

Др $\frac{6}{894}$

На правах рукописи

Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

**ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И РИТМ
СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ
ЗАЛИВНЫХ ЛУГОВ СРЕДНЕЙ ОКИ**

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА — 1953

ОБЯЗАТЕЛЬНЫЙ ЭКЗ.



53-22261

Гениальный труд товарища Сталина «Экономические проблемы социализма в СССР» и решения XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза открыли новые величественные перспективы движения советского народа по пути к коммунизму. Перед социалистической промышленностью и сельским хозяйством встали новые гигантские задачи; намечен новый подъем советской культуры и науки.

В отчетном докладе на XIX съезде партии товарищ Маленков подчеркнул, что задача дальнейшего подъема сельского хозяйства заключается в создании в нашей стране в короткие сроки обилия продовольствия для населения и сырья для легкой промышленности.

Среди разных отраслей сельского хозяйства одно из ведущих мест принадлежит животноводству. В директивах XIX съезда партии по пятому пятилетнему плану говорится о необходимости дальнейшего увеличения общественного поголовья скота при одновременном значительном росте его продуктивности. Задачу эту можно выполнить, лишь обеспечив животноводство постоянной, высокопродуктивной кормовой базой.

Поэтому кормовая проблема — это проблема большой государственной важности.

Основным и главным средством создания кормовой базы является травопольная система земледелия, разработанная великими русскими учеными — В. В. Докучаевым, П. А. Костычевым, В. Р. Вильямсом. Она включает целый комплекс мероприятий, в числе которых — введение правильных полевых и кормовых севооборотов, создание искусственных посевов трав, а также улучшение и рациональное использование естественной кормовой площади.

В нашей стране имеются огромные неисчерпаемые фонды природных сенокосов и пастбищ, дающие более 60% всего урожая сена и не менее 90% летнего пастбищного корма; в общей сложности животноводство получает у нас с естественных угодий не менее 80% всех объемистых кормов (сена, силоса, пастбищной травы).

Для рационального использования этих природных богатств необходим прежде всего правильный хозяйственный режим, обеспечивающий постоянные высокие урожаи зеленой массы; необходимы мероприятия по повышению продуктивности лучших кормо-

вых трав, по борьбе с луговыми сорняками. Теоретической базой для решения практических задач должно стать точное и глубокое знание биологии луговых трав, знание их жизни и развития в единстве с условиями существования, в связи с почвами, рельефом, условиями водоснабжения и т. д. В специфических чертах биологии луговых растений отражаются и особенности условий их существования.

Необходимость изучения биологии развития растений подчеркнул акад. Т. Д. Лысенко (1935, 1948). Им подробно изучен жизненный цикл культурных однолетников и некоторых травянистых многолетников.

Начало изучению биологии развития луговых злаков положил акад. В. Р. Вильямс (1922), предложивший деление злаков на корневищевые, рыхлокустовые и плотнокустовые и показавший связь этих жизненных форм с условиями их обитания и динамикой этих условий. Вильямс подчеркнул, что жизненный цикл многолетника складывается из циклов отдельных монокарпических побегов, сменяющих друг друга во времени. Таким образом, процесс вегетативного возобновления является главным условием жизни многолетника.

Проф. А. М. Дмитриев (1948) продолжил и углубил разработку целого ряда вопросов биологии луговых трав. Он считал, что знание биологии выявляет все основные жизненно-производственные свойства растений, их способность давать урожай зеленой массы в разных условиях.

Проф. С. П. Смелов (1947 и др. работы) посвятил свои многочисленные исследования практически важному и мало изученному вопросу — вегетативному возобновлению луговых злаков, как одному из решающих факторов формирования урожая на лугах.

С. П. Смелов установил закономерности возобновления у ряда луговых злаков, установил биологическое значение связи дочерних побегов с материнскими, проследив в ряде экспериментов динамику пластических веществ в растениях. Им исследована периодичность побегообразования и ритмика развития луговых злаков.

Закономерности, установленные С. П. Смеловым для главных луговых злаков, имеют весьма важное значение для советского луговедения и луговодства. Необходима дальнейшая разработка поставленных им вопросов, накопление и обобщение фактического материала по побегообразованию у луговых растений, по сезонным явлениям в разных типах луговых угодий. Изучение процессов побегообразования и сезонного развития необходимо потому, что хозяйственное использование лугов в сущности является многолетним ежегодно повторяющимся использованием побегов луговых растений. А между тем, как отмечали В. Р. Вильямс, А. М. Дмитриев, С. П. Смелов, А. П. Шенников и другие исследователи, наши знания в этом отношении далеко еще отстают от потребностей науки и практики луговодства.

В настоящей работе ставится задача полного и детального анализа побегообразования и сезонного ритма развития растений пойменных лугов среднего течения р. Оки. Пойменные луга вообще, а окские в частности, представляют собой чрезвычайно важный источник естественных кормов лучшего качества, дающий наивысшие урожаи.

Работа проводилась в пойме р. Оки, на правом берегу, близ с. Дединово, Луховицкого района Московской области.

Методика изучения побегообразования и ритма сезонного развития растений сводилась к следующему.

На постоянных участках, расположенных по поперечному профилю поймы, в ее приустьевой, центральной и притеррасной частях, в течение двух лет (1947 и 1948 гг.) с мая по октябрь включительно, регулярно проводились детальные описания состояния побегов луговых растений. Предварительные сведения были собраны еще в 1946 г., дополнительные — в 1949 г. Таким образом, работа включает материалы, собранные в течение четырех вегетационных периодов. Описания производились раз в 10 — 20 дней; раз в месяц фиксировались в спирте почки и побеги возобновления каждого вида, которые потом были просмотрены под биноклярным микроскопом. Для каждого вида при описании отмечались следующие данные.

а. Для растения в целом:

1. Морфологическое разнообразие монокарпических побегов; соотношения и размеры побегов различных типов.

2. Фенофаза.

3. Характер ветвления.

4) Наличие, расположение и размеры почек возобновления разных порядков.

б. Для каждого типа монокарпических побегов:

5) Количество листьев на побеге (в т. ч. низовых и ассимилирующих), их линейные размеры, ход подсыхания.

6) Количество листовых зачатков в верхушечной почке побега; наличие и размеры зачатков соцветий в этих почках.

7) Количество зачатков листьев (низовых и ассимилирующих) в почках возобновления, наличие и размеры зачатков соцветий в них.

Все количественные данные, приводимые в работе, представляют собой средние величины, полученные как результат изучения 10—20 нормальных хорошо развитых взрослых растений каждого вида.

Кроме наблюдений на скашиваемых лугах, для сравнения проводились наблюдения и на некосимых участках. Растения, скошенные один раз в лето, описывались повторно после отрастания, а для основных кормовых видов было отмечено и воздействие второго укоса. Это дало возможность определить реакцию растений на однократное и двукратное срезание.

Данные по каждому виду, полученные на основании произведенных описаний и просмотра фиксированного материала, сводились в карточку. В результате выявилась история индивидуально-го развития монокарпических побегов каждого поколения от заложения почки до отмирания побега, выяснялись взаимоотношения побегов разных поколений и сезонный ритм развития каждого вида в целом. Для удобства сравнения разных видов и разных частей поймы полученные данные выражены в виде обобщенных графиков, прилагаемых к работе.

Выяснение значения избранной нами темы, краткий обзор истории вопроса и методика исследования, охарактеризованные выше, составляют содержание первой главы диссертации.

* * *

Во второй главе дается краткий геоботанический очерк района работы — Дединовской поймы.

Дединовская пойма представляет собой первое по течению расширение Окской поймы, расположенное немного ниже впадения р. Москвы. Оно имеет поперечник до 15—20 км. Специфической чертой Дединовского пойменного расширения является наличие молодых и очень богатых аллювиальных наносов, покрывающих ежегодно равномерным мощным слоем в 1,5—3 см всю его площадь. Здесь полые воды впервые после узкой поймы Верхней Оки вырываются на простор и отлагают большую часть принесенного аллювия; кроме того, здесь же отлагаются богатые выносы Москвы-реки. Ниже по течению Оки аллювиальные отложения в пойменных расширениях уже делаются менее мощными и отлагаются неравномерно. С отмеченными особенностями аллювиального процесса связано необычайное богатство почв и мощное развитие луговой растительности в Дединовской пойме. Дединовские луга Р. А. Еленевский (1935) называет лучшими в Союзе.

Рельеф Дединовского пойменного расширения выравненный. По поперечному профилю хорошо выражены все три части поймы (по Вильямсу): прирусловая, центральная и притеррасная. Прирусловая часть представлена береговым валом и рядом параллельных течению Оки грив, разделенных логами. Почвы здесь легкие, песчаные и супесчаные, грунтовые воды залегают глубоко (5—6 м), разлив продолжается в среднем 2 недели. Центральная пойма — обширное, почти идеально ровное пространство с суглинистыми структурными почвами. Разлив длится в среднем около месяца. Притеррасье — сложный комплекс песчаных дюн и понижений, местами заболоченных, с тяжелыми глинистыми или торфянистыми почвами. Разлив на пониженных местах продолжается в среднем 5—6 недель.

Описание растительности велось по общепринятой геоботанической методике — путем закладки пробных сотметровых площадок.

Дединовские луга относятся по классификации А. М. Дмитриева (1948), к классу поемных или аллювиальных лугов лесной зоны.

Здесь, в соответствии со структурой поймы, можно выделить три группы лугов, различающихся по растительности и условиям обитания: луга прирусловые, луга центральной поймы, и луга притеррасные. Внутри каждой группы можно различать типы лугов высокого, среднего и низкого уровней.

Прирусловые луга Дединовской поймы характеризуются своей разнотравностью, наличием большого количества бобовых, значительным процентом специфических видов, преимущественно степных (василистник малый, живокость клиновидная, железняк клубненосный, синеголовник и др.) и сорных (хвощ полевой, вьюнок полевой, чертополох и др.).

Луга прирусловой поймы частично распаханы под поля и огороды, частично используются как пастбища и гораздо меньше — как сенокосы. Средняя урожайность прирусловых лугов составляет 25—35 ц/га.

В центральной пойме сосредоточены наиболее богатые злаковые травостой, наилучшие сенокосные угодья; урожай сена здесь максимальные, в среднем составляют 45—50 ц/га, а местами доходят до 80—100 ц/га. Все виды, населяющие центральную пойму, выходят и за ее пределы. Растительность центральной поймы можно считать самой типичной для данных лугов. По площади здесь преобладают луга среднего уровня, представленные разнообразными разнотравно-злаковыми ассоциациями. Чаше всего в ассоциации господствуют примерно поровну несколько видов злаков: костер безостый, пырей, тимopheевка, овсяница луговая, полевица белая (гигантская), мятлики луговой и болотный. Разнотравье, наоборот, чаще представлено в ассоциации двумя-тремя массовыми видами, например, борщевик сибирский + герань луговая, или герань + борщевик + подмаренник мареновидный, или конский щавель + лютик едкий. Злаковые ассоциации с господством одного, реже двух видов, приурочены к лугам низкого уровня, где преобладают лисохвост луговой и канареечник.

Луга притеррасной поймы, в силу разнообразия и комплексности условий обитания, чрезвычайно неоднородны. В работе описаны два типа притеррасных лугов: «сырое притеррасье» — луга низкого уровня с господством кочкообразующих видов (щучки дернистой и осоки дернистой) и «сухое притеррасье» — луга средне-высокого и высокого уровня на притеррасных дюнах среди зарослей кустарников. В сыром притеррасье травостой малоценные, хотя почвы и очень богатые; имеется значительный процент специфических болотных и прибрежно-водных видов (манник большой, ирис желтый, поручейник и др.). Луговые ценозы сухого притеррасья состоят более чем наполовину из лесных полевных видов и очень сходны по составу с опушечными и полевными ценозами Подмосковья. Травостой здесь бедные, невысокие, из злаков преобладают душистый колосок, полевица обыкновенная, мятлик луговой, трясунка. Используются главным образом для выпаса скота.

Общий флористический список поймы включает 209 видов растений (при этом не учтена растительность берегового обрыва и части притеррасных ценозов). Наблюдения над побегообразованием велись не у всех видов, а только у главных — количественно преобладающих, хозяйственно важных и достаточно характерных.

* * *

В третьей главе диссертации излагаются материалы, полученные в результате изучения процессов побегообразования у 147 видов. Для удобства изложения все растения разбиты на основные хозяйственно-систематические группы: злаки, осоки, бобовые и разнотравье. Внутри каждой группы растения подразделены по способам вегетативного возобновления (по Вильямсу, Дмитриеву и Казакевичу с некоторыми изменениями).

Описание каждого вида построено по следующему плану. Сначала дается краткая экологическая характеристика вида, его распространение и поведение на лугах Дединовской поймы; затем последовательно излагается ход побегообразования и ритм сезонного развития. История развития монокарпического побега отражена или в сводной таблице, или в схематических рисунках. Каждая сводная таблица имеет горизонтальные графы, соответствующие годам развития монокарпического побега, и вертикальные графы — месяцы вегетационного периода. Читая таблицу по горизонтальным графам, можно проследить все этапы развития одного и того же побега в первый, второй и последующие годы его жизни, от заложения до отмирания. В вертикальных графах можно видеть, какие побеги смежных поколений и разного возраста имеются у растений в тот или иной момент вегетационного периода. Все эти данные — результат многочисленных полевых наблюдений, обобщенных в виде средних показателей.

По схематическим рисункам, приведенным для основных кормовых и сорных видов, тоже можно судить о ходе развития побегов разных поколений в течение вегетационного периода.

Для каждого вида в результате исследования были выяснены: типы развития побегов, продолжительность и ход жизненного цикла побегов каждого типа, реакция растения на срезание, характер почек, за счет которых идет естественное возобновление и отрастание после скашивания.

Наиболее подробно проанализированы виды луговых злаков и бобовых, как главных кормовых трав; разнотравье разобрано менее детально.

Из злаков подробно изучены: пырей ползучий, костер безостый, канареечник, лисохвост луговой, тимopheевка, овсяница луговая, овсяница красная, полевица белая (гигантская), полевица ползучая, мятлик луговой, манник большой, душистый колосок, трясунка средняя, ежа сборная, щучка дернистая.

Бобовых описано 18 видов, из которых наиболее детально изучены виды многолетних клеверов (клевер луговой, ползучий, гибридный, средний, горный), горошки (мышинный, заборный), чина луговая, люцерна желтая.

Виды разнотравья изучены с разной степенью детализации; наиболее полные данные приводятся по семейству зонтичных (тмин, порезник горный, дягиль, борщевик сибирский, пусторебришник Фишера и др.), лютиковых (виды лютиков, василистников, калужница), сложноцветных (особенно сорные виды — бодяк полевой, чихотная трава, пижма), мареновых (виды подмаренников) и некоторым другим.

* * *

На основании фактического материала, сообщаемого в третьей главе, в четвертой главе делается ряд обобщений. Здесь затронуты три группы вопросов, касающихся важных сторон биологии луговых видов и ценозов, которые должны учитываться при решении практических задач луговодства.

1. Типы монокарпических побегов луговых травянистых многолетних (классификация побегов по особенностям прохождения жизненного цикла).

2. Цикл развития монокарпического побега, как структурно-биологического элемента многолетнего растения, от его заложения до зрелого состояния и отмирания.

3. Ритм сезонного развития растения в целом; выявление этого ритма в последовательности и ходе развития разнотипных побегов.

Типы побегов луговых растений. Как известно, монокарпические побеги по продолжительности жизни от разворачивания до отмирания делятся на моноциклические, живущие один вегетационный период; озимые, живущие два вегетационных периода, первый из которых неполный; дициклические, трициклические, полициклические, живущие соответственно два, три или несколько вегетационных периодов. Но, как выяснилось, побеги кроме того различаются и по продолжительности внутрипочечного периода развития (с момента заложения почки до ее разворачивания), который может продолжаться от нескольких месяцев до нескольких лет. В связи с этим варьирует и общая продолжительность жизни побега до перехода в генеративную фазу, включающая и внутрипочечный и внепочечный периоды развития. Знание соотношения этих двух периодов жизни побега, очевидно, имеет существенное значение для понимания процессов вегетативного возобновления и отрастания после срезания.

Учитывая продолжительность эмбрионального (внутрипочечного) периода развития побегов, каждую из вышеназванных групп побегов можно разделить на более мелкие категории. Тогда все разнообразие побегов изученных луговых растений может быть выражено в следующей таблице:

Тип побега	Продолжительность основных фаз развития						Примеры видов с побегами такого типа
	1-й год	2-й год	3-й год	4-й год	5-й год	6-й год и далее	
1. Монокарпический 2-го года зацветания	почка	цв. побег	—	—	—	—	Костер безостый, часть побегов; клевер горный, цветоносные побеги
2. Моноциклический 3-го года зацветания	почка	почка	цв. побег	—	—	—	Канареечник, дербенник
3. Моноциклический 4-го года зацветания	почка	почка	почка	цв. побег	—	—	Виды василистников
4. Озимый 2-го года зацветания	почка, розетка	цв. побег	—	—	—	—	Клевер луговой, цветоносные побеги
5. Озимый летний 3-го года зацветания	почка	летняя розетка	цв. побег	—	—	—	Пырей, костер, лисохвост, тимфеевка и др.
6. Озимый осенний 3-го года зацветания	почка	осенняя розетка	цв. побег	—	—	—	Те же злаки, чина луговая, подмаренник настоящий и др.
7. Дициклический 3-го года зацветания	почка	весенняя розетка	цв. побег	—	—	—	Манник большой, часть побегов
8. Дициклический 4-го года зацветания	почка	почка	весенняя розетка	цв. побег	—	—	Вейник наземный, овсяница луговая, ирис желтый
9. Трициклический 4-го года зацветания	почка	озимая розетка	розетка	цв. побег	—	—	Пусторебришник Фишера; трясунка средняя, часть побегов
10. Трициклический 5-го года зацветания	почка	почка	весенняя розетка	розетка	цв. побег	—	Ежа сборная, часть побегов
11. Полициклический	почка	почка или розетка	розетка	розетка	розетка или цв. побег	цв. побег	Щучка, мятлик луговой, овсяница красная и др.

Особо нужно выделить своеобразную группу побегов — спящие почки, которые не разворачиваются в течение многих лет, формируя в год по нескольку зачатков листьев, и являются резервом, за счет которого происходит возобновление в случае существенного повреждения растений.

Приведенная здесь таблица составлена для генеративных побегов, т. е. побегов с полным циклом развития, рано или поздно зацветающих и плодоносящих. Но кроме них существуют еще побеги с неполным циклом развития, никогда не доходящие до цветения и отмирающие в вегетативном состоянии.

Эти побеги тоже могут быть разбиты на вышеуказанные типы, с той лишь разницей, что последним этапом их жизни будет не генеративный, а вегетативный побег. Морфологически побеги с неполным циклом развития можно разделить на удлиненные и укороченные. Удлиненные вегетативные побеги образуются у громадного большинства луговых злаков (костер, пырей, тимфеевка, полевица, канареечник и др.) и отличаются длительной жизнедеятельностью точки роста, на которой в течение всей весны и лета последнего года жизни побега закладываются все новые зачатки листьев. Поэтому удлиненные вегетативные побеги всегда имеют в 3—4 раза больше листьев, чем генеративные побеги того же вида. Это важно в хозяйственном отношении, так как сено с большим количеством листьев более ценно. Наряду со специальными удлиненными вегетативными побегами формируются скрытогенеративные, по числу листьев не отличающиеся от генеративных и имеющие в точке роста недоразвившийся зачаток соцветия. Такие побеги часто встречаются у лисохвоста, полевицы белой, тимфеевки, душистого колоска. Укороченные побеги с неполным циклом развития характеризуются более или менее ранним прекращением деятельности конуса нарастания. Однолетние вегетативные розетки характерны для лисохвоста, овсяницы луговой, осоки бледноватой. Многолетние вегетативные розетки часто встречаются у полицикликов: щучки, мятлика лугового, вейника наземного и др. Причины образования побегов с неполным циклом развития еще недостаточно выяснены, в особенности для специальных вегетативных удлиненных побегов.

Характерной особенностью луговых растений является наличие (у подавляющего большинства видов) не одного типа побегов, а двух или более. Преобладает обычно какой-либо один тип, чаще с общей продолжительностью жизни в 3 года, но всегда в том или ином количестве образуются и побеги с более кратким или более длительным циклом, с иным соотношением эмбрионального и постэмбрионального периода. Например, у канареечника большинство побегов развивается как моноциклические 3-го года зацветания, но некоторые — разворачиваются осенью 2-го года жизни и становятся озимыми осенними 3-го года зацветания. У костра большинство побегов — озимые 3-го года зацветания, но часть их

развивается как моноциклические 2-го года. При этом у того и другого вида могут быть побеги с полным и неполным циклом развития.

Разнотипные побеги могут образовываться из почек, заложившихся одновременно или почти одновременно. Способность луговых трав к образованию разнотипных побегов является чрезвычайно полезным приспособлением растения к наиболее полному использованию вегетационного периода в разнообразных условиях существования и хозяйственного использования.

Однократное срезание стимулирует развитие разнотипности побегов у лугового многолетника. В ряде случаев за счет побегов с укороченным циклом развития образуется второй укос (лисохвост, ежа, костер, клевер гибридный и др.). При втором срезании у одноукосных, при третьем у двуукосных видов часто вызывает преждевременное развитие почек следующего поколения, т. е. собственно почек возобновления, так как резерв почек, способных дать дополнительные побеги с ускоренным циклом, уже исчерпан. Результаты этого сказываются неблагоприятно на урожае последующих лет; растение может и совсем выпасть из травостоя (пример с трехкратным срезанием канареечника, приводимый Любской и Мельниковым). Таким образом, режим использования оказывается одним из важнейших факторов возникновения разнотипных побегов. Использование лугов должно строиться с учетом биологии побегообразования, состава почек и побегов возобновления, а следовательно — способности к возобновлению у основных видов данного травостоя.

Онтогенез монокарпического побега. В развитии монокарпического побега любого типа можно различать строго определенные этапы заложения органов побега на конусе нарастания и соответствующие этапы роста и развертывания этих органов. Этапы заложения органов побега, применительно к луговым многолетникам, таковы: 1) заложение почечных чешуй на конусе нарастания, 2) заложение зеленых ассимилирующих листьев, розеточных и стеблевых, 3) заложение соцветий у генеративных побегов, 4) заложение боковых почек в пазухах листовых зачатков. Этапы роста и развертывания следующие: 1) рост плагиотропной части побега, сопровождающийся развертыванием и раздвиганием низовых листьев, 2) развертывание розеточных листьев, 3) стеблевание, заканчивающееся цветением и плодоношением у генеративных побегов, 4) ветвление обогащения.

Обычно процессы заложения органов и процессы роста и развертывания протекают параллельно. Во времени рост плагиотропной части побега совпадает с заложением листьев на конусе нарастания, но делается обычно более интенсивным лишь когда заканчивается заложение почечных чешуй и начинается заложение ассимилирующих листьев. Развертывание розеток может идти параллельно с заложением новых листьев на конусе нарастания. Начало ветвления обогащения может совпадать с развертыванием

кроющих листьев но иногда при развертывании кроющего листа боковая почка лишь закладывается, а развертывается значительно позднее.

Отмеченные этапы в процессах заложения и роста органов побега связаны с прохождением стадий развития точкой роста побега. Заложение соцветий и стеблевание могут наступать лишь на базе уже пройденных стадий яровизации и световой (Т. Д. Лысенко, 1935, 1949).

Изучение онтогенеза побегов показало, что:

I. Заложение низовых листьев (почечных чешуй) может заканчиваться у одних видов растений и типов побегов в первый же год жизни почки, у других — на второй год ее существования.

II. Ассимилирующие листья закладываются в почках строго периодически. Можно различать три периода заложения листьев: весенний (апрель—май), летний (июль) и осенний (сентябрь—октябрь). У разных видов эти периоды комбинируются по-разному: или хорошо выражены все три периода, или какие-либо два, реже имеется только один период заложения листьев (летний).

III. Листья, заложившиеся весной, развертываются в течение того же вегетационного периода. Листья, заложившиеся в почке после июля, развертываются только на следующий год (за очень редкими исключениями, представляющими отклонения от нормы). Зимующие листья у луговых трав развертываются всегда только осенью.

IV. Продолжительность жизни листьев у побегов как правило невелика. Листья, развернувшиеся весной, отмирают к осени, прожив 3—4 месяца; листья, развернувшиеся в середине лета, погибают под зиму; листья осеннего развертывания переживают зиму и отмирают в течение 1—2 весенних месяцев, т. е. активная их деятельность тоже продолжается не более 3—4 месяцев.

V. По времени заложения соцветия в почке можно разделить все луговые растения на три больших группы (по Серебрякову, 1947):

1) весь генеративный побег, включая соцветие, закладывается летом или осенью года, предшествующего цветению;

2) вся вегетативная часть побега сформирована к осени, а соцветие закладывается весной в год цветения;

3) не вся вегетативная часть побега сформирована к осени; весной в год цветения закладываются остальные вегетативные листья, а затем уже соцветие.

Среди луговых растений, согласно нашим наблюдениям, нужно еще выделить две подгруппы:

1а) соцветие формируется поздно осенью и не во всех почках; в некоторых оно закладывается только весной;

2а) весной закладывается не только собственно соцветие с верхними листьями, но вся «генеративная часть» побега, т. е. ниже соцветия — несколько ассимилирующих листьев с пазушными цветonoсными ветвями.

Из числа растений, изученных в данной работе, относятся:
к 1 группе — калужница, осоки, ирисы, герань луговая, клевер торный и др.;

к 1а группе — лисохвост луговой, душистый колосок, щучка, тмин, лютики (едкий и многоцветковый), смолевка широколистная и др.;

к 2 группе — почти все главнейшие злаки (костер, пырей, овсяница луговая, тимopheевка, канареечник и др.), многие бобовые (клевер луговой, шведский, средний);

к 2а группе — значительная часть разнотравья и некоторые бобовые: колокольчики, щавели, подмаренники, гвездик, люцерны, чина, мышиный горошек и др.;

к 3 группе — преимущественно представители грубого сорного крупнотравья: чихотная трава, бодяк полевой, пижма, дербенник и др.

Все этапы онтогенеза побега тесно связаны между собой. Также тесно связаны в своем развитии и побеги смежных поколений. При стеблевании старшего поколения побегов процессы новообразования побегов приостанавливаются или сильно замедляются (Смелов, 1947). После зацветания старшего поколения побегов начинается разворачивание листьев у дочерних побегов, заложение в их почках зачатков листьев будущего года, заложение внучатных почек в пазухах листьев дочерних побегов. Отчуждение побегов старшего поколения ускоряет ход онтогенеза побегов следующих поколений. Изменяя сроки срезания, можно регулировать ход заложения новых побегов и их разворачивание.

Ритмика побегообразования и развития побегов. Давно отмечено (Вильямс, Смелов и др.) наличие у луговых растений, в частности у злаков, двух периодов кущения: весеннего и летне-осеннего, разделенных летней паузой. Разворачивание новых побегов особенно интенсивно идет в летне-осенний период: большинство растений имеет озимые побеги возобновления. Весеннее кущение выражено лишь у тех видов, которые имеют моно- и дициклические побеги, разворачивающиеся из почек весной (канареечник, овсяница луговая, костер, мышиный горошек, виды подмаренников, многие виды грубого крупнотравья — бодяк, конский щавель).

Летне-осеннее побегообразование у злаков обычно очень сильно растянуто — на всю вторую половину лета. Наоборот, у многих сорных и балластных видов, размножающихся семенами, растянут период весенне-летнего побегообразования (виды лютиков, окопник, герань луговая, крестовник-желтуха, жеруха сомнительная и др.). У них генеративные побеги появляются поочередно. Ритмика зацветания связана с временем заложения соцветий: у видов с заранее заложёнными соцветиями, как правило, цветение наступает раньше. В общем зацветание растений в пойме растянуто почти на весь вегетационный период: с апреля (кустарники в сухом притеррасье, калужница в сыром притеррасье, чистяк в центральной пойме, фи-

алка песчаная в прирусье) до сентября (зубчатка поздняя, жгун-корень). Но основная масса видов кормовых трав (злаки, бобовые, балластное разнотравье), закладывающих соцветия рано весной, зацветает дружно и быстро в конце июня. Несколько отстают сорные крупнотравные виды, закладывающие соцветия немного позднее.

* * *

В пятой главе сравниваются по исследованным чертам биологии растения разных частей поймы. Статистический анализ этих черт проведен на основании материала сводных графиков сезонного развития растений каждой части поймы: прирусьевой, центральной, сырого притеррасья, сухого притеррасья.

Анализ способов побегообразования и наличия разных типов побегов в разных частях поймы показал, что среди поликарпических луговых растений во всей пойме резко преобладают виды с двумя и более типами побегов (70—75%). Сравнение с ценозами липового и елового леса Подмоскovie выявило, что в лесах, наоборот, 60—70% видов имеют побеги однотипные.

Группа растений с двумя и более типами побегов преобладает на лугах всех типов не только по количеству видов, но и по обилию и хозяйственной значимости. К этой группе принадлежат важнейшие кормовые злаки (тимopheевка, костер лисохвост, полевица, пырей и мн. др.) и бобовые (виды клеверов, люцерны, горошки, чина), а также часть массовых сорняков (бодяк, борщевик, тысячелистник, герань и др.). Однотипные побеги преобладают у балластного разнотравья, не играющего в травостое существенной роли (вероника длиннолистная, подмаренники, василистники и др.).

Если основная масса растений лугового травостоя характеризуется разнотипностью побегов, то при использовании и мелиорации луговых сообществ к ним можно подходить как к комплексу биологически сходных растений.

У растений всех частей поймы, как показало сравнение, количественно преобладают побеги озимые 3-го года зацветания (у 40—50% всех видов). Моноциклические побеги преобладают примерно у 30% видов, остальные 20—30% видов имеют преобладающий тип побегов ди-, три- и полициклических.

Озимые побеги, образующие осеннюю отаву, преобладают у большинства кормовых злаков. Злостные сорняки луга часто также имеют озимые побеги (зонтичные, бодяк, пижма). Моноциклические побеги чаще преобладают у балластного разнотравья, которое не дает осенней отавы (вероника, дербенник, подмаренники).

Более чем у 70% видов основных луговых ценозов в течение вегетационного периода образуется две и более генерации побегов. Эта закономерность связана с разнотипностью побегов и преобладанием озимого типа побегов. В подмосковных лесах отношения обратные: 70—80% видов имеют только одну генерацию побегов.

Более 70% видов луговых трав во всей пойме являются геми-

криптофитами (по Раункиеру); значительная часть их (50—60% видов) зимует с небольшим количеством зеленых листьев специальной осенней генерации. Весной эти листья живут и ассимилируют только до полного развертывания новых листьев. Биологическое их значение состоит в удлинении периода ассимиляции. Сравнение с лесными ценозами показывает, что в хвойных лесах также многие виды (50—60%) зимуют с зелеными листьями, но эти виды имеют только одну генерацию побегов с большей продолжительностью жизни листьев. Таким образом, у лесных трав период ассимиляции удлинится благодаря иному пути приспособления, чем у луговых. Это различие объясняется различиями в условиях обитания и, вероятно, историческими причинами.

По времени заложения соцветий в почках на лугах в целом преобладает группа растений, закладывающих с осени всю вегетативную часть побега, а рано весной образующая сразу соцветие или генеративную часть побега (50—60% видов). Видов с заранее заложёнными соцветиями в центральной и прирусловой пойме около 25%; повышение этого процента до 35—36 в сыром притеррасье объясняется примесью болотных видов, в сухом притеррасье — наличием древесных пород. Среди типично луговых видов выделяется небольшая (9—10%) переходная группа растений с неустойчивой осенней закладкой соцветий, упоминавшаяся выше.

Так как основная масса полезных кормовых видов формирует соцветие рано весной, то значит именно от весенних условий зависит соотношение в травостое генеративных и вегетативных побегов, а следовательно, качество сена и урожай семян.

Ценозы разных частей поймы различаются по ходу зацветания. Если в центральной и прирусловой пойме кривая зацветания одновершинна и максимум ее приходится на конец июня, то в притеррасье первый максимум (в конце мая) дают болотные виды, в том числе фоновые — осока дернистая и калужница; второй максимум, наступающий в конце июня, получается за счет злаков и сорного крупнотравья. В сухом притеррасье ранневесенний максимум дают древесные породы и лесные травы, второй максимум — в середине июня — луговые виды. Сенокос должен быть приурочен во всех случаях к периоду максимума зацветания; опоздание ведет к ухудшению качества сена.

Общая длительность цветения разных видов велика, около половины всех видов цветут $1\frac{1}{2}$ —2 месяца и более. Только злаки представляют резкое исключение и цветут всего несколько дней. Длительность периода цветения обеспечивается рядом специальных приспособлений: многократным ветвлением, большим количеством цветков в соцветии, очередностью появления генеративных побегов. Последнее чаще встречается у сорняков, размножающихся семенами: лютиков, окопника, тысячелистника и др.

Все изложенное выше позволяет заключить, что своеобразная биологическая группа растений — луговых травянистых много-

летников — сложилась на поемных лугах под влиянием своеобразного экологического режима (ежегодное заливание полыми водами, омоложение почвы, интенсивное солнечное освещение благодаря отсутствию древесной растительности), естественного выпаса, а также режима хозяйственного использования (ежегодное скашивание, однократное или двукратное, осенний и весенний выпас). Наиболее типичное выражение биологические свойства этой группы получили у луговых злаков.

Характерными чертами луговых многолетников являются:

1) Способность к весьма длительному вегетативному возобновлению и размножению (посредством так называемого кушения).

2) Способность к образованию разнотипных побегов, различающихся по жизненному циклу, в пределах одного растения.

3) Озимость большинства побегов у основных видов луговых многолетников; образование летних и осенних розеток.

4) Образование у многих видов побегов с неполным циклом развития, и в частности — специализированных удлинённых вегетативных побегов, с большим количеством листьев, играющих существенную роль в ассимиляции.

5) Образование значительного количества почек возобновления с разной длительностью жизни, способных развертываться по мере удаления надземных побегов.

6) Зимнезеленость у подавляющего большинства луговых многолетников.

7) Относительная непродолжительность активной жизни каждой генерации листьев (3—4 месяца).

8) Заложение соцветий у большинства видов непосредственно после перезимовки побегов возобновления.

9) Длительность цветения многих видов (кроме злаков) — от 1 до 2 месяцев и более.

Указанные биологические особенности луговых многолетников обеспечивают способность их формировать (как норму) две генерации побегов в течение вегетационного периода, а в некоторых случаях (при повторном скашивании, стравливании) — и больше.

Однократное скашивание надземных побегов луговых растений в начале цветения с последующим использованием отавы под умеренный выпас осенью не только не ослабляет побегообразование, но даже усиливает его. Способность к разновременному образованию разнотипных побегов, наличие большого количества почек возобновления разных возрастов, с разной степенью сформированности побега, обеспечивает вегетативное возобновление и при более интенсивном использовании луговых растений. Но сенокосный и пастбищный режим должен быть организован с учетом перспектив использования данного лугового угодья, так как непрерывное двух-трехукосное использование должно повести к выпадению из травостоя ценных луговых трав, особенно рыхлокустовых.

Способность к обильному побегообразованию, как главное биологическое свойство луговых растений, развилась в значительной степени под влиянием хозяйственного использования лугов. Она может быть усилена рациональным режимом использования, введением сенокосооборотов и пастбищеоборотов и поверхностным улучшением лугов.

Л-77591. Сдано в наб. 4/III—53 г. Под. к печ. 17/III—53 г.
Объем 1 п. л. Тираж 140. Бесплатно. МГПИ-27-53. Заказ 661.

Типография ЦО МО СССР «Красная звезда», ул. Чехова, 16.