

A-27687

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

Специализированный Совет К-113.08.13

На правах рукописи

УДК 581.524 : 632.937.2

ЛЕБЕДЕВ Владимир Павлович

**ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
НЕКОТОРЫХ КОРНЕОТПРЫСКОВЫХ
СОРНЫХ РАСТЕНИЙ**

03.00.05 — ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1984

Ботаника

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

Научные руководители:

доктор биологических наук,
профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

кандидат биологических наук, доцент Л. А. ЖУКОВА

Официальные оппоненты

доктор биологических наук, профессор Б. Н. ГОЛОВКИН

кандидат биологических наук, доцент Г. Н. ФИРСАНОВА

Ведущая организация — Тимирязевская сельскохозяйствен-
ная академия.

Защита состоится «.....» 1984 г. в 15 ча-
сов 30 минут на заседании специализированного Совета
К-113.08.13 по присуждению ученой степени кандидата наук в
Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Зна-
мени государственном педагогическом институте им. В. И. Ле-
нина по адресу: Москва, ул. Кибальчича 6, корпус 5, аудито-
рия 304.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке МГПИ
им. В. И. Ленина (ул. М. Пироговская 1, МГПИ им. В. И. Ле-
нина).

Автореферат разослан «.....» 1984 г.

Ученый секретарь специализированного Совета

М. П. СОЛОВЬЕВА

Соловьев

1. Общая характеристика работы

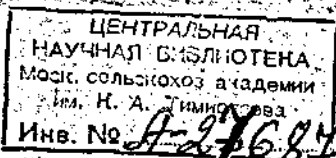
Актуальность темы. В настоящее время в популяционной экологии растений накоплен большой фактический материал, посвященный изучению семенных и некоторых папоротникообразных растений. Это служит биологической основой прогнозирования и управления ценопопуляциями и фитоценозами, их рационального использования.

Корнеотпрысковые растения представляют одну из малоизученных групп в онтогенетическом, экологическом и популяционном отношении. Лишь некоторые авторы описывали отдельные этапы полного онтогенеза облигатных корнеотпрысковых трав (Былова, 1960, 1962, 1965; Соловьева, 1964, 1965; Туликов, 1963, 1967, 1972; Водолазский, 1976, 1979, 1982) и изучали их ценопопуляции (Pulswain, Machin, Karkis, 1968). В большинстве же других специальных работ излагаются отрывочные, далеко неполные данные, касающиеся только отдельных сторон биологии корнеотпрысковых травянистых растений.

Настоящая работа посвящена изучению онтогенеза и структуры ценопопуляций двух видов облигатных корнеотпрысковых трав, являющихся широкораспространенными и трудноискоренимыми сорняками полей. Она позволяет внести вклад в решение некоторых проблем теоретической морфологии, популяционной экологии растений, агрофитоценологии и др. Проведенное исследование особенно актуально в настоящее время в связи с резолюциями XVI съезда КПСС по дальнейшему подъему земледелия и животноводства, Продовольственной программой, когда борьба с сорняками полей приобретает особое значение.

Цель и задачи исследования. Основная цель диссертационной работы: изучить поведение некоторых облигатных корнеотпрысковых трав на организменном и популяционном уровнях организации. Конкретные задачи исследования: а) изучить полный онтогенез особей исследуемых видов; б) изучить частные онтогенезы; в) исследовать структуру и динамику корнеотпрысковых видов в разных экологических условиях и разных фитоценозах; г) выяснить влияние гербицидов на исследуемые виды; д) проанализировать особенности поведения и взаимоотношения изучаемых видов.

Научная новизна работы. Впервые изучен полный онтогенез у двух представителей жизненной формы облигатных корнеотпрысковых



трав. Выявлено, что специфика взрослых растений данной жизненной формы заключается в образовании крупных полицентрических систем корней размножения с разновозрастными корневыми отпрысками, достаточно автономными и выступающими как центры фитогенных полей. Показана специфика популяционной жизни исследуемых корнеотпрысковых видов в разных экологических условиях. Проявление возрастных изменений на разных уровнях: парциальных образований (корневых отпрысков), особей семенного и вегетативного происхождения, клонов и ценопопуляций в целом определяет сложный характер динамических процессов, наблюдаемых у корнеотпрысковых растений. Структура ценопопуляций корнеотпрысковых трав отражает сочетание сезонной и погодичной динамики.

Установлено, что в разных экологических условиях исследуемые виды имеют смешанный тип поведения. В агроценозе и на залежах они образуют ограниченный с пространстве структурную часть (синусию), проявляя в основном двузначный характер сопряженности.

Теоретическая и практическая ценность работы. Данные, полученные в результате исследования, представляют теоретический интерес для морфологии высших растений, так как значительно дополняют представление о малоизученной жизненной форме. Результаты работы восполняют недостающее звено в серии популяционных исследований. Они полезны для понимания механизмов адаптации растений к различным экологическим условиям, позволяют представить первичные местобитания корнеотпрысковых трав и направления отбора видов, приспособившихся в дальнейшем к условиям жизни в различных агроценозах. Фактический материал работы можно использовать при составлении справочников, пособий, в вузовских курсах экологии, систематики и морфологии растений. Некоторые фактические данные по экологии и онтоморфогенезу изученных видов уже нашли применение на учебно-полевой практике по ботанике и во внеклассной работе в школе. Результаты работы позволили сделать ряд практических рекомендаций по борьбе с изучаемыми видами сорняков. Эти рекомендации могут быть взяты на вооружение колхозами и совхозами Костромской и прилегающих областей.

Апробация работы. Результаты исследования были доложены на заседаниях кафедры ботаники МГУ им. В.И.Ленина в 1978, 1979, 1982, 1983 и 1984 годах, на научном семинаре проблемной биологической лаборатории МГУ им. В.И.Ленина в 1984 году, на научной

конференции и заседания кафедры ботаники Костромского государственного педагогического института им. Н.А. Некрасова в 1981 году.

Публикации. Основные положения диссертации изложены в пяти печатных работах.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, общих выводов, рекомендаций для производства, приложения и изложена на 240 страницах машинописного текста. Работа включает 126 страниц основного текста, 20 таблиц, 63 рисунков. Список литературы насчитывает 254 названия, из которых 34 на иностранных языках.

2. Материал и методика исследования

Объектами исследования послужили виды: щавель малая (щавель) - *Rumex acetosella* L. и осот полевой (желтый) - *Sonchus oleraceus* L. В настоящей работе для простоты в основном употребляются указанные выше русские названия.

Основные полевые исследования проводились с 1977 по 1983 г. в Костромской области. Изучение структуры ценопопуляций щавельки было проведено также в Карельской АССР (стационар Карельского филиала АН СССР) на осушенных торфяниках (август 1981 г.) и в Иркутской области (июль - август 1982 г.) в долине р. Маритуйки (стационар Иркутского госуниверситета). Для изучения онтогенеза в августе 1977 г. в дер. Вязовка Костромской области был заложен питомник, из которого ежегодно откапывались особи обоих видов. Откопка особей производилась также в тех ценозах, где изучалась структура ценопопуляций (посевы яровых культур, залежи, песчаный карьер, берег реки Медозы и др.). Материал собирали с апреля по октябрь. Возрастные состояния в онтогенезе особей и отдельных корневых отпрысков выделены по методике Т.А. Работнова (1953) с учетом дополнений А.А. Уранова (1975) и его учеников (Смирнова, Заугольнова и др., 1976; Кукова, 1983). При описании фаз морфогенеза мы использовали методы И.Г. Сербракова (1964), Т.И. Сербраковой (1972), И.Л. Галзук (1974, 1984), применявшиеся ранее для других жизненных форм.

Основными качественными критериями для выделения возрастных состояний корневых отпрысков были: форма листовой пластинки, начало цветения, начало цветения, наличие отмерших побегов в кус-

те, число и размеры питающих корней на вертикальном корневище, наличие корней размножения, возраст материнского корня размножения и др. При анализе взрослых полицентрических особей обращалось внимание на такие признаки, как возрастной состав корневых отпрысков, наличие генеративных побегов, наличие или отсутствие первичного побега или куста, отмерших отпрысков, появление корней размножения и число придаточных почек на них, соотношение растущих и коммуникационных корней размножения, начало партикуляции и др.

Структура ценопопуляций (ЦП) в посевях яровых культур изучалась на разных полях в течение 3 лет (1979, 1981, 1982), на залежи - 5 лет (с 1979 по 1983 г.). В качестве единицы счета был принят корневой отпрыск - фитоценологическая счетная единица (Смирнова, 1976). Исследования проводились по общепринятой методике ("Ценопопуляции растений, 1976). В каждом ценозе для обоих видов закладывалось 8-15 временных и 3-5 постоянных (только для шавельки) площадок в 1 м². На постоянных площадках проводились сезонные наблюдения. Для осота сезонные наблюдения проводились на временных площадках. Во время учетов отмечалась плотность корневых отпрысков по возрастным состояниям, плотность разных биоморфологических групп, мужских и женских генеративных отпрысков (для шавельки). Особо отмечалась плотность полумертвых и отмерших корневых отпрысков, а также особей семенного происхождения. С временных площадок откапывались все корневые отпрыски с корнями размножения. Материал гербаризировался и использовался для определения фитомассы и биометрических показателей корневых отпрысков для оценки их жизненного состояния. Семенная продуктивность определялась на свежесобранном материале.

Полученные результаты обрабатывались статистически. Построение возрастных спектров и определение коэффициента возрастности (Δ) ЦП проводилось по общепринятой методике (Уранов, 1975; Хукова, Заугольнова, Смирнова, 1976). Кроме того, рассчитывалась скорость развития ЦП (V), показывавшая изменение коэффициента возрастности за единицу времени (Хукова, 1981). При отнесении ЦП к тому или иному типу использовали классификации Т.А.Работнова (1950), Л.А.Хуковой (1967, 1968), А.А.Уранова и О.В.Смирновой (1969), Л.П.Рысина и Т.Н.Назальцевой (1975). Процессы самоподдержания ЦП оценивали индексом восстановления (Хукова, 1983), выра-

ленного процентным отношением плотности подростка к плотности генеративной фракции.

Для характеристики процессов элиминации использовали показатель плотности отмерших корневых отпрысков и интенсивность отмирания (процент отмерших отпрысков к данному сроку наблюдений от числа отпрысков в предыдущий срок. В работе применялся показатель потенциальной энергии вегетативного размножения, характеризуемый числом придаточных почек на единицу площади. О степени лабильности плотности (общей и по фракциям) свидетельствовало изменение как абсолютных величин, так и коэффициента вариации (CV). Для ЦП залежи на основе кривых истощения (Натрес, 1977) определялся период полужизни ($t_{1/2}$).

Влияние гербицидов (натриевой и аммиачной солей 2,4-Д концентрацией 10^{-1} - 10^{-4} моль/л) на морфологию особей и структуру ЦП изучалось в июле 1981 г. (яровая пшеница), в августе 1982 г. (однолетняя залежь), и в апреле - мае 1983 г. (пятилетняя залежь). Повторность опытов двукратная. Каждый вариант занимал площадь 2 м². Учеты проводились до обработки, через неделю и через 2-3 недели после нее. Во время учетов определялись некоторые морфологические признаки корневых отпрысков (число отмерших и живых листьев, их размеры) и плотность по возрастным группам. Полученные результаты обрабатывались на ЭВМ в вычислительном центре ИГиЛ им. В.И.Ленина.

3. Содержание работы

Онтогенез особей семенного и вегетативного происхождения исследуемых видов.

Непосредственному изложению результатов исследований предшествует биоморфологическая характеристика корнеотпрысковых растений, составленная на основе литературных данных. Вслед за О.В. Смирновой (1980) и Л.А.Хуковой (1982) явления онтогенеза мы рассматриваем как последовательные этапы, которые проходит особь или несколько поколений особей от возникновения зачаточной клетки (диаспору) до старения и отмирания той же самой особи или последних поколений особей, находящихся на завершающих этапах развития. Частный онтогенез - это онтогенез особей вегетативного происхождения и парциальных образований (корневых отпрысков).

Корневой отпрыск рассматривается нами как побег или побеговая система (обособленный комплекс побегов по Д.Е. Гатцук, 1984), развивающаяся из придаточной почки на корне. Отпрыск имеет наземную часть (побег или куст) - подземную (корневые с придаточными корнями).

В онтогенезе особей лавалька и осота полевого выделены ряды семенного и вегетативного происхождения. Как в семенном, так и в вегетативном ряду онтогенеза исследуемых видов выделяются два этапа: этап развития проростков или двенильных особей до начала вегетативного размножения и этап развития клона от начала партикуляции до полного отмирания.

В полном онтогенезе особей семенного ряда у лавальки выделены следующие фазы морфогенеза: первичный побег, включающий проростки и двенильные особи; первичный куст - включающий иматурные особи; куртина, включающая виргинильные и молодые генеративные особи (в х ртизе, кроме первичного куста, имеется разновозрастные корневые отпрыски); система корневых отпрысков, к которой относятся средневозрастные генеративные особи (первичный куст на этом этапе отмирает); Клон, включающий старое генеративное и семяльное возрастные состояния.

В полном онтогенезе семенных особей осота полевого отсутствует фаза первичного куста, а фаза клона по сравнению со лавалькой начинается раньше - в средневозрастном генеративном состоянии.

В онтогенезе особей вегетативного ряда у лавальки и осота выделено две фазы морфогенеза: система корневых отпрысков и клон. У лавальки клон образуется в старом, а у осота - в средневозрастном состоянии. На первом этапе клоны представлены системами корневых отпрысков, одиночными отпрысками и лежащимися корнями размножения, на втором этапе - одиночными отпрысками лежащимися корнями размножения.

Становление основных черт корнеотпрысковой жизненной формы происходит у обоих видов в виргинильном возрастном состоянии, когда формируются крупные полицентрические системы корней размножения с разновозрастными и трневыми отпрысками.

Корневые отпрыски практически не отличаются от семенных (материнских) побегов или кустов. Биометрические показатели корневых отпрысков одного возрастного состояния в пределах полицентрической особи, в партикулах клона и у отделившихся одиночных

отпрысков в значительной степени сходны. Корневые отпрыски у чавельки и осота полевого характеризуются значительной полиархизацией онтогенетического развития, заключающейся в пропуске одного или нескольких возрастных состояний, отсутствии кущения, смене способов нарастания, отсутствии корней разноразличия, переходе в состояние вторичного покоя, разном габитусе кустов (у чавельки). Так же, как парциальные побеги и кусты у длиннокорневищных растений, корневые отпрыски в пределах полицентрической особи обладают высокой автономностью и самостоятельностью развития, обладают собственной корневой системой и почками возобновления, пространственно удалены друг от друга. Они представляют собой места сосредоточения фитомассы, центры взаимодействия со средой, элементарные источники фитогенного поля.

В полицентрических особях постоянно происходят динамические процессы (появление новых отпрысков и отмирание старых). В то же время относительная плотность самих особей остается постоянной. Поэтому динамические процессы, протекающие в ценопопуляциях корнеотпрысковых трав, могут быть выявлены наиболее полно на уровне корневых отпрысков.

Структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений.

Ценопопуляция (ЦП) — совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза (Корчагин 1964; Работнов, 1969; Уранов, 1967, 1975). Как и любая биологическая система ЦП характеризуется определенной структурой. В настоящей работе под "структурой" понимается не только исчисление и взаиморазмещение частей, но и динамика их во времени. Именно такое содержание вкладывается в это понятие по современным представлениям (Мазинг, 1973; "Ценопопуляции растений", 1977).

Сезонные наблюдения, проведенные в посевах яровых культур в течение 2 лет, выявили высокую скорость развития ЦП. За I-I,5 месяца (май — июнь) после посева культуры ЦП обеих видов прошли путь от нивазимонных, представленных корневыми черенками (вегетативными зачатками) до нормальных молодых, состоящих из пленильных — молодых генеративных особей. Вначале плотность ЦП резко увеличилась (до 6,0 отпрысков у чавельки и 14,0 у осота на 1 м²). В течение последующих 1-2 месяцев значительных изменений возрастного состава и плотности не отмечалось. В первой половине сентября

1983 г. в ЦП шавелька наблюдался всплеск плотности ювенильных отпрысков за счет развития почек на молодых корнях размножения, т.е. появилась новая "малая волна". В ЦП осота вторая "малая волна" отсутствовала. Осенью листья и генеративные отпрыски его полностью отмирали от заморозков. Жизнеспособными сохранялись только системы корней размножения с почками и корневищами вегетативных отпрысков.

Таким образом, оба года наблюдений показали сходные закономерности в изменении возрастной структуры и плотности. В годы с неблагоприятными климатическими условиями (небольшое количество осадков, высокие температуры), например, в 1981-м, наблюдалось сокращение плотности более чем в 2 раза. Так, с 21.06 по 15.08 в ЦП шавелька плотность сократилась с 14,0 до 6,25 корневых отпрыска на 1 м^2 , в ЦП осота - с 36,75 до 13,25.

Анализ погодичной изменчивости возрастной структуры ЦП в одном и том же агрофитоценозе, но на разных участках показал ее сходство у обоих видов. Сходство заключалось в сохранении левосторонних возрастных спектров на протяжении 3 лет. Отличия выражались в разном положении максимумов возрастных спектров и разных коэффициентах возрастности. Кроме того, отмечались плотность и фитомасса. В целом величина их у осота была значительно выше, чем у шавельки. ЦП характеризовались высокой энергией вегетативного размножения (до 200-500 придаточных почек на 1 м^2).

Сопоставление возрастных спектров ЦП и полицентрических особей шавельки и осота полевого в агрофитоценозе в одни и те же сроки выявило значительное их сходство, которое заключалось в одинаковом положении максимумов и относительном участии всех возрастных групп.

Характерной особенностью жизни ЦП в агроценозе является ежегодное уничтожение надземной части взрослой ЦП и ее восстановление из образовавшихся при вспашке корневых черенков. Высокая энергия вегетативного размножения, резкое омоложение возникающих особей, быстрые темпы их развития, высокая скорость захвата территории и другие признаки на организменном уровне обеспечивают значительную устойчивость ЦП в агроценозах.

Изучение погодичной динамики на залежи в течение 5 лет показало, что возрастной спектр ЦП шавельки изменялся незначительно. Он часто характеризовался левосторонностью и максимумом на

одной из возрастных групп подростка или молодых генеративных отпрысков. ЦП ежегодно пополнялась ювенильными отпрысками, особенно многочисленными на 2-й и 3-й год. По существующим классификациям ЦП шавелька на залежи в течение 5 лет можно считать нормальной молодой. Сезонные наблюдения на 5-летней залежи (1983 г.) выявили динамику ее возрастной структуры, заключающуюся в перемещении максимума с ювенильной на ювенильную группу, появлении молодых генеративных отпрысков. Это свидетельствует о том, что у шавельки возрастной спектр отражает главным образом сезонную, а не погодичную динамику.

Погодичная динамика возрастной структуры ЦП шавельки малого на залежи была сходна с погодичной динамикой возрастной структуры полицентрических особей. Сопоставление возрастных спектров особей и ЦП ежегодно в один и тот же срок выявило одинаковое положение максимумов и относительное участие всех возрастных групп.

В отличие от шавельки возрастной спектр ЦП осота в течение 5 лет исследований однонаправленно изменялся. На однолетней залежи (1979 г.) возрастной спектр имел правую часть с максимумом на средневозрастной генеративной группе, что позволяет рассматривать ее как нормальную зрелую. В 1980 г. (2-летняя залежь) максимум сместился на старую генеративную возрастную группу, а в 1981 г. (3-летняя залежь) — на субювенильную. Это свидетельствовало о переходе ЦП соответственно в нормальное стареющее и нормальное старое состояние. На 4-летней залежи (1982 г.) в ЦП отсутствовала генеративная фракция и подрост. Возрастной спектр был представлен исключительно субювенильной и ювенильной возрастными группами. На этом этапе развития ЦП может быть охарактеризована как регрессивная (коэффициент возрастности 0,97). В 1983 г. (5-летняя залежь) изменений возрастного спектра по сравнению с 4-летней залежью не наблюдалось.

Как и у шавельки, погодичная динамика возрастного состава особей и ЦП осота полевого на залежи была сходна.

Плотность ЦП шавельки и осота полевого на залежи изменялась по одновершинной кривой. В ЦП шавельки плотность увеличивалась от однолетней до трехлетней залежи, где достигла максимальной величины (192,4 корневых отпрыска на 1 м^2). В 1982 г. (4-летняя залежь) отмечалось значительное ее уменьшение (до 50

отпрысков на 1 м^2). В следующем году плотность оставалась практически без изменений.

В ЦП осота плотность достигла максимальной величины на 2-летней залежи (185,5 корневых отпрыска на 1 м^2). В 1981 г. наблюдалось резкое уменьшение плотности (почти в 5 раз по сравнению с предыдущим годом), а в последующие годы (в отличие от шавельки) — однонаправленное ее уменьшение. На 5-летней залежи плотность составляла всего 17,24 отпрыска на 1 м^2 .

Уменьшение плотности было вызвано отмиранием главным образом генеративных корневых отпрысков. Средняя продолжительность их жизни у шавельки составляет 3, а у осоты 2 года. Кроме названных выше, в остальные годы элиминация была незначительной. Характерной особенностью ЦП шавельки являлось накопление в ней отмерших и полувитых отпрысков. Они редко доживают до старости и отмирают в средневозрастном и даже в Молодом генеративном состоянии. Если на 2-3-летней залежи плотность отмерших отпрысков была небольшой (до 10-20 на 1 м^2), то на 4-5-летней залежи она увеличилась до 130-140 на 1 м^2 .

Так же как и плотность, фитомасса ЦП изменялась по одновершинной кривой. Максимум ее у шавельки совпадал во времени с максимумом плотности (131,4 г/ м^2 , 1981 г.). В последующие годы наблюдалось ее сокращение до 9,44 г/ м^2 (5-летняя залежь). В ЦП осоты максимальной величины фитомасса достигла на 1-летней залежи (150,5 г/ м^2), затем она однонаправленно уменьшалась. На 5-летней залежи фитомасса составляла всего 1,21 г/ м^2 .

Уменьшение плотности и фитомассы на залежи свидетельствует о том, что роль видов в ценозе падает. Исследование залежей разных лет показало, что на 7-8-летних участках осотовой уже не встречается. ЦП же шавельки на одном месте может существовать более длительное время (не менее 10 лет) на низком уровне плотности, фитомассы и в омоложенном состоянии.

Основным способом самоподдержания ЦП обоих видов был вегетативный: с глубоким (до взвильного состояния) омоложением появляющихся отпрысков. Корневая система особой шавельки способна неопределенно длительное время формировать корни размножения с придаточными почками, чем и объясняется постоянное омоложение особей. Конечно, число и размеры корневых размножения в процессе старения сокращаются, что ведет к уменьшению числа почек. Если

на 1-летней залежи насчитывалось 183,3 почки на 1 м^2 , то на 4-5-летней - 11-12. Это приводит соответственно к снижению плотности. Индексы восстановления ЦП кавелька постоянно оставались высокими. У осоты полевого в отличие от кавелька при отсутствии антропогенного влияния (вспахки) затухают процессы образования молодых корней размножения. Если на 2-летней залежи средняя длина корня размножения, образовавшегося за один вегетационный период, составляет 29,5 см с 20,3 придаточной почки, то на 3-летней залежи - 8,7 см с 4,1 придаточной почки. На 1-летней залежи в ЦП осота насчитывалось 184,0 почки на 1 м^2 , а на 5-летней - 41,0. В ЦП накапливаются старые корни с почками, которые не трогаются в рост.

Несмотря на то, что семенная продуктивность ЦП обоих видов постоянно увеличивалась от однолетней до 2-3-летней залежи, семенное возобновление носило эпизодический характер, а возникшие в небольшом количестве проростки погибали в осенне-зимний период. Семена, по-видимому, не имели условий для прорастания вследствие высокой сомкнутости травостоя, отсутствия достаточного количества влаги (особенно в 1931 г.). Часть их разносится ветром (у осоты) или поедается во время выпаса скотом (у кавелька).

Развитие ЦП на залежах идет более медленно. Динамика ЦП исследуемых видов носит сукцессивный характер.

Изучение половой структуры ЦП показало, что на 1-3-летней залежи в период усиления позиций вида (увеличение плотности, фитомассы) преобладали женские генеративные отпрыски, а на 4-5-летней залежи в период ослабления позиций кавелька и усиления позиций других видов в ценозе господствовали мужские отпрыски.

Общие черты поведения кавелька и осоты полевого

Изучение корнеотпрысковых видов выявило сходство динамики ряда важнейших показателей на организменном и популяционном уровнях организации, что позволяет считать кавелька и осот полевого близкими (аналогами) по поведению. В настоящей работе поведение рассматривается как система взаимосвязанных реакций, осуществляемых живыми организмами для приспособления к среде.

На организменном уровне сходными явились тип размножения, темпы разрастания, поливариантность онтогенетического развития, высокая регенерационная способность после антропогенного воздействия (вспахки почвы).

На популяционном уровне у исследуемых видов выявлен сходный характер изменения плотности, фитомассы, способов самоподдержания.

Если на залежи щавелек и осот быстро захватывают территорию и так же быстро ее освобождают, т.е. ведут себя как эксплеренты по классификации И.Г. Раменского (1935; реактивный тип поведения по классификации О.В. Смирновой, 1983), то в агрофитоценозе они только захватывают территорию, но освобождения ее не происходит, т.е. в почве после вспашки сохраняются вегетативные запатки особей (корневые черенки), способные к регенерации. Полный онтогенез в агроценозе остается незавершенным. Здесь особи проявляют признаки одновременно эксплерентов и патентов. Такой тип поведения можно назвать реактивно-толерантным.

Наиболее ярко признаки эксплоранта и пациента проявляются у щавельки на песчаных карьерах и берегах рек. Другие виды растений в таких экстремальных условиях практически отсутствуют. Щ щавелька здесь характеризуется относительной стабильностью, которая поддерживается за счет вегетативного размножения, происходящего в результате обвалов и оползней. Значительное омоложение потомства обеспечивает длительное самоподдержание Щ, поэтому освобождения территории практически не происходит. Сходный тип поведения был отмечен также для Щ щавельки в долине горной реки Маритуйки (Иркутская область).

Как типичный эксплерент, щавелек вел себя на осушенных торфяниках Карелии и на залежах в Костромской области.

Имея большое сходство в поведении, щавелек и осот полевой составляют в агрофитоценозе и на залежи особую структурную часть пространственно ограниченную от остальных частей. Эта четко выраженная структурная часть агрофитоценоза и залежи может рассматриваться как сингузия. Щавелек и осот занимают в агрофитоценозе один и тот же подземный ярус. Основная масса их корней размножения располагается в слое почвы 0-5-10 см. Они сходны по отношению к ряду факторов среды (влажности и содержанию азота в почве, задержанности почвой, отношению к свету). В самом начале сукцессии на залежи эти виды доминируют и определяют структуру ценоза. Они характеризуются большим обилием и высотой, фитогенные поля их смыкаются. В это время другие виды еще не достигли достаточной конкурентной мощности.

Изучение структуры ЦП исследуемых видов на одних и тех же площадках дало возможность выявить характер их взаимовлияния методом сопряженности (Уранов, 1935, 1968; Ценопопуляции растений, 1977). В целом кривые, построенные по многолетним данным, указывают на двузначный характер сопряженности.

Необходимо отметить, что существует и другая группа корнеотпрысковых видов из рода *Cirsium*, *Linaria*, *Convolvulus*, *Mulgedium* и др., корни размножения которых сосредоточены ниже пахотного горизонта (20-40 см и более). Корни этих видов практически не затрагиваются вспашкой. Возможно, они составляют другую структурную часть ценоза, другую синузид, но для доказательства этого имеющихся литературных данных пока недостаточно.

Общие выводы

1. Для описания онтогенеза слабо изученных в популяционном плане облигатных корнеотпрысковых трав можно использовать периодизацию онтогенеза П.А.Работнова и школы А.А.Уранова как на уровне корневых отпрысков, так и на уровне особей. С онтогенезе особей семенного и вегетативного происхождения, а также корневых отпрысков дзавелька и осота полевого выделено по 7-9 возрастных состояний. Частный онтогенез особей вегетативного происхождения в агроценозах составляет один вегетационный период, полный онтогенез на залежах - не менее 10 лет у дзавелька и 6-7 лет - у осота.

2. Специфика взрослых растений данной жизненной формы заключается в образовании крупных полицентрических систем корней размножения с разновозрастными корневыми отпрысками, удаленными друг от друга и достаточно автономными, выступающими как центры фитогенных полей.

3. Специфика ценопопуляционной жизни исследуемых видов в агроценозах состоит в ежегодном уничтожении наземной части молодой нормальной ценопопуляции и регулярном ее восстановлении в следующем сезоне из вегетативных зачатков (корневых черенков). Устойчивость ценопопуляций в агроценозах определяется огромной энергией вегетативного размножения (запас вегетативных зачатков), резким омоложением возникающих особей вегетативного происхождения, быстрыми темпами их развития, высокой скоростью за-

звата территории. Высокая лабильность особей проявляется в разных формах поливариантности: неодинаковые уровни жизнестойкости и темпы развития, различные пути полного и частичного онтогенеза.

4. Проявление возрастных изменений на разных уровнях: в парциальных образованиях (корневых отпрысках), у особей семенного и вегетативного происхождения, в клонах и ценопопуляциях в целом определяет сложный характер динамических процессов, наблюдаемых у корнеотпрысковых растений.

Изменение возрастной структуры, отражающее волнообразное развитие ЦП, проявляется прежде всего в сезонной динамике возрастных спектров.

Погодичные изменения плотности ЦП чавелька носят сукцессионный характер на залежах и флуктуационный в агроценозах.

5. Сходство динамики возрастной структуры полицентрических осей и ЦП в целом свидетельствует о стирании границ между организменным и популяционным уровнями организации у исследуемых корнеотпрысковых видов.

6. Развитие ценопопуляций чавельки малого на залежах, откосах и карьерах идет более медленно, большая волна ценопопуляций длиннее. Эти сообщества позволяют представить первичные местобитания корнеотпрысковых трав и направления отбора видов, приспособившихся к условиям жизни в различных агрофитоценозах.

7. В разных экологических условиях чавелек и осот полевой проявляют не только признаки эксплерентов, но нередко имеют смешанный тип поселения, сочетая признаки как эксплерентов, так и патентов.

8. В агроценозе и на залежи чавелек и осот образуют ограниченную в пространстве структурную часть (синаузию), проявляя в основном двузначный характер сопряженности.

Результаты работы позволяют сделать ряд практических рекомендаций по борьбе со чавельком и осотом полевым.

Для борьбы со чавельком необходимо тщательное измельчение его корней лущильниками и культиваторами; измельчение же корней осота, наоборот, приводит к увеличению засоренности полей этим сорняком, поэтому лущение стержня проводить нецелесообразно. Поля, сильно засоренные осотом, необходимо оставлять на 3-4 года под зачатой многолетними травами пар. Для чавельки этот метод малоэффективен.

Поскольку щавелек и осот полевой по-разному реагируют на применение основных агротехнических мероприятий (вспашка, лущение, культивация), то одним из наиболее эффективных методов борьбы является использование гербицидов, в частности натриевой и аминной солей 2,4-Д (концентрацией 10^{-1} и 10^{-2} моль/л). Щавелек более чувствителен к воздействию этого гербицида, чем осот желтый.

Применение 2,4-Д в производственных условиях наиболее эффективно весной и в начале лета, когда ценопопуляции щавельная и осота полевого представлены ювенильными и ювентурными корневыми отпрысками, быстро погибающими при обработке. Следует согласиться с рядом исследователей (Туликов, 1963, 1967; Грудкова, 1969), предлагающих проводить двукратную обработку полей гербицидом.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Туманова Л.И., Лебедев В.П. Совместное применение натриевой соли 2,4-Д и бутилового эфира 2М-4Х в целях снижения засоренности посевов яровой пшеницы. "Функциональные и геоботанические исследования растительности". Сб. науч. трудов. Ярославль, 1976, вып. 159, с. 98-104.
2. Лебедев В.П. Осенняя ботаническая экскурсия. Биология в школе. М., Педагогика, 1977, № 4, с. 63-65.
3. Туманова Л.И., Лебедев В.П. Особенности прорастания семян сорных растений в условиях Костромской области. "Повышения урожайности сельскохозяйственных культур". Труды ВСХМ-У, М., 1977, вып. 132, с. 154-161.
4. Лебедев В.П. Изучение онтогенеза многолетних травянистых растений. (Из опыта работы школьного ботанического кружка). Биология в школе. М., Педагогика, 1981, № 3, с. 55-57.
5. Лебедев В.П. Щавель малий - *Rumex acetosella* L. В кн.: Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Методические разработки для студентов биологических специальностей. Изд-во МГПИ им. В.И.Ленина, 1983, с. 19-22.

Л.И.Т.

Л-102449 от 31/X-84.

Объем 1 п. л.

Заказ 1577.

Тираж 100

Типография МГПИ имени В. И. Ленина