

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

На правах рукописи

ЧЕБУРАЕВА *Лича Николаевна*

СТРОЕНИЕ И ДИНАМИКА
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОВСЦОВ ШЕЛЛЯ
И ОПУШЕННОГО В СЕВЕРНЫХ СТЕПЯХ

(03.00.05 — ботаника)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1976

Работа выполнена в Московском ордена Ленина и ордена Трудового
Красного Знамени государственном педагогическом институте
им. В. И. Ленина

Научный руководитель - кандидат биологических наук, профессор

Уранов А.А.

Официальные оппоненты: доктор географических наук, профессор

Воронов А.Г.

кандидат биологических наук

Трулевич Н.В.

Ведущее учреждение - Московский государственный заочный
педагогический институт

Автореферат разослан "___" _____ 1976г.

Защита диссертации состоится "22" марта 1976г.

в 15 час. 30 мин. на заседании Совета по присуждению ученых степе-
ней по биологическим наукам и методике преподавания биологии и
биологической химии Московского ордена Ленина и ордена Трудового
Красного Знамени государственного педагогического института
имени В. И. Ленина (Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 4)

Отзывы направлять по адресу: Москва, Г-435, ул. Малая
Пироговская, д. 1, МГПИ им. В. И. Ленина, научная часть.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

14(0)

Ученый секретарь Совета

Вопросы динамики и структуры растительного покрова, дающие возможность прогнозировать его продуктивность, всегда были актуальными (Лавренко, 1961; Унатов, 1961 и др.). В связи с этим Г. П. Деметьев (1957) подчеркивает, что особое внимание должно быть уделено анализу тех изменений, которые вносит в природу деятельность человека. Однако понять жизнь растительного сообщества в целом, не зная биологии входящих в его состав элементов, невозможно, и отсюда вытекает необходимость изучения биологических особенностей растений с момента развития их из семени до полного отмирания (Пачоский, 1917; Ремески, 1925; Смелов, 1937, 1947, 1966; Лавренко, 1947; Работнов, 1950; Уранов, 1960 и др.). Вид в ценозе существует в виде ценопопуляций (Корчагин, 1964, 1966). Численность и возрастной состав — важные признаки ценопопуляций, которые позволяют выявить оптимальные условия их существования, выяснить прошлое, настоящее и будущее ценозов (Работнов, 1950; Уранов, 1960, 1970).

Исследования популяционно-онтогенетического характера проводятся на кафедре ботаники и проблемной биологической лаборатории МГУ им. В. И. Ленина и посвящены важным в хозяйственном отношении видам.

Рыхлокустовые злаки давно привлекали к себе внимание исследователей. Изучались преимущественно мезофильные луговые представители этой группы (Ермакова, 1968, 1972, 1973; Матвеев, 1968, 1970, 1972, 1975; Егорова, 1972, 1973; Курченко, 1975 и др.), засухоустойчивые же степные виды пока исследованы недостаточно. Новая работа посвящена двум рыхлокустовым злакам — овсяцу Шелля и овсяцу огузенному, которые являются постоянными представителями ценозов северных степей.

Задачи исследования:

1. изучение биологических особенностей и большого жизненного цикла овсеца Щелдя и овсеца опушенного;
2. изучение возрастной и пространственной структуры ценопопуляций этих видов в разных условиях мезорельефа и при различной интенсивности пастбищной нагрузки;
3. изучение динамики ценопопуляций в течение ряда лет.

Для характеристики структуры ценопопуляций использованы три показателя: абсолютная численность, возрастные спектры и особенности размещения особей.

Диссертационная работа выполнена под руководством проф. А.А.Уранова на кафедре ботаники МГУП им.В.И.Ленина и изложена на 149 страницах машинописного текста; включает введение, 5 глав, общее заключение, список литературы из 242 названий и приложение на 27 страницах. Текст иллюстрирован рисунками, графиками (32) и таблицами (34).

Полевой материал собран в период с 1969 по 1974 годы в Попереченской и Кунчеровской степях Пензенской области, а также в 1970 году в Стрелецкой и Козацкой степях Курской области.

Попереченская и Кунчеровская степи - небольшие по площади заповедные участки, являющиеся эталонами естественной растительности северных степей Среднего Поволжья. Климат в обоих районах нашего исследования сходен и характеризуется континентальностью с периодическими сильными засухами, более или менее регулярно повторяющимися через 3-5 лет. За время наблюдений были годы жаркие и сухие (1971, 1972), влажные и прохладные (1969, 1973) и близкие по метеорологическим показателям к средним многолетним (1970, 1974). Почвы в Попереченской степи представлены тяжелым и среднесуглинистым черноземом средней мощности (Дорогов, 1951; Кузнецов, 1956 и др.),

в Кунчеровской - преимущественно легкосуглинистыми и опесоченными разностями сильно выщелоченного чернозема небольшой мощности (Солянов, 1968).

Растительный покров Попереченской степи включает в себя, по данным И.И.Спрыгина (1923), 5 групп сообществ: 1) травяную степь, 2) степную залежь, 3) кустарниковую степь, 4) растительность западины "Агапов куст", 5) Луговую растительность днищ оврагов. Наибольшее распространение имеют сообщества травяной степи северного типа с преобладанием *Festuca sulcata* Naek. в большом количестве *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski и *Poa angustifolia* L. (Спрыгин, 1923). Значительное участие принимают *Stipa pennata* L., на южных склонах - *Stipa longifolia* Vork. Характерная черта этих сообществ - обилие двудольных растений, создающих иррещный аспект со второй половины весны до середины лета. Проективное покрытие травостоя в среднем - 85-100%. Вся флора Попереченской степи насчитывает 310 видов цветковых растений (Солянов, 1973).

В Кунчеровской степи преобладают разнотравно-ковыльные ассоциации со *Stipa longifolia* Vork., *S. dasycarpa* Sweet. ex Smirn., на более опесоченных почвах - со *Stipa pennata* L. Разнотравно-тыпчаковые сообщества, в отличие от Попереченской степи, занимают подчиненное положение. Проективное покрытие травостоя в большинстве ассоциаций - 50-80%.

Особенностью Кунчеровской степи является широкое распространение крупнодерновинного злака *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilger, характерного для настоящих степей Восточной Европы и Южной Сибири. Этот вид в Кунчеровской степи выступает как ценозообразователь, формирующий разнотравно-овсецово-ковыльные ассоциации. Флора Кунчеровской степи насчитывает более 116 видов цветковых растений (Солинов, 1969).

И Попереченская, и Кунчеровская степи, несмотря на установленный для них заповедный режим, в настоящее время частично используются местными сельскохозяйственными организациями как пастбища, а Кунчеровская степь - и как аэродром для сельскохозяйственной авиации. Это, несомненно, отрицательно сказывается на состоянии растительного покрова. При сохранении подобного режима и в дальнейшем эти заповедные участки могут потерять свою научную ценность.

Овсец Шелля и опушенный повсеместно встречаются в травостоях Попереченской и Кунчеровской степей. Обилие их в разные годы колеблется от 3р до 8ол.

Овсец Шелля - *Helictotrichon Schellianum* (Naak.) Kitag. - рыхлокустовый мелкодерновитный злак с симподиальным возобновлением. Монокарпические побеги его от озимых моноциклических до ди-, три- и тетрациклических. Это эмнезеленое растение с двумя генерациями листьев (Голубев, 1962, 1965), относится к ксеромезофитам (Лавренко, 1940).

Овсец опушенный - *Helictotrichon rubescens* (Nuds.) Pilger - рыхлокустовый, короткокорневищный злак с симподиальным возобновлением. Монокарпические побеги его моно-, ди- и трициклические. Как и овсец Шелля, он является эмнезеленым и имеет две генерации листьев (Голубев, 1965). Овсец опушенный более требователен к влаге и принадлежит к мезофитам (Лавренко, 1940).

Корневая система овсецов универсального типа (Голубев, 1962; Зозулин, 1959), но у овсеца Шелля, по нашим наблюдениям, корни достигают большей глубины - 90-130 см, а у овсеца опушенного - только 40-60 см; диаметр простирающихся корней у овсеца Шелля - 50-60 см; у овсеца опушенного - 80-140 см.

Оба вида овсецов сходны по типу побегообразования: побеги экстраагинальные диагеотропные и косодиагеотропные с полным и не-

полным циклом развития. Вегетативные побеги - розеточные, генеративные - полурозеточные. Однако боковые побеги овсеца опушенного имеют, в отличие от побегов овсеца Шедля, в основании четко выраженную плагнотропную часть длиной 1-3 и более см, вследствие чего узлы кущения побегов разных порядков удалены друг от друга. Полным онтогеноз побега у овсеца опушенного длится 2-6 лет, у овсеца Шедля - 4-8 лет.

О

На основании сравнительных биоморфологических и онтогенетических исследований нами были выделены 9 возрастных состояний особей у обоих видов овсецов, что в общем соответствует схеме большого жизненного цикла Т.А.Работнова (1950), детализированной Н.В.Трулевич (1960), А.А.Урановым (1975) и другими авторами. I. Прегенеративный (догенеративный) период: проростки (р), ювенильное (j), юниатурное (j₁), ювиргинидное (v) состояния. II. Генеративный период: молодое (g₁), средневозрастное (g₂) и старое (g₃) состояния. III. Постгенеративный период: субсенильное (sa) и сенильное (a). Далее в тексте мы будем использовать для краткости названные индексы возрастных состояний.

Проростки обоих видов представляют собой одноосные розеточные растения, питающиеся как за счет запасных веществ семени, так и самостоятельно. Корневая система у них еще слабо развита и состоит из 3-5 придаточных корней. Состояние проростка длится от 4-5 месяцев до I года у овсеца Шедля и от 3 до 9 месяцев у овсеца опушенного.

Ювенильные растения, в отличие от проростков, уже полностью переходят на автотрофное питание. Количество корней у них возрастает вдвое, и они достигают глубины 15-20 см. Моноподиальное растение побега в этом возрастном состоянии сохраняется. Однако часть срединных листьев на побеге I порядка отмирает и сохраняется

ся в виде сухих, иногда полуразрушенных остатков. Периодическое состояние может продолжаться от 3-4 месяцев до 2 лет у того и другого вида.

Имматурные растения у обоих видов начинают куститься и образуют простой или сложный куст (Смелов, 1937, 1947). У овсеца Шелля кущение базитонное, у овсеца опушенного - мезотонное. Возрастное состояние длится от 6 месяцев до двух лет.

Виргинильные растения представлены системой из 2-3 и более парциальных кустов. Парциальный куст, по И.Г.Серебрякову (1954), это группа или семья генеративных или вегетативных побегов, которая возникла в результате ветвления материнского монокарпического побега. По строению и размерам вегетативной сферы виргинильные растения сходны с генеративными, но в отличие от них еще ни разу не цвели. Надземные части побегов I и II порядков у таких растений могут полностью отмирать. У обоих видов происходит интенсивное кущение, как правило, базитонное. Это возрастное состояние длится I-2 года у овсеца опушенного и 2-3 года у овсеца Шелля.

Молодые генеративные растения овсеца Шелля формируют дерновину, состоящую из розеточных (вегетативных), полурозеточных (генеративных) побегов и пеньков, то есть базальных частей отмерших побегов. Генеративными становятся побеги II-IV порядков. В центре дерновины формируется "плешка" из побегов с отмершей надземной частью. Однако число живых побегов преобладает над числом отмерших.

g₁ - растения овсеца опушенного редко сохраняют целостность дерновины, чаще они состоят из 2-8 парциалей.^{х)} Первыми у этого вида зацветают побеги III и IV порядков. Длительность возрастного состояния у обоих видов I-2 года.

х) Термин А.А.Уранова (1967) и означает всякую отделяющуюся часть растения, способную к самостоятельному существованию.

Средневозрастные генеративные растения (α_2) у обоих видов представляют собой клоны из 3-8 парциалей. "Плешка" в центре занимает 1/3-1/2 диаметра всей дерновинки. Процессы новообразования и отмирания в этом возрастном состоянии уравниваются. У овсеца опушенного некоторые отделившиеся парциали претерпевают омоложение, а мы рассматриваем этот процесс как вегетативное размножение. Продолжительность возрастного состояния 2-3 года.

Старые генеративные растения (α_3) овсецов по диаметру клона незначительно превышают размеры дерновины средневозрастных генеративных растений. Интенсивность кущения резко падает, процессы отмирания преобладают. Омоложения отделившихся парциалей не происходит. Парциали маломощные и часто представляют собой простые парциальные кусты. В этом состоянии растения находятся до полной потери ими генеративной функции.

○ Субсенильные растения (α_4) утратили способность к цветению. Они представлены одиночными парциальными кустами со слабо развитой корневой системой. Кущение слабое, причем, в отличие от кущения в предшествующих возрастных состояниях, мезостонное или акротонное.

Сенильные растения (α_5) - это разрозненные парциали, в которых одиночные розеточные побеги соединены с зонами кущений отмерших побегов.

Общая продолжительность большого жизненного цикла у обоих видов примерно одинакова и составляет 12-20 лет, но длительность отдельных возрастных периодов у них различна. Овсец опушенный быстрее достигает генеративного состояния и зацветает на 3-4 году. Овсец Щедля зацветает позднее - на 5-6 году. Пребывание в генеративном состоянии у овсеца Щедля длится 5-7 лет, а у овсеца опушенного - 6-9 лет. Постгенеративный период у обоих видов продолжается

3-6 лет. Образование клона у овсеца опушенного начинается на 4-6 году (в молодом генеративном, реже в виргинидном состоянии), а у овсеца Шелля клонирования начинается в среднемозрастном генеративном состоянии, на 6-8 году жизни растения.

Изучение большого жизненного цикла овсеца Шелля и овсеца опушенного в течение ряда лет показало, что онтогенез конкретных особей овсецов может осуществляться по-разному. В благоприятные годы особи овсецов последовательно проходят все этапы большого жизненного цикла. В неблагоприятные годы (во время засух и при усилении выпаса) отдельные возрастные состояния выпадают. Например, виргинидные особи могут сразу пополнить группу субсенильных, реже старых генеративных растений, минуя промежуточные возрастные состояния. Это способствует более быстрому старению особи и значительно укорачивает продолжительность большого жизненного цикла. Подобные явления не редки и отмечены при ухудшении условий существования у типчака (Воролицова, 1967, 1971), безвременника великоколопного (Шорина, 1966), тимфеевки степной (Матвеев, 1975) и др. Видимо, они полезны для ценопопуляций вида, так как "...чем чаще происходит обновление популяции за счет полового воспроизведения, тем, надо думать, более устойчивой становится позиция вида в ценозе" (Уранов, 1960).

Возрастные спектры и численность ценопопуляций овсецов Шелля и опушенного

Влияние эколого-фитоценотической обстановки на структуру ценопопуляций овсецов было изучено в 1970 году на 8 участках, из них 4 - в Попереченской степи и 4 - в Кунчеровской. В Попереченской степи исследованные участки заложены на разных элементах мезорельефа: два на водораздельном плато, по одному - на склонах водораздела южной и северной экспозиций. В Кунчеровской степи все 4 уча-

стка располагались на водораздельном плато и находились на разном расстоянии от границ заповедника. Следует отметить, что хозяйственное использование 8 исследованных участков разное: на двух из них (восточный склон и центральный участок водораздельного плато Попереченской степи) соблюдается почти заповедный режим, остальные подвергаются нерегулярному выпасу, который более интенсивен в Кунчеровской степи.

Для выяснения характера размещения овсеца Шелля в ценозах Попереченской степи нами проводилось с 1971 по 1974 гг. картирование особей разного возрастного состояния на площадках размером $0,5 \text{ м}^2$, расположенных в виде трансекты длиной 25 м и шириной 0,71 м.

Временная динамика ценопопуляций исследована для овсеца Шелля на Попереченской степи (водораздельное плато, восточный и северный склоны водораздела) в течение 5 лет (1970-1974 гг.). Ежегодно закладывали 600-800 площадок размером $0,25 \text{ м}^2$. Как и в других аналогичных работах (Ермакова, 1972; Бахматова, 1975; Григорьева, 1975; Матвеев, 1975 и др.) ежегодные наблюдения проводились на разных пробных площадках, но в пределах одного и того же конкретного участка ассоциации. Ежегодная смена пробных площадок в подобных исследованиях вызвана необходимостью выкапывания особей для определения их возрастного состояния. За счетную единицу принято растение, развившееся из семени, а в случаях его распада - совокупность вегетативного потомства одного семяного экземпляра.

При последующей обработке материала мы подсчитывали абсолютное число особей каждой возрастной группы в среднем на $0,25 \text{ м}^2$ (M) и ошибки (m) этого среднего. Достоверность разницы данных по годичной динамике численности возрастных групп определялась по критерию Стьюдента (Плохинский, 1970). Доверительный уровень полученных данных за немногими исключениями равен 95-99%.

Возрастные спектры ценопопуляций овсеца Шелля в 1970 году во всех 8 ассоциациях имеют ряд общих черт: 1) возрастные спектры почти всюду полночленны; 2) во всех спектрах преобладают старые растения (ϵ_3 , ϵ_2 , ϵ_1). суммарная численность их составляет от 52% на водораздельном плато до 80% на северном склоне, а в Кунчеровской степи на них приходится не менее 74%; 3) на участках со слабым выпасом или без выпаса (водораздельное плато, северный и длинный склоны) возрастные спектры ценопопуляций овсеца Шелля в той или иной степени двувершинны, а на участках с интенсивным выпасом — возрастные спектры почти одишвершинны; 4) во всех возрастных спектрах один из минимумов численности приходится на группу ϵ_1 .

Все эти общие черты возрастных спектров объясняются тем, что выпас способствует старению особей. Недостаточное увлажнение влияет сходным образом на особи овсеца Шелля. Оба эти фактора вместе оказывают двойное отрицательное воздействие, и в результате прегенеративные особи стареют так быстро, что приобретают черты растений ϵ_3 и ϵ_2 и пополняют эти возрастные группы, минуя ϵ_1 и ϵ_2 .

Хотя все ценопопуляции овсеца Шелля в Попереченской и Кунчеровской степях имеют ряд общих черт, они все же неодинаковы. Их отличия сводятся к разному соотношению возрастных групп в ценопопуляциях разных участков. Наиболее четко проследивается изменчивость относительной численности молодых особей (ϵ_3 , ϵ_2 , ϵ_1). Известно, что у растений, размножающихся семенным путем, численность молодых особей сильно зависит от внешних факторов (Богдановская-Гменеф, 1954; Каменецкая, 1949; Зеленчуи, 1964 и др.).

На 8 исследованных участках наибольшая доля прегенеративных особей (36%) отмечена в ценопопуляции водораздельного плато Попереченской степи при отсутствии выпаса. Можно было бы ожидать, что на более длинном северном склоне доля молодых растений возрастет, а

на более сухом - южном, напротив, уменьшится. Однако в действительности процент прегенеративных растений и на северном склоне, и на южном примерно одинаков и относительно низок (10-14%). Это мы объясняем неблагоприятным влиянием выпаса на северном склоне и недостаточным увлажнением на южном. В Кунчеровской степи оба фактора (выпас и недостаточное увлажнение) действуют совместно, что и проявляется в еще большем падении численности прегенеративных растений. Они составляют лишь 1-7% от всей численности ценопопуляции.

Значительная численность молодых особей в ценопопуляции овсеца Щедля на водораздельном плато при отсутствии выпаса создает двувёршинность кривой возрастного спектра, один максимум приходится на 1м растения. Двувёршинность возрастного спектра, согласно концепции А.А.Уранова (1973, 1975), мы рассматриваем как следствие волнообразного, квазициклического развития ценопопуляции. Это подтверждает материал по динамике ценопопуляций овсеца Щедля во времени.

В условиях континентального климата Пензенской области семенное возобновление происходит не ежегодно, а эпизодически с интервалом в 3-5 лет. Ценопопуляция в своем развитии претерпевает то старение (особенно после засух и выпаса), то омоложение (за счет интенсивной дисперсии). Свойства ценопопуляции, которое характеризует различное состояние ее в процессе развития, называется возрастностью. Для характеристики возрастности популяции мы использовали индекс Δ (Уранов, 1975), который меняется от 0 до 1; чем старше ценопопуляция, тем Δ ближе к 1.

В 1970 году ценопопуляция овсеца Щедля на водораздельном плато имела примерно одинаковую относительную численность молодых (прегенеративных) и старых (постгенеративных) растений. Возрастность ценопопуляции оценена, как 0,55. Левая часть возрастного спектра

этой ценопопуляции является результатом семенного пополнения, происшедшего, по нашим подсчетам, в 1967-1969 годах. Это - "волна" массового семенного возобновления. В последующие годы условия для прорастания зерновок и закрепления проростков в ценозе были неудовлетворительными - имела место сильнейшая засуха (1972 г.), и данная волна возобновления исчерпала себя. Сравнивая возрастные спектры за 5 лет (рис. I), можно видеть постепенное перемещение малого максимума в левой части спектра. К 1972-73 гг. одни особи левой половины спектра пополнили правую его часть, другие - выпали из состава ценоза. Возрастной спектр стал неполночленным (отсутствуют p и j). Правая часть возрастного спектра (наиболее стабильная) также не оставалась неизменной. Она заметно пополнилась старыми особями (g_3 , aa , a).

Причины преобладания старых растений в ценопопуляции овсеца Шелля несколько: 1) во второй половине большого жизненного цикла (g_3 , aa) происходит замедление темпов развития, за счет чего накапливаются растения этих возрастных групп; 2) группы g_3 , aa и a имеют несколько источников пополнения: так g_3 могут поправляться из g_1 , g_2 , v , в то время как g_1 только из v ; 3) при ухудшении условий существования, в частности при возрастании сухости и усиленном выпаса, особи овсеца Шелля могут развиваться по сокращенному большому жизненному циклу, в результате опять-таки будут накапливаться старые особи.

В 1972 году ценопопуляция овсеца Шелля имела Δ равным 0,87, то есть старые растения (g_3 , aa и a) преобладали, и ценопопуляция отнесена нами к типу старых нормальных (Жукова, 1967; Уранов, Сырнова, 1969). В 1973 году, более влажном и прохладном, в ценопопуляции вновь появились p и j особи. В 1974 году численность их возросла вдвое, возросла и численность старых растений, т.е. началась

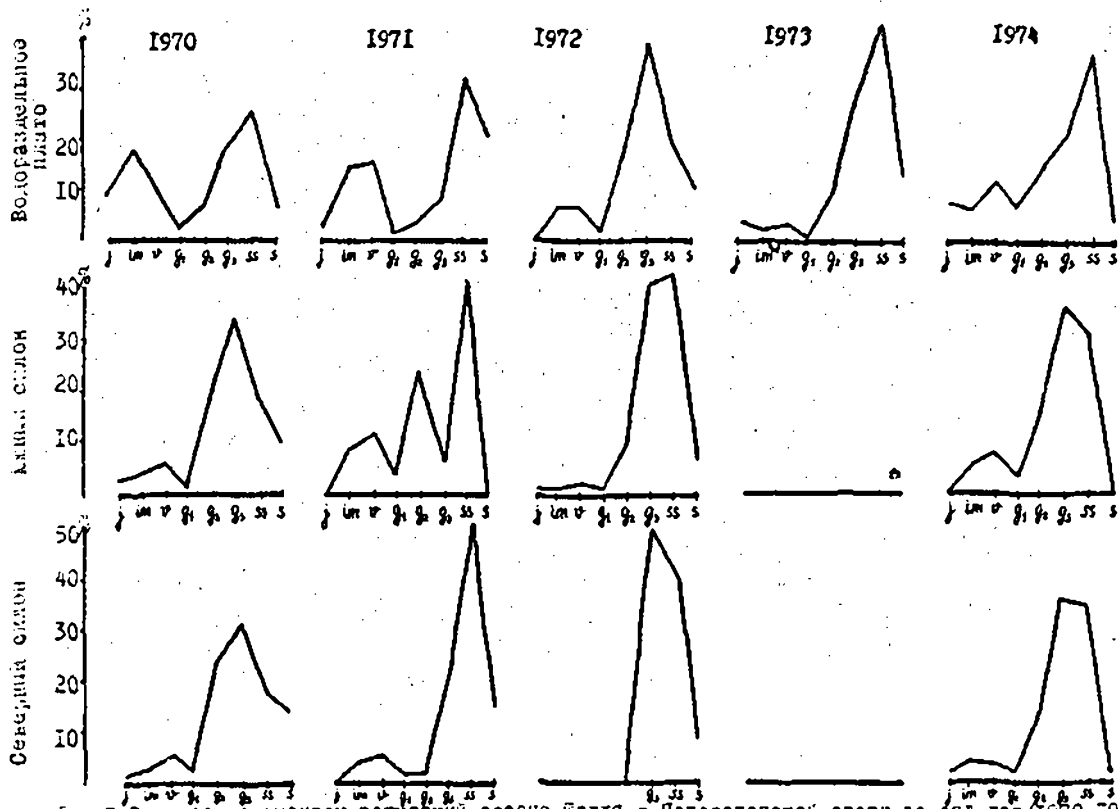


Рис.1. Возрастные спектры популяций овса Бедля в Поляреческой степи за ряд лет/1970-1974/

новая волна семенного возобновления. Молодые особи, пополнявшие ценопопуляцию в 1973-1974 гг., способствовали некоторому ее омоложению. Но ценопопуляция оставалась все еще старой нормальной.

$\Delta = 0,65$.

На северном и южном склонах развитие ценопопуляции во времени происходит сходно, но на временную динамику накладывается действие либо пасторальности, либо экологического фактора. В 1973 году мы не могли провести анализ структуры ценопопуляции овсеца Шелля на северном и южном склонах из-за малой ее численности. Овсец Шелля относится к полуэфемероидам (Голубев, 1962), которые в засушливые годы сокращают развитие надземных частей до минимума. В 1972 г. была сильнейшая засуха. Крайне низкая абсолютная численность овсеца Шелля, на наш взгляд, является результатом действия засухи, когда многие особи овсеца не только сократили развитие надземных частей, но и, по-видимому, перешли в состояние вторичного покоя. У других растений лесостепной зоны подобный факт отмечен К.А. Куркиным (1971).

Возрастные спектры ценопопуляции овсеца опушенного отличаются от таковых овсеца Шелля тем, что они имеют сравнительно небольшой показатель возрастности. Самая молодая в возрастном отношении ценопопуляция овсеца опушенного, как и у овсеца Шелля, на водораздельном плато, $\Delta = 0,38$. Более старая - на северном склоне, $\Delta = 0,47$. На остальных участках показатель возрастности равен 0,57-0,58. По классификации популяций Л.А. Луковой (1967), Л.А. Уранова, О.В. Смирновой (1969), это молодые нормальные (на водораздельном плато на северном склоне) и зрелые нормальные (в остальных случаях).

Динамику ценопопуляции овсеца опушенного во времени нам удалось проследить в условиях водораздельного плато только за два

года (1970 и 1971 гг.). В 1972-74 годах овсец опушенный почти не прослеживался в надземной части ценоза. Овсец опушенный, как и овсец Шелля, относится к полуэфимероидам (Голубев, 1962) и в сухие годы, вероятно, не только сокращает развитие надземных частей, а и переходит в состояние вторичного покоя. Развитие ценопопуляций во времени у овсеца опушенного сходно с овсецом Шелля - ценопопуляциями то стареют, то омолаживаются.

При изучении ценопопуляций овсецов было отмечено, что особи их размещены в ценозе неравномерно. Нами была сделана попытка исследовать размещение овсеца Шелля. В результате этой работы выяснено, что овсец Шелля образует скопления разного диаметра, разной плотности и разного возрастного состава. В каждом скоплении овсеца Шелля с 1971 по 1974 годы происходили сходные со всей ценопопуляцией изменения: молодые в возрастном отношении скопления взрослели, более взрослые - старели, старые - даже исчезали. В итоге можно заключить, что существование ценопопуляций обусловлено динамикой ее скоплений во времени и в пространстве.

В результате изучения большого жизненного цикла, численности и возрастных спектров ценопопуляций овсеца Шелля и овсеца опушенного можно сделать следующие выводы:

1. В ходе онтогенетического развития у двух видов овсецов выделены возрастные состояния, которые присущи и другим травянистым многолетникам. Каждое возрастное состояние характеризуется наличием общих качественных признаков: структуры побега, строения куста, соотношение живых и отмерших частей особи, наличие или отсутствие генеративных побегов и др. Продолжительность большого жизненного цикла обоих видов 12-20 лет.

2. В большом жизненном цикле овсецов обнаружена подвариантность, которая выражается в том, что в сухие годы у овсецов боль-

ной жизненный цикл "укорачивается" за счет выпадения из него отдельных возрастных состояний.

3. Семенное возобновление изученных видов происходит эпизодически, что сказывается на структуре возрастных спектров и численности популяций.

4. В ценопопуляциях овсеца Шелля в средние по увлажнению годы преобладают растения второй половины жизненного цикла ($g_2 + a + a$), в более сухие годы - участие их в сложении ценопопуляции еще более возрастает, а молодых ($j + 1a + v + g_1$) - сокращается. Во влажные, теплые годы и при отсутствии выпаса наряду со старыми заметную роль играют молодые растения.

5. Ценопопуляции овсецов Шелля и опушенного испытывают в процессе развития во времени то старение, то омоложение, т.е. их развитие имеет квазипериодический характер.

6. Циклические изменения возрастных спектров овсецов тесно связаны с циклическостью континентального климата.

7. Жизнь ценопопуляций овсеца Шелля осуществляется в форме постоянных изменений численности и возрастной структуры ценопопуляционных кокуссов в пространстве и во времени.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Онтогенез и возрастные группы овсеца Шелля / *Helictotrichon Schellianum* (Нак.) Kitagawa /. Научные доклады высшей школы. Биологические науки, № 2, 1973.
2. Некоторые биологические особенности овсеца опушенного *Helictotrichon pubescens* (Nuda.) Pilger. Бюллетень МОИП, отд. биол., вып. 4, 1974.

Печ. в коч. 18/II-76г. Зак. 236 Объем 1,5н.л. Тир. 170

Типография ИГПИ им. В. И. Ленина