

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

На правах рукописи

БАХМАТОВА Марта Павловна

ОНТОГЕНЕЗ
И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ
ПОПУЛЯЦИЙ ЧЕМЕРИЦЫ ЛОБЕЛЯ
(03.00.05 — ботаника)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1975

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

научный руководитель —
профессор

А.А.Уранов

Официальные оппоненты:

доктор географических наук,
профессор

С.В.Викторов

кандидат биологических наук

И.А.Крылова

Работа выполнена в высшем учебном заведении — МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан " 28 " сентября 1975 г.

Защита диссертации состоится " 3 " ноября 1975 г. в 15.30 час. на заседании Совета по присуждению ученых степеней 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. Малая Пироговская, дом 1, корпус 5).

Отзывы направлять по адресу: Москва, Г-435, ул. Малая Пироговская, дом 1, МПИ имени В.И.Ленина, научная часть.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Ученый секретарь Совета

Повышение продуктивности лугов и пастбищ — важная народно-хозяйственная задача. Одна из причин низкой продуктивности кормовых угодий — засоренность их малоценными, сорными и ядовитыми растениями, поэтому более глубокое и всестороннее знание биологии сорняков и поиска способов их уничтожения приобретает не только теоретическое, но и большое практическое значение.

Данная работа посвящена изучению чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) — ядовитого лугового сорняка. Всушивание и силосование не уничтожают токсичности этого вида. Кроме того, грубые сочные стебли чемерицы затрудняют равномерную сушку скошенных трав, вызывая запревание и гниение сена, отчего его кормовые достоинства снижаются.

С другой стороны, чемерица используется как лекарственное и явсектицидное растение.

Чемерица не раз привлекала внимание исследователей. Многие авторы изучали чемерицу с целью найти меры борьбы с этим сорняком (Бут, 1940; Кваракхелия, 1938; Работнов, 1946; Магакян, 1951; Бутов, 1966 и др.). Однако до сих пор эффективных мер борьбы с ней еще не выявлено. Большинство исследователей, занимавшихся этим вопросом, принимали во внимание лишь взрослые особи чемерицы и подходили к регулировке ее численности с позиций биологии взрослых растений.

Вид в ценозе существует обычно в виде ценопопуляции (Корчагин, 1964, 1966), которые представляют собой совокупность его особей, различающихся по возрасту, возрастному и жизненному состояниям. Возрастной состав (Работнов, 1950а,б) и возрастной спектр (Уранов, 1960) — важнейшие признаки ценопопуляции. Т.А.Работнов (1945, 1950а,б, 1964) обосновал большое теоретическое и практическое значение изучения численности и воз-

растного состава популяций растений.

Для исследования возрастного состава ценопопуляций какого-нибудь вида необходимо предварительно изучить закономерности онтогенеза его особей и установить специфические особенности каждого из возрастных состояний.

Многочисленные исследования популяционно-онтогенетического характера (Уранов, 1967) проводятся в проблемной биологической лаборатории и на кафедре ботаники МГУ им. В. И. Ленина.

В нашей работе, как и других работах этого цикла, основным объектом исследования — строение ценопопуляций чемерицы Лобеля и динамика их развития.

Динамический подход к поселениям этого вида может открыть новые возможности регулирования его численности в направлении полезном для хозяйственных целей. В таком аспекте чемерица Лобеля еще никак не была изучена.

ГЛАВНЫЕ ЗАДАЧИ нашей работы состояли в следующем:

1. Изучение большого жизненного цикла и возрастных состояний особей чемерицы Лобеля.

2. Исследование возрастного состава ее ценопопуляций в условиях Северодвинской тайги и выяснение: а) их строения и некоторых черт многогодичной динамики; б) влияния экологических условий на ценопопуляции; в) степени устойчивости ценопопуляций чемерицы Лобеля в условиях разного хозяйственного использования.

Диссертационная работа изложена на 147 стр. машинописного текста, включает введение, 4 главы, общее заключение, список литературы из 239 названий и приложение на 22 страницах. Текст иллюстрирован рисунками и графиками (23), таблицами (26).

Полевой материал собран с 1969 по 1972 гг. на посевных лу-

гах назовой р.Северной Двины в Холмогорском и Приморском районах Архангельской области. Климат области - умеренно-континентальный лесной зоны. В Холмогорском районе исследования проведены в останцово-островной пойме Холмогорского расширения долины Северной Двины на остане - Холмогорском массиве и аллювиальном острове - З.Нальостров. Второй район работ расположен в 70 км ниже по течению на о.Угжа, близ г.Архангельска. Здесь исследования проведены в основном на участках соответствующих центральной (внутренней по Елищеру, 1951) пойме с экологическим режимом средней зоны, на лугах среднего или переходного к низкому и верхнему уровню. Описания почвенных разрезов показали, что на участках Холмогорского массива и о.Угжа почвы сходные-аллювиально-дерновые суглинистые, а на исследуемых участках З.Нальострова - аллювиально-дерновые суглинистые. Растительность представлена разнообразными элювио-разнотравными, разнотравно-злаковыми и разнотравно-осоково-солоновыми лугами. Наиболее широко распространены следующие злаки: овсяница луговая, тимофеевка луговая, лучка дернистая, овсяница красная. Почти все сенокосные и пастбищные угодья засорены чемерицей, а на некоторых она переходит в разряд доминант.

Чемерица - многолетнее, кистекорневое корневищно-луковичное, травянистое растение, которое отличается мезофильностью, светолюбием, холодостойкостью. До первого цветения, которое может наступить через 10-25-30 лет с момента прорастания семян, растение существует в виде моноподиального побоя I порядка. Его многолетняя часть составляет укороченное обратноклассовидное корневище с верхушечной почкой, защищенной луковичкоподобным образованием из мясистых влагалищ срединных листьев.

После первого цветения моноподиальное нарастание растения

сменяется симподиальным и из пазушных почек, заложившихся в верхней части корневища, появляются крупные побеги, развивающиеся по типу моно- ди- или полициклических. Это тоже монокарпические побеги, образующие после цветения побеги следующего порядка. Отсюда видно, что чемерица представляет собой систему моноподиальных (в трактовке Гатцук, 1970) монокарпических побегов последовательных порядков, в типе полициклических.

Моноподиальные побеги обычно формируются из совокупности элементарных побегов (Груданский, 1960), которые у чемерицы соответствуют годичному побегу или годичному приросту. Морфогенез и цикл развития элементарного побега одинаковы для осей 1-го порядков. Элементарные побеги чемерицы можно подразделить на 2 типа: чисто вегетативные, розеточные и вегетативно-генеративные, полурозеточные.

Укороченный стебель вегетативного побега остается под землей в составе корневища в виде его членика, годичного прироста. В составе корневища чемерицы имеется обычно 2-3, реже 4-5 члеников, что определяет его "условный возраст" (Смирнова, 1967). Абсолютный возраст корневища установить невозможно, вследствие его постоянного отгнивания снизу. Корневище формируется под землей и не выходит на поверхность, вытягиваясь контрактивными корнями в почву. Известно, что глубина расположения корневища в почве и его условный возраст могут быть одним из показателей возрастного состояния особи.

В генеративном элементарном побеге чемерицы выделено 3 зоны по схеме Тролля (1964). I зона возобновления - розеточная часть побега, к которой приурочены пазушные почки возобновления и дальнейшее ветвление, II - зона торможения, III - флоральная зона, соцветие.

Термин "малый жизненный цикл", которым С.П.Смелов (1947) и Л.Г.Раменский (1938) обозначают цикл развития монокарпического побега, применен нами к более мелкой структурной единице - элементарному побегу. Согласно нашим исследованиям, малый жизненный цикл элементарного побега чемерицы длится от 5 до 7-8 лет и включает эмбриональную фазу (около 2 лет), фазу подземного и надземного развития побега (около 1 года) и фазу существования базальной части побега в составе многолетнего корневища (от 2 до 5 лет). Последняя фаза более продолжительна у молодых и средневозрастных генеративных особей. С процессом старения она уменьшается, поскольку ускоряется процесс разрушения корневища.

Применение сравнительно морфологического метода при изучении большого жизненного цикла (Раменский, 1925; Смелов, 1937, 1947) чемерицы позволило выделить в нем 9 возрастных состояний, рассматриваемых как взаимосвязанные этапы онтогенеза. Основными признаками при выделении возрастных состояний оказались: форма, консистенция, размер живой и отмершей части корневища, его разветвленность, условный возраст, глубина залегания в почве и наличие рубцов генеративных побегов, а также количество корней и "емкость почек". В надземной части важны очертания и размеры листовых пластинок, площадь ассимилирующей поверхности особи. Учитывал также семенное или вегетативное происхождение особи и способность ее к цветению.

Все данные статистически обработаны и сведены в таблицы. Они уточнили характеристики возрастных состояний чемерицы, выделенных согласно классификации Т.А.Работнова (1950), дополненной другими авторами: Трулевич, 1960; Жукова, 1961; Смирно-

ва, 1967; Норана, 1967 и др.).

Прегенеративный период

Развитие побега I порядка в течение прегенеративного периода идет медленно и плавно.

Проростки. В литературе (Kirchner, Loew, Schroeter, 1934) есть указания, что чемерица прорастает по подземному типу и проросток: первый год не выходит на поверхность почвы. Видно, так прорастают семена на какой-то глубине в почве. Мы же обнаружили проростки чемерицы, развивающиеся по надземному типу из семян, лежащих на поверхности почвы. Эти проростки обладают главным корнем и длинным (до 5-6 см) зеленым влагалищем семедоли, выходящим на своей верхушке семенную кожуру и эндосперм с заключенной в нем гаусторией. В августе зеленая часть семедоли подсыхает, а ее основание окружает верхушечную почку с одним будущим зеленым и одним чешуевидным листом.

Овенильные растения. Это - растеньица с настоящими зелеными листьями. Среди них выделены 2 возрастные подгруппы:

1. Овенильные растения 2 года жизни имеют один линейный или узколанцетный зеленый лист и разветвленный главный корень, наряду с 1-2 придаточными. Корневые еще не выражены. Встречаются в популяциях не ежегодно.

2. Овенильные растения старше 2-х лет. Это - растеньица с 1-2-3 узколанцетными зелеными листьями, общая площадь ассимилирующей поверхности которых не превышает в среднем 10 см^2 . Все корни придаточные, корневище маленькое, цилиндрическое или слегка разрастающееся кверху.

Иматурные растения. К этому возрастному состоянию относятся особи: имеющие 2-4 узколанцетных или эллиптических зеленых листа, напоминающих таковые у взрослых особей. Корневище

начинает приобретать обратноконусовидную форму, располагаясь на глубине 4-6 см.

Взрослые виргиниальные растения. Характерные признаки: листовая пластинка эллиптическая или широкоовальная с заостренной верхушкой, округлым основанием и усильвающейся г-фрированностью, корневище плотной консистенции обратноконусовидной формы, чаще всего с условным возрастом 3, а в предгенеративном состоянии - 4 года.

Моноподальный побег I порядка, пройдя все описанные возрастные состояния, зацветает.

Г е н е р а т и в н ы й п е р и о д

Молодые генеративные. К ним отнесены впервые зацветающие растения, представленные генеративным побегом I порядка. Корневища их сохраняют черты, свойственные взрослым виргиниальным особям в предгенеративном состоянии, но не имеют терминальной почки, а развивают боковые почки возобновления обычно в числе 2-3, реже I или 4-5. Листовые пластинки широкоовальные. В этом состоянии особи находятся I год. На данном этапе моноподальное нарастание чемерицы заканчивается, сменяясь симподальным, что характеризует переход особей в средневозрастное генеративное состояние.

Интересная биологическая особенность чемерицы - ее не ежегодное цветение. Массовое цветение этого вида отмечается с интервалами в 2-5 лет. Поэтому выявлены особые показатели, главным образом, в подземной сфере, по которым можно установить возрастное состояние как цветущих, так и временно нецветущих средневозрастных и старых генеративных особей.

Средневозрастные генеративные

А. Средневозрастные генеративные семенного происхождения. Это особи, представленные разветвленным побегом I порядка. Они имеют два или больше число оближенных вегетативных или генеративных побегов, связанных остатком корневища I порядка. Корневище этих растений дву- многоглавое и каждая "глава" несет в среднем 2-3 почки возобновления. На нем виден рубец одного или нескольких генеративных побегов. Листовые пластинки широко-эллиптические или округлые.

В. Средневозрастные генеративные вегетативного происхождения.

Эти особи появляются в результате расчленения многопобеговых особей чемерицы, формируя клон. На их вегетативное происхождение указывают следующие признаки: 1) между корневищами отделившихся растений обычно имеется перегибавшее корневище или его остатки; 2) корневища располагаются под углом друг к другу, вследствие их косого острого (Смирнов, 1958) роста в составе многоглавого корневища; 3) корневище чаще всего имеет бочкообразную форму с плоским широким нижним концом.

При обособлении побегов все более высоких порядков в самостоятельные особи происходит старение растений.

Старые генеративные растения. В процессе дальнейшего развития и вегетативного размножения чемерицы все больше появляются особи, которые можно отнести к категории старых генеративных. Они обладают следующими признаками: 1) корневище более рыхлой консистенции, чем у средневозрастных, усиленно отгнивающее на проксимальном конце; 2) форма корневища цилиндрическая или конусовидная, в отличие от обратно-конусовидной у молодых растений; 3) число вздутых листьев на одном побеге

сокращается до 6-5 и их листовые пластинки становятся похожими на таковые у взрослых виргини-ных растений с 6-6 зелеными листьями; 4) цветущий побег формирует одну, реже - 2 пазушные почки, поэтому способность к ветвлению ослаблена; 5) растения представлены обычно парциаль^х) с одним или двумя боковыми побегами и -порядка; 6) количество цветков на побеге резко сокращается; 7) количество живых корней уменьшается.

П о с т г е н е р а т и в н ы й п е р и о д

Постгенеративные растения уже не способны цвести и вегетативно размножаться. Мы подразделили их на субсенильные и сакральные. К группе субсенильных отнесены немолодые растения с 4-3 зелеными листьями на побеге, внешне напоминающие молодые виргини-ные с 3-4 листьями или иматурные, не отличающиеся от них риском, гнилым корневищем конусовидной формы. У сакральных растений надземные побеги по внешнему виду напоминают двени-ные, но отходят от корневища, почти полностью перегибавшего. Это предсмертный этап онтогенеза чемерицы.

Продолжительность большого жизненного цикла чемерицы Лобеля, определенную прямыми и косвенными показателями, по нашим подсчетам, составляет не менее 80 лет.

Наряду с выявлением возрастных состояний особей чемерицы, изучая процесс образования и развития ее клонов. Чемерица - вегетативно малоподвижное растение. Клоны ее компактны, но способны длительно сохранять за собой захваченное пространство, что наряду со значительными размерами особей определяет фитоцено-тическое значение чемерицы, как устойчивой основы фитоцено-зов. Показано, что клоны чемерицы проходят свои возрастные со-

х) Термин "парциаль" предложен А.А.Урановым и означает всякую отделяющуюся часть растения, способную к самостоятельному существованию.

топия, подобно клонам клубнелуковичного герфита безвременника великолепного (Шорина, 1967) и существуют в виде молодых, сформировавшихся хорошо развитых, стареющих и старых.

ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЧЕМЕРИЦЫ ЛОБЕДЯ

В соответствии с поставленными задачами подбирали луговые участки, полная геоботаническая характеристика которых дана на основе изучения 1,0 м² площадок. Изучение возрастного состава популяций чемерицы производили методом трансект (Понятовская, 1964), длиной 100 м и шириной 0,5 м, которые разбивали на 100 площадок по 0,5 м². Все особи на трансекте выкапывали, так как возрастное состояние их можно определять лишь после тщательного просмотра подземных органов. За счетную единицу принимали каждую особь семенного и вегетативного происхождения. Подсчитывали абсолютное число особей каждой возрастной группы и процентную долю ее участия в ценопопуляции. При последующей обработке цифрового материала находили среднее арифметическое значение абсолютной численности особей каждой возрастной группы в пересчете на 1 м² (M) и ошибки (m) этого среднего. Для оценки достоверности разницы полученных величин использовали номограмму аддиса и вероятностей (Поморский, 1930). Возрастной спектр монопопуляций чемерицы строили на основе процентного учета возрастных групп. За 100% принимали всю сумму особей, за исключением ювенальных I подгрупп.

Статистическая обработка показала, что собранный материал по возрастному составу ценопопуляций достоверен. Использованные данные соответствуют доверительному уровню 90-95% за некоторыми исключениями, которые указаны в соответствующих местах.

Первую задачу - выявить строение члеников, которые характеризуются разнообразной динамикой ценопопуляций чемерицы Лобеля решали путем их исследования на трех участках в течение 3-х лет (1970-71-72), которые отличались контрастными изменениями погодных условий. Два участка были выбраны около с.Холмогоры (I и II) и третий - на о.Уйма. Эти три участка можно представить как экологический ряд по влажности (77-73-69 - ступени по Раменскому).

Разнообразные изменения численности и возрастных спектров ценопопуляций чемерицы изучали также методом трансект, но необходимость выкапывания особей для определения их возрастного состояния привела к тому, что каждый последующий год закладки - вала на трансекте близ той, которая была заложена в предыдущем году. Для выяснения возможности использования такой методики предварительно была проверена степень пространственной неоднородности ценопопуляций чемерицы. Оказалось, что при увеличении размеров трансекта от 20 м до 50 м возрастные спектры и численность ценопопуляций чемерицы становятся сходными. Это дает основание полагать, что при достаточной протяженности трансекта (100 м) пространственная неоднородность ценопопуляций нивелируется и данные за разные годы отражают их динамику во времени.

Ценопопуляции трех участков включали все возрастные группы за исключением семенных на II участке и определяли как формальные или приближающиеся к состоянию нормальных в понимании Т.А.Работнова (1950а). Но по соотношению численности прегенеративных и генеративных особей эти ценопопуляции гетерогенны. В ценопопуляциях I и II сенокосных участков преобладают прегене-

ративные особи, главным образом, виргинийки, генеративные же составляют небольшую долю. В ценопопуляции III участка генеративная фракция, представленная в основном средневозрастными генеративными особями, составляет значительную часть. На основании этого ценопопуляции I и II участков классифицировали как молодые нормальные, а ценопопуляцию III участка как зрелую, для приближающуюся к зрелой нормальной.

В структуре возрастных спектров популяций выявляли интересную особенность - их двувершинность с "провалом" на группе молодых генеративных. Это обусловлено периодичностью массового цветения чемерицы и краткостью молодого генеративного состояния.

На контрастные погодные условия за 3 года чемерица реагировала изменением абсолютной и относительной численности возрастных групп. Причем, на разных участках в одни и те же годы наблюдалось сходные изменения, что позволяет рассматривать как случайное совпадение.

Видно, что в холодный и нормально влажный 1971 год по сравнению с 1970 годом, тогда метеорологические показатели были ближе к норме, абсолютная численность всех возрастных категорий в ценопопуляциях возросла, а в жаркий и засушливый 1972 год - снизилась, за исключением старых генеративных растений, что привело к некоторому "старению" популяций. Это подтверждают не только данные возрастных спектров, но и коэффициенты возрастной ценопопуляции, определенные по формуле А.А.Транова (1973). Тенденция изменения численности чемерицы Лобеля заставляет думать, что ценопопуляция реагирует на погодные условия и что близкое к норме количество осадков при низкой годовой температуре наиболее благоприятно для этого растения.

В диссертации сделана попытка вскрыть механизм реакции чемерицы на погодные условия. С этой целью было проанализировано участие возрастных групп (в %) в ценопопуляции I участка, где наблюдения вели 3 года подряд.

Наблюдения за ценопопуляциями чемерицы позволяют заключить, что им свойственны разногодичные изменения, проявляющиеся в колебаниях общей численности и незначительном смещении возрастной, но колебания возрастного спектра не выходят за пределы исходного типа нормальных ценопопуляций. Две из изученных ценопопуляций сохраняли облик молодой нормальной и одна — зрелой или приближающейся к зрелой нормальной ценопопуляции.

Периодичность цветения и инспермации слабо влияет на ценопопуляции чемерицы и не вызывает нарушения их устойчивости. Прерывистость семенного пополнения нивелируется дилатальным развитием чемерицы на всех этапах онтогенеза.

Ценопопуляции чемерицы носят в целом устойчивый характер, они могут длительно существовать в ценозе в малоизменяющемся дефинитивном состоянии, что определяется биологическими особенностями вида. Это дает возможность сравнивать его ценопопуляции, исследованные не в один год, а в близкие годы. Из этого следует, что разногодичные изменения накладывают сильный отпечаток на результат.

Вторая задача заключалась в выяснении влияния некоторых исторических факторов на ценопопуляции чемерицы. С этой целью изучены ценопопуляции в 3-х исключительных рядах по увлажнению. Уровни увлажнения устанавливали по шкалам Раменского (1953).

На лугу около с. Холмогоры 3 ассоциации представляют I экологический ряд по увлажнению (71, 73, 77 ступени по Раманскому). Две трансекты (II, 12) на о. Убы составляют II экологический ряд по увлажнению (66-77 ступени по Раманскому), а три трансекты по о. В. Нальостров (9, 8, 7) - III экологический ряд по увлажнению (62-65-69 ступени по Раманскому). Почвы I и II экологических рядов - аллювиально-дерновые супесчаные. Почвы III экологического ряда - аллювиально-дерновые супесчаные. Хозяйственное использование всех этих лугов сходное - одноукосные сенокосы, но в Нальострове (тр. 9, 8, 7) весной производится выпас скота.

Возрастные спектры 8 ценопопуляций классифицированы как переходные нормальные или приближающиеся к состоянию нормальных (Уранов, Сырнов, 1969). Выявлен "базовый" (Заугольнова, 1974) левосторонний возрастной спектр нормальных ценопопуляций чеме-рыши в условиях одинакового хозяйственного использования - одноукосности сенокоса. В нем отразились сходные черты возрастных спектров рассмотренных ценопопуляций: I - преобладание прегенеративных особей, а среди них, в большинстве случаев, виргиниальных. 2 - незначительная доля участия в составе ценопопуляции генеративной фракции.

Несмотря на отмеченные черты сходства ценопопуляции все же неоднородны. Анализ возрастных спектров, численности ценопопуляций показал, что их отличия во многом определяются различными экологическими условиями, в частности, почвенными условиями и - главное - увлажнением.

Так в зависимости от почв выделены 2 группы ценопопуляций: 1) с левосторонними спектрами и максимумом на двенильных растениях (трансекты III экологического ряда на супесчаных почвах) и 2) левосторонними спектрами и максимумом на виргиниальных осо-

бах (трансеанты I и II экологических рядов на суглинистых почвах). Видно, супесчаные почвы более благоприятны для прорастания семян и приживаемости вселенных особей чемерицы.

Закономерная зависимость от увлажнения абсолютной численности и относительного содержания возрастных групп в ценопопуляциях чемерицы прослеживается в каждом экологическом ряду. Для проверки существования такой зависимости все 8 ценопопуляций расположили в общий экологический ряд по увлажнению, который охватил условия увлажнения от 62 до 77,5 степени по Раменскому, т.е. от сухолутового до сырлутового.

Выяснилось, что общая численность и численность прегенеративных и генеративных особей изменяются в этом общем ряду по одновершинной кривой с максимумом на 69-71 степени увлажнения по Раменскому. Это подтвердило существование закономерной реакции ценопопуляций чемерицы на условия увлажнения и позволило заключить, что в условиях Северодвинской гряды решающим фактором определяющим их состояние является влажность, а не прочие условия почвенного режима.

Детальный анализ возрастных спектров и численностей всех возрастных категорий всхожих семян показал реакцию ценопопуляций чемерицы на изменение экологических условий. Оказалось, что в неоптимальных условиях существования — как крайне сухих, так и переувлажненных изменяется скорость развития чемерицы. В условиях сырлутового увлажнения на суглинистых почвах происходит замедление развития вселенных растений и удлинение прегенеративного периода. В условиях сухолутового увлажнения на супесчаных почвах наблюдается обратное явление — ускорение развития, сокращение прегенеративного периода. Подобное явление отмечалось и для других растений в неоптимальных условиях (Шорина,

1968; Воронцова, 1967, 1968, 1971). Такая лабильность, видимо, позволяет ценопопуляциям чемерицы адаптироваться к различным неблагоприятным условиям.

Разные условия экотопа отражаются и на вегетативной мощности особей чемерицы, а следовательно, и на уровне их жизненности. Поэтому мы предприняли попытку характеризовать те же ценопопуляции по жизненности составляющих их особей. Работ, в которых этот показатель был бы применен для характеристики популяций и их изменчивости немного: Г.М. Проскурякова (1968); Л.И. Воронцова (1972); И.М. Ермакова (1972).

Мы не могли воспользоваться известными шкалами определения жизненности (Браун-Бланке и Пасьяр, 1922; Алексин, 1925, 1938, 1951; Сукачев, 1930), вследствие биологического своеобразия чемерицы - ежегодного цветения. Была предложена трехбалльная система уровней жизненности ее генеративных особей по различиям в их вегетативной мощности.

Первым способом выявления уровня жизненности ценопопуляций была избрана встречаемость генеративных особей разной вегетативной мощности. По этому показателю наибольший уровень жизненности оказался в популяциях среднеувлажненных местообитаний, где наряду с максимальной численностью генеративных растений преобладают мощно развитые особи I уровня. В условиях более сухого, как и переувлажненного экотопа встречаются лишь средне- и слабо развитые особи II, III уровня жизненности, а особи I уровня жизненности нет.

Второй способ - определение среднего веса средневозрастной генеративной семенной особи каждой ценопопуляции. Средний вес находили как среднеарифметическое из веса 25-30 генеративных растений длиной ценопопуляции. Жизненность, выявленная по

этому признаку дала результат, аналогичный определенному первым способом. Нависшая - в ценопопуляциях влажнотупового увлажнения. Этот последний способ определения уровня жизнеспособности практически удобен и использован нами для дополнительной характеристики и сравнения ценопопуляций.

Изучение чемерицы в диапазоне рассмотренных условий экотопов показало, что ценопопуляции чемерицы реагируют на колебания увлажнения и различные почвенные условия изменением абсолютной численности, уровня жизнеспособности, возрастных спектров, но последние меняются не столь значительно, чтобы привести к появлению разных типов ценопопуляций.

Согласно третьей задаче, ценопопуляции чемерицы исследовали в разных условиях пастбищного режима. Три пастбища характеризовались одинаковой густотой нагрузки, но различались длительностью использования (7-8, 15, 30 лет) и одно - тридцатилетнее - имело повышенную нагрузку, являясь прогоном для скота. Изучение ценопопуляций чемерицы в серии этих условий позволило прийти к следующим выводам.

Хозяйственное использование угодья заметно влияет на возрастную состав ценопопуляций. Если для сенокосов характерными были молодые формальные ценопопуляции, то для пастбищ - зрелые нормальные с максимумом на особях генеративного периода (жм. I). Кроме того, абсолютное и относительное содержание взрослых и имитурных особей в ценопопуляциях пастбищ ниже, чем на сенокосах, а доля старых генеративных и семенных особей - выше. Сопоставление спектров сенокосной и пастбищных ценопопуляций показало, что перестройка возрастного спектра ценопопуляций под влиянием вытеснения происходит вследствие устранения

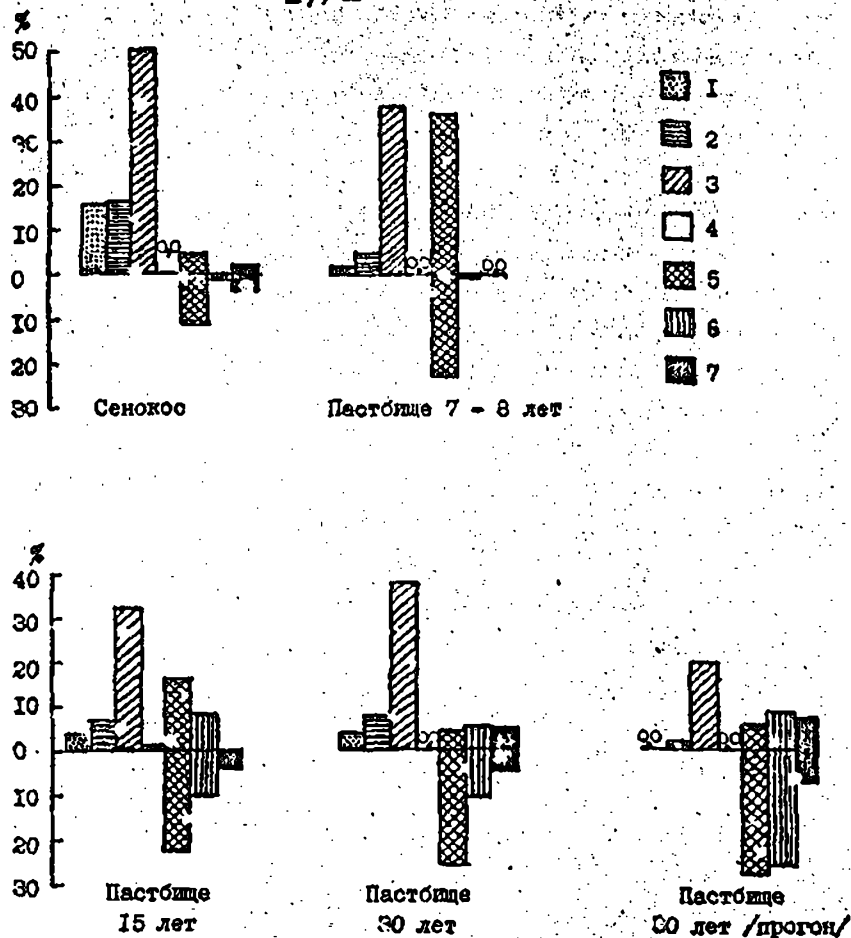


Рис. 4. Возрастные спектры популяций в ряду пастбищной дикрессии.

1-женильные, 2-матурные, 3-виргильные, 4-молодые генеративные, 5-средневозрастные генеративные, 6-старые генеративные, 7-семянные.

Над нулевой чертой - % особи соматического происхождения.

Под нулевой чертой - % особи вегетативного происхождения.

с одной стороны - ювенильных и иматурных особей, а с другой - старых генеративных и семенных. Средневозрастные генеративные оказываются более устойчивыми по отношению к нагрузке и их доля в ценопопуляции пастбищ с течением времени возрастает.

Анализируя возрастные спектры ценопопуляций пастбищ 7-8, 15 и 30-летнего срока использования заключили, что при увеличении длительности пастбищного использования ценопопуляции чемырицы медленно стареют, в них накапливаются старые генеративные и семенные растения, но доля участия ювенильных особей не уменьшается и все рассмотренные ценопопуляции продолжают сохранять характер зрелых нормальных, что свидетельствует об устойчивости вида к умеренному, хотя и длительному выгозу.

Более резкие сдвиги в жизни и развитии ценопопуляций чемырицы происходят при увеличении пастбищной нагрузки, что следует из анализа возрастного спектра ценопопуляций прогона на 30-летнем пастбище. Молодая часть этой ценопопуляции подавлена: ювенильные исчезли, относительное содержание иматурных - 1,9% и взрослых - 20,6%. Генеративная фракция представлена, главным образом, старыми генеративными 33,1% и средневозрастными генеративными вегетативного происхождения - 26,9%. Средневозрастные генеративные семенного происхождения составляют лишь 6,4%. Участие семенных особей высокое - 14,1%. Отмеченные показатели возрастной структуры ценопопуляции характеризуют ее как стареющую нормальную.

Усиление пастбищной нагрузки приводит к снижению уровня вегетативной мощи, что проявляется в уменьшении побегов.

Усобищенностью чемырицы можно считать высокое участие в популяции прогона старых генеративных и семенных особей. Преобладание здесь данных категорий, несмотря на их усиленное

алиминированга при выпасе, объясняется быстрым пополнением этих возрастных групп, вследствие ускоренного прохождения особями среднелозрастного генеративного состояния, или полного его выпадения. Это, очевидно, результат снижения вегетативной мощности особей чемерицы.

Основываясь на наших данных, можно утверждать, что усиленная пастбищная нагрузка действует на популяцию чемерицы угнетающе и ускоряет процесс их старения. Последнее обстоятельство в предполагаемых методах борьбы с чемерицей до сих пор не учитывалось, хотя выпас как средство уничтожения сорных луговых растений, при условии тщательно продуманного режима пастбищного использования, уже не раз рекомендован (Шенников и Бодоговская, 1927; Шенников и Кондратьева, 1934; Э.Клапп, 1961).

Исходя из наших наблюдений, в случаях крайней необходимости срочных мер по борьбе с чемерицей, можно, вероятно, использовать засоренные сенокосы под пастбища с интенсивной, но кратковременной нагрузкой. Такая нагрузка осуществима при мелкозагонной пастбе с сокращенным сроком выпаса, широко пропагандируемый в Западной Европе (Э.Клапп, 1961). Учитывая нерешенность проблемы искоренения чемерицы как ядовитого лугового сорняка, полагаем, что рекомендуемый Э.Клаппом метод заслуживает внимания и может быть учтен и экспериментально проверен в дальнейших поисках способов борьбы с чемерицей.

ВЫВОДЫ

1. В большом жизненном цикле чемерицы Лобеля выделено 9 возрастных состояний особей, совпадающих многим травянистым многолетникам. Они довольно четко разграничиваются по биоморфологическим показателям, основным из которых является характеристика корневища и глубина его залегания в почве. Эти показа-

тели являлись ведущими и при определении возрастного состояния временно нецветущих особей.

2. Чемерица — вегетативно малоподвижное растение. Клоны ее начинают формироваться в стеблевозрастном генеративном состоянии. Они компактны, но способны длительно сохранять за собой захваченное пространство, что наряду со значительными размерами особей определяет фитоценотическое значение чемерицы. Клоны проходят свои возрастные состояния и существуют в виде молодых, хорошо развитых, стареющих и старых.

3. В условиях Северодвинской поймы обнаружены ценопопуляции чемерицы только нормального типа или приближающиеся к состоянию нормальных (Работнов, 1950а), что подчеркивает устойчивость этого вида.

4. Возрастные спектры изученных ценопопуляций показывают их изменение во времени от молодых до старых нормальных.

5. Особенностью возрастных спектров всех рассмотренных ценопопуляций является их двувершинный характер с "провалом" на группе молодых генеративных. Эта особенность обусловлена периодичностью массового цветения чемерицы, которое происходит с интервалами в 2–4 года, и быстрым прохождением молодого генеративного состояния.

6. Хозяйственное использование угодья оказывает существенное влияние на возрастной спектр ценопопуляции чемерицы. Выделено два довольно устойчивых варианта нормальных ценопопуляций, два типа "базовых спектров" (Заугольнова, 1974): 1) молодые нормальные — на сенокосах и 2) зрелые нормальные — на пастбищах.

7. Для характеристики жизненного состояния ценопопуляций наряду с численностью и возрастными спектрами использованы

еще: 1) процентное содержание особей разных уровней жизнестойкости, 2) средний вес среднелетней генеративной семенной особи. Такая комплексная оценка жизнестойкости ценопопуляций показала, что в условиях сенокосного режима наиболее устойчивыми и высокожизненными являются ценопопуляции с влажнотуповым увлажнением (69-71 ст. пены увлажнения по Раменскому), а в условиях пастбищ - ценопопуляции на участках с режимом, переходным от сенокосного к пастбищному.

8. На контрастные погодные условия разных лет, на изменения экологических условий, на увеличение длительности пастбищного использования не приводят к изменению исходного типа ценопопуляции, хотя в некоторой степени отражаются на уровне жизнестойкости особей, численности и возрастном спектре ценопопуляций чемерицы.

9. Ценопопуляции чемерицы, по-видимому, носят устойчивый дефинитивный характер, они могут длительно существовать в ценозе в малоизменяющемся состоянии, что определяется биологическими особенностями и большой продолжительностью жизни этого вида.

10. Стабильный характер ценопопуляций чемерицы не оставляет надежды на то, что этот вид, появившись в фитоценозе, может быстро исчезнуть без вмешательства извне. Для искоренения чемерицы требуется активное вмешательство человека и применение особых методов борьбы, действующих не только на взрослые, но и на самые молодые особи чемерицы.

11. Выявлено сильное действие на ценопопуляции чемерицы интенсивного выпаса. Усиление пастбищной нагрузки вызывает резкое ослабление вегетативной мощности особей и ускоряет старение ценопопуляций. Учитывая нерешенность проблемы искоренения че-

рицы как ядовитого лугового сорняка, полагаем, что рекомендуе-
м. Э. Клаппом (1961) метод борьбы с сорняками путем применения
краснокремневой мелкозаточной пасты с интенсивной нагрузкой,
достойн внимания и может быть учтен и экспериментально прове-
рен в дальнейших поисках способов борьбы с чемерицей, особенно
на чрезмерно засоренных угодьях.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Малый жизненный цикл чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.). Научные доклады высшей школы. Биологические науки, № 6, 1973.
2. Большой жизненный цикл чемерицы Лобеля в ценопопуляциях Северодвинской поймы. В сб. "Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом". Изд-во МГУ им. В.И. Ленина, Москва, 1974.
3. О динамике популяций чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) при контрастных изменениях метеорологических условий. Научные доклады высшей школы. Биологические науки, № 11, 1974.

По теме диссертации сделан доклад:

"Большой жизненный цикл чемерицы Лобеля в ценопопуляциях Северодвинской поймы". Совместное заседание ВБО и каф. Геобот., МГУ, 1972.

Под. в печ. 22/IX-75г. Зак. 774 Объем I, 75 п.л. Тир. 150

Литографический цех ИГПИ им. В. И. Ленина