

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVI

6

И Ю Н Ъ

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА
ПОКАЗАТЕЛЬНОГО КАВКАЗСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА

Инв. № _____



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1961

ЛЕНИНГРАД

Е. Е. Гогина

К БИОМОРФОЛОГИИ *FESTUCA VARIA* HAENKE

С 5 рисунками

(Получено 1 III 1960)

Луга с господством овсяницы пестрой широко распространены в высокогорных районах Кавказа, однако вследствие низкого кормового достоинства этого вида их хозяйственная ценность крайне невысока. Разработка мер по улучшению пестроовсянных лугов должна основываться на знании их жизни, для чего необходимо детальное изучение биологии и морфологии важнейших видов, в первую очередь вида-эдификатора — *Festuca varia* Haenke.

Овсянице пестрой посвящена довольно обширная литература, в которой высказываются различные, зачастую взаимоисключающие точки зрения как относительно происхождения формации *Festuceta varia*, так и относительно морфологических особенностей самого эдификатора. Некоторые авторы (Ярошенко, 1930; Гейдеман, 1931 и др.) в виду известной ксероморфности *F. varia* считали эту формацию степной, другие (Н. А. и Е. А. Буш, 1936; Магакьян, 1939, 1941) относили ее к луговому трети (Шенников, 1938; Еленевский, 1941) — к пустошному типу растительности. В своих более поздних работах П. Д. Ярошенко (1940, 1950) предложил считать формацию овсяницы пестрой реликтовой степью, сложившейся во времена ксеротермического периода и подвергшейся затем олуговению. Это мнение поддерживается и в некоторых последних работах (Гроссгейм, 1948; Попова, 1952; Федоров, 1952; Тумаджанян, 1953).

Значительные разногласия имеются и по вопросу о строении дерновины овсяницы пестрой. Так, по мнению А. Л. Токуновой (1938) дерновина *F. varia* нарастает центром, а по периферии ее расположены более старые части; вследствие такого характера роста дерновина со временем приобретает все более выпуклую форму. Нарастание дерновины в высоту отмечено и Т. А. Поповой (1952). Иной точки зрения придерживаются А. К. Магакьян (1939), Ш. М. Агабабян (1953) и К. Р. Кимеридзе (1953), согласно взглядам которых нарастание дерновины происходит по периферии, и в центре ее оказываются более старые части.

Дискуссионным является и вопрос о положении дерновины овсяницы пестрой по отношению к поверхности почвы. Т. С. Гейдеман (1931) считает характерной особенностью *F. varia* погружение основания дерновины в почву. Поскольку этот признак, по ее мнению, вообще свойствен степному типу задернения, она усматривает в нем доказательство степного происхождения формации *F. varia*. Это представление подверглось критике со стороны А. К. Магакьяна и А. Л. Токуновой, отрицавших сам факт погружения дерновины овсяницы в почву.

Наконец, большинство авторов считает *F. varia* плотнодерновинным злаком с обычным интравагинальным типом побегообразования, тогда

как согласно описанию, приведенному во Флоре СССР (1934, обработка В. И. Кречетовича и Е. Г. Боброва), для этого растения характерно рыхло-дерновинное строение.

Отсутствие единой точки зрения на некоторые биоморфологические особенности *F. varia* затрудняет выработку мер по улучшению пестро-овсяничных лугов; поэтому уточнение неясных вопросов онтогенеза этого растения представляет значительный интерес.

Наши наблюдения проводились на Юго-Осетинском горно-луговом Стационаре Ботанического института АН СССР, расположенном на высоте 2240 м над ур. м., у подножья Кельского вулканического нагорья. Район исследования¹ находится в основном выше верхней границы леса и характеризуется широким распространением высокогорных лугов весьма разнообразных по составу ассоциаций и богатых по числу видов.

Значительную часть территории занимают сообщества с господством овсяницы пестрой. Отчетливо прослеживается их приуроченность к более крутым выпуклым склонам, обращенным, хотя бы и под небольшим углом, к югу. В альпийском поясе для сообществ овсяницы пестрой характерны более бедный видовой состав и значительное участие психрофитов; сообщества субальпийского пояса много богаче по числу видов и имеют более мезофитный облик, иногда наблюдается примесь сухолюбивых растений. Как правило, овсяница пестрая безраздельно господствует в образуемых ею сообществах, чему способствуют крупные размеры ее дерновин, обширная корневая система и медленное разложение свисающих вниз по склону отмерших листьев и стеблей. Общая урожайность сообществ с господством *F. varia* довольно высока, от 34—41 ц/га на скашиваемых участках до 77 ц/га на несканиваемых, однако подавляющую часть срезаемой массы составляет «сухостой» — торчащие вертикально или под острым углом отмершие листья и стебли прошлых лет. Весовой процент сухостоя в сене равен 25—30 на скашиваемых лугах и 70—72 на неиспользуемых лугах (вес в значительной степени разложившейся луговой подстилки не учитывался). В составе живой части травостоя на долю овсяницы пестрой приходится от 25—30% (на сенокосах), до 58—70% (на неиспользуемых участках).

В окрестностях стационара были выбраны пять наиболее типичных сообществ с господством овсяницы пестрой, где проводились фенологические наблюдения по обычной методике и наблюдения за развитием 25 отмеченных экземпляров. Через каждые 10—15 дней производился сбор гербарного и спиртового материала по методике И. Г. Серебрякова. Благодаря залеживанию снега на некоторых участках удалось собрать материал из-под снега. Наиболее поздние сборы произведены в середине октября, примерно за две недели до установления снегового покрова. Для определения характера побегообразования анализировались (с зарисовкой соответствующих схем) собранные дерновины и парциальные кусты. Просмотр почек возобновления и определение величины годичного прироста побегов у разновозрастных растений производились под бинокулярным микроскопом. Поскольку для понимания взаимоотношений между растениями в сообществах важно хотя бы приблизительное установление длительности жизни их важнейших компонентов, была предпринята попытка определить возраст отдельных особей овсяницы пестрой.

Крупная дерновина *F. varia* представляет собой сложную систему монокарпических побегов с полным циклом развития и укороченных вегетативных побегов различных порядков. В незначительном числе встре-

¹ Подробная характеристика местности дана в работах Н. А. и Е. А. Буш (1936, 1939).

чаются также побеги, переходные от нормально развитых монокарпических к скритогенеративным.

Физиологически связанные между собой и объединенные общим происхождением генеративные и укороченные вегетативные побеги образуют парциальные кусты, которые в совокупности составляют дерновину.

Разрастание первоначально целостных дерновинок, сопровождающееся отмиранием групп побегов, с течением времени приводит к распаду их на отдельные не связанные между собой части.

Монокарпические и укороченные вегетативные побеги *F. varia* характеризуются полициклическим типом развития. Большинство монокарпических побегов заканчивает цикл своего развития (вне почки) в течение 3 календарных лет; цветение и плодоношение происходит на четвертый вегетационный период. Однако нередко цикл развития удлиняется до 6 лет, реже наблюдается укорочение его до 2 лет.

Слабо дифференцированные зачатки соцветий различимы в почках уже в начале августа, размер их равен в это время 0.3—0.5 мм; заложены лишь бугорки веточек соцветия. В течение осени и зимы зачатки соцветий заметно увеличиваются. Весной в почках дерновинок, расположенных у границы стаивающего снега, найдены зачатки соцветий размером 1.3—1.5 мм с бугорками колосков на хорошо развитых веточках. Дальнейшая дифференцировка частей соцветия происходит во время выколашивания, при этом первыми развиваются верхние колоски в соцветии и нижние цветки в колосках.

В течение своей жизни монокарпические побеги обычно дают несколько боковых побегов. Ко времени образования генеративных органов вследствие кущения дочерних побегов возникает иногда система побегов трех поколений (рис. 1). Подавляющее большинство побегов не заканчивает цикла своего развития и в течение ряда лет остается в укороченном вегетативном состоянии. Длительность жизни укороченного вегетативного побега в среднем равна 5 годам, достигая в отдельных случаях 7—8 и даже 9 лет. Укороченные вегетативные побеги, как и побеги с полным циклом развития, сохраняют способность к кущению в течение всей их жизни. Образование побегов происходит не ежегодно, чаще всего в течение 2—3-го года жизни. Осенью и весной наблюдаются два максимума побегообразования, причем весной интенсивность побегообразования значительно ниже. Наибольшая гибель побегов имеет место в течение зимы. Большую часть отмерших побегов составляют побеги первого года жизни. Корневища *F. varia* нарастают моноподиально. Побеги в первые годы жизни, до заложения зачатков соцветий, ветвятся также моноподиально; после заложения соцветий и в случае гибели материнской точки роста происходит симподиальное ветвление.

Анализ собранного материала позволил установить наличие у овсяницы пестрой двух морфологически резко различающихся форм листьев: летних и осенне-зимних (чешуевидные низовые листья у овсяницы пестрой отсутствуют). В течение года взрослый побег в субальпийском поясе развивает 5 листьев. В наиболее суровых условиях число листьев сокращается до 3—4, а в наиболее благоприятных — увеличивается до 6.

Для овсяницы пестрой характерно незначительное число листовых зачатков в почке. Зачатки листьев закладываются постепенно по одному, в точке роста одновременно развивается не более 2—3 зачатков, так же постепенно происходит и разворачивание листьев.

Извлеченные из-под снега побеги имеют 2 (реже 1—3) нежных желтоватых этиолированных листочка с укороченной пластинкой; первый лист в некоторых случаях имеет зеленый цвет, из влагалища второго листа часто выдается кончик пластинки 3-го листа. В почке возобновления в это

скрыт в трубке влагалищ. Заключенные в почке зачатки равны в среднем — первый — 1.5 см, второй — 0.4 мм. В наиболее благоприятных условиях развиваются два летние листа, обычно же пятый лист имеет переходный характер к листьям осенне-зимним с укороченными пластинками. Ко времени восковой спелости плодов (середина августа) появляются побеги осеннего кушения. Глубокой осенью, в середине октября, состояние побега таково: первый летний лист засох, второй лист, если он есть, подсыхает, второй лист переходной формы также развернут полностью или почти полностью; первый осенне-зимний лист заключен во влагалище предшествующего и равен в среднем 2,4 см; размер зачатка второго листа равен 3.4 мм; третий зачаток листа будущего года равен 0.2 мм.

Таким образом, в течение года на побеге овсяницы пестрой в субальпийском поясе образуются 2 осенне-зимние листа с укороченными пластинками, 1 или 2 летние листа с удлиненными пластинками и два листа переходной формы. Зачатки листьев осенне-зимних выходят в почке приблизительно в течение трех летних месяцев: первый лист в наиболее благоприятных условиях выходит из трубки влагалищ в сентябре—октябре, второй — под снегом в течение зимы, о чем говорит его этиолированность весной; часто оба листа с укороченной пластинкой разворачиваются под снегом. Внепочечная фаза развития этих листьев равна приблизительно 7—9 месяцам и приходится на позднюю осень, зиму и начало вегетационного периода. Летний лист находится в почке около 6—7 месяцев и в течение лета (2.5 месяца) вне ее. Наиболее кратковременным пребыванием вне почки характеризуются листья переходной формы.

Существование у *F. varia* листьев с укороченной пластинкой было отмечено еще Хакелем (Hackel, 1882). Однако Хакель, использовавший этот признак (соотношение длины пластинок у разных листьев одного побега) для разграничения подвидов овсяницы пестрой, по-видимому, связывал его лишь с начальным этапом развития побега, поскольку он называет листья с укороченными пластинками «нижними» (untersten) листьями вегетативного побега, следующими за предлистом, в противоположность «верхним» (obersten) листьям с длинными пластинками. В связи с этим следует отметить, что у многолетних побегов наблюдается закономерное многократное чередование листьев различной формы, а у побегов весеннего кушения непосредственно за предлистом следует лист переходной формы, или реже летний лист.

Размер листьев овсяницы пестрой существенно изменяется в зависимости от возраста растений, условий местообитания, климатических особенностей года и положения побега в дерновине, однако во всех случаях листья летние и осенне-зимние хорошо различаются. В качестве примера типичных соотношений приведем результаты измерения листьев у побега, взятого из средней части взрослой дерновины, развившейся в субальпийском поясе (левый борт Средне-Эрманского ущелья, склон в.-ю.-в. экспозиции, крутизна 30°, 2600 м над ур. м.).

Размеры листьев различной формы

Размеры частей листа	Первый лист осенне-зимний	Второй лист осенне-зимний	Первый лист переходной формы	Лист летний	Второй лист переходной формы
Длина влагалища (в см)	4.6	7.7	13.6	4.7	4.6
Длина пластинки (в см)	4.3	2.4	17.5	54.6	17.1

Листья овсяницы существенно различаются и по анатомическому строению. Наибольшим развитием механической ткани характеризуются листья осенне-зимние, наименьшим — первый лист переходной формы, в отличие от всех остальных имеющих иногда почти плоскую пластинку без тяжелой механической ткани на верхней стороне ребер.

Анализ развития побегов *F. varia* в течение года показывает, что в любой момент своей жизни они не развивают большого количества листьев, густота травостоя достигается лишь большим общим числом побегов.

Грубые рано засыхающие листья с укороченными пластинками значительно увеличивают плотность дерновины и количество образующейся на лугу ветоши. Эти листья не могут быть использованы ни при сенокосном, ни при пастбищном режиме луга, вследствие чего их наличие является отрицательным с хозяйственной точки зрения свойством овсяницы пестрой. Сильное развитие механической ткани в листьях овсяницы пестрой обуславливает крайне низкую ее поедаемость. Отмеченное в литературе (Магакьян, 1939; Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 1950) кратковременное повышение поедаемости на ранних фазах развития связано с тем, что в этот период побеги овсяницы имеют один лист переходной формы с небольшим количеством механической ткани и не вполне развитый летний лист с неуспешной еще одревеснеть механической тканью. Ко времени выколашивания летний лист заканчивает свое развитие, механическая ткань его полностью одревесневает, а лист переходной формы подсыхает, вследствие чего поедаемость овсяницы падает.

Строение дерновины *F. varia* резко изменяется в зависимости от произрастания на склонах или на горизонтальной поверхности. В силу анатомических особенностей — наличия большого количества механической ткани, листья овсяницы медленно разлагаются и при отмирании под действием силы тяжести свешиваются вниз по склону. Этот простой факт определяет в дальнейшем рост и строение дерновины. С течением времени число отмерших листьев и их размеры увеличиваются; свешиваясь вниз по склону, они притягивают нарастающее корневище, что обуславливает направление его роста вниз по склону. Вследствие этого, в обычных для *F. varia* условиях, на склонах значительной крутизны наблюдается своего рода парадоксальное явление. В верхней части дерновины располагается щетка молодых зеленых листьев, в нижней части — густая масса свешивающихся по склону отмерших листьев и стеблей. Создается отчетливое впечатление, что старая часть дерновины расположена ниже, а молодая выше по склону, что дерновина нарастает по склону вверх. Однако при более детальном анализе обнаруживается, что свешивающаяся вниз по склону густая грива отмерших листьев окутывает самые молодые, растущие части побегов, а старая часть дерновины скрыта под поверхностью почвы выше зоны расположения молодых зеленых побегов. Растение как бы само расстилает перед собой плащ из постепенно перегнивающих отмерших листьев, само подготавливает почву для своего поселения. Это явление должно быть особенно важным для растений, поселяющихся на осыпях и в известной мере обуславливает их способность к существованию в этих суровых условиях. Скопление отмерших листьев вызывает местное увеличение мощности гумусового горизонта ниже дерновины *F. varia* и на лугах.

Отмеченная особенность строения *F. varia* привела А. М. Семенову-Тянь-Шанскую (1948) к неправильному представлению о направлении роста дерновины овсяницы вверх по склону. Следствием этого явился и ошибочный вывод о характере смен в сообществах с господством овсяницы пестрой. По мнению Семеновой-Тянь-Шанской, присутствие особей *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth под гривами свисающих со склона листьев указывает на

то, что вейник наступает на дерновину овсяницы снизу и с течением времени должен сменить ее. В действительности же дерновины овсяницы надвигаются на растения других видов сверху и заглушают их; вейник способен, по-видимому, лишь в течение более длительного срока переносить угнетающее влияние овсяницы.

Наличие мощной массы свисающих по склону отмерших листьев накладывает свой отпечаток на характер роста побегов *F. varia*, так как расположенные в разных частях дерновины побеги оказываются в существенно различающихся условиях. Нижние побеги погребены под слоем отмерших листьев, но расположены гораздо ближе к поверхности почвы, тогда как корни верхних побегов, находящихся близко к дневной поверхности для того, чтобы достигнуть почвы, вынуждены пробиваться через чрезвычайно плотный и мощный слой, образованный переплетением разветвленных корневищ, корней и отмерших влагалищ. Все это вызывает и значительные различия в строении этих побегов (рис. 2). Расположенные в нижней части дерновины побеги вынуждены резко увеличивать длину междоузлий, что происходит при одновременном уменьшении интенсивности их побегообразования. Вследствие этого в нижней части дерновины располагаются длинные слабо ветвящиеся корневища с удлинненными междоузлиями, достигающими иногда 2 и более сантиметров (средняя длина обычного междоузлия 1.2 мм). Характерно при этом удлинение не всего, а лишь одного или двух междоузлий, образующихся в осенне-зимний период, когда происходит полегание очередной части отмерших листьев.

Наличие у *F. varia* побегов с удлинненными междоузлиями, придающее ей внешнее сходство с рыхло-кустовыми злаками, было отмечено еще Хакелем (Hackel, 1882), назвавшим их ложно-ползучими — *Rhizom pseudoherpens*. Именно наличием этих побегов он объяснил ошибку Мютеля (Muetel), отнесшего *F. varia* во «Флоре Франции» к рыхло-кустовым злакам. Однако, по Хакелю, удлинение междоузлий, несколько не изменяющее внутривлагалищный тип побегообразования, вызывается лишь случайным перекрыванием растения субстратом, в том числе и ветошью. По нашим же наблюдениям, в определенном возрасте, когда масса свисающих по склону отмерших листьев достигает значительных размеров, наличие побегов этого типа становится вполне закономерным явлением, обусловленным жизнедеятельностью самого растения.

Способность овсяницы пестрой к удлинению междоузлий, вызываемому случайными причинами — погребением точки роста побега осыпающимся субстратом — наиболее часто наблюдается на осыпях и проявляется уже в раннем возрасте.

Побеги, расположенные в верхней части дерновины, не образуют удлинненных междоузлий и ветвятся более интенсивно, вследствие чего они расположены здесь значительно теснее. Благодаря большой плотности дерновины и значительному давлению, оказываемому старыми частями растения на почки, молодые побеги и корневища, ветвление происходит не только в горизонтальной, но и вертикальной плоскости. Вследствие этого на склонах дерновины овсяницы приобретают форму многослойного веера или широкого конуса, обращенного острым концом вверх, основанием — вниз по склону.

Такой характер роста вызывает существенные изменения в микро-рельефе склона. Нарастая вниз по склону, дерновина овсяницы вследствие ветвления в вертикальной плоскости постепенно утолщается и перекрывается смываемой сверху почвой. Возникает характерная ступенька, край которой образован торчащими вверх зелеными листьями и отмершими влагалищами овсяницы, верхняя более или менее горизонтальная поверхность — старой частью дерновины, достигающей иногда значительной толщины и покрытой сверху тонким слоем почвы. Ветви-

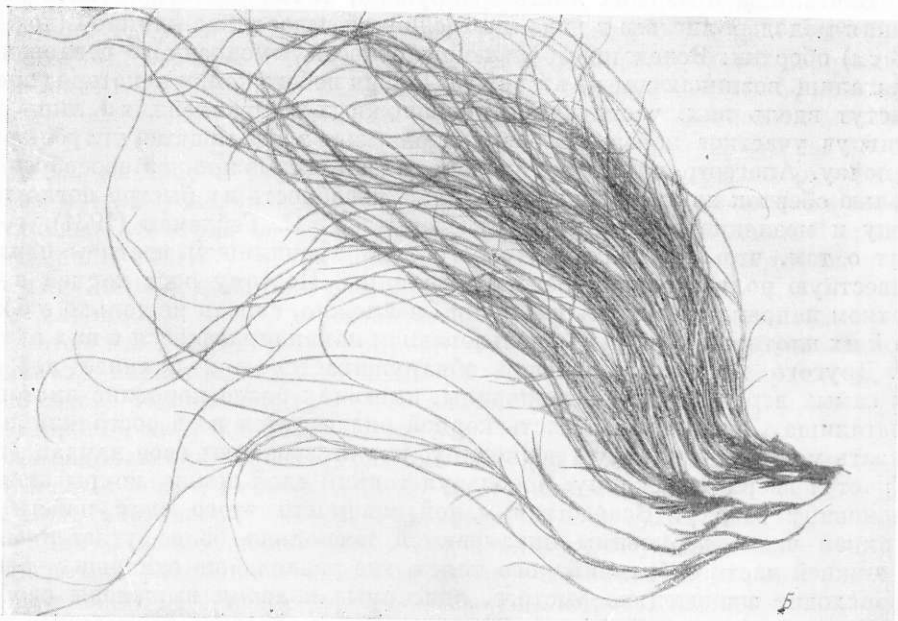


Рис. 2. Дерновины *Festuca varia*, развившиеся на склоне (в вертикальном разрезе).
А — часть отмерших листьев удалена; Б — удалены все отмершие листья и корни.

кальная часть ступеньки скрыта под отмершими листьями, дерновина овсяницы здесь несколько нависает над поверхностью почвы. Слой, присыпающий дерновину сверху, обычно невелик (2—3 см) и обильно пронизан корнями верхних побегов овсяницы. Медленно нарастающая вне по склону, овсяница заглушает встречающиеся на ее пути растения мощной гривой из отмерших листьев и оставляет позади живой части дерновины скрытую в почве, медленно разлагающуюся старую часть, большая плотность которой препятствует поселению растений других видов. Эта особенность в значительной мере обуславливает большую средообразующую роль овсяницы.

Таким образом, характерный ступенчатый микрорельеф, свойственный пестроовсяничным лугам (*Varia-Terre* — немецких авторов), создается не только благодаря пастбе скота, выбивающего тропинки между дерновинами, как считает А. К. Магакян, и не только вследствие смыва почвы, задерживаемой возвышающимися над поверхностью почвы кочками овсяницы, на что указывают Т. С. Гейдеман (1931) и Т. А. Попова (1952), но и скрытыми в почве старыми частями дерновин, что придает этому микрорельефу особую прочность. Пасущийся скот лишь использует и расширяет создаваемые овсяницей ступеньки, при этом первоначальная разреженность растительности на их поверхности увеличивается.

В положении дерновин по отношению к поверхности почвы на склонах наблюдаются следующие закономерности. Старая корневищная часть, как уже отмечалось, погружена в почву, точки роста верхних по склону побегов расположены на незначительной глубине ниже поверхности почвы, точки роста средних побегов находятся на поверхности почвы и, наконец, точки роста нижних побегов расположены на известной высоте над поверхностью почвы. Если же учитывать положение почек относительно поверхности субстрата в целом, включая слой отмерших листьев, что, по-видимому, является более правильным, то можно легко убедиться в том, что точки роста всех побегов скрыты в субстрате.

Влагалища отмерших листьев окружают точки роста побегов и оснивания молодых листьев в виде многослойной и довольно длинной (до 12—13 см) обертки. Вследствие большой плотности и медленного разложения влагалищ, возникающие на второй год жизни побега корни некоторое время растут вдоль них, часто в противоположных направлениях и, лишь достигнув участков побегов с разрушающимися влагалищами, углубляются в почву. Апogeотропный рост корней связан, возможно, со своеобразной ролью оберток из отмерших влагалищ. Способность их быстро поглощать воду и медленно испарять ее, отмеченная Т. С. Гейдеман (1931), говорит о том, что они являются своего рода хранилищем влаги и играют известную роль в водном режиме овсяницы. Поэтому рост корней в обратном направлении вдоль влагалищ, возможно, связан не только с большой их плотностью, но и с использованием накапливающейся в них влаги.

Другого характера явление обнаруживается при анализе побегов из самых верхних частей дерновины, имеющих более короткие листовые влагалища. Значительная часть корней оказывается не в состоянии пронизать мощную и плотную дерновину; корни изменяют свое направление и растут вверх по склону, используя тонкий слой земли, покрывающий дерновину сверху. Вследствие малой мощности этого слоя побеги из верхней части дерновины оказываются несколько более угнетенными. В нижней части субальпийского пояса, где разложение отмерших частей происходит значительно быстрее, описанные явления выражены слабее.

На горизонтальной поверхности развитие и строение дерновины овсяницы пестрой существенно изменяется. В этих условиях в результате процесса кущения образуется радиально разрастающаяся дерновина (рис. 3). Вследствие значительной ее плотности часть развивающаяся

побегов оттесняется к центру, где вынуждена продолжать свой рост в вертикальном направлении, тогда как боковые побеги нарастают в горизонтальной плоскости. Между центральными и краевыми побегами прослеживается ряд постепенных переходов. Благодаря такому характеру разрастания центральная часть дерновины приобретает выпуклую форму и почки возобновления расположенных в центре побегов оказываются на несколько сантиметров выше поверхности почвы. Отставшие в росте побеги и группы побегов погибают, освободившиеся участки занимают побеги высших порядков соседних парциальных частей дерновины, образующиеся в результате продолжающегося кущения. Благодаря этому восстанавливается первоначальная плотность дерновины, однако поскольку молодые побеги расположены несколько выше отмерших, дерновина приобретает на разрезе многоярусное строение. Вследствие постепенного перегнивания отмерших побегов возникают разрыхленные участки, заполняющиеся со временем почвой и густо пронизанные корнями расположенных выше побегов. В своей работе А. Л. Токунова (1938) имеет, по-видимому, в виду дерновину подобного строения, однако, ее утверждение о том, что наиболее старые части дерновины расположены по ее периферии, необосновано. Не вполне точно и представление других авторов о том, что нарастание дерновины происходит лишь по периферии.

Как показали наши наблюдения, дерновина овсяницы нарастает всей своей поверхностью, хотя расположенные на периферии побеги находятся в более благоприятных условиях, чем центральные. Наиболее старая часть дерновины оказывается вдавленной в почву и погребенной под разрастающимися молодыми частями. Погружение основания дерновины в почву обычно невелико (до 2—3 см) и обнаруживается лишь при удалении густой массы корней, тогда как над поверхностью почвы благодаря вертикальному росту центральных побегов и значительной длине окружающих побеги отмерших влагалищ возвышается кочка, достигающая иногда значительной высоты. В схеме, приведенной в работе Т. С. Гейдеман (1934), эти пропорции сильно нарушены, чем, вероятно, и объясняются выдвинутые против нее возражения. Таким образом, и на горизонтальной поверхности точки роста побегов из разных частей дерновины расположены различно по отношению к поверхности почвы. У краевых побегов они погружены на незначительную глубину (несколько миллиметров) в почву, у центральных приподняты над ней, но скрыты под слоем отмерших листьев и влагалищ. Расположенные более рыхло отмершие листья в этих условиях быстрее разлагаются, вследствие чего на горизонтальных участках не образуется такой односторонней мощной гривы из отмерших листьев, как на склонах, что вполне естественно отражается на характере воздействия растения на среду.

В альпийской зоне, в наиболее суровых условиях местообитания, вследствие малого годового прироста и ослабленного побегообразования радиально нарастающие дерновины на горизонтальной поверхности не образуются. Развивающиеся здесь мелкие дерновинки характеризуются односторонним направленным ростом.

Закладывающиеся в пазухах листьев почки возобновления обычно трогаются в рост в течение того же вегетационного периода. Чаще всего начинают развиваться почки, находящиеся в пазухах листьев летней генерации, дающие побеги осеннего кущения. Реже увеличиваются в размерах почки, расположенные в пазухе первого листа переходной формы, дающие побеги весеннего кущения. Высокая плотность дерновины, создающая неблагоприятные условия для сохранения жизнеспособности и пробуждения спящих почек, а также большое количество возникающих на корневищах корней приводят к тому, что подавляющее большинство почек возобновления, не давших начала новым побегам, отмирает в первые

годы жизни побега. Немногие сохранившиеся спящие почки, по-видимому, остаются живыми в течение более длительного срока, однако пробуждения их обычно не наблюдается. Восстановление плотности дерновины при отмирании частей парциальных кустов происходит у *F. varia* не за счет развития побегов из спящих почек, как указывает Г. П. Бело-стоков (1957) для других плотнокустовых злаков, а благодаря кущению

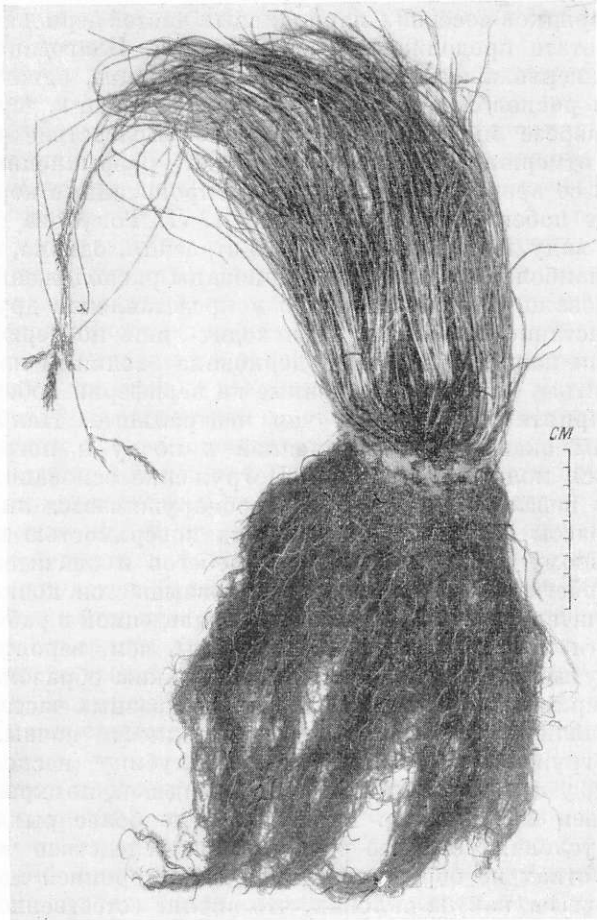


Рис. 3. Дерновина *Festuca varia*, развившаяся на горизонтальной поверхности (в вертикальном разрезе). Большая часть отмерших листьев и корней удалена.

побегов соседних парциальных кустов, т. е. путем увеличения количества побегов высших порядков.

В нескольких редких случаях у дерновин овсяницы пестрой из различных сообществ обнаружены экстравагинальные побеги. Это не позволяет, однако, отнести овсяницу пеструю к злакам со смешанным типом возобновления, поскольку в абсолютном большинстве побеги этого растения развиваются как типичные интравагинальные. Положение экстравагинальных побегов относительно той оси, на которой они возникают, позволяет высказать предположение, что их появление связано с редкими случаями пробуждения спящих почек.

Наличие у *F. varia* четко различающихся по форме листьев и хорошая сохранность листьев предыдущих лет позволяют установить число ежегодно образующихся листьев и величину прироста побега за 5—6 лет до начала наблюдений. На основании этих данных, дополненных наблюдениями за ходом развития побегов в различных местообитаниях в течение года, а также сравнительным изучением всходов, взрослых и ювенильных растений была сделана попытка установить возраст отдельных экземпляров *F. varia*.

Путем анализа большого числа побегов устанавливались среднее число ежегодно образующихся листьев и средняя величина годичного прироста у взрослых растений.

Парциальные кусты вычленились из средней части дерновин, возможно более тщательно, с сохранением самых старых их частей, и размачивались в горячей воде. После удаления отмерших листьев и корней на корневищах под бинокулярным микроскопом устанавливалась граница, начиная с которой годичный прирост становился равномерным. Возраст (число лет) «взрослой» части корневища определялся делением общего числа листьев на этом отрезке на среднее число ежегодно образующихся листьев и параллельно — делением общей длины этого отрезка на среднюю величину годичного прироста. На участках корневищ с разрушенными влагалищами число листьев устанавливалось по остаткам сосудисто-волокнистых пучков, листовым рубцам.

Определение возраста наиболее старой зоны корневища с увеличивающимся приростом производилось путем сравнительного изучения хода развития корневищ у всходов и ювенильных экземпляров.

Подробное изучение развития растений удалось произвести лишь в одном сообществе — на зарастающей осыпи с преобладанием *F. varia*, где возобновление этого вида осуществляется наиболее энергично. У собранных ювенильных растений и всходов определялись среднее количество листьев, образующихся в течение года, величина годичного прироста и общая длина корневища. Подсчет числа всех листьев на отрезках корневищ, образовавшихся в возрасте от 3—4 до 9—10 лет, сильно затруднен вследствие малой длины междоузлий, большого числа образующихся на них корней и нежности листовых влагалищ, способствующей их быстрому разрушению после отмирания. Поэтому непосредственный подсчет числа листовых остатков, производившийся под бинокулярным микроскопом, сопровождался определением возраста с использованием формулы арифметической прогрессии: $S = \frac{(a_1 + a_n)n}{2}$; откуда $n = \frac{2S}{a_1 + a_n}$, что является, как нам кажется, вполне достоверным и простым методом. Отрезок корневища с увеличивающимся приростом является по существу примером арифметической прогрессии, первый член которой — a_1 — длина корневища, образующегося в первый год жизни; последний — a_n — величина постоянного годичного прироста; n — число членов — число лет, в течение которых устанавливается постоянный годичный прирост; S — сумма всех членов, т. е. длина всего отрезка корневища. Средний годичный прирост у растений первого, второго и третьего года жизни, до начала интенсивного кущения, определяется сравнительно легко, причем, вследствие большего числа особей этого возраста в сообществах, здесь возможна большая повторяемость определений. Длина междоузлий, а следовательно и величина годичного прироста за последний и предпоследний годы жизни растений, также устанавливается относительно просто, так как образование корней на этом участке только начинается. Определив, таким образом, величину первого и последнего членов прогрессии и зная сумму всех членов, т. е. общую длину корневища, можно определить и число всех членов, т. е. возраст корневища. При использовании этого способа сле-

дует лишь сделать допущение, что величина годичного прироста увеличивается постепенно и равномерно, что, по всей видимости, не может привести к существенной ошибке, поскольку некоторое снижение прироста в первые годы кущения компенсируется последующим более быстрым его увеличением. Суммируя возраст наиболее старой части корневища до зоны установления равномерного прироста и возраст участка корневища с равномерным приростом, определяем общий возраст растения. На горизонтальной поверхности, где нарастание дерновины происходит в радиальном направлении, возможно, установив диаметр дерновин в том возрасте, когда ежегодный прирост делается постоянным, в среднюю величину ежегодного прироста, определять в дальнейшем возраст дерновин по их диаметру, как это сделано в работах З. И. Персиковой (1959а, 1959б). На склонах же, вследствие направленного роста дерновины и постепенного разрушения ее старой части, проследить зависимость размеров дерновины от ее возраста значительно труднее (рис. 4).

Как уже упоминалось, развитие дерновин *F. varia* от всходов до перехода в генеративное состояние прослежено лишь на зарастающей осыпи с преобладанием *F. varia*, *Oxytropis cyanea* М. В. и *Helianthemum nitidum* Clem. (левый борт Средне-Эрманского ущелья, склон ю.-в. экспозиция, крутизна 30°, 2350 м над ур. м.). Сравнение состояния и темпов развития всходов овсяницы пестрой в различных луговых ценозах и в условиях культуры показывает высокую их отзывчивость на изменение условий среды (Гогина, 1960). Поэтому по данным, полученным в одном сообществе, можно лишь в самых общих чертах судить о свойственных растению темпах развития. В указанном сообществе всходы, достигающие к концу первого вегетационного периода своей жизни высоты 5—6 см, развивают корневище длиной в среднем 1.3 мм. Длина корневища в конце второго вегетационного периода равна в среднем 2.8 мм, высота растений 6—7 см. К концу третьего вегетационного периода длина корневища достигает 4.5 мм, средняя высота растений 8 см. Кущение начинается на третьем году жизни (при больших индивидуальных колебаниях), в первые годы после его начала годичный прирост корневищ несколько уменьшается.

Вследствие весьма постепенного увеличения с возрастом числа побегов и размеров растений ювенильные и прематурные особи морфологически неясно разграничены. В возрасте 7 лет при высоте надземной части 17—18 см длина корневища равна в среднем 10 мм, число побегов 13—15. Средняя высота 8-летних растений 19 см, длина их корневищной части 12—13 мм, число побегов 18—19. Отмирание отдельных точек роста начинается довольно рано в возрасте 3—4 лет; 8-летнее растение имеет до 6 отмерших точек роста. Разрушение наиболее старых отрезков корневищ не вызывает пространственного разъединения парциальных кустов, так как многочисленные густо переплетенные корни скрепляют разъединившиеся части в одну плотную дерновину. При значительных индивидуальных колебаниях разделение парциальных кустов в большинстве случаев осуществляется ко времени перехода растения в генеративную фазу развития, что происходит на 12—15 году жизни. Постоянный годичный прирост устанавливается в начале генеративного периода. Число образующихся в течение года листьев у всходов и ювенильных растений остается довольно постоянным и в среднем равно 5, размер их с возрастом постепенно увеличивается. У растений, находящихся в начале генеративного периода развития, средний размер листьев (23—27 см) значительно меньше, чем у растений старшего возраста. Длина корневищ у растений этого возраста колеблется от 2.5 до 3.5 см. Число побегов вследствие непрекращающегося кущения с возрастом неизменно увеличивается и ко времени перехода растений в генеративное состояние равно нескольким десяткам (до 50—60). Число вегетативных побегов у взрослых растений измеряется

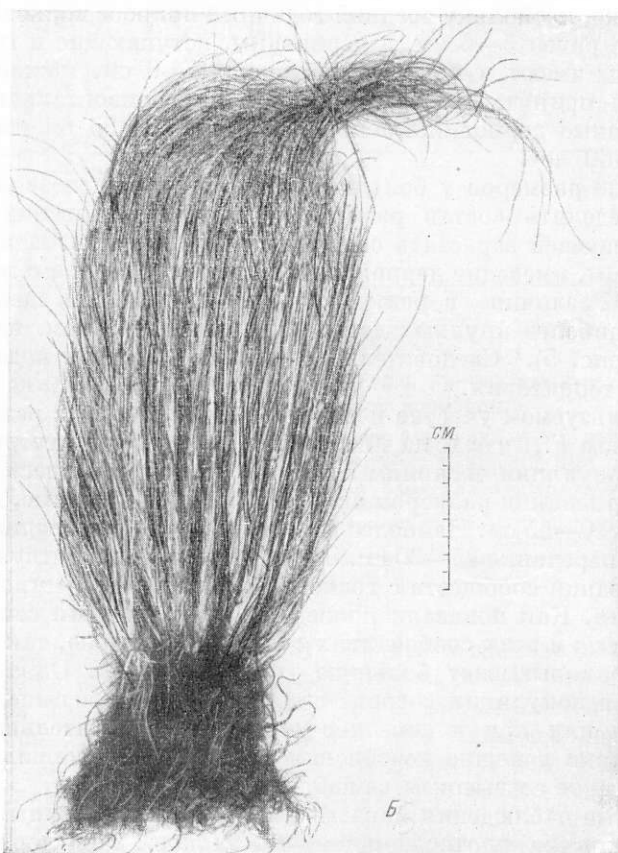
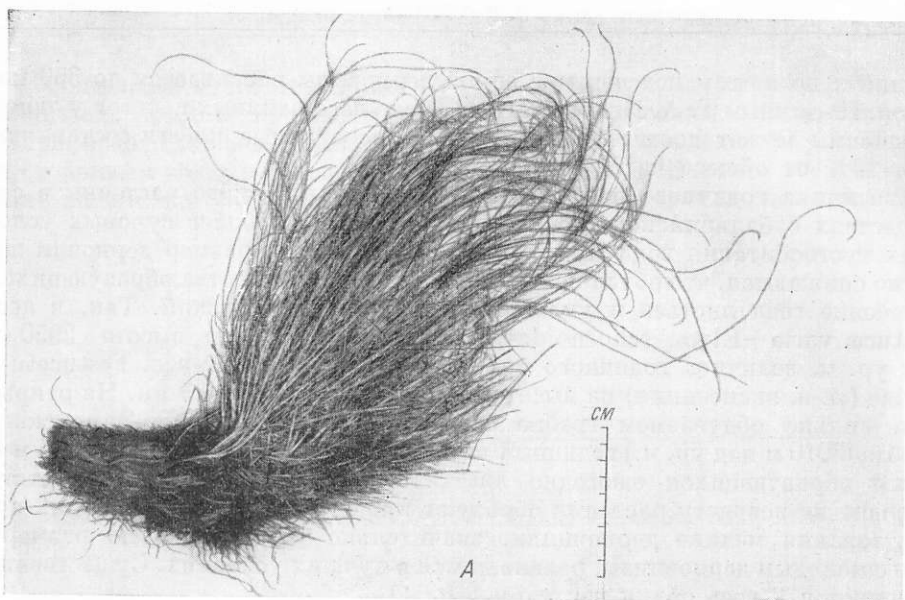


Рис. 4. Взрослые экземпляры *Festuca varia*

А — часть развившейся на склоне дерновины, имеющая возраст около 30 лет (возраст разрушившейся части этой дерновины не учтен); Б — растение в возрасте 24—25 лет, развившееся на горизонтальной поверхности.

сотнями; по нашим подсчетам у одной дерновины развивается до 350 побегов. По данным Т. А. Поповой (1952) число вегетативных побегов у одной дерновины может достигать 650 штук. Генеративные побеги составляют 4.5—12% от общего числа побегов.

Величина годичного прироста корневища у взрослого растения в сообществах субальпийского пояса равна 5—6 мм. В более суровых условиях местообитания величина годичного прироста и размер дерновин заметно снижаются, что обусловлено уменьшением количества образующихся в течение года листьев и уменьшением длины междоузлий. Так, в ас. *Festuca varia*+*Elyna schoenoides* (ю.-в. экспозиция) на высоте 2950 м над ур. м. величина годичного прироста равна 3.2 мм, в ас. *Festucetum variae* (ю.-з. экспозиция) на высоте 2850 м над ур. м. — 4.5 мм. На открытом, сильно обдуваемом гребне одного из отрогов Средне-Эрманского хребта (3010 м над ур. м.) годичный прирост корневищ снижается до 1.4 мм, число образующихся ежегодно листьев равно 3—4. Вследствие этого старшие по возрасту растения образуют в неблагоприятных условиях существования мелкие дерновинки, значительно уступающие по размеру более молодым дерновинам, развившимся в лучших условиях. Существенно изменяется и весь облик растения.

Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет с достаточной точностью определить общую продолжительность жизни овсяницы пестрой. Однако, поскольку средний годичный прирост корневищ в субальпийском поясе равен 5—6 мм, а дерновины, вступающие в генеративную фазу развития, имеют в поперечнике около 5—6 см, можно с большим приближением принять, что развившиеся на горизонтальных участках наиболее крупные дерновины с поперечником 50—55 см имеют возраст не менее 50—60 лет.

Определение размеров у большого числа дерновин позволяет приблизительно определить состав различных популяций овсяницы пестрой. Так, на начинающей зарастать осыпи преобладают генеративные экземпляры овсяницы, имеющие дерновины небольшого размера с поперечником около 10 см. Различия в размерах отдельных особей здесь невелики: поперечник наиболее крупных дерновин равен 15—20 см, наиболее мелких — 5 см (рис. 5).¹ Следовательно, овсяница пестрая недавно поселилась на этой территории.

На неиспользуемом участке пестроовсяничного луга с резко выраженным господством *F. varia* и на интенсивно выпасаемом пестроовсяничном лугу состав популяций овсяницы гораздо разнообразнее. Здесь встречаются как мелкие дерновинки размером около 10 см, так и крупные, достигающие в поперечнике 50—55 см. Наиболее велико число особей среднего возраста, имеющих в поперечнике 25—30 см. Эти данные свидетельствуют о длительном существовании сообществ с господством овсяницы пестрой на указанной территории. Как показали проведенные наблюдения семенное возобновление *F. varia* в этих сообществах сильно затруднено, так как мощный мертвый покров вызывает большую гибель всходов. Однако разновозрастный состав популяции говорит о том, что в случае выпадения отдельных дерновин или при каком-либо нарушении растительного покрова овсяница пестрая успешно возобновляется на освободившихся участках, чему способствует ее высокая семенная урожайность.

Проведенные наблюдения показывают, что для овсяницы пестрой, как и для большинства плотнoderновинных злаков, характерно медленное развитие в первые годы жизни и большая общая продолжительность жизни.

¹ Диаграмма составлена на основании измерения размеров дерновин у 100 генеративных особей в каждом сообществе.

Первичными местообитаниями *F. varia* являются, по нашему мнению, щебнистые, слабо задернованные склоны, осыпи и скалы субальпийского и альпийского поясов. Известная ксероморфность растения обусловлена неустойчивым водным режимом этих местообитаний. Широкое распространение на высокогорных лугах овсяница пестрая получила, по-видимому,

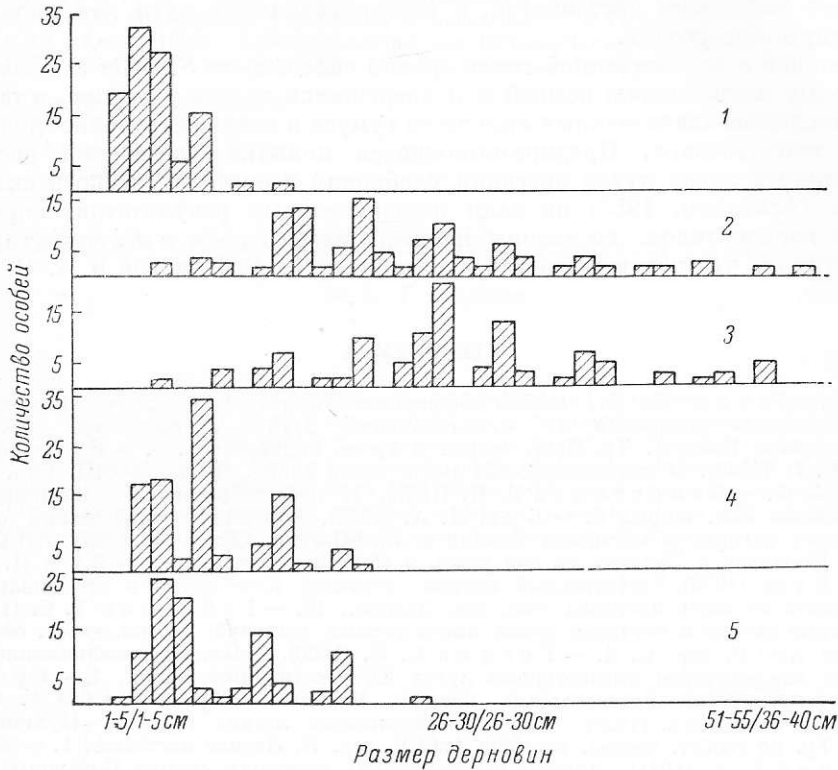


Рис. 5. Распределение генеративных особей *Festuca varia* в различных сообществах по размеру дерновин.

1 — зарастающая осыпь (склон ю.-в. экспозиции, 2350 м над ур. м., крутизна 30°); 2 — неиспользуемый пестроовсяничный луг (склон в. экспозиции, 2740 м над ур. м., крутизна 32°); 3 — пестроовсяничный луг, пастбище (склон ю. экспозиции, 2750 м над ур. м., крутизна 34°); 4 — сенокосный разнотравно-пестроовсяничный луг (склон в. экспозиции, 2540 м над ур. м., крутизна 30°); 5 — неиспользуемый кобрезиево-пестроовсяничный луг (склон в.-с.-в. экспозиции, 2950 м над ур. м., крутизна 28°); числитель и знаменатель дробей по оси абсцисс обозначают 2 взаимноперпендикулярных диаметра дерновины.

недавно, что было вызвано почти повсеместным значительным снижением верхней границы леса, сопровождающимся большим развитием эрозийных процессов. Расширение ареала *F. varia* продолжается и в настоящее время, чему способствует выпас скота, оставляющего дерновинки овсяницы вследствие ее плохой поедаемости нетронутыми. Выпас, вытаптывание, ослабляющие конкурентов овсяницы, мало сказываются на ее состоянии.

Медленное развитие в первые годы жизни и светолюбие *F. varia* служат препятствием для ее внедрения в сложившиеся луговые ценозы. Однако в тех случаях, когда *F. varia* получает возможность занять территорию, она создает сообщества, в которых является резко выраженным эдификатором. Благодаря большой длительности жизни и сильным эдификаторным свойствам *F. varia* стойко удерживает занятые ею террито-

рии, и сообщества с ее господством отличаются большой продолжительностью существования. Биоморфологические особенности *F. varia* обуславливают своеобразную мозаику микросред в сообществах с ее господством. Способность к образованию большого количества ветоши, низкая поедаемость овсяницы, обусловленная анатомическим строением ее листьев, и ход годичного развития побегов позволяют расценить *F. varia* как злак низкого кормового достоинства, а пестроовсяничные луга как малеоценные кормовые угодья.

Важная с хозяйственной точки зрения способность *F. varia* к довольно быстрому закреплению осыпей и подвергшихся эрозии участков, а также к накоплению значительных количеств гумуса в почве безусловно должна быть использована. Предпринимавшиеся попытки улучшения пестроовсяничных лугов путем внесения удобрений и систематического скашивания (Агабабян, 1953) не дали положительных результатов. Гораздо более перспективна, по нашим наблюдениям, борьба с *F. varia* путем выжигания, что подтверждается и в работах Т. А. Поповой и К. Р. Кимеридзе.

ЛИТЕРАТУРА

- Агабабян Ш. М. (1953). Эффективность систематического скашивания и минеральных удобрений на субальпийских лугах с овсяницей пестрой (*Festuca varia* Haenke). Тр. Инст. полев. и лугов. кормодобыв., 3. — Барышняков В. Г. (1949). О закономерностях роста листа злака. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 54, 3. — Белостоков Г. П. (1957). К побегообразованию плотнокустовых злаков. Бот. журн., 8. — Буш Н. А. (1939). Краткий географический очерк Кельского нагорья и местности Эрмани в Юго-Осетии. Сб.: Президенту АН СССР В. Л. Комарову к 75-летию со дня рожд. и 45-летию научн. деят. — Буш Н. А. и Е. А. Буш. (1936). Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. Тр. Совета по изуч. производ. сил, сер. Закавказ., 18. — Гейдеман Т. С. (1931). Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений. Тр. по геобот. обслед. пастбищ АзССР, сер. С, 4. — Гогина Е. Е. (1960). Семенное возобновление некоторых эдификаторов высокогорных лугов Юго-Осетии. Бот. журн., 4. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гроссгейм А. А. и П. Д. Ярошенко. (1929). Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. Тр. по геобот. обслед. пастбищ АзССР, сер. В, Летние пастбища, 1. — Еленевский Р. А. (1941). Луговая растительность северного склона Большого Кавказа в его западной половине. Природа, 3. — Кимеридзе К. Р. (1955). Пестроовсяничники восточной Грузии. Автореф. диссерт. Бот. инст. АН Груз. ССР, Тбилиси. — Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. (1950). Под ред. И. В. Ларина, 1. — Магакьян А. К. (1939). К характеристике биологии, экологии и хозяйственной ценности *Festuca varia* Haenke. Бюлл. Ереванск. бот. сада, 1. — Магакьян А. К. (1941). Растительность Армянской ССР. — Персикова З. И. (1959а). Формирование и жизненный цикл некоторых дерновиных злаков. Научн. докл. высш. школы, 3. — Персикова З. И. (1959б). Морфологические особенности и большой жизненный цикл *Stipa stenophylla* Czern. Уч. зап. Сталингр. пед. инст., 9. — Попова Т. А. (1952). Пестроовсяничники Кавказа и их хозяйственное значение. Диссерт., Лен. гос. унив., Л. — Пошкурлат А. П. (1941). Строение и развитие дерновины чия. Уч. зап. Моск. Гос. пед. инст. т. В. И. Ленина, 30, 1. — Работнов Т. А. (1946). Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. журн., 5. — Работнов Т. А. (1947). Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений, Усп. совр. биол., 24, 1 (4). — Работнов Т. А. (1950). Новые данные о длительности жизни и возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав. Усп. совр. биол., 29, 1. — Рожениц Р. Ю. (1937). Злаки. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1948). Корневые системы растений субальпийских лугов Юго-Осетии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 5. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических последованиях. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., 37, Каф. бот., 2. — Скеллов С. П. (1947). Биологические основы луговодства. — Суворова Т. В. (1959). Кущение злаков. Бот. журн., 9. — Тихомиров Б. А. и Г. И. Галазиди. (1952). Определение возраста северных ледяных *Sieversia glacialis* R. Вг. Бот. журн., 3. — Токунова А. Л. (1938). К морфологии, биологии и экологии *Festuca varia* Haenke. Бот. журн., 3. — Тумаджанов И. И. (1953). Горно-луговые ландшафты Тебердинского заповедника. Тр. Тбилисс. бот. инст., 15. — Феду-

ров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Матер. по четвертичн. периоду, 3. — Флора СССР. (1934). II. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, I. — Ярошенко П. Д. (1930). Очерк растительности летних пастбищ Закавказья. Тр. по геобот. обслед. пастбищ АзССР, сер. В. Летние пастбища, 2. — Ярошенко П. Д. (1940). К истории высокогорной растительности Кавказа. Изв. Арм. ФАН СССР, 4—5. — Ярошенко П. Д. (1956). Смены растительного покрова Закавказья. — Наскел Е. (1882). Monographia Festucarum europaearum. — Kirchner O., E. Loew, C. Schröter. (1908). Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. *Gramineae*, 1, 8. — Schröter C. (1908). Das Pflanzenleben der Alpen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

A CONTRIBUTION TO THE BIOMORPHOLOGY OF *FESTUCA VARIA* HAENKE

By E. E. Goghina

SUMMARY

The article dwells on some problems of morphology and ontogenesis of *Festuca varia* Haenke, a compact-tussock grass, widespread in the high-mountain meadows of the Caucasus. A special attention is paid to the peculiarities of shoot formation and to the structure of the tussocks of this plant. The problem of the origin of the «step» micro-relief peculiar to the communities with the dominance of this species is discussed in this connection. On the basis of the comparative study of emerged seedlings, juvenile plants and adult plants an attempt is made to estimate the age of separate specimens of *F. varia*.
