегда абсолютно является показателем строения растения (Кренке, 1940; Дубровицкая, 1947; Гупало, 1950). Старение может проявляться раньше или позже

определенного календарного возраста, что в какой-то мере находится в зависимости от условий существования.

Наглядным отражением явлений старения организма будут признаки внешней морфологии.

Выделять возрастно-морфологические этапы удобнее в середине вегетационного периода, так как в начале и в конце его этапы формирования и разрушения куста не резко выражены. Состояние верхушечной почки является определяющим фактором в формировании куста лугового клевера.

При изучении возрастного состава популяций красного клевера в условиях окских лугов (с. Дединово, Луховицкого района летом 1954 г. (июль — август) наметилось VI этапов формирования и разрушения куста красного клевера.

При дальнейшей работе (в течение 1955—57 гг.) по возрастным особенностям красного клевера в условиях суходольных лугов (с. Ромашково, д. Костино, «Чувасова поляна», Приокско-Террасный государственного заповедника), на пойменных лугах р. Москвы (с. Барвиха, с. Ильинское) и в условиях заболоченных пойменных лугов (д. Костино) подтвердились аналогичные «дединовским» этапы формирования и разрушения куста. Ниже приводим основные возрастно-морфологические особенности каждого этапа.

Первый этап формирования и разрушения куста красного клевера (I э. ф. к.) ограничивается проростком, ювенильным и отчасти предгенеративным периодами развития растений по Т. А. Работнову (1950) и длится 1—2 года. Луговой клевер, находящийся на первом этапе формирования куста, характеризуется следующими морфологическими признаками:

1. Растение красного клевера представляет собой розетку, ось первого порядка равна, обычно, не более 0,5 см в длину, то-есть сильно укорочена. Количество образовавшихся за вегетационный период листьев, включая семядоли и ювенильный лист, равно 7—10, кроме того, наблюдается от 3 до 5 зачатков листьев на колуе нарастания. Верхушечная почка при всех условиях остается вегетативной (рис. 1).

2. Наличие зеленых семядолей и ювенильного листа (главным образом в июне—июле, или семядоли и ювенильный лист отмирают, но ясно можно различить их узлы, что отмечается в конце вегетационного периода.

Обращает на себя внимание тот факт, что одновременно существует в розетке три зеленых развитых листа и один еще не развернувшийся, что наблюдается как в мае, так и в сентябре.

Следует отметить, что в условиях культуры (при нормальной площади питания) для растения, при рыхлой почве и некотором богатстве минеральных и органических веществ намечается прохождение растением одновременно двух этапов формирования куста (см. ниже) в один год.

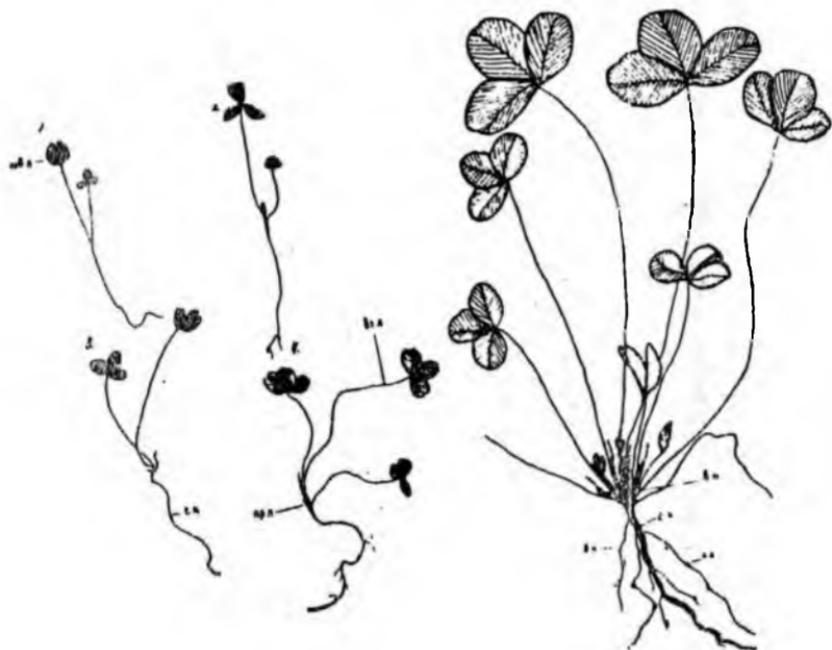


Рис. 1. Первый (слева) и второй (справа) этапы формирования куста лугового клевера: г. к.— главный корень; юв. л.— ювенильный лист; вз. л.— взрослый лист; б. к.— боковой корень; кл.— клубенек; в. п.— верхушечная почка.

3. Кущение не наблюдается на первом этапе формирования куста, но почки возобновления имеются в пазухах всех листьев, включая часто и семядоли и ювенильный лист. Размер этих почек не более 0,5 см, поэтому они не превышают размеров прилистников и не нарушают розеточной структуры растения.

4. Характерно отсутствие придаточных корней.

5. Диаметр основания розетки очень незначительный — 1—2 мм.

6. Хорошо выражен стержневой корень с мелкими боковыми корнями; как на главном, так и на боковых корнях имеются клубеньки с азотофиксирующими бактериями. Клубеньки появляются на фазе первого настоящего листа.

7. В зиму красный клевер на I этапе формирования куста уходит с 2 зелеными листьями; один из них молодой, с коротким черешком, другой, с длинным черешком, уже функционирует в конце лета.

Второй этап формирования куста лугового клевера свойственен растениям, находящимся в предгенеративном периоде развития. Он длится 1—3 года; 1 год — в условиях пойменных лугов р. Оки (Дединовская пойма), а в усло-

виях культурных полей, как указывалось выше. наслаивается на более ранний этап формирования куста. Наибольшая продолжительность этого возрастно-морфологического этапа наблюдается у растений, встречающихся в сообществах с высокой задернепностью (80%), в сообществе с рыхлокустовыми злаками с примесью таких плотнокустовых, как овсяница овечья, белоус, щучка.

Однако с полной уверенностью о календарном возрасте мы говорить не можем, как отмечалось выше, ввиду неодинакового количества образующихся листьев за один год, особенно в первый. Луговой клевер, находящийся на II этапе формирования куста, характеризуется следующими возрастно-морфологическими особенностями:

1. Растение красного клевера на II э. ф. к. представляет собой в августе крупные розетки, в пазухах листьев которых находятся укороченные побеги или почки. Пазушные почки могут достигать длины от 2 до 3 см, являясь сильно укороченными побегами. На них можно различить 10—14 узлов (рис. 2).



Рис. 2. Третий этап формирования куста лугового клевера: г. к. — главный корень; в. п. — верхушечная почка; г. п. II — генеративный побег II порядка.

Дсь 1-го порядка равна в длину 0,7—0,8 см, то-есть по сравнению с I э. ф. к. отмечается незначительный рост ее, всего на 2—3 мм. На оси 1-го порядка можно различать до 21 узла, из которых примерно 7—10 узлов с отмершими листьями, а на копусе нарастания в августе имеется 4—5 крупных и мелких зачатков листьев.

2. Кущение, таким образом, на данном этапе формирования куста происходит, главным образом, за счет временно-укороченных побегов, находящихся в пазухах зимовавших листьев или в пазухах листьев данного года.

3. В естественных условиях наблюдается образование сравнительно небольшого числа придаточных корней (1—2). Придаточные корни всегда узловые, пазушные и формируются на участке побега предшествующего года.

4. Диаметр основания розетки, в связи с начавшимся кущением, сильно увеличивается и примерно равен 1 см.

5. Хорошо выражен стержневой корень, обычно с боковыми корнями, на которых имеются клубеньки азотфиксирующих бактерий.

Третий этап формирования куста красного клевера, или начально-генеративный этап (рис. 3) характеризуется ясно выраженными боковыми генеративными побега-

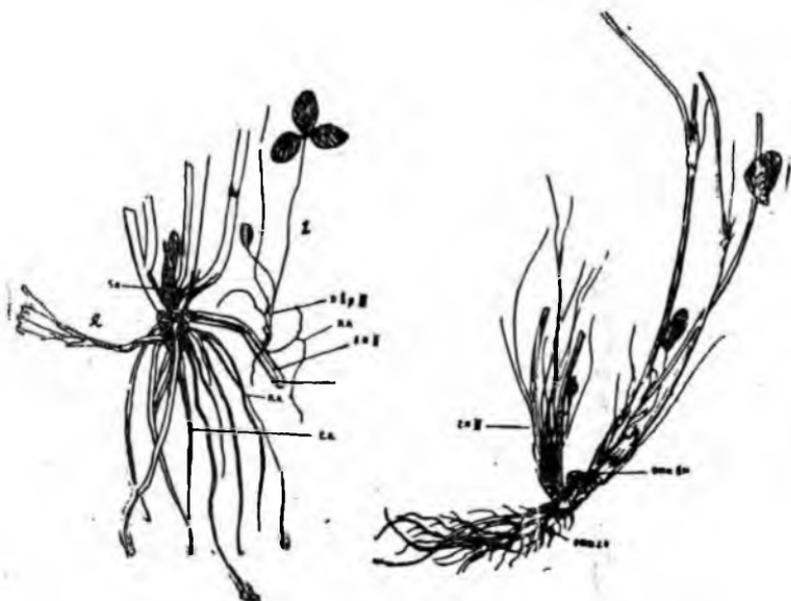


Рис. 3. Четвертый (слева) и пятый (справа) этапы формирования куста лугового клевера: в. п. — верхушечная почка; п. в. р. III — побег гетативного размножения III порядка; п. к. — придаточный корень; г. п. — II — генеративный побег II порядка; г. к. — главный корень; г. п. III — генеративный побег III порядка; отм. в. п. — отмирание верхушечной почки; отм. г. к. — отмирание главного корня.

ми, которые, как правило, немногочисленны, чаще 1—3 до 5 в естественных условиях и значительно превышают это количество в условиях полевой культуры (до 20). Верхушечная почка находится в вегетативном состоянии, на конусе нарастания ее находится 4—5 зачаточных листьев (в августе); на оси 1 порядка — 3 зеленых, 4 недавно отмерших (летнее отмирание) и 14 отмерших в прошлых годах листьев (Видны разрушенные прилистники). Таким образом, всего на III этапе формирования куста наблюдается на оси I порядка примерно 27 узлов, на боковых генеративных побегах, как правило, 12—14 узлов, из них скученных 3—5. В отдельных случаях наблюдалось до 17 узлов («переросшие» в побеги) II порядка с соцветиями. На III э. ф. к. ось I порядка продолжает рост в длину, ее длина составляет 2,5 см. Вследствие этого конус нарастания не погружен и вполне доступен для просмотра. Диаметр основания розетки значительно увеличивается благодаря усиленному кущению. Он равен 0,7 см. На главном корне на третьем этапе формирования куста не заметно каких-либо морфологических признаков отмирания; это или резко выраженный стержневой корень в условиях культуры, или не резко выраженный в естественных условиях. Направление роста главного корня у дикорастущего клевера обычно наклонное, вплоть до горизонтального характера роста (на выпасе, с Ильинское). При этом следует учесть, что резко не различаются экземпляры семенного происхождения и экземпляры вегетативного происхождения.

На лугах можно встретить экземпляры культурного клевера, возникшие путем заноса семян. Эти особи резко отличаются от дикорастущего клевера своим резко выраженным стержневым корнем, отсутствием или слабым развитием придаточных корней и большим количеством генеративных побегов (без плагиотропного основания). Придаточные корни на III этапе развития у дикорастущих клеверов хорошо развиты, главным образом, на оси I порядка.

У культурных особей на II—III э. ф. к. сравнительно незначительно развиты придаточные корни (вплоть до полного отсутствия) как эфемерные (однолетние), быстро возникающие, в зависимости от увлажнения, так и тем более мощные придаточные корни (2-летнего возраста).

Следует отметить, что на III этапе формирования куста не наблюдается клубеньков на главном корне, они имеются на боковых и особенно их много на придаточных корнях 1-го года жизни.

Отсюда ясно, какое огромное значение имеют именно придаточные корни не только в длительности жизни клевера, но и в обогащении почвы азотом (Терехова, 1956).

Когда растение находится на III этапе формирования куста, уже можно предположить отомрет ли оно через 1—2 года или перейдет к вегетативному размножению. Показателями большей

длительности жизни куста, являются, во-первых, наличие придаточных корней на оси I порядка как однолетних, так и, тем более, двухлетних; во-вторых, наличие укороченных скрыто-генеративных побегов, с большим количеством узлов к концу вегетационного периода (октябрь).

Таким образом, III этап является одним из важных диагностических показателей длительности жизни куста лугового клевера.

Отмирание растения на III этапе формирования куста наблюдалось в июле — августе 1954 г., на окских лугах (с. Дединово) в условиях засушливого лета (+35°).

Такое отмирание является «экологическим», так как связано с неблагоприятными метеорологическими условиями, а не обусловлено общими возрастно-морфологическими особенностями растения. Показателем этого является отсутствие каких-либо морфологических признаков, предшествующих отмиранию. Однако у некоторых экземпляров происходило в этих условиях отмирание верхушечной почки еще на III э. ф. к., то есть ускорялось старение куста (Работнов, 1950).

III этап формирования куста длится от 1 до 3 лет (чаще 1—2) в естественных условиях, и только 1 год в условиях культуры.

Для IV этапа формирования куста красного клевера (рис. 4) характерно максимальное количество генеративных побегов, главным образом II порядка, или одновременно со II порядком развиты побеги III порядка (до 20) и при одновременном существовании верхушечной почки. На конусе нарастания отмечается 3 зачатка листьев и значительное погружение его («втягивание» до 0,5 см). Такое погружение конуса нарастания связано с прекращением роста оси I порядка.

Придаточные корни имеются и на оси I и на оси II порядков с хорошо развитыми клубеньками.

Главный корень внешне хорошо развит, но наблюдается уже отмирание первичной ксилемы, хотя это явление может наблюдаться и раньше, на III этапе формирования куста.

Экземпляры, находящиеся на IV этапе формирования куста, образуют наибольшую укосную массу клевера в травостое луга.

IV этап формирования куста — это недолговечный период, который длится на лугах примерно 1 год. В культуре же часто III и IV этапы формирования куста протекают за 1 год, в первый год пользования, иногда захватывая и 2 года пользования. (При описании культурного клевера имеется в виду одноукосный клевер, районированный для Московской области).

На IV этапе формирования куста особенно ярко проявляются способность данного экземпляра к вегетативному размножению.

Это выражается в образовании на побегах II порядка придаточных корней, довольно мощных (часто без клубеньков) с диаметром при основании 0,3 см. Их можно считать придаточными корнями вегетативного размножения, в отличие от эфемерных

придаточных корней с большим количеством клубеньков. Обычно образуется 1—2 придаточных корня на каждом боковом побеге II порядка.

В естественных условиях количество таких укорененных побегов равно от 1 до 4. В культуре (колхозное поле Ромашково) наблюдалось, как редкий случай, укоренение всех побегов II порядка (до 10). Как правило, в культуре вегетативное размножение не наблюдается.

Таким образом, на IV этапе формирования куста клевера появляются уже зачатки новых, в дальнейшем обособленных организмов вегетативного происхождения.

Каждому придаточному корню в пазухе листа соответствует довольно крупная почка (до 1 см) возобновления, несколько сплюснутая, подобно оси I порядка, а не округлая в диаметре, как генеративные побеги.

Почки вегетативного размножения с придаточными корнями развиваются в пазухах листьев базальной части генеративных побегов, особенно тех, которые имеют много (до 5) укороченных междоузлий.

Укороченные междоузлия характерны для тех побегов, которые имеют хорошо выраженную плагиотропную часть при их основании. А как известно, плагиотропные побеги формируются в поздне-летне-осенний период. Отсюда, чем больше плагиотропных побегов с осени со скученными узлами, тем больше гарантия вегетативного размножения в дальнейшем.

В этап формирования куста лугового клевера, как правило, является заключительным в онтогенезе данной особи. Данный возрастно-морфологический этап является показателем того, отомрет ли данная особь совершенно на следующий год, или перейдет к вегетативному размножению, превратившись в клон, в понимании С. П. Смелова (1947).

Растения, находящиеся на V этапе формирования куста, еще образуют укосную массу, хотя, конечно, количество побегов и их степень развития значительно уступают IV этапу формирования куста.

Фактически V этап следует считать не этапом формирования куста красного клевера, а этапом его разрушения. Хотя начало разрушения протекает одновременно с формированием куста еще на III этапе. Растения, находящиеся на V этапе, характеризуются полным отмиранием верхушечной почки. Как происходит отмирание верхушечной почки, будет указано ниже.

Таким образом, ось I порядка, лишенная своей верхушечной почки, начинает разрушаться, что приводит или к отмиранию особи, как таковой, или к обособлению побегов, хорошо укоренившихся мощными придаточными корнями, то есть к образованию клона.

Основной структурной единицей куста клевера в этот период являются генеративные побеги III порядка, развивающиеся из

скупенных узлов при основании отмершего в предшествующем году генеративного побега II порядка. Узлы при основании генеративного побега могут быть и не скупенны.

Куст на V этапе является, таким образом, более рыхлым благодаря тому, что не на каждом побеге II порядка образуется генеративный побег III порядка. Кроме того, такой куст является более «развалистым» вследствие топографии побегов III порядка — они сидят на некотором расстоянии от оси I порядка.

Структурная единица — генеративный побег III порядка — характерен для средней и базальной части куста. В верхней части оси I порядка могут наблюдаться генеративные побеги II порядка, развившиеся из почек, заложенных еще на IV этапе формирования куста.

Часто нижняя часть куста формируется за счет вегетативных укороченных побегов (розеточного типа, сплюснутые), развивающиеся подобно таковым генеративным побегам, из скупенных узлов при основании отмершего побега II порядка. Причиной того, почему эти вегетативные побеги не становятся генеративными, может быть то, что все эти укороченные побеги, вследствие их близкого расположения к поверхности почвы, укореняются хорошо развитыми придаточными корнями. Поэтому эти побеги перешли к самостоятельному образу жизни, хотя еще и не потеряли связь с материнской особью.

Отсутствие вегетативного размножения может наблюдаться у таких особей, которые на IV—V этапах развития не образовали специализированные побеги вегетативного размножения. Предполагаемой причиной такого явления могло быть или очень сухая осень, во время которой не могли укорениться побеги вегетативного размножения, или слишком поздняя пастьба скота, уничтожившего надземную массу побегов вегетативного размножения, или слишком загущенное произрастание (ничтожная площадь питания для отдельной особи).

Как известно, последнее обстоятельство находится в связи с естественно-гнездовым развитием многих особей у лугового клевера, что наблюдается на Окских лугах (с. Дединово), до 12 экземпляров в гнезде). Естественно гнезда связаны с тем, что рассеиваются часто у лугового клевера не отдельные семена, а опадает на поверхность почвы целиком вся головка. Особенно часто встречаются естественные гнезда из особей, находящихся на I—II—III этапах формирования куста. Ясно, что в таких специфических условиях замедленно идет кущение, что приводит к тому, что на материнской особи не образуется побегов вегетативного размножения. Следствием последнего обстоятельства и является отмирание материнской особи, без образования клона.

При благоприятных условиях для вегетативного размножения, формирование куста красного клевера и соответственно жизнь материнского организма заканчивается на V этапе. Материнский организм распадается на отдельные дочерние особи. От

собственного материнского организма остается разрушенный главный корень и отмершая массивная ось I порядка (темно-коричневого цвета). Этот очаг разрушения остается в центре, в то время как кругом растут молодые особи, находящиеся на различных этапах развития.

Таким образом, в условиях Московской области, луговой красный клевер в конце жизни может переходить к вегетативному размножению. Аналогичные явления вегетативного размножения могут наблюдаться и в культуре, но редко. В случае, если по каким-либо причинам обособления дочерних побегов вегетативного размножения не произошло, наблюдается VI этап формирования и разрушения куста красного клевера.

VI этап формирования куста следует считать заключительным этапом жизни материнского организма.

Что представляет собой куст клевера перед отмиранием на VI этапе своего «формирования» и разрушения?

На VI э. ф. к. главный корень отмирает, хотя и может еще сохранять свою внешнюю морфологическую структуру. Верхушечная почка находится в отмершем состоянии. Боковые генеративные побеги — также отмершие — хотя их основания не потеряли еще жизнеспособности. Это сухие бурые основания побегов из спящих почек которых развиваются слабые побеги, иногда они могут быть генеративными со сравнительно небольшим числом узлов (5—6), но в целом высота их не превышает 5—8 см, так, что войти в состав укосной массы они, конечно, не могут. Это типичный сенильный период, по терминологии Т. А. Работнова (1950), тех особей, которые в процессе своей жизнедеятельности не обеспечили вегетативного размножения.

Такие дряхлые отмершие особи наблюдались на клеверном поле 5 летней давности (с. Ромашково) и в естественных условиях.

Наряду со старыми особями со слабо развитыми, очень тонкими побегами с мелкими листьями, выделялись своим хорошим развитием и крупнолистностью дочерние особи вегетативного происхождения и также особи семенного возобновления, находящиеся на I и II э.ф.к.

Фактически, эти укоренившиеся побеги можно уже рассматривать как вполне самостоятельные особи вегетативного происхождения, так как ни отмерший главный корень, ни отмершие придаточные корни материнского организма не могут осуществлять снабжения их питательными веществами. «Последний остаток» материнской особи питают 1—2 эфемерных придаточных корня, обычно без клубеньков или с 1—2 мелкими клубеньками.

Приводя различную характеристику различных этапов формирования куста красного клевера, следует отметить постепенное уменьшение количества эфемерных придаточных корней от IV к V и тем более к VI э.ф.к. Длительность жизни таких корней не превышает 1 года.

Эти эфемерные придаточные корни (обычно белые) всегда имеют довольно большое количество клубеньков, за исключением VI э.ф.к. Также следует отметить изменение размеров листьев от III—IV этапа формирования куста к V—VI.

Отдельные листочки на генеративных побегах V—VI этапа формирования куста становятся значительно меньших размеров, особенно это проявляется на листьях, расположенных на осях III порядка. Как указывалось выше, куст формируется за счет осей III порядка на V этапе развития. Листья же побегов вегетативного размножения претерпевают не только уменьшение линейных размеров листовой пластинки отдельных листочков а, главным образом, изменяется соотношение длины и ширины пластинки отдельного листочка; листовая пластинка становится короче, более округлой, несколько напоминая листья I—II этапов формирования куста. Если на III—IV этапах отношение ширины листовой пластинки листочка к его длине на генеративных побегах выражается примерно как 1 : 2, то на побегах вегетативного размножения такое соотношение будет выражаться как 1 : 1.

Таким образом, побеги вегетативного размножения, еще находясь на материнском организме, претерпевают естественное омоложение (Кренке, 1940).

Описанные генеративные побеги как II, и III порядков, несомненно, являются побегами материнского растения, в то время как укороченные вегетативные побеги с мощными придаточными корнями следует считать уже побегами будущего дочернего организма вегетативного происхождения, несмотря на то, что они еще находятся на материнском растении. Эти укороченные вегетативные побеги являются своеобразными побегами «сосунками», описанными С. П. Смеловым у злаков (1947).

Они питаются как за счет материнского организма, так и самостоятельно, благодаря развитым сравнительно мощным придаточным корням.

Что представляют собой морфологические особи вегетативного происхождения?

Они фактически развиваются аналогично особям семенного происхождения, то есть в их развитии последовательно сменяются те же этапы формирования куста.

Основной морфологической особенностью особей вегетативного происхождения является отсутствие главного корня. Хотя часто один из придаточных корней, наиболее сильно развитый, принимает строго вертикальный характер роста и имеет внешнее подобие главного корня. Однако, он функционирует максимум 1—2 года, после чего полностью отмирает.

После отмирания мощного придаточного корня, корневая система особи слагается из мочки мелких придаточных корней эфемерного типа. При основании отделившейся дочерней особи всегда имеется отмерший остаток побега II порядка материн-

ской особи, который свидетельствует о вегетативном происхождении данной особи.

Как правило, особи вегетативного происхождения не достигают такой мощности, как особи семенного происхождения, находящиеся примерно на IV этапе формирования куста. Но если сравнивать предгенеративные особи (II этап формирования куста) и начально-генеративные (III этап формирования куста), то надо отметить что особи вегетативного происхождения бывают более мощные; у них больше диаметр основания придаточного корня, может быть больше генеративных побегов (более двух) и крупнее на них листьях.

В большинстве случаев жизнь дочерних особей ограничивается 2—3 годами, что соответствует II и III этапам формирования куста. В отдельных случаях наблюдается переход к IV этапу формирования куста, а как исключение, к V этапу; в последнем случае отмечается отмирание верхушечной почки.

Интересно, что фактически ось III порядка материнской особи, укоренившись, становится осью I порядка дочерней особи, обнаруживая на первом году жизни вегетативную верхушечную почку.

Следует отметить, что не во всех случаях верхушечная почка данной оси остается вегетативной.

Если дочерняя особь образовалась из более отдаленных от основания побега II порядка материнской особи почек, то в этом случае верхушечная почка может быть генеративной. В таком случае обязательно при основании развивающегося генеративного побега развиваются 2—3 боковые побега II порядка (дочерних), тоже генеративных или скрыто-генеративных. После плодоношения и отмирания оси I порядка, на 2—3-м году жизни наблюдается отмирание данной особи вегетативного происхождения.

Способны ли сами дочерние особи перейти к вегетативному размножению, мы не можем сказать с полной определенностью, хотя в отдельных случаях такое явление и наблюдалось. Экземпляры вторичного вегетативного размножения (внучатые особи) наблюдались на хорошо развитых дочерних особях, на лугах, подверженных интенсивному выпасу, в пойме р. Москвы (с. Ильинское).

Таким образом, вегетативное размножение, и все, что связано с подготовкой к нему, являются важнейшей возрастной особенностью лугового клевера. На интенсивность вегетативного размножения также оказывают непосредственное влияние и условия существования. Можно уже на III этапе формирования куста дать прогноз о вегетативном размножении у данной особи или его отсутствии в будущем.

Как указывалось выше, образование утолщенного, сильно укороченного побега — типа розетки, с осью длиной не более 0,5 см, на 2-м—3-м узлах оси II порядка, говорит о начале обра-

зования дочерней особи. Для дальнейшего развития и формирования куста клевера важно наличие скученных узлов на плагитропной части бокового генеративного побега.

Скученные узлы характерны для тех побегов, которые уходят под зиму более удлиненными, чем другие. Поэтому тот побег образует побеги вегетативного размножения, который полегае, то есть образует плагитропную часть при своем основании.

Благодаря вегетативному размножению наблюдается непрерывное омоложение возрастного состава популяции клевера лугового на лугах, что приводит к более длительному и прочному участию клевера в травостое. Последнее обстоятельство особенно важно в практике луговодства.

Состояние верхушечной почки на различных этапах развития определяется следующими факторами:

1. количеством зачатков листьев на конусе нарастания;
2. соотношением размеров соседних листовых образований;
3. степенью погруженности конуса нарастания, т. е. степенью стягивания.

Клевер луговой характеризуется типично моноподиальным нарастанием куста (И. Г. Серебряков, 1952). Верхушечная почка всегда остается вегетативной, и боковые побеги являются генеративными. В редких случаях верхушечная почка может развиваться в генеративный побег, образуя вполне развитые соцветия. Такое явление наблюдалось в культуре двуукосного клевера (биостанция МГПИ, д. Костино) в 1-й год жизни, а также у дикорастущего клевера на Дединовских лугах. Боковые побеги при основании не развивались и растение являлось, так называемым, 2-остным (И. Г. Серебряков, 1952). Фактически такие экземпляры являются одно-двулетними. Это явление следует рассматривать как превращение многолетнего растения в однолетнее в неблагоприятных условиях для его развития. Превращение верхушечной почки в генеративный побег наблюдалось нами на экземплярах, имеющих незначительную площадь питания  $1 \text{ см}^2$  (загущенный посев). В то время как даже при площади питания  $5 \text{ см}^2$  такого явления не наблюдалось. Оптимальная же площадь питания для клевера, по данным И. С. Травина (1941), Н. Г. Хорошайлова (1952), равна  $20 \text{ см}^2$ . Количество зачатков листьев на конусе нарастания меняется в зависимости от возраста, точнее этапов формирования конуса. Отмечалось некоторое уменьшение числа листовых зачатков к концу IV этапа по сравнению с II этапом. Значительного изменения числа листовых зачатков на конусе нарастания на II и III этапах в начале и конце вегетационного периода отмечено не было, число листовых зачатков в этом случае может сдвигаться не более, чем на 1—2. В течение вегетационного периода значительно изменяется соотношение размеров соседних листовых образований как на удлиненных, так и на укороченных боковых побегах.

Соотношение размеров соседних листовых образований является показателем того, находится в данный момент организм в состоянии быстрого или замедленного темпа роста. Если наблюдается резкое различие в размерах между соседними листовыми образованиями, например, после (выше) сложенного листа размером 3,2 см в длину, следует сразу зачаток листа — 2 мм (что наблюдалось, например, в сборах из питомника от 18/V—53 г. двуукосного клевера, скошенного на 2-м году жизни, при переходе II гр. в III), то можно говорить о быстрых темпах роста в данное время.

Это явление наблюдается, главным образом, весной — в начале лета, после чего имеется некоторая депрессия в росте (середина лета), во время которой происходит постепенное нарастание конуса и увеличение размеров листовых образований до создания последовательных соотношений размеров их. Такое последовательное соотношение размеров (с середины лета), без резких различий в размерах (не более 2 мм), является довольно устойчивым в течение почти всего вегетационного периода. Эта устойчивость может нарушиться осенним вторичным ростом. Во время осеннего роста наблюдаются опять резкие колебания в размерах соседних листовых образований, подобно весенним, но сравнительно в более малой степени. Если побег уходит под зиму с резким колебанием размеров соседних листовых образований, то это может привести к вымерзанию данного побега, что особенно отмечается у боковых побегов.

Верхушечная почка, как правило, значительно меньше подвергается вторичному росту и «провокационным» воздействиям осени, поэтому она не имеет резких скачков в размерах листовых образований перед уходом под зиму. Может быть, вследствие этого точка роста значительно менее подвергается вымерзанию.

Так, 4/V—56 г. наблюдалось массовое отмирание клеверов на суходоле (с. Ромашково, Кунцевского района после суровой 1955—1956 г. зимы, когда температура доходила до  $-35^{\circ}\text{C}$  и «провокационной» для роста растений теплой, влажной осени.

На некоторых экземплярах на III этапе формирования куста оставалась живой только верхушечная почка, имеющая (4/V) — 3 зеленых листа, 1 сложенный и 3 зачатка.

Как можно объяснить с морфологической точки зрения причину вымерзания побега с резко отличными в размере листовыми образованиями?

Вероятно, это явление может быть связано с ролью прилистников, как защитных образований от неблагоприятных условий зимовки. Фактически клевера зимуют с открытыми почками (И. Г. Серебряков, 1954), не покрытыми почечными чешуями. Роль почечной чешуи переходит на прилистники ниже расположенного по оси листа. Прилистники плотно охватывают почку, благодаря завертыванию, смыканию, а иногда и срастанию кра-

ев. Если в конце вегетационного периода наблюдаются резкие различия в размерах сложенного листа и примыкающих зачатков листьев, то почка бывает прикрыта прилистниками только одного листа, которые не могут полностью предохранить ее от вымерзания.

Если же наблюдается постепенный переход от размеров нормально развитого сложного листа к крупному сложенному листу, далее к небольшому (1 см) сложенному листу, потом уже к крупным зачаткам и т. д., тогда конус нарастания прикрыт (от 3 до 7) прилистниками, которые представляют надежную защиту для него.

Изучение возрастных особенностей клеверов показало, что старение особи красного клевера резко усиливается в зависимости от неблагоприятных условий для нормального развития растения. Изменение условий, приводящих как в сторону резкого усиления количества генеративных побегов, так и в сторону чрезвычайного угнетения особи приводит к преждевременному старению.

Показателем начала усиленного старения данного организма является отмирание верхушечной почки.

Как оно происходит?

Отмирание верхушечной почки — это длительный процесс, подготовка, к которому начинается после прохождения III этапа формирования и разрушения куста красного клевера.

Полное же отмирание верхушечной почки наблюдается, как указывалось выше, на V этапе формирования куста. Наблюдаются различные варианты отмирания конуса нарастания.

Наиболее распространенным способом отмирания конуса нарастания является угнетение его боковыми почками, а в дальнейшем развившимися из них боковыми побегами.

Эти боковые побеги способствуют погружению точки роста, ее втягиванию. Конус нарастания может быть погружен на IV этапе формирования куста от 5 до 7 мм, ориентируясь от верхнего прилистника сложенного листа. Практически это выражается в том, что выделить конус очень трудно, в то время, как при погружении на 1—2 мм, что наблюдается в конце III этапа формирования куста, обособить конус нетрудно.

На основании данных наблюдений, можно предположить, что чем больше образуется листьев в 1-й год, тем погружение конуса будет происходить медленнее, тем долговечнее будет данное растение.

Полное отмирание верхушечной почки наблюдается в начале V этапа формирования куста, в мае, когда интенсивно трогаются в рост боковые побеги. Пластические вещества устремляются к растущим органам, а верхушка, сильно угнетенная, прекращает свое существование. Ввиду такого постепенного отмирания часто в первую половину лета нельзя видеть «отмершее основание» от верхушечной почки и только во второй половине лета

когда отомрут прилегающие к ней прилистники старых листьев, можно ясно обнаружить коричневый «рубец». Иногда отмирание верхушки наблюдается зимой, в декабре.

Показателем другого типа отмирания верхушечной почки является предшествующее этому уплощение ее. В таком случае часто наблюдается не отмирание, а срастание конуса нарастания сначала с крупными зачатками, а потом с основаниями боковых побегов. Но такой случай срастания наблюдается реже, чем первый случай погружения и не может считаться, таким образом, характерным способом прекращения существования верхушечной почки у лугового клевера.

Интересно, что при одновременном развитии побегов II и III порядков погружение конусов нарастания не наблюдалось (6/VI — 53 г., пойма р. Москвы у д. Барвиха). Очевидно, можно предположить, что ветвящиеся побеги II порядка не могут оказывать угнетающего влияния на ось I порядка.

Отмирание верхушечной почки приводит обычно к распадению материнской особи на отдельные дочерние особи вегетативного происхождения. Следует отметить, что очень часто, особенно в культуре (Ромашково, Костино) наблюдалось преждевременное отмирание верхушечной почки (на II—III этапах формирования куста). Такое явление может быть обусловлено повреждением конуса нарастания насекомыми, которые уничтожают лишь наиболее сочный конус нарастания с молодыми зачатками листьев, не повреждая при этом более крупные сложенные листья (размером от 0,5 см до 1 см).

Особи с преждевременно поврежденной верхушкой обычно недолговечны, держатся в травостое примерно до конца вегетационного периода, после чего отмирают.

Переход к вегетативному размножению таких особей нами не наблюдался. Таким образом, состояние верхушечной почки лугового клевера определяет развитие особи в сторону сокращения или продления жизни.

Выясняется, что чем дольше сохраняется верхушечная почка, тем больше продолжительность жизни данной особи.

Всякое преждевременное (на II—III этапе формирования куста) отмирание верхушечной почки способствует отмиранию особи, сокращению ее жизни.

Однако если поставить перед собой цель продлить жизнь клеверного поля или травостоя луга с участием клевера, а не продлить жизнь особи как таковой, то в таком случае необходимо ориентироваться на вегетативное размножение и семенное возобновление.

Возможно, чтобы обеспечить быстрое обособление дочерних особей, следует добиваться отмирания верхушки на IV этапе формирования куста, сразу после укуса (VIII месяц). Отдельные экземпляры с таким типом развития нами наблюдались на суходоле «Чувасова поляна» (Приокско-террасный заповедник).

Кроме поражения верхушки насекомыми, наблюдалось ее отмирание, связанное с грибковыми заболеваниями (чаще фузариозом). В последнем случае отмирание верхушечной почки происходит вместе с крупными зачатками листьев.

Таким образом, отмирание верхушечной почки, будет ли оно естественным или искусственным, ускоряет старение данной особи с одной стороны, а с другой — ускоряет образование придаточных корней, что приводит к вегетативному размножению и образованию клона, то есть омоложению.

Следует остановиться более подробно на формировании и развитии придаточных корней у лугового клевера.

Роль придаточных корней в жизни особи и клона чрезвычайно велика.

Если экземпляр лугового клевера имеет небольшое количество придаточных корней или их нет, то такие экземпляры недолговечны. Они отомрут с отмиранием главного корня.

Для селекции — это бесперспективные экземпляры в отношении возраста.

У красного клевера по длительности жизни и функции можно различить 2 типа придаточных корней.

Согласно данным А. Ф. Тереховой (1956), а также по нашим наблюдениям, одни корни живут 1—2 вегетационных периода и более, они крупные, до 0,3—0,5 см в диаметре, немногочисленные, на второй год жизни не имеют клубеньков — это придаточные корни вегетативного размножения и укоренения.

Другие — недолговечные, живут несколько месяцев (не более 1 вегетационного периода), многочисленные, имеют большое количество клубеньков (до 5 на каждом корешке), длина их в среднем не превышает 2 см, развиваются обычно тогда, когда подстилка и верхний почвенный горизонт достаточно увлажнены.

Эти недолговечные корни не несут функции вегетативного размножения и укоренения, быстро отмирают, но играют существенную роль в обогащении почвы азотом, так как наиболее сочные клубеньки находятся на них. Такие придаточные корни можно считать эфемерными корнями. Они не принимают участия в укоренении и вегетативном размножении, а функционируют как питающие корни, использующие питательные вещества и воду, которые находят в подстилке и поверхностном слое почвы. Так как придаточные корни быстро отмирают, то клубеньки попадают непосредственно в почву и могут быть подвержены разложению, а это очень важно, так как клубеньки на бобовых корнях попадают в почву значительно позже. Отмечается, что в условиях культуры, сравнительно с естественными условиями лугов, наблюдается значительно меньшее количество придаточных корней. У двуукосного клевера (на 1—2-м году) придаточные корни могут совсем отсутствовать. Так же незначительно количество придаточных корней, в первые годы жизни,

наблюдается и у одноукосных клеверов (1—2). С возрастом количество придаточных корней возрастает как в культуре, так и в естественных условиях, но до определенного предела — до V этапа формирования куста, далее на материнском экземпляре их вновь не образуется, а образуются они на обособившихся дочерних экземплярах.

Встает вопрос, почему у культурных клеверов мало придаточных корней, или их нет совсем на первых годах жизни?

Очевидно, это явление следует, во-первых, связывать с уплотнением почвы в условиях культуры и соответственно сухостью ее, в то время как в естественных условиях, благодаря подстилке и III ярусу травостоя, такого резкого уплотнения и подсыхания поверхности почвы не создается, что и дает возможность обильно развиваться придаточным корням. Возможно, при правильной агротехнике это явление так резко проявляться не будет.

Какова топография придаточных корней у красного клевера?

Нами отмечаются только лишь узловые придаточные корни, развивающиеся в пазухах листьев, строго над пазушной почкой. Другого типа расположения придаточных корней нами не наблюдалось, хотя мы специально обращали на это внимание. На основании материала, собранного в Московской области, мы не можем согласиться с данными А. Ф. Тереховой (1956), которая приводит у красного клевера 4 типа придаточных корней по их топографии.

Значительный интерес, на наш взгляд, представляет тот факт, что придаточные корни всегда располагаются топографически над пазушной почкой, сериально на расстоянии примерно 1 мм. Между придаточным корнем и пазушной почкой устанавливаются тесные взаимоотношения, определенные корреляции. Следствием такой корреляции является то, что придаточный корень и пазушная почка одновременно не развиваются. Если от данного узла отходит придаточный корень, то пазушная почка угнетена, придавлена к оси, развивающимся придаточным корнем, обращена своей верхушкой к поверхности почвы.

Такая пазушная почка становится «вынужденно спящей» и подавленной и может начать свое развитие лишь после отмирания придаточного корня. «Спящая» почка представляет собой открытую почку длиной 0,7—0,8 мм, с 3—4 зачатками листьев. Побеги из таких «спящих» почек обычно маломощные, с небольшим количеством (с 1—2) удлиненных междоузлий.

Развитие побегов из таких «спящих» почек наблюдалось нами на сильно выпасаемых участках в пойме р. Оки (д. Дединово), Луховицкого района и в пойме р. Москвы около с. Ильинского.

С другой стороны, если пазушные почки развились в удлиненные, чаще генеративные побеги, то придаточный корень из данного узла не развивается, а находится в зачаточном состоя-

нии (в виде бугорка, примерно 1 мм), его можно считать «спящим» придаточным корнем. Часто «спящий» придаточный корень вообще отмирает.

Несомненно, приводимые выше заключения о соотношении развития пазушной почки и придаточного корня требуют дальнейшего изучения.

Особенно четко такая закономерность наблюдается в культуре у одноукосного красного клевера в 1 и 2-й годы жизни на осл I порядка.

Отсюда ясно, почему мощно развитие в отношении надземной массы экземпляра клевера быстро отмирают после 2-го или 3-го года, не обнаруживая при этом вегетативного размножения. На это явление, кажется, стоит обратить внимание селекционерам и агробиологам. Нельзя ждать от одного экземпляра клевера и долговечности и большой укосной массы, не создавая условий для нормального развития придаточных корней. Встает вопрос о том, как влияет состояние главного корня на возраст особи.

Главный корень у лугового клевера является стержневым не во всех условиях. Надо сказать, что стержневой корень особенно хорошо выражен у культурных форм клевера как возделываемых на полях, так и на случайно занесенных экземплярах в условиях естественной растительности.

По данным А. Ф. Тереховой (1956) и др. авторов, протяженность стержневого корня в почве доходит до 2 м.

Нами специально не изучалась глубина проникновения корневой системы. Обычно же обнаруживается длина главного корня до 30 см. В естественных условиях стержневой корень ясно выражен у семенных экземпляров на суходольных лугах (с. Ромашково; Приокско-террасный государственный заповедник «Чувасова поляна» и др.).

Стержневой корень не выражен с I этапа формирования куста у особей, растущих на заболоченных лугах (пойма р. Скалбы Пушкинского района Московской обл.) с доминированием в травостое овсяницы красной, ситника нитевидного, лютика золотистого. Главный корень на таких заболоченных лугах фактически не отличается от старых придаточных корней как по своему направлению роста (почти горизонтальному), так и по степени выраженности (диаметр при основании обычно равен не более 0,5 см).

Таким образом, в условиях постоянной заболоченности вырабатываются приспособления к перенесению неблагоприятных условий, главным образом, к перенесению недостатка кислорода.

На лугах р. Москвы и р. Оки, в условиях нерегулярной поемности не вырабатывалось такого приспособления главного корня, то есть здесь наблюдается корневая система стержневого типа у экземпляра семенного происхождения.

Однако после длительной поемности наблюдается отмирание стержневого корня.

Такое явление наблюдалось нами летом 1955 г. на окских лугах в окрестностях с. Лужки Серпуховского района.

Отмирание стержневого корня наблюдалось не только у красного клевера, а также и у горного клевера в этих условиях. Это отмирание носило чисто экологический характер, что совершенно не связано с возрастом особи. При этом наблюдалось отмирание главного корня у клеверов, находящихся на различных этапах формирования куста, начиная с II—III—IV.

В этом случае отмирание начиналось с кончика корня как участка, наиболее подверженного действию длительной поемности и соответственно нарушению аэрации. Далее отмирание распространяется на зону проведения корня и может захватить весь стержневой корень. В последнем случае корневая система представлена лишь системой придаточных корней и фактически ничем не отличается от корневой системы особей вегетативного происхождения.

Подобное отмирание главного корня может происходить на лугах подверженных интенсивному выпасу, как например, на пойме р. Москвы в окрестностях с. Ильинского Одинцовского района.

В условиях культуры можно наблюдать такое явление, когда главный корень не отмирает одновременно с надземной массой, а сохраняется в почве, в виде довольно плотного образования и затрудняет обработку почвы сразу после клеверниц. Такое явление, очевидно, может быть связано с тем, что наблюдаются случаи быстрого выпадения клевера — на 2-й год жизни, вследствие тех или иных неблагоприятных условий. Очевидно, отмершие особи не успели пройти всех этапов формирования куста, а истощились вследствие большого количества рано развитых побегов.

Так, в условиях питомника (Костино, биостанция) на делянках с повышенным содержанием извести (4 т/га,  $\text{CaCO}_3$ ) наблюдалось отмирание надземной массы из 34 побегов как II, так и III порядков на 3-й год жизни особи, при сохранении главного корня, еще способного функционировать.

Надо отметить, что отмирание главного корня обычно начинается с разрушения первичной ксилемы, а с внешней стороны корень еще не проявляет признаков одряхления.

Разрушение первичной ксилемы начинается раньше, чем отомрет верхушечная почка, то есть это явление можно уже видеть на III—IV этапе формирования куста. Примером этому служат экземпляры 3-го года жизни на поле с. Ромашково (4/V—1953 г).

В дальнейшем отмирание не распространяется на другие ткани, и лишь после отмирания верхушечной почки начинается отмирание главного корня, путем разрушения его основания,

то есть прямой переход отмирания от оси I порядка на основание главного корня. Следствием такого отмирания главного корня является прекращение жизни материнской особи как таковой и образование клона из нескольких дочерних особей.

Наблюдались отдельные случаи отмирания главного корня при сохранении верхушечной почки. Такое явление отмечалось на особях с массовым развитием чрезвычайно мощных придаточных корней.

Можно считать, что отмирание главного корня, начинающееся с первичной ксилемы, и далее распространяющееся к верхушке побега, является закономерным возрастным процессом, обуславливающим в дальнейшем вегетативное размножение клевера.

С другой стороны, в условиях питомника наблюдалось образование большого количества генеративных побегов (26) уже на 2-й год жизни и отмирание главного корня от кончика в сентябре.

Отмирание начинается от первичной ксилемы и распространяется на соседние ткани, захватывая полностью весь корень.

Хочется отметить, что мало обращено еще внимания на развитие корневой системы и закономерности формирования клубеньков. Роль клубеньков как носителей клубеньковых бактерий и биология последних прекрасно разработаны в монографии М. В. Федорова (1945), но топография клубеньков и приуроченность их к определенным корням остается еще не выясненными до конца.

Несомненно, что клубенек стареет раньше, чем тот корень, на котором он развивается. Обычно клубенек живет 1—2 вегетационных периода, в 1-й год он плотный, шаровидный. По мере старения к концу первого года жизни клубенек удлиняется, становится менее плотным и к концу 2-го года от него остается очень рыхлая масса.

В 1-й же год клубеньки развиваются и на боковых корнях. У дикорастущих форм клевера клубеньки сосредоточены главным образом на придаточных корнях. Очевидно, экземпляры, имеющие небольшое количество придаточных корней, и следовательно, клубеньков, не могут обогатить так почву азотом, как экземпляры, имеющие большое количество придаточных корней, а вместе с ними и клубеньков.

Клубеньки лучше развиваются во влажной среде. Так, отмечалось большое количество клубеньков на многочисленных придаточных корнях в условиях лугов низкого уровня. Особенно наблюдается большое количество клубеньков на придаточных корнях, а также на молодых однолетних или двулетних боковых корнях, близко расположенных к поверхности почвы. Клубеньки появляются на главном корне уже тогда, когда растение находится в фазе 1-го настоящего листа, при этом длина клубень-

ков 1—2 мм, длина главного корня 1—2 см (питомник биостанции, 19/V—53 г., одноукосный клевер).

При изучении возрастнo-морфологических особенностей дикорастущего лугового клевера на материковых лугах Московской области нами было обращено внимание на две биологические формы у этого вида.

I биологическая форма лугового клевера характеризуется большим количеством побегов на III и IV этапе формирования куста, хорошим развитием стержневого корня, отсутствием на II этапе формирования куста придаточных корней. Листочки сравнительно с другой формой более удлиненные, ширина листочка равна 0,8 см, длина — 1,7 см; нет явно плагитропных побегов. Кроме того, характерным является редкое опущение или полное отсутствие опушения черешков листьев. Возможно, что эти экземпляры являются естественными гибридами культурных и дикорастущих клеверов.

Красный клевер, занесенный случайно из культуры, легко отличим от дикорастущего по резко выраженному стержневому корню, почти полному отсутствию придаточных корней, большому количеству генеративных побегов (обычно не менее 5) и отсутствию плагитропной части при основании побега.

II биологическая форма красного клевера характеризуется меньшим количеством генеративных побегов (до 5), не резко выраженным стержневым корнем, на II этапе формирования куста имеются придаточные корни, на III и последующих этапах формирования куста имеются плагитропные побеги, хорошо выражено вегетативное размножение. Листочки менее удлиненные, чем у I формы, длина одного листочка равна примерно 1 см, ширина 0,8 см. Это более долговечные формы. Характерно хорошо выраженное опущение черешков листьев, расположенных преимущественно на оси I порядка. Этапы формирования куста, описанные выше, наблюдаются у экземпляров как той, так и другой биологической формы.

Несомненно, вопрос о выделении биологических форм на лугах Подмосковья требует специальной разработки.

## Выводы

В процессе изучения лугового клевера как в условиях культуры, так и в естественной обстановке, наметились VI основных этапов формирования и разрушения куста клевера (э.ф.к.). Каждый этап формирования куста клевера не связан строго с календарным возрастом, хотя и является отражением возрастных особенностей, проявляющихся в тех или иных морфологических показателях.

В большинстве случаев луговой клевер в конце жизни в естественных условиях переходит к вегетативному размножению, то есть к образованию клона (V этап формирования куста); в отдельных случаях наблюдается полное отмирание материн-

ской особи (VI этап формирования куста). В условиях культуры вегетативное размножение наблюдается крайне редко и обычно происходит отмирание материнской особи.

Морфологическим проявлением старения и основным показателем смены этапов формирования куста является состояние верхушечной почки. Верхушечная почка является лучшим индикатором как естественно-возрастного, так и экологического старения. Состояние верхушечной почки коррелировано с состоянием главного корня. Отмирание куста клевера в морфологическом смысле начинается с отмирания верхушечной почки, что постепенно приводит к отмиранию главного корня.

В продлении жизни клевера исключительно велика роль придаточных корней, тесно связанных в своем развитии с боковыми побегами.

В условиях долголетней культуры клевера необходимо стремиться к тому, чтобы увеличить количество крупных придаточных корней. Увеличение количества придаточных корней обеспечит вегетативное размножение клевера, а это приведет к более длительному участию его в травостое луга или поля.

Чтобы сохранить более длительное участие клевера в травостое, следует создать условия для его вегетативного размножения и для быстрейшего семенного самовозобновления. Этот путь наиболее скорейший в решении вопроса о продлении жизни клевера в травостое, так как продление жизни особи вряд ли может принести положительный результат во всех условиях существования.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. 1947.— Виды клеверов СССР. «Фл. и систем. высш. раст.», вып. 6.
- Дубровицкая Н. И. 1947. Проблема возрастности. «Вест. АН СССР», № 6.
- Гупало П. И. 1950. Возрастные изменения красного клевера в хозяйственных посевах. «ДАН СССР», т. 72, № 1.
- Еленевский Р. А. 1936. Пойма р. Оки в пределах Московской области. «Ученые записки Горьковского Государственного Университета», вып. 5.
- Клинген И. Н. 1906. Возделывание кормовых растений и польза от них.
- Кузнецов В. А. 1926. Ареала географического распространения важнейших кормовых видов клевера и люцерны «Тр. по прикл. ботанике и селекции», т. XVI, вып. 1.
- Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз.
- Казакевич Л. И. 1921. Материалы к биологии растений Ю.-В. России Изв. Саратов. обл. с/х оп. станция», т. 3.
- Лисицян Н. И. 1951. Красный клевер. М., Сельхозгиз.
- Лохин М. А. 1948. Биологическое старение — одна из основных причин изреживания красного клевера. «Агробиология», № 4.
- Ларин И. В. и др. 1952. Кормовые растения сенокосов и пастбищ. т. II, М., Сельхозгиз.

Покровская Т. М. 1959. Возрастно-морфологические особенности лугового клевера. «ДАН СССР», т. 124, № 5.

Прокофьев А. А., Кудряшов и др. 1954. Биологическое значение сократительной деятельности корней, «Физиология растений», т. I, № 2.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Геоботаника», с III, вып. 6.

Советов А. В. 1885. Наставления к разведению кормовых трав. М.

Смелов С. П. 1947. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз.

Смелов С. П. 1947. Основные этапы жизни побегов лугового злака. «Ботан. журн.», № 2.

Смелов С. П. 1947. Вопросы кормодобывания, под ред. Смелова С. П. М., Сельхозгиз.

Смирнов П. А. 1925. Из результатов геоботанических исследований долины р. Оки в Московской губернии в 1923—1927 гг. «Работы Окской биологической станции в городе Муроме», том III, № 2—3.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука».

Серебряков И. Г. 1954. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях. «Уч. записки МГПИ им. В. П. Потемкина», т. XXXVI, вып. 2.

Серебрякова Т. И. 1956. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов ср. Оки. «Уч. Записки МГПИ им. В. И. Ленина», т. XCVII.

Травин И. С. 1941. Красный клевер, М., «Сельхозгиз».

Терехова А. Ф. 1956. К изучению корневой системы красного клевера. «Бот. журн.», № 4.

Федоров М. В. 1955. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз.

Флеров А. Ф. 1908. Окская флора. М.

Шенников А. П. 1942. Луговедение. Л., изд. ЛГУ.

Шитт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодводства. М., «Сельхозгиз».

Щенкова М. С. 1954. Популяции лугового клевера в естественных условиях и культуре. «Тр. Коми фил. АН», № 2.

Хорошайлов Н. Г. 1952. Местные сорта красного клевера, М., Сельхозгиз.

Ювенская, Любская А. Ф., Формаковская О. Ф. 1935.

Пойма, как пастбищное угодие. «Сенокосы и пастбища». М.

«Кормовые травы», М. ВИК М., Сельхозгиз. 1956. «Луговодство в поймах рек». М., Сельхозгиз, 1953, «Руководство по апробации с/х культур. Под ред. Н. И. Вавилова. М., Сельхозгиз. 1938.

---

М. А. Гуленкова

## ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ У ЛЯДВЕНЦА РОГАТОГО В ПРЕДГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД

Лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus* L.) из семейства бобовых (Leguminosae) является ценным кормовым растением, изучению биологии и кормовых достоинств которого посвящена большая литература (М. Ф. Зазоев, 1937; И. М. Куприянов, 1939; И. В. Ларин и др., 1951; Н. В. Егарёва, 1953; Б. Н. Абесадзе, 1956; С. В. Африкян, 1957; И. С. Михайловская, 1967 и др.).

Наши исследования затрагивают вопросы побегообразования у лядвенца рогатого в первый год его жизни в условиях культуры. Работа проводилась на агробиологической станции МГПИ им. В. И. Ленина близ деревни Костино Пушкинского района Московской области. Для наблюдений был использован материал, выращенный из семян, собранных с дикорастущих форм, произрастающих близ биостанции.

Почвы опытного участка суглинистые, кислые. Посевы были проведены 19 мая на делянках с предварительным внесением удобрений и извести. Минеральные фосфатные, калийные и азотные удобрения вносили из расчета 60 кг на га действующего начала. При этом были использованы гранулированный суперфосфат, хлористый калий и азотнокислый амоний. Навоз вносили из расчета 20 т на га, известь — 2 т на га. Семена заделывали на глубину 2 см при междурядье в 15 см.

Прорастание семян лядвенца начинается с появления главного корня (единично на 4—5-й день, чаще — на 6—7-й день) и последующего его углубления. Семядоли раскрываются над землей на 7—12-й день. Прополка и рыхление почвы в междурядьях способствовали более дружному появлению всходов. Но все же нужно отметить растянутость в прорастании семян, и новые растения были отмечены на делянке на 20—25-й день после посева. Абесадзе Б. Н. (1956), ссылаясь на работы С. С. Шаина, указывает, что прорастание семян у лядвенца может продолжаться на второй и третий год после посева. Скарификация значительно повышает всхожесть семян в первый год.

Разновременное появление проростков, видимо, сказалось в определенной мере на неодинаковой степени сформированности побегов в первый вегетационный период у разных экземпляров. Так, в сборах, проведенных через 25 дней после посева, были отмечены растения в фазе семядолей и растения, у которых уже развернулись один-два первых листа. При более поздних сроках описания разница в степени сформированности особей была более разительной. Но здесь уже сказывались не только сроки прорастания, но целый ряд других, прямых и косвенных, факторов, действующих в период развития растения, а также и на предшествующие поколения и определяющие состав популяции (Е. Н. Синская, 1939; В. А. Королева, 1948; Н. Н. Глушченко, 1953; В. Н. Савин, 1955, 1957; Г. Л. Паламарчук, 1957 и др.). Учитывая тот факт, что растения, высеянные в одно время, формируются и развиваются по-разному, при периодических описаниях брали растения, средние для данных условий; они составляли и основную массу в посевах. Попутно отмечали другие, возможные случаи.

К середине июня, то есть через 25 дней после посева, у большинства экземпляров лядвенца на исследуемом участке отмечено наличие одного, после семядолей, зеленого листа. По морфологии он отличался от более поздних листьев тройчатой формой. В верхушечной почке заложено 3—4 листовых зачатка. Видимых почек в пазухах семядольных листьев и следующего листа еще нет. Но при анатомических исследованиях поперечных и продольных срезов в области прикрепления семядолей к стеблю можно видеть одну, чаще две сериальные почки в пазухе каждой семядоли. Положение семядолей не строго супротивное; они обычно несколько сдвинуты в одну сторону, где сростаются основаниями своих черешков. После появления почек на семядольном узле последние некоторое время остаются незаметными, так как скрыты основанием черешка семядоли, плотно прилегающего к оси. Главный корень углубляется на 15—20 см и ветвится до корней второго порядка. Заражения клубеньковыми бактериями еще нет.

В десятых числах июля растения переходят к кущению: образуются побеги второго порядка из почек, заложенных в пазухах семядолей. На смену раскрывшейся почки рядом, на том же узле, закладывается новая, третья, почка. Там, где кущения нет, в пазухе каждой семядоли в большинстве случаев пока сохраняются две почки.

Несколько позднее, а иногда и параллельно с побегами кущения, разворачиваются листья побегов обогащения. Главная ось вытягивается до 12—17 см. Вдоль побега насчитывается до 9 листьев и в верхушечной почке — 5—7 листовых зачатков. Все листья зеленые, за исключением семядолей, которые уже засохли и в большинстве случаев отпали. Первый зеленый лист на главной оси прикрепляется на расстоянии 2—3 см от семядолей. Ги-

погодий на летних побегах возобновления вытягивается на 1—2 см. Но чем позже раскрывается почка, тем ниже прикрепляется на оси первый лист, и у осенних побегов 1—3 нижних листа имеют характер низовых листьев, расположенных сближенно в основании побега. Место прикрепления листа и его уровень по отношению к почве определяют и местоположение почек возобновления, развившихся в пазухе этого листа.

Два-три нижних листа на главной оси имеют тройчатую форму, выше расположенные листья состоят из пяти долек, три из которых прикреплены к верхней части общего черешка, а две доли сдвинуты ближе к основанию листа. Каждая долька сложного листа имеет свой черешок. Согласно М. Ф. Зазоеву (1937), И. В. Ларину и др. (1951), М. Л. Невскому (1952), А. Г. Еленевскому (1969) и др. у лядвенца лист сложный, тройчатый с двумя прилистниками. Другие авторы считают, что лист у лядвенца сложный, пятилисточковый (Ч. В. Пайпер, 1930; А. А. Гроссгейм, 1952; Л. А. Куприянова, 1945; В. П. Голосков, 1961; П. Ф. Маевский, 1964 и др.).

Главный корень у растений, собранных в июле, хорошо выражен, но диаметр его в основании не превышает 2—2,5 мм. Боковые корни нитевидные, ветвятся до корней третьего порядка. Клубеньки развиваются и на главном и на боковых корнях. М. Ф. Зазоев (1937), Н. В. Егарева (1953), О. С. Чуенкова (1954) отмечают клубеньки у лядвенца только на боковых корнях.

У более мощно развитых экземпляров к указанному сроку (середина июля) отмечено заложение соцветий в пазухе 14—15 листа главной оси. Наиболее плохо развитые экземпляры лядвенца к середине июля достигли 5—7 см, несут 4—5 листьев вдоль стебля и до 5—6 зачаточных листьев в верхушечной почке. К ветвлению они еще не перешли. Клубеньки только на корнях второго порядка.

В двадцатых числах июля на главном побеге, начиная с 14—15-го узла, и к концу указанного месяца на ряде побегов второго порядка, начиная с 8—10 узла, формируются соцветия. Средняя высота растений к этому периоду достигает 25 см; побеги второго порядка вытягиваются до 10—18 см. Из пазушных почек семядоль (будем условно их называть «семядольными» почками) вытягиваются новые (1—2) побеги, а на смену им закладываются почки. Так что к концу июля — началу августа в пазухе семядоли насчитывается 1—2—3 побега плюс 1—2 почки. Из почек, расположенных на удлиненной части побега вытягиваются побеги обогащения. Наиболее мощные из них, как правило, развиваются из почки нижнего узла, но выше, вдоль главного побега, наблюдается чередование более и менее развитых побегов.

В первой декаде августа на отдельных побегах обогащения отмечено начало заложения соцветий, начиная с 7—9 узла. Дли-

на побегов второго порядка — до 18 см. Отдельные экземпляры лядвенца в первых числах августа перешли к цветению; массовое цветение началось в середине августа.

Корневая система к началу августа представлена ярко выраженным главным корнем, достигающим в диаметре 0,2—0,3 см близ зоны кущения. Боковые корни в большинстве случаев нитевидные, ветвятся до корней третьего-четвертого порядка. В отдельных случаях имеет место начало утолщения боковых корней и самые мощные из них достигают в диаметре 0,5 мм. Клубеньки развиваются как на корнях первого, так второго и третьего порядков. На главном корне они более крупные, чем на боковых корнях.

В начале сентября значительное количество экземпляров лядвенца приступило к плодоношению, хотя цветение еще продолжалось. Отдельные цветущие экземпляры были зарегистрированы и в конце сентября.

В сентябре была полностью отпрепарирована корневая система лядвенца. При этом обнаружилось, что в большинстве случаев растение имеет ярко выраженный главный корень, углубляющийся в среднем до 60—70 см. Близ зоны кущения главный корень достигает в диаметре 0,3—0,5 см. Боковые корни сосредоточены главным образом в пределах верхних 20—25 см. Отдельные из них на расстоянии 3—7 см от основания главного корня отходят от последнего почти под прямым углом и нарастают несколько в горизонтальном направлении, а потом также углубляются в почву. От них в горизонтальном или несколько наклонном направлении отходят корни следующего порядка. Таким образом, корневая система лядвенца захватывает значительный объем почвы и диаметр распространения боковых корней равен 35—50 см. Ряд боковых корней (до 7), в том числе боковые корни, нарастающие в горизонтальном направлении и образующие с главным корнем как бы «основной скелет» подземной системы растения, к концу первого вегетационного периода утолщаются в диаметре до 0,5—1,0 мм. Другие корни, и их гораздо больше, остаются нитевидными и благодаря ветвлению до корней четвертого порядка образуют густую сеть корешков, пронизывающих почву.

Образование новых побегов у лядвенца, начавшееся в июле, продолжалось до заморозков. В середине октября в пределах экземпляра насчитывалось до 20—25 (30) побегов возобновления второго, третьего и четвертого порядков. Размеры их и степень сформированности и развития неодинаковые. Среди побегов второго порядка отмечены: летние побеги (июль — август), плодоносящие и вегетативные — до 18—40 см, с сохранившимися зелеными листьями (за исключением засохших и отпавших листьев 2—4 нижних узлов); летне-осенние побеги (конец августа — сентябрь) — вегетативные, достигающие 6—11 см, с 10—12 зелеными листьями; осенние побеги (вторая половина сен-

тября — октябрь) — с 3—8 зелеными листьями; или почки только тронулись в рост, но зеленых листьев еще не развернули. Последние обычно расположены под землей или — на уровне земли. В них насчитывается до 8 листовых зачатков.

Побеги третьего порядка, развившиеся из почек нижних узлов побегов второго порядка, вытягиваются до 0,2—11 см; одни из них несут зеленые листья в числе 2—7; другие — таковых не имеют. В верхушечной почке зеленых побегов насчитывается до 6—7 листовых зачатков. В почках, тронувшихся в рост, но не раскрывших зеленых листьев, насчитывается до 8 листовых зачатков. Начало появления побегов третьего порядка было отмечено уже в конце августа.

Побеги четвертого порядка, осенние, вытягиваются до 2,5—3 см, несут до двух зеленых листьев. Помимо последних имеются также тронувшиеся в рост почки с 7—8 листовыми зачатками, в пазухах которых закладываются почки следующих порядков.

подавляющее большинство побегов исследуемого лядвенца имеют ортотропное направление роста, исключая небольшой угол наклона в их основании. Таким образом, в первый год жизни у лядвенца наблюдается прямостоячая форма куста. Но в отдельных случаях осенью были отмечены плагиотропные побеги с приподнимающейся верхушкой. Иногда основание этих побегов было погружено в почву. Пазушные почки, расположенные на этом участке побега, в октябре вытягиваются до 0,6 см и нарастают в горизонтальном направлении. Таким образом, несмотря в целом на прямостоячую форму куста, уже в первый год жизни лядвенца появляются элементы, определяющие в будущем его раскидистую форму. По наблюдениям М. Ф. Зазоева (1937), форма куста лядвенца часто определяется со второго года жизни.

Одно из положительных свойств лядвенца заключается в способности его обильно куститься и сохранять зеленые побеги до поздней осени, что удлиняет сроки его пастбищного использования. Под снег лядвенец уходит с зелеными листьями. Наблюдения показали, что и в декабре у растения сохраняются зеленые листья и на побегах обогащения, оказавшихся под снегом. Прекращение роста у лядвенца, видимо, связано с понижением температуры, и на зимний период растение переходит в вынужденный покой. Экземпляры, перенесенные в лабораторные условия в октябре, ноябре и декабре продолжали свой рост и кущение. К цветению в лабораторных условиях при недостаточном освещении лядвенец не перешел.

Зона кущения лядвенца к зимнему периоду оказывается погруженной в почву. Вытягивающая роль корней начинает проявляться еще в летний период. Как уже выше отмечалось, прорастание у лядвенца надземное. К началу кущения (июль) семена оказываются на уровне почвы или немного выше (0,5 см). Почки, расположенные в пазухах семян, определяют весь

«резерв» зоны кушения. В августе они погружены в почву. В конце сентября — октябре в почве оказывается и эпикотиль и нередко следующие за ним междуузлия, а также первое междуузлие летних побегов кушения второго порядка и укороченная часть летне-осенних и осенних побегов второго и следующих порядков. Таким образом, значительное количество почек возобновления на побегах разных порядков оказывается к зиме скрытым в почве. Это определяет их лучшую сохранность в случае неблагоприятной зимовки. М. Ф. Зазоев (1937), описывая лядвенцы, выращенные на Краснодарской селекционной станции, указывает, что почки возобновления в первый год жизни растения располагаются обычно на уровне поверхности почвы. Согласно данным, полученным в условиях Московской области, почки возобновления к концу первого года жизни лядвенца располагаются как на уровне поверхности земли, так и в почве. Начало побегам кушения могут дать почки второго порядка, развившиеся в пазухах семядоль; почки первого (и нередко второго) узла на главной оси, почки первого и второго узлов летних побегов возобновления, почки укороченной части летне-осенних и осенних побегов второго, третьего и четвертого порядков, почки удлиненной части приподнимающихся побегов. К тому же в пределах каждого узла может быть несколько почек (от 2—3 до 5—6). И при благоприятных условиях произрастания в пределах куста лядвенца при полном его развитии, согласно литературным данным, насчитывается до 600—700 побегов (И. М. Курьянов, 1939; Б. Н. Абесадзе, 1956 и др.). Придаточных почек (о которых пишет Н. А. Мухина, 1956), заложенных не в пределах листового узла у лядвенца обнаружено не было.

Под снегом осенние побеги кушения сохраняются зелеными. В конце апреля начинают разворачиваться новые листья. Побеги в этот период прижаты к земле, и ортотропное положение принимает только верхушечная почка. В течение мая побеги интенсивно нарастают и вытягиваются до 30—35 см, но в основании они несколько полегают, чем определяется рыхлая форма куста у лядвенца второго года жизни. Наряду с восходящими побегами есть и прямостоящие, в частности, из почек в основании полегающих побегов.

Наблюдения, проведенные за растениями, выращенными на неудобренных и неизвесткованных участках, показали, что в данных условиях рост лядвенца оказывается более замедленным. Первые побеги кушения, начало которым дали семядольные почки, появились только в августе — начале сентября. Два-три нижних листа на этих побегах имели в большей или меньшей степени редуцированные листовые пластинки. Недоразвиваются листья первых одного-двух узлов и у выше расположенных побегов II порядка. К началу сентября главный побег достигает 13—17 см высоты, на нем разворачивается 12—16 листьев, из которых нижние два-три, реже пять, тройчатосложные;

В верхушечной почке заключено 5—6 листовых зачатков. Более крупные побеги обогачения и кущения имеют 8—9 листьев; возможно появление побегов обогачения следующего, третьего порядка. Главный корень у основания не превышает в диаметре 0,3 см; боковые корни тонкие, нитевидные, ветвятся до четвертого порядка. Наиболее мощные из корней второго порядка достигают в диаметре 0,3—0,4 мм. Семядольный узел погружен в почву на глубину 1,3 см.

В середине октября отмечено большое количество озимых побегов возобновления (до 10—17), начало которым дали почки семядольного и следующих одного-двух узлов главного побега. Озимые побеги второго порядка в освою очередь ветвятся и образуют побеги третьего и единично четвертого порядков. Значительное количество почек возобновления погружено в почву.

К цветению растения в первый год не перешли. На следующий год они зацвели в июне.

Таким образом, изучение процессов формообразования у лядвенца в первый год его жизни показывает, что в благоприятных условиях произрастания (в опытах таковые были определены внесением под посевы растения минеральных и органических удобрений и извести) растение в первый год переходит к цветению и плодоношению; в условиях более бедного почвенного питания цветение у лядвенца наступает только на второй год. На суходольном лугу (Московская область, Истринский район), по данным И. С. Михайловской (1967), лядвенец зацветает на второй год, хотя единичные экземпляры могут переходить к цветению уже в первый год. Сравнение данных, полученных для лядвенца в культуре и в природе показывает, что для изучаемого вида уже в начале онтогенеза характерны высокие темпы развития. Изучение И. С. Михайловской (1967) большого жизненного цикла лядвенца показало, что и на нисходящей части жизненного пути растение сохраняет способность к образованию репродуктивных органов и постгенеративный период оказывается практически не выраженным. Сопоставляя индивидуальный ход развития лядвенца с выделенными Т. И. Серебряковой (1971) типами большого жизненного цикла у цветковых растений (I — растянутый жизненный цикл поликарпика с хорошо выраженными виргинильным и сенильным периодами; II — жизненный цикл многолетнего монокарпика; III — жизненный цикл поликарпика с сокращенным виргинильным периодом и судя по приведенным кривым — с выраженным сенильным периодом. — М. Г., IV — жизненный цикл однолетника) прибавить пятый, к которому отнести многолетние поликарпические растения с сокращенным виргинильным и слабо выраженным сенильным периодом.

Наблюдения над лядвенцем в условиях культуры позволили наметить ряд возрастных периодов в морфогенезе растения до первого его цветения.

Первый период. Растение характеризуется наличием главного удлинённого побега, несущего зелёные семядоли, сменяющиеся выше сложными тройчатыми листьями, число которых равно двум или трем, иногда пяти. В подземной сфере развивается система главного корня.

Второй период. Растение характеризуется наличием главного удлинённого побега, на котором выше зелёных листьев с тремя листочками разворачиваются пятичленные листья. В подземной сфере происходит дальнейший рост главного корня, образование и рост боковых корней.

Семядольный узел в результате контрактильной деятельности корня оказывается на уровне почвы или немного приподнят (0,5 см).

Выделенные два первых периода в онтогенезе лядвенца соответствуют периоду формирования одностебельного растения по классификации возрастных периодов Т. И. Серебряковой (1961).

Третий период. В надземной части разворачивается серия вегетативных побегов, благодаря кущению растения и образованию побегов обогащения. Семядольные листья подсыхают в подземной сфере; хорошо выражен главный корень, от которого отходят тонкие боковые корни, ветвящиеся до III порядка. Семядольный узел затягивается в почву.

Четвёртый период. Растение вступает в генеративную фазу развития. Первым к цветению переходит главный побег; соцветия-зонтики как боковые образования закладываются на главной оси, начиная с 14—15 узла. Несколько позднее появляются цветки на побегах следующего порядка.

В пределах системы главного корня утолщаются отдельные боковые корни.

Образование новых побегов, начавшиеся у лядвенца в июле, продолжается до поздней осени.

Основа главного побега и базальные участки побегов кущения погружены в почву.

Выделенные периоды соответствуют этапам возрастных состояний растений, описанных Т. А. Работновым (1950, 1964 и др.).

1. Проростки — одностебельные растения с семядольными и тройчатыми листьями.

2. Ювенильные особи — одностебельные растения с тройчатыми и пятилисточковыми листьями.

3. Вегетативные взрослые растения — двух или многостебельчатые растения.

4. Генеративные растения — растения перешедшие к цветению.

Выделение возрастных состояний у *Lotus corniculatus* L, произрастающего на суходольном лугу, было проведено И. С. Михайловской (1967).

Изучение большого жизненного цикла растения позволяет получить материал по становлению его жизненной формы в процессе индивидуального развития. По данным И. С. Михайловской (1967), у лядвенца на протяжении онтогенеза функционирует главный корень. И только лишь у стареющих генеративных особей возможно отделение партикул, сохраняющих свою жизнеспособность за счет боковых или придаточных корней.

Поэтому по жизненной форме *Lotus corniculatus* L. может быть охарактеризован как многолетнее стержнекорневое растение (Г. Н. Высоцкий, 1915; Л. И. Казакевич, 1922).

Накопление материала по изучению стержнекорневых травянистых растений разными авторами позволило увидеть неоднородность данной группы растений, что привело к необходимости выделения растений, отличных по форме и размерам корней и прежде всего длине главного корня (Е. М. Лавренко, 1935; И. Г. Серебряков, 1962, 1964; В. Н. Голубев, 1962; Г. М. Зозулин, 1959; И. В. Борисова, 1961 и др.). С учетом структуры каудекса и числа одновременно вегетирующих побегов И. В. Борисова (1961) и И. Г. Серебряков (1962, 1964) в данной группе растений различают одноглавые и многоглавые стержнекорневые многолетники. Большое внимание при характеристике стержнекорневых отводится структуре их побегов (В. Н. Голубев, 1960; И. Г. Серебряков, 1962, 1964; Л. Е. Гатцук, 1967; А. Н. Изотова, 1968; Л. Н. Дорохина, 1969; Т. Д. Михайлова, 1970 и др.).

В ходе онтогенеза лядвенца рогатого с учетом числа и характера его побегов можно отметить смену одной жизненной формы другой по мере перехода растения из одного возрастного состояния в другое. На ранних этапах индивидуального развития лядвенец может быть охарактеризован как стержнекорневое однодлиннопобеговое растение (первый и второй периоды онтогенеза).

С переходом растения к кущению и образованию побегов возобновления второго порядка начинает формироваться одноглавое стержнекорневое растение с небольшим количеством надземных удлинненных побегов.

Обильное кущение растения, приводящее к образованию побегов разных порядков за счет разветвления почек не только на главной оси, но и ее ответвлениях, обуславливает формирование многоглавого стержнекорневого длиннопобегового растения. Одновременно вегетирует несколько — много побегов. Подобного рода растения М. А. Дмитриев (1948) назвал кустовыми травами.

Характеристика жизненной формы в каждый отдельный период онтогенеза растения нам представляется целесообразной,

ибо полученные данные могут быть использованы при сравнении разных растений с целью выявления хода морфологических перестроек в ряду близкородственных видов и установления путей эволюции жизненных форм.

Те морфологические преобразования, которые претерпевает растение на начальных этапах своего онтогенеза, определяют ход становления окончательной жизненной формы, которая оказывается характерной для растения на большем протяжении его жизненного цикла и которую мы принимаем, как основную жизненную форму для данного вида в конкретных условиях его произрастания. С этой точки зрения лядвенец рогатый может быть охарактеризован как многоглавый стержнекорневой поликарпик с ортотропными и анизотропными моноциклическими озимыми и яровыми удлинненными побегами, возобновляющимися базисимподиально.

Указывая на наличие у лядвенца удлинненных, или длинных, побегов с четко выраженными междуузлиями (Варминг, 1918; В. Н. Любименко, 1923 и др.), отметим и некоторые различия в их организации. Главный побег, развивающийся из верхушечной почки зародыша семени, является удлинненным, с четко выраженными междуузлиями на всем протяжении; имеет только зеленые листья. Длина эпикотила равна 2—3 см. Структура побегов второго и следующего порядков в известной мере обусловлена длительностью пребывания в «покоящемся» состоянии почки и сроками ее прорастания. Поэтому побеги могут иметь или только зеленые листья или зеленые и чешуевидные. Чем раньше (при весеннем посеве) раскрывается боковая почка, тем меньше число листьев имеет характер низовых или таковые вообще отсутствуют, и первый листовый зачаток почки (предлист) разворачивается в нормальный зеленый лист. При раннем раскрытии почек и образовании летних побегов кушения и обогащения уже первые листья на побеге разделены более или менее вытянутыми междуузлиями и предлисту предшествует ясно выраженный гипоподий. При более позднем раскрытии почек (в летне-осенний и особенно осенний период) нормальным зеленым листьям предшествуют листья с недоразвитыми или редуцированными пластинками и первые междуузлия оказываются более или менее сближенными. На побегах обогащения при позднем раскрытии почек до минимума укороченным оказывается гипоподий и уменьшаются следующие междуузлия. Побеги имеют вид укороченных.

Таким образом, осенние побеги имеют более сближенные узлы, чем летние побеги.

Выявление разнотипных побегов у одного и того же растения может быть полезным при установлении морфогенетических связей с другими близкородственными видами, отличающимися друг от друга структурой их побегов. Эффективность использования данных по морфологии побегов для установления

пути эволюции жизненных форм в пределах таксона прекрасно продемонстрирована в работе А. Н. Изотовой (1970). К сожалению, автор сравнила структуру побегов однолетних пажитников только с побегами взрослых многолетних *Trigonella*. Не менее интересно было бы сравнение побега однолетнего растения с первыми побегами многолетнего. Структура побегов у рассматриваемых Изотовой многолетних пажитников, так же как и лядвенца, не остается одинаковой в процессе онтогенеза растения: побег первого порядка удлиненный, без укороченного участка в основании и имеет только зеленые листья; побеги взрослых особей растений удлиненные, с укороченным участком в основании и с листьями низовой и срединной формаций.

Смена в онтогенезе побегов кущения, несущих только зеленые листья, на побеги с листьями низовой и срединной формаций, может, вероятно, рассматриваться как адаптивный признак, обусловленный геофиллией. Благодаря погружению в почву части побегов с почками возобновления обеспечивается большая стойкость растения к неблагоприятным воздействиям среды (Н. В. Колушева, 1937; Л. Н. Крюкова, 1958, 1965 и др.), а также повышается его побегообразовательная способность (А. М. Дмитриев, 1948; В. Н. Голубев, 1956 и др). Глубина погружения зоны кущения у лядвенца увеличивается с возрастом (С. В. Африкян, 1957).

Количество почек возобновления у изучаемого растения определяется числом узлов на побегах, слагающих каудекс, количеством почек (2—5) в пределах узла и их ветвлением (Г. М. Денисова, 1953, 1963; М. А. Борисова, 1954; И. С. Михайловская, 1967 и др.). Наличие нескольких почек в пределах узла в зоне кущения и на удлиненной части побега обеспечивает обильное ветвление растений и накопление зеленой массы. Применение агротехнических мероприятий способствует большему раскрытию почек и образованию побегов кущения и обогащения.

## ЛИТЕРАТУРА

Абесадзе Б. Н. 1956. Лядвенец рогатый и его культура в районах западной Грузии.

Африкян С. В. 1957. Лядвенцы Армянской ССР и их биолого-экологическая характеристика.

Борисова И. В. 1961. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов северного Казахстана. «Тр. Ботанич. института им. В. Л. Комарова. Геоботаника», в. 13.

Борисова М. А. 1954. Побегообразование и ритм сезонного развития северостепных растений. Дисс. М.

Высоцкий Г. Н. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. «Труды по прикладной ботанике», том VIII.

Гатцук Л. Е. 1967. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. LXXII, вып. 3.

Глуценко Н. Н. 1953. Свойства потомства ворсянки и тмяна в зависимости от места формирования семян в кустах. «Общая биология», № 2.

Голосков В. П. 1961. Флора Казахстана, V. Алма-Ата.

Голубев В. Н. 1956. О биологическом значении геофиллии у травянистых растений. «Ботан. журн.», № 2.

Голубев В. Н. 1960. К вопросу о классификации жизненных форм. «Тр. Центрально-Черноземн. гос. заповедника», вып. 6. Курск.

Голубев В. Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. «Тр. Центрально-Черноземн. гос. заповедника», вып. 7. Воронеж.

Гроссгейм А. А. 1952. Флора Кавказа, том V. М. Л.

Денисова Г. М. 1953. Побегообразование и ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины. Дисс. М.

Денисова Г. М. 1963. К биологии побегообразования у некоторых кормовых бобовых растений. «Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР», 51.

Дмитриев А. М. 1948. Луговое хозяйство с основами луговедения. Сельхозгиз.

Дорохина Л. Н. 1969. Жизненные формы и эволюционные отношения в подрode *Dracunculus* Bess рода *Artemisia* L. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. LXXIV, в. 2.

Егарева Н. В. 1953. Лядвенец рогатый как кормовое растение в условиях Ленинградской области. Автореферат дисс. Л.

Еленевский А. Г. 1969. Определитель растений Павловской слободы по вегетативным органам. М.

Зазоев М. Ф. 1937. Лядвенец рогатый. «Тр. Краснодарской селекц. станции», 2. жц.

Зозулин Г. М. 1959. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. «Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника», V.

Изотова А. Н. 1968. Структурно-морфологические особенности двух представителей секции *Ellipticae* Boiss. рода *Trigonella* L. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. LXXIII, в. 6.

Казакевич Л. И. 1922. Материалы к биологии растений юго-востока России. «Изв. Саратов. обл., с.-х. опытн. ст.», т. III, вып. 2—3.

Колушева Н. В. 1937. К материалам по интродукции дикорастущих кормовых трав. «Тр. Киргизского института животноводства», в. 3.

Королева В. А. 1948. Биологический анализ популяций кок-сагыза. «Тр. по прикладн. ботанике, генетике и селекции», т. 28, № 1.

Крюкова Л. Н. 1958. К вопросу об эволюции геофиллии растений. «Ботан. журн.», № 3.

Крюкова Л. Н. 1965. Погруженные в почву коронки *Medicago sativa* L. в связи с ее ростом и развитием. «Ботан. журн.», № 11.

Куприянов И. М. 1939. Внимание лядвенцу. «Советская агрономия», № 10—11.

Куприянова Л. А. 1945. Род *Lotus*. «Флора СССР», том XI.

Ларин И. В., Ш. М. Агабабян, Т. А. Работнов, А. Ф. Любская, В. К. Ларина, М. А. Касименко. 1951. Кормовые растения сенокосов и пастбищ. СССР. М.—Л.

Лавряко Е. М. 1935. Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов нижнеднепровских песков. Пробл. растениеводческого освоения пустыни.

Любименко В. Н. 1923. Курс общей ботаники. Берлин.

Маевский П. Ф. 1964. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.

Михайлова Т. Д. 1970. Биоморфологические особенности *Astragalus glycyphyllus* L. «Бюлл. МОИП, отд. биол. т. LXXV, в. 5.

Михайловская И. С. 1967. О возрасте особей популяций *Lotus corniculatus* L. «Ботан. журн.», № 3.

Мухина Н. А. 1956. Изучение лядвенца рогатого различного географического происхождения в условиях Ленинградской области, и пути его использования. Автореферат дисс.

Невский М. Л. 1952. Флора Калининской области, 2. Калинин.

Паламарчук Г. Л. 1957. Изменение качества семян в зависимости от местоположения на растении. «Бюлл. Главн. Ботанич. сада АН СССР», в. 29.

Пайпер Ч. В. 1930. Многолетние кормовые травы и их культура. Сельхозгиз.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Труды Ботанич. института им. В. Л. Комарова АН СССР. Геоботаника», в. 6.

Работнов Т. А. 1964. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. «Полевая геоботаника», III.

Савин В. Н. 1955. Изменение популяций кок-сагыза в зависимости от сроков созревания семян. «Вестник ЛГУ», № 10.

Савин В. Н. 1957. К характеристике морфологических групп. «Вестник ЛГУ», № 3.

Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. «Полевая геоботаника», III.

Серебрякова Т. И. 1961. О формировании куста у овсяницы луговой в первый год жизни. Морфогенез растений, т. I. М.

Серебрякова Т. И. 1971. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. LXXVI, в. 1.

Синская Е. Н. 1939. Проблема популяций у высших растений. «Успехи современной биологии», № 3.

Чуенкова О. С. 1954. Биологические особенности новой кормовой культуры — лядвенца рогатого. «Тр. Саратовского зооветеринарного института», т. V.

*А. Р. Марвеев, Т. П. Шуман*

## **ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КОРНЕЙ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ (*Phleum pratense* L.) В БОЛЬШОМ И МАЛОМ ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ**

Одновременно с развитием и постепенно идущим старением надземных органов растений происходит формирование и старение корневой системы. По вопросу о продолжительности жизни корней злаков и их старения в литературе имеется несколько точек зрения. Одни считают, что корни отплодоносивших побегов многолетних луговых и степных злаков, и тимофеевки в частности, живут лишь до вступления зимы. Р. Ю. Рожевиц (1937), J. H. Stuckey (1941) подразделяют многолетние злаки на две группы — с однолетними корнями, куда они относят тимофеевку луговую, овсяницу луговую и др., и с многолетними корнями — мятлик луговой, ежу сборную и др. В. Р. Вильямс (1915, 1922, 1936, 1948) и M. W. Evans (1972), например, считали, что корни тимофеевки луговой не многолетни и период жизни всех корней побега длится часть одного сезона и часть следующего. На основе изучения физиологической активности ферментов корней овсяницы луговой А. Р. Чепикова (1942) и тимофеевки луговой (1948) приходит к выводу, что у старых особей (с 6-летнего возраста) корни плодоносящих побегов остаются живыми или живут до весны следующего сезона вегетации, а у молодых (с 2-летнего возраста) — до осени следующего года. К такому выводу А. Р. Чепикова пришла на основании наблюдений за изменением цвета и прочности на разрыв корней и изучения активности каталазы и набухания биокolloидов тканей гаплогорма (то есть частей побега, а не корней).

Изучаемые этими авторами внешние признаки не характеризуют отмирание собственно корней, и поэтому полученные данные могут служить лишь иллюстрацией процессов старения (Сабинин, 1963; Казарян, 1969; Рубин, 1971; Гупало и Скрипчинский, 1971), но не длительности жизни корней. С. П. Смелов (1947, а, б) также считает, что корни побега злаков остаются живыми до лета следующего вегетационного периода.

В последнее время появляется все большее количество работ, в которых приводятся убедительные доказательства, что корни многолетних злаков остаются жизнедеятельными свыше одного года. Н. К. Татариновой (1961) впервые удалось, сочетая морфологические и радиоизотопные методы, показать физиологическую деятельность корней и зон кущения побегов тимофеевки луговой. Она убедительно доказала, что корни трехлетнего возраста, внешне «мертвые», по существу жизнеспособные и физиологически деятельные. Путем кольцевания корней или фиксирования порядка и времени отмирания побегов различные авторы отмечали многолетние корни у ряда видов злаков: Т. А. Jefferies (1916), J. Stoddart (1935) — у ковыля, бородача вильчатого и др., J. E. Weaver and E. Zink (1946) у костра безостого, пырея трещчатого, И. Г. Серебряковым (1952) у лесных злаков, Н. А. Соловьевой (1958) у пырея, канареечника, З. И. Персиковой (1959, б) у щучки корня третьего, а белоуса—пятого года жизни. Подобные наблюдения для злаков имеются у J. H. Stuckey (1941), J. E. Weaver and E. Zink (1946), В. В. Скрипчинского (1955, 1956), А. Kullmann (1957, цит. по Михайловской, 1965), А. В. Замотаевой (1967), Н. К. Татариновой (1961), Т. И. Серебряковой (1964), С. П. Смелова (1966), D. F. Westlake (1968) и др.

Изучение длительности жизни корней только морфологическими методами односторонне и неполно.

Были также попытки проследить возрастные изменения анатомического характера, происходящие в корневой системе (Рудакова-Ногтева, 1955; Добрынин, 1955, 1969; Михайловская, 1965). М. Н. Рудакова-Ногтева (1955), опираясь в основном на представления В. Р. Вильямса (1948<sup>1</sup>) о том, что корневая система генеративных побегов отмирает под зиму, отметила возрастные изменения, которые происходят при превращении всасывающей зоны корня в проводящую. Она установила, что со старением происходит отмирание и слущивание коровой паренхимы. Проводящая зона корня будет представлять собой центральный цилиндр, с прикрытой эндодермой и одним-тремя самыми внутренними слоями коровой паренхимы, это говорит о том, что корень первого порядка еще живой и физиологически деятельный. Однако М. Н. Рудакова-Ногтева не выделяет корни разного возраста и не выделяет группы корней по их морфолого-анатомическим особенностям. Г. М. Добрынин (1955) сделал попытку выяснить некоторые изменения в анатомической структуре корней луговых злаков и тимофеевки в том числе. Г. М. Добрынин отметил (1969), что внутри многослойной первичной коры (судя по опубликованным рисункам, изучались толстые корни) имеются увеличенные клетки, которые образуют кольцо недалеко от центрального цилиндра. Эти увеличенные

<sup>1</sup> Те же мысли были высказаны В. Р. Вильямсом в 1915, 1922 и 1936 гг.

клетки разрушаются первыми, что приводит к сбрасыванию наружных слоев первичной коры. Таким образом, Г. М. Добрынин отметил лишь отдельные признаки начала отмирания толстого корня. И. С. Михайловская (1965) проследила возрастные анатомические изменения особей тимофеевки луговой с опытов Н. К. Татариновой, тем самым дополнив и продолжив эти исследования. И. С. Михайловская приводит сравнение анатомического строения толстых корней и корневищ первого и третьего года жизни тимофеевки луговой в условиях посева на суходольных участках. В результате исследования И. С. Михайловская пришла к выводу, что корни и корневища тимофеевки луговой сохраняются живыми три-четыре года и что процесс старения корня выражается: 1) в отмирании ризодермы и замене ее экзодермисом; 2) сильном утолщении экзодермы; 3) увеличении количества утолщенных и одревесневших клеток паренхимы центрального цилиндра; 4) в побурении и отмирании первичной коры; 5) в разрушении клеток флоэмы и 6) в полной или частичной закупорке сосудов центрального цилиндра.

И. С. Михайловская, к сожалению, не описывает изменений анатомической структуры корней с первого по четвертый год последовательно по годам, а также не выделяет группы корней по их морфолого-анатомическим особенностям.

Нами была сделана попытка выяснить изменения анатомической структуры корней тимофеевки луговой по годам с учетом порядка побегов и морфолого-анатомических групп корней в посевах и в естественных условиях в зависимости от возрастных состояний большого жизненного цикла.

Работа проводилась в Дзержинском районе Калужской области, в Центральной части поймы р. Угры, близ с. Дворцы, в 1965—1969 гг. с мая по октябрь. Исследование выполнено в проблемной биологической лаборатории при кафедре ботаники МГПИ им. В. И. Ленина под руководством проф. А. А. Уранова. Сбор материала проводился нами в центральной пойме р. Угры в естественных условиях и в посевах 1—4-го года жизни особей тимофеевки луговой. У откопанных растений определялось возрастное состояние, затем корни отмывались от почвы и особи фиксировались в 70% спирте. Особи разных групп виргинильного периода, собранные на посевах, закладывались в спирт по 20—30 растений каждого возрастного состояния, а 2—4-летние не более 10 экземпляров. В естественных условиях откапывалось не более 10 растений каждого возрастного состояния. В лабораторных условиях производился подсчет количества корней, отходящих от зон кушения побегов, как вегетирующих, так и отмерших в надземной части. Анатомические срезы корней делались на расстоянии 1 см от зоны кушения. Срезы зарисовывались с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении 600 раз. Возрастные состояния тимофеевки луговой были выделены А. Р. Матвеевым (1968, 1972).

Еще в 1927 году М. W. Evans отмечал полиморфизм придаточных корней. Он выделял длинные не ветвящиеся корни и более короткие с обильным ветвлением. Мы подразделяем придаточные корни тимофеевки луговой на две группы: толстые маловетвящиеся (диаметр корня в среднем 0,82 мм) и тонкие сильноветвящиеся (диаметр корня в среднем 0,46 мм).

Толстые корни обычно имеют ризодермис с большим количеством корневых волосков. Необходимо отметить, что обе группы корней различаются и по анатомическому строению. Эти отличия проявляются главным образом в числе клеток первичной коры: у тонких корней она состоит из 6 слоев клеток, а у толстых из 10—12.

Согласно представлениям Г. М. Пашкова (1951), Н. Jacques-Felix (1957, 1958, 1962) и др., главным корнем злаков является колеориза, а остальные — придаточные: семенные и стеблевые. Это представление о близости колеоризы злаков к корню находит свое подтверждение с функциональной стороны, например, в цитофизиологических исследованиях Т. П. Петровской-Барановой (1971), В. Н. Цингер и Т. П. Петровской-Барановой (1971).

С. П. Смелов и А. Ф. Любская (1940) указывали, что увеличение массы корней происходит в два этапа. Первый этап приходится на фазу кущения; в этот период образуется основная масса корней. Вторым этапом, более коротким, наступает после колосения и продолжается до отмирания генеративных побегов. Образование и углубление корней совершенно правильно связывается с выделенными С. П. Смеловым (1937, 1947, 1951, 1966) периодами кущения злаков: весенним и летне-осенним. Это соответствует и более удачной, на наш взгляд, периодизации малого жизненного цикла, предложенной Т. И. Серебряковой (1971). Она выделяет прегенеративное и постгенеративное кущение. Однако в связи с тем, что побеги растений могут жить разное время до зацветания, мы предлагаем в прегенеративном кущении различать соответственно типам монокарпических побегов<sup>2</sup> (моноциклическому, озимому, дициклическому, трициклическому, полициклическому) — весеннее или летне-осеннее прегенеративное кущение первого, второго и т. д. года жизни материнского побега. Что касается постгенеративного кущения и следующей за ней фазы запасаения и проведения питательных веществ, то их следует, на наш взгляд, разделить на три самостоятельные фазы:

1. Собственно постгенеративное летне-осеннее кущение, которое совершается сразу после цветения или начала отмирания соломины материнского побега, когда часть резервных почек

<sup>2</sup> Этим подразделениям будет соответствовать определенная анатомическая структура корней побегов.

зоны кушения трогается в рост. Эта фаза заканчивается при наступлении зимы.

У тимофеевки луговой, например, можно выделить постгенеративное кушение первого, второго (при развитии из семени) и третьего (чаще) года жизни побега (при развитии побега из боковых почек).

2. Постгенеративное весеннее кушение, которое наступает на следующий, после отмирания подземной части побега, сезон вегетации. В течение этой фазы резервные почки кушения, которые не тронулись в рост осенью, развиваются в побеги весной следующего года. У тимофеевки луговой, например, можно выделить постгенеративное весеннее кушение второго, третьего (при развитии из семени) и четвертого (при развитии из боковых почек) года жизни. У тимофеевки в летний период такие почки уже погибают. По данным С. П. Смелова (1947, а, 1966) резервные, спящие почки способные давать побеги в фазу постгенеративного весеннего кушения 3-го сезона вегетации, составляют у тимофеевки 17% почек. Эта фаза не обязательна для всех побегов. В старом генеративном и сенильном состоянии растения подобные почки не трогаются в рост.

3. Фазу запасаения и проведения питательных веществ и потери жизнеспособности почек. Деятельность базальной части побега в течение этой фазы связана с запасанием и проведением питательных веществ из гапλοкормов или других органов запаса (междоузлий других побегов, корней и др.) в ассимилирующие боковые побеги (Nishimura, 1922; Evans, 1927; Смелов, 1947, 1966) и осуществлением активной всесторонней физиологической связи между побегами разных поколений (Татарина, 1958; Смелов, Татарина, 1958; Татарина, 1961; Смелов, 1966). Резервные спящие почки в эту фазу уже не имеют способности к развитию. Эта фаза начинается с момента потери способности зоны кушения образовывать боковые побеги и кончается отмиранием и перегниванием зоны кушения.

В связи с тем, что появление корней и их старение происходит параллельно развитию побега (малому жизненному циклу), мы изучали анатомическую структуру корней соответственно периодизации малого жизненного цикла.

### Изменения в анатомической структуре корней тимофеевки луговой в посевах

По данным А. М. Овеснова (1966) семена тимофеевки луговой имеют короткий покой. Семена прорастают на третий-четвертый день после посадки по типу культурных растений «дружно, быстро в широкой температурной зоне, при постоянных и переменных температурах». Проростки тимофеевки имеют побеги с двумя-тремя листьями с сохранившейся зерновкой колосомтилем, колеоризой, одним семенным и несколькими стеб-

левыми придаточными корнями (согласно терминологии Г. М. Пашкова, 1951; H. Jaques — Felix, 1957, 1958).

По нашим наблюдениям, длительность существования колеопризмы у тимофеевки луговой составляла 1—1,5 месяца. Что касается длительности жизни семенного корня, то, по данным Ивенса (Evans, 1927), он функционирует весь вегетационный сезон и отмирает через 4—6 месяцев после образования. Отмирание зародышевого корня в конце вегетации первого года жизни подтвердила также Н. С. Мельник (1969). Появление первых стеблевых придаточных корней, по нашим наблюдениям за семенами, прораставшими в чашках Петри, происходит обычно на третий день после выхода первого зеленого листа из колеоптиля, корневая система не глубокая (2—4 см). Иногда семенных корней бывает два, что отмечал также и Нишимура (Nishimura, 1922). Семенной корень покрыт снаружи ризодермисом с корневыми волосками, первичная кора образована двумя-тремя рядами клеток, клетки эндодермы не утолщены. В центральном цилиндре два-три сосуда (рис. 1). Диаметр семенного корня изменяется в разных участках по длине его; он в два-три раза толще у основания, чем близ молодой поглотительной зоны около кончика корня. Изменение диаметра происходит, на наш взгляд, не за счет деления, а за счет увеличения размеров клеток, потому что количество слоев клеток коровой паренхимы одинаково как в том, так и в другом случае. Первый стеблевой придаточный корень появляется на третий день после прорастания, что соответствует появлению первого зеленого листа из колеоптиля. Когда у проростка выходит второй зеленый лист, появляются три придаточных корня и начинается ветвление семенного корня, образуются корни 2-го и 3-го порядков. При появлении третьего листа побег имеет 5—6 придаточных корней. Были отмечены некоторые особенности в заложении придаточных корней в зоне кущения<sup>3</sup>. Так, корни более толстые отходят от верхнего яруса зоны кущения, а более тонкие от ее нижнего яруса. Толстые корни имеют более развитый, чем у тонких, центральный цилиндр, который занимает 2/3 площади поперечного среза. Ксилема представлена 4—5 сосудами. Первичная кора состоит из одного ряда клеток. Ризодерма образует много корневых волосков. Тонкие корни также имеют один ряд первичной коры, однако, их центральный цилиндр занимает только 1/3 поперечного среза. Сосудов ксилемы более четырех не наблюдалось.

Ювенильные растения питаются самостоятельно и развивают систему семенных и стеблевых придаточных корней. Корневая система ювенильных растений более глубокая и достигает 10—15 см (Добрынин, 1956). Семенной корень удлиняется до 7 см, образуя боковые корни 3-го—4-го порядков. Количество

<sup>3</sup> Термин «верхний ярус» и «нижний ярус» зоны кущения предложил Т. И. Серебряковой (1967).

стеблевых придаточных корней достигает 17 на побег при длине отдельных корней от 2 до 4 см. Общая длина придаточных корней в 20 раз больше зародышевой. Как и у проростков, стеблевые придаточные корни двух типов: толстые, отходящие от верхнего яруса зоны кущения, и тонкие, отходящие от нижнего яруса. В анатомическом строении толстые корни имеют один ряд ризодермиса, один-три ряда слоев первичной коры. Центральный цилиндр занимает  $\frac{2}{3}$  площади поперечного среза корня; ксилема образована 3—4 протоксилемными сосудами. Все стенки клеток еще тонкие, не утолщенные (рис. ИБ). Тонкие корни, как и толстые, состоят из 1—3 рядов первичной коры, однако, в отличие от них центральный цилиндр занимает  $\frac{1}{3}$  поперечного среза. Ксилема представлена 2—3 сосудами (рис. IA). В отличие от корней проростков у ювенильных растений стеблевые придаточные корни становятся толще как бы за счет роста клеток, так и за счет образования большого количества их слоев в первичной коре. По данным П. В. Лебедева (1966), к началу кущения, то есть к переходу в имматурное состояние, семенной корень проникает до глубины 20 см и имеется 10—15 стеблевых придаточных корней. Объем корней за период от начала кущения до конца вегетации увеличивается в 63 раза. Н. С. Мельник (1969), применяя кольцевание корня, указывает, что семенной корень функционирует весь первый сезон вегетации и остается жизнедеятельным даже в начале второго вегетационного сезона. Анатомические особенности стеблевых корней изучались нами на особи, находящейся в имматурном полурозеточном состоянии в первый год бывшей в ювенильном розеточном. Просматривались толстые и тонкие корни второго сезона вегетации, образовавшиеся в фазу прегенеративного весеннего кущения первого сезона вегетации. У толстых маловетвящихся корней отмечался сильно развитый ризодермис с большим количеством корневых волосков. В первичной коре, состоящей из 9 слоев клеток, отмечаются разрушения в виде полостей в средней части первичной коры, причем первые три наружных и два-три внутренних слоя первичной коры сохраняются неразрушенными. Однако стенки таких клеток немного буреют. В центральном цилиндре имеются 9—10 протоксилемных и 4 метоксилемных сосуда. Необходимо отметить, что некоторые ксилемные клетки образовали утолщенные стенки (рис. ИГ). Корень, имеющий подобное анатомическое строение, еще может функционировать один-два сезона. Первичная кора тонких корней состоит из 5—6 слоев клеток, в средней части ее имеются полости от разрушения клеток. Как и у толстых корней, разрушению не подвергаются два-три периферических внутренних слоя клеток коры. Самыми первыми буреют два слоя клеток, прилегающих к эндодерме. В стенках их клеток накапливаются продукты окислительно-восстановительных реакций — бурые пигменты (Сабиния, 1963). В центральном цилиндре оболочки клеток ксилемы утолщены (рис. ИВ).

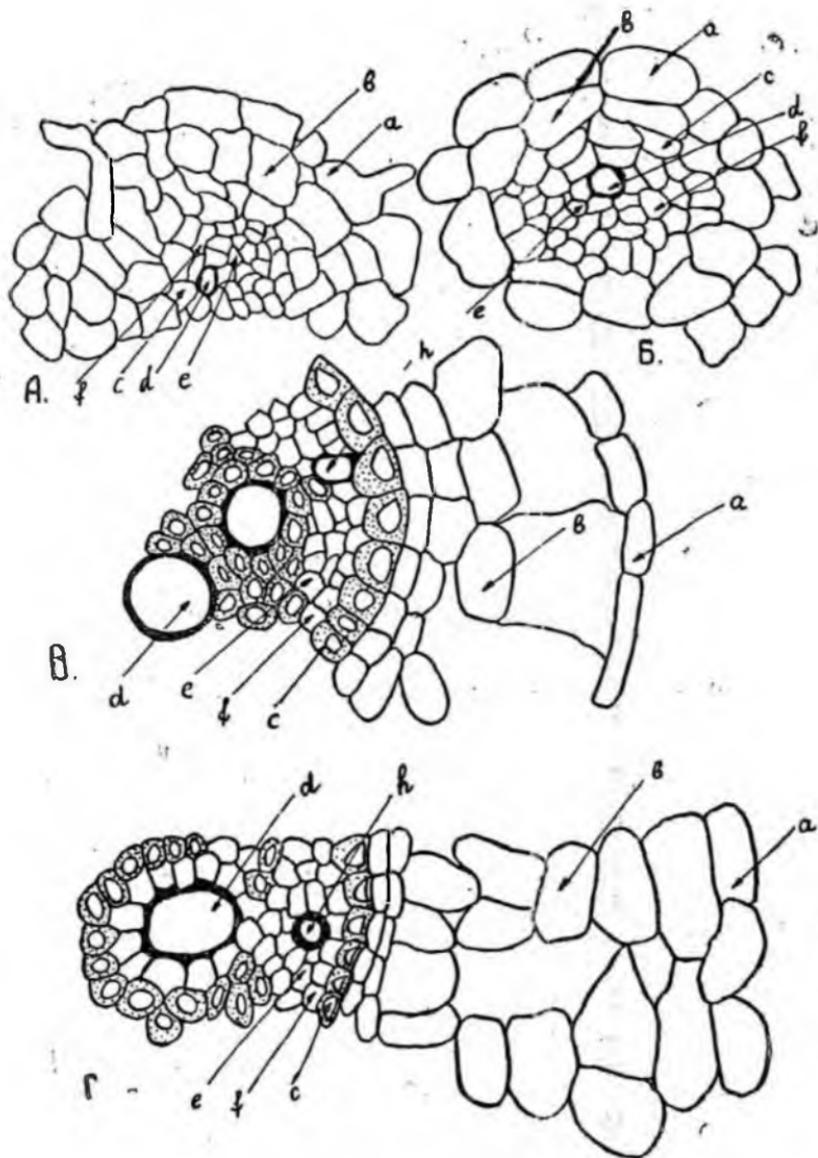
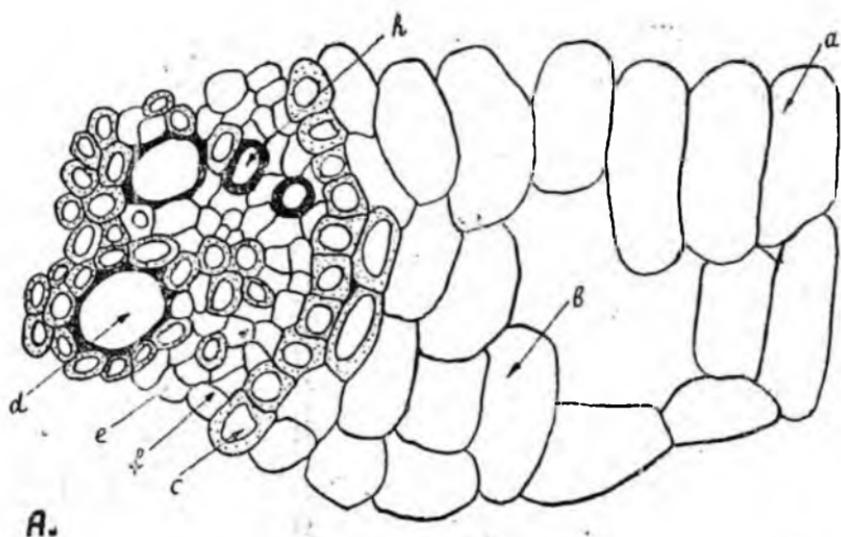
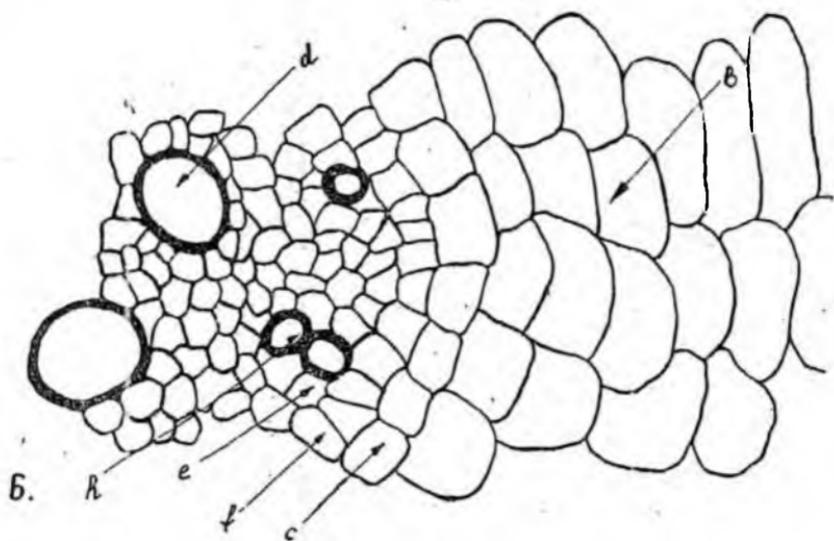


Рис. № 1. А — Поперечный срез тонкого корня ювенильного растения. Б — Поперечный срез толстого корня ювенильного растения. В — Поперечный срез тонкого корня весеннего происхождения второго года жизни имматурного растения (прегенеративное кущение). Г — Поперечный срез толстого корня весеннего происхождения второго года жизни имматурного растения (прегенеративное кущение).

Условные обозначения: а — ризодерма; б — первичная кора; с — эндодерма; d — метаксилема; е — флоэма; f — перидикл; h — протоксилема.



А.



Б.

Рис. № 2. А — Поперечный срез тонкого корня побега прегенеративного летнеосеянного кушения второго года жизни молодого генеративного растения. Б — Поперечный срез толстого корня побега прегенеративного летнеосеянного кушения второго года жизни молодого генеративного растения.

Условные обозначения: а — ризодерма; б — первичная кора; с — эндодерма; d — метаксилема; е — флоэма; f — перицикл; h — протоксилема.

Так как в условиях посева темпы развития особей различны, растения могут переходить в генеративное состояние как в первый, так и во второй год жизни, то анатомическое строение корней будет различным.

По нашим наблюдениям, при благоприятных внешних условиях, растения имеют более высокую жизненность и образуют за вегетационный сезон большее количество удлиненных побегов. Корни, отходящие от таких побегов, в основной массе стареют медленнее и сохраняются на базальных частях 3—4-летних побегов. Так, у однопарциальной генеративной особи, имеющей три генеративных побега (то есть жизненность довольно высокая), первичная кора (12 слоев клеток) толстых корней побегов прегенеративного летне-осеннего кущения в конце второго сезона вегетации не разрушена и стенки клеток тонкие (рис. 2Б). Корень подобного строения может функционировать еще один-два года и длительность его жизни в таком случае составит 3—4 года. У тонких же корней этих побегов в средней части первичной коры отмечаются большие полости. Оболочки клеток центрального цилиндра имеют лишь небольшие утолщения (рис. 2А). Побеги 3-х—4-х летнего возраста имели лишь толстые корни. Тонкие корни этого же возраста нам не встретились, по-видимому, они полностью отмирают. Молодые генеративные особи, несколько угнетенные и слабо возобновляющиеся имеют по анатомическому строению корневую систему с признаками старения и разрушения. Так, корни весеннего и осеннего прегенеративного кущения первого года жизни (10 корней на один живой побег) представляли собой лишь центральный цилиндр с сильно утолщенными клетками ксилемы, заполненными бурым содержимым сосудами и почти полностью разрушенной первичной корой. Паренхима гаплокорма отмершего побега первого порядка разрушилась и сохранилась лишь склеренхима с небольшим количеством прилегающей к ней паренхимной ткани. Толстые и тонкие корни прегенеративного весеннего кущения (побег II-го порядка) имели несколько утолщенные стенки ксилемы. Длительность функционирования корневой системы угнетенного растения (растение было засыпано наилком слоем в 8—10 см), судя по анатомическому строению, возрасту и порядку побегов, меньше, чем у растения, находящегося в благоприятных условиях (растение было засыпано слоем наилка в 1—3 см, было менее затенено). Из посева трехлетнего возраста анализировались средневозрастные генеративные особи. Побеги п+3 порядка (от одного побега отходит 17—20 корней) прегенеративной летне-осенней фазы кущения имели две группы корней, различающиеся по длительности жизни. Толстые с неразрушенной первичной корой, которые будут функционировать на следующий год; лишь на 3—4-й год жизни в первичной коре их образуются полости и корни отмирают. Тонкие корни уже имеют разрушения в первичной коре, межклетники внутренних слоев клеток коры заполняются бурым содержимым, утолщаются клетки ксилемы и т. д. и на следующий год такие корни погибают (рис. 3А, Б). Доказательством их гибели служит то обстоятельство, что ни один из побегов второго и третьего поряд-

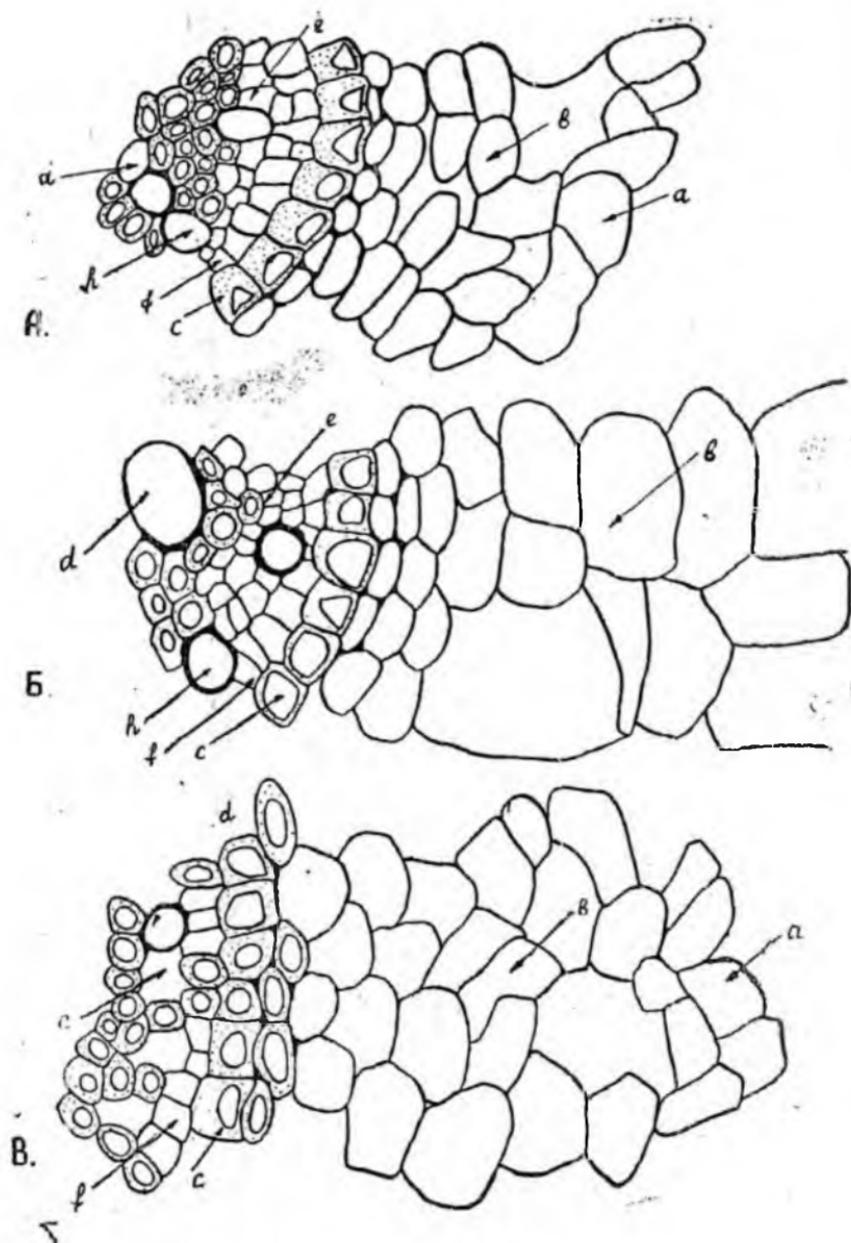


Рис. № 3. А — Поперечный срез тонкого корня побега «п+3» порядка прегенеративного летнеосеннего кушеница второго года жизни, отмирающего на второй год, средневозрастного генеративного растения. Б — Поперечный срез толстого корня побега «п+3» порядка прегенеративного летнеосеннего кушеница второго года жизни, отмирающего на

ка на следующий год (то есть корни отмирают осенью) не имел тонких корней. От побегов  $p+2$  порядка, с сохранившимися гаплогормонами, средневозрастных генеративных растений отходят в основном толстые корни и отдельные тонкие корни, от которых сохранились лишь центральные цилиндры. У толстых корней ризодермис слущивается. Наружные клетки коры — экзодерма имеют сильно лигнифицированные и утолщенные стенки. Клетки флоэмы таких корней заполнены бурым содержимым и их стенки разрушены. Утолщаются также некоторые клетки перидикла, протоксилемные сосуды частично закупоренные (рис. 3В).

У толстых и тонких корней старых генеративных растений (рис. 4А, Б) мы наблюдали более сильную лигнификацию стенок клеток коры, ксилемы, перидикла и т. п. (это можно рассматривать как большую степень старения чем у средневозрастных (рис. 3А, Б). С этим связано также то, что у старых генеративных особей большее количество корней отмирает в первые один-два года. Толстые темные корни, отходящие от побегов  $p+2$  порядков (рис. 4В), оказались с почти неразрушенной первичной корой, сильно утолщенными стенками клеток. Подобные утолщения были в клетках ксилемы и перидикла. Флоэма разрушена. Сосуды ксилемы почти полностью закупорены бурым содержимым. Корни темнобурой окраски (3—4 корня на побег), отходящие от побегов «п» и « $p+1$ » порядков, очевидно, не функционируют, но сохраняются благодаря сильной лигнификации стенок клеток и межклетников. Первичная кора таких корней также как флоэма, разрушена и почти все сосуды разрушены. Так как тимофеевка луговая в посевах 4-летнего возраста еще не достигает сенильного состояния изучение анатомических особенностей корней сенильных растений проводилось лишь в естественных условиях.

#### Изменения в анатомической структуре корней тимофеевки луговой в естественных условиях

В естественном ценозе для исследования анатомических особенностей корней были собраны растения генеративного и сенильного периодов. Анатомия корней растений виргинильного периода развития в естественных условиях и в посевах, по нашему мнению, не отличается, и картина старения корня такая же. При сравнении анатомической структуры корней тимофеевки, выросший в естественных условиях и в посевах, оказалось, что в

---

второй год, средневозрастного генеративного растения. В — Поперечный срез толстого корня побега « $p+2$ » порядка, отходящего от зоны кущения третьего года жизни (фаза запасаения и проведения питательных веществ) средневозрастного генеративного растения.

Условные обозначения: а — ризодерма; b — первичная кора; с — энддерма; d — метаксилема; e — флоэма; f — перидикл; h — протоксилема.

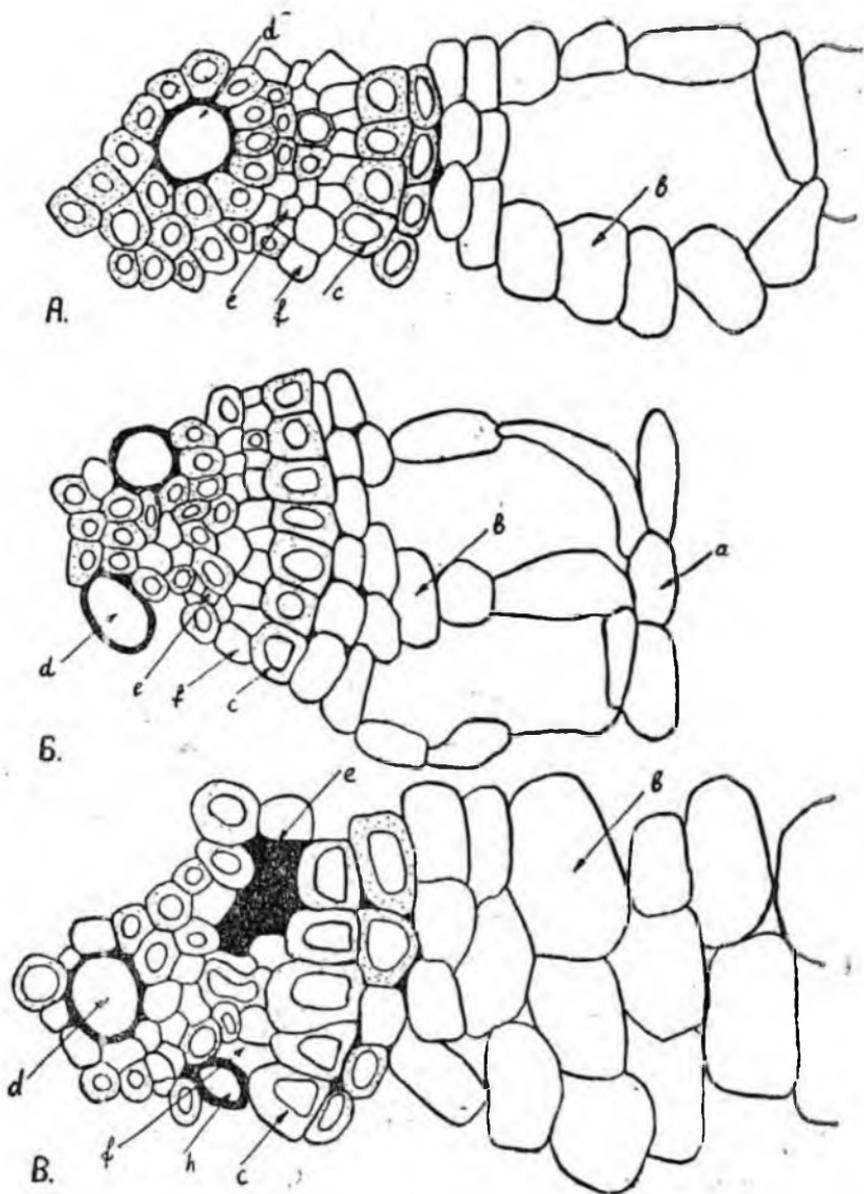


Рис. № 4. А—Поперечный срез толстого корня побега «п+3» порядка прегенеративного летнеосеннего кушения второго года жизни старого генеративного растения. Б — Поперечный срез тонкого корня побега «п+3» порядка прегенеративного летнеосеннего кушения второго года жизни старого генеративного растения. В — Поперечный срез толстого корня побега «п+2» порядка, отходящего от зоны кушения третьего года жизни (фаза запасаения и проведения питательных веществ) старого генеративного растения.

Условные обозначения: а — ризодерма; б — цервичная кора; с — эндодерма; d — метаксилема; е — флоэма; f — перицикл; h — протоксилема.

естественных условиях наблюдается меньшая лигнификация внутренней стенки оболочки клеток, меньшее количество разрушенных клеток коровой паренхимы и т. п., что, как было показано выше, является признаком старения. Следовательно, в посевах интенсивность старения корней выражена в большей степени, чем в естественных условиях.

Молодые генеративные растения в естественных ценозах также, как и в посевах, образуют два вида корней — толстые и тонкие. Длительность жизни этих корней та же, что и в условиях посева — толстых 3—4 года и тонких 1—2 года. Толстые и тонкие корни осеннего прегенеративного кушения 1-го года жизни, отходящие от побега второго порядка, в анатомическом строении имеют все признаки старения — образование полостей в первичной коре, побурение клеток коры и центрального цилиндра и т. п. Основная масса таких корней (судя по анатомическому строению и степени разрушения структур) вероятно живет не более 2 лет. Зона кушения побега 1-го порядка корней не имеет. Это явление связано с тем, что растение было засыпано на 8—10 см наилком, а это, по нашим наблюдениям является причиной более быстрого отмирания корней и зон кушения побегов. При менее мощном наилке изменения анатомического строения корней напоминают описанные в условиях посева, то есть толстые корни могут быть как 1—2 летние так и 3—4-летние. У молодых генеративных растений степень старения анатомических структур усиливалась при увеличении мощности наилка (до 8—10 см), (можно предположить, что из-за недостатка азотации). При этом появляются большие разрушения в первичной коре. Клетки ксилемы сильно утолщаются. Корни, отходящие от зоны кушения (7 толстых корней), по анатомическому строению оказались как 1—2-летними — толстыми и тонкими, так и 3—4-летними — толстыми.

Средневозрастные генеративные особи в естественных условиях (возраст особи около семи лет), как и молодые генеративные растения, имеют разновозрастные корни. Среди корней побегов п+2 порядка постгенеративного летне-осеннего кушения в прошлый сезон вегетации есть корни с разрушенной первичной корой и др. морфолого-анатомическими изменениями, которые живут 1—2 года. Основную массу корней составляют корни с неразрушенной первичной корой, имеющей небольшие возрастные изменения и живущие 3—4 года. От зоны кушения побега п+1 порядка отходят как толстые, так и тонкие корни. Причем несмотря на то, что с тонких корней слущивалась полностью первичная кора, они еще могут функционировать, так как сосуды ксилемы не закупорены. По анатомическому строению толстые корни являются корнями 3—4-летними и имеют лигнифицированную первичную кору, с небольшими разрушениями, утолщены стенки корней ксилемы и закупорку мелких сосудов и т. п.

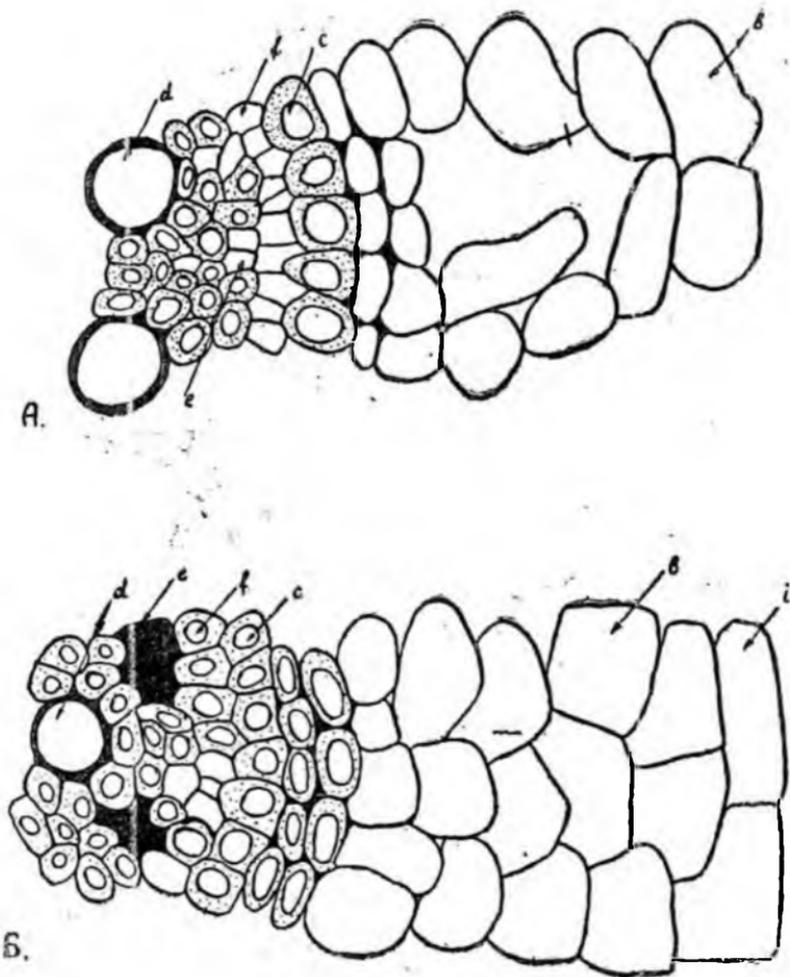


Рис. 5. А — Поперечный срез тонкого корня побега «л+2» порядка старого генеративного растения. Б — Поперечный срез толстого корня побега «п» порядка четвертого года жизни старого генеративного растения.

Условные обозначения: а — ризодерма; б — первичная кора; с — аэродерма; d — метаксилема; е — флоэма; f — перицикл; h — протоксилема.

Старые генеративные особи в естественных условиях (возраст особи около 8—9 и более лет) имеют те же два вида корней — толстые и тонкие как у растений других возрастных состояний. Встречается у отдельных побегов еще один вид корней, еще более тонких, сильно ветвящихся. Из 10 толстых корней, отходящих от побега п+3 порядка 4-е корни по анатомическому и морфологическому строению оказались близкими к корням живущим 3—4 года (рис. 5А). Такие же корни были обнаружены

и у побегов  $n+1$  порядка. Тонкие корни побега  $n+2$  порядка обычно уже с признаками старения, разрушением клеток коры, утолщением клеток ксилемы и закупоркой сосудов протоксилемы. Очень тонкие сильноветвящиеся корни существуют, вероятно, в течение года и в следующем сезоне разлагаются полностью. Они обычно имеют ризодермис с корневыми волосками, первичная кора состоит из 3—4 рядов клеток. Межклетники коровой паренхимы заполнены бурым содержимым. Клетки центрального цилиндра не утолщены. Из корней, отходящих от зоны кушения этого побега, сохранились преимущественно толстые. Анатомическое строение их соответствует корням, живущим 3—4 года. Гаплокорм побега II порядка полностью разрушен. От зоны кушения побега отходят отдельные толстые корни, у которых происходят те же процессы старения, только в большей степени, чем у побегов  $n+1$  порядка (рис. 5Б). Старые растения сенильного периода имеют те же две группы корней, что и растения других возрастных состояний, но процессы старения корней (разрушение клеток, коровой паренхимы, побурение стенок клеток, забивание сосудов ксилемы и т. д.) у старых генеративных и сенильных растений идут все быстрее и интенсивнее. Так, полурозеточный вегетативный побег  $n+3$  порядка имеет 11 корней, из них 5 толстых и 6 тонких. Толстые корни имеют все признаки старения, межклетники коры заполнены темным веществом, некоторые протоксилемные сосуды закупорены. Наблюдаются единичные утолщения клеток перицикла (рис. 6А). Тонкие корни — обычно с признаками старения и разрушения коровой паренхимы (рис. 6Б). Гаплокорм побега  $n+2$  порядка почти полностью разрушен. От зоны кушения этого побега отходят 6 корней, причем почти у всех слущилась коровая паренхима и остались лишь центральные цилиндры (то есть корни живут в основном 1—2 года). На корнях, с сохранившейся корой, стенки и межклетники заполнены бурым содержимым и в коре уже образуются небольшие полости. Клетки ксилемы сильно утолщены, мелкие сосуды закупорены, флоэма разрушена. Отходящие от зоны кушения отдельные корни имеют все признаки старения и отмирания: сосуды протоксилемы закупорены, флоэма разрушена, клетки перицикла утолщены и т. д. Судя по картине анатомического строения корней, создается впечатление, что основная масса корней сенильных растений бывает жолзнедеятельна не более 2 лет.

Таким образом, в результате наших исследований было выяснено:

1. Придаточные корни можно разделить на две группы: толстые и тонкие, причем корни закладываются в различных частях зоны кушения: толстые маловетвящиеся, в верхнем ярусе, а тонкие ветвящиеся — в нижнем ярусе зоны кушения.

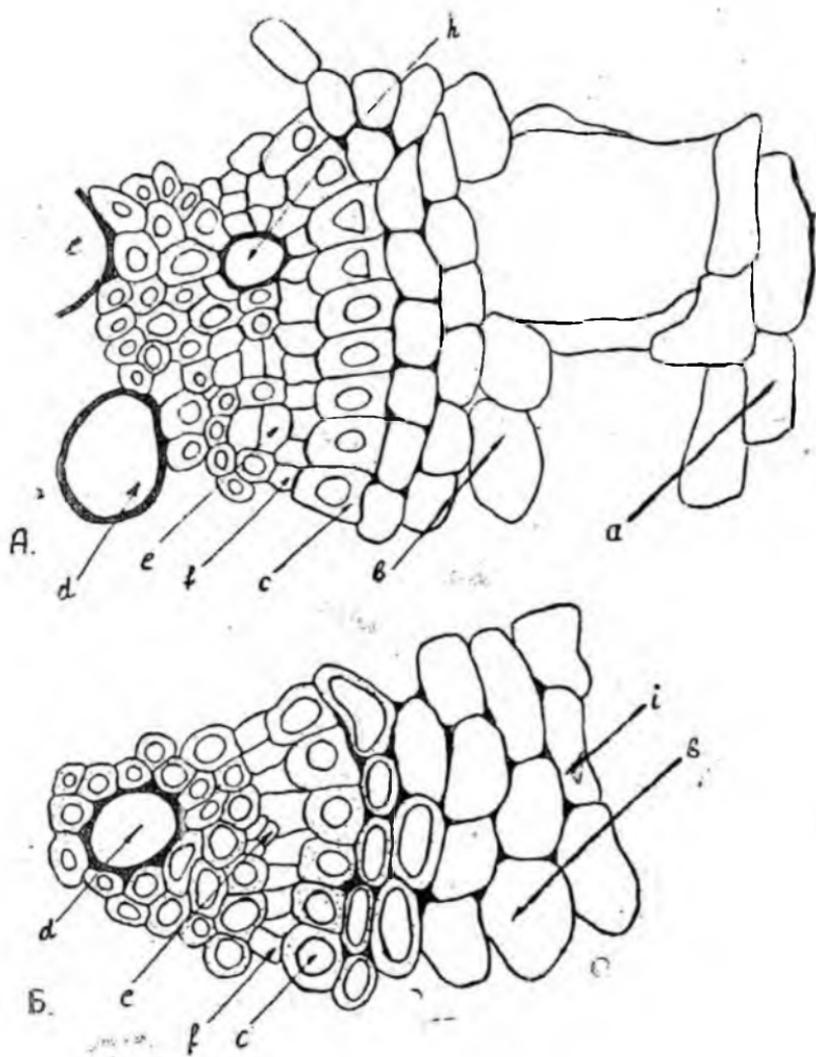


Рис. № 6. А — Поперечный срез толстого корня побега «п+3» порядка летнеосеннего кушения второго года жизни сенильного растения. Б—Поперечный срез тонкого корня побега «п+3» порядка второго года жизни сенильного растения.

Условные обозначения: а — ризодерма; b — первичная кора; с — эндодерма; d — метаксилема; e — флоэма; f — перицикл; h — протоксилема.

2. Образование корней толстых и тонких происходит соответственно фазами малого жизненного цикла побега тимофеевки.

3. В малом жизненном цикле монокарпического побега тимофеевки луговой продолжительность жизни придаточных корней различна: большая часть корней (толстые и тонкие) существуют

лишь 1—2 года, меньшая же часть корней (только толстые) отмирает на 3—4 год своей жизни.

4. На восходящей части кривой жизненного цикла старение и отмирание корней в естественных условиях идет медленнее, чем в посевах.

5. Процессы старения корней выражаются в следующем: а) слущивается ризодермис, б) в средней части первичной коры образуются полости, причем обычно неразрушенными остаются три наружных и два-три внутренних слоя первичной коры, в) оставшиеся стенки клеток первичной коры лигнифицируются (особенно у двух внутренних слоев клеток) и утолщаются, межклетники же заполняются бурым содержимым, г) утолщается экзодерма и стенки клеток ксилемы центрального цилиндра, д) утолщаются отдельные клетки перидикла, е) клетки флоэмы заполняются бурым содержимым и стенки их разрушаются, образуя общую полость, ж) закупориваются сосуды — сначала протоксилемы, потом метаксилемы.

6. На нисходящей части кривой большого жизненного цикла процессы старения придаточных корней (чаще постгенеративного летне-осеннего кущения) идут интенсивнее, чем на восходящей.

#### ЛИТЕРАТУРА

Вильямс В. Р. 1915. Типы болот с точки зрения почвообразовательного процесса. «Матер. по организации и культуре кормовой площади». Вып. 13. Петроград.

Вильямс В. Р. 1922. Естественно-научные основы луговодства или луговедения. Общее земледелие. ч. II. М.

Вильямс В. Р. 1936. Почвоведение. Общее земледелие с основами почвоведения. М., Сельхозиздат.

Вильямс В. Р. 1948. Луговодство и кормовая площадь (изд. пятое). М.

Гупало П. И. и Скрипчинский В. В. 1971. Физиология индивидуального развития растений. М., «Колос».

Добрынин Г. М. 1955. К методике изучения биологии корней растений. «Ботан. журн.», т. 40, № 5 (изд. АН СССР).

Добрынин Г. М. 1956. Агробиологические особенности корней некоторых злаков в ранних фазах развития растений. «Записки Ленингр. ин-та с.х.», вып. II.

Добрынин Г. М. 1969. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л., «Колос».

Замотаева А. В. 1967. Развитие болотного мятлика (*Poa palustris*) в первый год жизни и особенности его побегообразования. «Научн. докл. высш. шк. Биол. науки», № 1.

Казарян В. О. 1969. Старение высших растений. М., «Наука».

Лебедев П. В. 1966. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. «Докт. дисс.» Пермский университет.

Матвеев А. Р. 1968. Изменения возрастного спектра популяций тимopheевки луговой на пойменных лугах р. Угры Калужской области. Материалы по динамике растительного покрова. «Докл. на межвузовской конференции», Владимир.

Матвеев А. Р. 1972. Большой жизненный цикл тимopheевки луговой — *Phleum pratense* L. «Бюлл. МОИП», т. 77, № 3 (отд. биол.).

Мельник Н. С. 1969. Особенности органогенеза луговых злаков ярового типа развития в связи с факторами внешней среды. Канд. дисс., Свердловск.

Михайловская И. С. 1965. Изменение анатомической структуры корней некоторых злаков в связи с их строением. «Бюлл. МОИП. отд. биол.», т. 70, в. 3.

Овеснов А. М. 1966. Покой семян дикорастущих злаков и пути его устранения. «Уч. зап. Пермск. гос. ун-та», т. 130.

Пашков Г. М. 1951. О морфологической природе корневого влагалища злаков. «Ботан. журнал», т. 36. № 6.

Персикова З. И. 1959. Формирование дерновины и жизненный цикл белоуса торчащего. «Бюлл. МОИП. отд. биол.», вып. 64, № 5.

Персикова З. И. 1959б. Большой жизненный цикл щучки. *Deschampsia caespitosa* (L) Р. В. «Вопросы биол. растений. Уч. зап. Моск. Гос. пед. ин-та им. В. П. Потемкина», т. 100, каф. ботаники, вып. 5.

Петровская-Баранова Т. П. 1971. Ультраструктура coleopterys злаков. «Четвертое Москов. совещание по филогении растений (Тезисы докладов совещ. 12—15 октября 1971 г.)», т. 1, М.

Рожевиц Р. Ю. 1937. Злаки. М., Сельхозгиз.

Рубин Б. А. 1971. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа».

Рудакова-Ногтева М. Н. 1955. Возрастное отмирание и слущивание коровой паренхимы на корнях лугового лисохвоста и других многолетних злаков. «Тр. Горьковск. с.х. ин-та, т. VII, в. I,

Сабинин Д. А. 1963. Физиология развития растений. М., Изд. АН СССР.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская Наука».

Серебрякова Т. И. Формирование куста и клона у костра безостого (*Bromis inermis* Leyss.) «Ботан. журн.», 49, № 1.

Серебрякова Т. И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., «Наука».

Серебрякова Т. И. 1967. Морфогенез вегетативных органов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. М., Докт. дисс.

Скрипчинский В. В. 1955. Превращение озимых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина. «Ботан. журн.», вып. 40, № 1.

Скрипчинский В. В. и Косикова П. Г. 1956. Отношение различных многолетних злаков к засухе в связи с длительностью функционирования старых корней. «Тр. Ставроп. с.х. ин-та», вып. 7.

Смелов С. П. 1937. Вегетативное возобновление луговых злаков. «Ботан. журн.», 22, № 3.

Смелов С. П. 1947а. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз.

Смелов С. П. 1947б. Основные этапы жизни побегов лугового злака при вегетативном возобновлении и динамика связей между их смежными поколениями. «Ботан. журн.», 32, № 2.

Смелов С. П. 1951. Сведения о биологии луговых трав. В сб.: «Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах». М., Сельхозгиз.

Смелов С. П. 1966. Теоретические основы луговодства. М., «Колос».

Смелов С. П. и Любская А. Ф. 1940. Глубина проникновения корней в почву у луговых злаков. «Вест. с.-х. Кормодобывание», № 3.

Смелов С. П., Татарнинова Н. К. 1958. Связь между побегами куста луговых злаков и мульчирование. «Бюлл. научн. техн. информ.», № 5, Изд. ВАСХНИЛ.

Соловьева Н. А. 1958. Формирование и развитие побегов и куста некоторых коневидных злаков на пойменных лугах среднего течения реки Оки. Автореф. канд. дисс. М.

Татарнинова Н. К. 1958. О взаимоотношениях побегов в кусте лугового злака. «Физиол. растений», № 5.

Татарникова Н. К. 1961. О длительности жизни корней луговых злаков. «Ботан. журн.», 46, № 7.

Цингер Н. В. и Петровская-Баранова Т. П. 1971. Колоризация злаков в свете филогении. «Четвертое Моск. совещ. по филогении растений. (Тезисы докладов совещ. 12—15 октября 1971 г.)», т. I, М.

Чепикова А. Р. 1942. Корневая система многолетних трав и ее отмирание. «Докл. Всесоюзн. Акад. с.-х. наук», № 9—10.

Чепикова А. Р. 1948. О взаимоотношениях побегов различных поколений у многолетних трав. «Докл. АН СССР», 59, № 2.

Evans M. W., 1927. The life history of timothy. U S. Dep. Agr. Bull. 1450.

Jacques-Felix H. 1957. Sur une interpretation nouvelle de l'embryo des graminées. C. R. Acad. sci. Paris, 245, okt. et dec.

Jacques-Felix H. 1958. Sur une interpretation nouvelle de l'embryo des graminées. C. R. Acad. sci. Paris, 246, jan.

Jacques-Felix H. 1962. Le graminées d'Afrique tropicale. Paris. I. R. A. T. Bull. Scientifique, N 8.

Jefferies T. A. 1916. The vegetative anatomy of *Molinia caerulea*, the purple heath grass. New Phytology. 15.

Nishimura M. 1922. Comparative morphology and development of *Poa pratensis*, *Phleum pratense* and *Setaria italica*. Japan. Journ. Botani, 1, 2.

Kullmann A. 1957. Wurzelentwicklung und Bestockung von *Stipa capillata* und *Molinia caerulea*. Wissenschaft «Ztschr. Mart.-Luther. Univ.», Haale-Wittenberg, Bd. 6., H. 1.

Stoddart J. 1935. Now long do roots of grasses live? Science. 81.

Stuckej J. H. 1941. Seasonal growth of grasses roots. Amer. Journ. Bot. 28. N 6.

Weawer J. E. and Zink E. 1946. Leught of life of roots of ten species of perrenial range and pasture grasses. Plant Physiology. 21.

Westlake D. F. 1968. Metods used to determine the annual production of reedswamp plants with extensive rhisomes Methods of productivity studies in root systems and rhisosphere organisms (International symposium USSR August 28 — September 12. 1968). «Nauka». L.

## БОЛЬШОЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СВЕРБИГИ ВОСТОЧНОЙ

### *Bunias orientalis* L.

Свербига восточная (*Bunias orientalis* L.) — многолетнее, стержнекорневое, поликарпическое травянистое растение из семейства *Cruciferae* Juss (*Brassicaceae* Burnett).

Свербига восточная встречается почти во всей Европе, в Крыму, на Кавказе, Передней и Малой Азии, в Западной Сибири. Приурочена она в основном к лесной и степной зонам. Растет на заливных и суходольных лугах, на луговых степях, по холмам, вдоль дорог, на железнодорожных насыпях, по канавам. На Кавказе растет в среднем горном поясе на высоте до 2500 м (Гроссгейм, 1950).

Свербига является рудеральным и сеgetальным растением, а также сорняком лугов. Ее грубые стебли сильно снижают качество сена, скотом поедаются только молодые листья и стебли, но уже во время цветения она не поедается и остается на пастбище, где после цветения остаются ее грубые плодоносящие побеги. Осыпающиеся плоды способствуют сохранению засоренности пастбища.

Иногда на лугах в долинах рек или в степях свербига достигает большого обилия и во время цветения аспектирует (Каден, 1940, Котт, 1948).

Большой жизненный цикл свербиги восточной изучался нами на лугах в долине Истры близ Павловской Слободы Московской области на заливных лугах Угры близ д. Дворцы Дзержинского района Калужской области и на лугах Оки близ г. Таруса Калужской области.

Специальных работ, посвященных онтогенезу свербиги, нет. Лишь в общих сводках по сорнякам приводятся краткие, отрывочные сведения по биологии этого растения.

О длительности жизни свербиги в литературе имеются противоречивые сведения. А. А. Гроссгейм (1950) указывает, что она является однолетним растением. Во многих определителях и других работах, даже сравнительно недавних, свербига указывается как двулетнее растение (Васильченко, 1939, Невский, 1947,

Нейштадт, 1948, Иванова, 1949, Михайловская, 1953, Камышев, 1959, Дмитриева, 1960, Доброхотов, 1961, Симонович и др. 1969). В других работах свербига отмечается как двулетнее растение, но делается оговорка, что реже может быть и многолетним (Федченко и Флеров, 1910, Малышев, 1936, Тихонова, 1937, Васильченко, 1937, 1965, Wehsarg, 1954, Письяжуква, 1956, Eggebrecht, 1957). В немногих работах, в которых более детально излагается биология этого растения, свербига указывается как многолетник (Корсмо, 1933, Котт, 1848, 1961, Иванов, 1955).

Эта путаница вызвана, вероятно, тем, что у свербиги, растущей на рыхлой почве, побеги развиваются по дициклическому типу, а у растений, цветущих на уплотненных почвах — по полициклическому типу. При беглом знакомстве со свербигой ее считали монокарпическим растением.

В настоящей статье делается попытка выделить возрастные состояния в большом жизненном цикле свербиги восточной. При выделении возрастных состояний мы руководствовались в основном схемой Т. А. Работнова (1950) и использовали дополнения, внесенные в эту схему Н. В. Трулевич (1960), М. С. Снаговской (1964, 1965) и авторами сборников «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений» (1967) и «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций» (1968). Мы не встречали в литературе указаний на то, что при переходе свербиги в генеративное состояние у нее наблюдаются перерывы в цветении. Однако такие перерывы мы наблюдали в разных возрастных состояниях генеративного периода. Иногда в составе популяции такие особи составляют значительную долю.

В большом жизненном цикле свербиги восточной мы выделяем следующие периоды и возрастные группы.

#### I. Латентный период.

#### II. Виргинильный период.

1. Проростки.
2. Ювенильные растения.
3. Взрослые вегетативные растения.

#### III. Генеративный период.

1. Группа генеративных молодых особей.
  - а) цветущие;
  - б) вегетирующие.
2. Группа генеративных средневозрастных особей.
  - а) цветущие;
  - б) вегетирующие.
3. Группа генеративных старых особей.
  - а) цветущие;
  - б) вегетирующие.
4. Группа генеративных старческих особей.

#### IV. Сенильный период.

## Сенильные растения

Латентный период длится у свербиги от одного месяца до 6 лет. Сильно ветвящиеся цветonoсные побеги ее нередко достигают в высоту более 1 м. Семенная продукция свербиги велика. На окских лугах близ г. Таруса у одного мощно развитого растения свербиги, имеющего 15 генеративных побегов, мы насчитали 4820 орешков. По данным Э. Корсмо (1933) одно растение свербиги может давать от 2 до 5 тысяч плодов. Плод у свербиги — орешек или орешковидный стручок 5—7 мм в длину, 4—5 мм в толщину и ширину, грушевидной формы, с бугорчатой поверхностью, серого цвета. Плоды у свербиги чаще всего двухгнездные, реже одно-, трех- и очень редко четырех-гнездные. В каждом гнезде развивается по одному семени. По нашим подсчетам, у растений свербиги с угорских лугов односеменные орешки составляют 74, двусеменные — 25 и трехсеменные — 1%. В четырехгнездных орешках одно семя недоразвито. Число семян на одном растении может достигать нескольких тысяч. С. Новицкий (1966) указывает, что одно растение свербиги дает от 5 до 10 тысяч семян.

Семена округлые, около 1,5 мм в диаметре, покрыты коричневато-розоватой семенной кожурой. Зародыш спиннокорешковый, семядоли свернуты спирально.

Околоплодник распадается на две створки только после того, как плод некоторое время пролежит в сырой почве. Околоплодник сравнительно толстый и твердый, но не является значительным препятствием для прорастания семян. С. А. Котт (1948, 1961, 1969) и В. П. Иванов (1955) пишут, что осенью в год созревания семена свербиги не прорастают, а прорастают они только весной после перезимовки. Однако указания Э. Корсмо (1933) и наши наблюдения противоречат этому. Мы находили всходы свербиги в конце лета и осенью, выросшие из орешков осыпавшихся в текущем году, а также получили всходы осенью из семян текущего года, проращивая плоды в ящике с почвой в лаборатории. Наиболее обильные всходы появляются после дождей на рыхлой, незадернованной почве, но и среди дерна лугов встретилось нам немало всходов в августе. По-видимому, осеннее прорастание семян свербиги связано с погодными условиями. Значит семена свербиги могут прорасти без зимнего периода покоя. Однако весной семена прорастают более дружно.

Семена свербиги обладают ярко выраженной способностью к порционному прорастанию, поэтому полевую всхожесть не только осенью, в год созревания семян, но и следующей весной можно определить весьма приблизительно. Сохранившиеся в почве непроросшие семена могут дружно прорасти в последующие годы.

В нашем опыте орешки свербиги урожая 1961 года были высеяны в почву в лаборатории осенью 1961 г. Первые всходы появились осенью и следующей весной (в 1962 г.), но наиболее

обильные всходы были осенью 1962 г. и весной 1963 г. Прорастание семян наблюдалось и в последующие годы. Последние всходы появились весной 1967 г. Значит, всхожесть у семян свербиги сохраняется, по крайней мере, в течение 6 лет.

Прорастание семян свербиги происходит по надземному типу. Вместе с зародышевым корешком начинает расти и гипокотиль, который резко отличается от корня большей толщиной (рис. 1а). Вначале он изогнут, потом выпрямляется. Освободив-

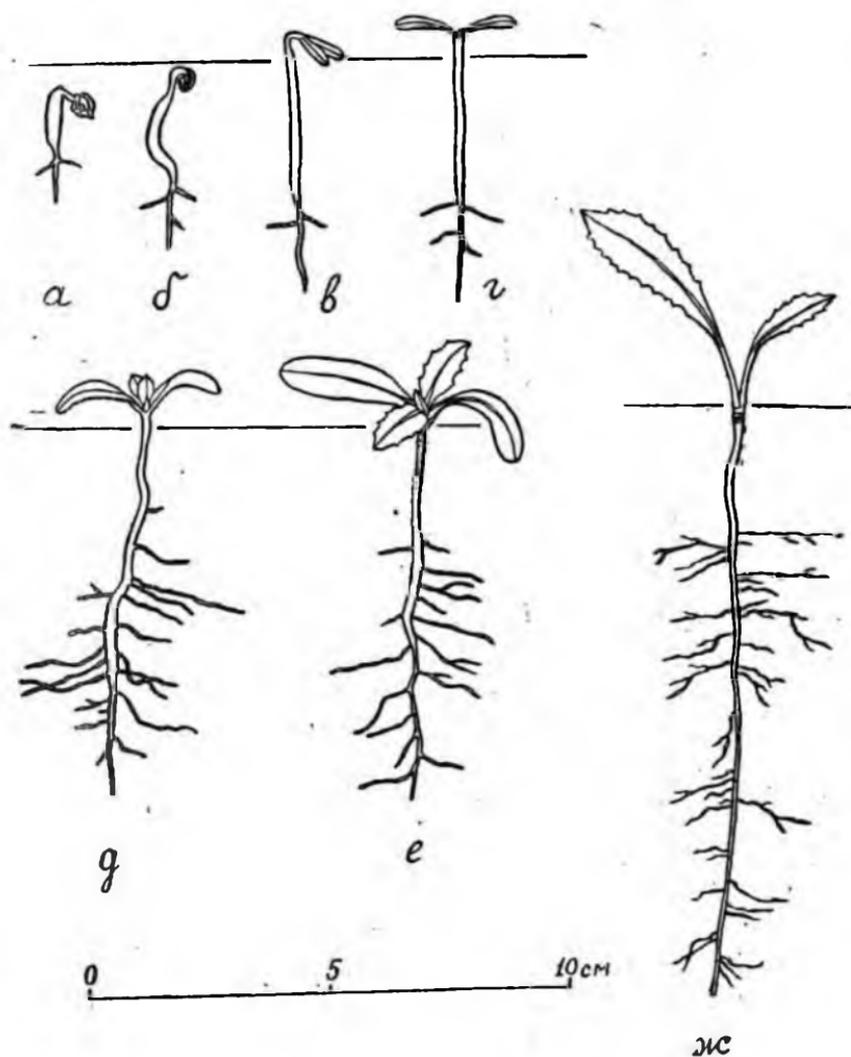


Рис. 1. а, е — последовательные этапы развития проростков, ж — ювенильное растение. Горизонтальные линии на этом рисунке и на других обозначают уровень почвы.

шие от семенной кожуры и околоплодника семядоли, вначале желтоватые, сложены вместе и свернуты, а затем выпрямляются и раздвигаются, разрастаясь в длину и ширину. Гипокотиль вытягивается и выносит семядоли вверх. Длина гипокотыля зависит от глубины заделки семян. На рыхлой песчаной почве нам встретились проростки, имеющие гипокотиль длиной 6 см. Э. Корсмо (1933) отмечает, что сворбига не может прорасти уже с глубины 7 см. Надземная часть гипокотыля может быть разной длины в зависимости от освещения. При затенении он вытягивается сильнее и может достигать над землей 2 см. И. Т. Васильченко (1965) указывает, что длина гипокотыля может достигать 6,5—10 мм. На ярком свете семядоли располагаются над самой поверхностью почвы. На подземной части гипокотыля, как правило, возникают придаточные корни (рис. 1). Появление их коррелятивно связано с началом роста первых настоящих листьев. Гипокотиль имеет большую толщину вследствие сильного развития рыхлой коровой паренхимы. При образовании первых настоящих листьев и формировании розетки проростка гипокотиль становится тоньше, на его поверхности появляются поперечные морщинки, он укорачивается, приближая развившийся розеточный побег к поверхности почвы. Этому, вероятно, способствует контрактивная деятельность корневой системы, в том числе, и придаточных корней на гипокотиле. Укоротившийся гипокотиль затем утолщается вместе с главным корнем.

Семядольные листья проростков обычно разной величины, достигают 2—3 см (иногда 4 см) длины и 1 см ширины. Форма их продолговатообратнояйцевидная. Верхушка тупая, основание суживается в короткий широкий черешок. Семядоли голые. Первые настоящие листья несут по краю вблизи верхушки реснички, край листа редкозубчатый.

Главный корень проростков растет почти отвесно, обильно ветвится вблизи основания (рис. 1, д, е), так что в поверхностном гумусированном слое почвы на глубине 3—5 см находится густая сеть мелких боковых всасывающих корней.

Засыхают семядоли у проростков при развитии в розетке 4—6 настоящих листьев, достигающих в длину от 3 до 6 см, и растение переходит в новое возрастное состояние, оно становится ювенильным.

Ювенильные растения, выросшие в затенении среди травостоя, имеют в розетке 2—3 листа, направленные косо вверх (рис. 1ж), а выросшие на свету — 4—6 листьев, располагающихся почти горизонтально. Заметно утолщается по сравнению с гипокотилем укороченный стебель розеточного побега, на поверхности которого хорошо видны сближенные листовые рубцы от засохших семядольных и первых настоящих листьев.

Листья ювенильных растений отличаются не только размерами, но и формой от листьев взрослых растений. Они продол-

говатые или обратнoланцетные, с клиновидным основанием, суживаются в черешок, с зубчатым краем, острой верхушкой, хорошо развитой средней жилкой и слабо заметной сетью боковых жилок, слегка опущенные ветвистыми волосками. Длина листьев в среднем 3—5 см (до 7 см).

Ювенильными становятся растения к концу первого вегетационного периода (в июле — августе), если они выросли из семян весной, или в начале следующего вегетационного периода, если всходы появились осенью.

Корневая система ювенильных растений представлена тонким стержневым корнем, уходящим отвесно вниз, на всем протяжении покрытом мелкими всасывающими боковыми корнями. Углубляется главный корень до 30 см (рис. 5а). В корне, богатом паренхимной тканью, накапливается много крахмала.

Почки у свербиги открытые. Теплой осенью почки могут трогаться в рост и под снег уходит молодая розетка. В комнатных условиях свербига зимует с развитым розеточным побегом.

Виргинильный период может длиться у свербиги один год или несколько лет. Наши неоднократные наблюдения показывают, что если свербига вырастает на рыхлой почве, то уже к концу первого вегетационного периода она превращается во взрослое вегетативное растение, а на следующий год зацветает. Сокращение виргинильного периода и всей длительности жизни у растений, растущих в условиях питомника, известно для многих растений (Работнов, 1947, Купцов, 1952, Былова, 1968 и др.). Однако в луговых ценозах переход в генеративный период совершается у свербиги не на второй год, а позднее.

Имматурное состояние в цикле развития свербиги отсутствует.

Взрослые вегетативные растения имеют в розетке 3—5 и больше крупных листьев длиной примерно от 10 до 30 и более см. Листья продолговатые или обратнoланцетные, выемчато-нерегoлнoзубчатые по краю, с острой верхушкой, клиновидно суженные в довольно длинный черешок, опушены двураздельными волосками.

Свербига — гемикриптофит. У полициклического розеточного побега, нарастающего моноподиально, почка возобновления всегда находится у поверхности почвы, чему способствует, по-видимому, контрактивная деятельность корней, а стеблевая укороченная часть побега (вертикальное корневище) — под почвой. У взрослых вегетативных растений, растущих на суходольном лугу, где нет ежегодного наилька, подземная стеблевая часть очень короткая, с трудом можно заметить переход от корня к стеблю (рис. 2б). На этом коротком вертикальном корневище заметны небольшие валики и почки над листовыми рубцами засохших нижних листьев. Толщина корня у основания может быть до 1,5 см, он богат лубяной и древесной паренхимой, где накапливается крахмал. У растений, растущих на заливаемом лу-

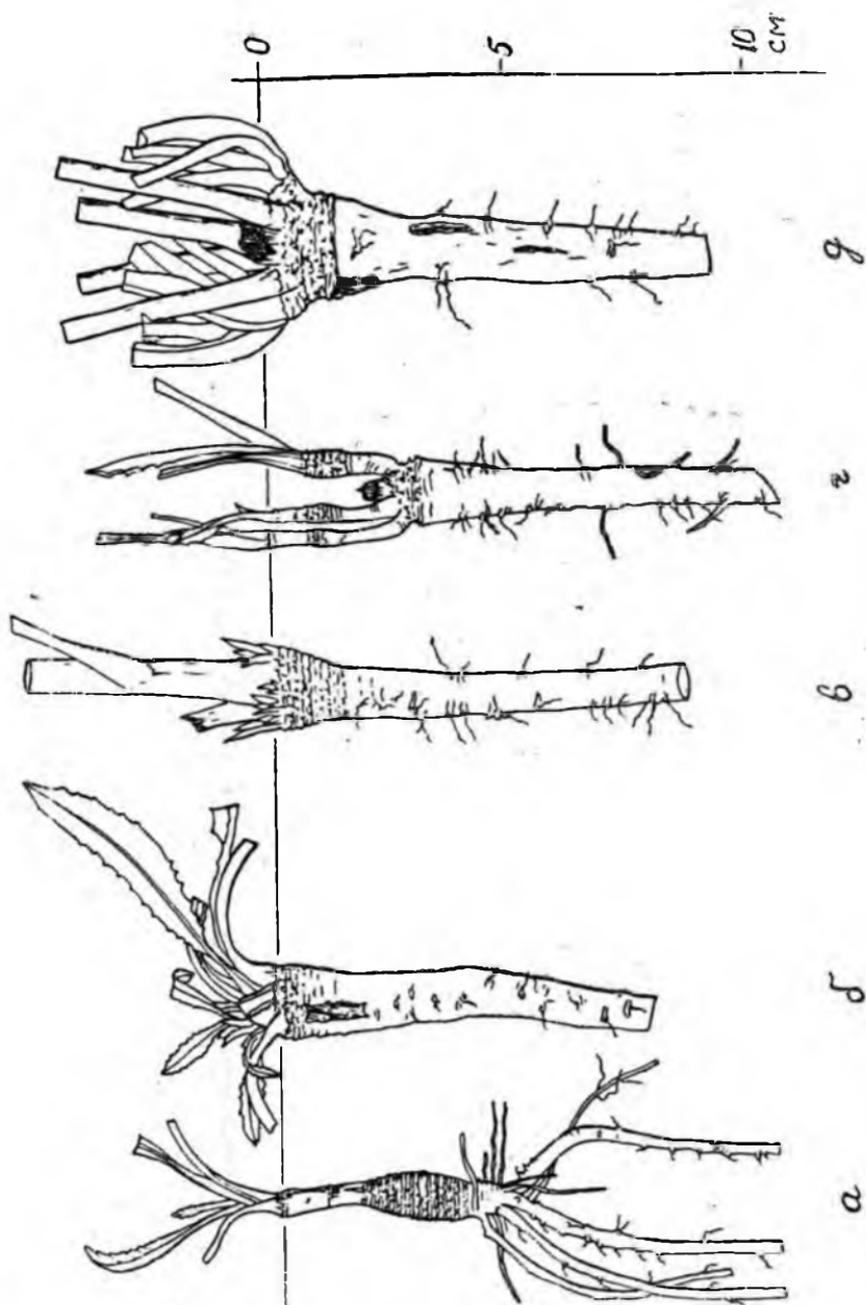


Рис. 2. а, б — взрослые вегетативные растения с заливного и суходольного луга, в — генеративное молодое растение, г — постгенеративная вегетация молодого генеративного растения, д — генеративное средневозрастное растение. Листья обрезаны.

гу, корневище бывает обычно длиннее. Длина его зависит от степени седиментации. При небольших наилках годичные приросты сближены, при больших — первые междуузлия годичного прироста вытягиваются (рис. 2а). Длина всего корневища у взрослых вегетативных растений на заливных лугах может достигать 4—5 см.

Корневая система взрослых вегетативных растений как правило, стержневая. Стержневой корень уходит в глубь более, чем на 1 м, на нем, кроме мелких боковых корней, появляются более крупные скелетные корни, отходящие от главного на разной глубине (рис. 5). В случае повреждения верхушки главного корня начинают сильно разрастаться боковые (а может быть, появляются придаточные корневые корни), и корневая система может стать ветвистой. Тогда несколько крупных скелетных корней спускаются вниз, заменяя поврежденный главный корень (рис. 2а).

Виргинильный период у свербиги характеризуется преобладанием процессов наращивания биомассы. Ежегодно отмирают лишь розеточные листья, небольшая часть корней, а также могут быть случайные местные повреждения и отчуждения вегетативных органов.

По нашим подсчетам, длительность виргинильного периода у свербиги в исследованных луговых ценозах может быть 4—5 лет.

С появлением цветочной почки, которая закладывается на верхушке полициклического розеточного побега осенью, растение свербиги переходит в генеративный период.

К группе генеративных молодых растений мы относим растения первого года цветения. Из верхушечной почки развивается генеративный побег, а из пазушных почек обычно несколько вегетативных розеточных побегов (рис. 2в). Эти розеточные побеги могут быть с сильно укороченными или вытянутыми нижними междуузлиями.

Генеративный побег достигает высоты в среднем 60—80 см, а иногда 100—120 см. Средняя толщина его 5,5 мм. В верхней половине побег ветвится. Стебель покрыт короткими, отклоненными книзу волосками и черными железистыми бородавочками. Листья очередные. Верхние сидячие, ланцетные, по краю выемчато-зубчатые, средние короткочерешковые с немногими более крупными зубцами при основании. Нижние стеблевые листья длинночерешковые, лировидно-перисто-раздельные с ланцетными, острыми, назад обращенными боковыми долями и крупной верхней треугольной долей, при основании копьевидной, по краю выемчато-зубчатой.

Ярко-желтые цветки средней величины собраны в щитковидные кисти, располагающиеся на верхушке главного побега, на концах его довольно многочисленных боковых ветвей обогащения. Цветет свербига с мая по август. Семенная продукция

генеративных молодых растений сравнительно невелика — 150—200 орешков.

Главный корень достигает толщины в базальной части около 1—1,5 см. Корневая система продолжает разрастаться вширь и в глубину и углубляется более чем на 170 см (рис. 5в).

Отмирание генеративного побега первого порядка в конце вегетационного периода приводит к резкому усилению процессов разрушения. Образующийся пенек является местом проникновения инфекции, поэтому в корневище и в базальной части главного корня усиливаются процессы разрушения.

При нормальном ходе онтогенеза большинство растений свербиги после первого года генерации и в последующие годы образует цветущие побеги и приносит плоды. Но иногда после первого года цветения у свербиги может снова наступить вегетация. Много таких растений встретилось нам на лугах в пойме Угры, где рано весной усиливалась пастбищная нагрузка. У этих растений пенек от генеративного побега первого порядка окружен обычно 2—3 (или несколькими) розеточными побегами (рис. 2г). В состоянии постгенеративной вегетации растение может находиться 2—3 года, о чем можно судить по довольно длинным вертикальным корневищам и большому количеству листовых рубцов на них, часто расположенных ярусами (рис. 2г).

Корневая система продолжает ветвиться и углубляться. Наряду с главным корнем сильное развитие получают боковые, так что может образоваться несколько крупных боковых ветвей, углубляющихся и создающих вместе с главным корнем основной скелет подземной сферы растения (рис. 5г). При повреждении главного корня он замещается несколькими крупными боковыми.

По абсолютному возрасту эти растения нужно было бы отнести к следующей возрастной группе. Но этого делать не следует, так как генеративные средневозрастные растения характеризуются более разросшимся, ветвящимся каудексом, процессы разрушения у них гораздо сильнее, значительно толще у них и главный корень. Поэтому мы считаем возможным растения, вегетирующие после первого года цветения, относить к возрастной группе генеративных молодых особей.

К группе генеративных средневозрастных мы относим такие растения, у которых развиваются генеративные побеги второго, третьего и четвертого порядков. Эта группа состоит из наиболее мощных растений, имеющих 2—3, а нередко 6—7 высоких разветвленных генеративных побегов. На окских лугах близ г. Таруса такие растения имели по 12—15 побегов. Высота их обычно 100—120 см, а толщина несколько меньше, чем у молодых генеративных, и равна в среднем 5 мм. Эти растения дают максимальную семенную продукцию.

У средневозрастных генеративных растений на втором году генерации сохраняется под поверхностью почвы основание (пеньек) отмершего цветоносного побега первого порядка, который расположен всегда в центре, а сбоку или вокруг него отходят один или несколько генеративных побегов второго порядка. У основания цветоносных побегов находятся розеточные побеги, из которых развиваются новые генеративные побеги по дщическому или полициклическому типу.

От побегов второго и последующих порядков сохраняются следы или остаются не полностью разрушенные пеньки, что приводит к подземному ветвлению корневищ и возникновению многоглавого разветвленного каудекса. Он остается все время как бы прижатым к поверхности почвы, так как продолжается контрактивная деятельность корней, приводящая к свиливатости главного корня.

Процессы разрушения захватывают не только цветоносный побег и каудекс, но распространяются и глубже в главный корень. В базальной части главного корня разрушаются паренхимные ткани, обособляются участки проводящих тканей, образуется раневая пробка.

Главный корень утолщается еще больше, его толщина в среднем 1,5—2 см, в нем много крахмала, он еще обильнее ветвится и проникает в глубокие горизонты почвы и подпочвы (глубже 2 м) (рис. 5д). Часто у таких растений от главного корня отходят крупные боковые корни, идущие сначала горизонтально, а затем изгибающиеся и спускающиеся вниз отвесно, напоминая собою корни размножения корнеотпрысковых сорняков. С. А. Котт (1962, 1965) отмечает образование корневых отпрысков от боковых утолщенных корней. Однако нам ни разу не приходилось видеть ни побегов, ни почек на неповрежденных корнях подобного рода. При повреждении как главного, так и боковых корней, от них отрастают корневые отпрыски с глубины 25—35 см. Большую регенерационную способность свербиги при повреждении отмечают многие авторы.

Как у особой генеративных молодых, так и у средневозрастных наблюдается перерыв в цветении после второго или третьего года цветения. У таких растений обычно виден след от пенька цветоносного побега первого порядка и пеньки от побегов второго и третьего порядков, поэтому можно безошибочно установить возрастное состояние.

Группа генеративных старых растений имеет мощно развитый разветвленный каудекс, в котором процессы разрушения пошли настолько далеко, что не удается проследить порядок осей (рис. 3). Промежутки между главами каудекса забиты почвой, часто туда проникают также корни и корневища растущих рядом растений. Сильно повреждается корень с поверхности. Генеративные побеги развиваются в меньшем количестве, чем у предыдущей группы, они становятся тоньше — 4—4,5 мм. Но

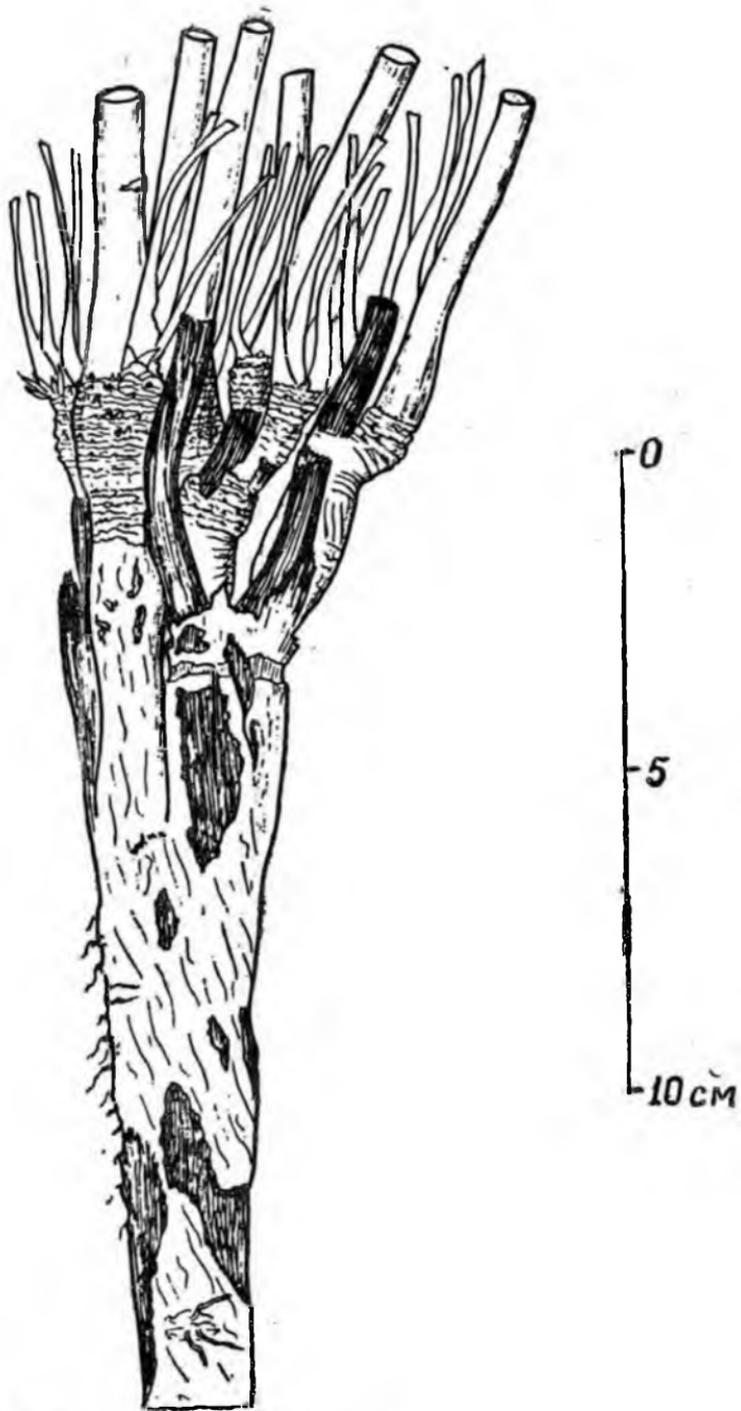


Рис. 3. Старое генеративное растение.

главный корень обычно толще и может быть 5—6 см толщиной, а каудекс в поперечнике достигает 10 и более см. В основании генеративных побегов развивается по 1—3 розеточных побега. Тесное расположение генеративных и вегетативных побегов и их разрастание приводит, вероятно, к тому, что происходит как бы их распирание, поэтому наблюдается продольное растрескивание главного корня. Это растрескивание облегчается тем, что значительная часть тканей в базальной части главного корня уже разрушена. Трещина может спускаться на 30 см. Происходит как бы начало партикуляции, которая, впрочем, у свербиги не завершается распадением материнской особи на несколько дочерних, способных существовать самостоятельно, как это наблюдается у других растений. Поэтому партикулами эти части можно назвать у свербиги лишь условно. Некоторые партикулы могут отмирать, и часто у старых генеративных особей происходит одностороннее разрастание каудекса.

В течение всей жизни у растений свербиги сохраняется стержневой главный корень, поэтому по И. Г. Серебрякову (1964) свербигу можно отнести к группе длинностержневых многоглавых травянистых поликарпиков. Однако корневая система у старых генеративных растений свербиги часто бывает очень сильно разветвленной (рис. 5е). Многочисленные крупные боковые корни отходят от главного на разных уровнях. Они располагаются сначала горизонтально, затем резко изгибаются и спускаются отвесно вниз, углубляясь вместе с главным корнем более чем на 2 м.

Глубина проникновения корня связана с условиями аэрации. На истринских лугах, когда корни достигали мокрого песка на глубине 1 м, они изгибались и принимали горизонтальное направление роста, как бы лежали на этом мокром песке. То же указывает С. А. Котт (1969).

У старых генеративных растений свербиги особенно заметно выражена сваливатость главного корня, что связано с его усиленной втягивающей деятельностью. Как отмечает И. П. Игнатьева (1967), для многих стержнекорневых декоративных травянистых растений, чем крупнее растение, тем на большую глубину втягивается основание его побегов в почву. Поэтому у старых крупных особей, которые должны глубже втягивать каудекс с почками возобновления в почву, сваливатость выражена сильнее.

Встречаются и вегетирующие старые генеративные особи свербиги, но в возрастном спектре популяции они составляют ничтожную долю. Больше таких растений на лугах, где усиливается пастбищная нагрузка.

Старческие генеративные растения свербиги характеризуются сильно ослабленной генеративной деятельностью. Они еще развивают цветоносные побеги, но побеги эти более низкие, меньше ветвятся, толщина их в среднем 2—3 мм. Наблюдается

также еще более сильное разрушение каудекса и еще большее заполнение его почвой (рис. 4). Сильно разрушаются не только

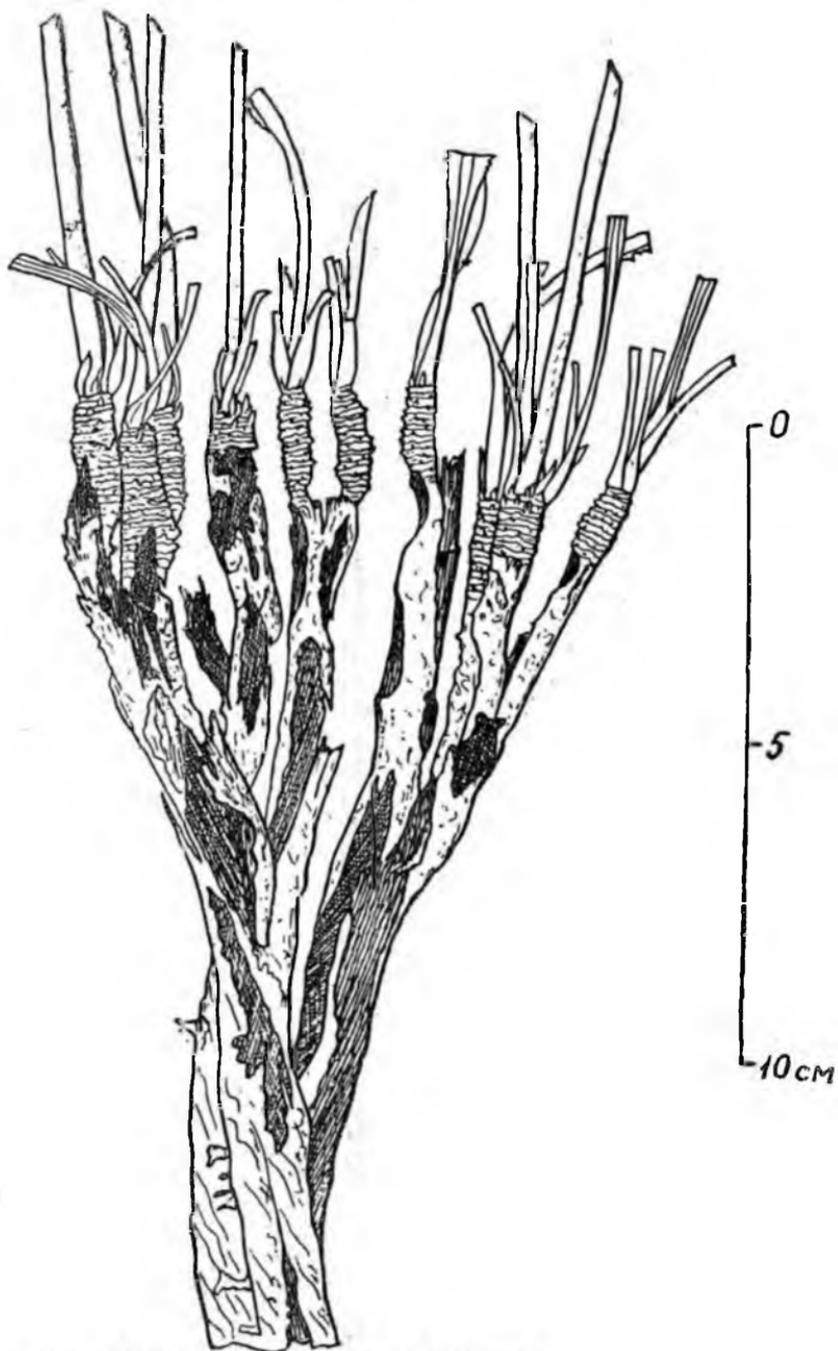


Рис. 4. Старческое генеративное растение.

главы каудекса, но и главный корень, так что остаются тонкие стеньки из живых тканей в 2—3 мм толщиной. Усиливается и партикуляция, но на разрушающихся партикулах не образуются придаточные корни и партикулы постепенно отмирают, не давая начало новым особям, как это может быть, например, у *Medicago falcata* L. (Снаговская, 1964), *Lotus corniculatus* L. (Михайловская, 1967), *Centaurea scabiosa* L. (Былова, 1968) и у многих других стержнекорневых растений.

Старческие генеративные растения переходят в сеильные, или отмирающие вегетативные. У них нет надземных побегов, отмирает полностью каудекс, базальная часть главного корня и значительная часть корневой системы, но еще остается живая некоторая часть главного корня. Сеильные особи свербиги можно обнаружить только при раскопках. На глубине 15—20 см под поверхностью почвы обнаруживается гниющая базальная часть

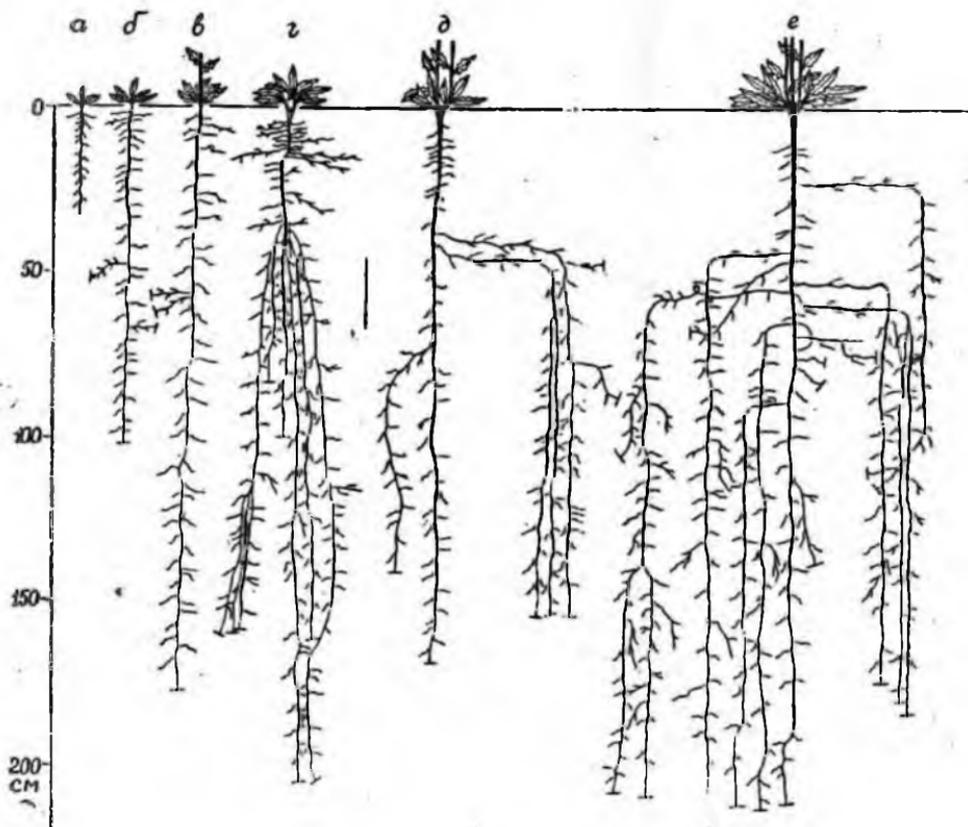


Рис. 5. Возрастные изменения корневой системы свербиги. а — ювенильное растение, б — взрослое вегетативное, в — генеративное молодое, г — вегетирующее после первого года цветения, д — генеративное средневозрастное, е — старое генеративное растение. Поперечная черта на конце корня означает, что он обрезан.

корня, а от расположенной ниже живой его части тянется вверх слабый этиолированный побег (обычно один, реже два), не достигающий дневной поверхности.

Общая длительность большого жизненного цикла у свербиги достигает 8—12 лет.

Косьба луга до созревания плодов свербиги может резко сократить запас ее семян в почве. Сенокосно-пастбищное использование луга с весенней пастьбой скота также может снизить засоренность его свербигой, так как при этом повреждаются цветочные почки, и значительная часть особей переходит в вегетативное состояние.

## ЛИТЕРАТУРА

Былова А. М. 1968. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.) Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука».

Былова А. М. 1970. О возрастных состояниях свербиги восточной. Рефераты докладов на Всесоюзном симпозиуме по изучению морфологических основ онтогенеза высших травянистых растений (Ставрополь 10—16 сентября, 1970). Изд. МГУ.

Васильченко И. Т. 1939. Флора СССР, т. 8.

Васильченко И. Т. 1965. Определитель всходов сорных растений. Л., «Колос».

«Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций». М., «Наука», 1968.

Гроссгейм А. А. 1950. Флора Кавказа, т. 4.

Дмитриева А. А. 1960. Определитель растений Аджарии. Тбилиси.

Доброхотов В. Н. 1961. Семена сорных растений. М.

Иванов В. П. 1955. Сорные растения и меры борьбы с ними. М.

Иванова Е. В. 1949. Флора БССР, т. 2. Минск.

Игнатьева И. П. 1965. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекоорневых травянистых поликарпиков. «Ботан. журн.», т. 50, 7.

Каден Н. Н. 1940. Очерк растительности Казахской степи под Курском. «Тр. Центрального черноземного заповедника», 1.

Камышев Н. С. 1959. Определитель сорных растений центрально-черноземных областей. Воронеж.

Корсмо Э. 1933. Сорные растения современного земледелия.

Котт С. А. 1948. Сорные растения и борьба с ними. М.

Котт С. А. 1961. Сорные растения и борьба с ними.

Котт С. А. 1962. Биологические типы сорных растений. «Агробиология», 5.

Котт С. А. 1969. Сорные растения и борьба с ними. М., «Колос».

Кудцов А. И. 1952. Превращение диких многолетних растений в культурные малолетники. «ДАН СССР», т. 86, 5.

Мальцев А. И. 1936. Сорная растительность СССР и меры борьбы с нею. Л., Сельхозгиз.

Михайловская В. А. 1953. Флора Полесской низменности. Минск.

Михайловская И. С. 1967. О возрасте особей популяции

*Lotus corniculatus* L. «Ботан. журн.», 52, 3.

Невский М. Л. 1947. Флора Калининской области. Калинин.

Нейштадт М. И. 1948. Определитель растений. М.

Новицкий С. 1966. Сорные растения и меры борьбы с ними. Минск.

Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. 1967. М., «Наука».

Письяукова В. В. 1956. Флора Мурманской области, т. 3.

Работнов Т. А. 1947. О длительности жизни *Agasyllis latifolia* (M. V.) Boiss. u *Libanotis montana* All. «ДАН СССР», 58, 1.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Геоботаника», 6. Изд. АН СССР. М.—Л.

Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. «Полевая геоботаника». 3. М.—Л., «Наука».

Симонович Л. В. Михайловская, Н. Козловская. 1969. Краткий определитель сорных растений Белоруссии. Минск., «Наука и техника».

Снаговская М. С. 1964. Вегетативное размножение желтой люцерны. «Научные доклады высшей школы», 4.

Снаговская М. С. 1965. Возрастные состояния желтой люцерны. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина. Химия, ботаника, зоология и гистология».

Тихонова З. Е. 1937. Сорняки и меры борьбы с ними. Горьк. обл. издат.

Трулевич Н. В. 1960. Строение куста и состав популяций полыни тьянь-шанской в ряду пастбищной дигрессии. «Ученые зап. ф-та естествознания МГПИ им. В. И. Ленина».

Федченко Б. А. и А. Ф. Флеров. 1910. Флора европейской России. Петербург.

Deyl M. 1956. Plevelé poly a zahrad. Praha.

Eggebrecht H. 1957. Unkraüter im Feldbestand. Leipzig.

Wehsarg O. 1954. Ackerunkräuter. Berlin.

---

## ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБРОВ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ САМОПОДДЕРЖАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

В травяном покрове дубрав вегетативное размножение играет неравноценную роль в самоподдержании видовых популяций.

И. Г. Серебрякову (1952) принадлежит мысль о возможности выделения среди травянистых поликарпиков биологического ряда, в котором по мере увеличения продолжительности жизни и глубины омоложения сменяющих друг друга побегов возрастает роль вегетативного размножения в жизни вида.

Расширяя этот тезис, мы предприняли попытку выделить среди исследованных видов биологический ряд, в котором возрастает роль вегетативного размножения в самоподдержании видовых популяций. При построении такого ряда были учтены признаки, представляющие наибольший фитоценотический интерес: 1) степень омоложения вегетативно возникающих дочерних особей сравнительно с материнской; 2) продолжительность существования клона (число и длительность жизни каждого поколения); 3) возрастное состояние особей, впервые приступающих к вегетативному размножению; 4) вегетативная подвижность (скорость распространения вегетативного потомства); 5) относительное участие вегетативно возникших особей в возрастном спектре популяций.

Омоложение, согласно Н. П. Кренке (1940), мы понимаем как «новообразование и развитие молодых веществ и структур, а также задержку старения существующих элементов, но не возврат индивидуума или его частей к прошлому».

Процесс омоложения представляет собой чрезвычайно сложное явление. Об его проявлениях можно судить по многочисленным показателям, в том числе физиолого-биохимическим, мы же ограничиваемся анализом лишь доступных в полевых условиях внешне морфологических проявлений омоложения. О наличии омоложения свидетельствует, по нашему мнению, усиление у дочерних особей процессов роста и органобразования, проявляющихся в увеличении числа растущих побегов, корней и почек возобновления. Признаком омоложения может служить и появление у вегетативного потомства взрослых особей виргинильных (ювенильных) структур.

Оценивая глубину омоложения вегетативного потомства разных видов, мы сравниваем возрастное состояние материнской особи, впервые приступившей к вегетативному размножению, и дочерних особей.

Всего исследовано 20 видов.

Материал был собран в 1964—1969 годах в широколиственных лесах Московской, Тульской, Калужской, Воронежской областей, Татарской АССР и Закарпатской области УССР.

Своеобразие вегетативного размножения было выявлено в процессе описания жизненных циклов. При этом для всех видов было проведено сравнение особенностей и длительности как фаз морфогенеза, так и возрастных состояний.

Периодизация большого жизненного цикла дана по Т. А. Работнову (1950), при выделении фаз морфогенеза использованы подразделения нескольких авторов (Серебряков, 1962; Серебряков и Чернышева, 1955; Гатцук, 1967; Шафранова, 1967; Иванова, 1968 и др.).

В связи с тем, что имеющиеся подразделения морфогенеза не охватывают всего разнообразия жизненных форм среди травянистых растений дубрав, оказалось необходимым ввести некоторые дополнения применительно к исследуемым видам (таблица 1).

По особенностям вегетативного размножения среди 20 рассмотренных видов можно выделить несколько групп. В первую группу объединены следующие клубневые и луковичные растения: *Corydalis marschalliana* (Pall) Pers., *Corydalis cava* (L) Schv.

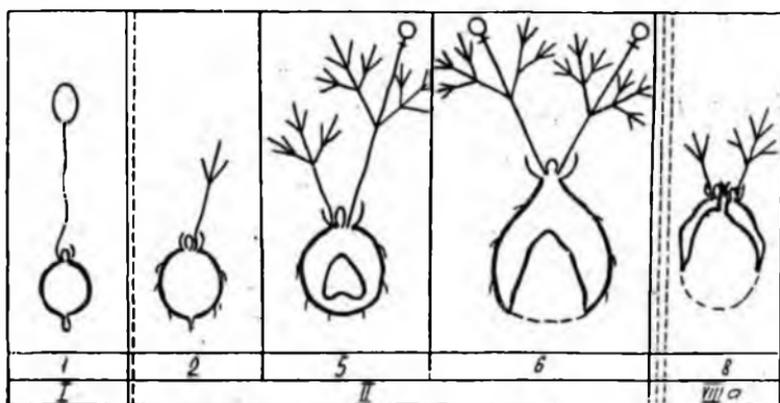


Рис. 1. Фазы морфогенеза и возрастные состояния *corydalis marschalliana*. Римскими цифрами обозначены фазы морфогенеза (см. таблицу 1): 1 — проростки, 2 — ювенильные, 3 — имматурные, 4 — молодые вегетативные, 5 — молодые генеративные, 6 — средневозрастные генеративные, 7 — старые вегетативные, 8 — senilные растения. Сплошные вертикальные линии — границы возрастных состояний, пунктирные — фаз морфогенеза. Двойная пунктирная линия разграничивает этапы морфогенеза.

et Koert., *Corydalis solida* (L) Schwartz, *Scilla sibirica* Ander.

В структуре особей и ходе жизненных циклов у первых двух клубневых видов наблюдается почти полное совпадение. В качестве примера рассмотрим жизненный цикл *Corydalis marschalliana* (рис. 1).

I<sup>1</sup>. Фаза проростка. Семена *Corydalis marschalliana* прорастают весной, тип прорастания надземный. Как и *C. sava*, она относится к ложноодносемядольным растениям (Velenovsky, 1907, Ryberg, 1959). Единственная семядоля имеет удлиненно-эллиптическую пластинку с длинным тонким черешком. Гипокотиль сильно утолщен, главный корень нитевидный.

II. Фаза первичного побега включает почти всю, а в некоторых случаях и всю остальную часть жизненного цикла растения. *C. marschalliana* в течение всей рассматриваемой фазы образует один розеточный побег. Клубень нарастает моноподиально за счет верхушечной почки. На побеге каждый год развивается несколько низовых чешуевидных и срединных ассимилирующих листьев. Генеративные побеги возникают из почек в пазухах чешуевидных листьев и после плодоношения полностью отмирают.

Ювенильное состояние длится у *C. marschalliana* один-два года. В этом состоянии у растения образуются два низовых чешуевидных и один срединный лист тройчатого типа. Главный корень отмирает, появляются придаточные корни на гипокотиле, а затем на стеблевой части клубня.

В имматурном состоянии хохлатки развиваются два-три низовых и один-два срединных листа с пластинкой более сложного строения; от однажды рассеченной на 5 долей до дважды тройчато рассеченной.

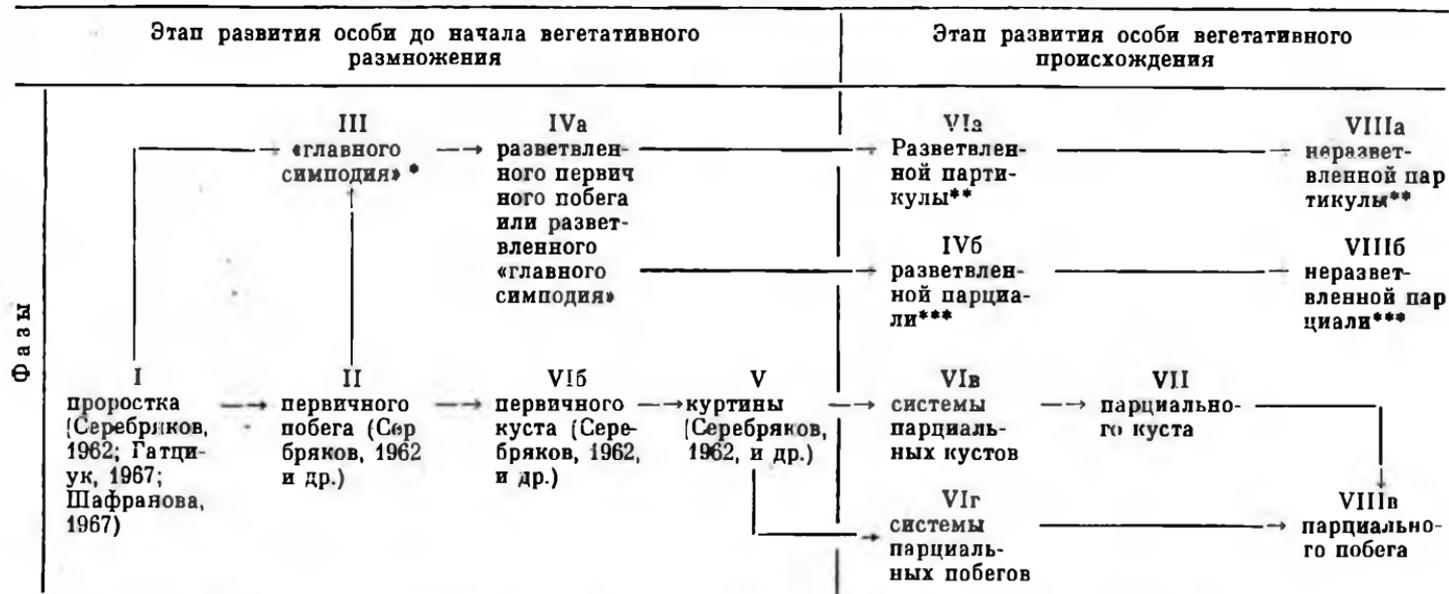
В молодом вегетативном состоянии у растений образуется 2—4 чешуевидных и один-два срединных трижды тройчато рассеченных листа, несколько меньших, чем листья взрослых особей. Клубень заметно увеличивается в размерах и внутри него появляется небольшая полость.

У молодых генеративных растений эта полость очень велика и клубень имеет округлую форму. На годичном приросте розеточного побега развиваются 2—4 чешуевидных и один срединный лист. В пазухе верхнего чешуевидного листа появляется генеративный побег.

В средневозрастном генеративном состоянии на годичном приросте возникает до семи-восьми чешуевидных и трех-четырёх срединных листьев. У наиболее мощных особей генеративные побеги развиваются в пазухах всех чешуевидных листьев. Полость в клубне все увеличивается, что приводит

<sup>1</sup> Номера фаз даны в соответствии с таблицей 1.

Схема этапов и фаз морфогенеза травянистых растений дубрав



\* Понятие фазы «главного симподия» применяется к особям, у которых существует лишь один ассимилирующий побег, соединяющийся через систему подиумов (базальных частей побегов прошлых лет) с первичной корневой системой. В некоторых случаях первичная корневая система целиком заменяется придаточной.

\*\*\* Термин партикула мы используем при описании стержнекорневых, вертикально короткокорневищных, плотнoderновинных, клубневых и луковичных растений. При описании остальных жизненных форм мы используем предложенный А. А. Урановым термин парциаль (см. Бородина, 1968. Смирнова, 1968б).

Стрелками показана последовательность прохождения отдельных фаз.

к разрушению его базальной части. Форма клубня полусферическая или конусовидная.

В старом генеративном состоянии продолжается интенсивное разрушение клубня, на годичном побеге появляются 2—3 чешуевидных и 1—2 срединных листа. Генеративный побег обычно один.

Во всех возрастных состояниях генеративного периода у растений могут не развиваться срединные листья на годичном приросте розеточного побега. Они имеются только на генеративных побегах.

В некоторых случаях жизненный цикл *Corydalis marschalliana* (как и *C. saeva*) заканчивается в фазе первичного побега. Вегетативного размножения не происходит. Сенильные растения *C. marschalliana* представлены небольшим участком клубня около верхушечной почки. В состав годичного прироста розеточного побега входит 1—2 чешуевидных и 1—2 срединных листа ювенильного типа.

Довольно часто у *C. marschalliana* в сенильном периоде наблюдается образование дочерних особей. Растение переходит в следующую фазу.

#### VIIIa. Фаза неразветвленной партикулы.

Мощные генеративные экземпляры хохлатки по мере разрушения клубня распадаются на несколько жизнеспособных участков — возникает клон. Каждый из участков клубня имеет одну или несколько спящих пазушных почек. Из этих почек развиваются вегетативные розеточные побеги с листьями ювенильного типа. Растения такого типа отнесены нами к сенильному возрастному состоянию.

В исключительных случаях на образовавшихся участках клубня развиваются генеративные побеги. Дочерние особи хохлатки не испытывают омоложения, они возрастнее более старые, чем материнская. Второго поколения дочерних особей не образуется, вегетативное размножение происходит один раз. Общая продолжительность существования клона 2—3 года.

Вегетативного разрастания у особей *C. marschalliana* не наблюдается.

Жизненный цикл луковичного растения *Scilla sibirica* описан (Смирнова, 1967а). Структура особей *S. sibirica* существенно отличается от структуры особей остальных трех видов, объединенных в первую группу, но по времени возникновения дочерних особей, продолжительности их существования, степени омоложения вегетативного потомства и т. д. этот вид очень близок к клубневому виду *C. solida*.

Ниже кратко рассматриваются особенности жизненного цикла *C. solida* (рис. 2).

#### I. Фаза проростка

*C. solida*, как и все хохлатки подрода *Capnites* D. C., относится к ложносемядольным растениям (Velenovsky, 1907, Але-

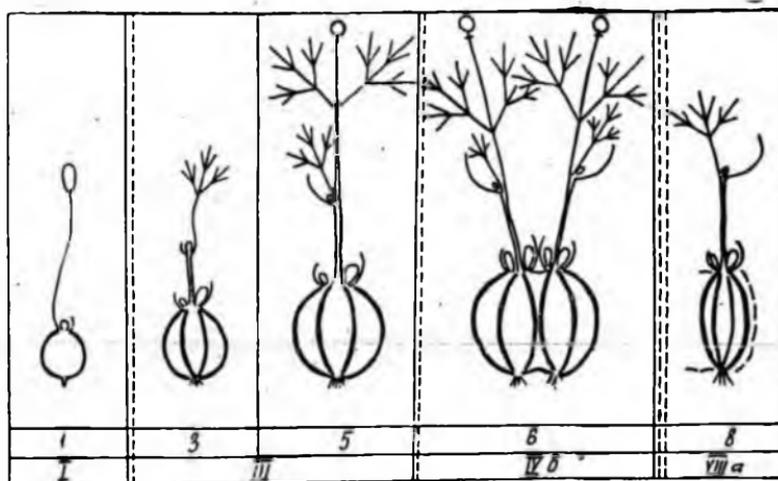


Рис. 2. Фазы морфогенеза и возрастные состояния *Corydalis solida*

хин, 1923; Никитина, 1955, 1957; Ryberg, 1959). Строение проростков у всех рассматриваемых хохлаток ничем принципиально не отличается. Проросток *C. solida* характеризуется лишь несколько меньшими размерами семядоли.

II. Фаза первичного побега очень кратковременна.

На второй год жизни в ювенильном состоянии у растения формируется удлиненный побег за счет растяжения междоузлия верхнего чешуевидного листа. Верхушечная почка оказывается поднята над поверхностью почвы на 2—3 см. В ювенильном состоянии у растения образуется 2—3 чешуевидных и один срединный трехраздельный лист. В пазухе одного из нижних чешуевидных листьев формируется крупная почка, которая является почкой возобновления. После окончания вегетации вся надземная и часть подземного побега отмирают до почки возобновления. Растение переходит к симподиальному нарастанию.

III. Фаза «главного симподия»<sup>2</sup> занимает наибольшую по продолжительности часть жизненного цикла и включает возрастные состояния от имматурного до средневозрастного генеративного. У *C. solida* происходит ежегодная смена клубней. Новые клубни формируются внутри старых вследствие деятельности нового камбиального кольца, формирующегося в основании развивающейся пазушной почки (Igmisch, цит. по Velenovsky, 1907; Ruberg, 1959). Придаточные корни формируются в основании нового клубня.

В имматурном состоянии *C. solida* образуется обычно один срединный лист дважды-тройчато рассеченный.

<sup>2</sup> Термин «главный симподий» заимствован у Т. И. Серебряковой (1971).

В молодом вегетативном состоянии у этой хохлатки развиваются два срединных листа: первый трижды, а второй дважды тройчато рассеченный. В этом возрастном состоянии значительно увеличиваются размеры листьев, размеры единственного удлиненного междоузлия и клубня; возрастает число придаточных корней.

При переходе к генеративному периоду из верхушечной почки развивается генеративный побег.

Молодые генеративные растения имеют один генеративный побег с 2 срединными трижды тройчато рассеченными листьями. Из пазушной почки верхнего чешуевидного листа может развиваться розеточный побег с 1—2 срединными листьями.

#### IVa. Фаза первичного куста

В средневозрастном генеративном состоянии у клубня после периода покоя начинают развиваться две пазушных почки, каждая из которых формирует свой клубень. У таких растений обычно можно наблюдать два генеративных побега.

По мере отмирания материнского клубня дочерние клубни обособляются, каждый из них обладает собственной корневой системой (Трофимов, 1952; Ryberg, 1959).

#### VIIIa. Фаза неразветвленной партикулы

К моменту полного обособления дочерних клубней от материнского число их может достигать четырех, а в очень редких случаях шести. Образуется клон. Размеры дочерних клубней по мере их возникновения уменьшаются по сравнению с материнским, соцветия содержат меньше цветков, а в некоторых случаях цветки недоразвиваются. Дочерние особи переходят в более позднее, по сравнению с материнской, возрастное состояние — старое генеративное.

В течение жизненного цикла образуется два поколения вегетативного потомства. Продолжительность существования клона составляет, в среднем, 4—6 лет (таблица 2).

В сенильном состоянии размеры дочерних клубней, еще больше уменьшаются, у растений появляются листья ювенильного типа.

Таким образом, все четыре рассматриваемых вида, несмотря на существенные отличия в структуре особей, характеризуются следующими общими чертами: наиболее продолжительной в большом жизненном цикле является фаза первичного побега или соответствующая ей фаза «главного симподия», вегетативное размножение (переход к фазам парциальных образований) начинается в конце генеративного — сенильном периоде, дочерние особи, как правило, возрастно более старые, чем материнская, продолжительность существования клона от 2 до 8 лет, расселение вегетативного потомства практически не происходит (см. таблицу 2).

Таблица 2

## Некоторые возрастные показатели вегетативно-подвижных растений дубрав

	Генеративный период*			Старческий период			Минимальная продолжительность существования клона, годы	Минимальная продолжительность жизненного цикла, годы.
	Скорость продвижения особей, см/год	Протяженность особей, см.	Условный возраст, годы.	Скорость продвижения особей, см/год.	Протяженность особей, см.	Условный возраст, годы.		
<i>Corydalis marschalliana</i>	0	3,5	—	0	1,2	2—3	2—3	—
<i>Corydalis solida</i>	—	2,3	—	0,10	0,40	2—3	4—6	—
<i>Scilla sibirica</i>	—	1,8	4,15	0,10	0,31	3,6	8	20
<i>Anemone ranunculoidis</i>	2,40	27,22	7,50	0,82	1,97	2,40	30—35	35—40
<i>Pulmonaria obесcure</i>	4,26	24,3	5,70	0,78	4,25	2,03	—	—
<i>Viola mirabilis</i>								
(корневидная форма)	2,17	14,05	6,21	0,52	3,21	3,21	—	—
<i>Asarum еuropaeum</i>	2,08	28,28	7,70	0,97	3,68	3,50	30—35	35—40
<i>Aegopodium podagraria</i>	25,0	542	8,60	1,25	4,26	3,40	40	50
		(189—824)						
<i>Carex pilosa</i>	28,0	613	7,20	0,82	7,82	4,00	40	50
		(275—810)						
<i>Asperula odorata</i>	54,0	246	—	3,20	5,4	—	—	—
		(128—325)						
<i>Stellaria holostea</i>	39,0	129	—	2,3	5,2	—	—	—
		(102—284)						
<i>Mercurialis perennis</i>	20	300	8,2	1,4	18,2	3,7	30—35	35—40
<i>Galeobdolon luteum</i>	45	200	4,02	0,8	6,4	2,3	20	25
<i>Viola mirabilis</i>	17,5	75,5	—	—	—	—	—	—
(системы корневых отпрысков)	(5—37)	(42,0—146)						

\* В генеративном периоде условный возраст приведен для возрастного состояния, в котором начинается вегетативное размножение.

Возрастной состав популяций всех четырех видов исследован в широколиственных лесах Воронежской области, Ставропольского края и Закарпатья.

У *Corydalis marschalliana* и *C. cava* вегетативное потомство в популяциях либо полностью отсутствует, либо составляет десятые доли процента. В последнем случае все вегетативно возникшие особи находятся в сенильном состоянии.

У *Corydalis solida* и *Scilla sibirica* вегетативное потомство в популяциях составляет несколько процентов и относится к старому генеративному и сенильному состояниям (таблица 3).

К рассмотренным видам по особенностям вегетативного размножения приближаются следующие члены синузии дубравного широколиственного леса: *Ranunculus cassubicus* L., *Orobanchus vernus* L., *Carex silvatica* Huds., а также некоторые плотнокустовые злаки, распадающиеся на сенильные парциали, и ряд стержнекорневых и короткокорневищных трав, у которых образуются партикулы в старческом периоде (Высоцкий, 1915; Пошкурлат, 1941; Нечаева, 1949; Гордеева, 1952; Стещенко, 1953, 1956; Сергеев, 1956; Трулевич, 1963; Персикова, 1961).

Партикуляцию, по мнению ряда авторов (Кудряшова, 1958; Голубев, 1962; Любарский, 1967 и др.), можно считать слабо развитой формой вегетативного размножения, которое не сопровождается значительным расширением площади, занимаемой клоном, и, как правило, не приводит к омоложению дочерних особей. Согласно В. Н. Голубеву (1962) партикуляция является приспособительным признаком, обеспечивающим продление жизни клона и сохранение за видом определенной площади.

Таким образом, описанная группа видов отличается особым типом вегетативного размножения, который характеризуется следующими чертами: вегетативное размножение происходит в конце жизненного цикла, оно не сопровождается сколько-нибудь заметным омоложением потомства и не приводит к существенному увеличению общей продолжительности жизненного цикла. В этом типе не наблюдается и заметного расселения потомства (Смирнова, 1968а).

Это первый тип вегетативного размножения в нашем представлении. Он не играет существенной роли в самоподдержании видовых популяций. При отсутствии семенного возобновления популяции подобных видов переходят в регрессивное состояние.

Описанный тип вегетативного размножения некоторые авторы характеризуют как старческий распад особей, противопоставляя его вегетативному размножению.

М. В. Сенянинова-Корчагина (1967) отделение от материнской особи сенильных парцелл не считает возможным квалифицировать как вегетативное размножение, так как «запоздалое отделение постаревших частей не является перспективным для устойчивого вида».

Возрастные спектры популяций вегетативно размножающихся травянистых растений дубрав (в %)

Виды	Участки ассоциаций	Ювениль-ные		Имматур-ные		Молодые ве-гетативные		Молодые ге-неративные		Средневоз-растн. гене-ративн.		Старые гене-ративные		Старые ве-гетатив-ные		Сениль-ные	
		С*	В*	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В
<i>Corydalis marschalliana</i>	Снытевая дубрава Воронежский заповедник, кв. 355	25,56	—	14,20	—	24,22	—	18,54	—	7,77	—	6,57	—	—	—	3,0	0,14
<i>Corydalis solida</i>	Снытевая дубрава Воронежский заповедник, кв. 355	31,56	—	12,56	—	12,02	—	29,84	—	10,04	—	—	3,01	—	—	—	0,97
<i>Scilla sibirica</i>	Снытевая дубрава Воронежский заповедник, кв. 355	22,40	—	22,36	—	0,68	—	24,46	—	29,66	—	—	0,22	—	—	—	0,22
<i>Asarum europaeum</i>	Осоково-снытевый липо-дубняк Воронежский заповедник, кв. 374	13,67	—	3,62	—	6,25	—	2,10	7,08	—	20,70	—	14,40	—	14,40	—	7,78

Продолжение

Виды	Участки ассоциаций	Ювенильные		Имматурные		Молодые вегетативные		Молодые генеративные		Средневозраст. генеративн.		Старые генеративные		Старые вегетативные		Сенильные	
		С*	В*	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В	С	В
<i>Aegopodium podagraria</i>	Снытевая дубрава Теллермановское лесничество, кв. 37	—	—	—	—	—	—	генеративные особи вегетативного происхождения				—	4,73	—	—		
<i>Viola mirabilis</i>	Осоково-снытевый липо-дубняк Воронежский заповедник, кв. 374	—	6,23	—	16,59	—	16,00	—	4,82	—	12,12	—	20,06	—	18,18	—	6,00

\* С — семенные особи; В — вегетативные особи

По мнению этого автора, вегетативным размножением следует считать «отделение от растения неопределенного числа омоложенных, часто специализированных частей (диаспор в широком смысле слова)». Это определение значительно сужает объем понятия вегетативное размножение, полностью исключая из него образование вегетативным путем старческих особей. Однако в некоторых случаях продолжительность жизни старческих особей составляет около десятка лет (Пошкурлат, 1941; Стешенко, 1956), что в значительной степени способствует сохранению занятой видом площади.

Признавая омоложение главным критерием вегетативного размножения, невозможно провести четкую границу между размножением и распадом (в понимании М. В. Сеняниновой-Корчагиной), так как образование дочерних особей в генеративном и виргинильном периодах далеко не всегда сопровождается омоложением; дочерние особи могут находиться в том же возрастном состоянии, что и материнская или перейти в следующее, более позднее (Снаговская, 1964; Смирнова, 1967б, 1968в; Бородина, 1968; Донскова, 1968).

Старческие особи, которые возникают в конце жизненного цикла, все же существенно отличаются от нежизнеспособного опода (Снаговская, 1964): они обладают жизнедеятельной корневой системой и почками возобновления.

Учитывая все вышесказанное, мы считаем возможным вслед за рядом авторов (Бородин, 1911; Талиев, 1922; Chouard, 1934; Мейер, 1937; Правдин, 1938; Шалыт, 1960, 1965; Курсанов и др., 1965; Любарский, 1967 и др.) рассматривать вегетативное размножение как естественное или искусственное отделение от материнского растения специализированных (или неспециализированных) частей, способных к самостоятельному существованию и развитию.

Образование дочерних особей в старческом периоде (сенильный распад по М. В. Сеняниновой-Корчагиной) мы считаем частным случаем вегетативного размножения. С точки зрения значимости вегетативного потомства в самоподдержании видовых популяций сенильный распад можно квалифицировать как вегетативное размножение наиболее примитивного типа.

Вторая группа видов, выделенная по особенностям вегетативного размножения, наиболее многочисленна. Она включает большинство исследованных видов: *Anemone ranunculoides* L., *A. nemorosa* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dum., *Viola mirabilis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Mercurialis perennis* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L., *Asperula odorata* B.

Авторы, изучавшие травянистые растения дубрав (Серебряков, 1947, 1952; Шик, 1953; Зозулин, 1959; Голубев, 1962, 1965; Серебряков, Серебрякова, 1965; Любарский, 1967 и др.) выделяют среди перечисленных видов следующие жизненные формы:

короткорневищные, длиннокорневищные, подстилочные и наземноползучие.

Рассматриваемая группа является не вполне однородной в отношении вегетативной подвижности.

Устойчивость популяций вегетативно-подвижных растений в широколиственных лесах определяется не только способностью их к образованию жизнестойкого потомства, но зависит от быстроты захвата вегетативным потомством освобождающейся территории и от длительности ее удержания.

Рассматривая фитоценотическое значение различных способов вегетативного размножения, мы выделяем среди изученных корневищных, подстилочных и наземноползучих растений второй группы три подгруппы видов с учетом следующих свойств: способа и скорости захвата новых точек в пределах населенной видом территории и способности более или менее длительно удерживать их за собой.

I подгруппа: корневищные, вегетативно-малоподвижные, устойчивые. К ней относятся, главным образом, короткорневищные растения: *Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*, *Viola mirabilis* (корневищная форма), *Pulmonaria obscura*. Положение одного вида (*Asarum europaeum*) при выделении коротко- и длиннокорневищных жизненных форм остается неопределенным. Это связано с отсутствием единого и четкого критерия короткого и длинного корневища. Мнения исследователей в этом отношении расходятся.

И. В. Борисова (1960) предлагает разграничивать эти две группы по величине плагиотропной части монокарпического побега. Принципиально сходное мнение высказано Е. Л. Любарским (1967). В. Н. Голубев (1962) предлагает различать обе группы жизненных форм по суммарной длине корневищ, М. С. Шалыт (1960) — по длине междоузлий. Более детально этот признак разобран И. Г. Серебряковым (устное сообщение, цит. по Л. Е. Гатцук, 1970). Он предложил считать укороченными те междоузлия, которые по всей своей длине, хотя бы с одной стороны стебля защищены листом или его частями (прилистниками, влагалищем, основанием листа). В этом случае лист или его части, принадлежащие к одному узлу, будут достигать следующего узла. Если же этого не будет, междоузлие, даже если оно короткое, следует признать удлиненным.

Недостатком таких подразделений корневищных растений является произвольность границ понятий длинное и короткое корневище или междоузлие. Второй недостаток проведенных подразделений состоит в том, что они не дают представления о фитоценотическом различии двух категорий корневищных растений. Исключение в этом отношении составляет классификация Е. Л. Любарского (1967), который длиннокорневищные растения (прирост более 3—5 см в год) относит к вегетативно-подвижным, прочие же считает вегетативно-неподвижными.

Многолетние побеговые части особей у видов первой подгруппы представлены эли- или гипогегенными корневищами. Они состоят из однородных элементов: годичных (при моноподиальном нарастании) или монокарпических (при симподиальном нарастании) побегов. Продолжительность жизни побега в составе корневища 5—10 лет (рис. 3).

Придаточные корни расположены более или менее равномерно по всей длине корневища. У этих растений одни и те же побеги выполняют функцию захвата территории и ее удержания. Одна и та же точка на поверхности земли удерживается особью в течение нескольких лет, но активная часть корневой системы, которая представлена придаточными корнями, возникающими на самом молодом годичном приросте, и почки возобновления перемещаются каждый год. Участки корневища, наиболее удаленные от почек возобновления и активной части корневой системы, постепенно разрушаются. Растение как бы «переползает» с одного участка на другой. Скорость такого передвижения очень невелика (таблица 2).

Жизненные циклы *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Viola mirabilis* описаны (Смирнова, 1968в; Смирнова, Кагарлицкая, 1972).

Ниже в качестве примера рассматривается жизненный цикл *Pulmonaria obscura* (рис. 4).

### I. Фаза проростка

Прорастание семян начинается в середине апреля — в мае, тип прорастания надземный. Проросток имеет округлоовальные семядоли, утолщенный гипокотиль и главный корень. Зародышевая почка прикрыта основаниями семядольных листьев.

В течение первого года жизни у растения образуется 2—3 срединных листа ювенильного типа. Пластинка таких листьев постепенно переходит в черешок, у взрослых же листьев она имеет овально-сердцевидное основание.

### II. Фаза первичного побега

К середине первого вегетационного периода семядоли желтеют и отмирают — растение переходит в ювенильное состояние. У ювенильных растений начинает формироваться эпигегенное корневище (Серебряков, Серебрякова, 1965), первым звеном которого является гипокотиль. Развивается придаточная корневая система. В течение нескольких лет растение нарастает моноподиально. В имматурном состоянии число срединных листьев розеточного побега достигает 5—6, по форме они приближаются к листьям взрослого типа. Главный корень в этом возрастном состоянии отмирает, значительного развития достигает придаточная корневая система. У растения закладываются крупные почки в пазухах нижних чешуевидных листьев годичного побега.

### IVa. Фаза разветвленного первичного побега.

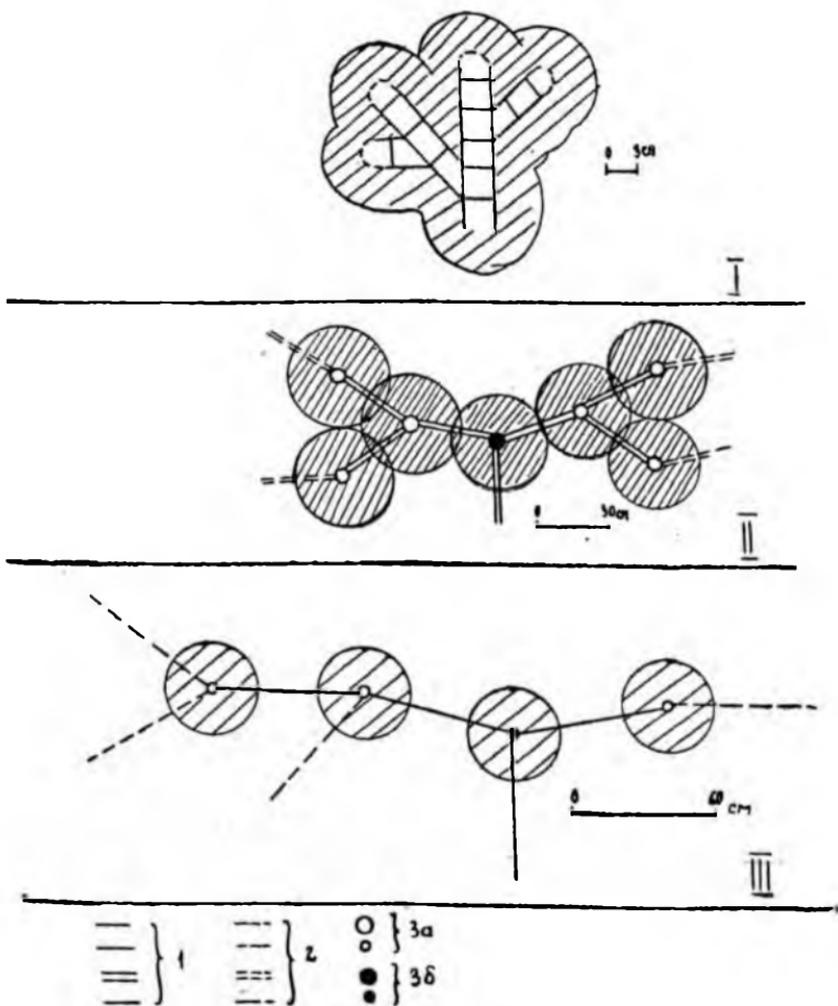


Рис. 3. Функциональная структура особей вегетативно-подвижных растений дубрав. I—III подгруппы видов (см. в тексте), 1 — коммуникационные побеги, 2 — побеги захвата территории, 3 — центры закрепления особей: а — с живыми побегами, б — с отмирающими побегами. Толщина побегов показана в масштабе. Окружностью или дугой очерчена граница горизонтального распространения придаточных корней; косой штриховой показана корневая насыщенность.

Молодого вегетативного состояния растение достигает к 4—5 годам, в это время корневище начинает ветвиться, образуя одну, реже 2—3 боковых ветви. Число срединных листьев у годичного побега равно 5—7, по размерам они приближаются к листьям взрослых особей. В этом возрастном состоянии у медуницы еще сохраняется гипокотиль, что позволяет опреде-

лить абсолютный возраст растения (Шик, 1953, Серебряков, Серебрякова, 1965).

Зацветает медуница на 6—7 год жизни, после первого цветения моноподиальное нарастание сменяется симподиальным.

#### VIб. Фаза разветвленной парциали.

Вегетативное размножение у медуницы начинается в молодом или средневозрастном генеративном состоянии и захватывает весь генеративный и отчасти сенильный период. В генеративном периоде оно осуществляется, как у ветреницы и копытня, путем отделения разветвленных парциалей.

При этом вегетативное потомство оказывается омоложенным. Так при делении средневозрастной генеративной особи возникает одна или несколько молодых генеративных особей. Это приводит к постоянному пополнению популяции омоложенными особями и задерживает ее старение.

Подразделение генеративного периода у медуницы проведено по тем же признакам, что у копытня и ветреницы: по направленности изменения величин годичных приростов, по степени разветвленности корневища, числу почек возобновления и условному возрасту особей.

Наиболее мощные, сильно разветвленные парциали можно видеть в средневозрастном генеративном состоянии. Общая протяженность многолетних побегов особи составляет в среднем 24,3 см, ежегодный прирост 4—5 см.

По мере старения растений с начала возникают малоразветвленные, а затем неразветвленные парциали. Быстро уменьшается число активно растущих корней и почек возобновления.

#### VIIIб. Фаза неразветвленных парциалей

К этой фазе относятся старые вегетативные и сенильные растения.

В сенильном состоянии корневище медуницы распадается на мелкие участки, иногда состоящие из одного годичного прироста. Побеги сенильных особей часто развиваются из спящих пазушных почек, листья их имеют ювенильный характер, новообразования придаточных корней не наблюдается.

В том случае, если вегетативное размножение происходит в сенильном периоде, омоложения не наблюдается. Дочерние особи возрастно более старые, чем материнская.

Таким образом, жизненный цикл *Pulmonaria obscura* так же, как и *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, характеризуется следующими особенностями: наибольшей продолжительностью отличается фаза разветвленных парциалей; вегетативное размножение начинается в средневозрастном, иногда в молодом генеративном состоянии; по крайней мере, часть дочерних особей претерпевает неглубокое омоложение; минимальная продолжительность существования клона (Смирнова, 1968в) — 20—30 лет. Скорость распространения вегетативного потомства 2—6 см/год.

В этой подгруппе видов возрастной состав популяций исследован только у *Asagum eugoraеum* (таблица 3). Вегетативное потомство в популяции этого вида составляет более 70% и включает все возрастные состояния, начиная с молодого генеративного.

II подгруппа: корневищные, вегетативноподвижные, устойчивые.

Сюда относятся длиннокорневищные виды: *Carex pilosa*, *Aegorodіum podagraria* (Смирнова, 1967б), *Mercurialis perennis* (Смирнова, Торопова, см. настоящий сборник).

Многолетнее побеговое тело взрослых особей рассматриваемых видов структурно неоднородно. Оно представлено, во-первых, гипогенными плагиотропными корневищами, которые в период роста служат для захвата территории, а после его прекращения служат коммуникациями, во-вторых эпигенными корневищами парциальных побегов или кустов (рис. 3). Корневая система у этих видов представлена только придаточными корнями, которые сосредоточены главным образом у парциальных побегов и кустов. Это дало нам возможность назвать парциальные образования рассматриваемых видов центрами закрепления.

Растущие корни и почки возобновления можно обнаружить в составе центров закрепления особей до 10 лет. Общая продолжительность жизни парциальных образований (центров закрепления) и коммуникационных корневищ составляет 10—12 лет.

Разделение функций между отдельными побегами или их участками позволяет особям рассматриваемых видов, с одной стороны, распространяться довольно быстро, продвигаясь на десятки сантиметров в год (Кернер, 1902; Шик, 1953; Зозулин, 1959; Любарский, 1967); с другой — удерживать захваченную особью территорию в течение десятка, а иногда и более лет.

Жизненные циклы всех трех видов разобраны в отдельных статьях (см выше).

Наиболее продолжительными в жизненных циклах являются фазы парциальных образований. Вегетативное размножение начинается в молодом или средневозрастном генеративном состоянии и сопровождается неглубоким омоложением потомства (подробнее см. статью О. В. Смирновой, Н. А. Тороповой в настоящем сборнике). Минимальная продолжительность существования клона около 50 лет. Скорость распространения вегетативного потомства — 20—30 см/год.

Возрастной состав популяций наиболее подробно исследован у *Aegorodіum podagraria*, менее детально у *Carex pilosa*. Относительно возрастного состава *Mercurialis perennis* имеются только ориентировочные данные. Исследованные популяции всех трех видов отличаются большим своеобразием: в возрастном спектре почти полностью отсутствуют особи виргинильного пе-

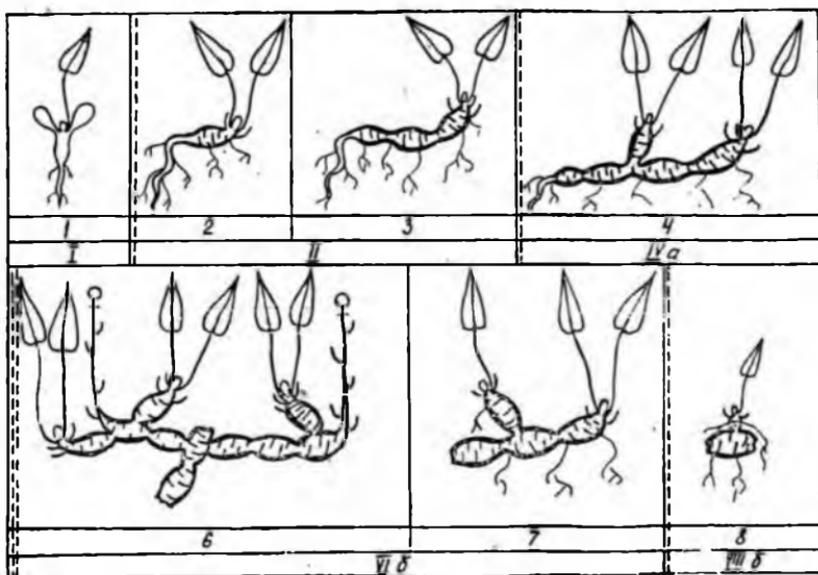


Рис. 4. Фазы морфогенеза и возрастные состояния *Pulmonaria obscura*

риода (кроме проростков), преобладают особи генеративного периода (70—90%); сецильные особи составляют небольшую часть популяции.

Как показали детальные исследования популяций *Aegoridium podagragia* такой возрастной спектр отличается очень большой устойчивостью и может поддерживаться десятки лет исключительно за счет вегетативного потомства (Смирнова, 1968б).

III подгруппа: подстилично-наземно-ползучие, вегетативно-подвижные, неустойчивые. Сюда относятся *Galeobdolon luteum* (Смирнова, Торопова, 1972), *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, и, по предварительным данным, *Glechoma hirsuta* W. et K.

Среди дубравного широкоотравья эти растения отличаются наибольшей вегетативной подвижностью.

Взрослые особи перечисленных видов, как и растений предыдущей группы, структурно неоднородны. Побеги захвата территории — впоследствии коммуникационные — представлены либо надземными плетями, либо подстилочными столонами. Вследствие большой скорости и длительности роста этих побегов большая часть вегетационного периода) взрослые особи быстро захватывают освободившуюся территорию, продвигаясь на 100 и более см в год.

Центры закрепления у рассматриваемых видов представлены парциальными побегами или кустами. И центры закрепления, и коммуникационные побеги у видов третьей подгруппы очень недолговечны, они существуют 2—4 года. Придаточные корни

сосредоточены около парциальных образований, живут 2—3 года. Длина горизонтально расположенных придаточных корней в несколько раз меньше годичного прироста ползучих побегов. Окоренность придаточных корней, которая представляет собой косвенный показатель корневой насыщенности (Смирнова, Торопова, см. настоящий сборник), в этой подгруппе наименьшая (рис. 3).

В этой подгруппе мы рассматриваем жизненные циклы двух видов: *Stellaria holostea* (рис. 5), *Asperula odorata*.

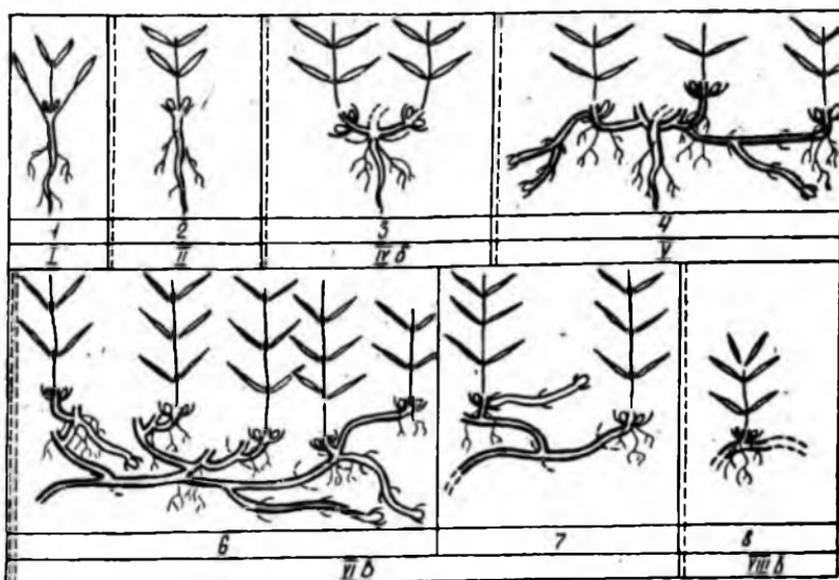


Рис. 5. Фазы морфогенеза и возрастные состояния *Stellaria holostea*.

## Жизненный цикл *Stellaria holostea*

### I. Фаза проростка

Прорастание семян звездчатки наблюдается в середине — конце мая. Вполне развитый проросток имеет гипокотиль длиной 1—2 см и главный корень. Семядоли линейно-ланцетные, сужены в черешок. Первые срединные листья линейные, сидячие.

II. Фаза первичного побега включает только ювенильное состояние. У звездчатки это состояние непродолжительно и обычно длится часть первого вегетационного периода. В ювенильном состоянии у растения возникает до 7 пар ассимилирующих срединных листьев, развиваются боковые и гипокотильные корни. Условной границей между состоянием проростка и ювенильным служит момент отмирания семядолей.

### IVб. Фаза первичного куста

К концу первого — второго вегетационного периода у звездчатки из пазушных почек семядолей развиваются ортотропные побеги, давая начало первичному кусту. Побег первого порядка осенью полегает, верхушка его отмирает, а из базальных пазушных почек развиваются новые побеги II порядка, число пар листьев у таких побегов значительно возрастает. Этой фазе соответствует и матурное возрастное состояние.

#### V. Фаза куртины

В процессе дальнейшего развития первичного куста из базальных пазушных почек побегов III и более высоких порядков появляются плагиотропные побеги с чешуевидными листьями, растущие под подстилкой (столоны)<sup>3</sup>. После некоторого периода плагиотропного роста терминальная почка изгибается, выходит на поверхность и образуется ортотропная часть побега. Из пазушных почек в зоне изгиба возникают новые плагиотропные побеги и т. д. Фаза куртины соответствует молодому вегетативному состоянию и очень непродолжительна.

В некоторых случаях можно было наблюдать, что одна из пазушных почек семядолей дает начало ортотропному, другая — плагиотропному побегу — фаза первичного куста выпадает.

#### VI. Фаза систем парциальных кустов

Вегетативное размножение у звездчатки начинается еще в молодом вегетативном состоянии и происходит путем отделения систем парциальных кустов и побегов. Генеративные системы включают растущие и коммуникационные плагиотропные побеги, ортотропные парциальные побеги с ассимилирующими листьями и базальные основания ортотропных побегов. По соотношению этих элементов у особи в генеративном периоде выделены молодое, средневозрастное и старое генеративное состояние по тому же принципу, что у *Saxex pilosa*, и *Aegopodium podagraria* (Смирнова, 19676).

Старые вегетативные особи представлены небольшими системами парциальных кустов, в которых отсутствуют растущие плагиотропные побеги. Число пар листьев у ортотропных побегов уменьшается до 7—8, в то время как у генеративных растений в среднем, образуется 12—14 пар листьев. Форма их приближается к линейной, в отличие от ланцетной у генеративных особей.

VII. Фаза парциального куста соответствует сенильному состоянию. Сенильное растение обычно представлено небольшим участком плагиотропного побега, из пазушной почки которого развился один, реже два ортотропных побега ювенильного типа, с 3—4 парами небольших линейных листьев.

<sup>3</sup> Столоны — плагиотропные подземные и надземные побеги, тонкие и недолговечные, служат главным образом для вегетативного размножения (Серебряков, 1952; Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1972; Серебряков, Серебрякова, 1965).

## Жизненный цикл *Aspergula odorata*

### I. Фаза проростка

Прорастание семян ясенника происходит в конце весны — начале лета. Тип прорастания надземный. Проросток имеет главный корень длиной 1—2 см, который резко отличается по цвету от слегка утолщенного гипокотила. Семядоли овально ланцетные, резко сужены в черешки. в пазухах семядолей ясно заметны почки. У проростка 2—3 мутовки из 4 листочков.

II. Фаза первичного побега очень непродолжительна и включает только ювенильное состояние. В этом состоянии у растения появляются шестилистные мутовки, развивается система боковых корней на главном корне и придаточных на гипокотиле.

IVб. Фаза первичного куста. В конце первого — начале второго вегетационного периода из пазушных почек семядолей появляются побеги второго порядка. Число листьев в нижних мутовках обычно равно четырем, в следующих — шести. Число мутовок у ортотропных побегов в этой фазе равно, в среднем, 3—4. Дальнейшее развитие куста происходит за счет побегов, развивающихся из базальных пазушных почек побегов II порядка. Эта фаза соответствует имматурному возрастному состоянию.

V. Фаза куртины. На третий-четвертый год жизни у растения из базальных пазушных почек начинают появляться плагиотропные побеги с чешуевидными листьями (столоны). В узлах у таких побегов образуются тонкие, слабо развитые придаточные корни. Плагиотропные побеги-столоны растут под почвой на поверхности почвы; они могут ветвиться. По выходе терминальной почки на поверхность развиваются ортотропные участки побега (парциальные побеги). Первые листья таких побегов — чешуевидные (Серебряков, 1952), далее располагаются 2—6-членные мутовки. Из почек в зоне изгиба плагиотропного участка побега появляются в следующем вегетационном периоде как ортотропные побеги, так и плагиотропные побеги. Фаза куртины соответствует молодому вегетативному состоянию.

### VIIв. Фаза систем парциальных кустов

Вегетативное размножение у ясенника начинается при переходе к цветению или несколько раньше.

Как и у предыдущего вида оно осуществляется путем отделения систем парциальных побегов и кустов. Генеративный период у *Aspergula odorata* подразделен по тому же принципу, что у растений предыдущей подгруппы (Смирнова, Торопова, см. настоящий сборник). Старые вегетативные особи состоят из небольшого числа парциальных побегов, растущие столоны отсутствуют. Число мутовок и размеры листьев в мутовках редко уменьшается.

### VIIIб. Фаза парциального куста

Сенильные особи представлены небольшими участками плагиотропных побегов; ортотропные побеги, очень небольшие, обычно с 2—3 мутовками, причем в первой мутовке довольно часто развивается только два листа, что делает такие растения по строению надземного побега чрезвычайно похожими на проростки и ювенильные.

Краткое описание жизненных циклов видов третьей подгруппы, показало, что они проявляют достаточно полное сходство с видами первой и второй подгруппы по всем отличительным признакам, кроме вегетативной подвижности.

Возрастные спектры у этих видов не определены, но по нашим наблюдениям они проявляют значительное сходство с возрастными спектрами *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*.

Таким образом, все три подгруппы в пределах второй группы видов характеризуются следующими особенностями: вегетативное размножение начинается в середине жизненного цикла, оно сопровождается неглубоким омоложением дочерних особей и приводит к заметному увеличению общей продолжительности жизненного цикла за счет увеличения продолжительности жизни клона. Эти отличительные черты позволили квалифицировать вегетативное размножение у видов второй группы как особый, второй тип вегетативного размножения в разбираемом биологическом ряду.

Виды трех рассмотренных подгрупп в пределах II типа вегетативного размножения проявляют более или менее одинаковые возможности в отношении самоподдержания популяций при отсутствии семенного размножения. Однако устойчивость их популяций в сообществе зависит также и от возможностей особей в отношении захвата и удержания площади.

Описывая формирование особей этих видов в ходе жизненного цикла, мы стремились выявить структурные черты, определяющие господствующее или подчиненное положение этих видов в травяном покрове дубрав, то есть оценить их как определенные фитоценоотипы.

Особи видов третьей подгруппы ведут себя как эксплеренты. Они отличаются наибольшей подвижностью и наименьшей устойчивостью. Обилие видов третьей подгруппы резко увеличивается при нарушении травяного покрова дубрав, на ранних этапах формирования древостоев, в условиях усиленного затенения (*Asperula odorata*) или большой сухости почв (*Stellaria holostea*).

Особи видов второй подгруппы несколько более медленно осваивают новую территорию, но они характеризуются значительной устойчивостью и большей корневой насыщенностью.

Растения второй подгруппы в ненарушенных ценозах часто образуют сплошные длительно существующие заросли, в которых происходят постоянные перемещения парциальных образований. По мере разрушения старых парциальных образований

их место занимают молодые, почти не оставляя, таким образом, свободного пространства для других членов синузии дубравного широколиственного травяного покрова. Придаточные корни соседних парциальных образований, соприкасаясь друг с другом, образуют сплошную сеть корней, затрудняя развитие других видов. Эти особенности сныти, осоки волосистой и пролесника определяют их господствующее положение среди членов синузии дубравного широколиственного травяного покрова и позволяют считать их вегетативно-подвижным вариантом виолентов Л. Г. Раменского (1935).

Особи видов первой подгруппы отличаются наименьшей подвижностью.

Виды первой подгруппы неоднородны. Эфемероиды (*Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*), по В. В. Алехину (1951), являются временными доминантами. Они господствуют в травяном покрове рано весной, когда активная жизнедеятельность членов синузии дубравного широколиственного травяного покрова, по крайней мере, в области корневых систем, еще не началась.

Корневища и корни этих видов располагаются в поверхностных слоях почвы и подстилки. Эти особенности вышеназванных видов позволяют им в какой-то степени избежать сильной конкуренции со стороны господствующих видов широколиственного травяного покрова.

Остальные растения этой подгруппы не занимают господствующего положения в травяном покрове, но могут длительно существовать в тесном соседстве с доминирующими видами типа виолентов. Эти виды отличаются небольшой подвижностью, но они довольно устойчивы и могут длительно существовать в небольшом обилии, испытывая сильное конкурентное давление со стороны господствующих видов. При нарушении травяного покрова они разрастаются и несколько увеличивают обилие. Группу видов, которые в борьбе за существование берут не энергией жизнедеятельности и роста, а выносливостью к крайне суровым условиям Л. Г. Раменский (1935) назвал пациентами. Расширяя значение этого термина, мы считаем возможным отнести к пациентам и виды, которые в мезофитных условиях при паличии сильной конкуренции со стороны господствующих видов обнаруживают крайнюю выносливость и могут длительно существовать, не погибая, на низком уровне обилия.

При таком толковании к пациентам в травяном покрове дубрав мы относим *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* (корневищная форма).

Третья группа видов в рассматриваемом биологическом ряду немногочисленна. Она включает *Viola mirabilis* (корнеотпрысковая форма) и, по предварительным данным, *Ajuga reptans* L.

Жизненный цикл *Viola mirabilis* подробно рассмотрен (Смирнова, Кагарлицкая, 1972), поэтому мы коснемся лишь наиболее существенных особенностей вегетативного размножения этого вида. У фиалки удивительной наблюдается два способа

вегетативного размножения: с помощью корневищ и корневыми отпрысками. Размножение корневищами осуществляется в соответствии со вторым типом вегетативного размножения. У корнеотпрысковой жизненной формы фиалки дочерние особи, развиваясь из придаточных почек, претерпевают глубокое омоложение. Проведенные наблюдения показали, что по глубине омоложения и скорости достижения половозрелого состояния они не отличаются от ювенильных особей семенного происхождения. Корнеотпрысковые особи, перейдя в молодое генеративное состояние, образуют придаточные почки на корнях, из них развиваются ювенильные растения, и цикл развития повторяется снова.

Корневые отпрыски, пройдя генеративный период, стареют и отмирают, но виргинильная часть популяции постоянно пополняется за счет образования новых придаточных почек, что приводит к неопределенному долгому существованию клона.

Такие же особенности вегетативного размножения отмечены и при описании жизненного цикла корнеотпрысковой формы *Ajuga genevensis*.

Своеобразие этого процесса у рассматриваемых видов позволило выделить третий тип вегетативного размножения. Он характеризуется следующими чертами: размножение начинается в конце виргинильного — генеративном периоде, сопровождается глубоким омоложением дочерних особей и приводит к неопределенно долгому существованию клона. Как и у большинства видов в предыдущем типе, здесь наблюдается значительное расселение вегетативного потомства (таблица 2).

Возрастной состав популяций исследован у *Viola mirabilis*. В возрастном спектре этого вида присутствуют только корнеотпрысковые растения. Небольшое число проростков, которые появляются в популяции, быстро погибают, не выдерживая конкуренции со стороны взрослых особей.

К третьему типу вегетативного размножения мы отнесим и те случаи, когда потомство испытывает неглубокое омоложение, но вегетативное размножение начинается в виргинильном периоде. И в этом случае возможно неопределенно долгое существование клона, так как дочерние особи начинают свой жизненный цикл с очень раннего — вплоть до ювенильного — возрастного состояния. Примером видов такого рода может служить *Gorydalis buschii* Nakai (Безделева, устное сообщение).

К этому же типу вегетативного размножения относится большая группа видов, у которых образуются наземно-оппадающие вегетативные зачатки: пазушные почки у *Dentaria bulbifera* L., *Ficaria verna* Huds., «луковички» в соцветии *Poa bulbosa* L. и т. д. У ряда этих видов образование вегетативных зачатков переносится в генеративную сферу (Кернер, 1902; Wycherley, 1953).

Вегетативное размножение всех трех типов можно наблюдать у одного и того же вида.

Выше описан третий тип вегетативного размножения на примере *Viola mirabilis*.

У этого же вида в генеративном периоде происходит вегетативное размножение путем деления корневищ, которое мы классифицируем как второй тип размножения. И наконец, распадение корневищ в сенильном периоде (Смирнова, Кагарлицкая, 1972) расценивается как первый тип вегетативного размножения.

Таким образом, у исследованных видов выделено три типа вегетативного размножения. Эти типы образуют биологический ряд, в котором по мере увеличения продолжительности существования клонов и глубины омоложения дочернего потомства, вегетативное размножение приобретает все большее значение в самоподдержании популяций.

В рассмотренном биологическом ряду разбираемые признаки вегетативного размножения в разной степени связаны друг с другом. Первые три: степень омоложения вегетативного потомства, продолжительность существования клона и возрастное состояние особей, впервые приступающих к вегетативному размножению, — изменяются более или менее согласованно, то есть наиболее глубокому омоложению соответствует наиболее длительное существование клона, а вегетативное размножение при этом начинается в виргинильном периоде. Что касается вегетативной подвижности, то у части видов (рассмотренных выше) этот признак находится в прямой, но не полной корреляции с остальными, и других видов (рассматриваемых ниже) корреляции не наблюдается.

Учитывая вышесказанное, помимо описанного выше (основного) биологического ряда, мы выделили еще один дополнительный, в котором возрастание роли вегетативного размножения в самоподдержании популяций не сопровождается усилением вегетативной подвижности. Первый тип вегетативного размножения одинаков для основного и дополнительного рядов; второй и третий типы дополнительного ряда представляют собой варианты тех же типов в основном ряду по признаку вегетативной подвижности.

В качестве примера варианта вегетативного размножения второго типа может служить *Colchicum speciosum* Stev. (Шорина, 1967). Вегетативное размножение у этого вида начинается в генеративном периоде и сопровождается неглубоким омоложением потомства, но вследствие образования компактных клонов не приводит к значительному расселению. Подобным же образом, по нашим наблюдениям, ведет себя *Allium ursinum* L.

Вегетативное размножение третьего типа в дополнительном ряду характеризуется незначительным расселением глубоко омоложенного потомства. В качестве примеров могут быть при-

ведены некоторые виды рода *Gagea Salisb.* Вегетативное потомство особей этих видов возникает из дочерних луковичек и образует компактные клоны.

Таким образом, в рассматриваемом ряду типов вегетативного размножения (с вариантами) продолжительность существования клона возрастает от минимальной до неопределенно долгой. Одновременно увеличивается и глубина омоложения дочернего потомства.

Параллельно с изменением этих показателей возрастает доля вегетативного потомства в популяциях и его участие отмечается на все более ранних возрастных этапах, что с точки зрения интересов вида несомненно представляет прогрессивное явление. Развитие этого процесса приводит в конечном счете к полному господству в популяциях особей вегетативного происхождения и возрастной спектр такого типа приобретает внешнее сходство со спектрами нормальных популяций у видов, размножающихся только семенами.

Сказанное выше позволяет рассматривать выделенные типы как уровни совершенствования вегетативного размножения в отношении повышения устойчивости видовых популяций.

#### ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В., 1923. На весенней экскурсии в Кунцево под Москвой. М.

Алехин В. В., 1951. Растительность СССР в основных зонах. М., «Советская наука».

Борисова И. В., 1960. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений в степных фитоценозах Северного Казахстана. — «Ботан. журнал», т. 45, № 1.

Бородин И. П., 1911. Краткий учебник ботаники. Спб. Изд. Девриена.

Бородина А. П., 1968. Большой жизненный цикл плосколистного крестовника (*Senecio platyphylloides* Somm et Lev.) в субальпийском поясе Закавказья. «Научн. докл. высш. шк. Биологические науки», № 3.

Высоцкий Г. Н., 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. «Труды Бюро по прикл. бот.», т. 8, № 10—11.

Гатцук Л. Е., Морфогенез копеечника кустарникового *Hedysarum fruticosum* Pall. при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка. В сб.: «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций». М., «Наука».

Гатцук Л. Е., 1970. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) Канд. дисс., М.

Гордеева Т. К., 1952. Биология и экология черной полыни, люцерны степной и житняка гребневидного в полупустынном комплексе Прикаспийской низменности. Канд. дисс., Л.

Голубев В. Н., 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. ч. 1. Биоморфология подземных органов. «Труды центр.-черн. зап.», вып. 7, Курск.

Голубев В. Н., 1965. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., «Наука».

Донскова А. А., 1968. Жизненный цикл клевера сходного

(*Trifolium ambiguum* M. B.) в условиях высокогорий Кавказа. «Бюлл. МОИП отд. биол.», т. 73, вып. 4.

Зозулин Г. М., 1959. Подземные части основных видов травянистых растений. «Труды центр.-черн. зап.», вып. 5, Курск.

Иванова И. В., 1968. Морфогенез жизненной формы в роде *Rubus* L. Автореферат канд. дисс., М.

Кернер Ф. М., 1902. Жизнь растений. т. 2. Спб.

Кренке П. П., 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М.

Кудряшова О. И., 1958. О партикуляции травянистых многолетников. «Физиол. раст.», т. 5, вып. 1.

Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов., 1958. Ботаника. том I. Анатомия и морфология. М. Изд-во гос. уч. пед.

Лjubарский Е. Л., 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. Изд. КГУ.

Мейер К. И., 1937. Размножение растений. М., «Сельхозгиз».

Нечаева Н. Т., 1949. Материалы к биологии полыни *Artemisia herba alba* Asso. «Ботан. журнал», т. 34, № 1.

Никитина К. К., 1955. К вопросу о длительности ювенильного периода в жизни некоторых растений. В кн.: «Тезисы докладов на научной конференции, посвященной итогам научно-исследовательской работы за 1954 г.». Саратов.

Персикова З. И., 1959. Формирование дерновины и жизненный цикл белоуса торчащего. «Бюлл. МОИП отд. биол.», т. 59, вып. 5.

Пожурлат А. П. 1941. Строение и развитие дервин чия.— Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина, т. 30, вып. 1.

Правдин Л. Ф., 1938. Вегетативное размножение. М., «Сельхозгиз».

Работнов Т. А., 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, геоботаника», вып. 6, М.—Л.

Раменский Л. Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, ботаники и экологии. «Сов. ботаника», № 4.

Сенянинова-Корчагина М. В., 1967. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (о целостности организма высшего растения). «Ученые записки ЛГУ», № 327, вып. 19.

Сергеев А. Е., 1953. Белоус и его роль в смене луговых ассоциаций. Канд. дисс., М.

Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука».

Серебряков И. Г., 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».

Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова, 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. «Бюлл. МОИП отд. биол.», т. 70, вып. 1.

Серебряков И. Г., М. Б. Чернышева, 1955. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae — «Бюлл. МОИП. отд. биол.», т. 60, вып. 2.

Серебрякова Т. И., 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., «Наука».

Смирнова О. В., 1967а. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). «Научн. докл. высш. шк. Биол. науки», вып. 9.

Смирнова О. В., 1967б. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений». М., «Наука».

Смирнова О. В., 1968а. Особенности вегетативного размножения некоторых травянистых растений дубрав в связи с их возрастными изме-

нениями. В сб.: «Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений». М., МГУ.

Смирнова О. В., 1968б. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. В сб.: «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций», М., «Наука».

Смирнова О. В., 1968в. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений. В сб.: «Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ». Пермь. Ученые записки ПГПИ», т. 64.

Смирнова О. В., Т. Н. Кагарлицкая, 1972. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L.— «Ботан. журнал», т. 57, № 5.

Смирнова О. В., Н. А. Торопова, 1972. Большой жизненный *Galeoblon luteum* Huds.— «Бюлл. МОИП. отд. биол.», т. 77, вып. 1.

Снаговская М. С., 1964. Вегетативное размножение желтой люцерны. «Научн. док. высш. шк. Биол. науки», вып. 4.

Стещенко А. П., 1953. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Канд. дисс., Л.

Стещенко А. П., 1956. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. «Изв. отд. ест. наук АН ТаджССР», вып. 12.

Талиев В., 1922. Основы ботаники. Гос. изд-во РСФСР. Берлин.

Трофимов Т. Т., 1952. Вегетативное размножение хохлатки Галлера. «Бюлл. МОИП отд. биол.», т. 57, вып. 3.

Трулевич Н. В., 1963. Возобновительные процессы на сухостенных пастбищах внутреннего Тянь-Шаня. Канд. дисс., М.

Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко, 1962. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.—Л., Изд. АН СССР.

Шалыт М. С., 1960. Изучение вегетативного размножения и возобновления компонентов растительных сообществ. Полевая геоботаника т. 2, М.—Л., Изд. АН СССР.

Шалыт М. С., 1965. Партикуляция у высших растений. В сб.: «Проблемы современной ботаники». т. 2.

Шафранова Л. М., 1967. Морфогенез и жизненная форма лапчатки мелколистной (*Potentilla parvifolia* Fisch.) в связи с переходом от кустарников к травам у лапчаток (*Potentilla* L. s. l.). В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений». М., «Наука».

Шик М. М., 1953. Сезонное развитие травяного покрова дубрав. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина», т. 73, вып. 2.

Шоряна Н. И., 1967. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясе Западного Закавказья. В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений». М., «Наука».

Chouard P., 1934. La multiplication vegetative ete le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. P.

Ryberg M., 1959. A morphological study of *Corydalis nobilis*, *cava. solida* and some allied species with special reference to their underground organs. «Acta Horti Bergiana». Bd. 19.

Velenovsky J., 1907. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 2 Teil.

Wycherley P. R., 1953. The distribution of viviparous grasses in Great Britain. «Journ. of ecol. vol.», 41 n. 2.

## БОЛЬШОЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ОСОБЕЙ ЧЕМЕРИЦЫ ЛЮБЕЛЯ (*Veratrum lobelianum*) В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ПОЙМЫ

Объектом нашего исследования является чемерица Любеля. Это ядовитый луговой сорняк, содержащий во всех своих частях алкалоиды. Крупные сочные стебли чемерицы затрудняют равномерную сушку скошенных трав, и, оставаясь во влажном состоянии, вызывают запревание всей массы сена. Ядовитость делает это растение, обладающее большой вегетативной массой, весьма нежелательным на наших лугах, особенно если учесть, что высушивание и силосование не уничтожают ее токсического действия. Ядом попавших в силос растений могут пропитываться окружающие части силосной массы (Гусыгин, 1962). Но с другой стороны, чемерица — лекарственное и инсектицидное растение. Имея это в виду, можно думать, что любое исследование, дополняющее представления о жизни и развитии этого растения представляет интерес.

Чемерица Любеля широко распространена на территории СССР. Она встречается на равнинах Европейской части СССР, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии, в горах Урала, Карпат, Кавказа, Алтая, Тянь-Шаня.

*Veratrum lobelianum* тяготеет к влажным местообитаниям. На равнине она растет на пойменных, влажных лесных лугах, по дну логов, западин, в горах на альпийских, субальпийских лугах.

Изучением чемерицы в горах Кавказа занимались Е. А. Буш (1940), Г. П. Кварцхелия (1938), Т. А. Работнов (1946), А. К. Макагян (1951), И. Г. Бутов (1966) и ряд других авторов с целью определения мер борьбы с этим растением.

Наша работа проводилась на севере Европейской части СССР, в Архангельской области на пойменных лугах р. Сев. Двины. Задача состояла в установлении этапов большого жизненного цикла чемерицы с целью в дальнейшем изучить состав ее популяций. В этом отношении чемерица еще не изучалась.

Мы присоединяемся к А. Г. Раменскому (1925), А. П. Поцкурлат (1941), С. П. Смелову (1947) и другим авторам, рассматривающим большой жизненный цикл как развитие растения с момента прорастания из семени до полного отмирания. Исследование большого жизненного цикла вегетативно размножающихся растений привело к необходимости расширить это понятие, считать «полным отмиранием» исчезновение не только данной особи, но и всего ее вегетативно возникшего потомства.

Мы использовали схему возрастных состояний, предложенную Т. А. Работновым (1947, 1950б), которая оказалась в целом применимой и к чемерице Лобеля.

Т. А. Работнов (1950 б) различает следующие основные периоды жизни многолетних растений:

- а) период первичного покоя, латентный период;
- б) девственный, или виргинильный период;
- в) генеративный период;
- г) старческий, или сенильный период.

При исследовании онтогенеза чемерицы основное внимание мы уделили трем последним периодам, которые были расчленены на ряд этапов и выделены более мелкие возрастные группы и подгруппы, подобно тому как это делали и другие авторы (Трулевич, 1960; Жукова, 1961, 1967, Снаговская, 1965; Смирнова, 1967, 1968; Шорина, 1967 и др.).

Чемерица представляет собой систему моноподиальных (в смысле Гатцук, 1970) побегов последовательных порядков, в типе полициклических и в то же время монокарпических. У нее выделяется два типа побегов. Розеточные вегетативные побеги представлены укороченным подземным стеблем, составляющим часть небольшого вертикального косоапogeотропного корневища, никогда не выходящего на поверхность почвы, и надземным «ложным стеблем», образованным удлинненными влагалищами розеточных зеленых листьев, имеющих эллиптические листовые пластинки. Цветущие побеги чемерицы — полурозеточные. Базальная часть генеративного побега остается розеточной с сильно сближенными катафиллами и зелеными листьями, за ней следует удлиненная до 60—80 см, а иногда до 1 м и выше, часть побега, выходящая на поверхность, несущая на себе листья, отличающиеся от розеточных и оканчивающаяся соцветием (рис. 5, 6).

При выделении возрастных состояний чемерицы мы считали ведущими признаками площадь ассимилирующей поверхности листьев особи, форму, размер, консистенцию корневища с учетом глубины его залегания в почве и количество живых корней на корневище.

Учитывалось также семенное или вегетативное происхождение особи, способность ее к цветению. Площадь ассимилирующей поверхности особи складывалась из суммы площадей ассимилирующей поверхности всех листьев, которые определялись

по формуле площади эллипса. Одновременно выяснялись наиболее характерные для каждого возрастного состояния размеры и форма листовой пластинки.

Рассмотрим подробнее выделенные нами основные этапы жизни чемерицы.

### Латентный период

Семена чемерицы продолговатые, кверху заостренно-однобоко-суживающиеся, сплющено-крылатые. Длина семени с крылом около 10 мм, ширина до 5 мм. Семя, вынутае из крыла, матовое, продолговатое, сверху с более заостренным концом, несколько сплющенное 4—5 мм длиной и 1—1,5 мм шириной. Эндосперм семени очень маслянистый, зародыш недифференцированный. При непосредственном подсчете мы установили, что количество семян в небольшом и более крупном соцветии колеблется от 3 120 до 21 000 штук. Коробочки начинают раскрываться с августа и к концу октября почти все семена высыпаются и выдуваются ветром, а подсохшие генеративные стебли могут стоять до весны.

Парусность семян небольшая и большинство их разносится недалеко от особи. Видимо, в переносе семян важную роль играет сам человек, перевоза в новые места вместе с сеном и генеративные побеги чемерицы. В тех местах, где стояли стога сена, очень часто можно видеть целые заросли чемерицы. Проростки *Veratrum* мы наблюдали только весной, по-видимому, семена перезимовывают и прорастают весной.

Длительное время в русской ботанической литературе было распространено мнение Е. А. Буш (1940) о том, что семена чемерицы прорастают только с глубины 20—30 см, куда заносится землероями, а мелко заделанные, как и находящиеся на поверхности, вовсе не дают всходов. А. К. Магакьян (1951), поставивший опыты с выращиванием семян чемерицы в грунте, сообщает, что семена могут прорасти с самой различной глубины от 0 до 20 см, но лучше прорастают те, которые находятся в более глубоких слоях почвы (10—15 см), чем с поверхности. Его опыты интересны еще тем, что показали более высокую всхожесть семян с поверхности почвы на задерненном лугу, чем на перекопанном участке. Это позволяет ожидать, что на обычных луговых задерненных почвах многие семена, в том числе и попавшие на поверхность, могут прорасти.

Возможность прорастания семян чемерицы с поверхности или из самых неглубоких слоев почвы подтверждается и наблюдениями Работнова (1950б), Вареняка (1960). Мы можем присоединиться к этому мнению, так как тоже наблюдали большое количество ювенильных растений с поверхностью расположенными корневищами.

Поопытки прорастить семена чемерицы в комнатных условиях оказались безуспешными (Магакьян, 1951). Не дали положительных результатов и наши опыты по проращиванию семян чемерицы в искусственных условиях. Из 300 семян, начали прорасти лишь 4 семени через 2—3 месяца после начала опыта. Нам удалось только подтвердить длительность и трудность искусственного проращивания семян чемерицы.

### Виргинильный период

С момента прорастания из семени в течение всего виргинильного периода у чемерицы идет нарастание и развитие одноосного моноподиального побега I порядка, продолжающееся от 15 до 25—30 лет. Развитие идет замедленно и плавно, и все же в нем можно выделить этапы, соответствующие проросткам, ювенильному, имматурному и взрослому виргинильному возрастному состоянию растения.

### Проростки

Литературные данные, освещающие начало жизни чемерицы Лобеля, чрезвычайно скудны. Лишь в известной сводке Кирхнера, Лева и Шрётера (1934) рассматриваются первые этапы жизни чемерицы, правда, на примере близкородственного вида — *Veratrum pigrum*. Они указывают, что чемерица прорастает по подземному типу и в обычных условиях семядоля никогда не выходит на поверхность почвы. Видимо, здесь речь идет о семенах, прорастающих на какой-то глубине в почве. Нам же удалось найти на дугу с густым травостоем проростки, развивающиеся из семян, расположенных на поверхности почвы. Наблюдая проростки на разных этапах развития, мы составили следующую картину их развития (см. рис. 1).

Из семени появляется главный корень и часть семядоли. По мере вставания корня в слой подстилки и почву, семядоля нарастает вверх, вынося на своей верхушке остатки семени. Гаустория семядоли, заключенная в эндосперме, довольно долго остается в семени и в процессе роста влагалища семядоли приподнимается над поверхностью почвы до 5—6 см. Семядоля продолжает рост и тогда, когда остатки семени сбрасываются. Ее длина достигает 6—7 см. Семядоля, вначале круглая в поперечном сечении, через некоторое время утолщается, основная паренхима ее частично разрушается и внутри образуется полость. Гипокотиль почти не выражен. Главный корень нарастает до 4—6 см длины и не ветвится. Но самым интересным является то, что с первых же этапов развития семядоля зеленеет и, очевидно, ассимилирует. Лишь в начале августа зеленая влагалищная часть семядоли желтеет и подсыхает, а ее несколько утолщенное основание окружает почку, в которой уже на 1 июля

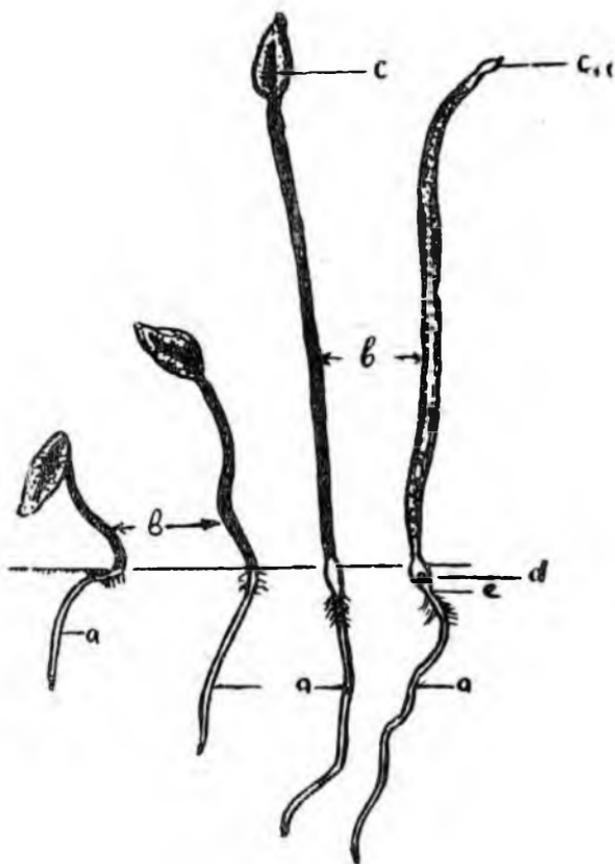


Рис. 1. Этапы надземного прорастания семян чемерицы Лобеля. а — главный корень, б — зеленая часть семядоли, нарастающая над поверхностью почвы, с — семя с заключенной в нем гаусторией, с<sub>1</sub> — подсыхающая гаустория после сбрасывания остатков семени, d — расширенная базальная часть семядоли, окружающая верхушечную почку, е — узел семядоли.

просматривается зачаток 1 чешуевидного и 1 будущего зеленого листа. Вышесказанное дает основание считать, что в данном случае прорастание идет по надземному типу.

### Ювенильные растения

Начиная со второго года жизни, у чемерицы появляются зеленые листья. Небольшие растения с 1—2—3 зелеными листьями, общая площадь ассимилирующей поверхности которых не превышает в среднем 10 см<sup>2</sup> (см. табл. 1), мы относим к ювенильным. Пластинка листа у них еще слабо гофрирована. Фор-

ма ее узко-ланцетная с острой верхушкой, сужающаяся при переходе во влагалище (рис. 2). Если корневище выражено, то оно маленькое, цилиндрическое или слегка расширяющееся кверху (табл. 1, рис. 2).

Поскольку на этом этапе развития чемерица может находиться длительное время и представлена морфологически не совсем однородными особями, мы выделили две возрастные подгруппы ювенильных растений.

Ювенильные растения 2-го года жизни отличаются от ювенильных растений последующих лет тем, что имеют главный корень. Наряду с 1—2 придаточными, а корневище у них еще не выражено (рис. 3).

На второй год жизни из почки, окруженной остатком базальной части влагалища семядоли, появляется верхушка катафилла и проходящий через его щель — ассимилирующий лист. Пластинка листа плоская, редко чуть гофрирована, площадь листа не больше 1 см<sup>2</sup> (см. табл. 1). Трубочатое влагалище зеленого листа окружает и прикрывает уже сформированную верхушечную почку будущего года с 1 катафиллом и в будущем зеленым листом, а в основании этого влагалища откладываются пластические вещества. Чешуевидный остаток семядоли, в июне несколько утолщенный, тоже истощается и в июле превращается в тонкую пленочку, окружающую базальную часть чешуевидного и надземного зеленого листа. В августе остаток семядоли отгнивает.

Главный корень удлиняется иногда до 16 см и ветвится. Одновременно появляются один-два придаточных корня. Уже первые придаточные корни являются контрактивными и с их появлением укороченная стеблевая часть растения с верхушечной почкой начинает активно втягиваться в почву на глубину 1—1,5 см. Главный корень к концу второго года обычно отмирает, но иногда его остатки заметны и у растений 3-го года жизни.

### Ювенильные растения старше 2 лет

Уже с трехлетнего возраста корневая система ювенильных особей представлена только придаточными корнями. Количество зеленых листьев, так же как и чешуевидных может быть от 1 до 3, но общая ассимилирующая поверхность их не превышает 10 см<sup>2</sup> (табл. 1). Форма пластинки у зеленых листьев остается узко-ланцетной, ширина составляет  $\frac{1}{3}$  длины (табл. 1, рис. 2, 4).

У растений 3-го года жизни, имеющих как и растения 2-го года жизни, 1 зеленый и 1 чешуевидный лист, в начале вегетации междоузлия стебля совершенно не выражены (рис. 4а). Осевая часть растения, имеющая толщину до 1 мм, почти не нарастает в длину и едва просматривается в виде небольшого уплощенного участка. Но уже в середине или в конце июня стебель в своей нижней части заметно нарастает в длину и толщину.

Изменение основных показателей у особей чеме

Периоды	Возрастные состояния	Число средних листьев на побеге	Число побегов на особи	Листовая пластинка *		
				длина	ширина	
Виргинильный	Ювенильные растения 2 лет	1	1	3,3±0,3	0,3±0,03	
	Ювенильные растения старше 2 лет	1—3	1	4,8±0,34	1,3±0,2	
	Имматурные растения	2—4	1	9,4±0,73	3,1±0,4	
	Взрослые виргинильные растения	3—7	1	13±0,5	5,7±0,38	
		8—9 10—13	1 1	15,8±1,2 16,2±1,5	10±0,7 10,6±1,1	
Генеративный	Средневозрастные генеративные	Молодые генеративные	13—8	1	17,3±1,64	11,3±1,2
		1 гр семенного происхождения	16—6	1—7	17,6±1,89	12,9±1,4
		2 гр вегетативного происхождения	16—6	1—4	15,2±2,3	10,0±1,37
		2-а сильноразвитые	16—8	2—4	18±1,4	12,2±2,84
		2-б среднеразвитые	12—7	1—3	16±1,25	11,2±0,98
		2-в слабообразованные	10—6	1—2	14,2±1,45	9,2±0,58
	Старые генеративные	Стареющие	8—5	1—2	13,2±1,1	5,2±0,4
		<u>цветущие</u> временно не цветущие	7—4	1	12,6±1,4	4,2±0,5
		Старые	5—3	1	9,4±0,6	3,8±0,05
	Сенильный	Сенильные I гр.	4—3	1	8,6±0,97	2,4±0,3
Сенильные II гр.		1—3	1	7,4±0,61	1,2±0,1	

\* — у растений, имеющих свыше 6 листьев, берется 4-й средин

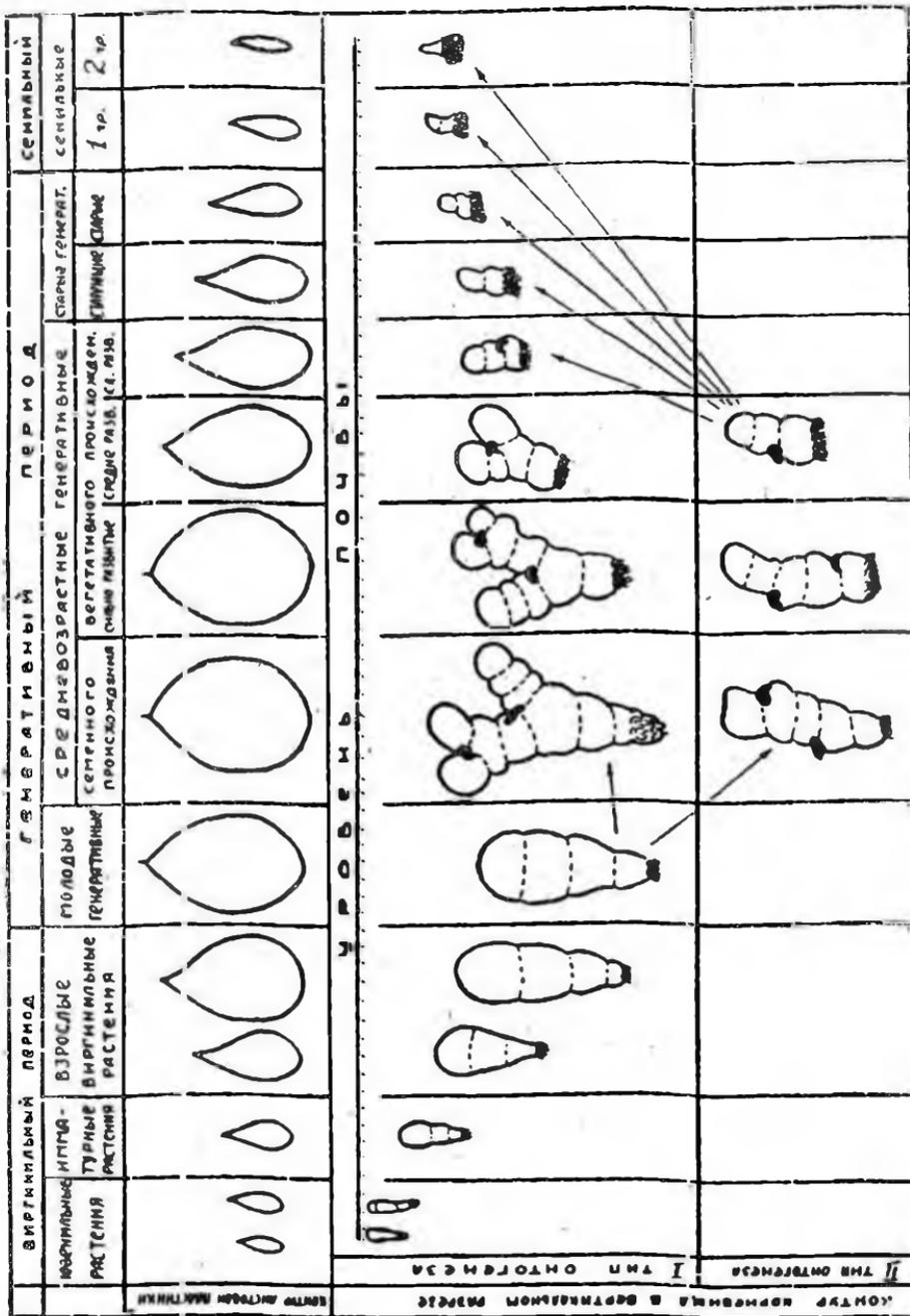
\*\* — корни текущего года не учитываются, за исключением юва

Таблица 1

рицы Лобеля в разных возрастных состояниях

Площадь ассимилирующей поверхности см <sup>2</sup>	Корневище			Количество живых придаточных корней **	Количество цветков на особи	Емкость почки возобновления	
	длина	толщина	$\frac{\text{верхней части}}{\text{нижней части}}$			зачатки на тафиллов	зачатки вельных листьев
1 см <sup>2</sup> ± 0,14				1—2		1	1
9,8 ± 0,46	0,6 ± 0,04	0,2 ± 0,02		7 ± 0,7		1—2	1—3
39 ± 3,87	1,4 ± 0,39	$\frac{0,6 \pm 0,04}{0,2 \pm 0,03}$		12 ± 0,79		2—3	2—5
309 ± 55	2,3 ± 0,45	$\frac{1 \pm 0,14}{0,4 \pm 0,01}$		24 ± 4,7		2—4	3—8
748 ± 64 1218 ± 147	3,2 ± 0,7	$\frac{1,6 \pm 0,19}{0,8 \pm 0,07}$		38 ± 2,3 76 ± 0,4		2—4 2—4	8—10 10—14
1167 ± 146	3,27 ± 0,8	$\frac{2,1 \pm 0,3}{1,1 \pm 0,2}$		86 ± 6,36	329 ± 27,3	2—5	14—6
1943 ± 235	4,1 ± 0,9	$\frac{2,2 \pm 0,5}{1,3 \pm 0,3}$		89 ± 11,96	618 ± 64,8	2—5	16—6
1026 ± 159	3,7 ± 0,53	$\frac{1,7 \pm 0,21}{1,46 \pm 0,17}$		81 ± 12,8	374 ± 31	2—5	12—5
3073 ± 261 1463 ± 117 542 ± 49,8				193 ± 21 113 ± 12 41 ± 9,8			
260,8 ± 31	2,2 ± 0,5	$\frac{1 \pm 0,2}{1,1 \pm 0,3}$		33 ± 4,5		2—4	8—4
152 ± 16,7	1,8 ± 0,47	$\frac{0,9 \pm 0,2}{1,1 \pm 0,3}$		20 ± 3,1	130 ± 14,1	2—4	7—2
84 ± 9,8				16 ± 2			
53 ± 4	1,1 ± 0,29	$\frac{0,6 \pm 0,1}{0,9 \pm 0,17}$		10 ± 1,14		2—4	4—2
14 ± 1,5	0,9 ± 0,14	$\frac{0,4 \pm 0,03}{0,8 \pm 0,15}$		2 ± 0,4		1—3	3—0

ный лист, а с меньшим числом листьев — 2-й вильных 2 года жизни.



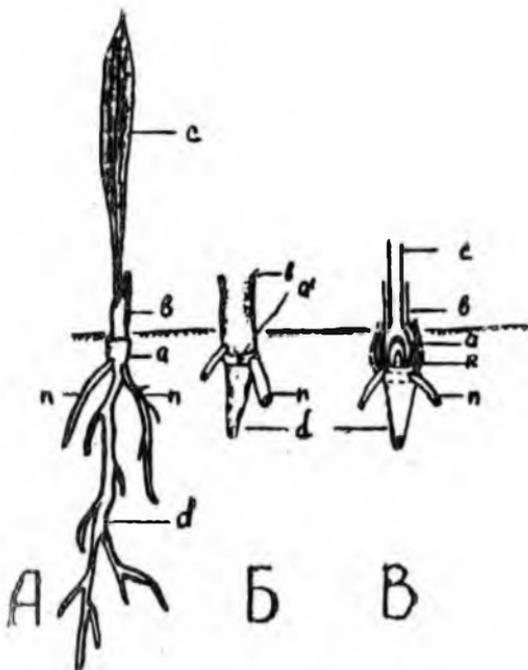


Рис. 3. Растения в июле месяце второго года жизни. А — общий вид растения, Б — подземная часть растения, В — вертикальный разрез подземной части растения. а — остаток семядоли, в — катафилл, с — зеленый лист, d — главный корень, n — придаточные корни, а<sub>1</sub> — место прикрепления семядоли, к — верхушечная почка.

Так начинает формироваться ортотропное, гипогеегенное (И. Г. и Т. И. Серебряковы, 1965) корневище с кругами придаточных контрактильных корней. Отсутствие ясно выраженного корневища в начале вегетации дает возможность отличать растения 3-го года жизни от растений последующих лет, у которых определить точный календарный возраст уже становится невозможно. Это объясняется тем, что вслед за отмиранием главного корня, одновременно с началом формирования корневища, происходит медленное отгнивание осевой части растения снизу и в течение всей последующей жизни особи важно определить лишь «условный возраст» (Смирнова, 1967б) ее корневища (рис. 4).

У ювенильных растений корневище имеет цилиндрическую форму длиной от 0,3 до 0,8 см, толщиной 0,2 см и в составе его сохраняются годичные приросты 2—3 лет, несущие 6—8 корней, длиной 10—12 см. Следовательно, обычный «условный возраст» корневищ в этом возрастном состоянии 2—3 года. Но иногда мы находили особи, у которых условный возраст составлял 4, даже 5 лет. Присутствие таких особей дало возможность подтвердить

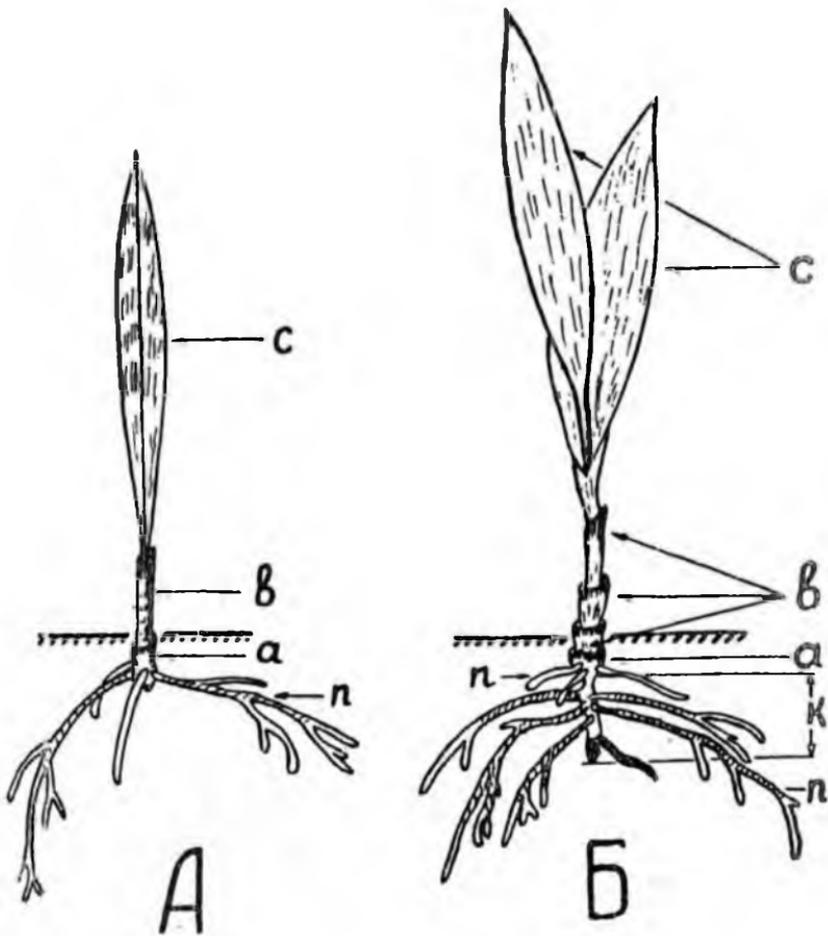


Рис. 4. Ювенильные растения старше двух лет. А — ювенильные растения в июле месяце третьего года жизни. Б — ювенильные растения старше трехлетнего возраста. а — остаток зеленого листа прошлого года, в — катафиллы побега текущего года, с — зеленые листья побега, п — придаточные корни, к — корневище.

замедленное развитие чемерицы в этом возрастном состоянии. Мы исходили из того, что если условный возраст корневища равен 4—5 годам и мы вправе прибавить к ним по крайней мере 2 первых года жизни, когда корневище совсем не было выражено, то получается, что растение существует уже не менее 6—7 лет в ювенильном состоянии развивая, ежегодно 1 зеленый лист. Нередко в верхушечной почке возобновления у таких растений снова имеется лишь 1 в будущем зеленый лист. Правда, общее число метамеров побега может нарастать за счет увеличения числа катафиллов с 1 до 3 (рис. 4б).

В этом возрастном состоянии могут находиться и особи с двумя, реже тремя зелеными листьями, хотя общее количество метамеров на побеге у них может быть такое же как и у растений с 1 зеленым листом. Появление на побеге второго, третьего зеленого листа, вероятно, создает предпосылки для дальнейшего повышения жизнеспособности особи. У этих растений несколько увеличивается диаметр луковицеобразного расширения, составленный основаниями влагалищ зеленых листьев, где откладываются питательные вещества. Корневище приобретает чуть намечающуюся обратно-конусовидную форму, вследствие усиливающегося разрастания в ширину верхней части. Корни становятся более толстыми и число кругов корней увеличивается с 3—4 до 4—5 (см. рис. 2). А все эти части растения служат местом отложения запасных питательных веществ.

Емкость почки возобновления ювенильных растений равна 1—2—3 чешуевидным и 1—2—3 зеленым листьям. Особи с двумя и тремя зелеными листьями тоже могут находиться в ювенильном состоянии не один год, наращивая постепенно размеры листовых пластинок.

Замедленность развития чемерицы в ювенильном состоянии отмечалась и Т. А. Работновым (1950б).

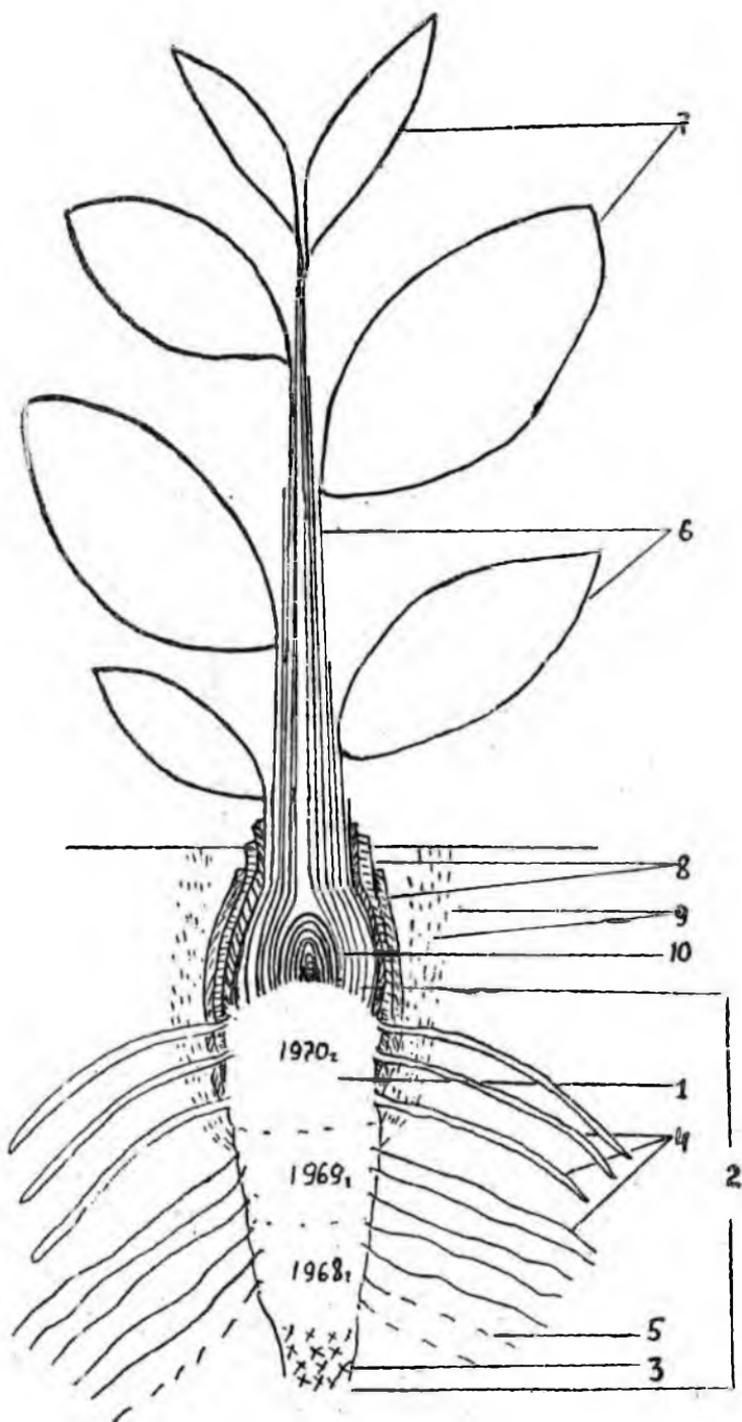
### Имматурные растения

Наступление имматурного возрастного состояния мы связываем с появлением некоторых структур взрослых растений. Кроме того, это совпадает во времени со значительным увеличением общих размеров растения, площади ассимилирующей поверхности его листьев и количества придаточных корней (табл. 1).

В этом возрастном состоянии могут находиться растения, имеющие 2—3 чешуевидных и 2—3—4 зеленых листа с общей ассимилирующей поверхностью от 30 до 60 см<sup>2</sup> (табл. 1). Форма листовой пластинки переходная от узколанцетной типичной для ювенильных особей к эллиптической и овальной, свойственной взрослым растениям (см. рис. 2).

Корневая система имматурных растений тоже носит черты переходного характера от ювенильных к взрослым растениям. Довольно тонкие корни ювенильных растений не проникают глубже 8—9 см, располагаясь своими сосущими окончаниями в зоне наибольшего корневого насыщения. А корни имматурных особей, нарастая наклонно вниз, достигают глубины 15—19 см, попадая в зону сравнительно менее насыщенную корнями других растений. Общее число корней в среднем 11—13 и диаметр их больше, чем у ювенильных растений.

Условный возраст корневища имматурных особей 2—3, реже 4 года. Длина корневища в среднем 1,1 см, глубина залегания 4—6 см. Оно начинает приобретать обратно-конусовидную форму, так как приросты последних лет становятся толще.



Исследование емкости верхушечной почки, содержащей 3—4—5 зеленых и 2—3 чешуевидных листа, показывает, что и в этом возрастном состоянии может идти замедленное развитие, когда в течение ряда лет не происходит увеличения числа зеленых листьев на побеге.

И все же увеличенная ассимилирующая поверхность, а также большая длина и толщина корней и корневища, которые наряду с основными влагалитц зеленых листьев служат вместилцами запасных питательных веществ у имматурных растений по сравнению с ювенильными особями, является базой для перехода растений в состояние взрослых виргинильных.

#### Взрослые виргинильные растения

Характерными внешними признаками взрослых виргинильных растений мы считаем: эллиптическую или широкоовальную форму листовой пластинки с заостренной верхушкой и округлым основанием, усиливающуюся гофрированность листовой пластинки, корневище плотной консистенции, обратноконусовидной или яйцевидной формы, что объясняется ежегодным увеличением его прироста в толщину (табл. 1, рис. 5; 2).

В этом возрастном состоянии могут находиться особи, развивающие от 3 до 16 зеленых листьев с общей площадью ассимилирующей поверхности не менее 100 см<sup>2</sup> (см. табл. 1) и 2—5 катафиллов. Общее число метамеров побега у взрослых виргинильных достигает 5—20.

По мере нарастания количества зеленых листьев увеличивается площадь ассимилирующей поверхности особи и мощность ее корневой системы (табл. 2).

Корневище втягивается корнями в почву, так что его нижний конец оказывается на глубине от 5 до 14—15 см.

Корни пронизывают слой почвы с 9—10 см до 70—90 см в глубину и на 15—40 см по радиусу. Боковые их ответвления II и III порядка достигают 17 см. Часть корней располагается горизонтально в верхних слоях почвы, часть, нарастая наклонно вниз, захватывает участки, менее насыщенные корнями других растений.

Г. М. Зозулин (1959) относит корневую систему чемерицы к пучковатокорневой широкопростертой форме. В целом корне-

---

Рис. 5. Схема строения взрослой вегетативной особи чемерицы (вертикальный разрез). 1 — укороченный подземный стебель вегетативного побега, который вошел в состав корневища как годичный прирост текущего (1970) года, 2 — корневище особи, включающее три годичных прироста, 3 — отгнивающая часть корневища, 4 — придаточные корни, 5 — отгнивающие корни, 6 — надземный ложный стебель, образованный длинным и влагалитцами розеточных зеленых листьев, 7 — листовые пластинки срединных розеточных листьев, 8 — катафиллы, 9 — отгнивающие влагалитца прошлогодних зеленых листьев, 10 — верхушечная почка.

Таблица 2

## Изменение основных жизненных показателей взрослых виргинильных особей

Число зеленых листьев на побеге	Площадь ассимилирующей поверхности всех листьев в см <sup>2</sup>	Число живых корней на корневищах *	Условный возраст корневища
3	104±8,2	16±1,3	3
4	159±9,7	20±1,2	3
5	260±15,8	22±1,6	3
6	394±34	28±2	3
7	405±33,1	38±4,3	3
8	662±63,6	40±3,6	3—4
9	877±80,3	54±13,5	4—3
10—13	1218±48,5	76±11,4	4—3

\* В этой, как и всех последующих таблицах, количество живых корней указывается без учета корней на проросте текущего года.

вая система такого типа напоминает опрокинутую чашу. Пучок придаточных корней, широко раскинутый в стороны, охватывает объем почвы большого диаметра, что, вероятно, имеет значение при борьбе чемерицы с другими видами. В частности, благодаря достаточной плотности пучка мощных корней достигается возможность ограничить поселение других растений в непосредственной близости от побега чемерицы. Укрепившаяся в почве чемерица является сильным конкурентом для растений как с поверхностной, так и глубоководной корневой системой.

При сопоставлении количества зачатков зеленых листьев в почке возобновления с числом зеленых листьев на побеге текущего года мы заметили, что ежегодно их число на побеге увеличивается не более чем на один, редко — на два. Есть случаи, когда в почке закладывается меньшее число зеленых листьев, чем на побеге текущего года. Если допустить, что у виргинильной особи чемерицы каждый год может прибавляться один зеленый лист, то в этом случае растению с тремя зелеными листьями потребуется не менее 6—13 лет для достижения предгенеративного состояния, когда на побеге должно быть не менее 9—10 зеленых листьев. А учитывая вполне вероятные задержки в развитии растений, особенно на пастбищах и сенокосах, можно предположить еще больший срок пребывания чемерицы в виргинильном состоянии.

Следовательно, в благоприятных условиях монопоидальный побег I порядка проходит в течение 12—15 лет все описанные выше возрастные состояния, и только после этого зацветает. В менее благоприятных условиях этот процесс растягивается до 25—30 лет.

## Генеративный побег

Особь, представленная цветущим побегом I порядка, мы относим к молодым генеративным (рис. 6). Листовые пластинки их широкоэллиптические с короткозаостренной верхушкой, вдоль складчатые, сильно гофрированные, с волнистыми краями (табл. 1, рис. 2). Благодаря гофрированности ассимилирующая поверхность листа увеличивается примерно на 10% по сравнению с негофрированным листом такого же размера.

По степени развития ассимилирующей поверхности молодые генеративные можно подразделить на два уровня жизненности. Одни зацветают, имея ассимилирующую поверхность менее 1000 см<sup>2</sup>, другие более 1000 см<sup>2</sup> и соответственно большее число корней.

Таблица 3

Изменение площади ассимилирующей поверхности всех листьев и количества живых корней у молодых генеративных растений разных уровней жизненности

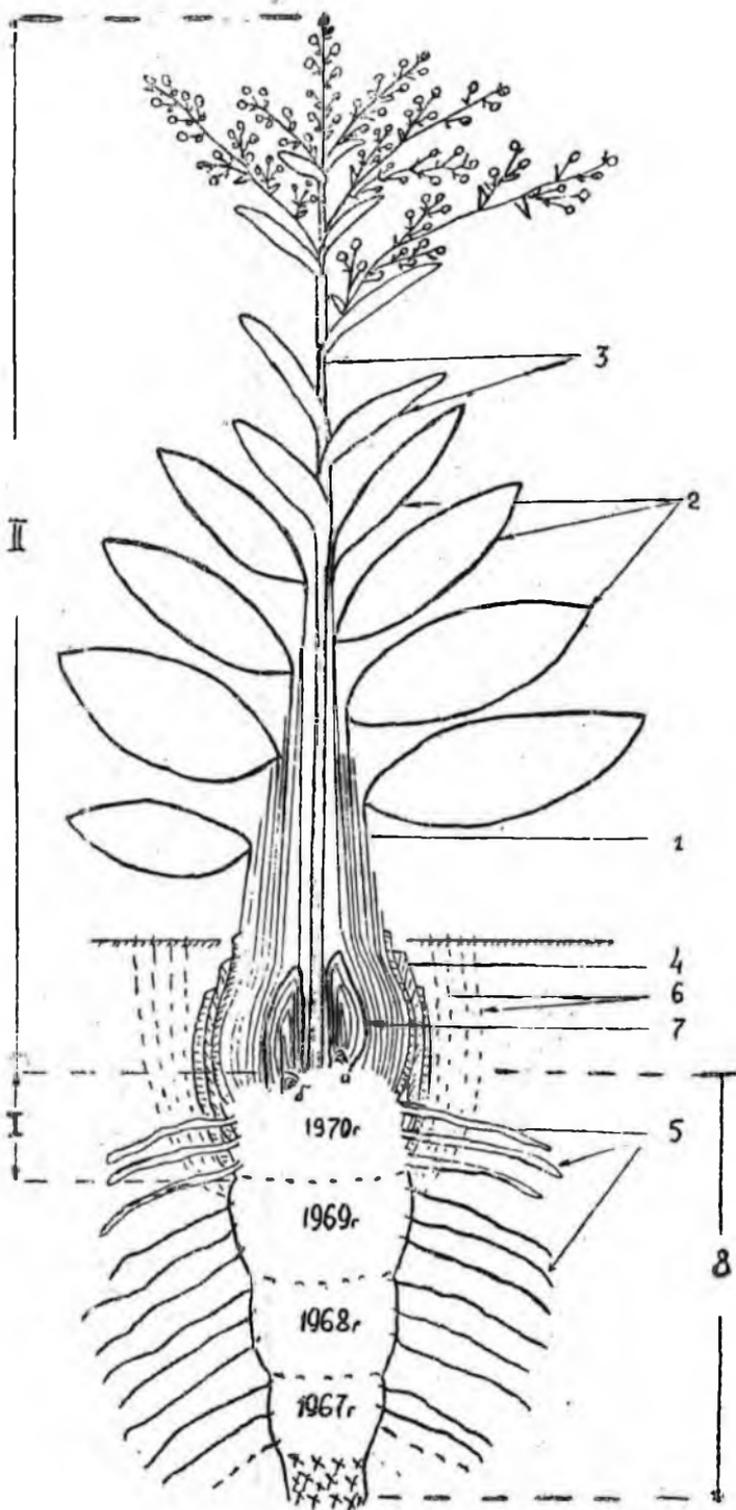
Уровни жизненности	Площадь ассимилирующей поверхности листьев в см <sup>2</sup>	Количество живых корней
I	737	72±7,8
II	1510	103±5,6

Метельчатое соцветие молодых генеративных особей, завершающее удлиненную часть генеративного побега, содержит, по нашим подсчетам, от 125 до 827 цветков (см. табл. 4) и достигает размеров нескольких десятков см.

Молодые генеративные растения всегда одноосные (рис. 6). Их корневища сохраняют черты, свойственные взрослым виргинильным особям в предгенеративном состоянии: обратноконусовидную форму, плотную консистенцию, отсутствие рубцов отмерших генеративных побегов, но в отличие от корневищ виргинильных особей не имеют терминальной почки, а развивают боковые почки возобновления, расположенные около цветоносного побега в пазухах верхних зеленых листьев розеточной части побега.

Чаще встречаются особи с двумя боковыми почками, по одной в пазухах верхних розеточных листьев. Иногда закладывается 3—5 почек, при этом в пазухе одного из листьев могут быть заложены 2—3 почки коллатерально. Нередко встречаются особи лишь с одной боковой почкой.

В июле эти почки, скрытые внутри «ложного стебля», достигают 1,5—3 см длины, а к октябрю вырастают до 4—5 см и,



прикрытые влагищами отгнивших зеленых листьев, перезимовывают в почве на глубине 5—8 (в среднем 6) см.

В состав корневой системы молодых генеративных входит от 70 до 100 (см. табл. 3) плотно соприкасающихся друг с другом корней, толщиной до 2 мм и длиной до 50 см. Корни ветвятся до III порядка.

Удлиненная часть генеративного побега с соцветием к сентябрю засыхает, но не всегда отгнивает и может в таком состоянии остаться до лета следующего года. После ее отгнивания на корневище появляется блюдцеобразное углубление — рубец отмершего генеративного побега. Нарастание побега I порядка на этом заканчивается, но его базальная часть, представленная корневищем, сохраняется еще ряд лет, являясь хранилищем запасных питательных веществ, зоной возобновления и ветвления. «Условный возраст» корневищ в этом возрастном состоянии 4 года. Корни сохраняются в живом состоянии до 4 лет.

В этом возрастном состоянии чемерица еще не достигает максимальной вегетативной и генеративной мощности (см. табл. 1, 4).

Особи, представленные разветвленным побегом I порядка, мы относим к возрастному состоянию средневозрастных генеративных семенного происхождения.

После первого цветения нарастание побега I порядка прекращается, но весной следующего года из пазушных почек появляются крупные вегетативные розеточные побеги, которые развиваются по типу или моно- или ди-, или полициклических. Побеги имеют не менее 6—7 (в среднем 10) крупных листьев с сильно гофрированной, широкоэллиптической листовой пластинкой.

Корневище становится дву-многоглавым с рубцом отмершего генеративного побега. Боковые отростки корневища косоапogeотропны. В случае заложения I боковой почки появляется один боковой побег, а рядом с ним находится четко различимый рубец отмершего генеративного побега.

Моноподальное нарастание чемерицы сменяется симподальным.

---

Рис. 6. Схема строения молодой генеративной особи чемерицы (вертикальный разрез). I, II — части генеративного побега, I — укороченная подземная часть побега, II — удлиненная часть побега, оканчивающаяся соцветием. 1 — надземный ложный «стебель», 2 — листовые пластинки срединных розеточных листьев, 3 — переходные стеблевые листья, 4 — катафиллы, 5 — придаточные корни, 6 — отгнивающие влагища прошлогодних листьев, 7 — пазушные почки возобновления: а — почка в пазухе верхнего розеточного листа, б — почка в пазухе предпоследнего розеточного листа; 8 — корневище, включающее четыре годичных прироста.

Боковые побеги II порядка тоже монокарпические и после цветения сменяются побегами следующего порядка.

В этом возрастном состоянии резко увеличиваются размеры вегетативных органов растений, возрастает их способность к цветению и плодоношению (см. табл. 1, 4).

Таблица 4

Сравнительная характеристика генеративной мощности чемерицы Лобеля в разных возрастных состояниях

Возрастные состояния		Количество цветков на побеге			Количество цветков на особи		
		мини-мальн.	макси-мальн.	среднее	мини-мальн.	макси-мальн.	среднее
Молодое генеративное		125	827	329±27,3	125	827	329±27,3
Средне-возрастные генеративные	семенного происхождения	186	1222	495±34,6	186	1767	618±64,8
	вегетативного происхождения	162	566	366±21,4	162	913	374±30,8
Старое генеративное		102	157	130±14,1	102	157	130±14,1

Многие особи этого возрастного состояния многопобеговые, имеющие от 2 до 7 ветвей II и III порядков.

Средняя длина корневища 4,1 см, но у наиболее сильно развитых особей оно вместе с ответвлениями достигает длины 10 см. Годичные приросты корневища 2—2,5 см длины и 2—3 см в диаметре. Условный возраст корневища от 3 до 7 лет.

Корни, длиной 62—64 см, иногда 90 см, и толщиной в 3 мм разрастаются горизонтально и наклонно вниз, давая многочисленные ответвления II и III порядка. Наибольшая масса их пронизывает слой почвы от 10 до 62 см, а отдельные корни проникают до 95—100 см.

Благодаря вытягивающему действию корней нижний конец корневища углубляется в почву на 10—12 см, а иногда до 18—20 см.

Количество цветков на каждом побеге и особи в целом выше, чем в других возрастных состояниях (табл. 4, 1).

Если взять за основу степень развития ассимилирующей поверхности листьев и корневой системы, то в этом возрастном состоянии можно выделить особи трех уровней жизненности: слабо-, средне- и сильно развитые (табл. 5).

Таблица 5

Изменение основных жизненных показателей у растений средневозрастных генеративных семенного происхождения

Уровни жизненности	Площадь ассимилирующей поверхности всех листьев	Количество живых корней
Слабо развитые	647±11,5	59±5,1
Среднеразвитые	1249±109,7	90,6±13,7
Сильно развитые	3430±272,3	144,5±26,9

Особь разных уровней жизненности отличаются не только количеством побегов, но также числом и размером листьев на них. Обычно листья широкоовальной формы, а у наиболее мощных особей становятся почти округлыми в результате резкого увеличения ширины листовой пластинки (табл. 1, рис. 2).

У генеративных растений чемерицы наблюдается интересная особенность в периодичности цветения. Многими авторами указывалось, что чемерица цветет с перерывами в 2—3 года (Ларин, 1950; Работнов, 1950б), а Г. П. Кварацхелия (1938) и А. К. Магакьян (1951) отмечают перерывы в цветении в 3—5 лет, в течение которых она дает лишь вегетативные побеги или одиночно цветущие экземпляры. В условиях Архангельской области мы наблюдали двухгодичный перерыв в массовом цветении чемерицы.

Эти перерывы в цветении затрудняют изучение растений генеративного периода. И все же определить принадлежность как цветущей, так и временно не цветущей особи к состоянию средневозрастного генеративного семенного происхождения можно по совокупности следующих признаков:

- 1) растение может быть представлено двумя или большим числом сближенных побегов, связанных остатком корневища I порядка. При этом корневище дву-многоглавое (рис. 2);
- 2) корневище I порядка имеет обратно-конусовидную форму, характерную для молодых генеративных растений, если оно еще хорошо сохранилось; †
- 3) на корневище обязательно виден рубец от одного или нескольких отмерших генеративных побегов;
- 4) форма, размеры листьев, корневища, о которых говорилось выше, тоже являются определенными показателями (рис. 2, табл. 1).

Длительность пребывания чемерицы в этом возрастном состоянии зависит от скорости перегнивания корневища I порядка, связывающего боковые ответвления.

Просматривая корневища и определяя их условный возраст,

мы нашли, что средняя продолжительность жизни в этом возрастном состоянии 4 года, а наибольшая 7—8 лет.

Многопобеговые особи чемерицы являются обычно очагом дальнейшего вегетативного размножения.

Но в этом возрастном состоянии встречаются растения, которые после каждого цветения формируют 1 боковую почку в надземной части и представлены всегда лишь одним побегом. У таких особей при смене побега I порядка побегом II и более высоких порядков вначале возможно увеличение вегетативной и генеративной мощности, но постепенное снижение жизнеспособности особи в связи с ее старением должно привести к появлению более слабых побегов и ухудшению жизненного состояния вплоть до сенильного.

Таким образом, у чемерицы можно отметить 2 типа онтогенеза: I — с ветвлением и вегетативным размножением; II — без ветвления и вегетативного размножения.

Здесь проявляется некоторое сходство с онтогенезом подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) (Шорина Н. И., Просвиркина Е. А., 1971).

К средневозрастным генеративным вегетативного происхождения мы относим растения, появившиеся в результате расчленений многопобеговых особей чемерицы.

Боковые побеги после перегнивания связующего участка многоглавого корневища становятся самостоятельными особями, формируя клон. Каждая из отделившихся особей может в случае ветвления в свою очередь давать вегетативное потомство.

Особи вегетативного происхождения, составляющие клон, невозможно отличить от семенного многопобегового растения или группы растений только по надземным частям, не обследовав подземные участки. На вегетативное происхождение особи указывают следующие признаки:

1) между корневищами отделившихся растений обычно имеется перегнившее корневище или его остатки;

2) корневища должны располагаться под углом друг к другу, что является следствием их косоапogeотропного роста в составе многоглавого корневища;

3) корневище чаще всего имеет бочонкообразную форму с плоским широким нижним концом (рис. 2).

Первое вегетативное поколение образуется при расчленении особи средневозрастной генеративной семенного происхождения. Количество растений, составляющих такой молодой клон, равно числу боковых побегов II порядка в составе генеративной семенной особи. Обычно это две-три, реже четыре особи, имеющие в своем составе побеги II, III или IV порядков. По мощности генеративного и вегетативного развития побегов, они мало отличаются от средневозрастных генеративных семенных

особей. Пластинка листа сильно гофрирована, широкоовальной формы. Годичные приросты корневища в длину 1,3 см, в ширину 2 см, довольно значительны. Корневая система хорошо развита (табл. 1).

После цветения побегов закладываются чаще по 2 пазушные почки, что предопределяет ветвление побегов и дальнейшее вегетативное размножение.

Емкость пазушных почек у растений первого вегетативного поколения в среднем равна 8 зеленым и 4 чешуевидным листьям.

Рассмотрим один из таких молодых клонов (рис. 7).

Клон образован тремя цветущими растениями, из которых два имеют побеги III порядка, а одно — побег II порядка. На побегах по 18—19 зеленых листьев с округлыми листовыми пластинками. У большинства цветущих побегов заложено по 2 пазушные почки, из которых на следующий год появятся побеги более высоких порядков. Общее число листовых зачатков в пазухах равно 14—15. Корневища толстые до 2,5 см в диаметре и до 8 см в длину, бочонкообразной формы. Каждая особь имеет не менее 100 корней диаметром в 2—3 мм.

Длительность существования особей первого вегетативного поколения определяется временем перегнивания корневища II порядка, связывающего все ветви растения. Оно перегнивает в среднем за 3, иногда за 5—6 лет, после чего появляется второе вегетативное поколение особей.

Если в первых двух вегетативных поколениях чемерицы замечается некоторое увеличение или, по крайней мере, не отмечается уменьшения размера ассимилирующей поверхности, количества живых корней, цветков, по сравнению с генеративными семенного происхождения, то в следующих поколениях все больше появляется ослабленных растений, быстрее переходящих в состояние стареющих.

Так, в процессе ветвления и обособления побегов все более высоких порядков в самостоятельные особи происходит старение растений.

Признаки старения проявляются в следующем:

1) уменьшается средняя высота и толщина надземного стебля;

2) уменьшаются годичные приросты корневища (в среднем с 2 до 1 см), его общая длина и число корней (табл. 1);

3) ускоряется процесс перегнивания корневища;

4) уменьшается число листьев на побеге;

5) листовые пластинки, сохраняя овальную форму, становятся менее широкими (рис. 2), у цветущих побегов чаще закладывается лишь одна боковая почка.

Растения этого возрастного состояния тоже можно разбить на 3 подгруппы, согласно разным уровням жизненности и выделить сильно, средне, слабо развитые особи средневозрастные

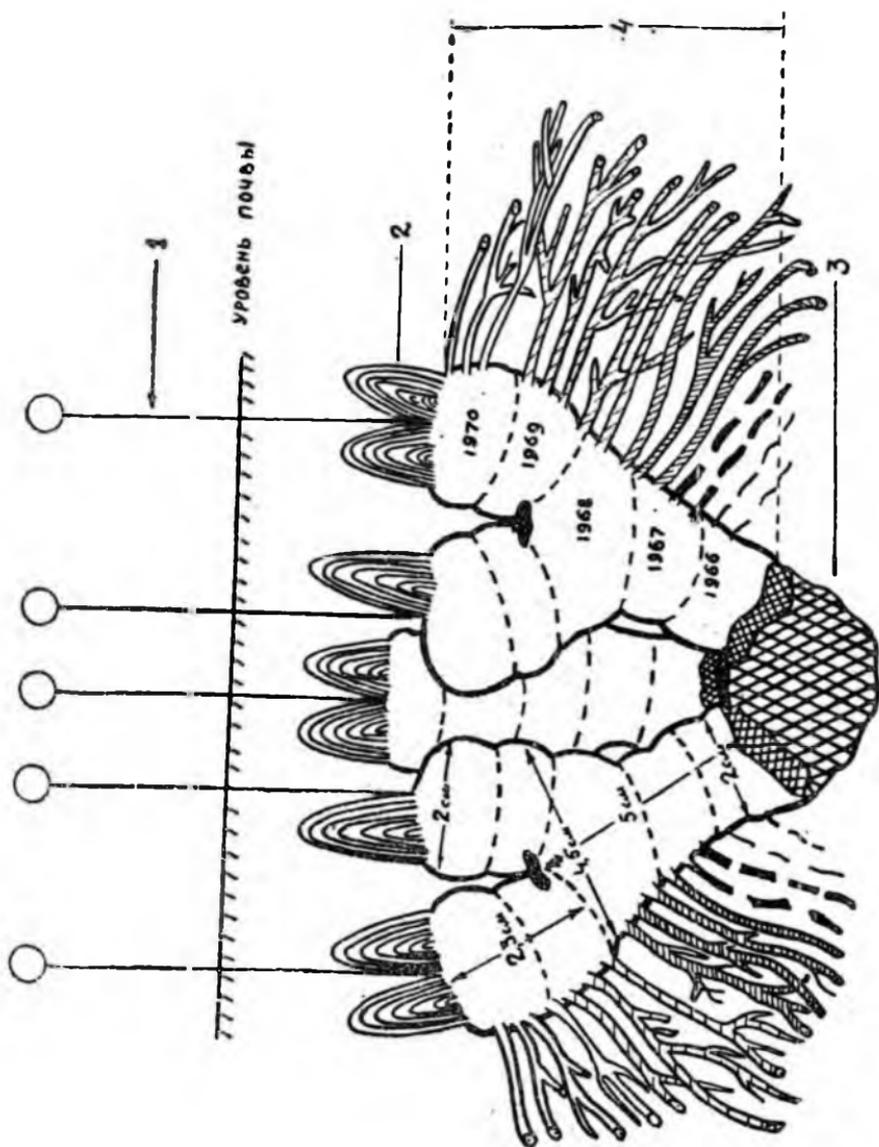


Рис. 7. Схема строения молодого клона чемерицы (вертикальный разрез корневищ трех особей, составляющих клон). 1 — надземная часть цветущего побега, 2 — боковые почки возобновления, 3 — перегнившая часть корневища, которая связывала три боковых ответвления, 4 — корневище одного из трех отделившихся растений, его условный возраст — пять лет.

генеративные вегетативного происхождения, но в данном случае это подразделение отражает в какой-то степени и процесс старения (табл. 1).

Если в первых двух подгруппах чаще встречаются многопобеговые и двупобеговые особи, то в подгруппе слабо развитых преобладают однопобеговые растения, многие из которых по уровню своего развития уже приближаются к старым генеративным.

### Старые генеративные растения

В процессе дальнейшего развития и вегетативного размножения чемерицы все больше появляется растений, которые можно отнести к категории старых генеративных. К признакам старых генеративных растений мы относим следующие:

1) корневище более рыхлой консистенции, чем у средневозрастных генеративных, с усиленным процессом отгнивания на проксимальном конце (рис. 2);

2) форма корневища цилиндрическая или напоминающая конус, в отличие от обратно-конусовидной формы молодых растений. Это объясняется тем, что ежегодные приросты корневища начинают уменьшаться не только в длину, но и в толщину, отчего нижняя часть корневища оказывается шире верхней;

3) число зеленых листьев на побеге может уменьшиться до 6—5 и их листовые пластинки становятся похожими на листовые пластинки взрослых виргинильных растений с 5—6 зелеными листьями (табл. 1, рис. 2);

4) растения представляют собой одноосную парциаль или имеют один боковой побег  $n$ -порядка;

5) цветущий побег формирует одну пазушную почку. Растение не ветвится;

6) количество цветков на побеге резко сокращается (табл. 4, 1);

7) количество живых корней уменьшается (табл. 1).

Цикличность побегов обычно определяется по количеству годичных приростов корневища между рубцами двух отмерших генеративных побегов. У старых генеративных это определение затрудняется быстрым перегниванием корневища. Но можно предположить, что промежуток времени между двумя цветениями в этом возрастном состоянии удлиняется. Видимо, поэтому даже в год массового цветения не цветут многие растения, которые по степени развития своей вегетативной сферы могут быть отнесены к старому генеративному возрастному состоянию. Мы их считаем временно не цветущими.

Растения старого генеративного возрастного состояния неоднородны. Их тоже можно подразделить на группы по уровням жизненности (табл. 1). Одну группу растений мы назвали стареющими, другую — старыми.

К старым относятся растения несколько ослабленной жизненности, чем стареющие. Большинство особей этой группы являются временно не цветущими; возможно, что среди них есть часть растений, которые не смогут зацвести и перейдут в сеильное состояние без цветения. но все же у них проявляется больше сходства с генеративными растениями, нежели с сеильными, хотя граница между ними и сеильными весьма условна.

Определить точную продолжительность этого этапа жизни чемерицы нельзя, но можно допустить, что в естественных условиях произрастания он длится сравнительно долго. Дело в том, что снижение жизнеспособности особи в этом возрастном состоянии происходит очень замедленно. Как показали наблюдения и исследование почек возобновления этих растений, количество зеленых листьев на побеге не уменьшается ежегодно, а может оставаться одинаковым или даже снова увеличиться. Вероятно идет постепенное уменьшение размеров пластинок листьев без изменения их количества, что приводит постепенно к уменьшению площади ассимилирующей поверхности, а сокращение в дальнейшем числа листьев уже явится следствием этого.

У растений данного возрастного состояния насчитывается от 7—6 до 5—4 зеленых листьев.

## СЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД

### Сеильные растения

К этому возрастному состоянию относятся растения уже неспособные цвести и вегетативно размножаться. Это обычно одноосные растения с 4 и меньшим количеством зеленых листьев и тонким невысоким «ложным стеблем».

Корневище рыхлое, конусовидной формы, поскольку годовые приросты с каждым годом уменьшаются в длину и толщину (табл. 1, рис. 2). Процесс отгнивания корневища и корней ускоряется. Условный возраст корневища 2 года, реже 3 года. Оно располагается ближе к поверхности почвы на глубине 3—6 см.

В этом возрастном состоянии мы выделяем 2 группы сеильных растений.

К I группе сеильных отнесены растения в какой-то степени сближающиеся со старыми генеративными. На побеге у них 4—3 зеленых листа. По форме и размерам листовой пластинки они напоминают молодые виргинильные растения с 3 листьями или имматурные, но отличаются от них рыхлым гнилым корневищем.

Количество корней у растений этой группы сокращается до 10.

Как и в предыдущих случаях, мы обратили внимание на емкость почки возобновления как косвенный показатель длительности пребывания в этом возрастном состоянии. Анализ почек показал, что у растений этой группы сенильных растений еще не происходит ежегодного уменьшения числа зеленых листьев на побеге. Видимо, прохождение этого этапа жизни тоже довольно замедленно.

Сенильные растения II группы по внешнему виду подобны ювенильным особям, но отходят от корневища почти полностью перегнившего. Базальная часть побега покрыта темными кожистыми остатками влагилиц прошлогодних листьев, в отличие от нежных и тонких у ювенильных растений. корни тонкие и количество их сокращается до 2—3.

У этих растений преобладают уже случаи заложения в почке возобновления меньшего, чем на побеге числа зеленых листьев. Обычная емкость почки составляет 1—3 катафилла и 1—2 зеленых листа. Отмечено несколько случаев, когда закладываются только чешуевидные листья.

Подобные растения находятся уже в предсмертном состоянии.

Итак, в большом жизненном цикле чемерицы Лобеля мы выделяем следующие возрастные состояния:

Лагента- ный период	Семена	
Виргинильный период	Проростки ювенильные растения	1 п/гр. ювенильные растения 2 года жизни. 2 п/гр ювенильные растения старше 2 лет.
	Имматурные растения Взрослые виргинильные	
Генератив- ный период	Молодые генеративные Средневозрастные генеративные А. семенного происхождения, В. вегетативного происхождения:	
	1В — сильно развитые, 2В — средне развитые, 3В — слабо развитые.	
	Старые генеративные: стареющие старые	
Сенильный период	Сенильные растения:	1 гр. сенильных 2 гр. сенильных

В большом жизненном цикле чемерицы Лобеля можно выделить несколько четко различимых фаз или этапов жизни.

1-я фаза развития одноосного растения охватывает весь виргинильный и начало генеративного периода (молодое генеративное состояние).

Это фаза нарастания и развития моноподиального побега I порядка, заканчивается цветением. Длительность этой фазы в зависимости от условий предполагается в 16—31 год. Возможна довольно длительная задержка развития, особенно в ювенильном и имматурном состоянии. Это можно истолковать как положительное для чемерицы свойство «выжидания» благоприятных условий для своего развития. К подобным же выводам приходят и авторы, изучавшие другие виды растений с замедленным развитием (Уранов и др., 1970).

В этот период развития идет постепенное нарастание площади ассимилирующей поверхности листьев и корневой системы растения, но в большинстве случаев, первое цветение наступает раньше, чем растение достигает максимума вегетативной мощности.

2-я фаза — фаза разветвленного первичного побега представлена особями средневозрастными максимальной генеративной и вегетативной мощности. Конец этой фазы знаменуется вегетативным размножением, появлением первого поколения вегетативных особей, что приводит к началу формирования клона. Эта фаза длится от 4 до 7—8 лет.

3-я фаза — фаза парциалей с одним или несколькими надземными побегами. Парциали двух первых вегетативных поколений, формирующие молодые клоны, представлены сильно развитыми средневозрастными генеративными особями и по вегетативной и генеративной мощности побегов не уступают особям средневозрастным генеративным семенного происхождения.

В результате дальнейшего вегетативного размножения происходит постепенное ослабление жизненности растений и появление стареющих и старых генеративных растений. Первые два вегетативных поколения особей могут жить 6—12 лет. Длительность существования особей каждого из последующих вегетативных поколений в среднем можно считать равной трем годам. Но точно определить, к какому вегетативному поколению относится та или иная особь становится уже невозможным.

4-я фаза — фаза одноосной парциали. Большинство старых: генеративных, а также сеильные растения представлены одноосными парциалами. Угасание жизненных сил у этих растений идет тоже медленно.

Во всех изученных нами популяциях сеильные особи, особенно 2 подгруппы, встречались редко.

Развитие чемерицы в онтогенезе идет по классическому типу.

Фазы, которые проходит чемерица в процессе онтогенеза, сходны в общих чертах с этапами, выделенными для ряда многолетних травянистых растений.

Вопрос об общей продолжительности жизни чемерицы Лобеля можно решить только предположительно.

Апогея своего развития чемерица достигает в состоянии средневозрастных генеративных семенного происхождения и первых двух поколениях особей вегетативного происхождения. Максимальная длительность этого периода, согласно нашим подсчетам, равна 20 годам (8 лет максимальная длительность жизни особей семенного происхождения и 12 лет — особей вегетативного происхождения).

Нисходящий этап онтогенеза чемерицы, растущей в таких условиях, где не сказывается влияние человека, по-видимому, продолжается не меньше, чем восходящий, около 30 лет, так как уменьшение вегетативной и генеративной мощности растений идет так же постепенно, как и ее нарастание в виргинильном периоде. Если принять это допущение, то общую длительность жизни чемерицы можно считать не менее 80 лет.

Но пастбищный или сенокосный режим, как и проводимые мероприятия по борьбе с чемерицей, могут резко ускорить процесс ее старения.

## ЛИТЕРАТУРА

Бутков И. Г., 1966. Биология и способы борьбы с чемерицей Лобеля на горных лугах Кавказа. «Ботан. журнал», № 10.

Буш Е. А., 1940. Об истреблении чемерицы на лугах. «Сов. ботаника», № 2.

Вареник И. П., 1960. О прорастании семян *Veratrum*. «Бот. журнал», № 9.

Гатцук Л. Е., 1970. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.). Канд. дисс.

Гусынин И. А., 1962. Токсикология ядовитых растений.

Жукова Л. А., 1961. Особенности возрастных изменений луговика дернистого. Морфогенез растений, 2.

Жукова Л. А., 1967. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого под влиянием выпаса. «Научные доклады высшей школы. Биол. науки», № 8.

Зозулин Г. М., 1959. Надземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. «Труды Центрально-черноземного гос. запов. им. проф. В. В. Алехина», вып. V.

Кварацхелия Г. П., 1938. К морфологии, биологии и экологии важнейших горнолуговых сорняков Кавказа. «Бот. журнал», т. 23, № 4.

Ларин И. В. и др., 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Сборник под редакцией И. В. Ларина, т. 1. Сельхозгиз.

Магакьян А. К., 1951. Сравнительные испытания простейших приемов уничтожения чемерицы. «Труды инст. полевого и лугового кормодобывания», т. II.

Пошкурлат А. П., 1941. Строение и развитие дерновины чия. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина», т. 30.

Работнов Т. А., 1946. Борьба с чемерицей на лугах. «Ветеринария», № 5—6, стр. 39.

Работнов Т. А., 1947. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. «Успехи соврем. биологии», т. XXIV, вып. 1(4).

Работнов Т. А., 1950а. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб.: «Проблемы ботаники», вып. 1.

Работнов Т. А., 1950б. Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах. «Труды бот. инст. АН СССР, Геоботаника», серия III, вып. 6.

Работнов Т. А., 1954. Работы в области изучения жизненного цикла травянистых растений в естественных ценозах. «Вопросы ботаники», вып. 2.

Раменский Л. Г., 1925. Основные закономерности растительного покрова.

Серебряков И. Г. и Серебрякова Т. И., 1965а. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. «Бюлл. МОИП, отд. биол.», т. 70, № 2.

Смелов С. П., 1947. Биологические основы луговодства.

Смирнова О. В., 1967а. «Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой и сыти обыкновенной». В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений».

Смирнова О. В., 1967б. Жизненный цикл сибирской пролески «Научные доклады высшей школы. Биолог. науки», № 9.

Смирнова О. В., 1968. Жизненные циклы, численность и возрастной состав популяций основных компонентов травянистого покрова дубрав. Канд. дисс., М.

Снаговская М. С., 1965. Возрастные состояния желтой люцерны. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина». Химия, ботаника, зоология и гистология.

Трулевич Н. В., 1960. Строение куста и состав популяции полыни тяньшаньской в ряду пастбищной дигрессии. «Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина», вып. 4.

Уранов А. А. и др., 1970. Изменчивость динамики возрастных спектров некоторых луговых растений. В сб.: «Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии». М., «Наука».

Шорина Н. И., 1967. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В сб.: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений».

Шорина Н. И., Просвирина Е. А., 1971. Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los) в лесах Западного Закавказья. «Научные доклады высшей школы. Биологические науки», № 4.

Kirchner, Loew, Schröter, 1934. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas Bd. I, Abt. 3, Stuttgart.

---

## ВОЗРАСТНЫЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОСОБЕЙ ШАФРАНОВ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ВЫСОКОГОРИЙ ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

Объектами нашего исследования были два вида шафрана, обитающие в высокогорьях Западного Закавказья — *Strocus scharojanii* Rupr. и *Strocus vallicola* Herb.

Это — небольшие клубнелуковичные эфемероиды. Они цветут осенью в безлистном состоянии. Плоды и зеленые листья появляются над поверхностью почвы лишь на следующий год весной. Весенняя вегетация непродолжительна, к началу лета плоды созревают и вскрываются, зеленые листья отмирают, наступает период т. н. «летнего покоя».

Оба вида встречаются в высокогорном поясе Колхидской ботанико-географической провинции, выходя за ее пределы лишь в пограничные районы центральной части Большого и западной части Малого Кавказа. За пределами СССР они обитают в Причерноморской области Турции. А. А. Гроссгейм (1940) относит эти виды к колхидскому горному типу.

В природных условиях *S. vallicola* и *S. scharojanii* обычно пространственно изолированы: первый тяготеет к нижней субальпийской полосе высокогорий, второй, — напротив, к верхней альпийской. Литературные сведения об их высотном распространении противоречивы: Ю. Кос (1948), А. А. Колаковский (1961), В. В. и Вл. В. Скрипчинские (устное сообщение) рассматривают *S. vallicola* как субальпийский элемент; А. А. Гроссгейм (1940) относит его к альпийцам, поднимающимся до 3000 м над уровнем моря.

Если наблюдается инверсия горных поясов, что весьма характерно для прибрежных районов, оба вида могут расти совместно в одних и тех же местообитаниях.

Морфологически *S. scharojanii* и *S. vallicola* отличаются друг от друга окраской околоцветника: у первого вида она ярко-оранжевая, у второго — бледно-палевая, в гербариях несколько желтеющая. Другие диагностически важные признаки (ритм сезонного развития, структура чешуй клубнелуковиц, строение

т. н. базальной и главной тувик (термины Мэва — Maw, 1882, 1886), анатомическое строение ассимилирующих листьев, расположение верховых листьев и др.) у обоих видов одинаковы. Мэв (Maw) в своей монографии 1886 года отмечает, что оба эти вида близко родственны и, видимо, в природе часто совмещаются. Он видит главное их отличие в том, что у *C. scharojanii* листья сохраняются вплоть до цветения и некоторые экземпляры имеют сразу две генерации зеленых листьев. Нам не удалось обнаружить в природных местообитаниях такие экземпляры. Если листья и сохраняются у *C. scharojanii* до осени, то лишь в отмершем состоянии, и растения имеют только одну генерацию живых зеленых листьев.

Большое внешнеморфологическое сходство обоих видов, а также случаи их совместного произрастания, благодаря чему, видимо, имеет место гибридизация, приводят к появлению переходных форм, которые описывают как внутривидовые таксоны (var. *suworowianus* C. Koch, относящаяся по Мэву (Maw, 1886) к *C. vallicola*, а по А. А. Гроссгейму (1940) к *C. scharojanii*; f. *violacea* и f. *lactea* Ю. Коса (1948) или даже как самостоятельные виды — *C. intermedius* В. С. Ябровой-Колаковской (1947).

Мы изучали большой жизненный цикл обоих видов. В литературе данные по этому вопросу отсутствуют. Осенью различать оба вида не представляло труда, весной же это было практически невозможно. Чтобы избежать ошибок при определении, с осени отмечали участки, где обитали особи только одного или другого вида, а весной проводили там наблюдения. Оказалось, что возрастные изменения особей в ходе их большого жизненного цикла у обоих видов были одинаковые, поэтому приводимые ниже описания разновозрастных особей в равной степени применимы к обоим видам.

Наши исследования проведены в мае — сентябре 1966—69 гг. в Адлерском районе Краснодарского края на хребтах Ачишхо, Псеашхо и Аибга.

Прорастание семян. Этот процесс был подробно описан Мэвом (Maw, 1886) и Раункиером (1914; цит. по: Вухауш, 1934). Оба автора изучили большую группу видов *Stocus* и обнаружили, что в основных чертах прорастание семян происходит одинаково у всех видов. Отличаются лишь сроки прорастания и длительность сохранения всхожести у семян. Семена осеннецветущих видов, в том числе *C. vallicola* и *C. scharojanii*, прорастают с осени, через месяц-полтора после их созревания. Прорастание идет по подземному типу. Из семени появляются главный корень и влагалище семядоли. Последнее гораздо толще корня, так что морфологически они хорошо различимы. Такие подземные проростки зимуют. Весной значительно удлиняется главный корень и влагалище семядоли, оформляется связник семядоли и вскоре из отверстия влагалища семядоли появляется

первый низовой лист. Обычно в литературе (Maw, 1882, 1886; Vuxbaum, 1934) указывают, что этот низовой лист, достигнув уровня почвы, прекращает рост. Ему приписывают функцию защиты побега в период его подземного роста. Однако у *C. valliscola* и *C. schagojanii* этот лист, как правило, выходит на дневную поверхность и возвышается на 1—1,5 см над землей. Г. И. Родионенко (1961) обращает внимание на то, что влагалищные листья многих однодольных, помимо защиты побега, несут многие другие функции, в частности внутри влагалищ создается благоприятный микроклимат, в котором хорошо развивается молодой побег. В свете этих предположений понятно, почему у видов шафрана, обитающих в суровых условиях высокогорий, низовые листья выходят на поверхность почвы.

Вслед за низовым листом у сеянцев первого года появляется первый ассимилирующий лист с тонкой вертикально стоящей пластинкой. У многих экземпляров начинает развиваться придаточный корень, обычно в единственном числе. Примерно через 2—3 недели базальная часть влагалища семядоли вздувается и внутри ее можно обнаружить зачаток будущей клубнелуковицы. Клубнелуковица эта представляет собой одно единственное междоузлие, находящееся выше места отхождения ассимилирующего листа, то есть между этим листом и верхушечной почкой, последняя является единственной почкой клубнелуковицы. Веленовский (Velenovsky, 1907), описывая проростки шафрана, указывает, что на первом году жизни клубнелуковица формируется в результате разрастания гипокотыля. Наши данные не подтверждают это: на рис. 1, с видно, что гипокотиль, эпикотиль, а также междоузлие, лежащее выше первого низового листа, остаются укороченными.

К моменту окончания весенней вегетации у сеянцев первого года жизни можно обнаружить контрактильную деятельность корней: их базальные части покрываются поперечными морщинами, корни укорачиваются и клубнелуковица несколько опускается в почву. Если у сеянца только один главный корень, он проявляет контрактильные свойства, если же корней два — главный и придаточный, контрактильную деятельность обнаруживает только последний, благодаря этому клубнелуковица несколько смещается вбок, становится асимметричной и иногда даже «выскакивает» из покрывающих ее чешуй.

На втором году жизни ювенильные растения шафрана имеют два низовых листа, которые своими влагалищами со всех сторон окружают небольшую округлую клубнелуковицу второго года жизни, сидящую прямо над клубнелуковицей первого года жизни (рис. 1, Д). Ассимилирующий лист по-прежнему в единственном числе, узкий, с вертикально стоящей пластинкой. Клубнелуковица, как и прежде моноподиальна: возобновление происходит за счет терминальной почки. Как и на первом году жизни, клубнелуковица возникает в результате разрастания

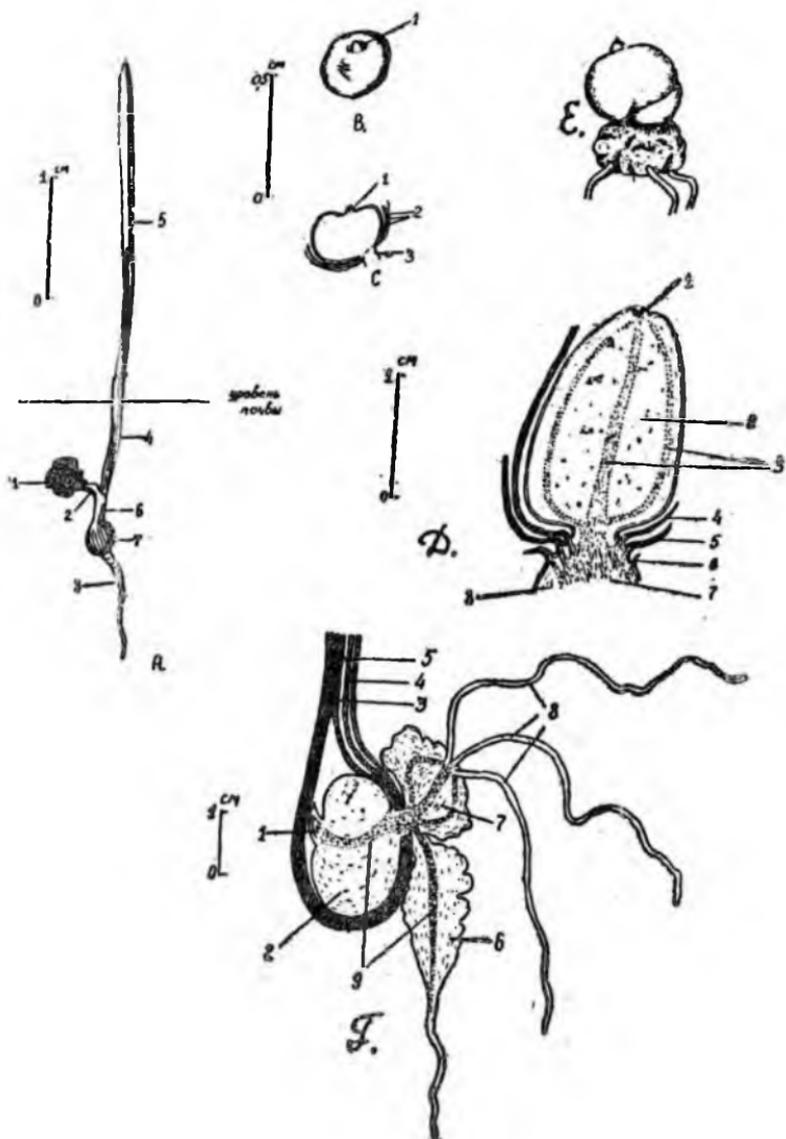


Рис. 1. Строение клубнелуковиц у ювенильных растений шафрана.

А — общий вид однолетнего сеянца. 1 — семенная кожура, 2 — связник семядоли, 3 — главный корень, 4 — первый низовой лист, 6 — влагалище семядоли, 7 — клубнелуковица. В — клубнелуковица однолетнего сеянца, очищенная от чешуй. 1 — почка возобновления. С — та же клубнелуковица в разрезе. 1 — почка возобновления, 2 — чешуи, 3 — главный корень. D — разрез клубнелуковицы двухлетнего растения. 1 — почка возобновления, 2 — клубнелуковица этого года, 3 — проводящие пучки, 4 — влагалище ассимилирующего листа, 5—6 — влагалища низовых листьев, 7—8 — клубнелуковица прошлого года. Е — клубнелуковица третьего

одного-единственного междоузлия, лежащего выше ассимилирующего листа. В отличие от клубнелуковиц однолетних семянцев она, как правило, строго симметрична.

Корневая система придаточная. Корни в числе 3—5 образуются с осени в базальной части прошлогодней клубнелуковицы. Молодая клубнелуковица этого года не имеет собственной корневой системы, ее обслуживают питающие корни, развившиеся на прошлогодней клубнелуковице. Последняя таким образом остается живой и на втором году своей жизни. Какого-либо механизма погружения клубнелуковиц у двулетних растений мы не обнаружили.

В дальнейшем каждый год происходит подобная смена клубнелуковиц в вертикальном направлении, а придаточные корни развиваются только на прошлогодних клубнелуковицах и таким путем устанавливается тесная связь между двумя последовательными поколениями клубнелуковиц.

Ювенильные растения в возрасте 3—4 года. Такие растения по-прежнему обладают одним зеленым и двумя низовыми листьями. Однако размеры растений заметно увеличиваются.

Изменяется и морфологическая структура клубнелуковиц. У многих экземпляров они образуются не только за счет междоузлия, лежащего выше ассимилирующего листа, но и за счет следующего ниже расположенного междоузлия. Часто это второе междоузлие развито не по всей ширине клубнелуковицы, а только сбоку от нее, в результате чего клубнелуковица оказывается асимметричной, а почка возобновления (которая по-прежнему терминальна) как бы сдвигается в сторону (рис. 1, Е). Внешняя форма клубнелуковиц в этом возрасте весьма разнообразна.

Число кроющих чешуй постепенно увеличивается до 5—8, причем, как и в предыдущих возрастных группах, они окружают клубнелуковицу со всех сторон.

В этой группе у многих особей наряду с обычными тонкими питающими корнями развиваются специализированные втягивающие корни. Они появляются у основания клубнелуковиц этого года, точнее, в месте перехода старой клубнелуковицы в новую (рис. 1, F.). Эти корни обладают сильно разросшейся базальной и средней частью, имея редьковидную форму. К концу вегетационного периода на поверхности этих корней хорошо заметны поперечные морщины, корни укорачиваются и молодая клуб-

---

года жизни с неполностью развитым вторым междоузлем. F — разрез клубнелуковицы трехлетнего растения после удаления кроющих чешуй. 1 — почка возобновления, 2 — клубнелуковица этого года, 3 — влагалище срединного листа, 4—5 — влагалища низовых листьев, 6 — втягивающий корень, 7 — прошлогодняя клубнелуковица, 8 — питающие корни, 9 — проводящие пучки.

нелуковица сдвигается вниз и в сторону (рис. 1, F.). По поводу функций этих корней в литературе существует несколько мнений. Мэв (Maw, 1886), Раункниер (1914) и Даниэль (Daniel, 1907, два последних автора цитируются по: Вухбаум, 1934) приписывают им функцию запасаания воды и питательных веществ. Лёв (Loew, 1907), Беркемейер и Зигеншпек (Berckemeier, Ziegenspeck, 1929, цит. по: Вухбаум, 1934) считают, что их главная роль контрактильная. Основной аргумент в пользу последнего предположения — то обстоятельство, что подобные корни возникают далеко не у всех экземпляров, причем у молодых растений они встречаются чаще, чем у старых. Впрочем, Вухбаум (Vухбаум, 1934) допускает, что у видов с небольшими клубнелуковицами эти корни служат для запасаания воды и питательных веществ, а возможно и совмещают обе эти функции. Он полагает, что в пределах рода мог произойти переход от запасающих корней к контрактильным. В исследованных нами популяциях шафрана относительная численность особей со специализированными втягивающими корнями была невелика — 8—10%. Это отмечали и прежние исследователи, в частности, Мэв (Maw, 1882, 1886). Однако при неправильной поверхностной посадке число подобных растений может возрасти до 70—80%.

Механизм втягивания этими корнями был подробно описан Беркемейером и Зигеншпекком (Berckemeier, Ziegenspeck, 1929; цит. по: Вухбаум, 1934) для *Crocus vernus*. В первичной коре у этих корней чередуются слои тонкостенных крупных клеток с мелкоклеточными. Крупные клетки истощаются и отмирают, а мелкие переходят из состояния растяжения в состояние напряжения, становятся плоскими, и длина их уменьшается. Стенки клеток ризодермиса становятся извилистыми. Аналогичные особенности анатомического строения специализированных корней описаны у *C. vallicola* и *C. scharogjanii* С. Т. Благовещенской, студенткой МГПИ им. В. И. Ленина (устное сообщение).

Имматурные растения. В этом возрастном состоянии зеленый лист по-прежнему один, а число низовых увеличивается до трех. Изменяется морфологическая структура клубнелуковицы. Ее всегда образуют два междоузлия — одно выше срединного листа и второе — между срединным и третьим низовым листьями. Форма клубнелуковицы становится более постоянной: округлая, несколько уплощенная сверху и снизу. Нарастание по-прежнему моноподиальное. Поскольку срединный лист отходит от верхней половины клубнелуковицы, его влагалище закрывает лишь ее верхнюю часть. Проводящие пучки в срединных листьях имеют сильно развитую механическую ткань, так как она служит опорой для поддержки листа в вертикальном положении. В связи с этим влагалище срединных листьев сохраняются дольше и лучше, чем у низовых. Начиная с имматурного возрастного состояния у растений шафрана начинает формироваться так называемая главная туника, которую образуют

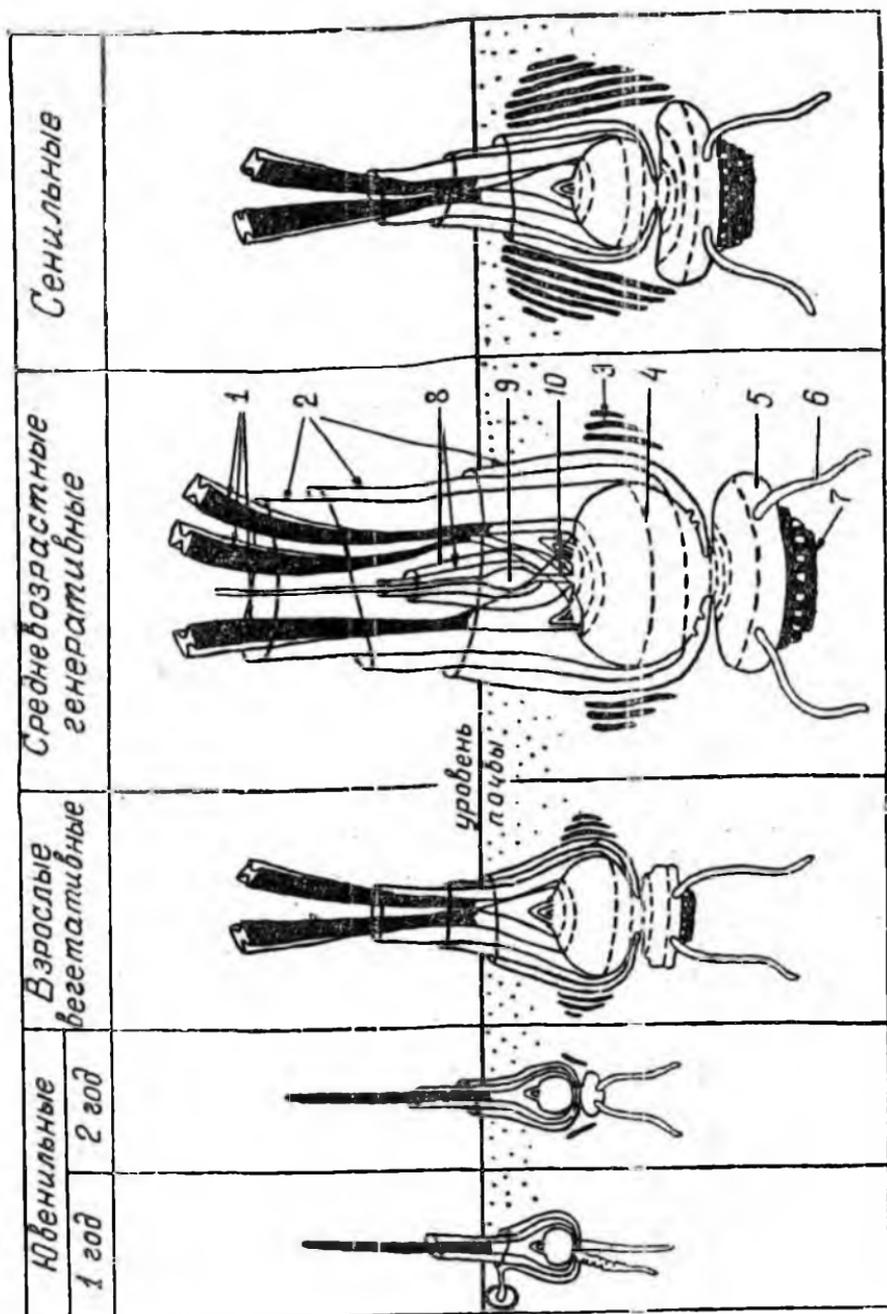


Рис. 2. Схема большого жизненного цикла особи шафрана. 1 — срединные листья, 2 — низовые листья, 3 — главная туника, 4 — клубнелуковица этого года, 5 — прошлогодняя клубнелуковица, 6 — корни, 7 — остатки отмерших клубнелуковиц, 8 — верховые листья, 9 — завязь, 10 — почка возобновления.

остатки влагалищ срединных листьев. Эта туника имеет вид колпачка, лежащего над молодой клубнелуковицей. Она защищает почку возобновления и верхнюю часть клубнелуковицы, нижняя же часть, прикрытая быстро разлагающимися влагалищами низовых листьев, окружена гораздо меньшим количеством отмерших остатков, что видимо благоприятно для развития корневой системы.

Взрослые вегетативные растения (рис. 2). Число зеленых листьев у этих особей может варьировать от двух до пяти, развитых низовых — чаще всего три, реже четыре. Клубнелуковица образуется за счет разрастания нескольких междоузлий: наиболее крупное — между первым зеленым и самым верхним низовым листьями. Междоузлия между срединными листьями (их число может колебаться соответственно от двух до пяти) развиты гораздо слабее, так же как и лежащие ниже между низовыми листьями. Форма клубнелуковицы довольно стабильна: округло-овальная, несколько уплощенная сверху и снизу. Участок стебля, находящийся выше самого верхнего срединного листа, хотя и развит гораздо слабее, чем в предшествующих возрастных состояниях, но все же более менее выражен, и поэтому клубнелуковица в своей верхней части полого-конусовидная, а почка возобновления находится на возвышении. Нарастание чаще всего по-прежнему моноподиально, то есть почка возобновления терминальна. Однако иногда имеют место и случаи симподиального нарастания за счет пазушной почки самого верхнего срединного листа. Обычно это отмечается у хорошо развитых особей с тремя-четырьмя срединными листьями, в то время как более слабые растения с двумя листьями остаются моноподиальными.

Число кроющих чешуй клубнелуковиц у взрослых растений увеличивается, и различия между верхней главной и нижней базальной туниками становятся более резкими. Это объясняется увеличением количества ассимилирующих листьев, что создает предпосылки для интенсивного образования главной туники.

Корневая система из большого числа придаточных корней, развивающихся в виде кольца на основании прошлогодней клубнелуковицы. У хорошо развитых экземпляров корни начинают закладываться раньше, еще с осени. Появление специализированных втягивающих корней у взрослых растений — случай редкий, исключительный, по крайней мере, в условиях естественных местообитаний Западного Закавказья. Это случается лишь там, где по тем или иным причинам растения оказались у поверхности почвы.

Генеративные растения (рис. 2) имеют такую же структуру вегетативных органов, что и предшествующая группа. Главные отличия сводятся к следующему: нарастание становится строго симподиальным, поскольку терминальная почка формирует цветок. Наши данные о характере нарастания клу-

белуковиц у генеративных растений *C. vallicola* и *S. scharojanii* не совпадают со схемой нарастания клубнелуковиц шафрана, предложенной Ал. А. Федоровым и др. (1962). Почка возобновления у цветущих особей обоих исследованных нами видов всегда имеет двукилевой предлист, что лишней раз подтверждает пазушное, боковое положение этой почки (она находится в пазухе самого верхнего срединного листа), а также симподиальный способ нарастания клубнелуковиц.

Цветок у *C. vallicola* и *C. scharojanii* всегда один. Он имеет очень длинную трубку околоцветника и воронковидный отгиб. Осенью нижняя часть цветка, включая завязь, находится под землей, так как цветоножка в это время плохо развита. Цветок окружают два верховых листа, один отходит от базальной части цветоножки, другой — от цветоложа. Строение, а главное, расположение верховых листьев — важный систематический признак, по которому выделяют секции внутри рода.

После опыления околоцветник отмирает, и завязь зимует под землей. Весной цветоножка удлиняется, и плод появляется над поверхностью почвы. Довольно часто у обоих изученных видов плоды возвышаются над поверхностью почвы невысоко — на 2—5 см, а иногда они и вовсе не выходят на поверхность, а остаются под землей, где и вскрываются. В этих случаях вокруг генеративного растения возникает целое «гнездо» проростков.

Форма клубнелуковицы у генеративных растений весьма стабильна — округлая, уплощенная сверху и снизу. Клубнелуковицу образуют многие междоузлия (от 5 до 8), причем самое крупное — между верхним низовым и нижним срединным листьями. Междоузлия, лежащие выше и ниже, постепенно уменьшаются вверх и вниз, особенно короткие междоузлия — в верхней части клубнелуковицы. Верхушка ее благодаря этому становится несколько вогнутой и здесь в углублении находится почка возобновления — пазушная почка верхнего срединного листа. То обстоятельство, что почка возобновления лежит в углублении, возможно представляет своеобразный механизм, регулирующий глубину залегания клубнелуковиц. Следует подчеркнуть, что во всех вышеописанных возрастных состояниях (за исключением симподиально возобновляющихся взрослых вегетативных растений) не были обнаружены развитые почки ни в пазухах низовых, ни в пазухах срединных листьев. У генеративных же растений наряду с самой верхней, наиболее крупной и хорошо развитой почкой в пазухе самого верхнего срединного листа, имеются почки в пазухах еще двух или трех срединных листьев, причем чем ниже находится почка, тем она меньше и слабее развита. В природных условиях Западного Закавказья нам не приходилось наблюдать растения, у которых одновременно трогались в рост две или три почки, то есть ветвление и вегетативное размножение у *C. vallicola* и *C. scharojanii*,

в районе наших исследований по всей вероятности отсутствует. Правда, в исключительных случаях у клубнелуковиц *S. vallicola* и *S. schagojanii*, некоторое время лежавших в норах грызунов, а позже, весной оказавшихся на поверхности почвы (норы были размыты талыми водами), трогались в рост 3 и даже 4 пазушные почки, но в дальнейшем эти экземпляры были обречены на гибель. В условиях естественного произрастания мы ни разу не видели вегетативно размножающиеся особи обоих видов. Это интересное обстоятельство вызывает удивление, поскольку взрослые генеративные растения обычно имеют по 2—3 вполне оформленные пазушные почки, то есть потенциально способны к ветвлению и вегетативному размножению. Известно, что в роде *Sagittaria* существуют виды, размножающиеся исключительно вегетативным путем, например, *S. sativus*.

У генеративных растений кроющие чешуи еще более четко дифференцируются на нижнюю базальную и верхнюю главную туники. Многочисленные корни развиваются на прошлогодней клубнелуковице, но закладываются они на полгода раньше, еще с весны, в период активной вегетации. Коронка придаточных корней возникает на междоузлии между первым и вторым низовыми листьями.

В природных условиях генеративные растения обычно слабо дифференцированы на возрастные подгруппы, преобладают средневозрастные генеративные растения. Размер же особей, как и число листьев у них может значительно колебаться: низовых листьев от 3 до 5, срединных — от 3 до 5, соответственно изменяется и морфологическая структура клубнелуковиц, однако форма последних остается весьма стабильной.

В качестве критериев, позволяющих различать молодые, средневозрастные и старые генеративные растения, можно указать:

- 1) соотношение размеров клубнелуковиц нынешнего и прошлого годов;
- 2) степень развития главной туники;
- 3) форма клубнелуковиц, особенно в верхней части;
- 4) время заложения придаточных корней.

Молодые генеративные растения имеют клубнелуковицы несколько выпуклые наверху, молодая клубнелуковица примерно такой же величины, как и старая, или даже несколько больше, главная туника развита слабо, корни закладываются с осени.

Клубнелуковица средневозрастных генеративных растений в верхней части несколько вогнутая, такой же величины или несколько крупнее прошлогодней, главная туника хорошо выражена, корни закладываются с весны.

У старых генеративных растений клубнелуковица этого года заметно меньше прошлогодней, на верхушке более менее выпуклая, туника мощная с большим числом чешуй, корни закладываются с осени.

Что касается сенильных растений, то в естественных условиях они практически отсутствуют, встречаясь крайне редко (не более 1% всей популяции). Их морфологическая структура примерно такая же, как у взрослых вегетативных. Отличия в том, что молодая клубнелуковица намного меньше старой, но обладает очень мощной главной туникой с большим числом чешуй.

Судя по ничтожному участию сенильных особей в популяциях, можно думать, что большинство растений *C. vallicola* и *C. schagojanii* отмирает, не дожив до сенильного состояния.

Помимо указанных морфологических признаков возрастных состояний шафранов следует особо остановиться на анатомических — изменениях с возрастом строения пластинки зеленых листьев. Исследование этих признаков было выполнено студенткой МГПИ им. В. И. Ленина Н. Г. Толчановой под нашим руководством.

Ассимилирующие листья шафранов имеют весьма своеобразное строение. Их нижняя влагалитная часть плоская бифациальная. Зеленая пластинка листа у обоих видов имеет характерную четырехгранную форму. Эта пластинка трактуется рядом исследователей (Velenovsky, 1907; Troll, 1939; Vuxbaum, 1934) как унифациальная, что вообще свойственно многим Iridaceae. Между влагалитцем и пластинкой лежит меристематический участок, зона интеркалярного роста, где ткани листа слабо дифференцированы. За счет интеркалярной меристемы происходит удлинение листьев, их рост в высоту.

Рассматривая анатомическое строение зеленой пластинки листа на поперечном сечении (рис. 3), можно обнаружить, что на двух противоположных сторонах характерного четырехугольника взрослого листа имеется эпидермис с мощно развитой кутикулой лишенный устьиц. Под эпидермисом видна хорошо развитая палисадная ткань, затем следует губчатая хлоренхима с крупными межклетниками, в которой проходят сосудисто-волокнистые пучки, из них 4 самые крупные с мощной склеренхимной обкладкой проходят по четырем углам, поддерживая лист в вертикальном положении.

Две другие стороны листа, перпендикулярные вышеописаным, морфологически отличаются более бледной окраской и обладают только губчатой хлоренхимой, прикрытой сверху тонкостенным эпидермисом без кутикулы с многочисленными устьицами. Таким образом, морфологически унифациальный лист образует две поверхности, различающиеся по своим функциям. Velenovsky (1907), опираясь на сравнительно-морфологические исследования, полагает, что у шафранов произошла вторичная дифференциация унифациальной пластинки, и предлагает такого рода листья называть трифациальными. Эта вторичная дифференциация происходит постгенитально и различные фазы ее можно наблюдать в зоне интеркалярного роста.



ювенильное 3-5 лет



взрослое



ювенильное 2 года



ювенильное 1 год



имматурное

Рис. 3. Изменение анатомической структуры листа в процессе большого жизненного цикла (схемы поперечных разрезов пластинок; объяснения в тексте).

Биологически подобное явление истолковывается большинством исследователей (Ross, 1893, цит. по: Troll, 1939; Vixbaum, 1934; Troll, 1939) как приспособление к засушливым условиям обитания. Устьяца как бы погружаются в щель, где создаются более благоприятные микроклиматические условия. У других видов *Stocus*, обладающих плоскими пластинками способными скручиваться, биологическая значимость такой вторичной дифференциации унифациальных пластинок становится еще более очевидной. В целом же нужно отметить, что листья шафранов имеют ряд ксероморфных признаков (мощную кутикулу, погруженные устьяца, хорошо развитую механическую ткань), что вообще не свойственно эфемероидам.

Изучая анатомическое строение листьев шафранов у особей разных возрастных состояний, Н. Г. Толчанова обнаружила, что у ювенильных растений щель, в которую погружены устьяца, сравнительно узка, с возрастом она расширяется, а у взрослых растений практически отсутствует (рис. 3). Таким образом, в онтогенезе шафранов наблюдается как бы вторичная мезофитизация листьев. Это и понятно, поскольку оба изученных вида обитают во влажных районах.

С возрастом меняется морфологическая структура клубнелуковиц шафранов. Если у ювенильных растений клубнелуковица возникает в результате разрастания одного самого верхнего меж-

доузлия, то у взрослых ее образуют многие междоузлия, причем наиболее мощно развито среднее, лежащее между низовыми и серединными листьями. Число междоузлий, образующих взрослую клубнелуковицу колеблется от 6 до 11. Таким образом, морфологическая структура клубнелуковицы сравнительно однообразна у ювенильных растений и довольно переменчива — у взрослых, однако внешняя форма клубнелуковиц весьма изменчива у ювенильных и имматурных и более стабильна у взрослых растений.

У *C. vallicola* и *C. scharojanii* в условиях исследованных нами районов отсутствует вегетативное размножение, хотя потенциальные возможности для такового имеются.

В ходе большого жизненного цикла у шафранов меняется механизм погружения клубнелуковиц в почву: на ранних этапах погружение осуществляется с помощью специализированных вытягивающих корней, на более поздних этапах — с помощью углубления на верхушке клубнелуковицы, в котором лежит почка возобновления.

В процессе индивидуального развития у особей обоих видов наблюдается некоторая мезофитизация зеленых листьев. Эту особенность можно истолковать как рекапитуляцию, отражающую вторичную мезофитизацию в отдельных рядах рода шафран.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гроссгейм А. А. 1940. Флора Кавказа, т. II. Изд. Аз ФАН.  
Колаковский А. А. 1961. Растительный мир Колхиды. Изд. МОИП.  
Кос Ю. 1948. О двух формах шафрана долинного. «Ботан. журн.», т. 33, № 3.  
Роджоненко Г. И. 1961. Род. ирис — *Iris* L. Изд. АН СССР.  
Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. 1970. Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры. Тр. Ставропольского н.-ис. ин-та сельск. хоз., вып. II, т. X.  
Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. 1962. Атлас по описательной морфологии высших растений. т. II. Стебель и корень. Изд. АН СССР. М.—Л.  
Яброва-Колаковская В. С. 1947. О промежуточных формах *Crocus vallicola* и *C. scharojanii*. Заметки по систематике и географии растений ин-та ботаники Груз. АН, вып. 13/10. Тбилиси.  
Вухаум Ф. 1934. Familie Iridaceae. In: Kirchner O., Loew E. und Schroeter «Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas». B. I, Ab 3, Stuttgart.  
Maw G. 1882. Notes on the Life — History of *Crocus* and the Classification and Geographical Distribution of the Genus. The Jour. of the Lin. soc., vol. XIX, Botany, 122.  
Maw G. 1886. A monograph of the Genus *Crocus*. London.  
Troll W. 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Teil II, Berlin.  
Velenovsky J. 1907. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil II.

## ПАЗУШНЫЕ КОРНИ НА МОНОКАРПИЧЕСКОМ ПОБЕГЕ

### *Cardamine pratensis* L.

Придаточные, или адвентивные, или стеблеродные, корни травянистых растений изучаются многими исследователями (см. литературу у Е. А. Барановой, 1951; Н. С. Воронина, 1964; И. С. Михайловской, 1968).

Вебер (G. Weber, 1935) различает среди них гипокотильные, узловые, межузловые и почковые корни. Последние появляются на боковых побегах, когда те находятся в состоянии почек. Окоренение почек особенно обычно у видов с корневыми клубнями (*Ficaria verna*, *Aconitum napellus*, *Sedum acre*, *Filipendula ulmaria*, *Epilobium montanum*) (И. Г. Серебряков, 1952).

Придаточные корни могут возникать в связи с почками и независимо от них (Von Guttenberg, 1941; Bannan, 1942). Они могут закладываться в молодых тканях (зародыши и интеркалярная меристема у злаков) или в более старых, которые сохранили меристематическую способность (Эсау, 1969).

Troll (1949) применение термина «придаточные» ограничивает случаями возникновения корней из зрелых тканей органа, корни же, возникающие из молодых тканей стебля у двудольных называет «кладогенные», отличая их от первых.

В отечественных работах принято придаточными называть корни, возникающие на надземных частях растения, на подземных стеблях и на относительно старых корнях. Этого понимания термина мы и придерживаемся.

Как правило, придаточные корни на стеблях возникают эндогенно из группы клеток: у двудольных за счет клеток луба или лубяной паренхимы, реже в камбии и перицикле, у однодольных — в перицикле (Е. А. Баранова, 1951).

Эсау (1969), суммируя наиболее важное в вопросе заложения придаточных корней на стеблях, подтверждает, что такие корни обычно «закладываются в непосредственной близости к дифференцирующейся проводящей ткани того органа, из которого они возникают».

На возможность экзогенного заложения придаточных корней указывает Гуттенберг (Von Cuttenberg, 1941).

Н. С. Воронин (1964) считает случаи экзогенного возникновения корней у покрытосеменных редкими и явно вторичными.

На экзотенное возникновение придаточных корней у *Cardamine L.* указывали Гёбель (1884) и Van Tieghem et Douliot (1888). Названные авторы ссылались при этом на работу Ганзена (Adolph Hansen, 1880).

А. Ганзен исследовал заложение и развитие побега на листе *Cardamine pratensis L.* Образующиеся в основании этого побега корни он считал экзогенными.

Развивающиеся в пазухе листа на побеге сердечника лугового корни А. Ганзен не изучал, но в работе своей указывал на них и считал их возникающими также, как и корни на листе, то есть экзогенно. И. Г. Серебряков называл эти корни у сердечника «пазушными» (1952).

При изучении жизненной формы сердечника лугового (*Cardamine pratensis L.*) перед нами возникла задача исследования заложения и развития пазушных корней на монокарпическом побеге взрослого растения (А. С. Нехлюдова, 1970).

Сбор материала был проведен в Наро-Фоминском районе Московской области. Площадки заложены на хвощево-мятликовом заболоченном лугу с сильным проточным, местами застойным, увлажнением, вокруг восходящего источника и ручейка, вытекающего из него.

Растения периодически выкапывали в течение трех вегетационных сезонов (1967—1969 гг.) с конца апреля и до октября включительно. Наблюдения проводились за взрослыми особями, находившимися в генеративном возрасте.

Анализ пазушных органов проводился с помощью бинокулярной лупы с увеличением в 20—40 раз. Срезы для микроскопических исследований делались бритвой «от руки».

Монокарпический побег сердечника лугового полурозеточного типа (рис. 1). Розеточная часть побега располагается на уровне почвы. В пазухах листьев этой части побега очень рано, когда не закончился еще полностью рост листа, формируются боковые почки.

В начале роста такая почка состоит из довольно плоского апекса, в основании которого образуются зачатки придаточных корней: один, потом быстро вслед за ним другой. Зачатки корней появляются в результате деления коровых клеток, что видно на фотографии (рис. 2). Вскоре после первых двух появляется также в коровой части зачаток и третьего корня. Дифференциация тканей в них протекает одновременно с дифференциацией тканей осевой части почки.

В результате проводящая система этих корней находится в контакте с проводящей системой оси почки, а через нее с системой проводящих тканей главной оси (рис. 3).



Рис. 1. *Cardamine pratensis* L. Июнь. 1968 г. Веря. 0,5 натуральной величины.

Количество этих корней на узлах может резко меняться в зависимости от положения узла по отношению к уровню почвы. Обитание в местах, где разливы воды могут принести илистые наносы или, наоборот, размывать верхний слой почвы, приводит к тому, что на узлах может образоваться от 1 до 5—6 корней, причем обнаруживается связь в развитии этих корней с развитием листовых органов почки. Так, чем меньше корней закладывается на апексе бокового побега, тем большее число листьев будет на этом побеге, и наоборот. Это зависит в первую очередь от степени погружения узла в почву в период развития на нем боковой оси. Почки, погруженные в почву и образующие боль-



Рис. 2. Зачатки придаточных корней на развивающейся в пазухе листа боковой оси сердечника лугового. х 40.

шое число корней, остаются с неразвитыми в длину осями и листья на них недоразвиваются (рис. 4).

Верхние 1—2 узла розеточной части побега несут почки возобновления, на осях которых формируются листья, а придаточных корней бывает мало (рис. 1).

На удлиненной части побега придаточные корни образуются только в условиях повышенной влажности и принадлежат часто осям третьего порядка.



Рис. 3. Часть поперечного разреза корневища сердечника лугового. Видны проводящие пучки оси корневища, боковой оси и подходящие к ним пучки придаточных корней (в верхней части фото).  $\times 40$ .

Стебель розеточной части побега сердечника лугового живет после цветения и отмирания удлиненной части побега еще 3—4—5 лет в составе корневищной системы растения (рис. 5), располагающейся в почве на глубине 0—1,5 см (М. А. Гуленкова, А. С. Нехлюдова, 1971). Корневищная система сердечника лугового состоит, таким образом, из базальных частей побегов последовательных генераций, сменяющих друг друга по симподиальному типу нарастания. Эти части мы называем корневищами, а совокупность их в основании оси

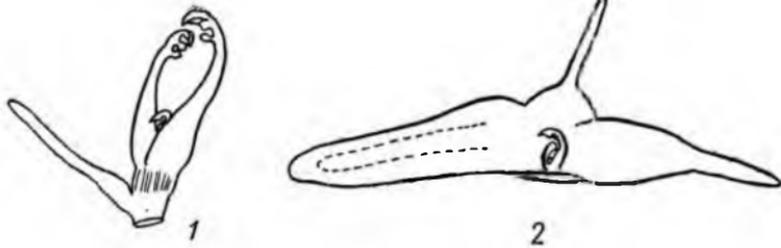


Рис. 4. Почки, образовавшиеся на разных узлах монокарпического побега сердечника лугового: 1 — почка с верхнего узла, 2 — почка с одного из нижних узлов.



Рис. 5. Корневичная система сердечника лугового. Видны корневища — базальные участки монокарпических побегов разных лет. Придаточные корни обрезаны.

монокарпического побега — корневищной системой. С возрастом при погружении корневища в почву, что неизбежно происходит в местах обитания сердечника лугового, разрастается кора главной оси, коровая часть боковых осей и основания всех придаточных корней (рис. 6). В этих частях корневищ-

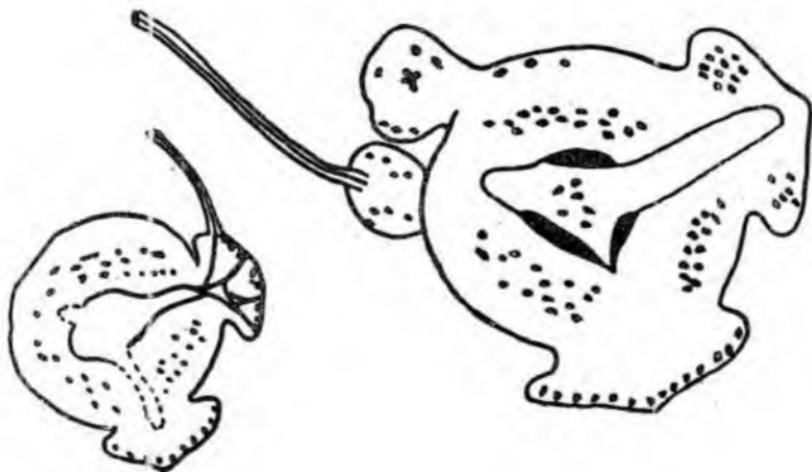


Рис. 6. Поперечные разрезы корневищ сердечника лугового. Видны разросшиеся мясистые участки коровых частей главной и боковых осей и основания придаточных корней. Черным обозначены места обнаружения лигнина (флороглюцин+соляная кислота). х 20.

ной системы откладываются запасы крахмала (иодная проба). Боковые оси в этой системе вместе с корнями представляют своеобразные клубнепочки, которые могут даже ветвиться, но продолжают оставаться неразвитыми в длину, заполненными питательным материалом (рис. 7).

В заключении нужно отметить следующее.

Раннее заложение корней на боковой оси, когда последняя еще не имеет дифференцированных тканей, привело к неправильному, на наш взгляд, противопоставлению процесса корнеобразования у сердечника как экзогенного обычным случаям эндогенного заложения придаточных корней. Вернее толковать процесс заложения этих корней у сердечника лугового как ранний, протекающий на боковой оси в момент ее экзогенного заложения на материнском стебле растения и рассматривать его как один из случаев формирования придаточных корней в молодых органах («кладогенные» корни, по Troll'ю).

По Веберу, эти корни можно отнести к группе «почковых» корней.

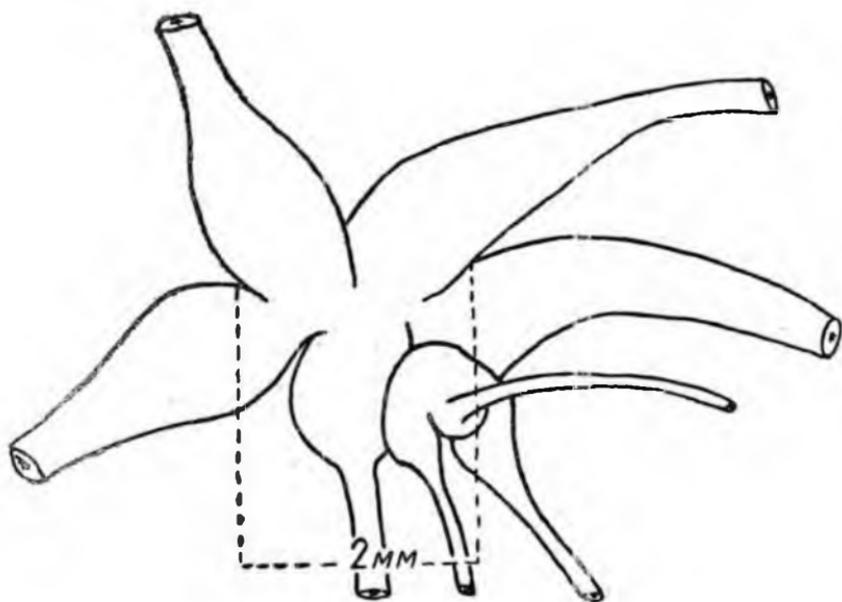


Рис. 7. Схема строения ветвящейся клубнечки на корневище сердечника лугового.

Функционально эти корни благодаря развитию ризодермиса выполняют всасывающую роль, а в дальнейшем имеют также значение как места отложения питательных веществ.

Отмирают они одновременно с отмиранием корневища, на боковой оси которого образуются. Перед этим отмечено отекающие из их тканей запасов питательных веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

Баранова Е. А., Закономерности образования придаточных корней у растений. «Тр. ГБС АН СССР», 2, 1951.

Воронин Н. С., Эволюция первичных структур в корнях растений, «Уч. зап. Калужского пед. ин-та», вып. 13, 1964.

Гуленкова М. А., Нехлюдова А. С., Побегообразование и структура корневища у некоторых кистекорневых растений, «Уч. зап. МГЗПИ», вып. 17, 1971.

Михайловская И. С., О некоторых формах корней травянистых растений, «Биол. науки», № 6, 1968.

Нехлюдова А. С., Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у сердечника лугового (*Cardamine pratensis* L.). Рефераты докладов Всесоюзного Симпозиума по изучению морфологических основ онтогенеза травянистых растений, Ставрополь, 1970.

Серебряков И. Г., Морфология вегетативных органов высших растений, «Советская наука», 1952.

Эсау К., Анатомия растений, М., «Наука», 1969.

B a n n a n M. W., Notes on the origin adventitious roots in the native Ontario conifers, Amer. Jour. Bot., 29, 593—598, 1942.

G o e b e l K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, Handbuch der Bot., herausgegeben A. Schenk, Bd. 3, Breslau, 1884.

V o n G u t t e n b e r g H., Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In: K. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, Band 8, Lief 41, 1941.

H a n s e n A d o l p h, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abhandl. der Senck. Gesellsch. Frankfurt, XII. p. 147, 1881.

T i e g h e m P h. V a n, Douliot H., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, Annales des sciences naturelles, Série 7, tome 8, Paris, 1888.

T r o l l W., Über die Grundbegriffe der Wurzelmorphologie, Osterreichische Bot. Zeitschrift, Bd. 96, Heft 3—4, Wien, 1949.

W e b e r H., Vergleichend — morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung, Nova Acta Leopoldine, vol. 4, N 7, 1935.

---

## ВЛИЯНИЕ ИУК НА АКТИВНОСТЬ РИБОНУКЛЕАЗЫ В ПРОРАСТАЮЩИХ СЕМЕНАХ ПШЕНИЦЫ

Имеется достаточный литературный материал, указывающий на существование тесной взаимосвязи в растительном организме ауксинового обмена с нуклеиновым (Конарев В. Г., 1959, Stern Н., 1964, Боннер Дж. 1967, Гамбург К. З., 1970).

Впервые такую мысль высказал Бэр (Ber A, 1949), который на основании своих опытов предположил, что ауксин вступает во взаимодействие с нуклеопротеидами и это приводит к повышению синтеза белковых молекул в растительных клетках.

В настоящее время многими исследователями экспериментально доказано, что обработка ауксинами отдельных органов или тканей приводит к активизации нуклеинового обмена (Kosseler, B., Engelberg, N 1962, Key J. Shannon J, 1964, Shannon J., Hanson J., Wilson C., 1964, Бутенко Р. Г., 1964, Кобыльский Г. И., Полевой В. В., 1969, Маркис А. И., Пуртимаас А. Д., Марчукайтис А. С., 1971).

Предполагается, что ауксины занимают одно из ключевых положений в регуляторной деятельности многих ферментов. По-видимому, они могут выступать в качестве аллостерического фактора, оказывая прямое действие на конформационные изменения молекул белков — ферментов. (Боннер Дж., 1968).

Известно, что в нуклеиновом обмене наряду с другими ферментами активное участие принимает рибонуклеаза.

Имеются указания, что ауксины повышают активность этого фермента в целых семенах и органах (Kosseler B., Engelberg N. 1962, Pilet, Braun, 1970, Srivastava B., 1964), в отрезках ткани (Полевой В. В., 1965, Key J, Shannon, J 1964), в отдельных клетках и органоидах (Гамбург К. З., 1970). В предлагаемой работе сообщаются данные по изучению влияния предпосевной обработки раствором  $\beta$ -индолилуксусной кислоты (ИУК) на активность кислой рибонуклеазы в прорастающих семенах пшеницы. Активность фермента изучалась отдельно в эндосперме и в проростке, что давало возможность яснее представить роль ИУК в

процессах обмена, протекающих в отдельных частях семени на первых этапах его активной жизни.

### Методика

Объектом исследования служили семена яровой пшеницы «Московская краснозерная». Опытные семена замачивались в  $10^{-8}\%$  растворе натриевой соли ИУК (производство завода Schemagol. Прага, ЧССР), а контрольные в воде. (Оптимальная концентрация ИУК для замачивания семян была установлена на основании предварительных экспериментальных исследований).

Проращивание семян проводилось в темноте при  $t\ 20^\circ$ . Ежедневно, в течение семи дней брали пробы для определения активности рибонуклеазы. В каждом случае для опыта отбирали семена в одинаковой степени проросшие. Навеска исследуемого материала составляла 1 г сырого вещества и включала от 7—100 зародышей, проростков или эндоспермов (в зависимости от сроков проращивания). Были проведены две серии опытов, в двухкратной повторности каждая.

Определение активности кислой рибонуклеазы проводили по методу Шпайдера и Хогбум (Shneider W. G., Hageboom C. H., 1952).

Исследуемую ткань растирали с уксуснокислым буфером pH 5 (1 : 10) на холоде и в течение 30 мин. выдерживали в холодильнике при  $t\ 3^\circ$ . Затем гомогенат центрифугировали при 3000 г 10 мин. Инкубационная смесь состояла из 0,5 мл ацетатного буфера pH 5, 0,5 мл тканевого гомогената фермента, 1 мл раствора РНК (0,2 мг). При этом использовалась прожековая РНК (производства США). Инкубация 1 час при  $t\ 37^\circ$ . Осаждение фермента проводили 2 мл осадителя, состоящего из 0,25 % раствора уксуснокислого уранила на 2N перхлорной кислоте. Смесь выдерживали 10 мин. на холоде и центрифугировали при 10.000 д. Надосадочную жидкость сливали, разбавляли в 100 раз и спектрофотометрировали при 260 нм.

Спектрофотометрически определяли количество неосаждаемых уксуснокислым уранилом в  $\text{HClO}_4$  продуктов ферментного гидролизата РНК. Расчет проводили по формуле:  $A \frac{\Delta E\ 260 \cdot B}{T \cdot g}$ , где

$\Delta E\ 260$ —экстинция опытной пробы, за вычетом контрольной;

B — разведение;

T — время инкубации;

g — навеска материала (Асатиани В. С., 1969).

Величина pH буферных растворов каждый раз устанавливалась на лабораторном pH-метре ЛП-58.

## Результаты исследований

Рибонуклеаза — фермент, структура молекулы которого не только хорошо изучена (Ииргенсон Б., 1965, Дэвидсон Дж., 1968), но и синтезирована искусственным путем.

Однако механизм действия рибонуклеазы, особенно в растительных клетках, несмотря на многие исследования, еще далеко не изучен (Barker G. K. and Dauglas T. 1960, Wilson C. 1963, Freeman K. 1964, Незговорова Л. А., Борисова Н. Н., 1967, Варнер Дж., 1968).

Установлено, что под влиянием рибонуклеазы молекулы РНК деполимеризуются до моно-ди-тетрануклеотидов, а иногда и до более крупных фрагментов молекулы РНК (олигонуклеотидов).

Поэтому считают, что в клетках содержится не одна, а несколько рибонуклеаз, обладающих особой специфичностью действия (Freeman K, 1964, Дэвидсон Дж. 1968, Филиппович Ю. Б. 1969).

Вместе с тем некоторые исследователи отмечают, что повышение активности рибонуклеазы в клетках растений, так, например, при прорастании семени, часто сопровождается не уменьшением, а увеличением количества РНК. Это дает основание предполагать, что рибонуклеаза в клетках (*in vivo*) может участвовать в процессах, обуславливающих синтез молекул РНК Barker G. and Dauglas T., 1960, Wilson C. 1963, Key J, Shannon J, 1964, Ванер, 1968).

По-видимому, при определении активности рибонуклеазы по количеству деполимеризованной РНК устанавливается суммарный эффект работы рибонуклеаз клетки, которые определенным образом взаимодействуют с субстратом в конкретных условиях среды (Незговорова, Л. А., Борисова Н. Н., 1967).

Результаты наших исследований по изучению влияния ИУК на активность рибонуклеазы в семенах пшеницы при прорастании представлены в таблицах 1 и 2.

Расчеты активности рибонуклеазы проводили на 1 г сырого вещества и на 100 эндоспермов или проростков. Как можно видеть, при расчете активности фермента на 1 г сырого вещества (таблица 1) большого различия в абсолютных величинах активности в проростке и эндосперме почти не наблюдается. Здесь следует лишь отметить, что ИУК оказывает положительное влияние на активность рибонуклеазы, как в эндосперме, так и в проростке, причем в последнем в значительно большей степени. Но если сделать пересчет активности рибонуклеазы на 100 зародышей, проростков или эндоспермов, учитывая, что в каждом случае на пробу в 1 г (в зависимости от возраста прорастающих семян) шло разное их количество, то картина получается более четкая (таблица 2). Из приведенных данных видно, что в

Таблица 1

Влияние ИУК на активность рибонуклеазы в прорастающих семенах пшеницы  $\left( \frac{\Delta E 260 \text{ нм}}{\text{г. час}} \right)$  на сырое вещество

Вариант опыта	Время прорастания в днях						
	1	2	3	4	5	6	7
Проростки							
ИУК	34	35,6	41,6	28,6	28,8	34,8	36,8
Вода	32	34,6	39,6	26,4	23,6	29,0	32,0
Эндоспермы							
ИУК	29	30	29,2	22,4	23,2	25,3	35,4
Вода	27	24,6	24,6	21,2	22,8	20,8	31,4

процессе прорастания семян активность рибонуклеазы в проростках постепенно возрастает, достигая максимальной величины к 7-му дню. К этому времени активность фермента, по сравнению с первым днем после замачивания семян, в проростках увеличивается более чем в 20 раз. В эндосперме активность рибонуклеазы в течение всего времени удерживается приблизительно на одном уровне. Аналогичные результаты были получены другими исследователями (Семененко И. Г., 1957, Сисякян Н. М., Васильева Н. А., Коштоянц Н. Н., 1957, Ingle J., 1963, Ingle J, Hageman, P. H., 1965). ИУК повышает активность рибонуклеазы как в проростке, так и в эндосперме. Эти соотношения в таблице 2 выражены также в процентах. Здесь показано, что ИУК повышает активность фермента в проростке в среднем на 20%, а на 7-й день разница между опытом и контролем достигает максимальной величины — 48%.

Таблица 2

Влияние ИУК на активность рибонуклеазы в пересчете на 100 семян  $\left( \frac{\Delta E 260 \text{ нм}}{\text{г. час}} ; \text{ в \% к контролю} \right)$

Вариант	Время прорастания в днях													
	1		2		3		4		5		6		7	
	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %	АКТИВНОСТЬ	в %
100														
Проростков														
ИУК	26	408,4	49	113	173	109,5	177	106	262	131	316	132	525	148
Вода	24	100	43	100	158	100	167	100	200	100	240	100	355	100
100														
Эндоспермы														
ИУК	138	408	200	110	182	111	150	113,6	136	100	143	110	172	106
Вода	128	100	182	100	164	100	132	100	135	100	130	100	162	100

В эндосперме различия менее четко выражены, они в среднем составляют всего лишь 5—10%. Считают, что в эндосперме преобладает связанная ИУК, а поступающая в эндосперм изве также оказывается быстро связанной и поэтому мало активной (Зиновьев Л. С., аНумова Н. П., 1959, Сытник К. М., 1966, Леопольд А., 1968), что было также показано в наших опытах ранее (Васильева З. В., 1967) и отмечено в настоящей работе.

Тот факт, что ИУК оказывает высокое стимулирующее действие на активность рибонуклеазы в проростке свидетельствует о значительной роли этого вещества в ростовых процессах, которые в проростке на первых этапах прорастания идут особенно интенсивно, а также о возможном участии ИУК в отдельных звеньях нуклеинового обмена, связанных с деятельностью рибонуклеазы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Асатиани В. С. Ферментные методы анализа. М., «Наука», 1969.
- Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М., «Мир», 1967.
- Боннер Дж. Биохимия растений. М., «Мир», 1968.
- Булко О. П., Вечер А. С. О влиянии света на содержание нуклеиновых кислот и активности рибонуклеазы при прорастании семян люпинов. «ДАН БССР», 9, № 4, 1965.
- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., «Наука», 1964.
- Ванер Дж. Биохимия растений. М., «Мир», 1968.
- Васильева З. В. Влияние предпосевной обработки ИУК на активность 3'нуклеотидазы. «Бюллет. Главн. бот. сада», вып. 66, 1967.
- Гамбург К. З. Фитогормоны и клетки. М., «Наука», 1970.
- Дэвидсон Дж. Биохимия нуклеиновых кислот. М., «Мир», 1968.
- Зиновьев Л. С., Наумова Н. П. Динамика ИУК и активность некоторых ферментов в прорастающих семенах кукурузы. В сб.: «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений». Л., Изд. АН СССР, 1959.
- Ииргенсон Б. Природные органические макромолекулы. М., «Мир», 1965.
- Кобыльский Г. И., Полевой В. В. Влияние ауксина на активность рибонуклеазы в отрезках coleoptилей кукурузы. «Физ. раст.», т. 16, в. 1, 1969.
- Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959.
- Леопольд А. Рост и развитие растений. М., «Мир», 1968.
- Меркис А. И., Пуртимас А. Д., Марчукайтис А. С. Связывание ИУК с ДНК и РНК у растений и его коррелятивные отношения к росту. «Физ. раст.», т. 18, в. 1, 1971.
- Незговорова Л. А., Борисова Н. Н. К вопросу о «пусковом» механизме прорастающих семян. «Физ. раст.», т. 14, в. 1, 1967.
- Полевой В. В. Влияние ауксина на нуклеиновый и белковый обмен растительных тканей. Сборник «Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен». «Наука». М., 1965.
- Семенов Г. И. Об активности рибонуклеазы прорастающих и созревающих семян пшеницы и гороха. «ДАН СССР», т. 102, 1955.
- Семенов Г. И. К превращению нуклеиновых кислот при прорастании и созревании семян. «Физ. раст.», т. 4, в. 1, 1957.
- Сисакян Н. М., Васильева Н. А., Коштоянц Н. Н. О рибонуклеазе прорастающего зерна пшеницы. «ДАН». т. 112, № 2, 1957.

Сытник К. М. Физиолого-биохимические основы роста растений. Под ред. Сытника Киев. Изд. АН УССР, 1966.

Филиппович Ю. Б. Основы биохимии. М., «Высшая школа». 1969.

Barker G. K. and Douglas T. The function of ribonuclease germinating peas. *Nature* 188. 1960.

Ber A. Auxine and Nuclein säure. *Experienta* 5, II, 1949.

Freeman K. B. Some observation on ribonucleases from rye grass. *Canad J. Biochem.* v. 42, N 7, 1964.

Ingle J. Corn meal as a Source ribonuclease. *Bioch. et biophys. acta* 73, N 2, 1963.

Ingle J., Hageman P. H. Metabolic Changes Associated with the germination of corn II Nucleic Acid Metabolism. *Plant Physiol* 40, 48. 1965.

Key J. L., Shannon J. C. Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue. *Plant Physiol* 39.3. 1964.

Kossler B., Engelberg N. Ribonucleic acid and ribonuclease activity in developing leaves. *Biochim. et Biophys. acta* 55, 1962.

Pilet P. E., Braun K. Ribonuclease activity and auxin effects in the levs root. *Physiol. Plant.* 23.2, 1970.

Srivastava B. S. The effect of gibberellic acid on ribonuclease and phytase of germinating barley seeds *Canad. J. Bot.* 42.9, 1964.

Shannon J. C., Hanson J. B., Wilson C. M. Ribonuclease levels in the mesocotyl tissue of *Zea mays* as a function of 2,4 dichlorophenoxy acetic acid application. *Plant Physiol* 29.5. 1964.

Schneider W. Y., Hogeboom C. H. Intercellular distribution of enzymes X. Deoxyribonuclease and ribonuclease. *J. Bot. Chem.* v. 198, N 1, 1952.

Stern H. *Regulateurs naturels de la croissance vegetale.* Paris, 1964.

Wilson C. M. Chromatographie separation of ribonucleases in corn. *Biochem. et Biophys. acta.* v 682. 1963.

---

## **О ДЕЙСТВИИ НЕКОТОРЫХ ПРОТИВООПУХОЛЕВЫХ СРЕДСТВ НА НОРМАЛЬНЫЙ И ПАТОЛОГИЧЕСКИЙ РОСТ У КУКУРУЗЫ**

Известен ряд веществ, оказывающих подавляющее действие на рост опухолей у растений. К числу таких веществ относятся ингибиторы свободнорадикальных процессов — производные фенолов, такие как пропилгаллат, ивол. Их противоопухолевое действие показано как на животных (Эмануэль и Липчина, 1958, 1963), так и на растениях (Симионеску, 1962; Липсиц и др. 1962; Мазин, 1967). Активным началом в американском противоопухолевом препарате «бактидине», применяемом в плодоводстве против бактериальных галлов ряда плодовых культур является тетралин — 1,2,3,4-тетрагидронафталин (Schroth, Hildebrand, 1968). Высоким противоопухолевым эффектом обладает поверхностноактивное вещество твин 60, подавляющее патологический рост на ростках картофеля, пораженного возбудителем рака картофеля *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. (Долягин, 1969). Причем в отличие от прочих противоопухолевых препаратов твин 60 не тормозил нормального роста здоровых ростков картофеля.

Целью настоящей работы было исследовать влияние некоторых противоопухолевых веществ на нормальный и патологический рост у кукурузы. Были испытаны пропилгаллат, тетралин и твин 60. Действие этих веществ на нормальный рост определяли на корешках двухдневных проростков кукурузы и на верхушках побегов молодых растений. Действие их на патологический рост было испытано на молодых растущих галлах пузырчатой головки кукурузы, полученных в результате заражения молодых растений водной суспензией споридий из чистой культуры возбудителя пузырчатой головки *Ustilago maydis*. (DC) Sda. Кукурузу сорта Московская ранняя выращивали на грядках на опытном участке Агробиостанции Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина в Павловской слободе (Истринский район Московской области).

Пропилгаллат употребляли в виде 0,1% водного раствора,

твина 60 в виде 0,5% водного раствора, а тетралин в виде эмульсии, приготовленной путем смешивания 1 объема тетралина с 9 объемами 0,5% водного раствора твина 60. На чистой воде без твина тетралин не давал стойкой эмульсии. Каждое из испытуемых веществ в количестве 10 мл было внесено в 3 чашки Петри, где на фильтровальной бумаге были выложены двухдневные проростки кукурузы. Через сутки была измерена длина корешков проростков. Результаты измерений даны в таблице 1.

Т а б л и ц а 1

Влияние противоопухолевых препаратов на рост корешков двухдневных проростков кукурузы

№ чашки	Средняя длина корешков в см (для 20 проростков)			
	вода (контроль)	твин 60 0,5%	Пропил- галлат 0,1%	тетралин 10% твин 60 0,5%
1	3,0	2,6	1,4	корешки погибли
2	2,9	2,6	1,6	»
3	3,1	2,7	1,4	»

Под действием тетралина в течение суток светлая ткань корешков потемнела, роста их совсем не было. Дальнейшие наблюдения показали, что проростки в этих чашках Петри погибли. Пропилгаллат значительно затормозил рост корешков, но проростки остались живы. Под влиянием твина 60 наблюдалось лишь незначительное, хотя и отчетливо выраженное торможение роста корешков. Таким образом, все испытанные вещества оказывали повреждающее действие на клетки нормально растущих тканей. Наименьшее повреждение вызывал твин 60.

Действие испытываемых веществ на верхушку стебля кукурузы осуществлялось путем введения их растворов в количестве 2—3 мл в листовую воронку молодых растений. Благодаря плотности расположения листьев на верхушке, образующих своеобразную воронку, растворы задерживались в ней длительное время, постепенно просачиваясь вниз между листьями. Такая обработка была проведена трижды с интервалом в 2—3 дня. Контрольные растения обрабатывались водой. Этот опыт был проделан два раза: с растениями в фазе 9—10 листьев и в фазе 5—6 листьев. Через 10—12 дней после обработки участки листьев, находящиеся в момент обработки внутри листовой воронки, развернулись, и на них обнаружались следы действия раствора на ткань. На листьях растений, обработанных раствором твина 60, были светлые пятна. В районе пятна клетки листьев были живыми, но они отличались от клеток нормальных участков листа тем, что в них отсутствовал хлорофилл. Метелка, которая в момент обработки была внутри листовой трубки, оказа-

лась недоразвитой, цветки на ней не сформировались. У этих растений в пазухах нижних листьев усиленно росли боковые почки, из которых развивались боковые побеги — пасынки.

Растения, обработанные водой и раствором пропилгаллата ничем не отличались от контрольных, не обработанных растений.

Во втором опыте при обработке растений в фазе 5—6 листьев был осуществлен дополнительный вариант — в листовую воронку была внесена смесь растворов твина 60 и пропилгаллата. Твин 60 был дан в концентрации 0,1%, пропилгаллат — 0,2%. Результат от этой обработки был таким же, как и при обработке раствором одного твина: на листьях были светлые пятна, метелка недоразвита, а боковые почки тронулись в рост. Отсутствие повреждений после обработки раствором одного пропилгаллата может быть объяснено тем, что это вещество не достигало клеток листа и метелки, благодаря наличию кутикулы и воскового налета на поверхности листьев, что обеспечивало несмачиваемость их водой и невозможность проникновения пропилгаллата глубоко внутрь листовой воронки до меристематических участков листьев и зачатка метелки, плотно закрытых листьями. Водный раствор поверхностно-активного вещества твина 60, напротив, хорошо смачивал поверхность листьев и, вероятно, по этой причине мог проникнуть внутрь листа через устьица, а также просочиться между плотно свернутыми листьями до самой верхушки побега.

После обработки растений водной эмульсией тетралина всегда наблюдалось быстрое — спустя несколько часов после обработки — отмирание верхушки стебля, а вслед за этим и гибель всего растения. Такое быстрое действие тетралина объясняется тем, что, обладая ярко выраженными липофильными свойствами, он хорошо смачивает поверхность листьев и очень легко проникает внутрь тканей, что было показано американскими исследователями (Schroth, Hildebrand, 1968).

Таким образом, при обработке тканей верхушки стебля также было обнаружено повреждающее действие твина 60 и тетралина на клетки нормально растущих тканей. Для пропилгаллата такого действия обнаружено не было, что связано, вероятно, с недоступностью молодых растущих тканей верхушки побега для водного раствора этого вещества.

Испытание действия твина 60, пропилгаллата и тетралина на патологически растущие ткани кукурузы было проведено на молодых растущих галлах пузырчатой головни, полученных в результате заражения молодых растений кукурузы путем инъекции в листовую трубку с помощью шприца суспензии споридий *Ustilago maydis*. Галлы обрабатывали испытуемыми растворами путем 2—3-кратного смачивания их поверхности. Рост галлов, обработанных растворами твина 60 и пропилгаллата, ничем не отличался от роста необработанных галлов. Такое отсутствие

эффекта от обработки, возможно, объясняется тем, что наносимые на поверхность галла растворы быстро стекали с нее, не успевая проникнуть внутрь галла, чего не наблюдалось при обработке листовой воронки, в которой растворы могли длительное время задерживаться. Кроме того, поверхность галла по отношению ко всему объему его была относительно небольшой, гораздо меньше, чем поверхность листьев по отношению к их объему. Поэтому через поверхность галла могло проникнуть внутрь его значительно меньше раствора, чем через поверхность листьев.

Обработка поверхности галла водной эмульсией тетралина всегда приводила к гибели тканей галла через несколько часов после обработки, а вслед за этим и к гибели всего стебля или листа, на которых развился галл. Это объясняется очень быстрым проникновением тетралина внутрь тканей. Таким образом, повреждающее действие на патологически растущие ткани было обнаружено только у тетралина. У твина 60 и пропилгаллата этого обнаружено не было. Но говорить об отсутствии такого действия нам не представляется возможным, поскольку методика обработки тканей галла этими веществами была несовершенна, и твин 60 и пропилгаллат могли не достигать патологически растущих тканей.

Для того, чтобы выяснить влияние испытываемых веществ на самого возбудителя патологического роста у кукурузы — *Ustilago maydis* — было проведено заражение растений споридиями этого грибка с добавлением в водную суспензию их твина 60 и пропилгаллата. Тетралин в этом опыте не испытывали, поскольку из предшествующих опытов было ясно, что он вызывает быструю гибель всех живых тканей кукурузы. Суспензию споридий возбудителя готовили путем разбавления водой в отношении 1 : 4 и тщательного размешивания чистой культуры *Ustilago maydis* 5-месячного возраста, выделенной из галлов пузырчатой головки и выращенной на питательной среде следующего состава: 50 г глюкозы, 9 г пептона, 5 г  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ , 5,1 г  $\text{MgSO}_4$ , 0,2 г  $\text{FeCl}_3$ , 1 л. воды.

Параллельно были приготовлены суспензии, где вместо воды использовали 0,5% водный раствор твина 60 или 0,1% водный раствор пропилгаллата. Сразу после приготовления суспензии были инъецированы внутрь цветущих початков кукурузы сорта Московская ранняя с помощью шприца. В каждый початок вводили по 20—30 мл инокулюма. Каждым видом инокулюма было заражено по 20—30 початков на 10—15 растениях. Заражение было произведено 27/VII, а 22/VIII был проведен учет степени пораженности початков. При этом учитывали долю зерновок, давших патологический рост, от общего числа зерновок в початке, а также наличие патологического роста на листьях обертки початка. Результаты учета представлены в таблице 2.

Влияние твина 60 и пропилгаллата, введенных в инокулюм, на степень поражения зараженных початков кукурузы

Способ приготовления суспензии споридий	Средний % зерновок в початке, давших патологический рост	% початков с патологически разросшимися листьями обертки
На воде (контроль)	65	4
На 0,5% растворе твина 60	70	20
На 0,1% растворе пропилгаллата	100	0

Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что твин 60 и пропилгаллат не подавляют возбудителя и не мешают заражению им тканей хозяина. Добавление в инокулюм твина 60, наоборот, способствовало лучшему заражению, что можно объяснить тем, что наличие поверхностноактивного вещества улучшало доступ возбудителя в ткани растения-хозяина, благодаря лучшему смачиванию суспензией поверхностей внутри початка и листьев обертки. Это предположение подтверждается также следующим фактом. У растений в вышеописанном опыте, когда в листовую воронку в фазе 5—6 листьев вводились растворы испытываемых веществ, произошло естественное заражение пузырчатой головней, благодаря занесению спор в их листовые воронки с соседних растений, имеющих зрелые галлы пузырчатой головни. Заражение произошло только у тех растений, в листовую воронку которых вводили раствор твина 60 или раствор пропилгаллата вместе с твином 60. У рядом растущих растений, обработанных водой или раствором одного пропилгаллата заражения не произошло. Присутствие твина 60 в инокулюме способствовало лучшему смачиванию поверхностей в глубине листовой воронки и тем самым облегчало проникновение возбудителя к молодым наиболее поражаемым тканям.

Обнаруженное нами усиление поражения кукурузы пузырчатой головней в присутствии твина 60 противоречит описанным фактам подавления твином 60 патологического роста на ростках клубней картофеля, зараженных возбудителем рака картофеля *Synchytrium endobioticum* (Долягин, 1969). По данным Долягина, твин 60 не мешал нормальному росту незараженных ростков картофеля, а в наших опытах это вещество повреждало клетки молодых листьев и зачатка метелки, вызывая на листьях образование бесхлорофильных пятен и тормозя развитие метелки. Объяснить эти противоречивые факты можно тем, что твин 60 повреждает меристематические и прочие молодые клетки, расположенные главным образом на поверхности или близко к поверхности органа. Повреждающее действие твина 60 доказывается хотя и незначительным, но отчетливо выра-

живным торможением роста корешков проростков кукурузы (таблица 1). Такое незначительное повреждение поверхностных клеток нормальных ростков картофеля, состоящих из плотных тканей и имеющих относительно небольшую поверхность, могло мало отразиться или вообще не отразиться на их росте, в особенности если самая верхушка ростка мало контактировала с раствором этого вещества. У кукурузы этот контакт был более длительным, поскольку листовая воронка способствовала задержанию раствора и сохранению его между плотно свернутыми листьями. Действие твина 60 на патологически растущие ростки картофеля было значительно более повреждающим в силу того, что они представляют собой рыхлые образования с очень большой поверхностью. Причем наиболее активный рост сосредоточен в поверхностных слоях опухоли, где находится возбудитель и имеет место наибольшая стимуляция роста и деления клеток хозяина (Гегерман, 1957). Повреждение поверхностных клеток, по-видимому, препятствовало развитию паразита и останавливало рост опухоли.

### Заключение

Проведенные нами опыты и наблюдения показали, что противоопухолевые вещества, применяемые на растениях — твин 60, подавляющий развитие раковых наростов на картофеле, пропилгаллат, подавляющий развитие наростов при киле капусты и раке картофеля, и тетралин, подавляющий рост бактериальных галлов у ряда плодовых деревьев, — обнаружили при испытании их на кукурузе тормозящее рост и повреждающее действие на нормально растущие ткани.

Наиболее сильным действием обладает тетралин, который в течение короткого времени убивает как нормально, так и патологически растущие ткани кукурузы. Более мягким действием обладают пропилгаллат и твин 60. Оба эти вещества тормозят рост корешков проростков кукурузы, пропилгаллат в большей, а твин 60 — в меньшей степени. Кроме того, раствор твина 60, введенный в листовую воронку молодых растений кукурузы, тормозит рост верхушки стебля и подавляет развитие зачатка метелки.

Пропилгаллат и твин 60, добавленные в инокулюм, не оказывают тормозящего действия на процесс заражения кукурузы возбудителем пузырчатой головни. Твин 60 даже несколько увеличивает степень заражения.

Противоопухолевый эффект твина 60 при раке картофеля, по-видимому, связан с особенностями локализации возбудителя и патологически растущих тканей в поверхностных частях ракового нароста.

### ЛИТЕРАТУРА

Гегерман Е. А. Сб.: «Рак картофеля», изд. АН УССР, Киев, 1957.  
Долягин А. Б. Биохимическое и физико-химическое исследование развития и ингибирования опухолевого процесса у картофеля. Автореферат канд. дисс., М., 1969.

- Липсиц Д. В., К. Е. Круглякова, М. С. Постникова, Н. М. Эмануэль. «Доклады АН СССР», т. 145, 1, 1962 г.
- Мазин В. В. Некоторые вопросы физиологии устойчивости крестоцветных к возбудителю килы. Автореферат канд. дисс., М., 1967.
- Симионеску К. И. «Доклады АН СССР», т. 143, I, 1962.
- Эмануэль Н. М., Л. П. Липчина. «Доклады АН СССР», т. 121, I, т. 141, 1958.
- Эмануэль Н. М., Л. П. Липчина. «Труды VIII Межд. противоракового конгр.», т. 6, М.—Л., 1963.
- Schroth M. N., D. C. Hildebrand, *Phytopathology*, 58, N 6, 1968.
-

## СОДЕРЖАНИЕ

Уранов А. А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований (вместо предисловия) . . . . .	3
Григорьева Н. М. Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой на пойменных лугах р. Угры . . . . .	10
Гращенкова В. С. Численность и возрастной состав популяций осоки весенней и осоки ранней . . . . .	26
Заугольнова Л. Б. Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида (на примере <i>Acantholimon diarsenioides</i> Vge. . . . .	38
Смирнова О. В., Торопова Н. А. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений . . . . .	56
Курченко Е. И. Онтогенез и разногодичная изменчивость популяций полевницы тонкой . . . . .	70
Покровская Т. М. К вопросу о возрастно-морфологических особенностях лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов . . . . .	88
Гуленкова М. А. Побегообразование и формирование жизненной формы у лядвенца рогатого в предгенеративный период . . . . .	119
Матвеев А. Р., Шуман Т. П. Изменчивость в большом и малом жизненных циклах анатомической структуры корней тимopheевки луговой . . . . .	132
Былова А. М. Большой жизненный цикл свербиги восточной . . . . .	152
Смирнова С. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций . . . . .	168
Бахматова М. П. Большой жизненный цикл чемерицы Лобеля в ценопопуляциях Северо-Двинской поймы . . . . .	196
Шорина Н. И. Возрастные биоморфологические признаки особей шафранов в ценопопуляциях высокогорий Западного Закавказья . . . . .	225
Нехлюдова А. С. Пазушные почки на монокарпическом побеге сердечника лугового . . . . .	238
Васильева Э. В. Влияние ИУК на активность рибонуклеазы в прорастающих семенах пшеницы . . . . .	247
Михалевская О. Б. О действии некоторых противоопухолевых средств на нормальный и патологический рост кукурузы . . . . .	253

### ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

к сборнику «Возрастной состав популяций цветковых растений  
в связи с их онтогенезом». 1974. Кафедра ботаники

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
25	18 св	1064	1064
54	8 сн	Serheana	Iercheana
54	2 сн	1973	1974
55	7 св	Заугольнов	Заугольнова
87	21 св	Семьянинова-Корчагина	Семьянинова-Корча- гина
132	16 св	(1972)	(1927)
150	5 св	строением	старением
197	1 св	А. П. Пош-	А. П. Пош-
260	18 сн	Шуман Г. Г.	Шуман Т. П.

Редактор Л. В. Доценко

Л 82895. Подп. в печ. 19/IV-74 г. Тираж 1500 экз. Объем 16,5 п. л.  
Заказ 167 Цена 1р. 44 к.

Типография МГПИ имени В. И. Ленина