

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПЕДАГОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

имени В. И. ЛЕНИНА

ТОМ XXX

КАФЕДРА БОТАНИКИ

ВЫПУСК I

ПОД РЕДАКЦИЕЙ ПРОФ. Т. А. КРАСНОСЕЛЬСКОЙ

ИЗДАНИЕ МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПЕДАГОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА имени В. И. ЛЕНИНА

МОСКВА

1941

А. П. Пошкурлат

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ДЕРНОВИНЫ ЧИЯ

I. Введение

Развитие социалистической промышленности приводит к необходимости использования новых видов растительного сырья. Среди многочисленных видов дикорастущих растений, еще не освоенных промышленностью, заслуживает серьезного внимания злак чий (*Lastagrostis splendens* Kunth).

За последние годы появился ряд работ, посвященных промышленному и хозяйственному использованию чия. На возможность применения чия для производства бумаги одним из первых указал известный исследователь пустынь и их растительности В. А. Дубянский (22), исходя из близкого родства чия с альфой (*Stipa tenacissima* L.), растущей в Северной Африке и давно используемой для производства одного из лучших в мире сортов бумаги (эспарто). Лабораторные опыты получения целлюлозы и бумаги, проведенные Институтом древесины, подтвердили правильность предположения В. А. Дубянского. Позднее этим же автором была выдвинута новая проблема использования чия как сырья для мебельной промышленности в качестве заменителя импортной морской травы, а также для выделки толстых веревок и грубых тканей, которые могут быть применены в сельском хозяйстве, рыболовстве и судоходстве (Моршак, 52). Отделом сырья Ботанического института Академии наук СССР (18) разрабатывался вопрос использования корней чия для изготовления щеток, могущих заменить импортное сырье.

Кроме промышленного использования, чий с давних времен употребляется в домашнем обиходе (Н. И. Потанин, 67; И. М. Пржевальский, 70), а также как кормовое растение в осенне-зимний период (И. В. Выходцев, 16).

Неоднократные экспедиции по учету площадей, занятых чиевыми зарослями, показали, что запасы чиевого сырья достаточны для их промышленного использования. В связи с перспективами эксплуатации зарослей чия, естественно, возникает много вопросов, связанных с биологией и развитием этого растения. Одним из основных, практически важных вопросов биологии чия является выяснение процесса развития его дерновины, так как последним в значительной мере определяется возможность возобновления зарослей чия, а также устойчивость и продолжительность их существования.

Изучение процесса развития не только дерновинных, но и других многолетних злаков может иметь более широкое значение в связи

с разработкой новейших достижений советской передовой науки, в частности в связи с проблемой пырейно-пшеничных гибридов. По мнению Н. В. Ципина (99), работающего над данной проблемой, для выяснения однолетних и многолетних злаков совершенно необходимо изучение их подземных органов.

Кроме вопросов, связанных с практикой, изучение процесса развития многолетних злаков вообще имеет немаловажное значение в связи, например, с проблемой изучения растительного ценоза. На это указывал в свое время И. К. Пачоский (59, стр. 4). „Вообще понятие растительное сообщество в его целом, — писал он, — не имея ни малейшего представления о биологии входящих в его состав элементов, решительно невозможно. Между тем, спрашивается, много ли мы знаем, например, о том, как развиваются из семян ковыль тырса и другие степные злаки?“

„Внутренняя жизнь сообщества без этого для нас всегда останется нераскрытой, т. е. мы не сможем себе даже уяснить основных принципов структуры сообщества, не говоря уже о принципах его динамики“.

То, что говорит Пачоский о ковыле и других злаках, не в меньшей степени относится и к чию.

Процесс развития дерновины злаков недостаточно исследован. В литературе имеются общие и неполные данные по отдельным злакам. Несколько более полное описание находим у Таккеля (105) в монографии рода *Festuca* и в работе Трабю (111), касающейся *Stipa tenacissima* L. Но этими авторами описывается лишь морфология дерновины, и только Трабю немного останавливается на ее развитии.

Что же касается чия, то здесь нет не только исследования развития дерновины, но отсутствуют даже сведения о ее строении.

Мною сделаны три поездки в Казахстан в течение 1936, 1937 и 1938 гг., во время которых я имела возможность изучать чий в долине рек Или, Каратал и на шлейфовых террасах Джунгарского Ала-тау в Алмаатинской области.

В связи с перечисленными вопросами прикладного и теоретического характера я ставила своей задачей детальное изучение морфологии дерновины чия в связи с ее развитием. Для выяснения процесса развития дерновины мною были исследованы: во-первых, развитие отдельного побега, во-вторых, процесс ветвления и нарастания корневой системы, в-третьих, последовательность морфологических изменений дерновины в целом.

Обработка материала и оформление работы проведены в лаборатории морфологии растений Кафедры ботаники МГПИ под руководством А. А. Уранова, всегда с неизменным интересом и вниманием относившегося к моей работе. Кроме того, я много пользовалась консультациями единственного специалиста по чию — доктора биологических наук В. А. Дубянского, ценные советы которого мне очень помогли. При выполнении анатомической части работы я пользовалась руководством доц. М. Н. Прозинской. Морфологические рисунки исполнены Н. В. Самсель. Всем названным лицам выражаю мою искреннюю благодарность за оказанную мне помощь в работе.

Чий (казахское название) или дэресу (монгольское название) — многолетний злак, образующий крупные дерновины — от 1,5 до 3 м высотой и 60—80 см в диаметре.

Чий (*Lasiagrostis splendens* (Trin) Kunth) имеет две хорошо различимые разновидности. Уже в 1930 г. В. А. Дубянским (22, стр. 103) было указано, что в Семиречье, по его наблюдениям, чий имеет метелки двух цветов — светложелтого и светлофиолетового; последняя окрас-

ка преобладает. Р. Ю. Рожевиц (93, стр. 71) также выделяет форму с беловатыми колосками, под названием *f. pallescens* Roshev.

На эти две разновидности чия мне указал В. А. Дубянский во время экспедиции 1936 г. Пользуясь его указаниями, я проследила за появлением и исчезновением пигментации у фиолетовой разновидности.

В молодых зеленых (нижних) частях метелки, еще не вышедших из влагалища, совсем не наблюдается фиолетового пигмента. По мере выбрасывания метелки из влагалища пигментация появляется в местах ветвления и в местах прикрепления колоска, откуда распространяется по колосковым чешуям снизу вверх до середины чешуи. Верхняя безостая цветковая чешуя во время цветения окрашивается по киллям, т. е. в части, не покрытой нижней цветковой чешуей. Ость пигментируется с наружной стороны. Нижняя остистая цветковая чешуя в это время остается совершенно зеленой. Несозревшие пыльники, еще не вышедшие из колоска, окрашены с наружной стороны в фиолетовый цвет на три четверти их длины. Пигментация нижней цветковой чешуи появляется в ее верхней части к моменту выбрасывания пыльников. Наиболее интенсивная пигментация наблюдается в период созревания (пожелтения) пыльников. В это время ость густо пигментирована, нижняя цветковая чешуя окрашена по киллю вверх и немного у основания (в месте прикрепления колоска). Иногда, довольно редко, пигментация сверху распространяется на середину чешуи по жилкам и, реже, между ними, где она, впрочем, гораздо слабее. Также пигментированы ветви метелки второго порядка и колосковые стерженьки (ветви третьего порядка, очень короткие). После цветения колосковые чешуи теряют зеленую окраску и становятся пленчатыми. По мере созревания семян и пожелтения верхнего междоузлия стебля метелка постепенно теряет свою пигментацию, остатки ее сохраняются лишь на ветвях метелки первого и второго порядка, особенно в их узлах. К этому времени яркофиолетовый цвет сменяется более тусклым. В старых осыпавшихся метелках, в оставшихся колосковых чешуях и ветвях, пигментация почти совсем утрачивается. Таким образом, фиолетовая разновидность чия легко отличима по своему цвету лишь до созревания семян, а дальше цветковые различия стусшеваются.

Кроме различий в окраске метелки, в природе можно наблюдать и другие признаки, отличающие обе разновидности.

Зерновка у фиолетовой разновидности чия более крупная и имеет длину в 3,5 мм и толщину в 0,9 мм (среднее из 10 измерений). Цвет золотисто-коричневый. У основания и на верхушке ее видна фиолетовая пигментация.

Зерновка светложелтой разновидности чия отличается светлозолотистым цветом и меньшим размером зерна ($2,5 \times 0,7$ мм), т. е. она более короткая и узкая, и не имеет совсем фиолетовой пигментации.

Дерновины фиолетовой разновидности обыкновенно более крупны, а стебли более грубы. Пластинки листьев отличаются большей шириной, их цвет густозеленый. Такая дерновина имеет веерообразный вид: стебли, плотно собранные у основания, веерообразно раскинуты наверху. Длинные листья вегетативных побегов склонены к земле (рис. 1).

Дерновины светложелтой разновидности по своему габитусу прекрасно отличаются от предыдущей: стебли прямые, щеткообразно торчащие вверх, более тонкие, мягкие и светлые. Листья стеблевых и вегетативных побегов значительно короче, так же как и стебли мало наклоненные, и торчат вверх (рис. 2). Пластинки листьев более узкие и имеют зеленовато-желтый оттенок.

В окрестностях пос. Абакумовского обе эти разновидности встречаются вместе. На правом берегу р. Каратал встретились целая заросль, состоящая исключительно из дерновин светложелтой разновидности. Вся заросль выделялась своим желтоватым оттенком.

Вероятно, эти разновидности являются различными расами, но для окончательного установления этого необходимы дополнительные наблюдения, а также данные об их географическом распространении, которыми я не располагаю.

Ввиду того, что в районах моей работы фиолетовая разновидность чий явно преобладала, мои исследования, изложенные ниже, проведены в основном над нею.

Своим распространением чий захватывает центральную часть Азиатского материка, тяготея к южной его части. По имеющимся литературным данным, наиболее северной точкой его распространения является с. Анцырское Енисейской губ. Канского у. ($56^{\circ},5'$ с. ш.). Судя по замечаниям И. Б. Кузнецова (44, стр. 80), в указанном месте

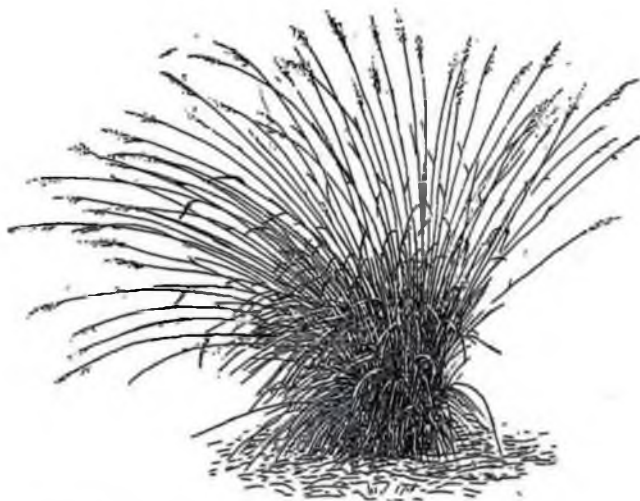


Рис. 1. Плотная дерновина фиолетовой разновидности чий.
Правый берег р. Каратал, ур. Саракамыш, май 1938 г.

чий прекрасно себя чувствует, так что не исключена возможность захождения его и северней. Что же касается западной границы, то, по данным П. А. Смирнова (88), чий найден на Волге у г. Ленинска. Е. П. Коровин (38, стр. 356) считает, что ареал чий „...изумительно точно совпадает с климатическими границами полупустыни и с распространением ряда характерных полупустынных злаков“.

В местах своего распространения чий является типичным ландшафтным растением (Б. А. Келлер, 30). На территории своего распространения он встречается неравномерно: в одних местах образует сплошные заросли, достигающие иногда огромных массивов, в других встречается в виде отдельных дерновин среди другой растительности. Типичным местом нахождения чиевых зарослей являются сухие террасы (вторые и третьи) рек, горные шлейфы, берега озер, днища увлажняемых впадин и мало заметных депрессий (Коровин). Чий заходит довольно высоко в предгорья и горы, переходя верхнюю границу земледелия, приурочиваясь к темноцветным почвам горных ложбин.

По указаниям В. А. Федченко (90), на Памире чий подымается до 3600 м над уровнем моря.

Необходимым условием существования чия является близость грунтовых вод, в пределах от полутора до четырех метров. Но уровень грунтовых вод не должен превышать определенного предела, в противном случае чий начинает сменяться чиево-тростниковыми и чисто тростниковыми зарослями.

Некоторые авторы (Р. И. Аболин для Талассо-Сарынского района, А. Н. Краснов для долины р. Или и В. В. Сапожников для Зайсанского района) характеризуют чий как растение переходной полосы между лугом и степью. Будучи таким требовательным к определенным условиям влажности, чий не придерживается определенных почв. Растет он на почвах, самых разнообразных по механическому составу и засолению — от пухлых солончаков и засоленных глинистых почв до незасоленных рыхлых песков. Имея столь широкую экологическую амплитуду, чий, однако, неодинаково ведет себя на различных почвах.



Рис. 2. Дерновина светложелтой разновидности чия. Аксуйский район, в окрестностях пос. Абакумовского. Сентябрь 1936 г., по фото В. А. Дубянского.

Наиболее благоприятными для него являются незасоленные или слабосолончатые почвы, на которых, по наблюдениям Б. А. Келлера для Зайсана (31) и В. Бушинского для Семипалатинской области (9), чий образует сплошные заросли; на солонцах, по тем же авторам, чий представлен лишь отдельными дерновинами.

Заросли чия в долинах Каратала и Или образуют огромные, по несколько километров, массивы, тянущиеся главным образом по вторым террасам рек. Ширина чиевых полос не постоянна: они то расширяются до нескольких километров, то суживаются до полосы в несколько метров. По Дубянскому, наибольший массив чия находится на левом берегу р. Или, между поселками Дубун и Чунджа, где он занимает прерывистую полосу с общим протяжением около 40 км, при ширине от 3 до 8 км. Чиевые массивы в долине р. Или располагаются на значительном расстоянии от русла реки (30—50 км, Бекряшева), т. е. приурочены к месту перехода шлейфовых террас гор в верхнюю террасу реки. Лишь изредка они подходят ближе к реке, на расстояние 10—15 км.

Как бы заросль ни была густа, между дерновинами чия остаются промежутки, занятые другой растительностью, причем чий всегда образует первый ярус, над которым возвышаются только отдельные кусты чингиля (*Halimodendron*) или гребенчика (*Tamarix*).

Почти все авторы, наблюдавшие чий в природе, указывают, что он образует плотные дерновины. Но, по моим наблюдениям, таковы только сравнительно молодые дерновины, небольшого размера, от 15 до 30 см в диаметре. Они имеют слегка вытянутые эллиптические очертания оснований. Более крупные дерновины, давно не попадавшие под выжигание и достигшие 40—50 см в диаметре, имеют почти округлое основание. Крупная дерновина действительно кажется плотной, но стоит раздвинуть стебли, как в центре можно увидеть плешину, занятую остатками мертвых побегов. Если же нет плешины, то ясно видно, что в центре сосредоточено большое количество мертвых, уже изломанных, стеблей серого цвета, в то время как на периферии находятся зеленые листья и зеленые или отмирающие (к осени) стебли. Кроме того, уже при поверхностном осмотре видно, что дерновина состоит из отдельных, достаточно обособленных пучков надземных побегов. Пучковое строение старых дерновин особенно резко выступает при срезании надземных побегов. При этом видно, что пучки, то широкие, то более узкие, имеют более или менее вытянутую форму. Размеры их (у поверхности почвы) колеблются в пределах от 2×5 до 8×15 см.

Еще более мощные дерновины, достигающие у основания до 180—200 см, настолько изрежены, что это уже заметно издали. В этом случае расстояние между пучками достигает 30 см. Обособленность пучков очень хорошо заметна у дерновин, систематически подвергающихся выжиганию. Образование колец, как и рыхлость дерновины, связано с разрастанием корневища от центра к периферии и с отмиранием более старых центральных частей.

Наконец, в долине р. Или (в окрестностях пос. Чунджа и Кос-Агач), а также по берегам р. Каратал встречались заросли, занимающие площадь в несколько сот гектаров, где границы дерновин совершенно не заметны: вся заросль состояла из отдельных пучков и напоминала своим обликом посевы злаков; компактные дерновины встречались лишь в стороне от заросли.

Заросли чия, где в качестве структурной единицы выступает уже не дерновина, а обособившаяся ее часть—пучок, отмечены еще А. Н. Красновым в долине р. Или (40, стр. 209). Таким образом, можно различать два типа зарослей чия: дерновинный и сплошной; в последнем случае структурной единицей является не дерновина, а пучок. Между этими крайними формами наблюдается ряд постепенных переходов.

II. Морфология и развитие побегов чия

Строение побега

Надземные побеги чия возникают ежегодно из корневища, расположенного на глубине 5—10 см. Корневище построено симподиально и состоит из очень коротких междоузлий. Оно имеет темнокоричневый цвет, округлую или овальную форму в разрезе, на верхней стороне густо усажено побегами, а на нижней—корнями (рис. 3).

Корневище окружено хорошо развитой первичной корой (рис. 4), наружная часть которой состоит из бурых довольно толстых мертвых клеток; за ними внутри располагаются в несколько рядов клетки с

сильно утолщенными стенками, пронизанные многочисленными разветвленными поровыми каналами, как у каменных клеток. Внутренняя часть первичной коры состоит из тонкостенных паренхиматических клеток.

Покровную ткань на корневище обнаружить не удалось; повидному, она очень рано отмирает и совершенно спадает.

Широкое склеренхиматическое кольцо перидермы охватывает внутреннюю осевую часть корневища, в которой находятся разбросанные в основной паренхиме многочисленные и близко расположенные друг к другу концентрические сосудистые пучки. Каждый пучок в отдельности окружен собственным механическим влагалищем.

Большое количество склеренхимных элементов придает корневищу особую крепость и устойчивость против разрушения. Корневище заканчивается апогейотропичной интравагинальной почкой (рис. 5).

Почка, дающая начало побегу, скрыта в двукилеватом предлисте (*Vorblatt* — Hackel, Goebel, Pax, П. А. Смирнов; *Prophyllum* — Arber; влагалищный лист — Р. Ю. Рожевиц). Проведенные мною измерения предлиста обнаружили значительные колебания его длины. Она колеблется от 1 до 10 см. По моим наблюдениям, почки закладываются в разное время, чем, быть может, и объясняется разная величина предлиста: предлистья летних почек успевают развиться больше, чем позднеосенних.

Форма покоящейся почки всецело определяется строением предлиста. Последний на дорзальной стороне имеет два ясно выраженных киля, отделенные друг от друга неглубоким желобком, в котором помещается материнский побег. Двукилеватость предлиста объясняют тем, что он тесно прижат к материнскому побегу (Kirchner, Loew u. Schrötter, 106). У молодой почки предлист имеет белый цвет и сочную консистенцию. Позднее он принимает желтовато-коричневый оттенок. Верхушка предлиста в закрытой почке образует колпачок, в который входят тяжи механической ткани, слегка выступающие также и на поверхности предлиста. Наличие этих тяжей в верхушке предлиста обуславливает ее твердость. На наружной поверхности листа, как по киям, так и между ними, при рассмотрении в бинокляр или микроскоп заметны короткие волоски. Края предлиста — тонкие пленчатые, заходящие один на другой, плотно прижаты друг к другу, что создает впечатление, точно почка прикрыта сплошным колпачком, и только на поперечных срезах удается обнаружить, что предлист представляет собой пластинку с плотно заходящими друг на друга краями.

Предлистям приписывают защитную роль, указывая, что этому соответствует и их строение (Pax, 109, стр. 33).

У нашего растения мною было обнаружено следующее строение предлиста. На поперечном разрезе средней части предлиста змней почки видно, что большая часть его образована сильно развитыми участками механической ткани. Ясно выраженные сосудистые пучки имеются только в киях, по одному в каждом. Возле других участков механической ткани находятся только небольшие пучки флоэмы. В основной паренхиме имеются прорывы — воздухоносные полости,

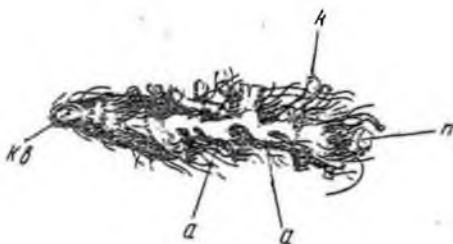


Рис. 3. Вид корневища сверху: *ke* — поперечный разрез корневища, *n* — поперечный разрез почки, *a* — разветвление корневища, *к* — корни.

которые расположены между тяжами, образованными механическими тканями, вдоль внутренней стороны предлиста. Судя по анатомической структуре предлиста, он представляет образование, защищающее точку роста молодого побега от температурных влияний. Вторая же, более явно выступающая функция — защита от механических повреждений. Как уже было указано выше, предлист в покоящейся почке туго завернут, при прорастании же края предлиста раздвигаются. По мере формирования побега, под его давлением, ткань предлиста разрывается у основания, со стороны, обращенной к материнскому побегу.

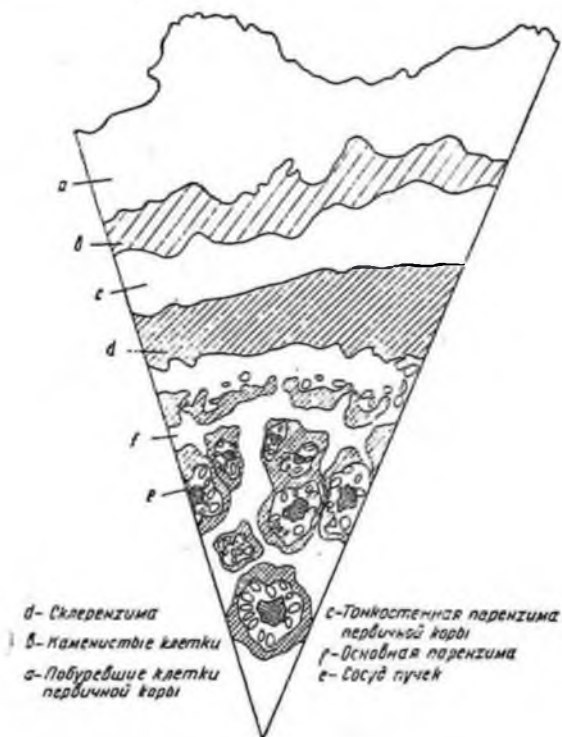


Рис. 4. Поперечный разрез корневища.

Строение почек изучалось мною в природе, путем сравнения их на разных стадиях прорастания. За предлистом внутрь идет первая почечная чешуя; большая часть ее образована влагалищем, на верху которого находится короткая шиловидная, килеватая листовая пластинка длиной от 2 до 4 мм. Эта чешуя расположена по отношению к предлисту в общем медианно. При развитии побега она растет недолго и сохраняется у основания побега в мертвом состоянии. У основания вполне сформировавшихся побегов встречаются описываемые чешуи различной длины — от 4 до 11 см. Крупные чешуи обыкновенно встречаются у почек с более длинным предлистом, но иногда и при небольшом предлисте можно найти довольно длинные почечные чешуи.

За первой почечной чешуей, на противоположной ей стороне, располагается вторая почечная чешуя, которая у развитых побегов на 1—5 см длиннее первой. Эта чешуя в большей своей

части, как и предыдущая, образована влагалищем. Листовая пластинка развита здесь, однако, несколько сильнее: она имеет длину 3—5 мм, постепенно суживаясь к остроконечной верхушке. Как у первой, так и у второй почечной чешуи на нижней стороне шиловидной пластинки расположены острые бугорки. Описанные чешуи — более тонкие и мягкие по сравнению с предлистом, что особенно ярко выражено на ранних стадиях формирования побега.

За сравнительно короткими почечными чешуями идут чешуи более длинные. В отличие от почечных чешуй назовем их **влагалищными листьями**.

Длина первого влагалищного листа колеблется от 12 до 19 см; влагалище заканчивается здесь шиловидной пластинкой от 1 до 2 см длиной (рис. 6). Второй влагалищный лист на несколько сантиметров выходит из влагалища первого и заканчивается более длинной, до 4 см, шиловидной пластинкой такой же формы, как и у первого листа.

Таким образом, при прорастании почки можно наблюдать следующую последовательность листовых образований: предлист, две почечные сравнительно короткие этиолированные чешуи и два более длинных зеленых влагалищных листа.

За влагалищными листьями появляются листья с хорошо выраженной пластинкой, т. е. ассимиляционные листья.

Для злаков известны два способа развития побегов: интравагинальное и экстравагинальное.

Растения с интравагинальными побегами характеризуются длинным предлистом, за которым сейчас же идет нормально развитый пластинчатый лист. При экстравагинальном способе роста предлист короток, и за ним следует целый ряд влагалищных листьев, лишенных пластинок. Верхушка почки чия, по моим наблюдениям, никогда не пробивает влагалище кроющего листа, она только разрывает нижнюю часть его своим основанием благодаря росту в толщину. Верхняя же половина почки продолжает оставаться внутри неразорванной части влагалища кроющего листа, и молодой побег выходит наружу между кроющим листом и осью предыдущего порядка. Следовательно, новый побег развивается интравагинально. Однако, несмотря на это, у чия от предлиста до нормально развитого листа имеется целый ряд переходных образований: две почечные чешуи и два более длинных влагалищных листа. Таким образом, развитие интравагинального побега у чия идет по типу, характерному для экстравагинальных злаков.

В деталях строение почек может варьировать. Привожу несколько примеров строения почек, взятых на одной и той же дерновине чия в мае 1938 г. (на правом берегу р. Каратал, табл. 1).

Из приведенных примеров видно, что влагалищных листьев не всегда бывает два. У почек № 2, 3 и 4 их оказалось по одному. Разница в количестве влагалищных листьев зависит, вероятно, от времени заложения почки. Почка № 1 по времени заложения была,



Рис. 5. Почка со стороны желобка в естественную величину.



Рис. 6. Однолетний вегетативный побег: P — предлист, S₁—1-я почечная чешуя, S₂—2-я почечная чешуя, F₁ — влагалищный лист, F₂ — ассимиляционный лист.

повидимому, старше остальных: об этом говорит желтый цвет всех влагалищных листьев, — зелеными были только листья текущего года. Из этого следует, что почка возникла и проросла не позже осени прошлого года. Почка № 4 взята с молодой части корневища, расположенного на периферии дерновины. Предлист этой почки еще белый и мягкий, почему можно судить о заложении его весной текущего года. Об этом же говорят зеленый цвет влагалищного листа и его не шиловидная, а широкая, хотя и короткая (2 см) пластинка. За влагалищным листом идет лист с нормально развитой пластинкой. Вполне понятно и уменьшение низовых листьев, с четырех у прошлогодней почки

Таблица 1

Название листовых образований	Почка № 1		Почка № 2		Почка № 3		Почка № 4	
	Длина, в см		Длина, в см		Длина, в см		Длина, в см	
	влагалище	пластинка	влагалище	пластинка	влагалище	пластинка	влагалище	пластинка
Предлист	5	—	7	—	4,5	—	4,5	—
Первая почечная чешуя	6	—	9,5	—	7	—	—	—
Вторая почечная чешуя	8	—	13	—	—	—	—	—
Первый влагалищный лист . .	12 (желт.)	1	22 (желт.)	1	14,5 (зелен.)	5	10 (зелен.)	5
Второй влагалищный лист . .	15 (желт.)	6	—	—	—	—	—	—
Зеленый ассимиляционный лист	Общая длина 70	—	30	16	Общая длина 45	Общ. длина 27	—	—
Второй зеленый ассимиляционный лист . . .	Общая длина 90	—	Общая длина 105	—	—	—	—	—

до одного у почки, развившейся весной этого года, так как необходимость защиты точки роста в весенне-летний период меньше, чем в осенне-зимний. У весенних почек образуется меньше защитных чешуй, и из соответствующих листовых зачатков развиваются ассимиляционные листья. Разобранные примеры показывают, что, видимо, одни и те же зачатки, образующиеся в точке роста, могут развиваться, в зависимости от экологических обстоятельств, в разные органы.

Продолжительность жизни каждого побега может быть различной, в зависимости от положения его в общей системе ветвления корневища, о чем подробнее будет сказано ниже. Побеги, которые развились в данном году, я называю однолетними, побеги, вегетирующие второе лето, — двухлетними, и т. д.

Однолетние побеги у чия всегда бывают только вегетативными. Количество и длина листьев в таком побеге варьируют в зависимости от времени прорастания почек. В большинстве случаев однолетний побег к осени имеет три листа с развитыми пластинками и четвертый — в недоразвитом состоянии (Пошкурлат, 68). Однако встречаются побеги и с большим (до шести) и с меньшим (до одного) количеством листьев.

Привожу для примера описание однолетнего побега, по записям, сделанным в мае 1938 г.¹

1) Предлист, находящийся у основания побега, разорванный, темно-желтого цвета, длиной 4,5 см.

2) Первая почечная чешуя длиной 6 см, желтая блестящая.

3) Вторая почечная чешуя длиной 8,5 см с шиловидной пластинкой, желтая неблестящая. Влагалище этой чешуи очень широкое, с сильно развитыми механическими волокнами. В пазухе влагалища сидит прорастающая почка длиной 5,5 см.

4) Влагалищный лист длиной в 16,5 см с шиловидной пластинкой в 1,5 см, зеленый, у основания влагалища мягкий.

5) Ассимиляционный лист; его влагалище длиной в 23 см, туго завернуто, с очень узким, слабо заметным пленчатым краем. Язычок мало заметен: пластинка длиной в 9 см, с сухой верхушкой.

6) Второй ассимиляционный лист: влагалище длиной в 25 см, туго завернутое, с пленчатым краем, ширина пленки около 1 мм. Язычок цельный, заостренный, длиной в 2 мм. Пластинка длиной в 25 см, у основания свернутая, дальше плоская, ширина ее 4 мм, снизу зеленая, сверху сизоватая, с семью ребрами.

Необходимо отметить, что наиболее развитыми, как в данном случае, так и обычно, у всех однолетних побегов является второй лист. Он обыкновенно длиннее и шире остальных.

7) Третий ассимиляционный лист, длиной в 30 см, вдоль сложенный, у основания этиолированный, с недоразвитым влагалищем; по мере роста и выхода из окружающих его влагалищ он зеленеет.

Вся верхняя поверхность пластинки листа усеяна мелкими твердыми волосками, направленными острием к верхушке листа, отчего пластинка ясно шереховата на ощупь. Нижняя сторона кажется гладкой, но при рассмотрении в бинокляр на боковых стенках выступающих механических тяжей ясно видны шипики более мелкие, чем на верхней стороне. Эти шипики, находясь в углублениях, не делают нижнюю сторону листа шереховатой. Пластинка равномерно широкая почти по всей длине и только к концу постепенно суживается, становится здесь более мягкой и заканчивается сухим кончиком.

Междоузлия, отделяющие основания описанных листьев и почечных чешуй, очень короткие (от 1 до 4 мм), тверды и имеют бурый цвет. Это придает им сходство с корневищем. В дальнейшем такие междоузлия я называю *корневищеобразными*.

Длина пластинки листа, как и ее ширина, очень варьирует. У фиолетовой разновидности чия встречаются дерновины с широкими (в 4—5 мм) и короткими (50—80 см) листьями или, наоборот, с узкими (ширина в 3—2,5 мм) и длинными (до метра и более).

Точка роста однолетнего вегетативного побега сохраняется и на следующий год продолжает свое развитие, образуя двухлетний вегетативный побег.

Двухлетние побеги, как и однолетние, у чия всегда вегетативны. Их легко можно узнать по сохранившимся в нижних частях мертвым, обычно желтым (но не серым, ср. ниже побег трехлетнего возраста) листьям (рис. 7). Кроме того, ниже отмерших листьев сохраняются также почечные чешуи, которые в большинстве случаев достаточно хорошо отличаются от почечных чешуй однолетнего побега. Почечные чешуи двухлетнего побега обыкновенно бывают значительно более разрушенными по сравнению с чешуями однолет-

¹ Части побега описываются снизу вверх.

него побега; в частности нередко их паренхима разрушается полностью, и механические волокна становятся обособленными.

Привожу для примера описание типичного двухлетнего побега, сделанное в мае 1938 г.

1) У основания — предлист темнокоричневого цвета, вдоль разорванный.

2) Две почечные чешуи блестящие, светлорозовые, слегка разрушенные у основания.

3) Два длинных влагалищных листа, заканчивающихся шиловидной пластинкой, тускложелтого цвета.

4) Лист прошлого года. Влагалище длиной 27 см, пластинка длиной 26 см, узкая, 2 мм шириной, сложенная вдоль, желтая, сухая, слегка сероватая.

5) Второй лист прошлого года с развернутым влагалищем, более светлым, чем влагалище первого листа. Влагалище длиной 28 см, пластинка 40 см, сероватая, как и у первого листа.

В текущем вегетационном году выросли три листа, все они зеленые.

6) Первый лист с влагалищем длиной 29 см, пластинкой длиной 20 см и шириной 4 мм.

7) Второй лист. Влагалище длиной 33 см, пластинка длиной 68 см и шириной 5 мм.

8) Третий лист еще недоразвит и находится в свернутом состоянии. Общая длина его 85 см.

Второй зеленый лист у двухлетнего вегетационного побега, как и у однолетнего, является наиболее развитым.

Часть двухлетних побегов на третий год продолжает свое развитие в виде вегетативных побегов, образуя таким образом трехлетние вегетативные побеги, остальные, развивая соломину и метелку на ней, становятся генеративными побегами.

Трехлетний вегетативный побег имеет листья трех оттенков. Понятно, что побег, подвергавшийся более долгое время влиянию воды, воздуха и пр., будет более разрушен. У трехлетнего вегетационного побега при основании находятся сохранившиеся остатки почечных чешуй, которые уже имеют

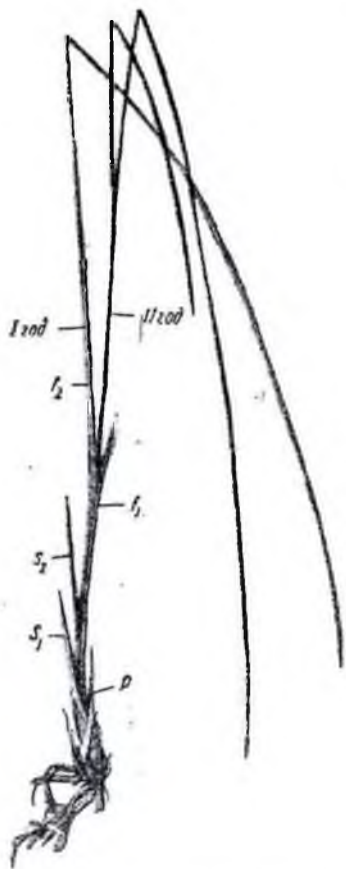


Рис. 7. Двухлетний побег чья.

темнокоричневый цвет, с разрушенными в той или иной мере эпидермисом и паренхимой. Разрушение чешуй идет снизу вверх: этому способствуют, может быть, скопление влаги у основания побегов и плохая аэрация при их тесном расположении. Размочаленные чешуи, в виде отдельных механических волокон, сохраняются очень долго. Листья, образовавшиеся в первый год существования побега, т. е. два года назад, имеют светлосерое влагалище и более темносерую пластинку. Разница в оттенках объясняется, вероятно, тем, что влага-

лище, находясь в вертикальном положении, защищено листвой от воздействия воды и солнца. Пластика же более ничем не защищена, и поэтому она темнеет быстрее. Меньшая степень разрушения влагаллища может быть обусловлена еще и тем, что влагаллище имеет более гладкую поверхность, в то время как пластинка покрыта бороздками и шипиками, задерживающими влагу. Листья, образовавшиеся два года назад, становятся хрупкими и легко ломаются.

Листья, образовавшиеся на второй год развития побега, обыкновенно имеют желтый цвет и слегка покрыты мелкими темными пятнами. Большинство пластинок прошлого года сохраняется целыми вплоть до верхнего своего конца.

Листья текущего года имеют, конечно, зеленый цвет. Их основания также отделены друг от друга укороченными корневищеобразными междоузлиями.

Из приведенных описаний вегетативных побегов видно, что возраст их определить сравнительно нетрудно. Суммируя приведенные данные, возрастные отличия побегов можно выразить в следующей форме (табл. 2).

Таблица 2

Возраст побегов	Предлист	Первая почечная чешуя	Вторая почечная чешуя	Листья первого года	Листья второго года	Листья третьего года
Однолетний побег	Желтый	Желтая или этиолированная	Желтая или этиолированная	Зеленые	—	—
Двухлетний побег	Бурый, у основания разорванный	Серая разорванная	Серая разорванная	Желтые	Зеленые	—
Трехлетний побег	Темнобурый разорванный	Темносерая разорванная	Темносерая разорванная	Серые	Желтые	Зеленые

Количество ежегодно образующихся листьев у чия не постоянно. Даже в одной и той же дерновине трехлетние побеги могут иметь разное (от 1 до 6) количество листьев, развившихся за один год, что хорошо видно из данных табл. 3.

Таблица 3

Количество листьев по годам	Побег № 1	Побег № 2	Побег № 3
1936 г.	2	3	1
1937	4	6	2
1938	3	2	2

Более развитые побеги, с большим количеством листьев, бывают расположены ближе к концу ветви корневища. Побеги же, сидящие глубже в дерновине, т. е. ближе к центру, имеют, как правило, мало листьев.

После трехлетней жизни вегетативный побег отмирает. Можно допустить, что иногда, как исключение, побег может функционировать

как вегетативный и дольше. Среди большого количества вегетативных побегов мне встретился, например, один, имевший 11 серых листьев, два желтых и два слабо развитых зеленых. Так как ни разу не приходилось наблюдать, чтобы однолетний побег имел больше шести листьев, то надо думать, что серые полуразрушенные листья на данном побеге развились по крайней мере в течение двух лет, и, следовательно, возраст этого побега следует определять как четырехлетний или, может быть, даже более.

В 1938 г., в середине мая, генеративные побеги еще не были выброшены. Однако некоторые вегетативные побеги отличались небольшим утолщением у основания.

Вскрывая эти утолщенные побеги, можно было обнаружить в них метелку. К концу мая такие побеги отличались от вегетативных более длинными влагалищами зеленых листьев.

Привожу описание генеративного побега, сделанное 24 мая 1938 г.

Генеративный побег у основания окружен сильно разрушенными остатками почечных чешуй, темнокоричневого цвета.

Первый лист, развившийся два года назад, т. е. в 1936 г., сохранился лишь в виде кожистого влагалища длиной 26 см.

Второй лист того же 1936 г. имел влагалище длиной 27 см, узкое, мягкое, кверху почти пленчатое. Пластика — со сломанным концом.

Третий лист того же года: кожистое влагалище длиной 35 см, пластинка — со сломанным концом длиной 55 см.

Четвертый лист — с очень твердым кожистым влагалищем длиной 34 см, со сломанной пластиной.

Все листья 1936 г. имеют серый цвет.

Выше по стеблю идут желтые листья прошлого (1937) года. Междоузлие между первым (желтым листом) прошлого и последним (серым) позапрошлого года длиннее, чем междоузлия между листьями первого года. Оно достигает до 1 см.

Первый лист прошлого (1937) года. Влагалище длиной 32 см, более мягкое по сравнению с влагалищем последнего листа позапрошлого года. Пластика сохранилась целиком, длиной 90 см.

Второй лист прошлого (1937) года, так же как и первый, — желтый. Влагалище, по сравнению с первым, более узкое и более мягкое, длиной 35 см; пластинка длиной 101 см.

Третий лист 1937 г. Влагалище очень узкое, 5 мм ширины и 37 см длины, блестящее с обеих сторон; пластинка сломанная.

Между последним желтым листом (1937 г.) и первым зеленым листом (1938 г.) междоузлие имеет длину 5 мм. Дальше идет олистственный стебель-соломина, возникший в 1938 г.

К моменту описания междоузлия соломины еще не закончили своего роста, и потому длина их значительно меньше, чем бывает во взрослом состоянии.

Первый лист 1938 г. — зеленый, имел белое мягкое влагалище, у основания совершенно пленчатое и легко разрывающееся, длиной 36 см и 6 мм шириной.¹ Язычок еле заметен. Пластика длиной 40 см, шириной 4 мм.

Первое междоузлие 1938 г. длиной 8,5 см. Оно является более вытянутым по сравнению с междоузлиями предыдущих лет.

Второй лист. Влагалище имеет длину 35 см, ширину 12 мм, с пленчатым краем. Это влагалище с наружной стороны зеленое, с внутренней — беловатое, блестящее. Пластика длиной 50 см, шириной 6 мм. Язычок сильно разорванный.

¹ Под шириной влагалища разумеется ширина его в развернутом виде.

Второе междоузлие имеет длину 13,5 см.

Третий лист. Влагалище туго завернутое, кожистое, но менее плотное, чем влагалище второго листа, беловатое, блестящее. Ширина его 16 мм с пленчатым краем до 1 см шириной, у основания более плотное и кожистое, кверху более мягкое и узкое. Язычок длиной 5 мм, вдоль разорванный. Пластика длиной 58 см, шириной 6 мм.

Третье междоузлие длиной 6 см.

Четвертый лист. Влагалище мягкое, узкое, беловатое с обеих сторон, длиной 34 см, шириной 13 мм. Язычок не разорванный, заостренный, длиной 13 мм. Пластика длиной 38 см, шириной 4 мм.

Четвертое междоузлие длиной 2 мм.

Пятый лист. Влагалище очень узкое (шириной 6 мм), длиной 15 см, мягкое, с цельным не разорванным язычком, длиной 7 мм. Пластика длиной 35 см, сложенная вдоль.

Пятое междоузлие еще очень мало развито и имеет длину 1 мм, за ним следует метелка длиной в 3 мм.

Внутри пятого листа скрыта небольшая метелка, соединенная коротким, всего в 1 мм, междоузлием с узлом пятого листа.

Наблюдений над процессом роста стебля у чия не было. В литературе имеются, однако, указания, что междоузлия других злаков, например, пшеницы (Аксентьев, 2), осуществляют рост в длину в последовательности снизу вверх. С другой стороны, есть указания для той же пшеницы (Благовещенский, 5, стр. 22), что степень развития нижних междоузлий не одинакова и что второе снизу междоузлие отличается большей длиной, чем первое. Наблюдения В. И. Благовещенского за ростом пшеницы показали, что первое междоузлие обнаруживает резкую прибавку лишь на 27-й день, в то время как второе междоузлие уже закончило свой рост. Из данных Благовещенского не вполне ясно, сохраняется ли большая развитость второго междоузлия по сравнению с первым и в дальнейшем.

По моим наблюдениям, можно заключить, что и у чия имеется аналогичная последовательность вытягивания междоузлий. То, что вообще нижние междоузлия развиваются раньше верхних, является общим признаком для большинства растений и у чия наблюдается при анализе любого генеративного побега. Но очень характерно то, что второе снизу междоузлие всегда бывает более длинным, чем первое. Судя по тому, что, например, у побега, описанного 24 мая (см. стр. 112), когда нижние междоузлия были еще нежными и, следовательно, их интеркалярный рост еще не закончился, длина первого междоузлия составляла 8,5 см, а второго 13 см, можно заключить, что у нашего растения та же, как и у пшеницы, вытягивание второго междоузлия идет более энергично, чем первого. Возникающая вследствие неравномерности роста разница длины междоузлий, как видно из приведенных ниже примеров, сохраняется и впоследствии, когда рост практически окончился.

Данное выше описание побега не полно: побег описан в мае, когда еще не полностью сформировалась соломина и не была выброшена метелка. Представление о вполне развитом генеративном побеге можно составить на основании следующего описания, по наблюдениям осенью 1936 г.

У основания генеративного побега находятся остатки чешуй и влагалищ листьев прошлых лет.¹

¹ Прикорневых листьев генеративных побегов, о которых есть упоминание в литературе, у чия не бывает. Авторами, которыми они упоминаются, по-видимому, имеются в виду листья соседних вегетативных побегов.

Основание побега, как и в предыдущем случае, состоит из укороченных корневищеобразных междоузлий (от 1 до 2 мм), образовавшихся в течение первых двух лет его жизни в виде вегетативного побега (рис. 8). Типичные же стеблевые междоузлия имели светлую окраску и значительную длину, от 20 до 40 см.

Первое вытянутое междоузлие (первое междоузлие третьего года) всегда короче второго. Длина первого междоузлия достигает от 2 до 10 см. По сравнению с расположенными выше междоузлиями первое междоузлие более тонкое и имеет слегка коричневатый цвет. Более темная окраска первого междоузлия наводила на мысль о воз-

можности заложения этого междоузлия с осени, причем в связи с перезимовкой его покровные ткани приобрели более темный цвет. Образование междоузлий в предыдущий вегетационный период констатируется, например, для пшеницы и других хлебных злаков. Так, Д. Н. Прянишников (71, стр. 31) пишет: „Стебель с очень короткими междоузлиями и зачаточным колосом образуется еще в период кущения (у озимых с осени),¹ но выход его из влагалища листа наружу (что вызывается удлинением отдельных междоузлий) начинается после известного периода покоя“.

Однако, при тщательном изучении большого количества утолщенных у основания вегетативных побегов чия поздней осенью 1936 г. (октябрь — начало ноября) зачатков генеративного побега обнаружить не удалось.

При наблюдении весной, в мае, описываемое междоузлие было мягкое, эластичное, не блестящее, но темнее второго, что не вяжется с предположением о заложении его с осени. Вопрос о времени заложения генеративного побега у чия остается все же не вполне выясненным.

Первый лист. Влагалище длиной 25 см, пластинка длиной от 10 до 30 см.

Второе снизу междоузлие резко отличается по своей длине и более светлому цвету от первого, доходя до 20 и более сантиметров.

Второй лист имеет влагалище длиной около 30 см, которое находит на выпележащее междоузлие на 15—20 см. Длина пластинки от 50 до 80 см.

Третье междоузлие имеет от 26 до 32 см, с влагалищем длиной в 30—40 см, которое находит на выпележащее междоузлие на 3—6 см. Пластинка листа длиной 60 см.

Четвертое междоузлие: длина от 25 до 40 см, влагалище листа от 35 до 45 см, находит на выпележащее междоузлие на 12—13 см. Пластинка 30—35 см.

Пятое междоузлие (оно же может быть последним) длиной до 50 см. Лист с влагалищем 50—55 см. Пластинка короче предыдущих, длиной от 15 до 25 см.

Иногда бывает шестое междоузлие. Верхнее междоузлие заканчивается прямыми метельчатым соцветием.

Интересно отметить, что первое вытянутое междоузлие, выделяющееся среди остальных вытянутых междоузлий морфологическим строением (меньшим диаметром и более темным цветом), имеет свою характерную анатомическую структуру.



Рис. 8.
Нижняя часть
генеративного
побега:
К — корневи-
щеобразные
междоузлия,
С — вытянутое
междоузлие.

¹ Разрядка моя. — А. П.

Сравнивая анатомическое строение корневища надземных междоузлий стебля, можно проследить постепенные переходы от одного к другому. Корневище характеризуется (см. описание на стр. 106 и рис. 4): первичной корой, состоящей из трех типов клеток, причем средний состоит из типичных каменных клеток; широким слоем перидикла с сильно утолщенными стенками, а также широким механическим влагалищем вокруг типичных concentрических (амфи-визальных) пучков. Весь осевой цилиндр заполнен разбросанными пучками. В корневищеобразных междоузлиях (рис. 9) наблюдаем уменьше-

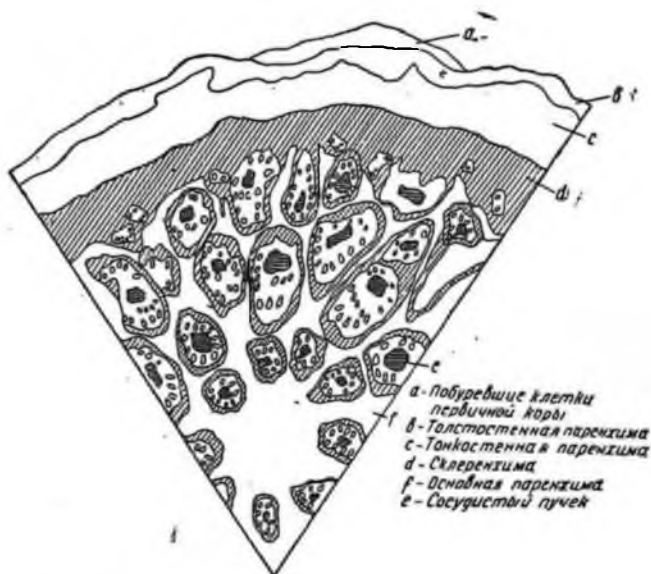


Рис. 9. Поперечный разрез корневищеобразного междоузлия.

ние механических элементов. Средняя часть первичной коры состоит уже не из каменных клеток, как это наблюдалось в корневище, а только из утолщенных паренхимных клеток. Вся эта часть первичной коры, по сравнению с первичной корой корневища, более тонкая. Перидикл и механические влагалища более узкие.

В корневищеобразных междоузлиях замечается явное нарушение правильного concentрического строения пучков, причем в центре стебля появляется лишняя паренхима.

В первом вытянутом междоузлии (рис. 10) первичная кора уже незначительна и состоит из субэпидермальных клеток с утолщенными стенками и тонкостенной паренхимы. Перидикл не имеет уже типичного склеренхиматического строения, а образован паренхиматическими клетками с утолщенными стенками. Механическое влагалище пучков незначительно. Пучки явно приближаются к коллатеральному типу и сдвинуты ближе к периферии, освобождая таким образом центр, заполненный основной паренхимой. И только начиная со второго вытянутого междоузлия (рис. 11), исчезают первичная кора и перидиклическое кольцо. Пучки явно коллатерального строения окружены

здесь слабым механическим влагалищем и сконцентрированы ближе к периферии. Центр же стебля заполнен основной паренхимой над образовавшимся воздушным прорывом. Изменение анатомического

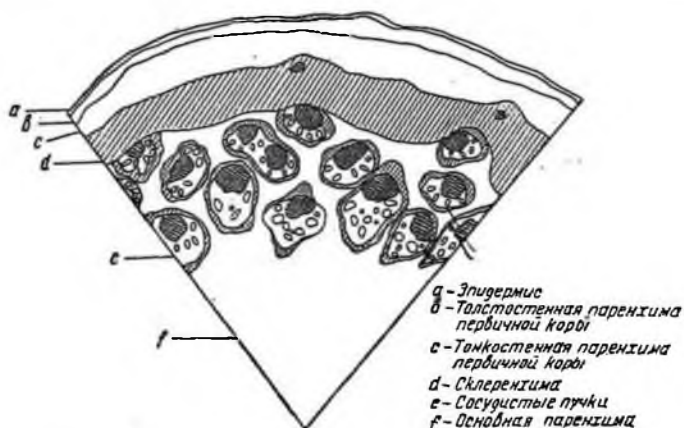


Рис. 10. Поперечный разрез первого удлиненного междоузлия.

строения от корневища к стеблю у чия в общем сходно с тем, что наблюдается у типца, по данным Наскел'я (105).

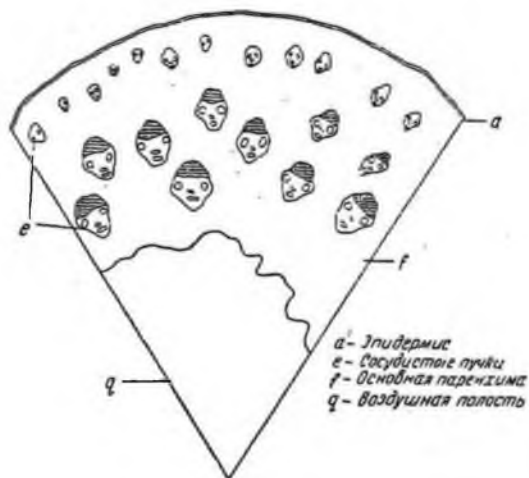


Рис. 11. Поперечный разрез верхнего междоузлия генеративного побега.

Подводя итог анализу надземных побегов чия, мы можем охарактеризовать их развитие так: возникший из почки побег длительно выполняет только вегетативные функции. В типичном случае вегетативная фаза жизни побега длится два года. В этот период времени

стеблевая часть побега характеризуется крайне незначительным развитием междоузлий, вследствие чего листья располагаются пучком. На третий год деятельности все той же точки роста (т. е. моноподиально) развивается продолжение побега, резко отличное как морфологически, так и функционально. С морфологической стороны здесь характерны вытянутые междоузлия. Стебель принимает вид соломины. С физиологической стороны часть побега, сформированная в третий год, может быть охарактеризована как генеративная, так как соломина заканчивается цветonoсной метелкой.

Таким образом, у чия нет специализации побегов, дифференцировки их на особые вегетативные и генеративные побеги. Каждый вегетативный побег может стать в дальнейшем плодоносящим. Однако, как уже было отмечено выше, в некоторых случаях возможно, что побег не достигает генеративного состояния, подтверждение чему можно найти в том, что все наблюдавшиеся мною генеративные побеги имели трехлетний возраст, в то время как, с другой стороны, изредка можно встретить также вегетативные побеги и большего возраста. Можно думать, что если побег на третий год своей жизни не образовал метелки, он в дальнейшем продолжает и заканчивает свое существование в вегетативном состоянии.

Малый цикл развития

Вслед за Л. Г. Раменским (76) и С. П. Смеловым (85, стр. 296) я отличаю большой и малый циклы развития у многолетних злаков. Под именем малого цикла подразумевается развитие одного побега с момента его заложения до отмирания. Термином большой цикл развития обозначается жизнь растения в целом, начиная с прорастания семени до смерти.

Малый цикл развития чия не был предметом специального исследования, и о нем приходится судить лишь по немногим наблюдениям, более или менее освещающим отдельные моменты этого процесса. Остановимся на некоторых, относящихся сюда, вопросах, затрагиваемых в литературе, а именно: на времени возникновения почек, их прорастании, времени образования генеративных побегов и на вопросе об отмирании побегов.

Из немногочисленных литературных данных, касающихся возникновения почек у злаков, следует указать на обстоятельную статью С. П. Смелова (85) по вопросу о динамике новообразования побегов у злаков. Работа проводилась в Московской области на луговых участках, расположенных на водораздельной западине с значительно выщелоченными и оподзоленными почвами. Объектами служили растения четырехлетнего возраста: тимopheевка (*Phleum pratense* L.), костер (*Bromus inermis* L.), лисохвост (*Alopecurus pratensis* L.), мятлик (*Poa pratensis* L.) и ежа (*Dactylis glomerata* L.). В результате опытов бригады выяснилось, что появление новых побегов у растений с неотмирающими на зиму побегами происходит в два такта: весной и осенью, причем осенний подъем побегообразования выше весеннего. Каждый вид в ритме и интенсивности возникновения побегов ведет себя индивидуально.

Вопрос о развитии почек злаков и прорастании их в побег в литературе также освещен далеко не полно. Kirchner, Loew u. Schrötter (106, стр. 29) указывают, что почки однолетних трав прорастают точно так же как сформированные у многолетних злаков они остаются некоторое, и даже длительное, время в покоящемся состоянии. В этих случаях почки нуждаются в определенном „времени созревания“. Это

бывает у трав с периодичностью роста, как, например, *Phragmites*, *Stipa*.

У Травя (111, стр. 26) находим указания, что у *Stipa tenacissima* L. существуют спящие почки, которые в течение нескольких лет могут оставаться неразвитыми.

Вопрос о времени возникновения и количестве генеративных побегов у злаков в литературе освещен мало. Р. Ю. Рожевиц (79, стр. 59) утверждает, что у многолетних злаков зацветают все побеги. В. Р. Вильямс (12, стр. 50) отмечает, что у многолетних злаков „в год посева образуют плодущие стебли только побеги, которые развились непосредственно из семени и образовали первый узел кушения. Побеги же, развившиеся из этого первого узла кушения, и дальнейшие, развившиеся в последовательности поколений, не образуют в год начала своего развития плодущих стеблей, а остаются в виде вегетативных побегов“. У тимopheевки (Прянишников, 71, стр. 116) и белоуса (Буш, 8, стр. 64) генеративные побеги появляются на второй год. Hackel отмечает, что перезимовавшие побеги *Festuca* на следующий год целиком или частично образуют цветоносные побеги.

Hackel (105, стр. 4) указывает, что у *Festuca* ко времени образования генеративных побегов нижние междоузлия становятся крепкими и после отмирания соломины продолжают жить, как члены корневища. То же самое отмечают Kirchner, Loew u. Schrötter (106, стр. 79): „Нижние части соломины многолетних трав сохраняются долго, в то время как вышележащие при созревании плода отмирают. Показателем числа сохраняющихся междоузлий является положение верхней возобновительной почки. Все стоящие над ней междоузлия отмирают, и только у трав, в междоузлиях которых откладываются питательные вещества, они сохраняются еще в течение зимы“. С. П. Смелов (85, стр. 317) указывает, что дочерные побеги связаны с материнскими и после уничтожения последних (или, может быть, отмирания?—А. П.) некоторое время используют корневую систему материнских побегов, пока не отомрет последняя.

Из изложенного видно, что данных о малом цикле развития злаков немного. Целый ряд вопросов остается совершенно неосвещенным. Но все же и из этого неполного материала можно сделать вывод, что характер малого цикла развития неоднороден и что, может быть, каждое растение в этом отношении ведет себя индивидуально. Этого, впрочем, можно было ожидать и *a priori*; более того, кажется вероятным, что у одного и того же злака, в зависимости от условий существования, возможны различные вариации малого цикла развития. Сказанное не позволяет судить о малом цикле развития чия, исходя из какой-нибудь общей схемы, так как такой схемы нет. Поэтому, может быть, не лишены некоторого интереса данные по этому вопросу, излагаемые ниже.

Началом жизни побега, очевидно, надо считать момент возникновения его точки роста. К сожалению, о времени ее заложения у чия данных не имеется. Но несомненно, что точка роста закладывается задолго до того, как почка вполне оформится и станет ясно видимой в пазухе того или иного листа. За это говорит наличие у чия почек, вскрывая которые, можно вполне отчетливо найти зачатки почек трех следующих генераций (см. описание ниже, стр. 136).

Судя по неполным наблюдениям, наибольшее количество почек у чия образуется осенью. Наблюдается также и весенний подъем формирования почек, но он ниже осеннего. Прорастание почек у чия происходит в разное время вегетационного периода.

По моим наблюдениям, почки чия, возникшие в разное время (весной и осенью), ведут себя в дальнейшем различно. Так, весной случалось видеть побеги, возникшие из почек в этом году, имевшие вид одно- или двухлистного вегетативного побега, имеющего у основания этиолированные, мягкие, сочные чешуи. Наличие последних, несомненно, свидетельствует о весеннем образовании почек, давших начало этим побегам. Количество низовых листьев у таких почек, как уже было указано выше, меньше, чем у почек осенних, характеризующихся твердыми, жесткими почечными чешуями. При морфологическом описании отдельного побега чия было выяснено, что точка роста первые два года образует лишь вегетативную часть побега и только на третий год заканчивает свою деятельность образованием генеративного побега.

После плодоношения, которое бывает у чия в июле или августе (в зависимости от высоты над уровнем моря), удлинённые междоузлия и листья генеративного побега начинают желтеть, в то время как вегетативные побеги остаются зелеными до поздней осени. Зеленые листья вегетативных побегов мне приходилось наблюдать даже в первых числах ноября (1936 г., Каратал).

Удлиненные междоузлия отмирают вскоре после плодоношения, а нижняя часть стебля с укороченными междоузлиями продолжает еще жить, как составная часть корневища, находясь в органической связи с побегами следующей генерации.

Проследивая весь малый цикл развития, можно нарисовать следующую картину отмирания отдельного побега: почки, возникшие весной или осенью, прорастают в однолетний побег, образуя зеленые листья; почечные чешуи вскоре отмирают. Осенью отмирают листья первого года. Отмирание начинается с кончика листа: „золотая точка“ (по Трабю) есть начало отмирания листа, которое распространяется сверху вниз. На второй год число отмирающих элементов увеличивается; на третий год у побегов, выбросивших соломинку, отмирание начинается с метелки, а после плодоношения отмирают и удлинённые междоузлия: сохраняются только нижние укороченные междоузлия. Но как долго продолжается жизнь этих укороченных междоузлий и органическая связь дочерних побегов с материнскими—остается невыясненным. Физическая же связь сохраняется очень долго, так как механические ткани у чия очень устойчивы против разрушения. При работе экспедиции в 1936 г. (26) мне приходилось вести анатомический контроль за биологической мочкой чия; в результате этой работы оказалось, что у листьев чия еще на 40-й день биологической мочки целиком сохранилась склеренхима, в то время как паренхима уже вся была разрушена.

Малый цикл развития чия, в целом, можно разделить на две фазы: первая — от возникновения точки роста до окончания формирования почки, вторая — от прорастания почки до смерти побега. Существенное различие между этими фазами заключается в том, что в первой из них явления отмирания внешне (морфологически) не появляются, но тем не менее оно есть и в почке, не начавшей прорастать, в виде хотя бы некоторых тканей почечных чешуй, и т. д. Во второй фазе количество отмерших элементов постепенно нарастает. Здесь они уже выступают в виде целых отмерших органов: сначала предлист, позднее почечные чешуи, за ними листья, и, наконец, заканчивается эта фаза полным отмиранием всей верхней части побега.

Следовательно, в первой фазе преобладают живые элементы, во второй же все больше и больше начинают занимать место мертвые элементы, которые в конце концов становятся преобладающими.

Подводя итог, можно сказать, что малый цикл развития, или период жизни одного побега, у чия нормально длится три года, начиная с распускания почки; отмирание начинается с момента прорастания почки и на третий год заканчивается полным отмиранием всех надземных частей, кроме нижних, укороченных, междоузлий.

III. Корневая система чия

О корневой системе чия в литературе почти нет сведений. Б. А. Келлер (30, стр. 104) дает следующее описание ее: „...чий обладает богатой, глубоко идущей корневой системой. Мочка его прочных веревковидных корней образует как бы вторую, обращенную вниз подземную дерновину, отходящую от основания надземной дерновины и не менее, если не более развитую, чем эта последняя“. Об анатомии корня чия имеются сведения в работе А. Ф. Гаммерман и др. (18).

Мои наблюдения над корневой системой были проведены весной 1938 г. на правом берегу р. Каратал, где заросли чия распространены на второй речной террасе на слоистых аллювиальных засоленных почвах. Корневая система исследовалась в почвенных ямах, которые копались до грунтовой воды. Было изучено 4 дерновины разного возраста.

Не приводя описания каждого из почвенных шурфов, я ограничусь лишь следующей суммарной характеристикой почвенных условий, в которых чии растут на Каратале: это светлые луговые солонцеватые почвы, в которых можно различить четыре основных горизонта:

I. Верхний элювиальный горизонт рыхлый, гумусированный, мощностью около 10 см.

II. Ниже располагается горизонт плотной комковатой структуры, серого или темносерого цвета.

III. Еще ниже, такой же более или менее плотный горизонт с признаками оглеения в виде ржавых пятен, а кое-где — белесоватых (возможно карбонатные соединения).

IV. Глубже располагаются аллювиальные слои различного состава, обычно более или менее оглеенные. Преимущественно это пески. Ниже располагается водоносный слой. Вода пресная.

Привожу описание корневой системы дерновины чия диаметром 40×80 см в центре, с мертвой кочкой, высотой 15 см, растущей в урочище Кескентал на возвышенной части второй террасы.

В верхнем, рыхлом, горизонте почвы находим густую сеть очень тонких, сильно переплетенных, обильно ветвящихся корешков.

Корни этой сети характеризуются неравномерной толщиной, они довольно толстые у основания, при выходе из корневища (до 4 мм) и далее на протяжении всей своей длины постепенно утончаются и обильно ветвятся. Описываемые корни настолько тонко разветвлены, что их не удается отпрепарировать: сетка этих корешков распространяется по радиусу вокруг дерновины от 50 до 70 см. Основная масса корней, образующих тонко разветвленную сетку, растет горизонтально, и только концы их загibaются в ниже расположенные слои почвы. Проследить их можно было не глубже, чем на 10—15 см. Основная масса корней, которую находим в ниже расположенных горизонтах почвы, отличается от описанной более равномерной толщиной (2—4—5 мм), сохраняющейся почти по всей длине корня. При выходе из корневища корни направляются косо вниз, в более глубокие слои почвы. Через первые почвенные горизонты они проходят не ветвясь и только в более глубоких слоях образуют короткие и толстые боковые веточки. Но некоторые из этих корней, пройдя

плотный горизонт II, на глубине 20—40 см от поверхности почвы, в горизонте III, начинают расти горизонтально в стороны от дерновины. Они заходят в сторону иногда на 150 см, где, круто или постепенно загибая концы, проникают в нижние слои почвы, встречая в месте загиба корни другой дерновины, растущей на значительном расстоянии (метра три) от первой. Большей частью так растут корни периферических частей корневищ. Заходя далеко в сторону, они захватывают большую площадь и, скрещиваясь между собой, образуют густую сеть. Иногда наблюдается скручивание корней, благодаря чему образуются веревковидные тяжи. Нередко наблюдается пронизывание молодыми корнями отмершей паренхимы коры старых корней. На протяжении нескольких сантиметров молодой корень может идти как бы в чехле старого корня, затем пробивает его и уходит в почву. Такое пронизывание отмершей паренхимы старых корней можно наблюдать не только со стороны корней чия, но и других растений, например, полыни.

Наибольшее количество корней и наибольшая степень разветвленности их падает на горизонты II и III на глубине от 30 до 150 см от поверхности почвы. В слоях, ниже расположенных, количество корней и разветвленность их начинают уменьшаться. Корни, зашедшие в глубокие слои песка, заканчиваются короткими (3—5 см) и толстыми (5—6 мм) веточками, покрытыми чехлами из мелких песчинок. Из густой сети корней, расположенных под дерновиной, большая часть уже мертвая.

Корневые системы других дерновин чия, росшие на более пониженных и менее засоленных местах той же террасы, оказались, в общем, построенными так же, за исключением некоторых отклонений возрастного характера.

Чем моложе дерновина и толще верхний горизонт почвы, тем лучше развита сетка мелких корешков. У старых дерновин и на тяжелых глинистых почвах мелкие разветвления очень слабо развиты или совершенно отсутствуют. Корни молодых дерновин не заходят на большую глубину и ветвятся более обильно, чем корни старых. У 4—5-летней дерновины, растущей на участке с грунтовой водой на глубине 3 м, не удалось найти корни глубже 150 см. В почвенной яме с грунтовой водой на глубине 4 м мне удавалось находить корешки, заходящие в глубь на 315 см; в почвенной яме с грунтовой водой на глубине 2,5 м корни заходят на 155 см. Таким образом, как в первом, так и во втором случае корни заканчиваются, не доходя до грунтовой воды приблизительно на 1 м. У корней, зашедших наиболее глубоко в слой сырого среднезернистого влажного песка, концы были всегда черные, в то время как в вышележащих горизонтах попадалось большое количество молодых корешков со свежими белыми окончаниями.

Чем старше дерновина, тем большее количество мертвых корней можно найти под ее центральной частью. Новые придаточные корни возникают не только на корневище, но и на корневищеобразных междоузлиях. При этом они пробиваются между плотно стоящими побегами, а иногда пробиваются вверх даже по влагалищам листьев, прорывают их на некоторой высоте и затем растут по направлению к почве. Проходя косо вниз, в почве корни занимают значительно большую территорию, чем надземные части. Наиболее молодая часть корневой системы, так же как и корневищ, располагается по периферии.

Из приведенного описания вытекает, что в корневой системе чия можно отличить две категории корней. Первая — корни неравномерной толщины, обильно ветвящиеся, образующие в верхнем горизонте густую

сеть. Вторая — корни, идущие в глубокие слои почвы, менее обильно ветвящиеся, сохраняющие более или менее равномерную длину на всем своем протяжении.

Та характеристика, которую обыкновенно дают корням чия, как очень крепким и веревковидным, относится, конечно, к корням второй категории. Они составляют основную массу корневой системы.

Таким образом, корневая система чия построена вообще ярусно. Можно отличить три яруса: первый — сильно разветвленные тонкие корни, расположенные в рыхлом слое песка; второй — наибольшая масса корней второй категории, расположенных в приповерхностных горизонтах; третий — слабо ветвящиеся корни, заходящие в глубокие слои песка.

Ярусы корневой системы располагаются соответственно почвенным условиям.

Первому ярусу с сетью мелко разветвленных корешков соответствует верхний горизонт — рыхлый, мало связанный песок или легкий суглинок. Эта часть корневой системы служит для улавливания влаги атмосферных осадков.

Второй ярус (II и III горизонты, стр. 122) залегает в слое почвы от 30 до 150 см, наиболее засоленном; к нему, как видно из предыдущего, приурочена наибольшая масса корней с обильными разветвлениями и большим количеством молодых корешков. Этот горизонт, несмотря на условия физиологической сухости, является, вероятно, основным источником водоснабжения и минерального питания.

Третий ярус находится во влажных слоях погребенного песчаного аллювия. Корневая система в этом слое, характеризующемся избыточной влажностью и небогатым запасом минеральных веществ, развита слабо. Роль корневой системы третьего яруса, в основном, сводится к непрерывному снабжению дерновины грунтовой водой.

Отмечу, что такие же две категории корней, как и у чия, имеются и у степных многолетних дерновинных злаков: ковыля, типчака и тонконога, которые описаны М. С. Шалытом для южных черноземов Украины (94).

Таким образом, можно провести параллель между строением корневой системы чия и многолетних степных злаков; как и в том, так и в другом случае корневая система делится на основную массу корней, мало ветвящуюся и расположенную в более глубоких слоях почвы, и обильно ветвящуюся тонкую сетку корней, расположенную в верхнем горизонте.

Следует еще обратить внимание на указание М. С. Шалыта, что максимальное количество корней у типчака и др. располагается в приповерхностном гумусовом горизонте, а затем наблюдается быстрое уменьшение количества корней. Следовательно, корневая система степных многолетних злаков, так же как и чия, построена ярусно.

Данные о строении корневой системы чия позволяют подойти к вопросу об отношении чия к засолению. С. Неуструев (53, стр. 164) писал: „что касается засоленности, то характерно, что ее максимум находится сверху, а глубокие слои почвы пресны: злаковая растительность (чий и азирек) питается этой пресной влагой нижних горизонтов почвы“. По этому же вопросу у Б. А. Келлера (30, стр. 104, 105) находим следующее: „...своей могучей корневой системой чий приурочен к сравнительно глубоким, хорошо увлажняемым горизонтам грунта, поверхностные почвенные образования для него в значительной степени безразличны; с ним чию приходится, конечно, считаться при прорастании и вообще на первых стадиях своего развития, но при неблагоприятных условиях в поверхностных слоях упомянутое начало

развития могло быть приурочено к известной части вегетационного периода или даже могло осуществляться в какой-нибудь исключительный год, когда влияние этих неблагоприятных условий в достаточной степени смягчалось“.

Однако, по моим наблюдениям, в противоположность утверждениям С. Неуструева и Б. А. Келлера, оказалось, что наибольшее количество корней и их разветвлений падает на горизонт II, который является наиболее засоленным.

IV. Строение дерновины

Дерновинный характер роста чия связан с очень незначительной длиной междоузлий корневища. Строение дерновины в целом довольно сложно. Чтобы разобраться в нем, необходимо проследить ход развития дерновины с момента ее возникновения.

Первые стадии ветвления у чия прослежены на сеянцах, полученных мною в ботанической лаборатории МГПИ. Через полтора-два месяца после прорастания семени в пазухах нижних листьев молодого растения одна за другой появились две почки. Из появившихся почек в этот же год образовались надземные побеги—ось второго порядка; эти побеги дают начало двум основным ветвям корневища. Последние, вследствие двурядного расположения листьев, развиваются в двух противоположных направлениях. При дальнейшем росте в пазухах листьев осей второго порядка возникнут новые почки, которые дадут начало осям третьего порядка, и т. д.

Как уже было указано выше, побеги у чия развиваются интразагинально, т. е. своей верхушкой никогда не пробивают влагалище кроющего листа, выходя на поверхность почвы лишь в слегка восходящем направлении; нижние междоузлия побегов входят в состав корневища. Последнее, таким образом, является симподиальным.

Исследованием в природе большого количества разновозрастных дерновин было выяснено, что на оси каждого порядка обыкновенно возникает две, реже три и только, как исключение, четыре почки: первая—в пазухе второй почечной чешуи, остальные—в пазухах первого и второго листа. В пазухе предлиста, первой почечной чешуи, а также в пазухах третьего и выше расположенных листьев почки обыкновенно не образуются. Встретилось только два случая образования почек в пазухах выше расположенных листьев. В одном случае почка была расположена на вегетативном побеге, в пазухе четвертого листа, последнего за 1936 г., дальше шли листья 1937 и 1938 гг. Во втором случае почка была найдена на генеративном побеге в пазухе последнего, шестого листа, выросшего в 1936 г.

Выше шли листья 1937 г., расположенные на удлинённых междоузлиях генеративного побега. Описываемые почки были очень малой величины, длиной всего в 1—2 см; судя по цвету, вероятно, мертвые.

Расположение почек преимущественно на нижних междоузлиях характерно не только для чия, но и для других злаков умеренной зоны (Kirchner, Loew u. Schrötter, 106).

Почки, разные по положению, играют у чия разную роль в строении дерновины: почки, заложенные в пазухе второй почечной чешуи, своими первыми междоузлиями удлиняют основную ветвь корневища. Почки, возникшие в пазухе первого листа, дают начало боковой ветви корневища. Третья почка, сидящая в пазухе второго листа, или отмирает, или, в лучшем случае, развивается только в однолетний вегетативный побег, который затем отмирает, не развивая соцветия.

Для более ясного представления о ветвлении корневища чия прилагаются схема и диаграмма подземного побега чия (рис. 12), составленные на основании изучения периферической ветви корневища. На схеме побеги, составляющие своими основаниями главную ось корневища, отмечены буквой *A*. Условно принимаем A_1 за ось первого порядка. В пазухе второй почечной чешуи этой оси (S_2) возникает почка, дающая начало оси второго порядка A_2 . В пазухе второй почечной чешуи этой оси возникает новая почка, образующая ось третьего порядка A_3 и т. д. На оси второго порядка A_2 в пазухе первого листа f_1 возникает побег a — ось третьего порядка. Последний побег дает начало боковой ветви корневища, ось которой также будет удлиняться за счет побегов, возникающих в пазухах вторых

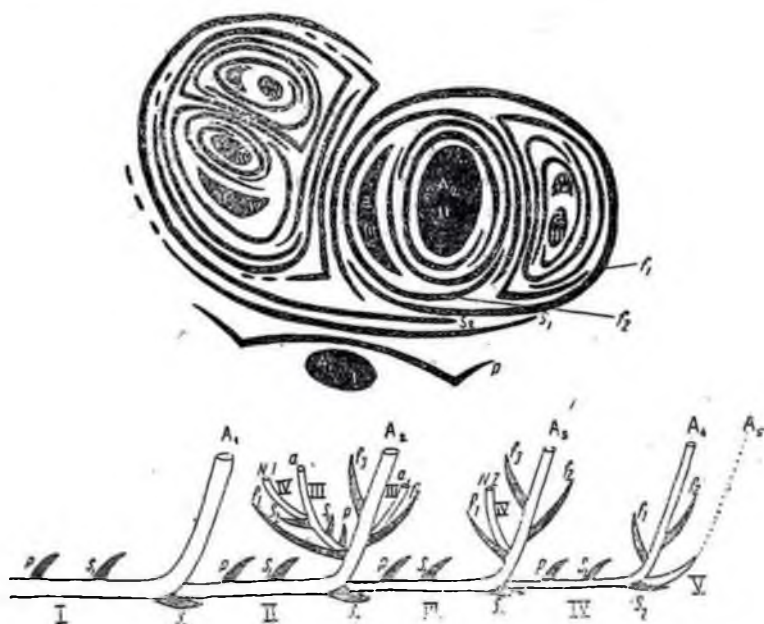


Рис. 12. Схема и диаграмма строения периферической части пучка чия. Римскими цифрами обозначены оси разных порядков.

почечных чешуй. Продолжением описываемой ветви корневища является почка № 1 — ось четвертого порядка, заложенная в пазухе второй почечной оси третьего порядка. При прорастании почки № 1 в пазухе ее второй почечной чешуи возникнет новый побег (ось V порядка), который образует третий членник этой боковой ветви корневища, а в пазухе первого листа может заложиться новый побег, который даст начало новой боковой, по отношению к первой, ветви. Почка a_1 , возникающая в пазухе второго листа f_2 оси A_2 , не образует боковой ветви, а может прорасти только в однолетний побег, скороотмирающий.

Разная судьба описываемых осей: удлинение той, которая возникла в пазухе первого листа f_1 , и сравнительно быстрое прекращение жизни побега, возникшего в пазухе второго листа f_2 , становится понятной при рассмотрении диаграммы, соответствующей рассмотренной схеме. Ось a_1 , будучи третьей ветвью второго порядка (A_2), на-

ходится между материнской осью A_1 и сильной первой ее ветвью A_2 . Как видно из диаграммы, побег a_1 тесно зажат между ранее возникшими побегами, и новые почки на нем, вероятно, не могут развиться в связи с недостатком места. Благодаря антидромному расположению листьев у злаков (103) новые пазушные почки располагаются так, что медианные плоскости их предлистьев перекрещиваются с медианами предлистьев материнской оси. На диаграмме видно, что предлистья побегов A_3 , a и a_1 (оси третьего порядка) расположены трансверсально к предлисту P материнской оси (второго порядка) A_2 . Предлистья оси четвертого порядка A_4 и почек № 1 и № 2 располагаются трансверсально к предлистьям третьего порядка. Благодаря такому строению каждая ось следующего порядка оказывается расположенной в плоскости, приблизительно перпендикулярной к материнской. При таком расположении наиболее периферическое место занимает почка № 1 на данном побеге, т. е. та, которая возникает в пазухе второй почечной чешуи, что и дает ей возможность более свободно развиваться. В связи с таким расположением эти побеги всегда удлиняют ветви корневища. Побеги же, возникшие в пазухах листьев, развиваются слабее и довольно быстро прекращают образование новых почек.

Таким образом, ветви одного и того же порядка занимают совершенно различное положение: те из них, которые возникают в пазухе почечной чешуи, входят в состав корневища и образуют более сильные наземные побеги. Побеги же, возникшие в пазухах вегетативных листьев, либо вовсе не развиваются, либо образуют очень слабые веточки.

Симподиальное строение чия и его разветвлений, выясненное выше, отличается той особенностью, что нарастание симподия идет всегда за счет первой, морфологически нижней боковой ветви $n+1$ -го порядка, т. е. за счет первого бокового ответвления оси n -го порядка, первого ответвления оси второго порядка и т. д. К тому же эти нижние почки всегда бывают сильнее (лучше развиты), чем находящиеся выше (вторая, третья). Такое строение симподия можно противопоставить другому, обычно наблюдаемому у древесных пород. Там ось n -го порядка дает ряд почек, где все или некоторые дадут на следующий год боковые оси $n+1$ -го порядка. Так как точка роста n -го порядка прекращает свою деятельность, дальнейшее нарастание ветви, как известно, осуществляется какой-нибудь из боковых ветвей. Обычно эта функция падает на ось $n+1$ -го порядка, ближайшую к отмершей верхушке оси n -го порядка. Здесь, следовательно, удлинение ветви идет за счет морфологически верхних, а не нижних, почек, как у чия и, вероятно, у других дерновинных злаков.

Первые ветви корневища проростка чия, возникшие из первых двух почек, как это было показано выше, продолжают расти более интенсивно, чем возникшие боковые ответвления корневища, поэтому дерновины имеют вытянутую эллипсоидальную форму с двумя местами энергичного нарастания на противоположных концах. При повреждении одной из ветвей развивается только другая, образуя дерновину с односторонним нарастанием. Чем старше дерновина, тем она становится менее сжатой за счет развивающихся боковых ветвей корневища, принимая форму широкого эллипсиса и позднее даже круга.

Вытянутость дерновины отмечают некоторые авторы и у других злаков, например, Т. Гейдеман (19, стр. 9) для *Coeleria*. Двустороннее нарастание известно и у корневищных злаков. Так, И. Н. Клинген (33, стр. 34) говорит: «При равномерном росте материнский куст

(костра безостого.—А. П.) пускает корневище с двух сторон одновременно, и тогда весь куст с побегами образует как бы канделябр“.

По мере отмирания и разрушения более старых частей корневища, расположенных в центре дерновины, происходит обособление как основных, так и боковых ветвей, о чем более подробно будет сказано ниже. Каждая обособленная ветвь имеет свои боковые веточки различной длины. Но так как все надземные побеги очень тесно сближены, то совокупность их, принадлежащая обособленной ветви корневища, образует хорошо отличимый пучок. Взрослую дерновину поэтому можно легко разломать на такие пучки разных размеров. В старой дерновине пучки отстоят друг от друга на разных расстояниях.

В. А. Дубянский такие пучки называет „сегментами“. Т. Гейдеман (19, стр. 7) указывает, что дерновина распадается на отдельные элементы или „косы“, которые ярче всего выражены, по ее мнению, у ковыля и типча.

Размеры и формы пучков дерновины чия довольно разнообразны. Размер их зависит от интенсивности нарастания побегов, форма же—от интенсивности нарастания боковых ветвей. Я находила у дерновин, растущих на песчаных почвах, пучки продолговатой формы, очень постепенно сужающиеся к концу. Боковые веточки в таких пучках очень короткие. Пучки дерновин, растущих на глинистых гумусовых почвах, имеют более округлую или клинообразную форму, с широким основанием, обращенным к центру дерновины, и с суживающимся концом к периферии.

К сожалению, у меня нет материала для сравнения структуры дерновины чия с других злаков. В доступной мне литературе я вообще не нашла описания дерновин, которое отражало бы процесс их развития.

Вопроса строения дерновины касалась Т. Гейдеман (19, стр. 7). Описывая типчак и ковыль, она указывает только, что дерновина состоит из кос. „Пространства между отдельно стоящими вертикально косами дерновины заполнены массой отмерших, но еще сохранивших свое строение, отдельных волокон, листьев и их влагалищ, которые составляют толщу дерновины... При дальнейшем росте и увеличении дерновины накаплиются новые массы ежегодно отмирающих и постепенно разлагающихся органов растений, и ежегодно же появляются новые побеги, которые зарождаются в толще старой косы“. Никаких указаний, где же именно, в какой части корневища „косы“ и в пазухах каких листовых образований могут зарождаться новые побеги, у Гейдеман нет, как не встречалось и в других работах.

Если, за отсутствием данных, нельзя провести параллель между чием, типчаком и ковылем в отношении процесса образования дерновины, то все же внешне морфологическое сходство их несомненно. Во всех этих случаях, как это наблюдала я на Попереченской степи Куйбышевского государственного заповедника, дерновины состояли из более или менее обособленных элементов-пучков. Есть также сходство между дерновиной видов *Stipa* и чия в корневой системе. „Интересно отметить,—пишет Гейдеман (19, стр. 9),—то обстоятельство, что масса корней в подземной части больше именно в том месте дерновины, где находится дно чаши, т. е. где отсутствуют надземные побеги“. Это явление, мне кажется, можно объяснить старением дерновины в центральной части, разрушением побегов в этой части и засыпанием ее почвой. Корневая система, обслуживавшая побеги, когда-то росшие в центральной части, вероятно, длительно сохраняется. К тому же Гейдеман не указывает, что описываемая ею корневая система была деятельна. Такое сохранение корневой системы более

продолжительное время, чем надземных побегов, мне приходилось наблюдать у чия.

Гейдеман дает также классификацию дерновин. Автор различает дерновины трех типов: болотного — дерновина плоская, лугового — дерновина выпуклая и степного — дерновина вогнутая в виде чаши и погруженная в почву. Форму дерновины автор объясняет, как приспособление растений к условиям окружающей среды. Дерновина третьего типа, степного, есть, несомненно, приспособление растения к сохранению возможно большего количества воды. В луговых сообществах, характеризующихся более сомкнутым травостоем, автор выдвигает другой фактор — недостаток света. „Дерновина лугового типа, с несколько приподнятым микрорельефом, есть приспособление, способствующее некоторому поднятию ассимилирующей листы злаков выше уровня 3 яруса“. Это поднятие достигается, по мнению Гейдеман, выпуклостью дерновины.

Наблюдая форму дерновины чия, нельзя провести аналогию с данными Гейдеман. У чия можно найти все три типа дерновин, указанные Гейдеман: кочку, плоскую дерновину и вогнутую. У чия форма дерновины связана с характером места обитания. Дерновины, растущие разреженно на легких суглинистых почвах с верхним слоем рыхлого песка, постепенно обдуваемые ветром, образуют дерновину выпуклую. На легких суглинках даже молоденькие дерновины имеют выпуклую форму. Старая часть дерновины, более рано возникшая, расположена более высоко, а периферические ветви укрепляются в раздуваемой ветром почве. В местах, постоянно заносимых песком, дерновины имеют форму вогнутую. Проследившая за ходом корневища, иногда можно наблюдать постепенный подъем или довольно резкий скачок в его росте. Повышение краев дерновины обуславливается тем, что растущие периферические части выбираются на поверхность, косо пронизывая засыпающий их слой песка. Есть основание думать, что неустойчивость формы дерновины свойственна не только чию, но и другим растениям. Кроме *Festuca sulcata* Hack, *F. ovina* и видов ковыля, Гейдеман исследовала также *F. varia*. Дерновина этого растения изображена Гейдеман как выпуклая. Между тем А. Л. Токунова (89) для горного стационара Южной Осетии указывает, что дерновина „сидит на поверхности почвы“ и что ее наблюдения „не дали ни одного случая, когда бы дерновина была погружена в почву, как это изображено на рисунке у Гейдеман (19, табл. 111)“. Таким образом, Токунова изображает дерновину *Festuca varia* Haenke, как выпуклую (стр. 220, рис. 1). Противоречие в указаниях Гейдеман и Токуновой объясняется, вероятно, тем, что одно и то же растение может изменять форму своей дерновины в зависимости от условий среды.

Утверждение Токуновой, что „дерновина *Festuca varia* Haenke состоит из более молодой центральной части, а на периферии окружают ее старые листья и отмершие влагалища“, и что, так как „кочка растет центром, то с возрастом она приобретает все более и более выпуклую форму“, вряд ли правильно. Из работы Токуновой остается непонятным, каким же образом кочка растет своим центром и как возникла более старая периферическая часть. Утверждение, что центральная часть дерновины более молодая, вероятно, основано на ошибке. За молодую часть дерновины, возможно, была принята стареющая часть, на которой образуются только вегетативные побеги (ср. ниже — „Большой цикл развития дерновины чия“).

Случай неодинакового строения дерновины *Festuca varia* Haenke, наблюдавшийся двумя авторами в разных пунктах и в разных условиях, находится в согласии с моими наблюдениями над дерновинами

чия. Повидимому, тип дерновины в смысле Гейдеман не является константным признаком для того или иного растения. Отсюда следует, что классификация Гейдеман может иметь только формальное морфологическое (описательное) значение и должна быть пересмотрена в части, касающейся связи типов дерновинных растений с ценозами.

V. Большой цикл развития дерновины чия

В сложившемся ценозе часто отмечается крайне малое количество молодого подростка. Исследователи лугов А. П. Шенников и Е. П. Боротынская (96), И. Д. Гизнеф-Богдановская (20) и другие отмечают крайне малое количество молодого подростка в растительном ценозе, а также устанавливают, что если даже в начале лета число проростков значительно, то к осени оно сильно уменьшается. Указанные авторы считают, что развитию молодых растений в растительном ценозе препятствует главным образом не надземная конкуренция, а подземная — корневая. Чем дальше в своем развитии зашел дерновинный процесс, тем меньшее количество растений возобновляется из семян. Наблюдается определенная емкость лугового ценоза в отношении появления молодых растений. Также Трабю упоминает (111, стр. 25) о малом количестве молодого подростка в зарослях альфы. Он указывает, что молодой подрост в зарослях альфы встречается крайне редко, и те молодые дерновины, которые ему приходилось наблюдать, росли в стороне от заросли, в трещинах каменистого песчаника.

То же самое приходится сказать о молодом подросте в зарослях чия. В природе мне не приходилось встречать молодых однолетних растений. Самые молодые дерновины, найденные мною, были уже трех-четырехлетнего возраста. Вообще поражает исключительно малое количество молодого подростка чия в естественных условиях. На обширном пространстве, занятом чиевыми массивами левого берега р. Или, где при работе нашей экспедиции было заложено 67 пробных площадок, только в шести местах встретились молодые дерновины, и те попадались в разреженных зарослях или в тростниках, возле заросли чия. Молодые заросли чия были нами еще отмечены в долине р. Курты (приток р. Или), на солонцах и на правом берегу р. Каратал, у урочища Кескентал, на пониженном месте второй террасы, при переходе ее в первую.

До сих пор остается еще не ясным, когда и при каких условиях прорастают семена чия в природе. Можно только предположить, что скорее всего прорастание происходит весной (и, может быть, не каждый год), так как этот процесс требует большого количества влаги. Об этом можно судить по тому, что заросли чия приурочены преимущественно к слабым западинам и вообще бессточным местам, в которых застаиваются временно воды от тающего снега, ливневых дождей, а также сбросовые воды ирригационной системы. Семена чия, возможно, даже нуждаются для своего прорастания в погружении в воду. Привезенные мною из экспедиции в 1936 г. семена чия прорастивались Б. А. Тетюревым в лаборатории пединститута под слоем воды и дали полную всхожесть. Прорастание же семян чия осенью мало вероятно, так как в местах массового произрастания чия этот период отличается большой сухостью. Трабю (111, стр. 25) также отмечает, что семена альфы прорастают быстро при достаточном количестве влаги.

Так как я не имела возможности наблюдать всходы чия, мне пришлось вырастить несколько экземпляров его в лаборатории. Наблюдениями над молодыми растениями удалось выяснить первые

фазы развития чия. Всходы высеванных семян были не дружны: через две недели появились два растеньица, а через месяц еще три (плохая всхожесть семян объясняется, очевидно, тем, что семена были старые). У первых двух растений в конце августа развились боковые побеги; у одного — два, у другого — четыре, т. е. образовались оси второго и третьего порядка. Все растеньица, прожив до конца октября, пожелтели, начиная с нижних листьев. За время своей жизни (с мая по октябрь) на каждом побеге растения успело образоваться от 5 до 7 листьев. Все они отличались узкой пластинкой (1—1,5 мм ширины). Первые листья достигали длины 5—10 см и последние — около 30 см.

Аналогичное явление наблюдается у альфы. Трабю (111, стр. 25) пишет о ней следующее: „Первый лист выражен влагалищем, второй имеет нитевидную пластинку, следующие становятся все более широкими и длинными, но в течение первого года не превышают 18—25 см. Только к 5—6 годам листья достигают нормальной длины“.

Судя по однолетним растениям, выращенным в лаборатории, и молодым дерновинам трех- и четырехлетнего возраста, можно сказать, что у чия, так же как у альфы, листья вегетативных побегов нормальной длины (80—100 см) появляются лишь через несколько лет после прорастания семян.

На основании изучения тех молодых дерновин, которые мне приходилось встречать в природе, можно сделать вывод, что первые годы жизни молодое растение образует только вегетативные побеги. Следовательно, в первые годы дерновина переживает начальный вегетативный период развития. Продолжительность этого периода без наблюдений над опытными посевами чия точно установить трудно. Но на основании изучения молодых дерновинок и изучения развития отдельного побега у взрослой дерновины с довольно большой уверенностью можно утверждать, что конец вегетативного периода, определяющийся появлением первых генеративных побегов, наступает не раньше, чем на третий год после прорастания семян.

С появлением генеративных побегов дерновина вступает в следующий период развития, который можно назвать генеративным периодом. Первые генеративные побеги, так же как и вегетативные, отличаются небольшой высотой (40—50 см) и малым диаметром (1,5—2 мм) во втором вытянутом междоузлии. В первые годы генеративного периода в дерновине развивается небольшое количество генеративных побегов; оно увеличивается по мере развития и снова снижается ко времени старения. У молодых четырехлетних¹ дерновин с диаметром у основания² в $3,5 \times 4$ см и 5×3 см я находила по 2—3 генеративных побега одного года возникновения, которые характеризовались одинаковым цветом их соломины.

Как уже было указано при описании морфологии надземных побегов, по цвету и степени разрушения тканей нетрудно установить возраст побега. Прошлогодние вегетативные побеги сохраняют листовосоломенного цвета, поверхность междоузлий глянцевого. Главные ветки метелки у таких стеблей сохраняются. Генеративные побеги позапрошлого года, т. е. возникшие два года назад, имеют серый цвет, и поверхность их лишена уже глянцевого: от метелки сохраняется только главный стержень. Генеративные побеги, возникшие три года назад, имеют черный цвет и почти совсем разрушенную

¹ Возраст нижеописываемых дерновин приводится условно, считая, что генеративные побеги возникают на третий год.

² Здесь и ниже приводятся наименьший и наибольший поперечник оснований дерновин.

метелку. Стебли еще более ранних лет уже не сохраняют полной высоты, и их можно обнаружить только в виде остатков, сломанных на разной высоте. Таким образом, пользуясь этими признаками, можно ориентировочно определять возраст дерновин. Кроме того, так как остатки генеративных побегов, хотя бы они были обломаны, сохраняются по нескольку лет, по ним есть возможность судить, как меняется энергия образования генеративных побегов в связи с возрастом дерновины. Привожу в качестве примера описание одной дерновины, росшей в заросли, давно подвергавшейся выжиганию, на правом берегу р. Каратал, по наблюдениям 1936 г.

Размер основания дерновины 16×14 см. Генеративные побеги 1937 и 1936 гг. различаются совершенно ясно по цвету и степени разрушения, они расположены ближе к периферии. Глубже к центру располагаются более темные и в большинстве случаев уже сломанные генеративные побеги 1935 г. В самом центре торчат остатки тонких стебельков, которые, судя по степени разрушения, относятся к 1934 г. Принимая во внимание, что генеративные побеги возникают лишь на третий год жизни дерновины, можно заключить, что данная дерновина начала свое развитие не позднее 1932 г. и, следовательно, в 1936 г. переживала по крайней мере седьмой вегетационный период. Количество генеративных побегов последних лет значительно больше первого года генеративного периода, что видно из следующих данных табл. 4.

Таблица 4

Количество генеративных побегов в семилетней дерновине

1937 г.	1936 г.	1935 г.	1934 г.
18	10	7	4

Генеративные побеги последних лет (1936—1937 гг.) имели около 4 мм в диаметре и высоту около 200 см, возникшие же раньше были более короткими (70—150 см) и тонкими (около 2 мм в диаметре).

Следовательно, высота и диаметр генеративных побегов достигают своего нормального размера только через несколько лет после начала генеративного периода, примерно в семилетнем возрасте. Время с момента появления генеративных побегов до достижения ими нормальной высоты можно обозначить как первую фазу генеративного периода развития. Время, когда у дерновины вегетативные и генеративные побеги достигают своей нормальной высоты (170—200 см), можно считать началом второй фазы генеративного периода развития.

Абсолютный возраст дерновины старше семи лет определить невозможно. О нем приходится судить примерно, основываясь на размерах дерновины. Можно считать, что, чем старше дерновина, тем в общем крупнее ее размеры. Я сопоставила количество генеративных побегов в дерновинах разного размера (и, следовательно, вероятно, разного возраста), и оказалось, что с возрастом дерновины и в дальнейшем продолжается увеличение количества генеративных побегов. Так, если в описанной дерновине, имевшей размер 16×14 см, в 1937 г. образовалось 18 генеративных побегов, то в дерновинах, имевших поперечник 30×10 см и 32×15 см, насчитывалось от 37 до 40 генеративных побегов 1937 г. В еще более мощной дерновине (60×50 см), привезенной мною из предгорий Джунгарского Ала-тау

(Аксу́йский район, 1936 г.), хранящейся в лаборатории пединститута, оказалось 245 генеративных побегов с диаметром во втором вытянутом междоузлии около 4 мм, выросших за один 1936 г. Эта дерновина, как и упоминавшаяся выше, отличалась большой плотностью. Наконец, мне встречались дерновины, также крупные и плотные, имевшие до 300 генеративных побегов одного года развития. Такие плотные дерновины, которые имеют сравнительно крупный диаметр и обильное количество генеративных побегов, переживают третью фазу генеративного периода развития.

Но количество генеративных побегов продолжает увеличиваться по мере разрастания дерновины лишь до того времени, пока она остается плотной. После того как дерновина начинает распадаться на отдельные более или менее обособленные пучки, количество генеративных побегов снижается. Привожу несколько примеров дерновин с большим диаметром, но уже настолько распавшихся, что пучки их отстоят друг от друга на 10 — 15 см (эти дерновины описаны мною на Илийских массивах).

Дерновина № 1. Пробная площадка № 6, заложенная в 6 км к востоку от пос. Куликовки (близ Чилика), на равнине близ устья р. Тургеня, на суглинистой, сильно гумусированной почве, с ассоциацией ажреково-полынно-чиевой. Одна из дерновин диаметром 100 см состоит из 33 пучков. За 1937 г. эта дерновина образовала 75 генеративных побегов.

Дерновина № 2. Пробная площадка № 12, в 2,5 км к востоку от сел. Кара-джута (Чиликский район), на равнине с суглинистой, темносерой почвой и ассоциацией войниково-солянково-чиевой. Одна из дерновин диаметром 180 см состоит из 47 пучков и имеет всего 16 генеративных побегов 1937 г.

Дерновина № 3. Пробная площадка № 21, заложенная в 2 км к северо-востоку от сел. Чунджа (Уйгурский район), на слабо покатой равнине с засоленной суглинистой, темносерой почвой и сведово-тростниково-чиевой ассоциацией. Одна из дерновин диаметром 100 × 150 см, состоящая из 41 пучка, имеет только 27 генеративных побегов 1937 г. Сопоставляя эти цифры с количеством генеративных побегов в разных дерновинах, ясно видно, что образование генеративных побегов у дервин сравнительно старых, распавших на пучки, резко снижается.

Интересно отметить, что уменьшение количества генеративных побегов проходит не равномерно по всей дерновине, а подчиняется определенной закономерности — снижаясь от центра к периферии. У совершенно плотной дерновины большое количество генеративных побегов сосредоточено в периферических частях, а центр занят почти исключительно вегетативными побегами. В распавшейся дерновине количество генеративных побегов в периферических пучках больше, чем в более близких к центру. Для примера привожу подсчет генеративных побегов в пучках старой, распавшейся дерновины, диаметром 200 × 240 см, по наблюдениям на правом берегу р. Каратал, в урочище Саракамыш. Почва — суглинистая, слегка засоленная. Местоположение — переход от второй террасы к третьей. Нумерация пучков в таблице дана в направлении от периферии дерновины к ее центру (см. табл. 5).

Из приведенной табл. 5 видно, что, чем ближе к центру расположен пучок, тем он имеет меньшее количество генеративных побегов. В наиболее центральном пучке № 4 за последние три года нет ни одного генеративного побега. Из живых побегов имеются только вегетативные — в числе 5, из них один однолетний побег и, кроме того, одна почка. Таблица 5 позволяет сделать следующий вывод. В образо-

Таблица 5

**Количество генеративных побегов в пучке
в зависимости от его положения**

№	Диаметры пучков в см	Количество генеративных побегов по годам			
		1938 г.	1937 г.	1936 г.	1935 г.
1	11 × 5	4	5	7	9
2	10 × 11	—	1	3	3
3	6 × 4	—	—	2	3
4	13 × 10	—	—	—	1

вании генеративных побегов пучок № 1 переживает, в момент наблюдения, явную деградацию. Начиная с 1935 г., количество генеративных побегов неуклонно падает. То же наблюдается и в других пучках. Пучок № 1 по энергии образования генеративных побегов переживает сейчас примерно то же состояние, в котором были пучки № 2 и 3 в 1935 г.; в таком же состоянии был пучок № 4 еще раньше. Таким образом, процесс образования генеративных побегов имеет характер волны, распространяющейся от центра к периферии, вершина которой, перемещаясь в том же направлении, держится ближе к периферии дерновины. При дальнейшем нарастании дерновины часть ее, бывшая ранее сравнительно недалеко от края, ослабляет продукцию генеративных побегов и в конце концов совершенно ее прекращает. Но, с другой стороны, данные той же таблицы говорят, что в 1938 г. ни в одной части дерновины не было столь энергичного образования генеративных побегов в пучках, как, например, в 1935 г. Следовательно, генеративный процесс во всей дерновине идет на убыль. Момент уменьшения продукции генеративных побегов можно считать началом четвертой фазы генеративного периода развития.

Но со временем, вслед за уменьшением продукции генеративных побегов, в том же направлении происходит укорачивание их высоты. Этот момент можно принять за начало пятой, и последней, фазы генеративного периода развития. Эту фазу можно характеризовать как процесс деградации всей дерновины. Наиболее же характерным явлением для конечных фаз служит процесс распада дерновины на отдельные пучки. Как происходит снижение высоты генеративных побегов в пятой фазе, видно из следующих примеров.

Отдельно стоящие очень крупные и рыхлые дерновины овальной формы имели генеративные побеги различной высоты, в зависимости от их положения по отношению к центру дерновины. Самые высокие из генеративных побегов, достигающие 200 см, сосредоточивались на наиболее удаленных от центра вытянутых концах дерновины. Генеративные побеги, располагающиеся на окраинах короткого диаметра, имели высоту 150—170 см, в то время как в центральных пучках их высота была всего 80—90 см.

Постепенное снижение количества генеративных побегов доходит до полного прекращения их образования, и тогда центральные пучки состоят из одних вегетативных побегов. Далее прекращается образование и вегетативных побегов, а дерновина, начиная с центра, отмирает. Прекращением образования генеративных побегов заканчивается генеративный период, и дерновина вступает в третий период — конечный вегетативный период развития.

На правом берегу р. Каратап мне встретилась очень интересная дерновина, растущая на глинистой почве в условиях хорошего увлажнения. Диаметр ее был около 200 см. Дерновина на периферии имела кольцо генеративных побегов, а вся середина ее была заполнена желтыми отмершими и значительно наклоненными листьями. При раздвигании листьев оказалось, что центр занят плешиной, окруженной кольцом вегетативных побегов. Среди этого кольца торчали остатки генеративных побегов, выросшие в 1935 г., а быть может, и в 1934 г. Таким образом, в последние годы (1936—1938) на этом кольце возникли только вегетативные побеги.

Подобно тому как образование генеративных побегов распространялось от центра к периферии, так и здесь можно видеть, что за генеративными побегами следует волна образования вегетативных побегов, заканчивающаяся отмиранием центральной части дерновины.

В литературе не удалось найти сведений, указывающих на изменение количества генеративных побегов в связи с возрастом. Только у З. Н. Жеребиной (27, стр. 219), а также у Kirchner, Loew u. Schrötter (106, стр. 33) есть указания, что соотношение стерильных и фертильных побегов зависит от питания и возраста.

На основании моих наблюдений, можно считать, что первое время после снижения количества генеративных побегов происходит некоторое повышение образования вегетативных побегов, но в подтверждение этого я не имею достаточного количества подсчетов вегетативных побегов для отдельных дерновины. Ниже, однако, при описании заросли, будет приведен материал, подкрепляющий это предположение (см. гл. VI).

После снижения длины и количества генеративных побегов происходит снижение количества и длины вегетативных побегов. У сильно распадающейся дерновины в центральных пучках, которые уже не образуют генеративных побегов, длина листьев не превышает 40—50 см, в то время как в пучках, расположенных ближе к периферии, длина листьев вегетативных побегов достигает 80—150 см. В центральных пучках происходит не только укорачивание длины листьев, но также все больше и больше снижается образование новых вегетативных побегов, и, наконец, этот процесс прекращается совершенно.

При отмирании пучков в центре образуются сначала небольшие плешины, которые в дальнейшем увеличиваются, сливаясь в одну плешину. Эти плешины захватывают всю центральную часть дерновины, и только на периферии сохраняется кольцо живых побегов. Последние образуют так называемые „ведьмины кольца“. Такие „ведьмины кольца“ встречаются в чиевых зарослях довольно часто.

Для более ясного представления о процессе распада дерновины и отмирания ее центральной части разберем процесс постепенного распада отдельного пучка, лежащий в основе распада дерновины. Прилагаемая схема (рис. 13) изображает строение периферического пучка, взятого из дерновины, растущей на песчаной почве берега р. Каратап. На схеме изображены побеги разного возраста. Эллипсисы обозначают генеративные побеги. Наиболее старый генеративный побег отмечен черной краской и условно принимается за ось первого порядка. Судя по степени разрушения, этот генеративный побег возник в 1935 г., а почка, давшая ему начало, заложилась не позже весны 1933 г. В пазухе его второй почечной чешуи, несколько позже, возможно и на год, т. е. в 1934 г., возникла почка—ось второго порядка (на схеме—II), которая в 1936 г. образовала генеративный побег. В этом же 1934 г. возникли еще три почки, развившиеся в побеги, морфологически ни-

жные части которых вошли в состав симподиальной оси — корневища, надземные же части их превратились в генеративные побеги 1936 г. Таким образом, в один год зацвели 4 генеративных побега,

которые образовали оси разных порядков (на схеме — II, III, IV и V).

Осенью 1934 г. или весной 1935 г. закладываются оси шестого и седьмого порядков, которые в 1937 г. образовали генеративные побеги. Оси восьмого, девятого и десятого порядков, заложенные не позднее весны 1936 г., в 1938 г. образовали генеративные стебли. Оси одиннадцатого и двенадцатого порядков, заложенные не позднее весны 1937 г., в 1938 г. представлены только двухлетними вегетативными побегами. Ось тринадцатого порядка, заложенная осенью 1937 г., представлена однолетним вегетативным побегом. Эта ось в 1940 г. даст генеративный побег. Ось четырнадцатого порядка представлена почкой, которая к осени 1938 г. (материал взят весной 1938 г.) даст начало однолетнему вегетативному побегу.

Можно, казалось бы, сомневаться в том, что за один год, как это видно из схемы (рис. 13), симподий удлиняется за счет побегов четырех генераций (1936 г.). Однако анализ почек показывает, что это вполне возможно. В мае 1938 г. мне приходилось встречать почки, в которых были скрыты уже достаточно развитые почки двух следующих генераций.

Для примера опишу одну из них. Почка с предлистом длиной в 7 см только что начала прорастать (судя по цвету чешуй, она была заложена предыдущей осенью); в пазухе ее второй почечной чешуи была уже сформирована почка длиной в 5 см, с этио-

лированным предлистом, и внутри ее обнаружилась еще одна почка, не вполне сформированная, длиной в 1 см. Нет основания отрицать возможность того, что все три почки дадут в том же

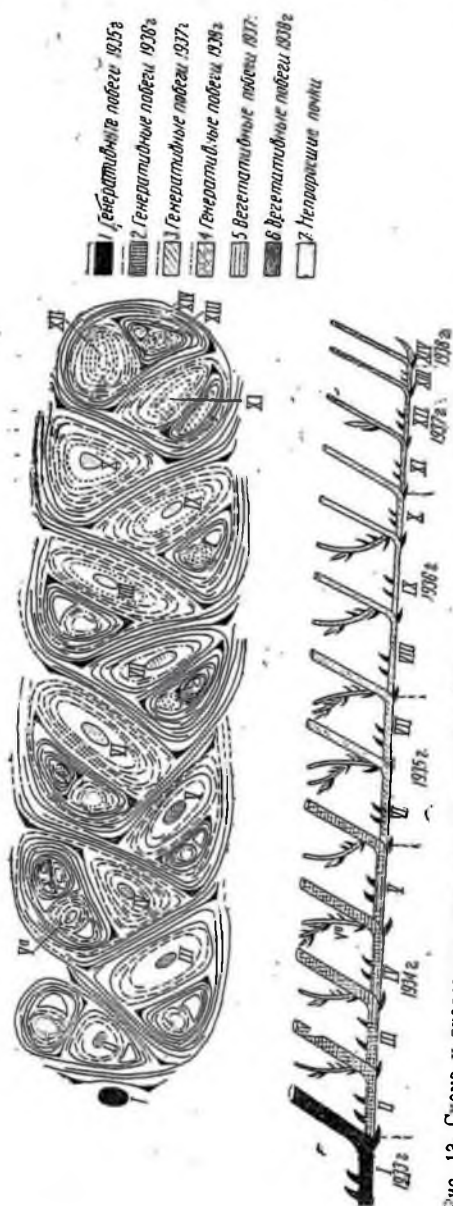


Рис. 13. Схема и диаграмма пучка члн. Римскими цифрами показаны порядки осей, внизу — годы возникновения корневищ.

1938 г. вегетативные побеги, которые в 1940 г. образуют соломины и метелки.

Каждый возникший побег, который входит в состав главной оси корневища, может, в свою очередь, давать начало боковым ветвям корневища (см. гл. IV). Так, на схеме (рис. 13) в пазухах первых листьев возникли свои боковые ветви. Дочерний побег оси четвертого порядка — ось пятого порядка (по схеме — *Va*) — даже пророс в генеративный побег, который на год моложе материнского. На диаграмме и схеме, таким образом, изображена ветвь корневища с побегами разных поколений, выросших на протяжении шести лет, начиная с 1933 г. и кончая 1938 г. Главная ось этой ветви до восьмого порядка уже мертва. Живы только побеги, образующие дочерние веточки. Жива и зеленая периферическая часть основной ветви корневища, начиная с оси восьмого порядка. На следующий (1939) год отомрут оси восьмого, девятого и десятого порядков, зато возникнут оси пятнадцатого, шестнадцатого и так далее порядков. Так происходит отмирание побегов, возникших ближе к центру и проживших уже три года, и возникновение на периферии новых. Благодаря молодым периферическим веточкам маскируются мертвые побеги, расположенные в центре, и пучок кажется зеленым. Но стоит раздвинуть побеги вдоль пучка, как можно убедиться в том, что вся его центральная часть, включая генеративный побег прошлого года, уже мертва. Благодаря долгой сохраняемости мертвых побегов не выжигавшаяся дерновина кажется плотной, и только после выжигания, когда в ней остаются побеги лишь текущего года, она становится более разреженной.

Если представить себе на нашей схеме все большее и большее разрастание главных и боковых ветвей и разрушение мертвых центральных побегов, то боковые ветви разъединятся и образуют самостоятельные пучки, которые, в свою очередь, будут продолжать расти и удаляться друг от друга.

В связи с ограниченностью жизни каждого отдельного побега сроком в три вегетационных периода уже в четырехлетней дерновинке, в ее центральной части, находим мертвые побеги первого года. При слабом развитии механических тканей в листьях молодых дерновин происходит быстрое разрушение отмерших вегетативных побегов. Поэтому молодые дерновины обычно состоят как бы из двух зеленых пучков, соответствующих двум главным ветвям корневища. Небольшая дерновинка 20×30 см, выбрасывающая уже не первый год генеративные побеги, очень плотна, но при разрезывании в ее центре можно наблюдать небольшую плешину. Дерновина постепенно накапливает из года в год все большее и большее количество мертвых побегов, которые, разрушаясь, как уже было указано, разъединяют отдельные ветви корневища, вследствие чего образуются отдельные пучки. Чем больше разрастается дерновина, тем она все более распадается. На дерновине диаметром 200×240 см заметна некоторая рыхлость. После того как были срезаны надземные побеги, обособление пучков стало ясно заметным (рис. 14). Чем больший возраст имеет дерновина, тем на большем расстоянии друг от друга находятся ее пучки. В Илийских массивах, к востоку от с. Чунджа, на площадке № 27 и др., приходилось наблюдать в менее распавшихся дерновинах расстояние между пучками в 5—10—20 см и в сильно распавшихся — до 50—70 см.

В одной и той же дерновине в центре пучки расставлены шире, чем на периферии, где они более сомкнуты. По мере распада дерновины очертания ее становятся менее отчетливыми и даже трудно

определимыми. Такая дерновина, после срезывания, имеет вид бесформенного пятна разной плотности, составленного как бы из отдельных маленьких разбросанных дерновин.

Центральные пучки дерновины, как наиболее рано возникшие, раньше и отмирают. Постепенное отмирание центральной части и образование кольца прослеживалось мною на дерновинах разной степени распада. Для примера привожу дерновину диаметром 150×120 см, описанную в урочище Кескентал (Каратал), растущую на супесчаной почве. До срезывания надземных побегов было впечатление, что дерновина округлой формы, но после срезывания обнаружилось, что она у основания имеет продолговатую форму. Центральная часть дерновины занята мелкими пучками живых побегов, на периферии же они значительно крупнее. Среди мелких пучков находится небольшая плешина, засыпанная песком, без следов

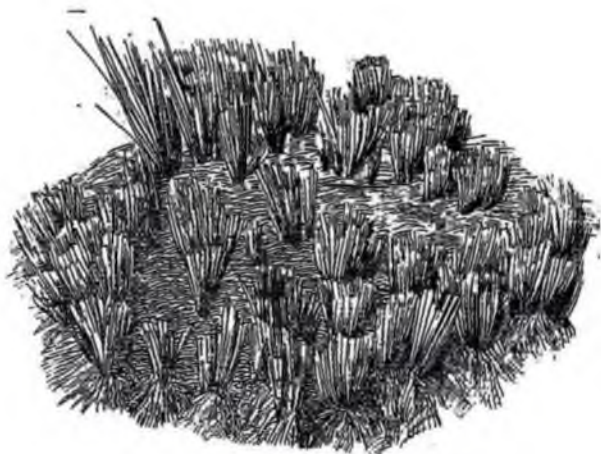


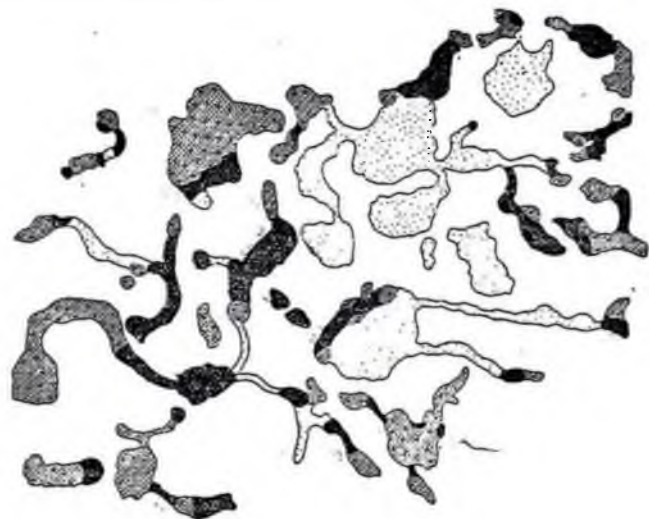
Рис. 14. Распавшаяся дерновина со срезанными надземными побегами.

побегов на поверхности. При раскапывании оказалось, что под песком погребены очень старые участки пучков, корневища которых настолько разрушены, что уже нельзя установить между ними связи. Расположение пучков описываемой дерновины изображено на схеме (рис. 15), где затушеванные места соответствуют выгоревшим участкам дерновины. Разная степень разрушения и глубина засыпания песком выгоревших участков говорят за то, что дерновина неоднократно подвергалась выжиганию. Выжженные участки, расположенные ближе к сохранившимся побегам (см. на схеме штриховку), выросшим за несколько последних лет, совсем не засыпаны, и на них ясно различаются остатки вегетативных генеративных побегов. Незаштрихованные участки на схеме соответствуют старым, сильно разрушенным и уже засыпанным песком частям корневища. Прилегающие к ним горелые участки дерновины сильно разрушены и почти засыпаны песком.

На берегу р. Каратал быстрому засыпанию способствуют почти постоянно дующие ветры, преимущественно северо-восточные. Они достигают большой силы и поднимают много песка, что мне пришлось испытать на себе. Количество песка в воздухе настолько значительно, что работать было крайне трудно. В месте описания дерновины ука-

занное направление ветра было со стороны песчаных бугров. Эти бугры и подвергались развеванию.

Отмирая, участки дерновины засыпаются все больше и больше песком, при этом погребенные участки корневища разрушаются, совершенно теряется связь между пучками, и, наконец, остается только периферическое кольцо.



-  Участки с сохранившимися побегами
-  Выжженные участки
-  Участки сильно разрушенные

Рис. 15. Схема расположения пучков разного возраста в дерновине.

Сильно разрушенная дерновина, имеющая типичное „ведьмино кольцо“, описана в урочище Саракамыш на р. Каратап. У этой дерновины совершенно потеряна связь между пучками, и в центре нельзя обнаружить даже следов старых корневищ (рис. 16).

Следует остановиться на форме дерновины. При описании проростка было указано, что на первых стадиях роста молодого растения закладываются две почки второго порядка, которые и образуют две главные ветви корневища. Позднее у трех- и четырехлетних дерновин наблюдаются над землей два зеленых пучка, последние явно доказывают двустороннее нарастание дерновины. Какого бы размера мы ни взяли плотную дерновину, в ней всегда более или менее ясно сохраняется двусторонность — дерновина имеет не круглую форму, а эллипсоидальную. Плотную дерновину всегда можно разрезать на две части, получив почти две равноценные половины. Чем дальше зашло распадение дерновины, тем более трудно уловить ее вытянутость, которую все же можно установить при срезывании и зарисовке плана расположения отдельных пучков.

Как уже было указано, распадением дерновины начинается снижение ее жизненной кривой, выражающееся в уменьшении высоты и количества генеративных, а затем и вегетативных побегов, и, нако-

неп, наступает отмирание в центре, приводящее к образованию плешины. Волна старения, начавшаяся в центре, постепенно захватывает и периферию, причем быстрее распространяется в направлении корот-

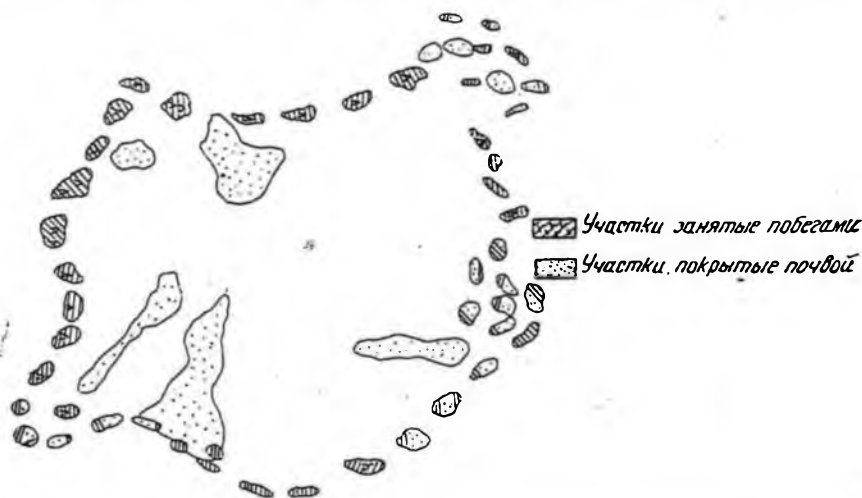


Рис. 16. Схема расположения пучков в кольцеобразной дерновине.

кого диаметра и позднее — в направлении более длинного (рис. 17).

Ко времени образования сплошной плешины в центре генеративные побеги сохраняются только на вытянутых сторонах кольца, остальная же часть его занята пучками, состоящими только из вегетативных побегов.

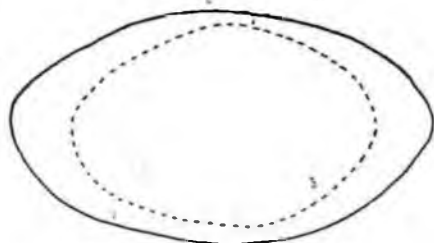


Рис. 17. Схема распространения старения дерновины чия: — граница дерновины, граница живой части дерновины.

На берегу реки Каратал, в 90 км от пос. Уштобе (вниз по течению реки), в месте, где чий мало подвергается влиянию человека, в разреженной заросли встретилась очень интересная дерновина диаметром около 1 м. Весь центр ее был занят остатками генеративных побегов, длиной около 30 см, сильно разрушенных: только по краю дерновины зеленело кольцо вегетативных побегов. Чем дальше зашел процесс старения, тем более жалкие пучки образуются

на периферии. Встречались дерновины, у которых пучки кольца имели всего один или два вегетативных побега, длина листьев которых достигала 10—15 см.

Пучки с минимальным количеством вегетативных побегов и с сильно укороченной длиной листа являются последними проявлениями жизни дерновины, которая заканчивается полным отмиранием.

Еще необходимо отметить, что с развитием и старением дерновины происходит изменение размера пучков, связанное с количеством ежегодно нарастающих побегов. В первые годы развития дерновины нарастает сравнительно небольшое количество побегов. Длинный диа-

метр пучков у трех-четырёхлетней дерновины достигает всего 2—4 см. С дальнейшим развитием ежегодное нарастание побегов увеличивается, соответственно чему увеличивается и диаметр пучков. У плотных дерновин диаметр пучков трудно измерим и хорошо поддается измерению у распавшихся дерновин. Измерение диаметра пучков проводилось на уровне среза серпом, т. е. на высоте 10 см над почвой.

Массовые измерения показали, что на первых стадиях распада дерновин пучки довольно крупны, диаметром в 10×5 см и 15×5 см. Позднее, когда старение захватывает и периферию, пучки образуются значительно мельче, достигая в диаметре 3×1 см и 2×1 см. На Илийских массивах, где происходит слабое засыпание почвой, кривая падения размеров пучков наблюдалась на одной и той же дерновине. Например, на площадке № 50, заложенной в окрестностях Кос-агач (Уйгурский район) в полынно-чирковой ассоциации, в разреженном месте заросли, росли большие, крупные дерновины с диаметром в 200×200 см, 90×80 см и 100×80 см. Средняя часть дерновины была занята крупными (10×8 см, 14×6 см и 15×7 см) пучками. В этих пучках давно отмерли побеги, и от них сохранились над почвой только остатки высотой в 6—8 см. Все эти мертвые пучки, слегка приподнятые посредине, были окружены мелкими пучками (диаметром 3×2 см и 3×1 см) с живыми побегами. Высота генеративных побегов этих пучков около 100 см, и длина листьев около 50 см. Некоторые пучки составлены из одних вегетативных побегов. Совершенно очевидно, что эти дерновины, когда-то мощные, давали ежегодно большое количество побегов, образуя крупные пучки, теперь же состарились: кольцо мелких пучков — последнее проявление жизни дерновины.

Совершенно необходимо остановиться на обычном в литературе мнении о судьбе дерновины. Считают, что дерновина, отмирая в центре, распадается на отдельные участки, которые, в свою очередь, дают начало новым дерновинам. Наиболее определенно об этом пишет Трабю (111, стр. 26), который стоит на точке зрения неограниченного вегетативного размножения: „В старых кустах, сильно разросшихся и уже пришедших в упадок, на некоторых периферических ветвях корневищ почти всегда имеется некоторое количество спящих почек, вполне хорошо сохранившихся. Весною эти почки развиваются, образуя придаточные корни, и получается новый маленький куст: листья на таких кустах длиною только 5—10 см; они остаются такими в течение трех лет и даже больше. Эти молодые дерновины легко спутать с теми, которые возникают из семян, однако, если вырвать такой куст, легко установить его связь со старым кустом, уже начавшим разрушаться. Такой способ возобновления объясняет стойкость насаждений, хищнически уничтожаемых сборщиками“. Но у Трабю нет совершенно объяснения, почему же и как старая, пришедшая в упадок дерновина вдруг начинает возобновляться и давать начало новым дерновинам.

Подобного явления в развитии дерновины чия никогда не приходилось наблюдать. Распавшаяся дерновина чия на первый взгляд также кажется состоящей из отдельных маленьких дерновин. В очень старой дерновине пучки, в связи с отмиранием корневища, фактически разъединены. Указываемые Трабю маленькие кусты, образовавшиеся из старых, пришедших в упадок дерновин с длиной листьев в 5—10 см, наблюдались и у чия. У последнего они представляют, несомненно, стадию глубокого старения. Исследование разновозрастных дерновин чия, находящихся в разной степени старения, показали, что пучки, обособившиеся вследствие распада, не образуют самостоятельных

дерновин, развивающихся дальше, а подвергаются общей для всего растения закономерности старения, которое выражается в снижении количества и высоты генеративных, а затем и вегетативных побегов и заканчиваются полным отмиранием пучка.

Исходя из этого, трудно допустить, что и у альфы, родственной чии, обособившиеся пучки могут образовывать новые дерновины.

Таким образом, можно сказать, что из обособившихся пучков чии не может образоваться новая молодая дерновина. Поэтому не возникает сомнения в том, что дерновина живет лишь определенный отрезок времени. Сколько же лет живет дерновина чии, на основании данного исследования сказать нельзя. Судя по медленному нарастанию корневища и степени его разрушения, можно предположить, что чий живет очень долго. Родственный злак — альфа, по указанию Р. Ю. Рожевиц (80, стр. 127), существует 60 лет.

Проблема продолжительности жизни растений, в частности травянистых, чрезвычайно интересная и важная, тем не менее она далеко еще не разрешена. Как известно, в основном по этому вопросу высказываются два противоположных мнения.

Растения, образующие отводки и особенно корневищные, отмирая в более старой части, разъединяют таким образом свои боковые ветви, и последние продолжают жить как самостоятельные особи, которые, в свою очередь, таким же путем могут дать начало новым экземплярам. Отсюда и делают иногда заключение, что жизнь травянистого многолетнего растения принципиально не ограничена. Ярким представителем этой точки зрения является, например, Ван-Тигем, который вполне категорично пишет (10, стр. 486): «Если многолетнее растение растет горизонтально по поверхности земли или в самой земле, или если части его, направленные вверх, отмирают с каждым летом, словом, если растение во всякое время сохраняет одни и те же отношения к почве, из которой оно почерпывает себе пищу, то оно никогда не умирает (земляника, картофель и др.)»¹. Дальше автор развивает мысль, что деревья отмирают в силу разъединения растущих верхушек и кончиков корней большим количеством мертвых тканей.

Менее решительно в защиту возможности непрерывного вегетативного размножения высказывается Velenovsky (112): «Наблюдая вегетативное размножение, можно прийти к убеждению, что растению не нужно семенное возобновление, но автор подчеркивает, что семенное возобновление заложено во всех покрытосемянных и подавление этой функции есть вторичное явление».

Но, с другой стороны, есть целый ряд данных, которые позволяют поддерживать и противоположное мнение. Так, имеются некоторые указания на ограниченную продолжительность жизни некоторых злаков, имеющих сельскохозяйственное значение (кормовое). Например, по Клингену И. Н. (33, стр. 50), Бегучеву П. П. (3, стр. 23), Иоозефовичу Л. И. (28, стр. 4), Костычеву П. (39, стр. 273), костер безостый держится в поле 5—6—7 лет после посева, и оставлять его на одном месте больше 12 лет уже не расчетливо. Более подробно об этом же растении пишет И. П. Петров (62, стр. 15).

Он указывает, что наибольшей способностью к выгонке надземных побегов костер обладает в возрасте от второго до пятого года жизни. «Упадок сил к выгонке побегов заметно начинается у него с шестого и седьмого года, и чем дольше он живет на одном месте, тем меньше образует побегов, становится реже и ниже ростом. Этим

¹ Разрядка моя. — А. П.

одряхлением пользуются другие травы, которые при случае начинают все смелее и смелее поселяться между костром безостым...". Ослабление выгонки надземных побегов Петров объясняет тем, что первые годы корневище костра настолько разрастается, что заполняет занятую им территорию, и этим миллиардам корневищ становится тесно, вследствие чего они утрачивают свою способность производить новые побеги. Однако этот же автор указывает, что в некоторых условиях, на постоянно заливаемых берегах рек, вследствие притока свежей пищи в виде наносного ила возобновляемость, повидимому, никогда не ослабевает.

О пырее И. В. Ларин (46, стр. 29) пишет: „Пырей обыкновенно господствует до пятого-шестого года жизни, а затем, в свою очередь, вытесняется мятликом“. Г. Боровиков (6) вслед за В. Р. Вильямсом (12, стр. 50) считает, что изреживание сплошной пырейной заросли, которая наступает после четвертого-пятого года, объясняется тем, что корневища пырея в первых стадиях нарастания закладываются на глубине 15 см, а с каждым годом развития они начинают закладываться все ближе к поверхности. Отмирающие корневища обогащают верхние горизонты почвы все большим количеством органического вещества, которое во время весенних и осенних дождей впитывает в себя влагу, и таким образом происходит временное обогащение водой самого верхнего горизонта почвы, что препятствует аэрации и вызывает анаэробное распадение мертвой органической массы. В связи с этим затрудняется развитие пырея даже в верхнем горизонте почвы.

О продолжительности жизни тимофеевки находим указания у А. А. Шлыкова (95, стр. 4), который пишет, что тимофеевка живет на одном месте до 10 лет, но чаще всего она выживает 5—6 лет. Во всех этих случаях речь идет об ограниченной жизни в связи с самоизреживанием насаждений.

По существу авторы, повидимому, придерживаются представления о неограниченной продолжительности жизни, так как, говоря о причине отмирания, они выдвигают на первый план не старение растений, как таковое, а тесноту, т. е. борьбу за почвенное питание. Положение же, выдвинутое Вильямсом для пойменного луга, о затрудненной аэрации при накоплении большого количества органического вещества, может быть применено только к сильно увлажняемым местобитаниям и не может быть механически перенесено в условия степи, а тем более полупустыни.

Об ограниченной жизни у плотнoderновинных злаков находим указания в работе В. А. Михеева (51, стр. 33). По Михееву, куст типца (*Festuca sulcata* Hack) живет ограниченное время, не больше 10—15 лет, а при систематическом использовании—и менее. Указанный автор отрицает вегетативное размножение у овсяницы и стоит на точке зрения необходимости семенного возобновления. Наиболее определенное мнение об ограниченной продолжительности жизни растений находим у Molisch'a (108, стр. 61), который пишет: „Как вытекает из обычных опытов и из наглядных приведенных примеров, которые заимствованы из целого ряда растений, индивидуальная продолжительность жизни в высшей степени различна, но для отдельного рода по большей части является характерной. Продолжительность жизни колеблется у различных родов растений между немногими часами и тысячелетиями“. Далее автор разбирает целый ряд причин, от которых зависит продолжительность жизни растительного организма. В качестве одной из причин он выдвигает величину растения, отмечая, что менее продолжительную жизнь находим у маленьких по размерам организмов и более продолжительную—у

более крупных. Но тут же автор указывает, что величина не всегда обуславливает продолжительность жизни. Другая причина, выдвигаемая автором со ссылкой на Weissmann'a, предопределяется обменом веществ: организмы с очень интенсивным обменом веществ имеют меньшую продолжительность жизни, чем те, у которых интенсивность обмена веществ замедлена. К последним автор относит растения, размножающиеся вегетативными органами.

В результате изучения развития дерновины чия я склоняюсь к тому, что дерновина этого злака может жить только определенный отрезок времени, в течение которого она переживает определенные не повторяющиеся фазы развития. Возможно также, что это относится и к куртинам волоснеца, развитие которых проходит сходно с развитием дерновины чия, о чем указано в моей работе.¹ Вегетативное размножение у чия выражается в отрастании новых побегов и старых корневищ и расползании их в силу одностороннего нарастания и отмирания, с другой стороны, но, распадаясь, дерновины не образуют новых дерновин, поэтому для возобновления заросли, которая живет ограниченный отрезок времени, совершенно необходимо семяное возобновление.²

Подводя итоги рассмотрению материалов по большому циклу развития чия, я прихожу к следующей схеме.

Большой цикл развития дерновины чия может быть подразделен на три периода, сменяющих друг друга во времени.

Первый период развития — начальный вегетативный — длится не меньше двух лет и характеризуется образованием только вегетативных побегов.

Второй период развития — генеративный — начинается с появления генеративных побегов, что происходит примерно на третьем году жизни дерновины, и заканчивается полным прекращением образования генеративных побегов. Этот период является наиболее длительным, его можно разделить на пять фаз.

Фаза I — начинается появлением генеративных побегов сравнительно небольшой высоты, что происходит примерно в трехлетнем возрасте дерновины.

Фаза II — генеративные и вегетативные побеги имеют нормальную высоту 200 см и более. В течение этих двух фаз количество ежегодно образующихся генеративных побегов возрастает, а также продолжает увеличиваться диаметр дерновины.

Фаза III — дерновина достигла уже крупных размеров, но остается еще плотной. Этому времени соответствует появление наибольшего количества генеративных побегов. В этой же фазе дерновина как бы достигает апогея своего развития.

Фаза IV — количество генеративных побегов начинает снижаться, но снижение высоты их еще не заметно. Дерновина перестает быть плотной и распадается на отдельные пучки. В этой фазе, повидимому, происходит некоторый подъем образования вегетативных побегов.

Фаза V — происходит сильное снижение количества и высоты генеративных побегов, что повторяют с некоторым отставанием и вегетативные побеги. Заканчивается эта фаза полным прекращением образования генеративных побегов. В этой фазе распадение дерновины выражено настолько сильно, что она состоит из совершенно обособленных пуч-

¹ А. П. Пошкурлат, Морфология и способы разрастания зарослей княжа (*Elymus angustus* Trin). Ученые записки факультета естествознания МГПИ, М., 1938 г.

² Выводы об ограниченности жизни и об общем характере развития дерновин, повидимому, хорошо согласуются с теорией циклического старения, развитой в последнее время Н. П. Кренке (41).

ксов. Наиболее старые из них — центральные — постепенно отмирают отчего в центре дерновины появляется плешина. При разрастании последний от дерновины остается только периферическое кольцо.

Третий период развития — конечный вегетативный — характеризуется появлением только вегетативных побегов. Последние с течением времени становятся все ниже, и количество их уменьшается. Заканчивается этот период полным прекращением образования вегетативных побегов, т. е. полным отмиранием дерновины.

Таким образом, каждому периоду и каждой фазе жизни чия соответствует известное морфологическое состояние дерновины. Можно сказать, что дерновина переживает период молодости, возмужалости и старости. Однако в любой дерновине генеративного периода мы найдем черты, соответствующие молодому состоянию (нарастание вегетативных побегов), черты полного развития (образование генеративных побегов) и черты старения (кольцо вегетативных побегов ближе к центру и плешину). Эти три состояния соответствуют трем основным процессам, характерным для каждого высшего растения: росту, половому размножению и смерти. Все эти процессы начинаются в центре дерновины и распространяются к периферии. Отмирание достигает растущую периферическую зону быстрее в направлении короткого диаметра эллипсоидальной дерновины чия.

VI. Образование и развитие заросли чия

Сопоставляя материалы описаний зарослей, произведенных мною на больших массивах, расположенных по берегам рек Или и Каратал, можно составить представление о процессе образования сплошной заросли и ее развитии.

Мне ни разу не приходилось встречать чиевую заросль, состоящую из одновозрастных дерновин. Поэтому приходится предположить, что заросль образуется постепенным заселением на протяжении, быть может, длительного периода времени. На территории, где впервые появился молодняк чия, в последующие годы новые растения поселяются до тех пор, пока конкуренция не станет настолько сильной, что новые всходы уже не смогут выживать. Тем временем ранее поселившиеся дерновины, старея, постепенно распадаются и, разрастаясь, все более смыкаются своими окраинами.

Выше было сказано, что мне не пришлось встретить в природе всходов чия, несмотря на то, что были обследованы заросли на больших пространствах и в разнообразных условиях. У многих авторов, писавших о чие, нет ни одного упоминания о том, что они наблюдали всходы чия. Ввиду этого мне приходилось начинать главу о развитии зарослей чия с описания молодой заросли, которая состояла из дерновин от 2 до 7—8-летнего и более возраста.

Такая заросль была обследована мною на левом берегу р. Или, близ впадения в нее р. Курты. У самой реки на солонцах, в стороне от основного массива, встретила площадь в несколько гектаров, занятая молодыми дерновинками, среди которых попадались дерновины с одними вегетативными побегами и с ясно двухсторонним нарастанием, находящиеся в начальном вегетативном периоде развития (см. стр. 131). Большинство дерновин заросли, диаметром 6×4 см и 7×3 см, имело небольшое количество тонких невысоких (100—150 см) генеративных побегов, что заставляет отнести их к генеративному периоду развития, к первой его фазе (см. стр. 131). Наряду с этими небольшими дерновинами изредка находились дерновины более крупных размеров, с большим количеством генеративных побегов, высотой 200—210 см. Даже

самые крупные из них еще совершенно плотные. Это позволяет считать, что указанные дерновины можно отнести к второй фазе генеративного периода развития (см. стр. 132).

Более старые заросли встретились на правом берегу р. Каратал. Они состояли еще из отдельных дерновин, лишь наиболее крупные из которых начинали распадаться. Для примера привожу одну из зарослей, более подробно изученную и описанную в урочище Кескентал. Заросль располагалась на пониженном месте второй террасы, на супесчаной, слегка засоленной почве. Дерновины расположены довольно разреженно, с расстоянием между ними в 2—3 м. Судя по разному диаметру и различному количеству мертвых побегов, ясно видно, что дерновины этой заросли имеют не одинаковый возраст. Самые молодые из них, выбрасывающие в течение 2—3 лет генеративные побеги, достигли уже семи- и восьмилетнего возраста.

Несмотря на сильную разреженность зарослей, более молодого подроста обнаружить не удалось. Интересно отметить, что дерновинки начальной вегетативной фазы развития встречались в этом месте только вне зарослей. Кроме описанных дерновин, в заросли встречались еще и такие, которые имели диаметр в 30×40 см и 40×60 см, очень плотные, с большим количеством генеративных побегов, т. е. переживающие вторую и третью фазы генеративного развития, но большинство дерновин имеет диаметр больше метра и явно рыхлые. На примере одной из таких дерновин было описано постепенное образование „ведьминого кольца“ (стр. 138, рис. 15). Последние дерновины уже переживают четвертую фазу генеративного периода.

В начале явного распада дерновин отношение генеративных побегов к вегетативным по весу равно 1:1.¹ С дальнейшим старением зарослей это соотношение изменяется в сторону увеличения вегетативных побегов.

Постепенное разрастание и распадение дерновины приводит к потере ими эллипсоидальной (или округленной) формы.

Пример заросли, состоящей из дерновин, сильно разросшихся и постепенно сливающихся, был описан на левом берегу р. Или. На запад от с. Узунтам (Уйгурский район), в тростниково-чиевой ассоциации, была заложена площадка № 34. До срезывания отдельные дерновины выделялись довольно четко, после того как были срезаны надземные побеги, стало совершенно невозможно сосчитать количество дерновин на площадке. Пятна мелких пучков, образованные распавшимися дерновинами, сливаются между собой. В одной части площадки пучки расположены довольно плотно, и высота генеративных побегов достигает всего 100—150 см. Колебание высоты генеративных побегов и сильное распадение дерновин указывают, что большинство дерновин этой заросли начинает переходить к пятой фазе генеративного периода развития (см. стр. 134).

Подобные заросли встречались также на правом берегу р. Каратал — в урочище Актубай. В этом урочище находится очень мощный массив чия, в несколько сот гектаров, где чий растет почти без примеси других растений. В большей части зарослей уже трудно установить отдельные дерновины.

Пример еще более старой заросли можно видеть на площадке № 35, заложеной в 5 км к востоку от с. Узунтам (левый берег р. Или), в сведово-тростниково-чиевой ассоциации. Здесь, еще до среза-

¹ Взвешивание проводилось при закладывании пробных площадок во время работы экспедиции на левом берегу р. Или. Побеги взвешивались в сухом состоянии.

ния, было трудно выделить отдельные дерновины, после же срезания надземных побегов вся площадка выглядит покрытой то скученными, то разреженными пучками. Отдельные пучки являются довольно крупными, с большим количеством побегов, выросших за последние годы. В некоторых пучках живые побеги составляют половину или третью часть всего пучка. Много пучков совершенно мертвых. В такой заросль резко меняется соотношение генеративных и вегетативных побегов за счет увеличения последних; оно составляет здесь 1:3 или 1:5.

На том же берегу р. Каратал, в урочище Кескентал, была заснята заросль, в которой дерновины уже расплзлись, потеряв свое очертание; генеративных побегов можно найти здесь немного, но высота их еще более или менее ровная, зато обильно развиты вегетативные побеги. Вероятно, данная заросль переживает конец четвертой фазы генеративного периода развития.

Сильно разросшиеся дерновины, почти потерявшие или совершенно потерявшие свою форму, образуют сплошную заросль. В долине р. Или, возле пос. Дубун (Уйгурский район), была заложена площадка № 59, на которой, после срезывания надземных побегов, были видны сливающиеся „ведьмины кольца“. Внутри дерновины большие плешины диаметром 100×100 см. Пучки мелкие и сильно расставленные. Самые крупные из них не больше 2×6 см, остальные еще мельче. Много пучков только с одними вегетативными побегами. Эта заросль безусловно переживает пятую фазу развития генеративного периода.

Заросль, зашедшая в своем старении еще дальше, встретила возле пос. Маловодного (Этбекши, Казахский район). В данной заросли заложена площадка № 4 на междуречьи р. Жарсу и второй маленькой речки неизвестного названия. Эта заросль характеризовалась сплошной разреженностью дерновин, рыхлостью пучков, малым количеством генеративных побегов и наличием между пучками больших плешин. Бросается в глаза резкое колебание высоты генеративных побегов в одной и той же дерновине, а иногда в одном и том же пучке, в пределах от 104 до 225 см. Весовое соотношение генеративных и вегетативных побегов составляло 1:4. Полная потеря правильной формы дерновины, малое количество и резкое колебание высоты генеративных побегов доказывают, что заросль уже сильно состарилась и переживает последнюю, пятую фазу развития генеративного периода (см. стр. 134).

Плешины, где участки корневищ сильно разрушены, заселяются другой растительностью; так, например, на левом берегу р. Иссык (приток р. Или) наблюдалось заселение плешины полынью (*Artemisia terrae albae* Krasch), а иногда и ковылем (*Stipa capillata* L.).

С дальнейшим старением заросли уменьшается количество генеративных побегов, и в конце концов заросль оказывается состоящей почти исключительно из одних вегетативных побегов, и только кое-где видны генеративные побеги. При дальнейшем старении и сокращении количества генеративных побегов значительно уменьшается длина листа вегетативных побегов. В Каратальских массивах встретились заросли, имевшие исключительно вегетативные побеги, листья которых достигали длины всего 20 см. Полное отсутствие генеративных побегов и наличие очень слабо развитых вегетативных побегов доказывают, что данная заросль переживает конечный вегетативный период развития (см. стр. 134). На первый взгляд такая заросль кажется состоящей из молоденьких дерновин, начинающих развиваться. Убедиться, что это не так, очень легко, выкапывая отдельные „дерновины-пучки“, так как при этом ясно видно одностороннее строение

пучков и, главное, наличие большого количества старых, сильно разрушенных корневищ. В такой заросли другая растительность довольно обильна.

В старых зарослях с разновысотными генеративными побегами поздно осенью и зимой можно было найти в метелках низких соломин цветковые чешуи с незрелыми зерновками. Это наводит на мысль, что невысокие генеративные побеги, появляющиеся в период глубокой старости дерновины, может быть, вообще не плодоносят.

Необходимо еще отметить, что поражение чия грибами, в частности ржавчиной, наблюдается больше в старых зарослях.

Изложенное выше иллюстрирует процесс развития и старения зарослей чия в целом. Определить продолжительность времени самозаживания чия и смены его зарослей другой растительностью трудно. Да, кроме того, скорость старения, конечно, зависит в значительной степени от места обитания и от метеорологических условий.

Отдельные стадии развития и смену растительности чиевой заросли можно было наблюдать в связи с изменением рельефа в долине р. Каратал.

Река Каратал является второй по мощности после р. Или водной артерией Балхашского бассейна. Свое начало она берет от снежных вершин и ледников северных склонов Джунгарского Ала-тау. Долина р. Каратал, по выходе из гор, имеет три хорошо выраженных террасы.

Первая терраса в основном занята древесной растительностью — тугаями, состоящими из ив (*Salix alba* L., *Salix turanica* Nas), турангии (*Populus euphratica* Oliv) и джиды (*Elaeagnus angustifolia* L.), что придает извилистым берегам живописный вид. Летом тугай образуют зеленый бордюр вдоль реки, осенью же они черной лентой обрисовывают извилистый путь реки, направленный к оз. Балхаш. Наибольшее распространение древесная тугайная растительность имеет в урочищах Кескентал и Саракамыш. Среди древесной тугайной растительности встречаются кустарники: жимолость (*Lonicera tatarica* L.), шиповник (*Rosa laxa* Betz); попадается кендырь (*Apocynum lancifolium* Russ.), а также ежевика (*Rubus caesius* L.). Из травянистой растительности — лютик (*Ranunculus chinensis* Bge) и, цепляясь за ветки упавших деревьев, подымает свой хилый стебель спаржа, которой здесь три вида (*Asparagus neglectus* Kar. et Kir., *Asparagus purpurascens* M. B., *Asparagus induricensis* Blume), изредка хвощ (*Equisetum ramosissimum* Desf.). Часть поймы, свободная от древесной растительности, занята пойменными лугами, где в основном господствует солодка (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.), а также войник (*Calamagrostis pseudophragmites* Hall. f. Koeler). Пониженные открытые места этой террасы заняты тростниками (*Phragmites communis* (L.) Trin), которые достигают 3—4 м в высоту. В таких местах после разлива реки застаивается вода, образуя озера.

Основная растительность второй террасы — чиево-джингиловые заросли. С. А. Никитин, для Кангайского района (57, стр. 16), делит их на три группы. 1) По наиболее пониженным, лучше увлажняемым участкам наблюдается ассоциация чия с луговыми злаками и разнотравием. 2) В типичных, средних условиях второй террасы, на темных луговых солонцеватых почвах, распространены ассоциации: чиево-джингиловая, чиево-кижиковская, чиево-попынная. 3) На засоленных почвах и на солончаках встречаются ассоциации: чиево-джингиловая, чиево-ажрековская, чиево-солянковая и др. На залежах встречаются группировки чия с софорой и додарцией. Чиевые заросли на второй террасе образуют желтую полосу, то сужающуюся, то расширяющуюся вдоль

извилистого русла реки, уходящую вместе с рекой к оз. Балхаш. Полоса чиевой растительности иногда прерывается пойменной растительностью или тростником.

Характерной растительностью третьей террасы являются полынно-солянковые группировки.

С террасами рек связана не только растительность, но и разная степень старения чиевых дерновинов.

В урочище Саракамыш мне удалось описать разные степени чия, связанные с рельефом. На первой террасе, в более возвышенной ее части, ближе ко второй террасе, находим отдельные, но уже крупные дерновины чия с диаметром у основания 20—40 см. В центре таких дерновинов плещина еще не обнаруживается. Высота генеративных побегов 230 см, длина листьев вегетативных побегов достигает 110 см. В одной дерновине генеративных побегов, возникших за один год, содержится от 74 до 185 штук.

Следовательно, описываемые дерновины первой террасы переживают вторую и третью фазы генеративного периода развития.

На второй террасе, ближе к первой, в небольшом понижении, наблюдаем сильно расползшиеся дерновины в диаметре 200×200 см. Отдельные дерновины имеют форму эллипсиса скольцом более густых и высоких побегов на периферии, центр же занят разреженными пучками. В вытянутых концах длинного диаметра дерновины генеративные побеги достигают до 200 см, генеративные побеги периферических пучков более короткого диаметра имеют 150 см, а центральных пучков — всего 80—90 см. Такие сильно распадавшиеся на отдельные пучки дерновины, переживающие четвертую фазу генеративного периода развития, являются переходной ступенью от отдельных дерновинов к сплошным зарослям.

Более широкая возвышенная часть второй террасы занята пучково-рассеянной чиевой зарослью. При первом взгляде на такую заросль создается впечатление, что она состоит из отдельных маленьких дерновинок, но при выкапывании обнаруживается у основания большое количество остатков старых побегов и корневищ. Генеративные побеги в этой заросли очень редки, высота подавляющего большинства побегов достигает 100 см. Бросается в глаза разновысотность генеративных побегов в одном и том же пучке. Колебание высоты проходит в пределах от 80 до 130 см. Большие участки зарослей заняты только вегетативными побегами, длина листа у которых всего 20—30 см.

Эта заросль имеет все признаки старения, она переживает пятую фазу генеративного периода развития, а местами перешла уже в третий и последний период развития.

Через некоторое время чий уступит свое место полыни и солянкам, а отдельные дерновины первой террасы сольются в сплошную заросль, — постепенная смена растительности, связанная с изменением увлажнения реки или сильным ее обмелением. При резком снижении грунтовых вод чий, строго приуроченный к грунтовым водам определенной глубины, начинает отмирать. В этом случае отмирание происходит не постепенно, не путем медленного старения, а катастрофически быстро. Отмирает целиком вся дерновина в той стадии старения, в которой застал ее момент резкого снижения грунтовых вод.

На правом берегу р. Каратал, в урочище Каскентал, и в других урочищах, расположенных ниже по течению реки, меня поразило кладбище чиевых зарослей. На более возвышенных местах второй террасы уныло торчали темносерые отдельные мертвые дерновины чия. Только некоторые из них имели небольшое количество живых вегетативных побегов.

Мертвые дерновины чия встретились на такрыном пятне. Некоторые из этих дерновин отмерли давно, и над поверхностью почвы возвышается мертвая кочка, обвеваемая ветрами. По обнаженному от почвы ветром корневищу можно было проследить, как шло его ветвление; одна из дерновин, у которой еще сохранились надземные побеги, была зарисована. Дерновина сильно вытянута и имеет размер 140×65 см. В большей части ее надземные побеги уже разрушены, из сохранившихся надземных побегов живых, выросших в 1937 и 1938 гг., всего 16 шт. Среди редких мертвых чиевых дерновин прекрасно себя чувствуют только подушки (*Camporosma*). Для выяснения причины отмирания в описываемом месте была выкопана яма. Оказалось, что в данном месте грунтовая вода находится на большой глубине.

Суммируя все выше сказанное, приходим к следующим выводам.

1. Новое место заселяется чием до тех пор, пока конкуренция корневых систем не сделает невозможным выживание семян.

2. Плотные дерновины, достигшие определенного возраста, разрастаясь, распадаются на отдельные пучки и сливаются окраинами, теряя свою форму — обособленность и образуют сплошную заросль.

3. Генеративные и вегетативные побеги в заросли, находящейся в начальной стадии, образуют приблизительно одинаковую массу (сухой вес).

4. По мере старения заросли весовое соотношение генеративных и вегетативных побегов меняется за счет увеличения последних.

5. При этом, с увеличением числа вегетативных побегов, начинается резкое колебание высоты генеративных побегов в одной и той же дерновине и даже в одном и том же пучке, что соответствует пятой фазе генеративного периода развития.

6. Дальнейшее старение выражается в полном или почти полном исчезновении генеративных побегов, а также в уменьшении длины и количества вегетативных побегов в пучках. Заросль, как и дерновина, заканчивает свой жизненный цикл конечным вегетативным периодом развития. К этому времени происходит обильное внедрение в заросль чия и других растений.

VII. Выводы

I. Злак чий (*Lasiagrostis splendens* Kunth) имеет большое практическое значение, особенно как сырье для бумажной промышленности. При массовом использовании зарослей чия возникает необходимость изучения биологии и развития его дерновины.

II. Автором детально изучены строение дерновины чия и ее развитие на материале, собранном в результате трех поездок в Казахстан в 1936—1938 гг.

III. Надземные побеги чия развиваются интравагинально, но между предистом и первым ассимилирующим листом образуется ряд низовых листьев. Строение надземного побега, следовательно, такое, как у экстровагинальных злаков. Обычная продолжительность жизни побега — 3 года. Первые два года побег образует только листья, а на третий год возникает метелка. Только небольшая часть побегов и на третий год не развивает метелок.

Эти вегетативные побеги, как и генеративные, в конце третьего года обычно отмирают. Процесс отмирания тканей побега начинается с момента прорастания и выражается сначала отмиранием почечных чешуй; затем количество ежегодно отмирающих тканей увеличивается и заканчивается полным отмиранием всей надземной части.

IV. Установлено, что ветвление корневища чия происходит по симподиальному типу. Ветви корневища удлиняются за счет побега, развившегося из морфологически нижней почки, т. е. почки, возникшей в пазухе второй почечной чешуи. Эта почка бывает наилучше развитой. Начало боковым ветвям дают почки, возникшие в пазухах первых листьев. По мере нарастания корневища по периферии происходит отмирание его центральных, более старых частей. Вследствие этого дерновина постепенно распадается на обособленные участки-пучки.

V. Большой цикл развития чия — жизнь дерновины в целом — можно подразделить на три периода:

1. Начальный вегетативный период, длящийся не меньше двух лет, в течение которого растение образует лишь вегетативные побеги. Дерновина характеризуется плотностью и небольшим поперечником.

2. Генеративный период, начинающийся появлением первых генеративных побегов и заканчивающийся прекращением образования метелок. Этот наиболее длительный период можно подразделить на пять фаз. Последовательное прохождение этих фаз соответствует сначала нарастанию, а затем угасанию генеративной деятельности растения. Дерновина достигает больших размеров. В начальных фазах она сохраняет еще плотное сложение, но к концу периода начинается распадение ее на пучки.

3. Конечный вегетативный период отличается образованием только вегетативных побегов, количество и длина которых постепенно падают. Дерновина в это время не имеет живых побегов в центре; сохраняются только периферические пучки вегетативных побегов.

VI. Пучки, возникшие в результате распада дерновины, не могут стать центрами образования новых дерновин. Наоборот, они продолжают стареть и отмирать. Продолжительность жизни особи чия, следовательно, ограничена.

VII. Можно отличать две крайние формы зарослей чия: дерновинную и сплошную, с рядом переходов между ними. Сплошная заросль возникает в результате разрастания и распада дерновины на пучки. В типе строения заросли отражается ее возраст. Дерновинные заросли относительно молоды, сплошные переживают период старости и угасают. По мере старения заросли чия сменяются полынно-солянковой растительностью.

VIII. Семенное возобновление чия наблюдается крайне редко и приурочено к хорошо увлажняемым местам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболит Р. И. и Советкина М. М., Горные пастбища Таласо-Сусамырского района Киргизской АССР, Изд. Академии Наук, вып. 27, Л., 1930.
2. Аксентьев В. Н., О росте надземных органов пшеницы, Ботанический журнал СССР, т. 21, № 2, Л., 1936.
3. Бегучев П. П. проф., доц. Андреев Н. Г. и ассистент Лукьянов Н. Н., Многолетние кормовые растения, Сталинград, 1934.
4. Бекрашева А. Г., Отчет о работе илийского отряда Казахстанской экспедиции АН СССР в 1937—1938 гг. (Рукопись, хранящаяся в библиотеке СОПСА АН СССР), 1938.
5. Благовещенский В. И., К вопросу о скрытом росте злаков. Критические дни жизни колоса, Журнал Русского ботанического общества, т. 12, вып. 1—2, Л., 1937.
6. Боровиков Г., Пырейные залежи, Вознесенская с.-х. опытная станция, вып. 1, Одесса, 1924.
7. Борщов И. М., Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края, стр. 181, СПб., 1865.
8. Буш Е. А., О белоусе и белоусниках, Советская ботаника, № 2, Л., 1937.
9. Бушницкий Г., Природные условия роста чия и возможность введения его в культуру, Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. II, Л., 1924.
10. Вай-Тигем, Общая ботаника (морфология, анатомия и физиология растений), М., 1895.
11. Вильямс В. Р., Общее земледелие с основами почвоведения, Изд. 2-е, Сельхозгиз, 1931.
12. Вильямс В. Р., Луговое хозяйство и кормовая площадь, М., 1933.
13. Высоцкий Г., Ергеня, Тр. по прикл. бот., октябрь—ноябрь, 1915.
14. Высоцкий Г., О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления и прорастания (УССР НКЗС, Сельско-господарчий науковий к-т України, Ботанична секція), Харьков, 1926.
15. Высоцкий Г., О моноподальных корневищных травах, Тр. по приклад. бот. и сел., т. 13, вып. 3, 1922—1923.
16. Выходцев И. В., К организации искусственных и улучшению естественных сенокосов и пастбищ Кирг. АССР (Тянь-Шань и Памиро-Алай), Тр. Киргизского научно-исследовательского института животноводства, вып. 2, Фрунзе, 1936.
17. Выходцев И. В., Главнейшие дикорастущие кормовые и вредные в кормах растения Кирг. АССР, Фрунзе, 1934.
18. Гаммерман А. Ф., Некрасова В. Л., Палибин И. В., Новое растительное сырье для щеточного производства, Советская ботаника, № 3—4, 1933.
19. Гейдеман Т., Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений, Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, под ред. Гросгейм, вып. 4, Баку, 1931.
20. Гизнеф Богдановская И. Д., К вопросам о сеянном возобновлении в луговых сообществах, Зап. Ленинградского с.-х. и-та, т. III, 1926.
21. Дарвин Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии, Иллюстр. собр. сочинений, т. 6—7, изд. Лепковского, М., 1909.
22. Дубянский В. А., Чий как сырье для бумажной промышленности, Народное хозяйство Казахстана, июль—август, 7—8, Алма-Ата, 1930.
23. Дубянский В. А., Новые виды дикорастущего сырья для местной промышленности среднеазиатских республик, Тр. 1-й Узбекстанской научно-исследовательской конференции, Ташкент, 1937.
24. Дубянский В. А., Новые виды бумажного сырья. Вопросы третьей пятилетки. Газета „Лесная промышленность“ от 19 мая 1937 г., № 84 (1313).
25. Дубянский В. А., Докладная записка о результатах по обследованию зарослей чия в целях учета его запаса в долине реки Или и районах, прилегающих к Туркесбу, в Ала-Атинском округе Семиречья. (Рукопись, хранящаяся в архиве ЦНИИБ), М., 1930.
26. Дубянский В. А., Отчет о работах, проведенных Казахстанской экспедицией Научно-исследовательского института ботаники МГУ по договору с которой

Россебсумснаббита Лесобумажного управления НКЛП РСФСР. (Рукопись, хранящаяся в архиве НИИБ), М., 1936.

27. Жеребина Э. Н., Опыт ботанико-агрономического изучения костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) Тр. по прикл. бот., ген., сел., т. XXV, в. 2, Л., 1931.
28. Иозефович Л. И., Костер безостый, Изд. „Новая деревня“, 1929.
29. Казакевич Л. И., Материалы к биологии растений Юго-востока России. (Оттиск из изд. Саратовской обл. опытной станции, т. III, вып. 23, 1921).
30. Келлер Б. А., Очерк растительности „Кальджирской долины“, Тр. Почв.-ботан. экспед. ботанико-географ. исслед. в Зайсанском уезде, ч. 2, вып. 10, СПб., 1911.
31. Келлер Б. А., Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области, Тр. Почв.-ботан. экспед., вып. 10, ч. 2, Казань, 1911.
32. Кернер А., Жизнь растений, ч. 2, стр. 56, СПб., 1890.
33. Клинген И. Н., Костер безостый (монография), Изд. 2-е, 1914.
34. Козлов П. К., По Монголии до границ Тибета, СПб. вып. русск. географ. о-во, т. X, вып. 2, 1905. В серии Монголии и Кам. Тр. экспедиции вып. русск. географ. о-ва, совершенной в 1899—1901 гг. под руководством Козлова, т. I, ч. 1.
35. Козлов П. К. От Са-Чжоу до Зайсана. Последние шаги экспедиции В. И. Роборовского, Изв. вып. русск. географ. о-ва, т. 32, вып. 4, 1896.
36. Колесник И. Д., Увеличение долговечности вегетативно размножаемых древесных растений, Сб. „Выведение новых сортов растений на основе развития“, М.—Л., 1937.
37. Калмыкова А. А., Об облигатно-корневищных и факультативно-корневищных растениях, Бот. журнал СССР, т. 20, № 4, 1935.
38. Коровик Е. П., Растительность Средней Азии, Москва — Ташкент, 1934.
39. Костычев П., Возделывание важнейших кормовых трав и сохранение их урожая, СПб., 1886.
40. Краснов А. И., Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня, Зап. РГО, т. XIX, СПб., 1888.
41. Кренке Н. П., Теория циклического старения и омоложения растений, Сельхозгиз, 1940.
42. Кривницкий А. И., Отчет по полевым работам ботаники по сырому. (Рукопись, хранящаяся в архиве НИИБ), М., 1936.
43. Крылов П., Степи западной части Томск. губ., Тр. Почв.-ботан. экспед., Ботанико-географ. исслед. в 1913 г., вып. I, 1914.
44. Кузнецов И. В., Растительность Канского у. Енисейской губ., Предв. отчет о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1911 г., под ред. Флорова, II, 1912.
45. Лавренко Е., Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижне-Днепровских песков, Проблемы растениеводстваского освоения пустынь, вып. 3, Л., 1935.
46. Ларин И. В., Кормовые угодья и основы кормодобыwania в молочно-кормовой зоне Западной Сибири, Омск, 1933.
47. Лемаш Э. и Ахеле И., Физиология прорастания семян злаков, М.—Л., 1936.
48. Липшиц С. Ю., Растительность Чулацкого плато и Джунгарских ворот, Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, т. XL, вып. 1—2, М., 1931.
49. Михайлова В., Чий, его географическое распространение и экология. (Рукописная работа, хранящаяся на Кафедре геоботаники МГУ), 1935.
50. Михеев В. А., О рациональном использовании естественных и искусственных пастбищ в зоне сухой степи по исследованиям Оренбургского научно-исслед. ин-та мясного скотоводства в 1931 г. в Орском мясовоховоде № 8, Проблемы мясного скотоводства, вып. 3, Москва — Самара, 1933.
51. Михеев В. А., Биологические особенности и сельскохозяйственное значение волжского костра, Проблемы мясного скотоводства, вып. 3, 1933.
52. Моршак М. Я., Перспективы использования новых видов сырья в бумажной промышленности в СССР, Матер. Центр. науч.-исслед. ин-та бумажн. промышл., вып. 23—24, М.—Л., 1937.
53. Неуструев С., Почвенно-географический очерк Чимкентского уезда Сыр-Дарьинской области, Тр. Почв.-бот. экспед. по исслед. колонизационных районов Азиатской России, ч. I, вып. 7, 1908 г.
54. Никитин С. А., Пески западного Прибалхашья, Работа пустынной секции Почвенного ин-та, М.—Л., 1935 г.
55. Никитин С. А., Исследование кендыря в Нижне-Илийском районе, Тр. Ин-та ново-луганого сырья, М., 1933.
56. Никитин С. А., Геоботанический очерк средней части Прибалхашья между р. Иле и Каратаем в связи с характеристикой кормов этого района, Каз., АзМА-Ат., 1930.
57. Никитин С. А., Почвы и растительность Кангайского района в низовьях реки Каратай (Рукопись), 1932 г.
58. Павлов Н. В., Комплексные степи и пустыни Карсакпал, М., 1931.
59. Пачоский И. К., Описание растительности Херсонской губ., ч. I, Степи Херсонской губ., 1917.
60. Пачоский И. К., Морфология растений, ч. I, Херсон, 1920.

61. Пачоский И. К. и Лебедев Н. И., Результаты исследования сорно-полевой растительности на Аджарской с-х. опытной станции, Херсон, 1916.
62. Петров И. П., Костер безостый (*Bromis inermis* Leys.), Монография, М., 1913.
63. Петров М. П., Корневая система растений песчаной пустыни Каракумы, их распределение и взаимоотношение в связи с экологическими условиями, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Серия 1, № 1, 1933.
64. Петров М. П., Экологический очерк Репетекского песч. пуст. запов. в юго-востоке Каракумах, Проблемы растеневодческого освоения пустынь, вып. 4, Л., 1935.
65. Победимова Е. Г., Растительность центральной части Монгольского Алтая, Тр. Монгольской комиссии, № 19, Изд. АН СССР, М. — Л., 1935.
66. Победимова Е. Г., Реконгноспировочные ботанические исследования в юго-восточной Монголии, Тр. Монгольской комиссии, № 9, изд. АН СССР, Л., 1933.
67. Потанин Г. И., Тунгуско-Тибетская окраина Китая и Центральная Монголия, т. 1, СПб., 1893.
68. Пошкурлат А. П., Морфология чая и способы нарастания его дерновины. Отчет о работе Казахской экспедиции МГУ за 1936 г. (Рукопись, хранящаяся в архиве НИИБ), 1936.
69. Пржевальский Н. М., От Кяхты на истоки Желтой реки. Исследования северной окраины Тибета, СПб., 1888.
70. Пржевальский Н. М., Из Зайсана через Хами и на верховье Желтой реки, СПб., 1885.
71. Прянишников Д. Н. и Якишин И. В., Растения полевой культуры, Частное земледелие, Изд. 9-е, М., 1936.
72. Пташицкий М. Н., Бассейн реки Или, Предв. отчет о бот. исслед. в Сиб. и Туркестане, под ред. Флерова, 1908 г., СПб., 1909.
73. Пташицкий М. Н., Растительность среднего течения реки Или (уезды Джаркентский, часть Верненского и Копальского Семипалатинской обл.), Тр. Почв.-ботан. экспед., ч. 2, Бот. исслед. 1908 г., вып. 8, СПб., 1910.
74. Пташицкий М. Н., Растительность бассейна нижнего течения р. Или в пределах Верненского у. Семипалатинской обл., Тр. Почв.-ботан. экспед. по исслед. колонизационных районов Азиатской России, ч. 2, Бот. исслед. в 1909 г., под ред. В. А. Флерова, вып. 8, СПб., 1913.
75. Радкевич О. Н. и Шубина Л. Н., Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бет-Пак-Дала, Ташкент, 1935.
76. Раменский Л. Г., Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, М., 1938.
77. Роборовский В. И., Тр. экспедиции Русского географического о-ва по Центр. Азии, совершенной в 1893—1895 гг., ч. 1, СПб., 1900.
78. Розенбергер И. А., Новые виды сырья, Спутник рабочего-бумажника, М. — Л., 1931.
79. Рожевиц Р. Ю., Знаки, Л., 1937.
80. Рожевиц Р. Ю., Альфа или эспарто, Советская ботаника, № 1, 1936.
81. Сапожников В. В. и Шишкин Б. К., Растительность Зайсанского у., Томск, 1918.
82. Сапожников В. В., Очерки Семиречья, ч. 1, Томск, 1904.
83. Сапожников В. В., Очерки Семиречья, ч. 2, Джунгарский Ала-тау и одна экскурсия в Зайлийском Ала-тау, Томск, 1906.
84. Седельников А. П., Озеро Зайсан, Записки Зап.-Сиб. отд. имп. русск. географ. о-ва, кн. 35, 1909.
85. Смельов С. П., Вегетативное возобновление луговых злаков, Ботанический журнал СССР, т. 22, вып. 3, М. — Л., 1937.
86. Смельов С. П., Динамика запасных пластических веществ у луговых трав, Химизация социалистического земледелия, № 5, 1937.
87. Смирнов П. А., Таблицы для определения ковылей, М., 1927.
88. Смирнов П. А., Ковыли юго-востока, Тр. Главн. бот. сада, т. 41, 1927.
89. Токунова А. Л., К морфологии, биологии и экологии *Festuca varietae* Haenke, Ботанический журнал СССР, т. 23, вып. 3, 1938.
90. Федченко В. А., Растительность Туркестана, II, 1915.
91. Филатов Ф. И. и Колесник И. Д., Пути увеличения долголетия урожайности плодовых в свете стадийного развития, Плодоовощное хозяйство, № 5, 1936.
92. Филатов Ф. И. и Колесник И. Д., Долголетие и урожайность наших садов, Яровизация, № 1—4, Москва — Одесса, 1936.
93. Флора СССР, т. II, под ред. Комарова, Л., 1934.
94. Шалыт М. С., Корневая система растений в основных и почвенных типах Украины, Ботанический журнал СССР, № 4, 1935.
95. Шлыков А. А., Разведение тимофеевки и ковра безостого на семена, М., 1922.
96. Шенников А. П. и Борогынская Е. П., Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ, Ж. Русск. ботан. о-ва, т. 6, 1923, т. 9, 1924.
97. Штреккер В., Луговые злаки, 1931.
98. Шипчинский И. В., Пастбища вдоль среднего и верхнего течения р. Каратал, Изв. Б. С., т. XXIX, вып. 5—6, 1930.

99. Цицин Н. В., Проблема озимых многолетних пшениц, Пырейно-пшеничные гибриды, Омск, 1933.
100. Янишевский Д. Е., К биологии *Poa bulbosa* L., Изв. Саратовского ун-та, т. 3, вып. 3, 1912.
101. Янишевский Д. Е., К характеристике осок засушливых областей Союза ССР, Советская ботаника, № 4, М. — Л., 1937.
102. Arber A., The Gramineae, 1934.
103. Engler A. u. Prantl K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil II, Abt. 2. Leipzig, 1877.
104. Goebel K., Organographie der Pflanzen, Jena, 1933.
105. Hackel E., Monographia festucarum europearum, Kassel und Berlin, 1882.
106. Kirchner O., Loew E. u. Schrötter G., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen. Mitteleuropas. Gramineae, Stuttgart, 1914.
107. Lotsy I. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Jena, 1911.
108. Molisch H., Die Lebensdauer der Pflanzen, Jena, 1929.
109. Pax F., Allgemeine Morphologie der Pflanzen, Stuttgart, 1890.
110. Raunkiaer C., The life forms of plants and statistical plant Geography, Oxford, 1934.
111. Traubert L., Étude sur L'halfa (*Stipa tenacissima* L.), Alger, 1859.
112. Velenovsky I., Vergleichend: Morphologie der Pflanzen, Teil II, Praga, 1907.

BAU UND ENTWICKLUNG DES RASENS VON *LASIAGROSTIS* *SPLENDENS*

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser hat den Bau und die Entwicklung des Rasens von *Lasiagrostis splendens* untersucht. Auf Grund eingehender morphologischer Analyse ganzer Rasens und einzelner Triebe von *Lasiagrostis splendens* im Felde und im Laboratorium kam der Verfasser zu folgenden Ergebnissen:

I. Die oberirdischen Triebe von *Lasiagrostis splendens* entwickeln sich intravaginal, aber zwischen dem Vorblatt und dem ersten assimilierenden Blatt bildet sich eine Reihe von Niederblättern. Der Bau des oberirdischen Triebes ist folglich derselbe wie bei den extravaginalen Gramineen. Die Lebensdauer des Triebes beträgt gewöhnlich drei Jahre. Die ersten zwei Jahre bildet der Trieb nur Blätter, im dritten Jahre entsteht eine Rispe. Nur ein geringer Teil der Triebe bildet auch im dritten Jahre keine Rispen und bleibt vegetativ. Die vegetativen Triebe wie auch die generativen sterben am Ende des dritten Jahres ab. Der Vorgang des Absterbens der Gewebe des Triebes beginnt von Zeitpunkt des Austreibens und besteht zuerst im Absterben der Knospenschuppen, sodann der Vorgang findet seinen Abschluss im vollständigen Absterben aller oberirdischen Teile.

II. Es wurde festgestellt, dass die Verzweigung der *Lasiagrostis splendens* nach dem sympodialen Typus vor sich geht. Die Zweige des Wurzelstockes verlängern sich auf Kosten des Triebes, der sich aus der morphologisch unteren Knospe entwickelt hat, d. h. aus der Knospe, welche in der Achsel der zweiten Knospenschuppe entstanden ist. Diese Knospe erscheint am besten entwickelt. Die Seitenzweige bilden sich aus den Knospen, die in den Achseln der ersten Blätter entstehen. Mit dem Wachsen des Wurzelstockes nach der Peripherie findet ein Absterben seiner zentralen älteren Teile statt. Infolgedessen zerfällt der Rasen allmählich in von einander abgesonderte Büschel.

III. Der grosse Entwicklungszyklus von *Lasiagrostis splendens* — das Leben des Rasens als Ganzes — kan in drei Perioden eingeteilt werden:

1. Die vegetative Anfangsperiode, die nicht weniger als zwei Jahre dauert, während welchen die Pflanze nur vegetative Triebe bildet. Der Rasen ist durch Dichte und geringen Durchmesser charakterisiert.

2. Die generative Periode, die mit dem Erscheinen der ersten generativen Triebe beginnt und mit Aufhören der Bildung von Rispen ihren Abschluss findet. Diese am längsten dauernde Periode kann man in fünf Phasen einteilen. Dem Durchlaufen dieser Phasen entspricht zuerst ein Anwachsen und dann ein Ablöschen der generativen Tätigkeit der Pflanzen. Der Rasen erreicht grosse Dimensionen. In den ersten Phasen behält er noch seinen dichten Bau, aber am Schluss der Periode beginnt sein Zerfall in Büscheln.

3. Die vegetative Abschlussperiode zeichnet sich durch Bildung von nur vegetativen Trieben aus, deren Anzahl und Länge allmählich abnimmt. Der Rasen weist während dieser Zeit keine lebende Triebe im Zentrum auf; es bleiben nur die peripheren Büschel der vegetativen Triebe erhalten.

IV. Büschel, welche beim Zerfall des Rasens entstehen, können nicht den Ausgangspunkt zur Bildung neuer Rasen bilden. Sie altern im Gegenteil noch mehr und sterben ab. Die Lebensdauer eines Individuums von *Lasiagrostis splendens* ist folglich begrenzt.

V. Man kann zwei extreme Wuchsformen von Beständen von *Lasiagrostis splendens* unterscheiden: die rasenförmige und die dichte mit einer Reihe von Uebergängen zwischen ihnen. Die dichte Wuchsform entsteht als Folge des Auswachsens und Zerfalls der Rasen in Büschel—im Typus der Wuchsform drückt sich ihr Alter aus. Die rasenförmige Wuchsform ist relativ jung, die dichte Wuchsform kennzeichnet die Altersperiode. Mit dem Altern wird der Rasen von *Lasiagrostis splendens* durch Beständen von Wermut—Halophytenvegetation ersetzt.

VI. Die Neubildung von *Lasiagrostis splendens* durch Samen wird äusserst selten beobachtet und findet nur in feuchten Gegenden statt.

Laboratorium für Morphologie und Systematik der
Pflanzen des Staatlichen Pädagogischen Institutes, Moskau.
