МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

Московский ордена Трудового Красного Знамени
государственный педагогический институт
имени В. И. ЛЕНИНА.

На правах рукописи

ЗАУГОЛЬНОВА Л. Б.

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЯСЕНЯ ОБЫКНОВЕННОГО В ФИТОЦЕНОЗАХ ЛЕСНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ

(094. Ботаника)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук.

Москва—1968

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

Научный руководитель — профессор А. А. УРАНОВ

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор Т. А. РАБОТНОВ;
кандидат географических наук Л. П. РЫСИН

Ведущее научно-исследовательское учреждение —
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР.

Автореферат разослан « . . .» . . . . . 1969 г.

Защита диссертации состоится « . . .» . . . . . 1969 г. на заседании совета по биологическим наукам, методике преподавания биологии и биологической химии Московского ордена Трудового Красного Знамени государственного педагогического института им. В. И. Ленина. Москва, И-243, ул. Кибальчича, 6, корп. 5.

Отзывы направлять по адресу: Москва, Г-435, М. Пироговская, д. 1, МГПИ им. В. И. Ленина (научная часть).
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Ученый секретарь совета

Диссертация является составной частью исследований, проводимых под руководством А. А. Уранова на кафедре ботаники в проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина. Эти исследования связаны с изучением возрастной структуры популяций растений разных жизненных форм.

Рядом работ (Работнов, 1950а, б; Трулевич, 1960; Снаговская, 1965; Шорина, 1966; Уранов, 1967 и др.) доказана возможность применения возрастной классификации, предложенной Т. А. Работновым (1950а), для разных жизненных форм многолетних травянистых растений и полукустарничков. Для того, чтобы показать насколько общими являются основные положения Т. А. Работнова (1950а, б), необходимо было расширить круг исследованных с этой точки зрения жизненных форм. Перед нами стояла задача — выяснить, возможно ли применение к деревьям того же подхода в изучении популяций, который был разработан для многолетних травянистых растений.

Обычно в работах, посвященных изучению возрастной структуры популяций древесных пород, подробно изучается лишь часть популяции — древостой (Денисов, 1948, 1950; Воропанов, 1950а; Баранов и Григорьев, 1955; Карлин, 1955; Комин, 1963 и др.), а возобновление характеризуется словесно в самых общих чертах. Но в ряде работ (Васильев и Колесников, 1962; Гигаури, 1965) подчеркивается необходимость совокупного изучения древостоя и возобновления для целей познания динамики сообщества. В исследовании лесных ценозов уже назрела необходимость изучения не только отдельных частей, но и в целом популяций древесных пород.

В настоящей работе используется несколько необычный подход в изучении популяций древесных пород. Сделана попытка характеризовать возрастную структуру популяции не с точки зрения календарного возраста особей, а исходя из их

возрастного состояния (Уранов, 1960, 1967). Необходимо обратить внимание на то, что некоторые лесоведы (Карлин, 1955; Rehak, 1964; Гигаури, 1965) приходят к необходимости подобного подхода, основываясь на исследованиях возрастной структуры разновозрастных насаждений. В разновозрастных древостоях оценка деревьев по календарному возрасту не имеет биологического и хозяйственного смысла, так как основные таксационные характеристики не обнаруживают корреляции с календарным возрастом дерева (Гигаури, 1965). Поэтому возникает необходимость разработки иного метода в изучении возрастной структуры популяций древесных пород.

В данном исследовании были поставлены следующие задачи: 1. Выяснить, насколько применима к деревьям классификация особей по возрастному состоянию, предложенная Т. А. Работновым для травянистых растений. 2. Каковы особенности возрастного спектра (Уранов, 1960) популяций древесной породы, размножающейся преимущественно семенным путем.

Объектом исследования послужил ясень обыкновенный — вид, являющийся часто содоминантом древесного яруса в сложных древостоях лесной и лесостепной зоны. Выбор объекта определили следующие причины: 1) сравнительно малая изученность вида, 2) возможность использовать этот вид как модель для изучения строения таких популяций древесных пород, где самоподдержание осуществляется семенным путем, поскольку ясень отличается обильным и довольно частым плодоношением и почти полным отсутствием вегетативного размножения.

Полевые работы проводились в 1965—1967 годах в Чувашской АССР, Воронежском заповеднике, Теллермановском опытном лесничестве и ряде лесничеств Белорусского Полесья.

Работа выполнена на кафедре ботаники Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина.

Возрастные изменения в онтогенезе древесных пород

В настоящее время общепринятым является представление о том, что любое, в том числе и многолетнее, растение в онтогенезе претерпевает ряд морфо-биологических, анатомических изменений. На этом основании каждая особь в определенный момент своего существования может быть характеризована двояко: 1) календарным возрастом, представляющим отрезок

времени с момента возникновения особи до времени наблюдений и 2) совокупностью возрастных признаков, характеризующих степень онтогенетического развития особи (или возрастное состояние — А. А. Уранов, 1960).

У древесных пород наиболее резкие отличия существуют между ювенильными и взрослыми особями деревьев. Они различаются по форме листьев, интенсивности жилкования, количеству устьиц, по степени развития шипов на побегах, по характеру нарастания побегов (Мичурин, 1939; Данилов, 1951; Серебряков, 1952; Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959 и др.). Ювенильные особи обладают рядом приспособительных признаков: теневыносливостью, резко выраженной способностью к образованию придаточных корней на побегах.

У взрослых деревьев онтогенетические изменения затрагивают самые разнообразные признаки и свойства как в надземной, так и в подземной части растения (Данилов, 1951; Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Серебряков, 1962 и др.). Онтогенез заканчивается отмиранием и гибелью растения. У многих видов многолетних растений, в том числе и древесных пород, этому акту предшествует весьма длительный период старения организма. Процесс старения представляет собой сложную совокупность морфолого-анатомических, физиологических и биохимических изменений (Казарян, 1959; Серебряков, 1952, 1962; Varner, 1961; Медведев, 1961).

Возрастные изменения, происходящие в онтогенезе дерева, являются основой для выделения возрастных этапов развития. Наиболее общие подразделения онтогенеза древесных пород включают следующие этапы: юношеский, зрелости и старения (Данилов, 1949; Воропанов, 1950б; Sax, 1958). Эти этапы в некоторой степени совпадают с теми периодами онтогенеза, которые выделены Т. А. Работновым (1950а, б) для травянистых многолетников (девственный, генеративный и сенильный периоды). Изучение начальных этапов развития у древесных пород позволяет некоторым исследователям выделять в течение юношеского периода несколько возрастных состояний: всход и сеянец (Никитин, 1941, 1949), всход, одноосный и многоосный сеянец (Серебряков, 1962). Эти факты подтверждают возможность подразделения юношеского периода у деревьев подобно тому, как это сделано Т. А. Работновым для девственного периода у травянистых растений. Период, характеризующийся плодоношением особей (генеративный), у деревьев можно подразделить на основе соотношения процессов отмирания и новообразования, а также интенсивности пло-

доношения (Шитт, 1952). В таком случае можно говорить о трех этапах в течение генеративного периода: I — преобладание процессов новообразования над отмиранием, начало плодоношения; II — уравновешивание новообразования и отмирания, максимум плодоношения; III — преобладание процессов отмирания над новообразованием, ослабление плодоношения. Эти подразделения по содержанию совпадают с теми, что применяются рядом авторов (Трулевич, 1960 и др.) при изучении генеративного периода многолетних травянистых растений.

Сенильный период, понимаемый по Т. А. Работнову, видимо, соответствует периоду практически полного отмирания кроны, что сравнительно редко наблюдается у деревьев в естественных условиях, так как чаще всего деревья выпадают из древостоя, не достигнув такого состояния.

Длительность отдельных возрастных этапов зависит прежде всего от общей продолжительности жизни дерева и является эволюционно сложившимся, генетически закрепленным признаком. Однако длительность отдельных периодов может быть изменена внешними условиями в довольно широких пределах, в результате чего наблюдается несоответствие хронологического возраста и возрастного состояния дерева: при одном и том же календарном возрасте особь может находиться в разном возрастном состоянии и, наоборот, одинаковое возрастное состояние может наблюдаться у особей календарно разновозрастных. Проведенное нами сопоставление подразделений этапов онтогенеза деревьев позволяет применить к последним схему последовательности возрастных состояний, предложенную Т. А. Работновым.

Физико-географические условия и растительность районов работ

В соответствии с зональным подразделением растительности СССР (1947) районы нашего исследования — Белорусское Полесье и Чувашская АССР располагаются в зоне широколиственных лесов, а Воронежский государственный заповедник и Теллермановское опытное лесничество — в лесостепной зоне.

На территории Белорусского Полесья изучение возрастных особенностей ясеня и структуры его популяций проводилось в ассоциациях, краткая характеристика которых приводится ниже.

1. Дубрава и березняк грабово-снытевые — на темноцветных карбонатных супесчаных почвах. Возраст древостоя 80 лет; состав I яруса в дубраве 6Д3ЯсІБ, в березняке—6Б2Яс2Д; второй ярус состоит из граба и ильма; в подлесок входит орешник и граб. Две названные ассоциации существенно отличаются по освещенности: на высоте 30 см средняя освещенность в дубраве составляет 2,6% от полной, в березняке — 14,3% от полной.

2. Ясенник и ольс (ольсы во всех случаях образованы черной ольхой) грабово-снытевые — на суглинистых перегнойно-карбонатных почвах. Возраст древостоя — 100 — 140 лет; состав I яруса в ясеннике 7Яс2Д1Ко, в ольсе 50л2Д2ЯсІБ. Второй ярус состоит из ильма, граба и клена остролистного; в подлеске — орешник. Освещенность под пологом сравнительно низка (3 — 5,6% от полной), но имеются окна с освещенностью в 16 — 20% от полной.

3. Ольс грабово-зеленчуково-пролесковый — на супесчаных дерново-подзолистых почвах. Возраст древостоя — 90-100 лет: состав I яруса 50л3Яс2Гр; во второй ярус входят ильм, граб и клен остролистный; подлесок не густой, состоит из орешника. Средняя освещенность 2 — 3% от полной.

4. Ольс осоково-таволговый — на иловато-перегнойной супесчаной влажной почве. Возраст древостоя — 80 лет; в состав I яруса входят ольха черная, ясень и дуб в разных соотношениях; второй ярус и подлесок развиты слабо. Средняя освещенность составляет 24% от полной. Доминантами травяного покрова являются осока длинноватая и береговая, таволга вязолистная.

5. Ольс тростниково-разнотравный — на сырых иловато-торфянистых почвах. Возраст древостоя — 45 лет, состав его 10ОЛ с примесью ясеня и дуба; подлесок низкий и состоит из малины и черной смородины. Травостой образован тростником и разнотравьем: подмаренником болотным, белокрыльником болотным, сабельником болотным и др.

В Воронежском заповеднике материал собирался в снытево-осоковых дубравах на серо-бурой лесной супесчаной почве. Работа проводилась в древостоях разного возраста (30, 50, 100, 140 лет), которые можно рассматривать в грубом приближении, как этапы развития дубравы этого типа во времени.

30-летнее насаждение имеет неравномерный состав древостоя, местами преобладает дуб (8Д1Ил1Лп или 4Д3Яс3Ил). На ряде участков преобладание переходит к спутникам дуба—

ясеню, ильму. Второй ярус практически не выражен. Подлесок мощно развитый из орешника. Средняя освещенность низка и составляет 2,3% от полной.

В 50-летнем насаждении в 1 ярус входят: дуб, ясень, ильм, липа — в различных соотношениях; второй ярус представлен кленом остролистным, кленом полевым, ильмом; намечается третий ярус. Средняя освещенность составляет 1,7% от полной, «окна» в пологе отсутствуют.

В 100-летнем насаждении в древостое выделяется три яруса: 1 ярус — 8Д1Яс1Лп, в состав II и III ярусов входят: клен остролистный, полевой, ильм. Подлесок из орешника развит слабо. Средняя освещенность под пологом составляет 3,1% от полной, появляются «окна», в которых освещенность составляет 10—30% от полной.

В 140-летней дубраве хорошо выражены три яруса: в I — доминирует дуб с небольшой примесью ясеня, во II — ильм, в III — клен полевой. Подлесок из орешника развит неравномерно. Средняя освещенность под пологом несколько увеличивается (6,5% от полной), довольно часто встречаются участки с более высокой освещенностью — 12,4% от полной.

В Теллермановском опытном лесничестве материал собирался в снытевой дубраве, развитой на темно-серой тяжело-суглинистой почве. Возраст древостоя — 220 лет. Состав 1 яруса — 7Д2Яс1Кл0, во II ярус входят ильм, клен остролистный и полевой; подлесок из клена полевого, орешника, европейского бересклета.

В Чувашской АССР наблюдения проводились в дубо-липняке борцово-снытевом на серых лесных суглинистых почвах. Возраст древостоя — 140 лет; состав I яруса 5Лп2Яс2Д1Ил, второй ярус практически не выражен. Хорошо развит подлесок из орешника.

Разнообразие условий, в которых проводились наблюдения, позволило изучить популяции ясеня в следующих направлениях: в возрастном ряду дубрав в связи с развитием фитоценоза; в экологическом ряду ассоциаций, относящихся к одной группе (ольсы); в ассоциациях одного цикла* (Соколов, 1962), но образованных разными эдификаторами (березняк, дубрава, ольс, ясенник грабово-снытевые) и в географических вариантах одной группы ассоциации (сложные дубравы).

---

* Цикл об'единяет ассоциации, имеющие видовое сходство доминант во всех подчиненных ярусах.

Онтогенез и возрастные состояния ясеня обыкновенного

Ясень обыкновенный представляет древесную породу, распространенную в широколиственных лесах Европы, и являющуюся содоминантом древесного яруса наряду с дубом, черной ольхой, грабом, елью. В центральной и южной части ареала встречаются насаждения с преобладанием ясеня в спелых и перестойных древостоях (Юркевич, 1951, 1961).

В популяциях ясеня выделяются следующие возрастные группы особей (подразделение дано в основном по Т. А. Работнову (1950а) с некоторыми дополнениями:

всходы, ювенильные особи, имматурные » виргинильные »	девственный период.
молодые средневозрастные стареющие	генеративный период.

Сенильные особи нами не были отмечены.

Перечисленные группы характеризуются следующим морфобиологическими признаками:

Всходы отличаются наличием зеленеющих семядолей и одной пары настоящих простых листьев. Всходы не ветвятся, обладают исключительной теневыносливостью (Schmidt, 1924). В естественных условиях под пологом леса прорастание семян ясеня начинается в середине мая и может продолжаться до начала июня. Под пологом леса всход оказывается полностью сформированным к концу вегетационного периода.

Ювенильные особи имеют календарный возраст от 2 до 15 лет. По высоте не выходят за пределы травяного покрова. Стебель не ветвится, нарастает моноподиально. Особи этой группы имеют 1—2 пары листьев с 3—5—7 листочками теневой структуры. Обладают высокой теневыносливостью, давая приросты в 1,5—2 см при средней освещенности 1—2% от полной. В среднем годичные приросты составляют 2—4 см. Характерно образование полегающих горизонтальных частей стебля, на которых возникают придаточные корни. Эта группа подразделяется на две подгруппы по высоте стебля и степени развития листьев.

Имматурные особи имеют календарный возраст от 10 до 26 лет, входят по высоте в подлесок. У особей этой группы начинается ветвление главной оси; нарастание побегов неустой-

чиво-моноподиальное. Они имеют листья с 7—9—11 листочками теневой структуры, обладают средней теневыносливостью. Приросты начинают резко снижаться при освещенности в 10% от полной. В среднем годичные приросты главной оси достигают 7—24 см. Выделяются 2 подгруппы по высоте и степени ветвления главной оси.

Виргинильные особи имеют календарный возраст 20 — 36 лет, достигают высоты 4—9 м и входят в высокий подлесок или II ярус. У особей этой группы хорошо выделяются крона и ствол, в основании которого начинается формирование коркн. Крона еще слабо развита, имеются побеги 3—4 порядков. В кроне хорошо выделяется лидерная ось. Приросты главной оси достигают максимума (38—46 см). Эта группа имеет наиболее крупные листья с 11—13 листочками теневого типа, появляются листья светового типа. Виргинильные особи подразделяются на две подгруппы — по высоте, диаметру ствола и степени разветвления кроны.

Молодые генеративные особи имеют календарный возраст 30—50 лет, достигают высоты 10—15 м, диаметр ствола на уровне груди составляет 7—13 см. Крона хорошо развита, имеются побеги II—V порядков. Форма кроны островершинная, максимальная ее ширина приходится на нижнюю часть кроны; хорошо прослеживается лидерная ось. Годичные приросты главной оси составляют 38—48 см. Листья типичные для данного вида (с 9—11 листочками) светого и теневого типа. Ствол на значительную высоту (9—10 м) покрыт коркой, она довольно тонкая и гладкая. У особей этой группы начинается плодоношение.

Средневозрастные генеративные особи имеют возраст 50—90 лет и достигают высоты 17—25 м. Диаметр ствола на уровне груди составляет 15—30 см. Форма кроны округло-ромбическая с максимальной шириной в средней или верхней части. Главная ось в кроне практически не выделяется. Годичные приросты побегов сокращаются по сравнению с молодыми особями и составляют 8—23 см. Ствол покрыт довольно мощной трещиноватой коркой.

Стареющие генеративные особи имеют возраст от 100 до 220 лет (более старых экземпляров мы не наблюдали). Эти особи достигают высоты 25—30 м, диаметр ствола на высоте груди равен 33—70 см. Крона изреженная, округло-обратноконическая, максимальная ее ширина приходится на верхнюю часть. Оси последних порядков сильно искривлены в результате многократного перевершинивания. Годичные приросты

побегов составляют всего 2—7 см. В кроне имеются отмершие или отмирающие крупные скелетные ветви. Корка, покрывающая ствол, имеет глубокие продольные трещины.

Описанные возрастные группы особей ясеня характеризуются приуроченностью к определенному ярусу лесного ценоза. Всходы и ювенильные особи располагаются в травяном покрове, имматурные и виргинильные I подгруппы — в подлеске, виргинильные II подгруппы и молодые генеративные во II ярусе древостоя. Средневозрастные и стареющие генеративные — входят в основной полог древостоя.

Для особей перечисленных возрастных групп были получены следующие биометрические данные: высота ствола, диаметр его на высоте груди, диаметр кроны, средний годичный прирост главной оси (или боковых, если главная не выделялась), средняя площадь листочка и листовой пластинки, число устьиц и длина жилок листа на 1 мм^2 поверхности, толщина листовой пластинки, мощность палисадной ткани, размер верхушечных почек, число и степень расчлененности листовых зачатков, диаметр конуса нарастания; на срезах стеблей через приросты текущего года — мощность основных тканей.

Эти биометрические показатели испытывают закономерные изменения с изменением возрастного состояния. Чаще всего изменение следует по одновершинной кривой, достигая максимальных значений у виргинильных особей. Это особенно четко заметно на величине годичного прироста побегов: у ювенильных 2—7 см, виргинильных 45—48 см, стареющих 4 — 7 см; также изменяется площадь всего листа и площадь отдельного листочка. Изменение с возрастом других количественных показателей может происходить по нарастающей кривой; при этом в пределах девственного периода наблюдается сравнительно резкий подъем, а в дальнейшем нарастание замедляется. По такому типу изменяется высота ствола, количество устьиц и длина жилок, толщина листовой пластинки листьев теневого типа, число зачатков верхушечной почки, мощность основных тканей в побегах текущего прироста. Изменение количества устьиц у листьев теневого типа связано с ярусным положением листового аппарата у особей разных возрастных групп; переход от одной «экологической ниши» в другую приводит к четко выраженному увеличению этого показателя.

Изменение биометрических показателей у особей ясеня разных возрастных групп свидетельствует о том, что виргинильные особи соответствуют переломному моменту в форми-

ровании возрастных признаков. Характерные для вегетативного тела данного вида анатомические и морфологические признаки формируются в течение девственного периода.

Влияние экологических условий на морфогенез корневой системы ясеня обыкновенного

Структура подземных органов ясеня также претерпевает закономерные изменения в зависимости от возрастного состояния особей. Ход этих изменений существенно зависит от почвенных условий, в которых происходит развитие. Поэтому морфогенез корневых систем ясеня был изучен в нескольких почвенных вариантах:

в дубраве снытево-осоковой на серо-бурых лесных супесчаных почвах Воронежского государственного заповедника;

в ясеннике грабово-снытевом на перегнойно-карбонатных суглинистых почвах в Белорусском Полесье;

в березняке грабово-снытевом на темноцветных супесчаных почвах в Белорусском Полесье;

в ольсе тростниково-разнотравном на иловато-торфянистых переувлажненных почвах Белорусского Полесья.

Указанные местообитания можно расположить в экологический ряд по увеличению увлажнения и гумусированности почвы.

Морфогенез корневой системы ясеня на серо-бурых супесчаных почвах

ВГЗ проходит следующие возрастные этапы:

I. Формирование корневой системы стержневого типа (всходы, ювенильные особи).

II. Формирование корневой системы поверхностно-стержневого типа (имматурные, виргинильные особи).

III. Формирование поверхностной корневой системы с вертикальным стержневым тяжем корней (молодые, средневозрастные, стареющие особи).

IV. Старение корневой системы, проявляющееся в отмирании корневых мочек (стареющие особи).

В данных почвенных условиях формирование корневой системы ясеня имеет следующие особенности: 1. Длительный моноподиальный рост боковых горизонтальных корней; 2. Длительное сохранение в корневой системе главного верти-

кального корня; 3. Проникновение вертикальных корней на глубину более 2 м.

Морфогенез корневой системы на перегнойно-карбонатной суглинистой почве подразделяется на следующие возрастные этапы:

I. Формирование корневой системы стержневого типа (всходы, ювенильные особи).

II. Формирование поверхностной или поверхностно-стержневой (с главным или заменяющим его вертикальным боковым) корневой системы (ювенильные, имматурные, виргинильные особи I подгруппы).

III. Формирование поверхностно-якорной корневой системы (виргинильные особи II подгруппы молодые, средневозрастные, стареющие генеративные особи).

IV. Старение корневой системы, которое проявляется в отмирании крупных скелетных корней и уменьшении количества всасывающих корней в гумусовом горизонте.

Среди особенностей морфогенеза корневой системы ясеня на перегнойно-карбонатной почве необходимо отметить:

1. Раннее и довольно часто встречающееся отмирание главного корня.

2. Частое отмирание ростовых окончаний горизонтальных корней, находящихся в гумусовом горизонте.

3. Быстрое достижение корневой системой максимальной глубины распространения (у виргинильных особей I—II подгрупп).

4. Рано начинающееся (у виргинильных особей I—II подгрупп) образование вертикальных боковых корней как в системе главного, так и в системе боковых горизонтальных.

Формирование корневой системы ясеня на темноцветных почвах происходит по той же схеме, что и на перегнойно-карбонатных. Основное отличие заключается в меньшей глубине проникновения корней (70 см) и в большем радиусе корневой системы (до 20 м). В данном случае глубина проникновения определяется наличием слоя с плитковидными железистыми конкрециями, препятствующими распространению корней ясеня.

В морфогенезе корневой системы на сырых и мокрых иловатоторфянистых почвах можно выделить только два этапа:

I. Формирование корневой системы стержневого типа (всходы).

II. Формирование корневой системы поверхностного типа, отмирание главного корня, образование массы боковых и придаточных корней. Корни многократно отмирают в период затопления (ювенильные, имматурные, виргинильные особи).

Среди особенностей морфогенеза корневой системы ясеня на сырых илювато-торфянистых почвах необходимо отметить:

1) Раннее отмирание окончания главного корня (у ювенильных особей II подгруппы).

2) Образование массы придаточных корней в основании ствола.

3) Часто повторяющееся отмирание ростовых окончаний, в результате радиус корневой системы оказывается незначительным.

4) Обильное ветвление корней.

Сравнение морфогенеза корневой системы ясеня в разных экологических условиях дает основания для следующих выводов;

1. Дифференцирующее влияние экологических условий на морфогенез корневой системы ясеня начинает сказываться в определенном возрастном состоянии — у ювенильных особей II подгруппы. С возрастом различия становятся все более резкими.

2. Корневая система, типичная для взрослых особей ясеня определенного местообитания, складывается в течение девственного периода.

3. В экологическом ряду местообитаний в связи с изменением увлажнения у взрослых особей ясеня формируются следующие формы корневых систем

а) поверхностная с вертикальным стержневым тяжем корней — при более глубоком залегании грунтовых вод;

б) поверхностно-якорная — при среднем залегании грунтовых вод;

в) поверхностная — при близком залегании грунтовых вод.

4. С увеличением влажности и гумусированности почв наблюдается сокращение радиуса корневой системы и увеличение количества всасывающих корней в единице объема почвы.

5. Возрастное состояние, в котором корневая система ясеня достигает максимальной глубины, целиком определяется глубиной залегания горизонта, препятствующего дальнейшему распространению корней вглубь. Чем он ближе к поверхности, тем раньше достигается максимальная глубина проникновения корней.

Возрастные спектры популяции ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зоны

Видовые популяции представляют собой особый уровень организации живого и с этой точки зрения характеризуются рядом признаков, отличающих популяцию как от отдельных организмов, из которых она сама состоит, так и от ценозов, которые строятся из видовых популяций. Всякая популяция — это прежде всего — группа организмов, и поэтому она должна обладать рядом групповых свойств, среди которых наибольшее значение имеют численность популяции и ее возрастная структура. Термин «популяция» мы принимаем в трактовке Т. А. Работнова (1950б) как совокупность особей вида, произрастающих на территории данного ценоза, т. е. как ценопопуляцию (Корчагин, 1964, 1966).

Исследованиями Т. А. Работнова (1950а), Н. В. Трулевич (1960), М. С. Снаговской (1965), Н. И. Шориной (1966), Л. А. Жуковой (1967), Л. И. Воронцовой (1967) установлено, что численность и возрастная структура популяций травянистых растений закономерно изменяются под воздействием различного рода факторов: экологических, географических, фитоценотических, благодаря чему в природе наблюдается чрезвычайное разнообразие структуры и значительные колебания численности популяций.

В данном исследовании сделана попытка выяснить, насколько изменчивы популяции древесной породы по возрастному спектру и, по возможности, каковы причины этой изменчивости. С этой целью были изучены популяции ясеня:

1. В возрастном ряду дубрав, представляющих этапы развития одной ассоциации во времени (Воронежский заповедник).

2. В группе ассоциаций, представляющих экологический ряд по увлажнению и богатству почв (ольсы из черной ольхи в Белорусском Полесье).

3. В ряде ассоциаций одного цикла (грабово-снытевые: дубрава, березняк, ольс, ясенник в Белорусском Полесье).

4. В географических вариантах ассоциаций, относящихся к одной группе (дубрава грабово-снытевая—Белорусское Полесье; дубрава снытево-осоковая и дубрава снытевая — Воронежская область; дубо-липняк борцово-снытевый — Чувашская АССР).

Возрастной ряд снытево-осоковой дубравы представлен участками, где древостой имеет возраст 30, 50, 100 и 140 лет.

Эти древостои имеют семенно-порослевое происхождение, и в грубом приближении могут рассматриваться как последовательные этапы развития дубравы этого типа во времени.

В возрастном ряду дубрав закономерно изменяется сомкнутость крон и, как следствие, — освещенность. Минимальная средняя освещенность наблюдалась в 50-летней дубраве; с возрастом в 100 и 140-летних древостоях, в связи с образованием «окон» и просветов в пологе, освещенность постепенно возрастает. Динамика освещенности представляет одно из проявлений динамики фитоценотических условий в древостоях разного возраста. Под влиянием меняющегося режима освещенности изменяется численность и соотношение некоторых возрастных групп в популяции ясеня.

Возрастной спектр (по абсолютной численности) популяций ясеня в снытево-осоковых дубравах разного возраста ВГЗ (тыс. шт. на га)

Возраст насаждения	Всходы	Ювенильные особи		Имматурн. особи		Виргинильн. особи		Генеративные особи		
		I п/гр.	II п/гр.	I п/гр.	II п/гр.	I п/гр.	II п/гр.	молодые	средневозраст.	старые
30 лет	1,30	3,80	1,20	0,62	0.10	—	0,03	0,34	—	—
50 »	10.00	17,20	2,20	0.05	—	—	0.006	0,04	0,31	—
100 »	9,80	19,32	11,70	0,91	0.10	0,03	0,03	0,005	—	0,06
140 »	2,70	11,80	7.64	1,44	0,21	0,004	0.03	0,04	—	0,02

С возрастом эдификатора (в данном случае дуба) возрастной спектр подчиненной породы (ясеня) меняется закономерно по волнообразной кривой. Численность всходов достигает максимального значения в 50-летнем насаждении и снижается в 140-летнем, что можно объяснить сокращением интенсивности плодоношения и числа плодоносящих особей по мере их старения. Абсолютная численность и относительное участие в популяции ювенильных особей ясеня достигает максимума в 50-летней дубраве и снижается в 100 и 140-летней; численность и процентное содержание имматурных и виргинильных особей снижается в 50-летней дубраве практически до выпадения из состава популяции. Это явление объясняется как низкой освещенностью под пологом средневозрастных насажде-

ний, так и усилением потребности в свете у имматурных и виргинильных особей по сравнению с ювенильными. С увеличением освещенности в 100 и 140-летних насаждениях численность имматурной и виргинильной групп возрастает.

В 100 и 140-летней дубраве в составе генеративной группы ясеня отсутствуют средневозрастные особи. Это связано с тем, что на более ранних этапах развития ценоза (в 30—50-летних насаждениях) отсутствовали вследствие низкой освещенности те возрастные группы, которые могли бы послужить основой для образования средневозрастных особей ясеня в спелых и перестойных насаждениях. Состав генеративной группы особей ясеня с возрастом эдификатора меняется закономерно: численное преобладание молодых сменяется преобладанием средневозрастных, а затем стареющих и, наконец, в перестойной дубраве вновь преобладают по численности молодые генеративные особи. Можно ожидать, что в случае разрушения (в течение последующих 10—20 лет) I яруса дубравы на месте перестойного насаждения возникнет новое, в котором популяция ясеня будет иметь состав, близкий к тому, что наблюдается в 30-летней дубраве.

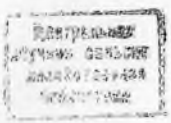
На основе анализа популяций ясеня в дубравах разного возраста можно говорить о следующих особенностях развития популяций этого вида во времени:

1. На некоторых этапах развития ценоза в результате сильного затенения может происходить выпадение из состава популяции целого ряда возрастных групп. Это выпадение особей в естественных условиях носит временный характер и приводит к прерывистому развитию популяции во времени.

2. Изменение возрастного спектра популяций ясеня во времени имеет периодический характер.

Имеющиеся в литературе (Вестенрик, 1908; Сукачев и Поплавская, 1927; Воропанов, 1950а; Колесников, 1956; Ричардс, 1961; Сукачев и Дылис, 1964 и др.) сведения показывают, что периодичность развития свойственна, видимо, популяциям многих древесных пород, но формы такой динамики могут быть весьма разнообразными.

В экологическом ряду ольсов (Белорусское Полесье) при среднем и несколько повышенном увлажнении (грабово-снытевый, грабово-зеленчуково-пролесковый и осоково-таволговый ольсы) наблюдались нормальные популяции ясеня. Возрастные спектры их оказались весьма однообразными; наибольшее участие в популяции приходится на ювенильные особи. Чис-



ленность ювенильных и имматурных особей подвержена влиянию в совокупности экологических и фитоценотических условий; наибольшая численность наблюдается в осоково-таволговом ольсе, где отмечена наилучшая освещенность (24% от полной), повышенная увлажненность и богатство почвы. Соотношение ювенильных и имматурных особей меняется мало, во всех случаях преобладают ювенильные, но при увеличении освещенности роль имматурных особей несколько увеличивается. Во взрослой части популяции преобладают виргинильные особи. В составе генеративной группы особей наблюдаются те же варианты возрастных спектров, которые в дубравах Воронежского заповедника были связаны с изменением возраста эдификатора.

Популяция ясеня в тростниково-разнотравном ольсе, существующая в условиях избыточного увлажнения, резко отличается от нормальной. Несмотря на огромное количество появляющихся здесь всходов (до 350 тыс. на га) численность ювенильной группы очень низка, что связано с массовой гибелью при весеннем затоплении всходов, оказавшихся в микропонижениях. Преобладание имматурных особей над ювенильными позволяет думать, что освещенность не является здесь ограничивающим фактором. Состояние виргинильных особей свидетельствует, что дальнейшее развитие ясеня в данных экологических условиях оказывается практически невозможным вследствие отмирания корневой системы. В результате популяции ясеня представлена здесь лишь неполовозрелыми особями, и ее возобновление происходит, очевидно, за счет заноса семян извне. Данная популяция может быть оценена как псевдопопуляция в смысле Беклемишева (1960).

Сравнение возрастных спектров популяций ясеня в ценозах с разными эдификаторами (ольс, ясенник, березняк, дубрава грабово-снытевая) показало, что численность и соотношения возрастных групп среди неполовозрелых особей связаны с изменением освещенности.

Соотношение групп генеративных особей разнообразно и, как показано выше, может быть объяснено с точки зрения развития ценоза во времени.

В географическом ряду широколиственных ценозов, несмотря на удаленность и различия в географической среде и экотопе, наблюдается сходство возрастных спектров популяций ясеня: 1) отсутствие некоторых возрастных групп в популяциях (виргинильных и молодых или только средневозрастных генеративных); 2) преобладание в популяциях неполовозрелых

особей; 3) прогрессивное снижение численности возрастных групп по мере онтогенетического развития особей.

Однообразие возрастных спектров объясняется значительным сходством современной ценотической обстановки в этих ценозах, а также сходством условий развития в прошлом для популяций ясеня в этих сообществах.

Сопоставление численности и возрастных спектров нормальных популяций ясеня позволяет говорить о том, что наиболее резкие колебания численности в разных популяциях характерны для ювенильных особей; амплитуда этих колебаний снижается у виргинильных и в еще большей степени у генеративных особей ясеня. Резкое падение численности (таким мы считаем снижение численности по крайней мере в 10 раз) наблюдается чаще всего при переходе от ювенильных особей II подгруппы («ниша» травостоя) к имматурным особям I подгруппы («ниша» низкого подлеска); от имматурных I подгруппы к имматурным II подгруппы («ниша» высокого подлеска), от них — к виргинильным I подгруппы («ниша» высокого подлеска и II древесного яруса), т. е. наиболее существенное снижение численности происходит при освоении ясенем каждой новой экологической ниши, когда требуется более или менее глубокая перестройка организма.

Численность и соотношения возрастных групп неполовозрелых особей находятся под влиянием экологических и фитоценотических факторов. Соотношение групп в генеративной части популяции связано с этапами развития древостоя.

Значительное сходство нормальных популяций ясеня, наблюдаемое в разных географических, экологических и фитоценотических условиях, возможно, является характерным признаком популяций древесных пород, произрастающих в сомкнутых сообществах и отражает еще одну сторону сильного стабилизующего влияния лесных фитоценозов.

Заключение

1. Изучение онтогенеза и возрастного спектра популяций ясеня обыкновенного свидетельствует о том, что к древесным породам вполне применим тот же подход в исследовании популяций, который был разработан для многолетних травянистых растений.

2. Полный комплекс видовых особенностей ясеня в области вегетативной сферы в условиях фитоценоза формируется к началу генеративного периода онтогенеза этой древесной по-

роды. Девственный период является временем постепенной выработки систематических признаков в вегетативной сфере.

3. Корневая система ясеня закономерно изменяется в онтогенезе особи. Как морфологические признаки, так и основные параметры корневых систем в процессе морфогенеза находятся под сильным воздействием экологических условий, результатом чего является разнообразие корневых систем, наблюдающееся в природе у ясеня. По характеру строения корневых систем у взрослых особей ясеня можно выделить 3 экоформы: с поверхностно-стержневой, поверхностно-якорной и поверхностной корневой системой.

4. Своеобразие нормальных популяций ясеня заключается в том; что по численности всегда преобладает неполовозрелые особи; как правило, происходит прогрессивное снижение численности при переходе от ювенильных особей к имматурным и от них к виргинильным. В крайних условиях (на переувлажненных почвах), где невозможно достижение ясенем генеративного состояния, эта древесная порода может существовать в форме псевдопопуляции. (Беклемишев, 1960).

5. В разных экологических, фитоценотических и географических условиях наблюдается сходство в строении возрастных спектров нормальных популяций ясеня. Это постоянство в структуре популяций определяется стабилизующим влиянием лесного фитоценоза.

6. Возрастной спектр популяций ясеня испытывает периодические изменения во времени, связанные с изменением фитоценотической обстановки в процессе возрастной динамики ценоза.

По теме диссертации опубликованы следующие статьи:

1. Заугольнова Л. Б. «О биологии самосева обыкновенного ясеня (Fraxinus excelsior L)». Биологические науки, № 5, 1967 г.

2. Заугольнова Л. Б. «Морфогенез корневой системы ясеня обыкновенного (Fraxinus excelsior L) на перегнойно-карбонатной почве». Биологические науки, № 5, 1968 г.

3. Заугольнова Л. Б. «Изменение возрастных спектров популяции ясеня в дубравах разного возраста». Сб. «Материалы по динамике растительного покрова». Владимир, 1968 г.

4. Заугольнова Л. Б. «Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (Fraxinus excelsior L). Сб. «Вопросы мор-

фогенеза цветковых растений и строения их популяций». Изд. «Наука», 1968 г.

5. Заугольнова Л. Б. «Влияние экологических условий на морфогенез корневой системы ясеня». Сб. конференции «Биология эдификаторов и субэдификаторов растительного покрова СССР», Пермь (в печати).